LUSCINIA	45	Heft 3/4	Seite 181-200	Frankfurt/M. 1985

Zur Funktion des Gesangs bei Sturniden (Staren)

Institut für Zoologie der Universität Mainz

Walter A. Sontag jr., Mainz

1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Dem Gesang der Vögel wird eine für die jeweilige Vogelart umfassende Bedeutung zugeschrieben. So dient er bekanntlich der Arterkennung (z.B. BECKER, 1976: Winter- und Sommergoldhähnchen, Regulus regulus und R. ignicapillus), der Revierverteidigung (z.B. Fitis, Phylloscopus trochilus, SCHUBERT, 1971. Goldammer, Emberiza citrinella, THIELCKE, 1970), der Werbung um Weibchen (s. CATCHPOLE, 1973: Schilfrohrsänger, Acrocephalus schoenobaenus) und der Balz (Kopulationseinleitung) gegenüber Weibchen (s. IMMELMANN, 1968: Prachtfinken, Estrildidae). Die Gesänge vieler Vogelarten sind relativ "klar" und gut gegliedert. Beim Star (Sturnus vulgaris) jedoch ist der Gesang im Klangbild überaus verwaschen, häufig "unrein" und außerordentlich variabel ; überdies ist seine Funktion wesentlich schwieriger und weniger eindeutig einzuschätzen als bei vielen anderen Vogelarten. In jüngster Zeit haben die umfangreichen Untersuchungen von ADRET-HAUSBERGER faszinierende und überraschende Einblicke in das Gesangsverhalten des Stars gebracht, über die in der Diskussion eingehender berichtet werden soll. Gerade im Hinblick auf die interesssante Soziologie des Stars, die MERKEL kürzlich in dieser Zeitschrift (1978, 1980, 1982) behandelt hat, bieten diese Befunde reichen Diskussionsstoff.
Im Rahmen einer Untersuchung über die Ethologie und Soziologie verschiedener außereuropäischer Starenvögel stieß ich auch auf das Problem, welche Aufgabe der Gesang im Sozialverhalten der untersuchten Arten erfüllt und welche Bedeutung ihm eventuell allgemein bei den Sturniden zukommen könnte.
Bereits an dieser Stelle sei darauf hingewiesen, daß neuerdings Vogelarten gefunden wurden (s. Liste: Tabelle 2), die akustisch unterschiedliche Gesänge besitzen, deren Funktion n i c h t gleichwertig ist. Z. B. führt THALER (1979) aus, daß das Sommergoldhähnchen 3-5 Strophentypen besitzt, wobei die Typen I-V allgemein auf Revierbesitz hinweisen und Typ V gezielt auf ledige Männchen aufmerksam macht. Mit dem Bestehen der äußerst variablen und komplexen Sturniden-Gesänge stellt sich die Frage nach eventuell unterschiedlichen Gesangstypen mit getrennter Funktion.

Nachfolgend werde ich
1. auf die Lebensweise und den Gesang zwei der von mir untersuchten Arten eingehen,

Abb. 1. Ein Lappenstar-Männchen. Alle Abbildungen vom Verfasser.

2. die Bedeutung der Gesänge beider Arten und der anderer Starenvögel, vor allem "unseres" Stars, erörtern
und 3. , ausgehend von meinen Befunden, die funktionelle Trennung von Gesangstypen innerhalb von Vogelarten behandeln.

2. UNTERSUCHTE ARTEN

Ich beobachtete den afrikanischen Lappenstar Creatophora cinera, eine ökologisch und soziologisch hochspezialisierte Spezies, und den asiatischen Pagodenstar, Sturnus pagodarum, in Volieren.

A b k ü r z u n g e n : M. = Männchen; W. = Weibchen.

