

**Mischsänger-Dorngrasmücke, *Sylvia communis*,
mit ausgeprägten Gesangsanteilen der Zaungrasmücke, *Sylvia curruca*.
Ein Beitrag zur Problematik des Gesangslernens**

**A Mixed-singer Whitethroat, *Sylvia communis*,
with Relevant Song Components of Lesser Whitethroat, *Sylvia curruca*.
A Contribution to the Problem of Song learning**

NORBERT JUNG und DIETER WALLSCHLÄGER

Mit 3 Abbildungen im Text

Abstract: The first record of a Whitethroat (June 1980, Baltic coast of the GDR) which performed both the own song and that of the Lesser Whitethroat is analyzed. 378 songs recorded include approximately 50 p.c. of songs of either species. Idiotypic iterations of song types of one species (up to 11) were compensated by succeeding iterations of songs of the other. The "second song" (Lesser Whitethroat type) which is often performed separately is incorporated in the song sequences as a substitute of the species-specific Whitethroat song and cannot be characterized as an imitation. Following a bioacoustic analysis, the problems of mixed songs, song learning, and the amount of innate and learning potentials are discussed.

Key words: mixed song, song learning, imitation, *Sylvia communis*, *Sylvia curruca*.

1. Einleitung

Bei einer Reihe von Singvogelarten müssen die jungen Männchen die typische Ausformung des artspezifischen Gesangs von einem Artgenossen lernen. Die genetische Disposition besteht einerseits in der angeborenen Kenntnis des arteigenen Gesanges, andererseits in einem darauf aufbauenden offenen Programm für obligatorisches Gesangslernen (TEMBROCK 1977) mit mehr oder weniger engen Grenzen der Lernfähigkeit. Das Vorbild für dieses obligatorische Lernen ist in der Regel der Vater. Die meisten der bisher untersuchten Arten der Singvögel folgen diesem Schema (vgl. HINDE 1972, THIELCKE 1977). Den Umfang und die Art der erblichen Disposition erfährt man durch die isolierte Aufzucht (akustische Kaspar Hauser), was auch bei Grasmücken bereits untersucht wurde (SAUER 1954, BERGMANN 1978). Diese Disposition drückt sich in der Gesangsmotorik in einer bestimmten Schwerpunkt- oder Vorzugsfrequenz des Gesanges aus und korreliert mit der Konstitution (BERGMANN 1976, WALLSCHLÄGER 1982). Das Auftreten regionaler und geographischer Variabilität im Gesang (Dialekte) ist so leicht erklärlich. Nach Untersuchungen an verschiedenen Vogelarten wird folgender Mechanismus angenommen (BERGMANN 1973): in einem sensorischen Speicher im ZNS (Erkennungsspeicher für Reizmuster), der die Erkennungsinstanz für die „Richtigkeit“ des Artgesangs ist, wird auf der Basis einer Lerndisposition (Filterung von Reizmustern, die nicht gelernt werden können) durch Vorbildlernen in der Jugendphase der art- und regionaltypische Gesang aufgenommen. Es können also in der Regel (z. B. beim Buch-

finken, *Fringilla coelebs*; HINDE 1972) nur die Variationsbreite des arttypischen Gesanges oder diesem ähnliche akustische Muster gelernt werden. Dieses Lernen geschieht in den ersten Lebenswochen (HINDE 1972, KROODSMA & PICKERT 1980), also lange vor der ersten Gesangsübung. Bei den ersten Gesangsversuchen im darauffolgenden Frühjahr wird dieses Gesangsmuster aus dem Gedächtnis (sensorischer Speicher) abgerufen, mit den erblich gegebenen „Singemöglichkeiten“ im motorischen Speicher verglichen, als Gesang geäußert und durch Hörkontrolle dem Vorbild im „akustischen Gedächtnis“ durch Übung immer besser angeglichen.

Eine Reihe von Arten besitzt neben den Mechanismen obligatorischen Gesangslernens zusätzlich offene Programme für fakultatives Lernen (WALLSCHLÄGER 1978), was nichts anderes als die wohlbekannte Imitationsfähigkeit fremder Laute bei *Acrocephalus palustris*, *Luscinia svecica*, *Hippolais icterina* u. a. ist. Für die Aufnahme dieser Fremdlaute in das Repertoire gibt es ebenfalls eine sensible Jugendphase, doch bleibt bei einigen Arten die aktuelle Imitationsfähigkeit auch später in geringem Maße erhalten. Das Lernprogramm, in das die Fremdlaute aufgenommen werden, ist artspezifisch und damit angeboren. Das wird bei Arten deutlich, die unter ihren Gesangstypen auch einen unterscheidbaren Imitationsgesang haben (*Sylvia communis*, *Oenanthe pleschanka*).

Als Mischsänger bezeichnet man solche Individuen, die neben dem artspezifischen, meist wenig variablen (stereotypen) Motivgesang gehäuft den Gesang einer anderen, oft nahe verwandten Art (z. B. der Zwillingsart) singen oder beide Gesänge zu einer Mischform kombinieren (BERGMANN 1973). Legt man das erörterte Programmierprinzip von Vogelgesängen zu Grunde, so müssen solche (sehr selten auftretenden) Mischsänger neben dem arteigenen Vorbild auch ein artfremdes gehabt haben, zu dem eine enge raum-zeitliche Beziehung in der Jugendphase bestand. Die Mischsänger können damit Aufschluß darüber geben, was genetisch möglich oder vorhanden und was darauf aufbauend durch Erfahrung erlernbar ist, welche Laute, Strophen oder Gesangsfolgen anderer Arten das Lernprogramm also aufnehmen kann. Man kann dies als ein bioakustisches Naturexperiment betrachten. Von folgenden Arten wurden bisher Mischsänger beschrieben (nach BERGMANN & HELB 1981):

| Mischsänger-Art | artfremde Vorbild-Art |
|--------------------------------|--|
| <i>Anthus trivialis</i> | <i>T. troglodytes</i> <i>Sylvia curruca</i> <i>Sitta europaea</i> <i>Emberiza citrinella</i> |
| <i>Acrocephalus scirpaceus</i> | <i>Acrocephalus palustris</i> |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | <i>Sylvia hortensis</i> |
| <i>Sylvia communis</i> | <i>Sylvia atricapilla</i> |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | <i>Phylloscopus trochilus</i> |
| <i>Phylloscopus trochilus</i> | <i>Phylloscopus collybita</i> |
| <i>Regulus ignicapillus</i> | <i>R. regulus</i> |
| <i>R. regulus</i> | <i>R. ignicapillus</i> |
| <i>Certhia brachydactyla</i> | <i>Certhia familiaris</i> |
| <i>Certhia familiaris</i> | <i>Certhia brachydactyla</i> |
| <i>Fringilla coelebs</i> | <i>Anthus trivialis</i> <i>T. troglodytes</i> <i>Sitta europaea</i> <i>Chloris chloris</i> <i>Serinus citrinella</i> |
| <i>Serinus serinus</i> | <i>T. troglodytes</i> |

Man erkennt aus dieser Zusammenstellung, daß die artfremden Vorbilder einiger Arten Gesänge haben, deren Struktur denen der Mischsänger entspricht oder ähnelt. Das Beispiel des Baumpiepers (*Anthus trivialis*), der sowohl in seinem Artgesang als auch in den artfremden Vorbildgesängen Reihungen gleicher Elemente aufweist, mag dies veranschaulichen. Bei der anderen Gruppe von Arten dagegen wird der Gesang einer fremden Art sozusagen als „zweiter Gesang“ geäußert: dabei können die fremden Gesänge gegenüber den eigenen recht verschieden sein (z. B. Fitis — Zilpzalp), doch sind dafür die Arten dieser Gruppe mehr oder weniger nahe Verwandte. Die Hypothese, daß Arten mit komplizierten Gesängen einfache artfremde Gesänge durch Vorbildlernen erwerben können, der umgekehrte Weg aber nicht möglich sei, muß revidiert werden, wie Untersuchungen zum Mischgesang am Artenpaar Fitis-Zilpzalp erbrachten (WALLSCHLÄGER in Vorb.).

