

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
Vogelwarte Radolfzell

Vergleich von Lautäußerungen der Gattung *Regulus* (Goldhähnchen) als Beitrag zur Systematik

von

PETER H. BECKER, Radolfzell-Möggingen

1. Einleitung

Lautäußerungen sind in den letzten Jahren häufig zur Ermittlung von Verwandtschaftsbeziehungen bei Singvögeln herangezogen worden (Güttinger 1970, 1976, Güttinger und Nicolai 1973, Lanyon 1969, Löhl 1963, Löhl und Thielcke 1973, Marshall 1964, Martens 1975, Nicolai 1964, Schubert, G. und M. 1969, Stein 1963, Thielcke 1961, 1962 b, 1964 a, b, 1968, Wickler 1973, Vaurie und Schwartz 1972). Derartige Untersuchungen werden erschwert durch den bedeutenden Anteil des Lernens an der Ontogenie von Gesängen und einem Teil der Rufe (Löhl 1963), durch mangelnde Kenntnis über die Motivation verschiedener Lautäußerungen und durch möglichen Selektionsdruck auf Verschiedenheit, auf Anpassung an Biotopbedingungen und auf interspezifische Verständlichkeit von gewissen Lauten. Thielcke (1968) konnte immerhin zeigen, daß die Gesänge und Alarmrufe der Gattung *Parus* im Bauplanprinzip übereinstimmen, durch das die Pariden gut von anderen Familien abgegrenzt sind. Den Alarmrufen nach können die Meisen in drei Gruppen eingeteilt werden, die sich auch durch andere systematische Merkmale ergeben.

Diese Arbeit stellt einige Lautformen von *Regulus*-Arten vor und prüft die Reaktion von *R. regulus* und *R. ignicapillus* auf Lautäußerungen anderer (Unter-)Arten mit dem Ziel, weitere Hinweise zur viel diskutierten Systematik und Evolution der Gattung *Regulus* zu erhalten.

Mein Dank gebührt Dr. G. Thielcke für viele Anregungen und Tonbandaufnahmen, Dr. H. Löhl für manchen Ratschlag, Professor Dr. J. Martens für Tonbandaufnahmen aus Nepal und dem Cornell-Laboratorium, Ithaka, für Lautäußerungen von *R. satrapa*. Dankenswerterweise fertigten meine Frau die Abbildungen, K. Wüstenberg die Fotografien und Dr. C. Catchpole die englische Zusammenfassung an.

2. Material und Methoden

Abkürzungen

Wg: Wintergoldhähnchen (*R. regulus*)

Sg: Sommergoldhähnchen (*R. ignicapillus*)

Tonbandaufzeichnungen und Klangspektrogramme

R. regulus: Tonbandaufnahmen in Nord-, West- und Südeuropa aus den Jahren 1972—1975 (s. Becker 1977 a).

R. ignicapillus: Tonbandaufnahmen in West- und Südeuropa und Marokko aus den Jahren 1972—1975 (s. Becker 1977 a).

R. regulus himalayensis: Die Aufnahmen fertigte Dr. J. Martens im Jahre 1973 in Nepal an. Sie stammen von Gompa bei Tarakot (2 ♂) und von Ringmo am Phoksumdo See, etwa 100 km von Gompa entfernt. 3 ♂, 71 Strophen, 56 Sonogramme.

R. spec. teneriffae: Tonbandaufnahmen von Dr. G. Thielcke von Teneriffa 1971. 16 ♂, 165 Sonogramme von Strophen, einige Sonogramme von Rufen.

R. satrapa: Das Cornell-Laboratorium stellte die Aufnahmen aus den Jahren 1959—1966 zur Verfügung (Ostamerika). 3 ♂, ca. 40 Strophen, 30 Sonogramme und einige Sonogramme von Rufen.

R. calendula: Der Schallplatte „A field guide to western bird song“ von R. T. Peterson, Houghton Mifflin Company, Boston, wurde die Strophe entnommen (1 ♂, 1 Strophe).

Mit dem Sonographen Kay Electric 6061 A (Filterbreite 300 Hz) wurden die Lautäußerungen spektrographiert.

Klangattrappenversuche und Statistik

Die Methodik der Klangattrappenversuche ist bei Becker (1976) ausführlich dargestellt. Hier sei das Wichtigste wiederholt.

Mit einer Bandschleife von 10 s Dauer wurden die ausgewählten Gesangstrophen und Rufe zehnmal zu den fertigen Klangattrappenserien vervielfältigt, die somit alle von gleicher Dauer sind (Bandgeschwindigkeit 19 cm/s).

Ein Versuch besteht im Vorspiel der zu prüfenden Klangattrappe (Versuchsserie) und im nachfolgenden Vorspiel einer Kontrollserie, die entweder die art-eigenen Gesangstrophen von Wg und Sg (s. Abb. 2, bei Becker 1976) oder deren art-eigene Rufe (s. Abb. 7: Kontrolle) umfaßt. Die Serien ertönen im Freiland aus dem Lautsprecher „Speaker Amplifier DH“ der Firma Kudelski, abgespielt von den Tonbandgeräten Kudelski Nagra 4.2 oder III, mit immer gleicher Lautstärke und vom gleichen Ort.

Die Versuche wurden von März bis Mai (1972, 1975) in Nadelwäldern des westlichen Bodenseeraumes durchgeführt (die Mehrzahl im Landschaftsschutzgebiet Bodanrück).

Die Annäherung der ♂ an die Schallquelle zeigt, inwieweit eine Klangattrappe als „artspezifische“ Nachricht „verstanden“ wird oder nicht. Als positive Reaktion gilt, wenn sich ein ♂ in einen Umkreis von weniger als 10 m dem Lautsprecher nähert, als schwach positive Reaktion, wenn eine eindeutige Annäherung vorliegt, der Vogel aber weiter als 10 m von der Schallquelle entfernt bleibt.

Nachdem sich die Versuchstiere wieder beruhigt und entfernt haben (wenn keine Reaktion vorliegt, nach einer Minute), erfolgt das Vorspiel der Kontrollserien (zuerst der Sg-, dann der Wg-Kontrollserie; die Wg- und Sg-Laute sowie der Teneriffagoldhähnchen-Laut I wurden bei beiden Arten getrennt überprüft (s. Abb. 7). Die artigen Gesangsstrophen, als Versuchs- und als Kontrollserie vorgespielt, beantworteten jeweils alle Versuchstiere mit Annäherung (Becker 1976); fast alle Versuchstiere reagierten auf die als Versuchs- und Kontrollserie vorgespielten Laute (s. Abb. 7: Kontrolle).

Den Abbildungen sind die Zahl der Versuche (n = verschiedene überprüfte ♂) pro Klangattrappe und als Säulendiagramm die Reaktion von Wg und Sg auf die Klangattrappe in prozentalem Vergleich zur Kontrollreaktion zu entnehmen. Liegt bei der Versuchsserie eine „schwächere“ Reaktion (Annäherung nur bis auf 10 m) als auf die Kontrollserie vor, erscheint der entsprechende Reaktionswert in der Säule weiß. Außerdem sind folgende Wahrscheinlichkeiten (p : nur Stellen hinter dem Komma) angegeben:

1. p -Spalte: Wenn auf die Versuchsserie gesichert ($p < .05$) schwächer als auf die Kontrollserie reagiert wurde (Vorzeichentest, einseitig; Weber 1967);
2. p -Wert unterhalb der Klangattrappe: Wenn diese von Wg und Sg gesichert verschieden beantwortet wurde (Chiquadratstest, Sachs 1972).

Die Klangattrappen sind mit einer Zeit- (0,55) und Frequenzmarkierung (7—8 kHz) versehen.