2.1. LAPPENSTAR

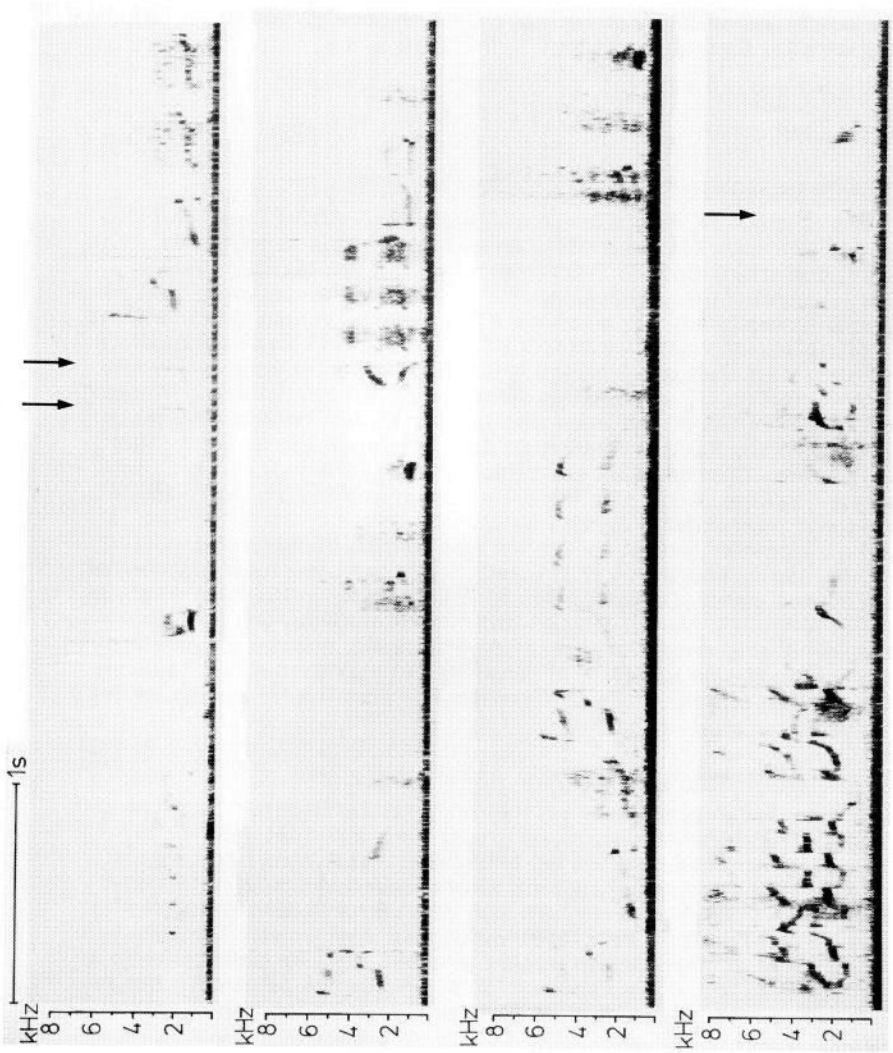
Allgemeine Eigenschaften und Lebensweisen

Dieser Sturnide ist verbreitet vom südwestlichen Afrika über Süd-, Ostafrika, Äthiopien bis zur Arabischen Halbinsel (HALL & MOREAU, 1970). Sein Lebensraum sind die Trockensavannen (s. LIVERSIDGE, 1961).
Der Lappenstar (Abb. 1) zeichnet sich durch seine große Variabilität im Erscheinungsbild aus, die durch die Flügelfärbung und die Gestaltung des Kopfpols hervorgerufen wird (s. SONTAG, 1983). So können Lappenstare auf dem Kopf über große nackte (gelbe und schwarze) Hautpartien verfügen, am Kinn 1-2 lappenartige Anhänge und auf der Stirn 1-2 "Warzen" tragen. Nach meinen Befunden wird die Variabilität des Kopfpols durch eine Reihe von Faktoren beeinflußt bzw. hervorgerufen: 1. durch Alter, 2. durch das Geschlecht, 3. durch die individuelle Anlage, 4. durch saisonale Einflüsse, wobei sich hierbei wiederum mindestens zwei kausale Faktoren unterscheiden lassen können.
Beim Lappenstar handelt es sich um eine extrem soziale Vogelart (LIVERSIDGE, 1961). Außerhalb der Brutzeit streift der Lappenstar zigeunerhaft in Gruppen umher. Die Brut führt er üblicherweise in Kolonien durch, in denen bis zu 400 Nester gebaut werden. Weit seltener, und zwar in Abhängigkeit einer Heuschreckenmassenvermehrung, gründen Lappenstare schlagartig riesige Kolonien, in denen sie auf kleinstem Raum Tausende von Nestern errichten. Die Differenzierungen des Kopfes spielen im Sozialverhalten eine Rolle.