1973 publizierte BERGMANN Ergebnisse einer Analyse des Gesanges einer Dorngrasmücke (*Sylvia communis*), in den typische Phrasen des Gesanges der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) eingeflochten waren. Er kam zu dem Schluß, daß bei diesem Vogel die syntaktischen Merkmale des Motivgesanges (Strophendauer, Elementanzahl, Formkonstanz des Strophenbeginns und zunehmende Variabilität am Ende) genetisch fixiert sind, phonetische Merkmale (Klangqualität, Frequenzmodulation) jedoch von einem artfremden Vorbild übernommen und in den eigenen Motivgesang eingebaut wurden. Diese Vorstellungen wurden später durch BERGMANN & WEISS (1976) nach Untersuchungen an einer Mönchsgrasmücke mit Gesangsanteilen der Orpheusgrasmücke (*S. hortensis*) zumindest für diese Art relativiert: sowohl in den phonetischen als auch den syntaktischen Merkmalen entsprach dieser Mischsänger der Norm beider Arten.

Die vorliegende Untersuchung analysiert den Mischgesang einer Dorngrasmücke (= Dg), die zu den arteigenen Gesangsstrophen, alternierend wie auch eingebaut, die vollen Klapperstrophen, Vor- und Nachgesang sowie die „zik“-Rufreihe der Zaungrasmücke (= Zg) äußerte. Es soll insbesondere auf die Frage eingegangen werden, ob man diese Art des Mischgesanges als Imitation bezeichnen kann, welchen Umfang genetische Disposition und Lernfähigkeit haben, welche informationsverarbeitenden Mechanismen angenommen werden können, in welchem Kontext Gesangsformen und Verhalten zueinander stehen und welche evolutiven Aspekte sich daraus ergeben.

2. Material und Methode

Vom 6. — 10. VI. 1980 beobachtete N. JUNG in einem Gehölzstreifen hinter der Düne von Graal-Müritz (Kreis Ribnitz-Damgarten, mecklenburgische Ostseeküste) ein eifrig singendes phänotypisch eindeutiges Dorngrasmückenmännchen (*Sylvia communis*), das durch Klapperstrophen der Zaungrasmücke (*Sylvia curruca*) in seinem Gesangsrepertoire auffiel. Der Mischsänger beflog ca. 100 m des Gehölzstreifens. Im gleichen Revier und in der Nachbarschaft wurden *Hippolais icterina*, *Carpodacus erythrinus*, *Sylvia borin*, *S. curruca* und *S. communis* notiert. Nachdem am 6. VI. vormittags 270 Strophen (ca. 30 min) schriftlich protokolliert worden waren, folgten am 7. VI. vormittags Tonbandaufnahmen und Attrappenversuche (UHER 4000 IC automatic, 19 cm s⁻¹, Mikrophon UHER M 517). Typische Verhaltensweisen, insbesondere beim Abspiel der Attrappe, wurden protokolliert. Die Analysen der Tonaufnahmen übernahm D. WALLSCHLÄGER im Bioakustischen Labor des Bereiches Verhaltenswissenschaften, Sektion Biologie der Humboldt-Universität zu Berlin mit einem Zeitschreiber „endym“ 6002 (Meßapparatewerk Schlotheim) und bei einzelnen Proben mit dem Sonographen KAY electric 6061 B mit der Filterstellung ‚wide‘. Zum Vergleich wurden Gesänge von Dg und Zg sowohl von anderen Orten der Ostseeküste als auch von weit entfernten

Populationen aus der Mongolei verwendet (Bioakustisches Archiv des Bereiches Verhaltenswissenschaften). Zu statistischen Vergleichen und Berechnungen diente der programmierbare Taschenrechner HP-25. Die verwendeten Meßparameter werden im Ergebnisteil angeführt.

3. Ergebnisse

3.1. Der Gesang der Dorngrasmücke (*Sylvia communis* — Abb. 1 b)

Die Dorngrasmücke äußert vor und während der Brutzeit mehrere auffällige Gesangsformen, die sich einerseits nach ihrer Struktur, andererseits auch nach dem begleitenden Verhalten und dem Singort unterscheiden lassen. Am markantesten ist der meist recht kurze, stereotype Motivgesang (D), dessen Silbenzahl (Silbe = hörbares Einzelelement) zwischen 4 und 14 schwankt, im Mittel um 8 liegt (BERGMANN 1973). Die Strophendauer beträgt im Mittel etwa 1,2 s. Der Motivgesang wird von einer erhöhten Singwarte vorgetragen. Arttypisch ist die Form des Fluggesanges (DF), der recht variabel und mit Imitationselementen ausgestattet ist. Die dritte Gesangsform ist ein aus der Deckung vorgetragener variabler, mit Imitationselementen durchsetzter Gesang ähnlich DF, der von SAUER (1954) als Balzgesang (DB) bezeichnet wurde.

Der Motivgesang wird durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

- Dauer der einzelnen Strophe ca. 1,2 s;
- ein arttypisches, stark frequenzmoduliertes Element am Strophenanfang;
- eine zweite Phrase aus mehrfach wiederholten Elementen;
- variable Endphrase (siehe Abb. 1 und BERGMANN 1973).

Die Übergänge zwischen den Elementen oder Silben folgen bestimmten Regeln, die mit einem Syngraphen (Abb. 2) darstellbar sind. Weitere Angaben zum Gesangsaufbau enthält Tabelle 2.