3. Gesänge und Rufe der Gattung *Regulus*

3.1. *R. regulus regulus*

Der Gesang des Wintergoldhähnchens in Westeuropa wurde ausführlich beschrieben (Becker 1974 und 1977 a). Die Strophe besteht aus einem Anfangs-, Haupt- und Schlußteil (s. Abb. 8), dessen Elemente im Gegensatz zu ersteren Strophenteilen (mit Ausnahme von Element C) einen weiten Frequenzbereich einnehmen (1 bis über 8 kHz). Ein ♂ singt bis zu 18 verschiedene Schlußteile, deren Mehrzahl auch von anderen ♂ einer Population beherrscht wird. Anfangs- und Hauptteil der Gesangsstrophe eines ♂ und einer Population sind stereotyp. In Mitteleuropa wird der Hauptteil von der mehrfachen Wiederholung einer Elementgruppe gebildet, bestehend aus 5 in der Tonhöhe versetzten Elementen (s. Abb. 8, Strophe Silkeborg). Als dialektartige Abwandlungen können in Randpopulationen mehrere dieser Elemente umgestellt oder verändert sein (Abb. 8, Strophe von Rouen und Soria). In der Soria-Wg-Population, wo am Hauptteilanfang nur ein Element mehrfach gereiht wird, findet sich eine Elementgruppe einzig als „Rest“ am Hauptteilende.

Haupt- und Schlußteil können auch einzeln gesungen werden (Becker 1974, 1976). Serien von Schlußteilen sind bei hoher Erregung der ♂, wie bei Rivalenauseinandersetzungen, und bei der Kommunikation von ♂ und ♀ zu vernehmen (Thaler mündlich).

Aus Abb. 7 sind die häufig zu hörenden WG-„Erregungs“- und Alarmlaute ersichtlich. Weitere Wg-Laute finden sich bei Becker 1977 b, Abb. 3.

3.2. *R. regulus azoricus*, *R. regulus inermis*

Sonagramme der Gesangstropfen dieser zwei von drei (3. Unterart: *R. regulus sanctaemariae*) auf den Azoren vorkommenden Wg-Unterarten wurden von Knecht und Scheer (1971, S. 287) veröffentlicht. Beide Arten weisen mit Gliederung in Haupt- und Schlußteil die Wg-typische Strophenform auf, während sie sich im Aufbau des Hauptteils unterscheiden. Die *R. regulus-inermis*-Strophe zeigt die für Wg in Europa typischen Frequenzunterschiede der Elemente in einer wiederholten Elementgruppe, *R. regulus azoricus* hingegen singt einen Hauptteil, der eher an die Sg-Strophe erinnert und nur am Anfang Frequenzunterschiede aufweist. Die abgebildeten Alarmlaute und dem Alarmlaut ähnlichen Rufe sind ebenfalls Wg-artig.

Von Marler und Boatman (1951) wurden *R. regulus-azoricus*-„Laute“ geschildert, die von den ♂ „variously“ wiedergegeben werden und an Meisenrufe erinnern sollen. Den Wortbeschreibungen einer Abfolge dieser Lautäußerungen nach handelt es sich um nichts anderes als um einzelne Schlußteile, die ohne Hauptteil gesungen werden. Dieses normale Wg-Verhalten kommt in Europa regelmäßig vor: bei der Kommunikation von ♂ und ♀ und bei hoher Erregung der ♂ (s. o.). Viele Schlußteile hören sich „meisenartig“ an, da einzelne Elemente auch sonographische Ähnlichkeit mit Meisenelementen besitzen und vermutlich als Imitationen in die Schlußteile aufgenommen wurden (Becker 1974).

Marler und Boatman hingegen erklären diese Lautäußerungen mit „voice-range extension“, also mit Kontrastverlust, da auf den Azoren keine Meisenarten leben und somit der selektive Druck in Richtung Lautdivergenz fehlt. Von anderen Autoren wird dieses Beispiel für Kontrastverlust des öfteren zitiert.

3.3. *R. regulus himalayensis*

Alle drei aufgenommenen ♂ sangen die in Abb. 1 nebst einigen Schlußteilen wiedergegebene Strophe. Auch hier finden wir das Wg-übliche Gesangsschema: Ein stereotyper Hauptteil und mehrere Schlußteile, insgesamt 12 verschiedene, von denen 5 bei allen drei ♂, 3 bei 2 ♂ auftraten. Zwei ♂ mit je 32 Strophen sangen 8 und 9 Schlußteile: damit scheint das Repertoire ärmer zu sein als das der europäischen Wg (bis zu 18 Schlußteile). Wie bei *R. r. regulus* können auch bei dieser Unterart zwei Schlußteile kombiniert werden. Der Hauptteil der Strophe enthält ein im Frequenzbereich von 7 bis 9 kHz liegendes gereihtes Element; eine Elementgruppe und Frequenzwechsel der Elemente fehlen.

3.4. *R. spec. teneriffae*

Der Gesang des Teneriffa-Goldhähnchens (Abb. 2) entspricht im Bauprinzip wiederum dem Wg-Gesang, wenn auch der Hauptteil — ähnlich wie

bei *R. regulus himalayensis* — aus hochfrequenten, ohne Frequenzwechsel kombinierten Elementen besteht. Vier sehr variable Elemente bilden diesen Hauptteil (Abb. 2 a, b, g), von denen drei innerhalb einer Strophe auftreten können. Ein ♂ singt bis zu 6 Hauptteiltypen. Zwischen Hauptteil und Schlußteil sind oft weitere Elemente eingefügt (Abb. 2 a).

Die Schlußteile bestehen wie die des Wg aus den verschiedenartigsten Elementen, von denen einige Ähnlichkeit zu Wg-Schlußteilelementen haben (z. B. Abb. 2 f). Zwei ♂ brachten Schlußteile, die an den Sg-„Weia“-Laut erinnern (Abb. 2 i und Abb. 7). Ein ♂ mit 29 sonographierten Strophen sang 21 Schlußteile. Nur wenige Schlußteile kommen bei zwei oder mehreren ♂ vor; einige sind in Abb. 2 a bis f dargestellt. Die Mehrzahl der ♂ kombiniert die Schlußteilelemente zu individualtypischen Schlußteilen.

Der Gesang des Teneriffa-Goldhähnchens zeichnet sich durch größere Variabilität als der Wg-Gesang in Europa aus.

Einige Laute sind in Abb. 3 zusammengestellt. Die „Erregungslaute“ zeigen größere Ähnlichkeit mit den entsprechenden Wg- als Sg-Lauten (vgl. Abb. 7 und Becker 1977 b: Abb. 3).

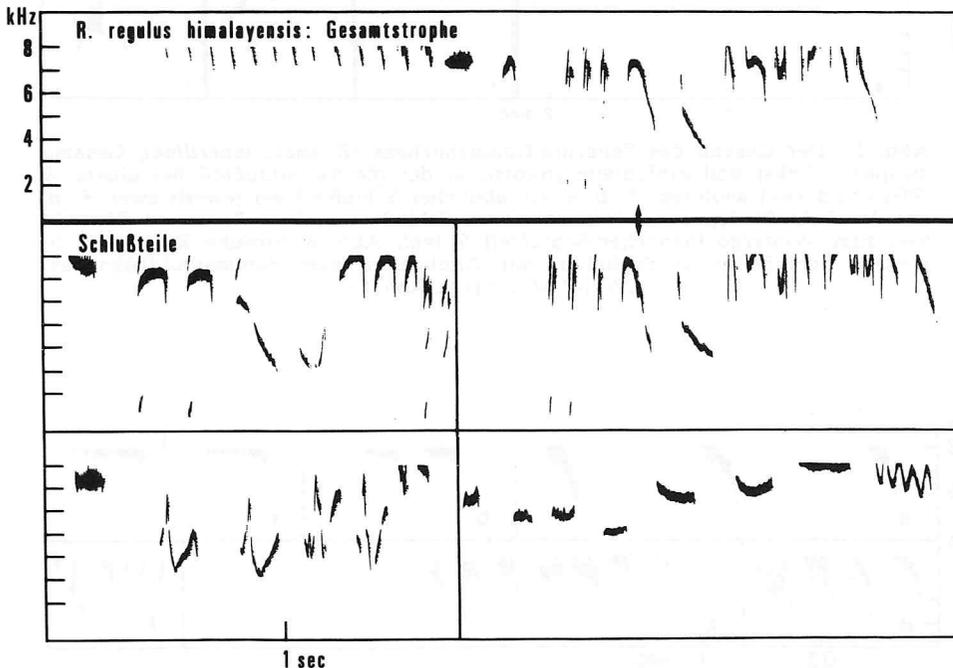


Abb. 1: Gesamtstrophe und einige Schlußteile von *R. regulus himalayensis*. Ein von zwei ♂ gesungener, fast gleicher Schlußteil ist durch einen Pfeil gekennzeichnet.