Tiere, Unterbringung

Vor zehn Jahren begann ich mit meinen Untersuchungen an Lappenstaren im Zoo Frankfurt/Main, wo sie in großer Zahl gezüchtet wurden. 1974-1976 hielt ich in Nieder-Olm bei Mainz über zwei Jahre lang Lappenstare in einem Volierenkomplex, der aus einem kleinen Holzhaus mit Innenvoliere (1,8 x 2 x 2,2 m) und einem sich daran anschließenden Außenkäfig (6 x 3 2,9 m) besteht. 1979 -1981 wurden auf dem Universitätsgelände in Mainz Tiere in einer kleinen Station gehalten, die vier gleichgroße Volieren von ca. 5 x 3 x 2 m Größe umfaßte. Angaben zu namentlich genannten Individuen beziehen sich auf Insassen dieser Station. Eine Lappenstar-Gruppe wird in einer geräumigen Voliere im Stadtpark in Mainz gehalten.

Abb. 2. Sonagramm einer Gesangsstrophe eines Lappenstar-Männchens. Besonders leise Lautstrukturen sind nicht immer zu erkennen. Pfeile weisen auf leise Elemente hin. Der Maßstab gibt jeweils eine Sekunde (1 s) an. Der Gesang klingt verschiedenartig, "unrein", z.T. "schreiend".