3.2. Der Gesang der Zaungrasmücke (*Sylvia curruca* — Abb. 1 d)

Zaungrasmückenstrophen bestehen aus einem leisen Vorgesang, der auch Imitationselemente enthält, und der anschließenden typischen Klapperstrophe. Nach BERGMANN & HELB (1982) kann sich ein imitationsreicher Nachgesang anschließen, was jedoch unserer Meinung nach kaum typisch ist und von der jeweiligen Motivationslage des Vogels abhängt. In der Zeit der Revierbesetzung ist oftmals von Zaungrasmücken auch ein Balzgesang von einem der Dorngrasmücke ähnlichen Strophenstyp zu hören. Dieser Balzgesang kann auch durch Vorspiel von Motivgesang im Revier ausgelöst werden. Die Anzahl der Klappererelemente (die aus zwei Teilen bestehen; s. Abb. 1) schwankt zwischen 7 und 12 je Strophe. Die mittlere Strophendauer liegt um 1,8 s (weitere Angaben in Tabelle 2). Die Klapperstrophe mit oder ohne Vor- oder Nachgesang wird stets aus der Deckung vorgetragen; die Strophenstypen gehen meist ineinander über, werden also, bis auf reine Klapperstrophen, kaum separat geäußert. Daneben sind zwischen oder vor Strophen oft „zik“-Reihen zu hören, die vermutlich im Balzkontext zu interpretieren sind. Die Klapperstrophe wird im folgenden mit Z bezeichnet; die Vor- und Nachgesangstypen konnten nicht klar abgegrenzt werden und wurden deshalb vernachlässigt und u. U. dem D-Balzgesang zugerechnet.

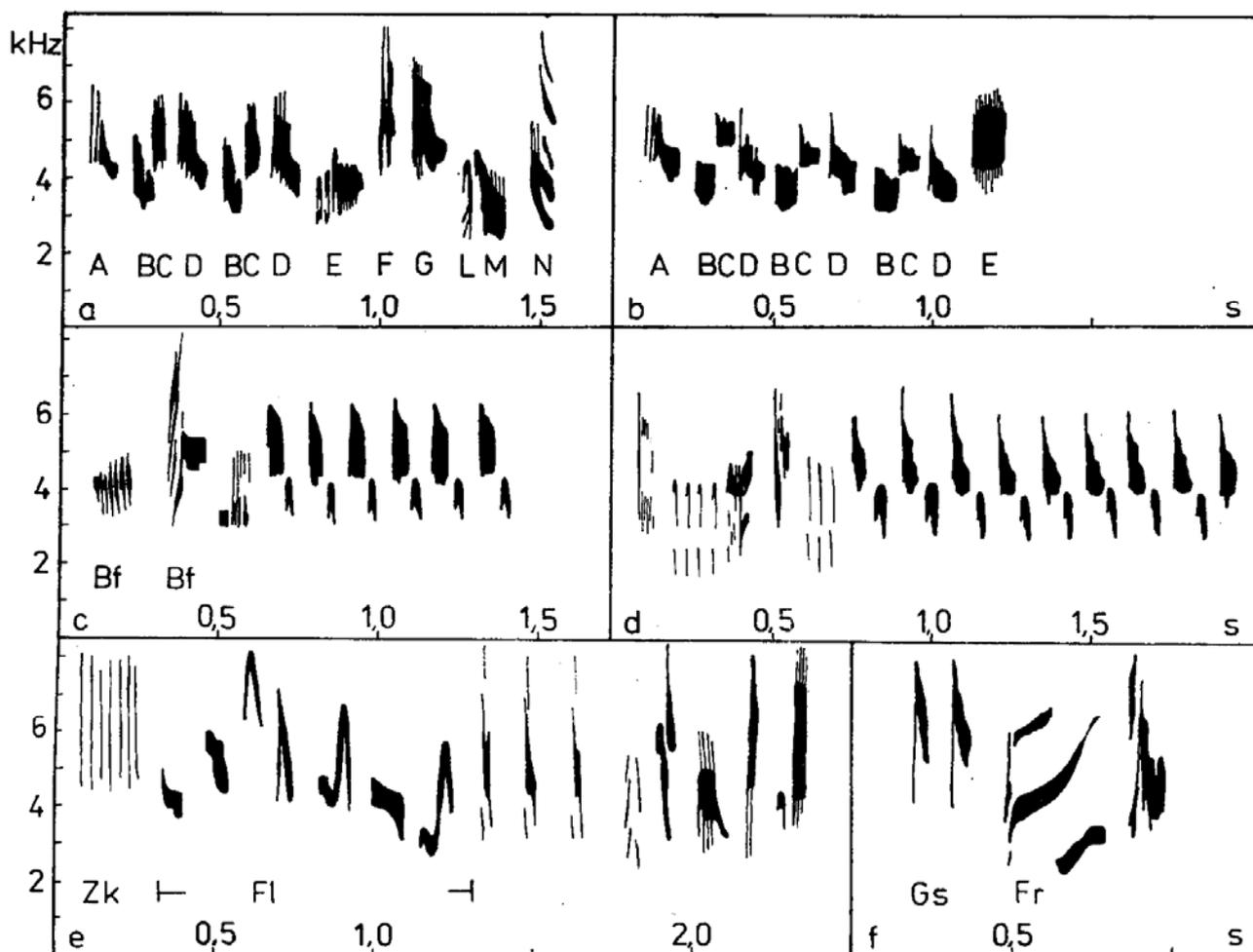


Abb. 1. Sonogramme von Strophen des Mischsängers und der Vorbildarten. — Songs of the mixed-singer and of the prototype species.

a — D-Strophe des Mischsängers (Elementbezeichnungen wie in Abb. 2). — Whitethroat song of the mixed-singer. b — D-Strophe einer Dorngrasmücke. 23. VI. 81, Insel Rügen. — Song of Whitethroat. c — Z-Strophe des Mischsängers. Im Vorgesang „Rülschen“ und „pink“ des Buchfinken (Bf). — Little Whitethroat song of the mixed-singer with different chaffinch calls d — Z-Strophe einer Zaungrasmücke. 25. VI. 81, Insel Rügen. — Song of Little Whitethroat. e — DI-Strophe des Mischsängers. Zk — Zaunkönigswarnen, Fl — Gesangelemente des Fitis. — Imitation song of the mixed-singer with elements of Wren (Zk) and Willow Warbler (Fl). f — Anfang einer DI-Strophe des Mischsängers. Gs — Ruf der Gebirgsstelze, Fr — Fringilliden-Ruf. — Part of an imitation song of the mixed-singer. Gs — call note of Grey Wagtail, Fr — call note of a fringillid spec.

3.3. Der Gesang des Mischsängers (Abb. 1 a, c, e, f)

3.3.1. Das Repertoire

Folgende Strophentypen wurden festgestellt:

| | |
|---|----|
| Dorngrasmückenstrophen: Motivgesang (kurz, stereotyp) | D |
| Fluggesang (variabel, Imitationen) | DF |
| Balzgesang (variabel) | DB |
| Imitationsgesang (variabel, Imitationen, im Sitzen) | DI |