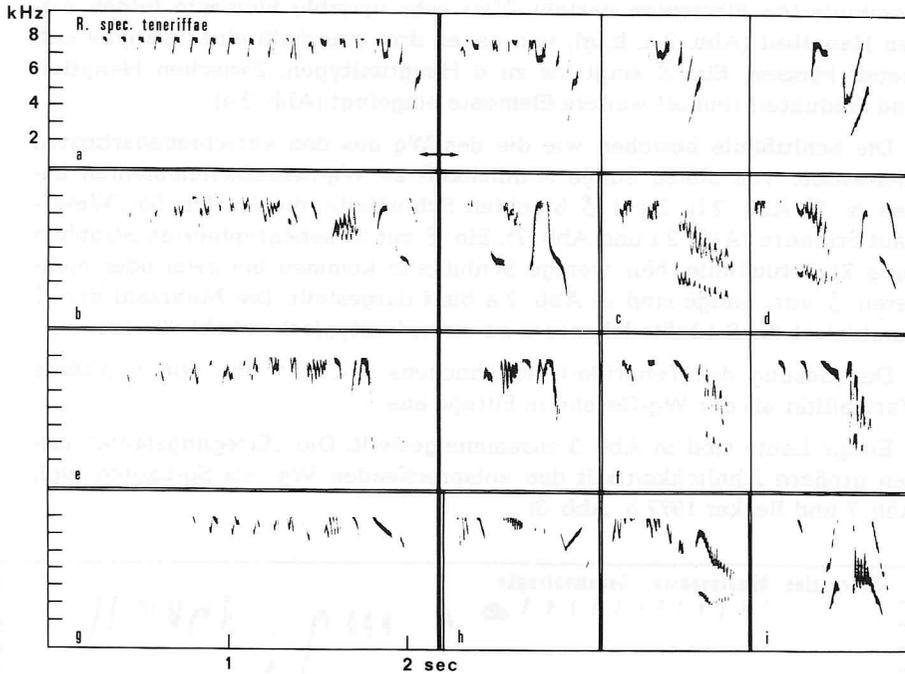


Abb. 2: Der Gesang des Teneriffa-Goldhähnchens (*R. spec. teneriffae*), Gesamtstrophen (links) und Schlußteile (rechts): a) der gleiche Schlußteil bei einem ♂ (Pfeil) und zwei weiteren ♂; b, e) ein ähnlicher Schlußteil bei jeweils zwei ♂; d) aus den Schlußteilen c und b kombinierter Schlußteil; f) Schlußteile mit Ähnlichkeit zum Wintergoldhähnchen-Schlußteil 9 (vgl. Abb. 8, Strophe Rouen); g, h) weitere Schlußteile; i) Schlußteil mit Ähnlichkeit zum Sommergoldhähnchen-„Weia“-Motiv (vgl. Abb. 5 c).

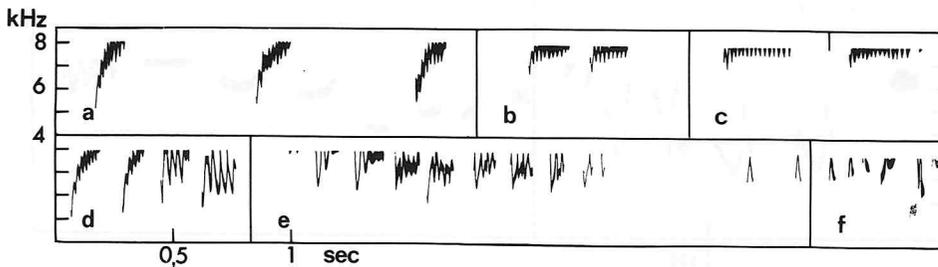


Abb. 3: Rufe des Teneriffa-Goldhähnchens (*R. spec. teneriffae*). Erregungslaute, a—d (d: die beiden ersten Rufe); Alarm- (d: die beiden letzten Rufe, e: die ersten Rufe) und Stimmföhlungsrufe (e: die beiden letzten Rufe und f).

3.5. *R. satrapa*

R. calendula und *R. satrapa* vertreten die Gattung in Amerika. *R. satrapa* wird von den meisten Autoren (Hartert 1910, Mayr 1956, Desfayes 1965) in die Wg-Verwandtschaft gestellt, obwohl die Kopfzeichnung eher an das Sg erinnert.

Die Gesangsanalysen befürworten die Verwandtschaft mit dem Wg (Abb. 4): Der für *R. regulus* typische zweiteilige Gesangsaufbau aus einem stereotypen Hauptteil und variablen Schlußteil kennzeichnet auch diese Art. Der Hauptteil besteht aus hochfrequenten, langen Elementen, am Strophenbeginn durch längere Elementabstände getrennt, während die Schlußteilelemente ein breites Frequenzspektrum einnehmen. Ein ♂ (Gesangstrophe Abb. 4 oben) singt 7 verschiedene Schlußteile.

Die Laute weisen eine dem Wg-Erregungslaut im Tonhöhenverlauf und der Dauer ähnliche Gestaltung auf (Abb. 7), sind aber stark frequenzmoduliert. Kampflaute von *R. satrapa* entsprechen denjenigen vom Wg (vgl. Becker 1977 b, Abb. 3).

3.6. *R. calendula*

Diese Art weicht in Morphologie und Verhalten am meisten von anderen Goldhähnchenarten ab (Mayr 1956). Die Gesangstrophe besitzt einen sehr langen zweiten Teil mit kräftigem, vollen Klang, der aufgrund seiner tiefen Tonlage kein Goldhähnchen vermuten läßt (Abb. 4).

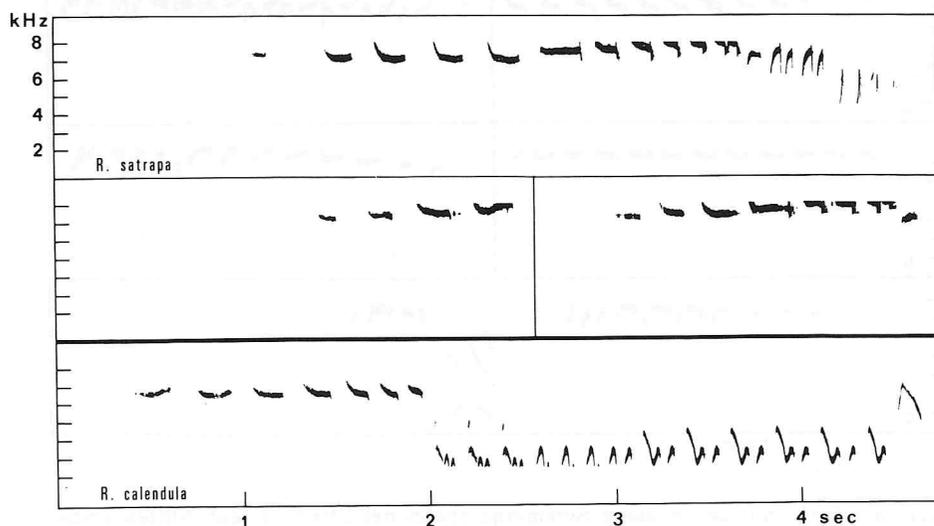


Abb. 4: Gesangstropfen von *R. satrapa* und *R. calendula*.

Immerhin fällt auch bei *R. calendula* eine Zweiteilung der Gesangsstrophe auf, außerdem die gute Übereinstimmung der Elemente des ersten Teils mit denen der *R. satrapa*-Strophe.