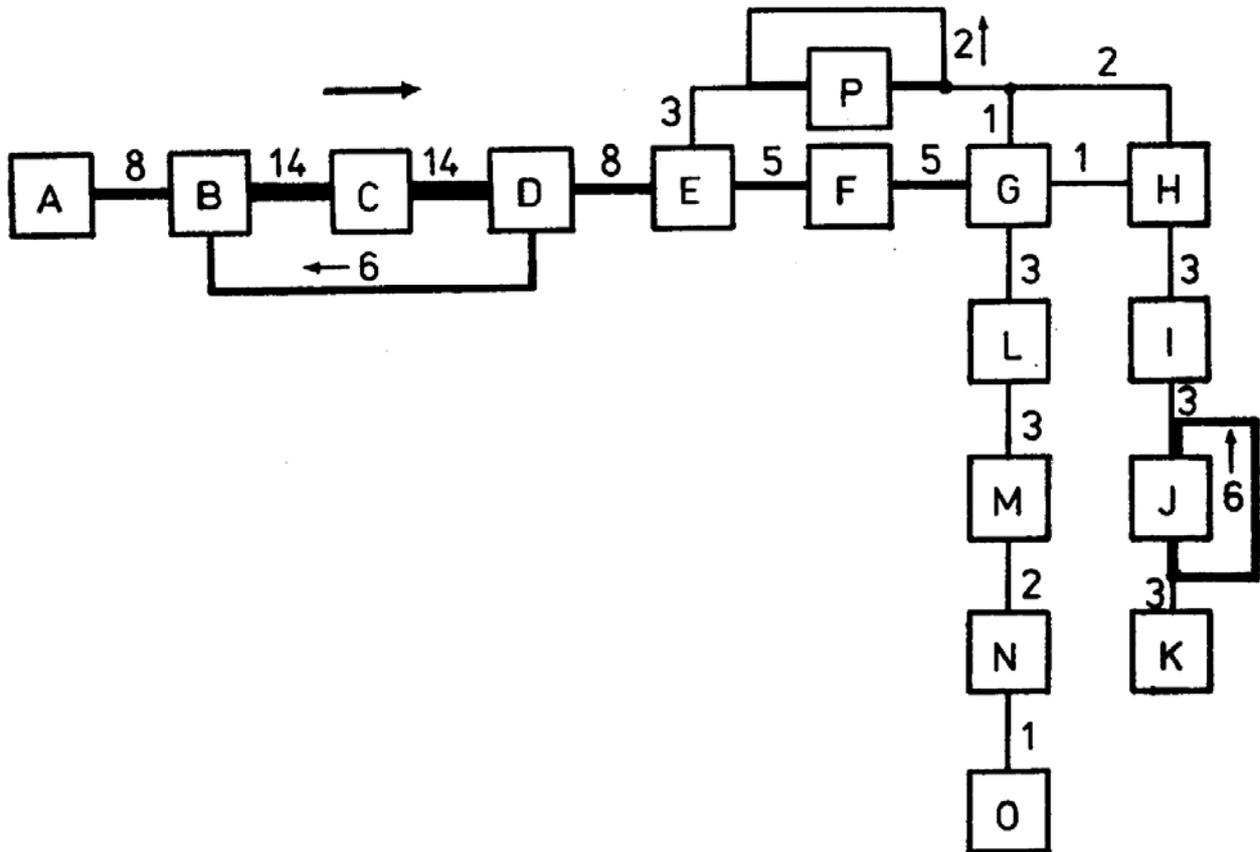


Abb. 2. Übergangsmatrix der Elemente innerhalb der D-Strophen des Mischsängers (acht ausgewertete Strophen). Die Zahlen geben die Häufigkeit der registrierten Übergänge an. — Sequential relationships between elements of 8 songs of the mixed-singer (percentage of transitions).

Zaungrasmückenstrophen: Motivgesang („Klappern“), mit und ohne Vor- oder Nachgesang Z
 „zik“-Rufreihe
 Vor- oder Nachgesang (mit Imitationen) ZI.

ZI wurde in die Protokolle nicht aufgenommen, weil dem Protokollanten eine klare Entscheidung zwischen ZI und DI oder DB schwerfiel. Solche Unsicherheiten betrafen in geringem Maße auch die Differenzierung von DB, DI und teilweise DF, da bei schriftlicher Notierung in weniger als 3 s eine Zuordnung getroffen werden mußte. Wie Tabelle 1 zeigt, ist der daraus resultierende Fehler jedoch relativ gering. Eine hypothetische Korrektur der Fehlzusordnungen würde u. E. eine Zunahme von Zg-Strophen, und zwar als Vor-, Nach- und Imitationsgesang erbringen, womit das ohnehin ausgewogene Verhältnis von Dg- und Zg-Strophen weiter bekräftigt würde. Bemerkenswert ist, daß beide Protokolle in Tagesabstand sehr ähnliche Verhältnisse aufzeigen. Sowohl nach dem Höreindruck als auch nach der Analyse (s. u.) unterschieden sich die Strophen unseres Mischsängers in keinem Typ wesentlich von „normalen“ Strophen der beiden Arten. Als Vor- und Nachgesänge wurden vom Mischsänger folgende Kombinationen notiert (Schriftprotokoll):

- Imitationselement vor Klapperstrophe („pink“-Z und „huit“-Z) 3mal
- Imitationselement nach Klapperstrophe (Z-„huit“) 1mal
- Zwitscherphrase nach Klapperstrophe 3mal
- Zwitscherphrase vor Klapperstrophe 2mal.

Tabelle 1
Vergleich von Schriftprotokoll und Tonaufzeichnung
(n — Anzahl der ausgewerteten Strophen)

| Strophentyp | Tonbandprotokoll (n = 108) | Schriftprotokoll (n = 270) |
|--------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| D | 42,6% | 46,9% |
| DI | 3,7% | 2,0% |
| DF | 8,0% | 6,3% |
| DB | — | 2,0% |
| Dg-Strophen gesamt | ca. 54% | ca. 57% |
| Zg-Strophen gesamt | ca. 46% | ca. 43% |

Interessanterweise wurden solche einzelnen Imitationselemente auch mit Dg-Strophen verschaltet:

- Imitationselement-DB-Z 1mal
- „huit“-DB 2mal
- „huit“-D 1mal
- D-Imitation 1mal.

Es ergibt sich das Bild einer sehr variablen Programmierfähigkeit von Elementen und Strophentypen. Die Befunde BERGMANN (1973, 1976) und SCHUBERTS (1969), daß Imitationen vom Strophenende her in den Gesang eindringen, können nicht durchgängig bestätigt werden. In den Imitationen, zu denen wir im Gegensatz zu BERGMANN (1973) die Zg-Strophen nicht rechnen wollen, wurden folgende Arten identifiziert: *Picus viridis*, *Pica pica*, *Fringilla coelebs*, *Ficedula parva*, *Sterna sandvicensis*, *T. troglodytes*, *Carduelis chloris*, *Motacilla cinerea* und Gesangsfragmente von *Phylloscopus trochilus*. Die Brandseeschwalben-Imitation könnte ein Dg-spezifisches Element sein, da es im Gesang einer Nachbar-Dg auftrat und andere Autoren es ebenfalls angeben. Daß ein dem Mischsänger benachbarter Gelbspötter (*Hippolais icterina*) das gleiche Element in seinem Gesang hatte, mag dessen aktueller Imitationsfähigkeit (Übernahme vom Mischsänger) zuzuschreiben sein.

Der Dg-Fluggesang (DF) war nicht einförmig und entsprach etwa dem von BERGMANN (1973) beschriebenen Typ eines ineinander übergehenden Mischgesangs. Folgende Strophen und Reihungen im Singflug wurden notiert (von insgesamt 326 Strophen am 6. und 7. VI.): DF 21mal; Z 3mal; DF-Z 6mal; Z-DF 1mal; „psi“-DF-Z 1mal; DF-Z-DF 4mal; DF-Z-Z 1mal; DF-Z-D-Z-D 1mal. D und DF gingen im Fluge manchmal ineinander über. Es sind also fast alle denkbaren Kombinationen vorhanden, wobei die Häufigkeit des normalen Fluggesangs herausragt (55% aller DF). Auch hier dringt der Fremdgesang nicht nur vom Ende her in die Strophe ein. Im Wartengesang gab es DZ- oder ZD-Reihungen nur selten und nur mit je einer Strophe von beiden Typen. Der separate, sozusagen als „Ersatz“ für Dg-Strophen eingesetzte Z-Gesang sowie die Besonderheiten der enormen Variabilität dieses Mischsängers führen uns zu dem Schluß, daß die Aufnahme von Zg-Strophen in das Repertoire des Mischsängers nicht als Imitation im engeren Sinne aufzufassen ist. Wir bezeichnen diese Form des Mischgesangs als „Zweit-“ oder „Zwillingsgesang“ (vgl. Diskussion) und trennen sie damit von den echten Imitationsstrophen (DI, ZI) ab.

3.3.2. Bioakustische Analyse

Das Auffallende an den Werten in Tabelle 1 ist, daß sich der Gesangsantrieb bei 378 ausgewerteten Strophen zu jeweils etwa 50% auf Strophentypen von Dorn- und Zaungrasmücke teilte. Selbst wenn über mehrere Strophen der gleiche Typ gesungen wurde, glich unser Mischsänger das entstandene „Defizit“ schnell wieder aus. Folgende Protokollauszüge mögen das belegen:

Z D Z Z Z D D D Z Z D Z Z Z (Pause) Z Z D D D D Z DF-Z D D Z D ...
 = 14 Z und 13 D bzw. DF (trotz maximal vierfacher Iteration)
 Z D Z D D Z DF-Z D D D D Z Z Z Z Z Z DF-Z-D ...
 = 11 Z und 11 D bzw. DF (trotz 4- und 6facher Iterationen).

Die Analyse von fünf verschiedenen Sequenzen ergab eine Übergangsmatrix, die in Abb. 3 dargestellt ist.

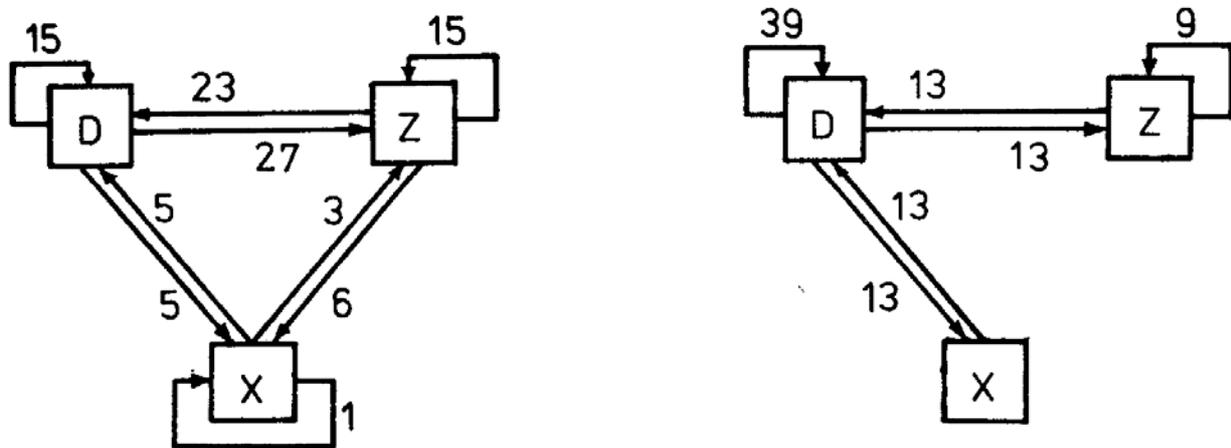


Abb. 3. Übergangsmatrix der einzelnen Strophentypen (Zahlenangaben = prozentuale Häufigkeit der Übergänge). Links: Spontangesang, rechts nach Vorspiel von D-Strophen (hier nur 25 Strophen). — Sequential relationships between song types. Left: spontaneous song; right: after play-back of Whitethroat song.

Die Dauer der Pausen (Zeitabstand vom Ende einer Strophe bis zum Beginn der nächsten) und der Perioden (Zeitabstand vom Beginn einer Strophe bis zum Beginn der nächsten) war vom Strophentyp abhängig. Im Mittel betragen die Werte 2,7 und 4,1 s (103 Übergänge). Die Periodendauer wird durch die Strophendauer beeinflusst und scheint stärker durch den Motivationszustand des Vogels bestimmt zu sein, was bei den Attrappenversuchen zu diskutieren sein wird. Auffallend ist jedoch die um die Hälfte geringere Varianz beim Übergang zwischen Dg-Strophen untereinander gegenüber allen anderen möglichen Übergängen, was für einen höheren Motivierungsgrad bei ersteren spricht. Die Analyse ergab weiterhin, daß die Dg-Strophen sich nach ihrer Struktur (Elementfolge und -aufbau) wie auch nach dem Höreindruck nicht von typischen Dg-Gesängen unseres Gebietes unterscheiden. Auch zu geographischen Gesangsvarianten mongolischer Dorngrasmücken konnte keine Differenz gefunden werden (Tab. 2). Ein signifikanter statistischer Unterschied in der Strophendauer von Dg und Zg wie auch der Anzahl der Elemente pro Strophe gegenüber dem Mischsänger ließ sich nicht feststellen. Das heißt, der Mischsänger sang die eigenen wie auch die Fremdgesänge „fehlerlos“. Einzig für die Anzahl der Z-Klapperelemente pro Zeiteinheit bestand ein signifikanter Unterschied ($p < 0,01$).

Tabelle 2
Merkmale von Zaun- und Dorngrasmückenstrophen

| | n Indiv. | n Stroph. | Strophendauer | | Elementanzahl pro Strophe | | Pausendauer | |
|-------------------------|-------------|--------------|---------------|--------|------------------------------|--------|-------------|--------|
| | | | in s | V in % | n | V in % | in s | V in % |
| Zaungrasmücke | | | | | | | | |
| DDR | 5 | 8 | 1,73 | 24,5 | 10,6 ³ | 33,8 | — | — |
| Westeuropa ¹ | — | — | 1,9 | — | — | — | — | — |
| Mongolei | 2 | 19 | 1,95 | 15,3 | — | — | — | — |
| Dorngrasmücke | | | | | | | | |
| DDR | 3 | 9 | 1,16 | 7,8 | 10,3 | 11,2 | 2,7 | 34,7 |
| BRD ² | 4 | 29 | 1,19 | — | 8,2 | — | 2,5 | — |
| Mongolei | 3 | 7 | 1,24 | 18,8 | 10,6 | 27,8 | — | — |
| Mischsänger- | | | | | | | | |
| Dorngrasmücke | total | 21 | 1,59 | 23,9 | — | — | 2,7 | — |
| Z-Strophen | | 8 | 1,61 | 18,8 | 9,9 ³ | 21,5 | — | — |
| D-Strophen | | 8 | 1,45 | 20,9 | 11,9 | 16,5 | — | — |
| DI-Strophen | | 5 | 1,51 | 23,9 | — | — | — | — |