3.7. *R. ignicapillus*

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen *Regulus*-Gesangsformen fehlt den Sg-Strophen ein Schlußteil (s. Becker 1974 und 1977 a). Die Strophen bestehen aus 1 bis 5 — selten 6 — zu Phrasen gereihten Elementen. Ein ♂ singt bis zu 5 Strophentypen. Ein- und mehrphrasige Strophentypen von europäischen Sg (*R. i. ignicapillus*) und marokkanischen Sg (*R. i. laeneni* van Marle und Voous 1949) stellt Abb. 5 vor. Bis auf dialektartige Elementvarianten weichen die Unterarten im Strophenaufbau nicht voneinander ab (weitere Gesangsstrophen s. Becker 1977 a).

In höchster Erregung, wie bei Rivalenauseinandersetzungen und Balzverhalten (Thaler mündl.), äußern Sg das „Weia-Motiv“, das man im Freiland nur ganz selten zu hören bekommt (Abb. 5 c). Es wird einzeln vorgebracht, an eine Strophe angehängt oder eingefügt und erinnert im Aufbau durch die einen weiten Frequenzbereich durchlaufenden Elemente an die Schlußteile der anderen *Regulus*arten.

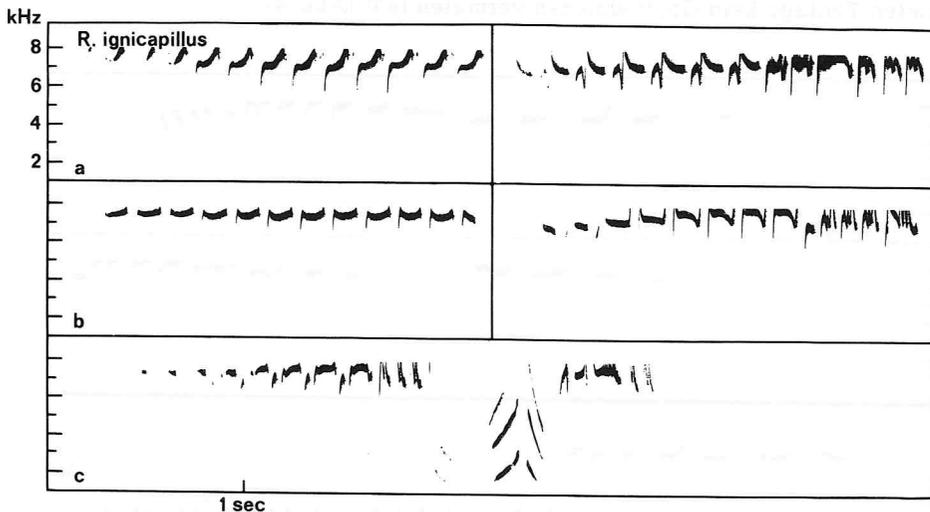


Abb. 5: Ein- und mehrphasige Sommergoldhähnchen-Strophen aus Mitteleuropa (a) und Marokko (b). Die Strophe c (Spanien) enthält das selten zu hörende „Weia“-Motiv, welches viel leiser als die Strophe ist und daher nur durch stärkere Aussteuerung und Nachzeichnen so gut sichtbar gemacht werden konnte.

Wie der Gesang, so weichen auch Sg-Laute von denen der Zwillingart ab (s. Becker 1977 b, Abb. 3). Die Erregungs- und Alarmlaute beider Arten zum Vergleich zeigt Abb. 7.

Im sympatrischen Verbreitungsgebiet von Wg und Sg wirken deren Lautäußerungen als Unterscheidungsmerkmale: Beide Arten sind in der Lage, die arteigenen Gesänge (s. Becker 1976, 1977 b) und arteigene Laute (Abb. 7) von denjenigen der Zwillingart zu unterscheiden. Die Lautäußerungen kommen als mögliche Isolationsmechanismen in Betracht.

4. Reaktion von *R. regulus* und *R. ignicapillus* auf Gesänge und Laute der verwandten (Unter-)Arten

4.1. Gesänge

Die Reaktionen von Wg und Sg in Südwestdeutschland auf Gesangstropfen von *R. regulus himalayensis*, *R. spec. teneriffae* und *R. satrapa* wurden im Freiland überprüft; sie sind in Abb. 6 vergleichend dargestellt.

Wg reagieren auf die drei Gesangsformen nur schwach. 73 % der Sg beantworten die *R.-satrapa*-Strophe mit Annäherung (nicht signifikant verschieden zur Reaktion auf die arteigene Strophe). Auf die Strophen der beiden anderen Arten sprechen Sg ähnlich wie Wg kaum an.

Während sich die geringen Reaktionen von Wg und Sg auf die Strophen von *R. regulus himalayensis* und *R. spec. teneriffae* nicht signifikant unterscheiden, wird die *R.-satrapa*-Strophe von den Sg signifikant stärker als

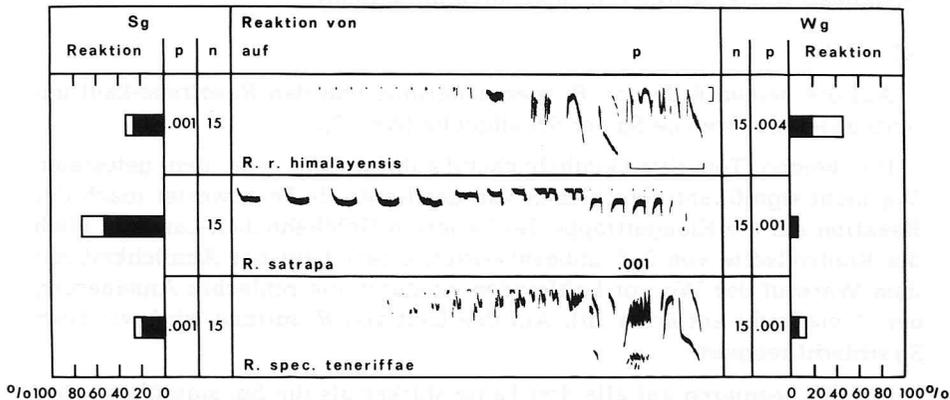


Abb. 6: Reaktion von Winter- und Sommergoldhähnchen in Süddeutschland auf Gesangstropfen verwandter Formen. Als Kontrollstrophen fanden arteigene süddeutschen Gesangstropfen Verwendung. Zur Methode s. S. 102.

von Wg beantwortet. Auf das Vorspiel der Klangattrappe hin näherten sich auch einige Waldbaumläufer (*Certhia familiaris*) der Schallquelle.

Dieses Ergebnis wird durch die für Wg und Sg im süddeutschen Raum ermittelten Gesangsparameter erklärt. Obwohl die Strophen Wg-ähnlich im Aufbau sind, nähern sich nur wenige Wg der Schallquelle, sehr wahrscheinlich, weil in den Hauptteilen der getesteten Gesangsstrophen keine Frequenzwechsel auftreten, die sich als wesentliches Kennzeichen erweisen, an dem Wg in Süddeutschland ihren Gesang erkennen (Becker 1976). Wg reagieren nur auf populationstypische Schlußteile mit Annäherung (Becker 1977 a).

Die meisten Sg reagieren nicht auf die Strophen von *R. r. himalayensis* und *R. spec. teneriffae*, vermutlich da die Elemente fremdartig moduliert und/oder zeitlich zu kurz sind. Sg-Elementen ähnlicher erweisen sich die Elemente des Hauptteils der *R.-satrapa*-Strophe (vgl. z. B. Element B und F; Becker 1977 a). Außerdem gleichen sie den Rivalenlauten des Waldbaumläufers (vgl. Thielcke 1970 oder 1971). Diese Übereinstimmung führt zur Reaktion der beiden Arten.

Thielcke (unveröffentlicht) verglich die Reaktion von Wg und Sg auf eine andere Gesangsstrophe des Teneriffa-Goldhähnchens, die ebenfalls von beiden Arten signifikant ($p < .001$) schlechter mit Annäherung beantwortet wurde als die arteigenen Strophen. Teneriffa-Goldhähnchen-♂ hingegen reagierten zu 50 % auf die mitteleuropäische Sg-Strophe F (aber mit $p < .002$ gesichert schwächer als auf die arteigene Kontrollstrophe). Die Sg-Strophe F steht im Elementaufbau und im phrasenartigen Strophenaufbau der Teneriffa-Goldhähnchen-Strophe näher als die Wg-Strophe, welche nur von 7 % der Teneriffa-Goldhähnchen-♂ mit Annäherung beantwortet wurde (Thielcke unveröffentlicht).

4.2. Rufe

Auf die beiden Rufe von *R. spec. teneriffae* und den *R.-satrapa*-Laut näherten sich nur wenige Sg der Schallquelle (Abb. 7).

Die beiden Teneriffa-Goldhähnchen-Laute werden von den getesteten Wg nicht signifikant verschieden von der Kontrolle beantwortet (nach der Reaktion auf die Klangattrappe des Teneriffa-Goldhähnchen-Lautes II blieb die Kontrollserie von 2 ♂ unbeantwortet; dieser Laut hat Ähnlichkeit mit dem Warnruf der Wg vor Luftfeinden, wodurch die schlechte Annäherung der ♂ vielleicht erklärbar ist). Auf den Laut von *R. satrapa* wird wie beim Sg schlecht reagiert.

Die Wg reagieren auf alle drei Laute stärker als die Sg, signifikant aber nur auf den Teneriffa-Goldhähnchen-Laut I. Die größere Ähnlichkeit der Rufe des Teneriffa-Goldhähnchens mit Wg-Lauten wird durch die Reaktion südwestdeutscher Wg noch unterstrichen.

Während Laute oder Rufe zum Teil genetisch festgelegt sind (Löhr 1963, Nicolai und Güttinger 1973), spielt bei der Gesangsausbildung der bisher untersuchten Singvogelarten Lernen eine wichtige Rolle. Bei systematischen Überlegungen ist zu bedenken, daß die Homologiekriterien bei tradierten Verhaltensweisen ebenfalls anwendbar sind (Wickler 1965): etwa beim Buntspecht-„kit“, das vom Buchfink übernommen wird (Thielcke 1962), den Gesängen der Viduinen, die ihre Wirtsvögel nachahmen (Nicolai 1964, 1973, Payne 1973), oder den Goldhähnchen-Mischsängern, die die Strophe der Zwillingart übernommen haben (Becker 1977 b). In all diesen Fällen sind die Lautäußerungen ursprungsgleich, also homolog, woraus jedoch noch nicht auf nähere systematische Verwandtschaft geschlossen

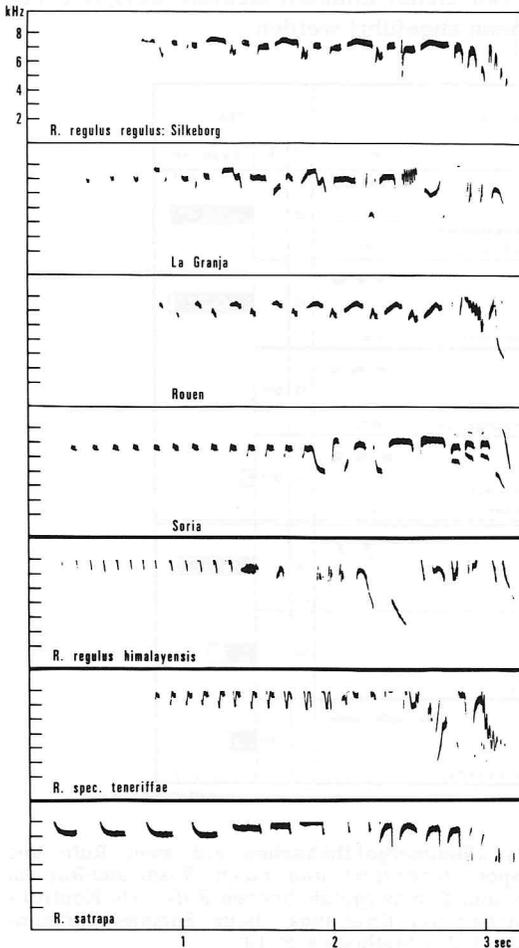


Abb. 8: Ein Vergleich von *Regulus*-Gesangsstrophen mit einem Schlußteil als Merkmal. Die obere Bildhälfte macht die Variabilität von Wintergoldhähnchen-Gesangsstrophen in Europa deutlich.

werden kann. Die Unterscheidung der Begriffspaare homolog-angeboren und homolog-erlernt ist auch bei dieser Untersuchung zu beachten.

Bei 11 von 12 *Parus*-Arten stellt Thielcke (1968) prinzipielle Übereinstimmung im Gesang fest, wenn auch im einzelnen die Unterschiede groß sind. Zu einem entsprechenden Ergebnis führt der Vergleich der Goldhähnchengesänge: Alle bisher bekannten Gesangsformen der Wg-Unterarten und weiterer *Regulus*-Arten, mit Ausnahme des Sg, weisen eine Gliederung der Strophe in einen mehr oder weniger hochfrequenten Hauptteil und einen Schlußteil auf, dessen Elemente ein breites Frequenzspektrum besitzen (s. Abb. 8). Während der Hauptteil stereotyp ist — in geringerem Ausmaße bei *R. spec. teneriffae* (und weiteren [Unter-]Arten?) — singt ein ♂ mehrere Schlußteile. Die für mitteleuropäische Wg charakteristische Wiederholung einer Elementgruppe mit im Frequenzbereich versetzten Elementen tritt nur bei *R. r. regulus* und *R. r. inermis* auf, ist allerdings in einigen Populationen der ersteren Unterart, wie in Rouen und Soria (Abb. 8), ebenfalls reduziert.

Sogar die am meisten vom Goldhähnchen-Typus abweichende Art *R. calendula* singt eine zweigeteilte Gesangsstrophe (Abb. 4).

Alle von mir verhörten Wg sangen Schlußteile, ebenfalls die Mischsänger von Luarca (Becker 1977 b), die auch Sg-Strophen sangen (z. T. als Hauptteil). Das kann als Hinweis darauf verstanden werden, daß der Schlußteil als Wg-Merkmal im Genom verankert ist.

Die Sg-Strophen, sowohl von der Unterart *R. i. ignicapillus* als auch von *R. i. laeneni* (Nordafrika), sind durch das Fehlen eines Schlußteils gekennzeichnet. Auch für *R. i. madeirensis* wird keine vom Sg-Schema abweichende Gesangsform beschrieben (Bannermann 1963), jedoch stehen Tonbandaufnahmen und die klangspektrographische Analyse noch aus. Mischsänger-Sg, die zwar den Wg-Hauptteil perfekt imitierten, sangen dennoch keinen Schlußteil (Becker 1977 b).

Demnach stellt der Schlußteil wahrscheinlich ein stammesgeschichtlich altes und ursprüngliches *Regulus*-Merkmal dar, daß den Sg im Verlauf der Evolution verloren ging. Ein Überbleibsel des Schlußteils könnte das Sg-„Weia“-Motiv darstellen (s. Abb. 5), das wie dieser einen weiten Frequenzbereich einnimmt, oft mit einigen weiteren, den Wg-Schlußteil-Elementen ähnlichen Elementen am Schluß von Strophen steht und nur bei hoher Erregung der ♂ zu vernehmen ist, so in aggressiven Situationen, bei Balzverhalten und Kopula (E. Thaler mündl.). Damit liegt auch Funktionsgleichheit mit den Wg-Schlußteilen vor (s. 3.1.). Für eine solche Deutung sprechen weiterhin dem „Weia“-Motiv ähnliche, aufsteigende oder abfallende Frequenzbänder in den Wg-Schlußteilen (vgl. Abb. 8, die Strophen von Rouen und Soria; vgl. Becker 1977 a: Abb. 16, 17) und den Schlußteilen des Teneriffa-Goldhähnchens (Abb. 2 a, b, d, h, i).