¹ nach BERGMANN & HELB (1982)

² nach BERGMANN (1973)

³ nur Klapperelemente

3.3.3. Beziehungen des Gesanges zum sichtbaren Verhalten

Verhalten gegenüber Artgenossen

Während des schriftlichen Protokolls sang 30–40 m entfernt dreimal ein benachbartes Dg-♂. Die Reaktion des Mischsängers darauf begann zweimal mit DF und einmal mit D. Die Sequenz mit den drei Provokationen soll hier dargestellt werden (ND = Nachbar-Dg):

... Z D Z D DF Z Z D Z Z Z (Pause) Z ND DF D D D D D D D
 D Z D Z Z Z D Z Z Z Z Z Z Z
 NDF DF DF D D D DF D Z D Z
 ND DI D (im Fluge) zikzikzik D D D DZ DB Z Z Z (Pause) Z.

Die monotypische Häufung von Dg-Gesängen bei der ersten Provokation zeigt deutlich die starke Aktivierung des Territorialverhaltens des Mischsängers, die ihn eindeutig als Dorngrasmücke reagieren ließ. Auch nach der folgenden Provokation reagierte er normal wie Dorngrasmücke. Erst nach der 10. oder 11. Strophe ließ der motivationale Druck nach und das durch diese Aktivierung hervorgerufene Dg-„Übergewicht“ wurde mit vermehrten Zg-Reihungen ausgeglichen. Es drängt sich das Bild der Kompensation in Form eines Schwingungsvorgangs auf. Diese Beobachtung konnte am 7. VI. durch das Vorspiel von D- und Z-Strophen des Mischsängers (Klangattrappe) bestätigt werden.

a) Vorspiel von typischen D-Strophen des Mischsängers Reaktionen:

1. Vorspiel: sofortige Annäherung auf wenige Meter, sofort intensiver D-Gesang, darunter auch DI und variabelere D-Strophen
2. Vorspiel: stereotype einfache D-Strophen
3. und 4. Vorspiel: wie 2., aber nie Warnrufe

b) Vorspiel typischer Z-Strophen des Mischsängers

Reaktionen:

1. Vorspiel: gegenüber D-Vorspiel deutlich verzögerte Annäherung, nachfolgend intensive Warnrufreihe („woid-woid“)
2. und 3. Vorspiel: wie vorige, aber „woid“-Rufe nur in D-Gesang eingestreut

Einer der Versuche mit D-Vorspiel wurde auf Band festgehalten und hatte folgende Antwortsequenz (vgl. Abb. 3):

D D D D B D D D B D D D Z D D D Z D D D D D F-Z D Z Z D Z Z D D ...

Auch hier ist erst die 11. Strophe ein Z-Gesang! Die Erregung des Vogels zeigt sich auch in einer signifikanten Erhöhung des Singtempo ($p < 0,001$) — Verkürzung der Pausen von 2,7 im Spontangesang auf 1,8 s nach der Reizung — und der Verringerung ihrer Variabilität (von 34,7 auf 25,5%). Daß sich bei Fremdanregung (Rivalengesang) der Anteil von D-Strophen auch im territorialen Fluggesang erhöhte, rundet das Bild nur ab.

Verhalten gegenüber Zaungrasmücken

Eine Art der Reaktion wurde im Protokoll der Attrappenversuche wiedergegeben. Eine weitere wurde beobachtet, als nach einer Gesangspause des Mischsängers im beflogenen Revier eine Zaungrasmücke sang, die kurz darauf vom Mischsänger verjagt wurde. Zwischenartige Verfolgungsjagden kommen jedoch auch bei anderen Singvögeln vor (CATCHPOLE 1978).

Sichtbares Verhalten und Gesangstyp

Es war deutlich, daß die Z-Strophen im sichtbaren Verhaltenskontext wie Dg-Gesänge behandelt wurden. Sie traten in allen Gesangssituationen auf. Das Verhalten war also ganz das einer Dorngrasmücke. Alle bisher dargestellten Beispiele weisen darauf hin, daß beim Mischsänger die Dg-Strophen ein Ausdruck starken artspezifischen Motivationsdrucks waren, während Zg-Strophen einer „entspannteren“ Motivationslage entsprangen, also nicht im Populationskontext im Sinne von TEMBROCK (1980) eingesetzt wurden. Die Entscheidung zwischen beiden Gesangstypen scheint dem Prinzip des Höchstwertdurchlasses (HASSENSTEIN 1970) zu folgen.

4. Diskussion

Während man den in der Literatur genauer dargestellten zwei Grasmückenmischsängern strukturell und klanglich noch gewisse Ähnlichkeiten zwischen Vorbild und Sänger zugestehen kann, ist diese Distanz im von uns beschriebenen Fall unbestreitbar größer. Nicht verkennen darf man jedoch die Einheitlichkeit aller Grasmückengesänge, die es besonders dem ornithologischen Anfänger schwer macht, diese Arten danach sicher zu bestimmen. Unser Beispiel erweitert also die Kenntnis der Gesangslernfähigkeit der Dorngrasmücke nicht nur um eine weitere Art, sondern um eine ziemlich unähnliche Gesangsstruktur. Dabei ist zu beachten, daß dieser Mischsänger (im folgenden DZ-Sänger genannt) im Gegensatz zu dem von BERGMANN (1973) beschriebenen Exemplar den Fremddgesang nur im Fluggesang in eigene Strophenstrukturen einbaute und ihn im übrigen Verhaltenskontext sozusagen als „Ersatz“ für artspezifische Strophen ein-

setzte. Wir möchten daher für diesen Fall die Bezeichnung „Zweit“- oder „Zwillingsgesang“ verwenden, da uns die Interpretation als „Imitation“ (BERGMANN 1973) hier aus folgenden Gründen unzutreffend erschiene:

- Imitationen anderer Arten treten beim DZ-Sänger in ganz bestimmten Strophen-typen auf und sind meist Vor- oder Nachelemente von Motivstrophen;
- die vom DZ-Sänger gebrachten Imitationen (in den DI-Strophen und den unidentifizierten ZI-Strophen) waren nie vollständige artfremde Gesänge;
- die Häufigkeit der Zwillingsstrophen (Z, „zik“-Reihe, wohl auch ZI) entsprach etwa der der arteigenen Strophen (D, DI, DF, DB) und lag damit ungleich höher gegenüber den Imitationen anderer Vogellaute;
- von der Vorbildart des Zwillingsgesangs existieren 2 (3?) verschiedene Lauttypen im Repertoire des DZ-Sängers.