Für die Systematik von geringerem Wert als der Bauplan der Strophen erweisen sich die Reaktionen der süddeutschen Goldhähnchen auf Gesangsstrophen, da sie nur auf solche Merkmale ansprechen, die ihrem wahrscheinlich weitgehend erlernten Gesangsschema entsprechen (homolog-erlernt).

Angesichts der Tatsache, daß Wg bereits schlecht auf Gesänge von Randpopulationen der gleichen Unterart reagieren (s. Becker 1977 a), verwundert es nicht, wenn sie die untypischen Hauptteil- und Schlußteil-Elemente von Unterarten nicht als arteigen erkennen. Eine Reaktion des Sg und des Waldbaumläufers bewirken die Hauptteil-Elemente der *R. satrapa*-Strophe, die deren arteigenen Elementen sehr ähnlich sind. Die Tannenmeise (*Parus ater*) reagiert auf Strophen von *Parus melanolophus* aufgrund der großen Ähnlichkeit wie auf eigene Gesangsstrophen (Thielcke 1969). Der Gesang handaufgezogener Garten- und Waldbaumläufer (*Certhia brachydactyla*, *Certhia familiaris*) wird von Wildvögeln um so schlechter erkannt, je mehr er vom Normalgesang abweicht (Thielcke 1970).

Die Rufe von *R. spec. teneriffae* und *R. satrapa* sind im Aufbau den Wg-Erregungslauten ähnlich, zeichnen sich aber durch andere Frequenzmodulation aus. Der Sg-Erregungslaut hingegen zeigt eine ganz andere Gestaltung, weshalb Sg nur schwach auf obige Rufe ansprechen. Durch die von der Kontrolle nicht signifikant verschiedene Reaktion des Wg auf die Teneriffa-Goldhähnchen-Laute, von denen Ruf I zudem signifikant stärker als vom Sg beantwortet wird, bestätigt sich die qualitative Übereinstimmung der Teneriffa-Goldhähnchen-Laute mit Wg-Rufen. Der ähnliche Aufbau des *R. satrapa*-Lautes mit Wg-Erregungslauten wird durch die Reaktion der Wg nicht bestätigt.

Den hier getesteten „Erregungslauten“ dürfte die gleiche Motivation zugrunde liegen. Neben anderen Situationen werden sie bei Auseinandersetzungen von den beteiligten Rivalen mehrfach hintereinander ausgestoßen; ein solches Verhalten lag den Tonbandaufnahmen nach vor.

Die Eigenschaften der qualitativen Übereinstimmung (Remane 1956), der funktionellen Gleichwertigkeit, der teilweise guten Beantwortung durch Wg und die Wahrscheinlichkeit des Ererbtsseins dieser Laute berechtigen dazu, sie bei systematischen Überlegungen in Betracht zu ziehen.

Die Evolution der Gattung *Regulus* ist und wird viel diskutiert. Unter Berücksichtigung der Literatur (Hartert 1910, Stresemann 1919, Steinbacher 1927, Salomonsen 1931, Boetticher 1941, Volsøe 1964, Moreau 1954, Mayr 1956, Vaurie 1959, Voous 1960 und 1962, Bannermann 1963, Deshayes 1965, Witherby et al. 1965, Mauersberger und Stübs 1971, Nicolai und Wolters 1971) und der eigenen Untersuchungen ergibt sich meiner Mei-

nung nach für die Systematik und stammesgeschichtliche Entwicklung der Goldhähnchen-Arten das folgende, vorläufige Bild.

Vermutlich haben sich die *Regulus*-Arten während der Eiszeiten — oder bereits zu einem früheren Zeitpunkt, im Pliozän, wie Mayr (1967) bemerkt — in isolierten Refugien differenziert. So entstanden:

R. calendula, das in Gefiederzeichnung und Gesang von anderen *Regulus*-Arten deutlich abweicht (aber ebenfalls zweiteilige Gesangsstrophe, s. S. 107). Es ist eine weit zurückliegende Abzweigung oder sehr schnelle eigene Entwicklung anzunehmen.

R. satrapa (Sg-ähnliche Gefiederzeichnung, Gesangsstrophe mit Schlußteil, Wg-ähnlicher Erregungslaut, S. 107), das von den meisten Autoren in die Verwandtschaft von *R. regulus* gestellt wird (Hartert 1910, Mayr 1956, Desfayes 1965); einige stellen es — nach Nicolai und Wolters (1971) gewiß irrigerweise — in die Verwandtschaft von *R. ignicapillus* und von *R. goodfellowi* (Formosa), also zu den Arten, die in der Kopfzeichnung ähnlich sind, so Voous (1962). Wie Mauersberger und Stübs (1971) bemerken, müßte dann aber der gemeinsame Ursprung sehr weit zurückliegen, da *R. ignicapillus* in fast ganz Asien fehlt und nur im Mittelmeerraum mit den angrenzenden Gebieten verbreitet ist. Von Boetticher (1941) stellt die amerikanischen Goldhähnchen ebenfalls mit *R. ignicapillus* in einen Rassenkreis und deutet die Besiedlung Amerikas durch die Kontinentalverschiebung. Mauersberger und Stübs (1971) fassen *R. goodfellowi* als „alte Randform von *R. regulus*“ auf. In ähnlicher Weise würde ich vorschlagen, alle Formen, *R. regulus*, *R. satrapa*, *R. goodfellowi* und *R. ignicapillus*, als Abzweigungen einer Ursprungsart (vielleicht *R. regulus* ähnlich?) anzusehen, wobei *R. satrapa* in Verhalten (Mayr 1956, Desfayes 1965) und Lautäußerungen (s. S. 107) dem Wg nahesteht. Nach Gray (1958) ist zweimalige Hybridisierung der beiden amerikanischen Goldhähnchenarten bekannt geworden.

R. goodfellowi, Formosa. Sg-ähnliche Gefiederzeichnung, Lautäußerungen?

R. ignicapillus (charakteristische Kopfzeichnung, von anderen *Regulus*-Formen abweichende Lautäußerungen, s. S. 108 fehlender Schlußteil in der Gesangsstrophe). Das Separations- und Entstehungsgebiet des Sg dürfte der westliche Mittelmeerraum gewesen sein. Als Unterarten sind *R. i. ignicapillus*, *R. i. laeneni* (Nordafrika; van Marle und Voous 1949) und *R. i. balearicus* (Balearen) bekannt; die beiden letzteren werden von Vaurie (1959) als *balearicus* zusammengefaßt. Außerdem besiedelten Sg Madeira: *R. i. madeirensis*. Der anzunehmende nacheiszeitliche Ausbreitungsprozeß der Art nach Nord- und Osteuropa scheint auch heute noch anzudauern. In diesen Gebieten wurden Sg dank guter Isolationsmechanismen mit

Wg sympatrisch. An den Lautäußerungen vermögen sich beide Arten zu unterscheiden (Becker 1976, 1977 b). Cobb (1976) beschreibt die wahrscheinlich erfolgreiche Jungenaufzucht eines Mischpaares von Wg und Sg.

Zu dem von einigen Autoren zum Sg gerechneten Teneriffa-Goldhähnchen (*R. spec. teneriffae*) s. u.

R. regulus und Subspecies (Schlußteil im Gesang). Wg werden in südöstlichen und östlichen europäischen und vielleicht asiatischen Nadelwaldrefugien die Eiszeit überdauert und sich anschließend nach Norden und Westen (*R. r. regulus*: Großbritannien, Iberische Halbinsel) ausgebreitet haben. Zur Verbreitung der asiatischen Unterarten s. Vaurie (1959), Nicolai und Wolters (1971).

Im Westen wurden die Azoren erreicht, wo drei Unterarten entstanden (s. S. 104). Außerdem gelangten wahrscheinlich Wg auf die Kanarischen Inseln und entwickelten sich zu:

R. spec. teneriffae. Die systematische Stellung des Teneriffa-Goldhähnchens blieb bisher ungeklärt. Nach Ansicht von Hartert (1910), Lack und Southern (1949), Bannermann (1963), Witherby et al. (1965) gehört es zum Wg, dagegen stellen Volsøe (1951), Vaurie (1959), Voous (1962), Mauersberger und Stübs (1971) und Nicolai und Wolters (1971; mit Einschränkung, s. u.) das Teneriffa-Goldhähnchen zum Sg.

Für eine Verwandtschaft mit Sg sprechen:

1. Das Zusammenfließen des schwarzen Begrenzungsstreifens auf der Stirn. Nach Thaler (mündl.) ist dieses Gefiedermerkmal aber auch bei alternden Wg zu beobachten.
2. Die Verbreitung, das wesentliche Argument: im benachbarten Nordafrika und südlichen Europa kommen ausschließlich Sg vor.

Eine Wg-Verwandtschaft befürworten:

1. Die Gefiederzeichnung, vor allem das Fehlen des schwarzen Zügel- und des weißen Überaugenstreifs sowie die blasse Färbung.
2. Nach Hartert (1910) und Bannermann (1963) sind die Eier denen des Wg ähnlich.
3. Lautäußerungen (s. 3.4. und 4.2.): Der typische Gesangsaufbau in Haupt- und Schlußteil, der allen Sg-Strophen fehlt; die Ähnlichkeit zumindest einiger Laute mit Wg-Rufen; die gute Wg-Reaktion auf den Erregungsruf.

Nicolai und Wolters (1971) stellen bereits die Frage, ob nicht die frühere Annahme, das Teneriffa-Goldhähnchen zu *R. regulus* zu stellen, richtig

sei: in fast allen Merkmalen steht *R. spec. teneriffae* dem *R. regulus* näher; hauptsächlich die Verbreitung spricht für eine Zugehörigkeit zu *R. ignicapillus*. Dieses Argument wird jedoch dadurch entkräftet, daß auch Wg Inseln besiedelten, die etwa ebenso weit von Mitteleuropa entfernt sind wie die Kanarischen Inseln, nämlich die Azoren. Pineau (1976) wies Wg in Marokko nach.

Eine weitere zu erwägende Möglichkeit wäre eine Hybridisierung von Wg und Sg, die meines Erachtens jedoch unwahrscheinlicher ist. Immerhin wären dann die Wg-Merkmale stärker erhalten als die des Sg.

Aus diesen Gründen sollte man das Teneriffa-Goldhähnchen wieder als Unterart von *R. regulus* betrachten: *R. regulus teneriffae*.

Ob die Unterschiede zu *R. regulus* ausreichen, dem Teneriffa-Goldhähnchen eventuell Artstatus zu geben (*R. teneriffae*), können erst weitere Ermittlungen der Biologie dieser Art zeigen.

Die Mehrzahl der Systematiker stellt heute die Gattung *Regulus* mit der Gattung *Leptopoecile* in die Nähe der Laubsänger (*Phylloscopus*, Sylviinae). Nicolai und Wolters (1971) belassen sie als Familie Regulidae in systematischer Nachbarschaft der Meisen (Paridae), weisen aber auf Ähnlichkeiten zu *Phylloscopus* und den amerikanischen Waldsängern hin. Wolters (briefl.) glaubt, daß die Gattung *Leptopoecile* in der Nachbarschaft von *Regulus* nichts zu suchen hat.

Hierzu sei nur eine Anmerkung gemacht. Meisen singen meines Wissens keine zweiteiligen Gesänge, die für viele Goldhähnchen-Arten typisch sind, wohl aber einige *Phylloscopus*-Arten und eine große Artenzahl von Paruliden (*Parula*), die außerdem zum Teil Gesänge von sehr hoher Tonlage besitzen (z. B. Ficken und Ficken 1962, Robbins et al. 1966).

6. Zusammenfassung

Lautäußerungen von Arten und Unterarten der Gattung *Regulus* werden im Sonogramm vorgestellt und verglichen. Außerdem wird über die Annäherung südwestdeutscher Goldhähnchen an den Lautsprecher beim Vorspielen von Gesängen und Rufen anderer Goldhähnchen-(Unter-)Arten im Freiland berichtet.

Mit Ausnahme des Sommergoldhähnchens (*R. ignicapillus*, Abb. 5) singen alle bisher untersuchten *Regulus*-Arten (*R. regulus regulus*, *R. regulus azoricus*, *R. regulus inermis*, *R. regulus himalayensis*, *R. spec. teneriffae*, *R. satrapa*, [*R. calendula*]) eine zweigeteilte Gesangsstrophe mit Schlußteil, dessen Elemente einen breiten Frequenzbereich einnehmen (Abb. 1, 2, 4, 8). Als Schlußteil-„Relikt“ kann der Sommergoldhähnchen-„Weia“-Laut angesehen werden (Abb. 5 c). Vermutlich ging *R. ignicapillus* im Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung ein Schlußteil verloren.

Die Reaktion von Winter- und Sommergoldhähnchen auf Gesangsstrophen der verwandten (Unter-)Arten bleibt gering, da diese nicht die für das Erkennen not-

wendigen Merkmale aufweisen (Abb. 6). Eine Ausnahme bildet die *R. satrapa*-Strophe, die aufgrund von einigen Sommergoldhähnchen-ähnlichen Elementen von diesen gut mit Annäherung beantwortet wird.

In Gesang und Rufen stehen *R. satrapa* und *R. spec. teneriffae* dem *R. regulus* näher als dem *R. ignicapillus*. *R. spec. teneriffae* sollte wieder in die Verwandtschaft von *R. regulus* gestellt werden. Dies legen das Aussehen, der dem Wintergoldhähnchen ähnliche Strophenaufbau (Abb. 2), die Ähnlichkeit einiger Laute mit Wg-Rufen (Abb. 3, 7) und deren bessere Beantwortung durch Winter- als durch Sommergoldhähnchen nahe (Abb. 7).

7. Summary

Vocalizations from several species and subspecies of the genus *Regulus* are presented and compared by the use of sonagrams. It is reported to what extent *Regulus regulus* and *R. ignicapillus* males from southwest Germany approached the loudspeaker in the field as a result of playback of songs and calls from other *Regulus* species and subspecies.

With the exception of *R. ignicapillus* (fig. 5) all *Regulus* forms so far investigated (*R. regulus regulus*, *R. regulus azoricus*, *R. regulus inermis*, *R. regulus himalayensis*, *R. spec. teneriffae*, *R. satrapa*, [*R. calendula*]) sing a song which consists of two parts (fig. 1, 2, 4, 8). The notes within the song ending have a wide frequency range. The „weia“ of *R. ignicapillus* (fig. 5 c) may well be a relic phrase of the ending, which this species has lost during evolution.

Only a few *R. regulus* and *R. ignicapillus* males reacted to songs of other species or subspecies (fig. 6), obviously because the songs did not contain species-specific song characteristics which normally enable species recognition to occur. One exception is the song of *R. satrapa*, which obtained a strong response from *R. ignicapillus*, because the songs of both species contain notes which are very similar in structure.

The songs and calls of *R. satrapa* and *R. spec. teneriffae* are more similar to those of *R. regulus* than to those of *R. ignicapillus*. This supports the view that *R. spec. teneriffae* is more closely related to *R. regulus*. Further evidence comes from the stronger reaction that *R. regulus* shows to calls of *R. spec. teneriffae* when compared to *R. ignicapillus* (fig. 7). Finally, in appearance *R. spec. teneriffae* more closely resembles *R. regulus* than *R. ignicapillus*.

Literatur

- Bannermann, D. A. (1963): Birds of the Atlantic Islands. Edinburgh and London.
- Becker, P. H. (1974): Der Gesang von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) am westlichen Bodensee. Vogelwarte 27: 233—243.
- (1976): Artkennzeichnende Gesangsmerkmale bei Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Z. Tierpsychol. 42: 411—437.
- (1977 a): Geographische Variation des Gesanges von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Vogelwarte 29: 1—37.