Am auffallendsten ist sicher das „Lagekriterium“ der Z-Strophen im Verhaltenskontext: sie wurden in allen Fällen an Stelle des artgerechten Gesanges in die Strophenfolgen eingebaut, so auch beim Vortrag von einer Singwarte und im Fluggesang in Mischung mit DI. Man könnte den Vorgang als partielle Substitution des Dg-Motivgesangs durch Zg-Motivgesang bezeichnen. Mit dieser Charakterisierung ist der begründeten Unterscheidung zwischen obligatorischem Gesangslernen in einer zeitlich begrenzten Phase — Lernen am Vorbild der eigenen Species — und fakultativem Gesangslernen mit sensiblen Phasen und begrenzt fortbestehender Imitationsfähigkeit — Lernen artfremder, z. T. auch abiotischer Klänge und Einbau in den Artgesang; vgl. auch WALLSCHLÄGER (1978, 1981) — Genüge getan (s. TEMBROCK 1980). Unter diesem Aspekt könnte man die in der obigen Liste aufgeführten Mischsänger in drei Typen aufteilen.

1. Einseitig erweiterte Imitation: es werden (auf welchem Wege?) bevorzugt Lautfolgen anderer Arten in den eigenen Gesang aufgenommen, die strukturell oder klanglich Lautfolgen des eigenen Gesanges ähneln (z. B. Baumpieper, auch Teichrohrsänger imitieren gelegentlich sogar im aktuellen Kontext — JUNG, eig. Beob. —, so daß die Einbeziehung von Sumpfrohrsängerphrasen nicht verwundert). Die Wahl der imitierten Arten ist im wesentlichen ökologisch bedingt.
2. Mischgesang: Gesänge oder Phrasen verwandter Arten werden in den eigenen Gesang eingeflochten. Eine entfernte strukturell-klangliche Ähnlichkeit zwischen fremden und eigenen Phrasen ist möglich. Dieser Gesangstyp ist durch die Verwandtschaft von Vorbild- und Mischsänger-Art bedingt (hierher gehören wohl alle bisher publizierten Fitis-Zilpzalp-Mischsänger).
3. Zwillingsgesang: ähnlich dem Mischgesang, doch finden sich komplette Strophen der Vorbildart im Gesangsrepertoire, und zwar sowohl mit den arttypischen Strophen verflochten (immer?) als auch völlig separat von diesen (DZ-Sänger, Wald- und Gartenbaumläufer).

Künftige Beispiele werden zeigen, ob diese Einteilung allgemein gültig ist.

Legen wir das unter 1. erwähnte Lernprogrammprinzip der Singvogelgesänge (BERGMANN 1973) zu Grunde, erweitert unser Beispiel die Kenntnis über die Gesangslernpotenz der Dorngrasmücke: dieser Vogel muß sowohl im sensorischen Speicher (obligatorisches Gesangslernen in der Jugendphase) als auch im motorischen Speicher (verfügbare Fähigkeiten zum Erzeugen bestimmter Lautstrukturen und -folgen) das Programm für beide Artgesänge enthalten haben! Dies bedeutet, daß Programme im moto-

rischen Speicher der Dorngrasmücke nach bisheriger Kenntnis sowohl Dorn-, als auch Mönchs- und Zaungrasmückengesänge realisieren können. Man ist versucht, hier an allgemeine genetische fixierte Potenzen der Gattung *Sylvia* in gleicher Weise zu denken wie es die Taxonomie mit anatomisch-morphologischen Merkmalen macht (z. B. bei Grasmücken: Körperform, wiederkehrende Zeichnungsmuster usw.). Wenn gruppenspezifische Färbungsatavismen möglich sind (z. B. teilalbinotisch weißer Brustring bei der Amsel (*Turdus merula*); JUNG 1968), so sollte man dies konsequenterweise auch für das akustische Verhalten annehmen können. Für solche gattungsspezifischen genetischen Potenzen spricht auch, daß sowohl sibirische als auch spanische Zilpzalpe hörbare phonetische und syntaktische Gemeinsamkeiten mit dem Fitisgesang aufweisen (THIELCKE et al. 1978, SCHUBERT 1982). Wir vermuten, daß die meisten Gesänge der Passeriformes in ähnlicher Weise von nur wenigen Genen gesteuert werden, wie dies für die ebenfalls klar unterscheidbaren Männchenkleider gilt (SIBLEY 1957). Das bedeutet, daß die Unterschiede der Genome verwandter Arten geringer sind als es die Männchen in Färbung und Gesang „vortäuschen“ (ethologische Isolation).

Interessant ist im Gegensatz zu diesem „aktiven Aspekt“ der Gesangsfähigkeiten des DZ-Sängers, daß er in seinen Reaktionen auf Dg- oder Zg-Gesänge (passiver Aspekt) „ganz normal“ wie eine Dorngrasmücke war. Es muß also eine informationsverarbeitende Instanz geben, die den lernfähigen Speichern übergeordnet ist und „verstehen“, daß Dg-Gesänge mit Dg-Verhalten zu beantworten sind, Zg-Gesänge jedoch nicht (oder nicht in dem Maße). Diese Instanz enthält sicher alle artanzeigenden Merkmale zur Bewertung (Färbung, sichtbares Verhalten, Gesang).

Da gerade an der Dorngrasmücke schon umfangreiche Untersuchungen zur Problematik der angeborenen und erlernten Anteile im Gesang vorliegen (SAUER 1954, BERGMANN 1973, 1978), soll hier auch auf diese Frage noch gesondert eingegangen werden. Einige Parameter des DZ-Gesangs weichen von der Norm sowohl der Dg als auch der Zg ab. Die Dauer der Strophen (vgl. Tab. 2) ist gegenüber den von BERGMANN (1976) und uns ermittelten Werten intermediär: die Z-Strophen sind bei annähernd gleicher Elementanzahl kürzer als die von Zaungrasmücken (der DZ-Sänger singt also schneller), seine D-Strophen hingegen länger als die von Vergleichstieren. Es besteht also eine statistisch nicht sicherbare Tendenz, die an sich unterschiedlichen Strophendauern beider Arten einander anzugleichen. Bemerkenswert erscheint, daß diese Angleichung nicht nur mit dem Fremdgesang, sondern auch mit dem arttypischen Gesang geschieht. Die von SAUER (1954) vertretene weitgehende genetische Fixierung des Artgesangs bei der Dorngrasmücke muß bezweifelt werden. Die Strophensyntax hingegen stimmt mit der mitteleuropäischer und zentralasiatischer Artgenossen überein.