- Becker, P. H. (1977 b): Verhalten auf Lautäußerungen der Zwillingsart, interspezifische Territorialität und Habitatansprüche von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). J. Orn. 118: 233—260.
- von Boetticher, H. (1941): Zur Verbreitung der Goldhähnchen. Zool. Anzeiger 136: 106—111.
- Cobb, F. K. (1976): Apparent hybridisation of Firecrest and Goldcrest. Brit. Birds 69: 447—451.
- Desfayes, M. S., und R. W. Ficken (1962): The comperative ethology of the wood warble: a review. The Living Bird I: 103—122.
- Gray, A. P. (1958): Bird Hybrids. Commonwealth Agricultural Bureau. Farnham Royal, Buchs, England.
- Güttinger, H. R. (1970): Zur Evolution von Verhaltensweisen und Lautäußerungen bei Prachtfinken (Estrildidae). Z. Tierpsychol. 27: 1011—1075.
- (1976): Zur systematischen Stellung der Gattungen *Amadina*, *Lepidopygia* und *Lonchura* (Aves, Estrildidae). Bonn. zool. Beitr. 27: 218—244.
- Güttinger, H. R., und J. Nicolai (1973): Struktur und Funktion der Rufe bei Prachtfinken (Estrildidae). Z. Tierpsychol. 33: 319—344.
- Hartert, E. (1910): Die Vögel der paläartischen Fauna. Friedländer Verlag, Berlin.
- Knecht, S., und U. Scheer (1971): Die Vögel der Azoren. Bonn. zool. Beitr. 22: 275—296.
- Lack, P., und H. N. Southern (1949): Birds on Tenerife. Ibis 91: 607—626.
- Lanyon, W. E. (1969): Vocal characters and avian systematics. In R. Hinde: Bird vocalizations, 291—310, Cambridge.
- Löhrl, H. (1963): The use of bird calls to clarify taxonomic relationships. Proc. XIII. Int. Orn. Congr.: 544—552.
- Löhrl, H., und G. Thielcke (1973): Alarmlaute europäischer und nordafrikanischer Tannenmeisen (*Parus ater ater*, *P. ater atlas*, *P. ater ledotici*) und der Schwarzschofpfmeise (*P. melanolophus*). J. Orn. 114: 250—252.
- van Marle, J. F., und K. H. Voous (1949): Description of a new subspecies of Firecrest, *Regulus ignicapillus*. Ardea 37: 125—127.
- Marler, P., und D. J. Boatman (1951): Observations on the birds of Pico, Azores. Ibis 93: 90—99.
- Marshall, J. T. (1964): Voice in communication and reationships among Brown Towhees. Condor 66: 345—356.
- Martens, J. (1975): Akustische Differenzierung verwandtschaftlicher Beziehungen in der *Parus* (*Periparus*-)Gruppe nach Untersuchungen im Nepal-Himalaya. J. Orn. 116: 369—433.
- Mauersberger, G., und J. Stübs (1971): Sommergoldhähnchen. In: Stresemann, E.: Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel. 3. Lief.
- Mayr, E. (1956): Gesang und Systematik. Beitr. z. Vogelkunde V, 56: 112—117.
- (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg, Berlin.
- Moreau, R. E. (1954): The main vicissitudes of the European Avifauna since the Pliocene. Ibis 96: 411—431.

- Nicolai, J. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Z. Tierpsychol. 21: 129—204.
- (1973): Das Lernprogramm in der Gesangsausbildung der Strohwitwe, *Tetraenura fischeri* Reichenow. Z. Tierpsychol. 32: 113—138.
- Nicolai, J., und H. E. Wolters (1971): Europäische Singvögel. 2. Band. In: K. Immelmann, J. Nicolai, J. Steinbacher u. H. E. Wolters: Vögel in Käfig und Voliere. Aachen.
- Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. I. Passeres. Akadem. Verlagsges. Leipzig.
- Peterson, R. T. (1963): A field guide to the birds of Texas. Boston.
- (o. J.): A field guide to western bird song. Boston.
- Pineau, J. (1976): Première observation au Maroc du Roitelet huppé *Regulus regulus*. Alauda 44: 95.
- Remane, A. (1956): Die Grundlage des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 2. Aufl. Leipzig.
- Robbins, C. S., B. Brunn und H. S. Zim (1966): Birds of North America. New York.
- Salomonsen, F. (1931): Diluviale Isolation und Artbildung. Proc. VII. Int. Orn. Congr. 1930: 413—438.
- Sachs, L. (1972): Statistische Auswertungsmethoden. Berlin, Heidelberg, New York.
- Schubert, G., und M. Schubert (1969): Lautformen und verwandschaftliche Beziehungen einiger Laubsänger (*Phylloscopus*). Z. Tierpsychol. 26: 7—22.
- Steinbacher, F. (1927): Die Verbreitungsgeschichte einiger europäischer Vogelarten als Ergebnis der geschichtlichen Entwicklung. J. Orn. 75: 535—567.
- Stresemann, E. (1919): Über die europäischen Baumläufer. Verh. Orn. Ges. Bayern 14: 39—74.
- Thaler, E. (1976): Nest und Nestbau von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus* und *R. ignicapillus*) J. Orn. 117: 121—144.
- Thielcke, G. (1961): Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unserer Baumläufer (*Certhia familiaris* und *Certhia brachydactyla* Brehm) Z. Tierpsychol. 18: 188—204.
- (1962): Versuche mit Klangattrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer *Certhia familiaris* L., *C. brachydactyla* Brehm und *C. americana* Bonaparte. J. Orn. 103: 266—271.
- (1964 a): Zur Phylogenese einiger Lautäußerungen der europäischen Baumläufer (*Certhia brachydactyla* und *Certhia familiaris* L.). Z. zool. Syst. Evol.-forsch. 2: 283—413.
- (1964 b): Lautäußerungen der Vögel in ihrer Bedeutung für die Taxonomie. J. Orn. 105: 78—84.
- (1966): Die Auswertung von Vogelstimmen nach Tonbandaufnahmen. Vogelwelt 87: 1—14.
- (1968): Gemeinsames der Gattung *Parus*. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. Vogelwelt, Beiheft 1: 147—164.

- Thielcke, G. (1969): Die Reaktion von Tannen- und Kohlmeise (*Parus ater*, *P. major*) auf den Gesang nahverwandter Arten. J. Orn. 110: 148—157.
- (1970 a): Vogelstimmen. Heidelberg, New York.
- (1970 b): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. Vogelwarte 25: 204—229.
- (1970 c): Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. Z. zool. Syst. Evol.-forsch. 8: 309—320.
- (1971): Versuche zur Kommunikation der Angst-, Alarm- und Rivalenlaute des Waldbaumläufers (*Certhia familiaris*). Z. Tierpsychol. 28: 505—516.
- (1973): Uniformierung des Gesangs der Tannenmeise (*Parus ater*) durch Lernen. J. Orn. 114: 443—454.
- Vaurie, Ch. (1959): The birds of the palearctic fauna. Vol. I. London.
- Vaurie, Ch., und Schwartz (1972): Morphology and vocalizations of *Synallaxis unirufa* and *Synallaxis castanea* (Furnariidae, Aves), with comments on other *Synallaxis*. Amer. Mus. Nov. 2483: 1—13.
- Volsøe, H. (1951): The breeding birds of the Canary Islands. Dansk Naturhistorisk Forening I København. Band. 13.
- Voous, K. H. (1960): Über die Herkunft der alpinen Nadelwaldvögel Mitteleuropas. Orn. Beob. 57: 27—37.
- (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg und Berlin.
- Weber, E. (1967): Grundriß der biologischen Statistik. Fischer Verlag, Stuttgart.
- Wickler, W. (1964): Verhalten und Systematik. J. Orn. 105: 229—230.
- (1965): Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. Naturwiss. 52: 441—444.
- (1973): Artunterschiede im Duettgesang zwischen *Trachyphonus d'arnaudii usambiro* und den anderen Unterarten von *T. d'arnaudii*. J. Orn. 114: 123—128.
- Witherby, H. F., et al. (1965): Handbook of British Birds. London.

Anschrift des Verf.: Dr. Peter H. Becker, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Am Obstberg, D-7760 Radolfzell-Möggingen.