Die Ergebnisse werfen natürlich, wie bei Mischgesang überhaupt, die Frage nach dem Entstehen solcher Phänomene auf. Hierüber gibt es nur bruchstückhafte Kenntnisse, die wir zu vorläufigen Annahmen zusammensetzen haben. Sicher scheint, daß in der optimalen Gesanglernphase des Jungvogels der Gesang gelernt wird, den er am häufigsten hört und/oder zu dessen Träger eine besondere raum-zeitliche Bindung besteht (KROODSMA & PICKERT 1980, WALLSCHLÄGER 1981). Der Verlust des Vaters oder das Mitfüttern durch ein ♂ der Zwillingart in dieser Phase könnte eine Ursache für Mischgesang sein (THIELCKE mdl.). Es ist aber noch unklar, ob zwei Gesänge zur gleichen Zeit gelernt werden (zumindest beim Menschen kann das gleichzeitige Erlernen zweier Sprachen zu schweren Störungen in der Sprachentwicklung führen). Interessant sind in diesem Zusammenhang Befunde am nordamerikanischen Sumpfaunkönig, *Cistothorus*

palustris: im Juni geschlüpfte Junge lernen den Gesang des Vaters (Ortsdialekt) genau und innerhalb von 60 bis 80 Tagen. Im August geschlüpfte ♂♂ beginnen mit dem Lernen, sofern Vorbilder noch singen, unterbrechen die Lernphase jedoch, ziehen aus dem Brutgebiet fort und lernen im Frühjahr, vielleicht an anderem Ort und in einer anderen Population, weiter und dann offenbar einen anderen Dialekt. Die Autoren wiesen auch die Abhängigkeit der Lernintensität von der Menge des Gesangsangebots experimentell nach (KROODSMA & PICKERT 1980). Sollte dieser Modus einer umweltabhängigen Steuerung der sensiblen Gesangslernphase auch bei der Dorngrasmücke wirken, wäre ein späteres Dazu-Lernen des zweiten Gesangstyps (wohl des arteigenen) denkbar.

Die Vielzahl der noch ungeklärten Probleme in der Mischsänger-Frage macht das große Interesse an Sofortmeldungen solcher bioakustischen Phänomene deutlich. Auf eine praktische Seite möchten wir mit dieser Darstellung unbedingt auch hinweisen: der erfahrene Feldbeobachter kann auch mit einfachen Mitteln (z. B. Schriftprotokoll) Informationen sammeln, die einer aussagekräftigen Analyse zugeführt werden können.

Zusammenfassung

Eine im Juni 1980 bei Graal-Müritz (Mecklenburgische Ostseeküste) beobachtete Dorngrasmücke, *Sylvia communis*, äußerte neben den arteigenen Strophentypen zu etwa gleichen Teilen Gesang und „zik“-Rufe der Zaungrasmücke, *S. curruca*. Die beiden Artgesänge wurden sowohl separat (substituierend) als auch gereiht vorgetragen, weshalb das Phänomen nicht als Imitation, sondern als Zwillings-Gesang bezeichnet wird. In der syntaktischen Struktur weichen die Strophentypen von der jeweiligen Artnorm kaum ab. Lediglich in der Strophendauer findet sich eine Tendenz der Annäherung der artspezifischen Parameter. In Versuchen mit Klangattrappen reagierte der Vogel wie eine Dorngrasmücke. Es werden die Formen des Mischgesangs erörtert und deren Beziehung zur Imitation (Spotten), die Problematik des Gesangslernens, die Möglichkeiten der Entstehung von Mischgesang, die genetischen Potenzen und die Lernfähigkeit der Dorngrasmücke diskutiert. Genetische Lerndispositionen werden vielleicht nur durch wenige Gene manifestiert und sind bei verwandten Arten sehr ähnlich, was zur Aufnahme von Gesang nahe verwandter Arten ins eigene Repertoire führen kann.

Literatur

- BERGMANN, H.-H. (1973): Die Imitationsleistungen einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*). — J. Orn. 114, 317–338.
- (1976): Konstitutionsbedingte Merkmale in Gesängen und Rufen europäischer Grasmücken (Gattung *Sylvia*). — Z. Tierpsychol. 42, 315–329.
- (1978): Zur gesanglichen Lerndisposition bei Grasmücken (Gattung *Sylvia*, Passeriformes, Aves). — Verh. Dt. Zool. Ges. 1978, 188.
- & H.-W. HELB (1981): Vogelstimmen Schwarz auf Weiß. IV. Mischsänger — eine bioakustische Sensation. — Welt der Tiere 8 (5), 17–20.
- & — (1982): Die Stimmen der Vögel Europas. — München, Wien & Zürich.
- & J. WEISS (1976): Die Gesangsmerkmale einer Mischsänger-Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla* (L.)) und ihres artfremden Vorbilds der Orpheusgrasmücke (*S. hortensis hortensis* (Gm.)). — Bonn. zool. Beitr. 27, 53–66.
- CATCHPOLE, C. K. (1978): Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by play-back experiments in areas of sympatry and allopatry. — Anim. Behav. 26, 1072–1080.
- HASSENSTEIN, B. (1980): Instinkt, Lernen, Spielen, Einsicht. Einführung in die Verhaltensbiologie. — München.

- HINDE, R. A. (1973): Das Verhalten der Tiere. Bd. II. — Frankfurt/Main.
- JUNG, N. (1968): Teilalbinotische Amsel mit *torquata*-Muster. — Falke **15**, 282—283.
- KROODSMA, D. E. & R. PICKERT (1980): Environmentally dependent sensitive periods for avian vocal learning. — Nature **288** (5790), 477—479.
- SAUER, F. (1954): Die Entwicklung der Lautäußerungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken (*Sylvia c. communis*, Latham) im Vergleich mit später isolierten und mit wildlebenden Artgenossen. — Z. Tierpsychol. **11**, 10—93.
- SCHUBERT, M. (1969): Untersuchung über die akustischen Parameter von Zilpzalp-Fitis-Mischgesängen. — Beitr. Vogelkd. **14**, 354—368.
- (1982): Zur Lautgebung zentralasiatischer Laubsängerarten (*Phylloscopus*; Aves, Sylviidae). — Mitt. zool. Mus. Berlin **58**, 109—128.
- SIBLEY, C. G. (1957): The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridisation in birds. — Condor **59**, 166—191
- TEMBROCK, G. (1977): Tierstimmenforschung. Neue Brehm-Büch. **250**, Wittenberg Lutherstadt.
- (1980): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. — Jena.
- THIELCKE, G. (1977): Die Programmierung von Vogelgesängen — Vogelwarte **29** (Sonderheft), 153—159.
- , K. WÜSTENBERG & P. H. BECKER (1978): Reaktion von Zilpzalp und Fitis (*Phylloscopus collybita*, *Ph. trochilus*) auf verschiedene Gesangsformen des Zilpzalps. — J. Orn. **119**, 213—226.
- WALLSCHLÄGER, D. (1978): Imitationsleistungen eines Blaukehlchens, *Luscinia svecica* (L.). — Ann. Orn. **2**, 173—181.
- (1981): Analyse von Konstruktionsprinzipien der Lautäußerungen eines „sprechenden“ Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*). — Ann. Orn. **5**, 3—13.
- (1982): Beziehungen zwischen Konstitution und Gesangsparametern bei Passeriformes. — Ann. Orn. **6**, 115—135.
- (in Vorb.): Zum Mischgesang von Fitis und Zilpzalp (*Phylloscopus trochilus*, *Ph. collybita*).

Anschriften der Verfasser: NORBERT JUNG, DDR-1115 Berlin, Viereckweg 87, und DIETER WALLSCHLÄGER, DDR-1040 Berlin, Sektion Biologie der Humboldt-Universität, Invalidenstr. 43