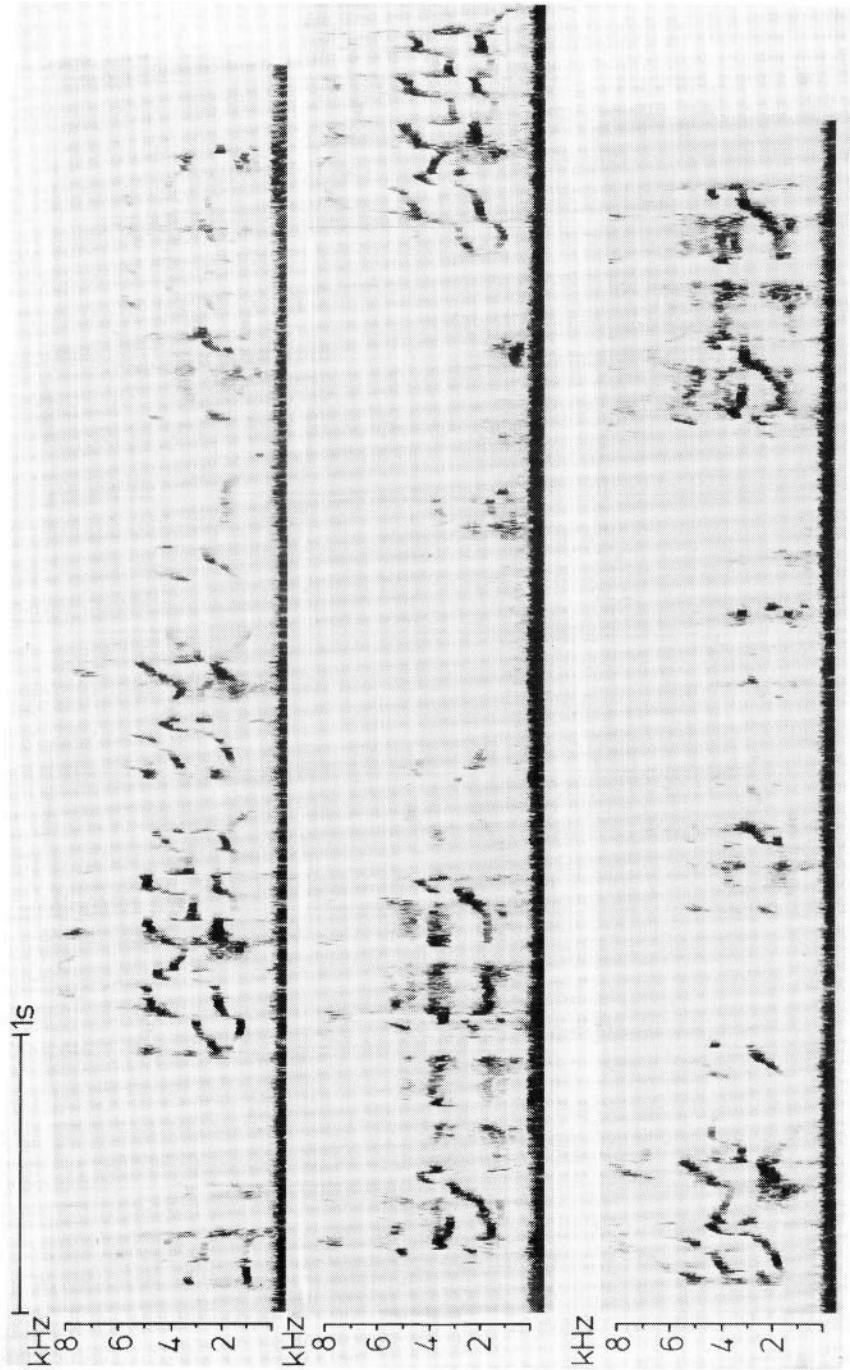


Abb. 2: Fortsetzung

"Ungerichteter" Gesang

Gesang wird in der Balz (s. unten) oder u n g e r i c h t e t geäußert. Territorialfunktion erfüllt er nicht.
"U n g e r i c h t e t e n" Gesang (s. Abb. 2) tragen M. beziehungslos zu den W. vor, d.h. nicht an diese adressiert. Dabei schlagen sie mit den Flügeln. Den Strophen liegt sehr häufig eine dreiteilige Grundstruktur zugrunde, die aus
1. einer leisen, oftmals kaum hörbaren Einleitung,
2. einem lauteren Mittelteil,
3. einem "schallenden" Endteil ("Überschlag")
besteht. An den "Überschlag" können sich weitere Strophenabschnitte anschließen. Die gestuften Unterschiede in der Lautstärke der einzelnen Strophenabschnitte sind charakterisch für Lappenstar-Strophen.
Die Strophendauer beträgt 4 - 35 s; Abweichungen nach beiden Seiten kommen nicht selten vor. Strophenlängen > 15 s sind typisch. Kurze Strophen entstehen durch Gesangsabbruch. Die Gesangsstrophen variieren intra- und interindividuell. So hörte ich stets schon von weitem Gesang von M. Rotweiß-gestreift-rechts aus sämtlichen Gesängen heraus, die gerade vorgetragen wurden. Auffallende Gesangsunterschiede herrschten zwischen den zoogeborenen Tieren und den Wildfängen. "Wild-Strophen" waren komplexer als "Zoo-Strophen". Nachahmungen artfremder Vogelstimmen bemerkte ich im Gesang nicht (s. aber Diskussion).
"Ungerichteter" Gesang löst bei Artgenossen keine Aggression aus. In der Mauserperiode suchen M. zeitweise die Nähe eines singenden M. und sträuben das Kopfgefieder, soweit vorhanden. Eine Erklärung hierfür fand ich bislang nicht (vgl. unten).
S e l e k t i v e A t t r a k t i v i t ä t des Gesangs eines M. für ein anderes M. stellte ich in einem Fall fest. Die betreffenden M. Rosagrün-rechts und Rot-Blau-rechts waren zu dieser Zeit in benachbarten Volieren untergebracht. Auch vorher befanden sie sich nicht gemeinsam in einer Gruppe. "Ungerichteter" Gesang von M. Rosagrün-rechts (Wildfang) übte häufig eine anziehende Wirkung auf M. Rot-Blau-rechts (zoogeboren) aus, ohne daß bei einem oder beiden Tieren sexuelle oder aggressive Motive erkennbar waren. Sang M. Rosagrün-rechts, versuchte M. Rot-Blau-rechts in dessen Nähe zu gelangen. Dieses Verhalten zeigte M. Rot-Blau-rechts nur gegenüber M. Rosagrün-rechts.
Zur Mauserzeit ändert sich der Gesang; er wirkt nicht voll ausgeprägt. Die Elemente klingen, wenigstens z.T., verändert. Einen regelrechten Stimmbruch vollzog M. Rosagrün-rechts, das bereits über echten Gesang verfügt hatte. Später trug es wieder Normalgesang vor. Sein Kontaktruf "uid" war ebenfalls einem drastischen Wechsel im Klang unterworfen.
Außerhalb der Fortpflanzungszeit bringen W., die älter als ein Jahr sind "ungerichteten" Gesang hervor, der jedoch nicht die "Vollkommenheit" vieler M.-Strophen erreicht.

Balz des Männchen

Die Balz der M. besteht aus akustischen und optischen Komponenten. Zunächst senkt und spreizt das M. den Flügel leicht, der dem umworbenen W. zugewandt ist. Auf die seitliche folgt eine mehr frontale Zuwendung. Wäh-

Abb. 3. Pagodenstar

rend der seitlichen und frontalen Zurschaustellung trägt das M. den Balzgesang vor. Dieser stimmt im Klang weitgehend oder völlig mit dem "ungerichteten" Gesang überein.

2.2. PAGODENSTAR

Allgemeine Eigenschaften und Lebensweise

Der Pagodenstar kommt in Ostafghanistan, Nepal, Indien (ostwärts bis Westbengalen) und Ceylon vor (WOLTERS, 1975-1982). Er sucht die Nähe menschlicher Behausungen und hält sich in offenen Wäldern, Buschdschungel und in der Nachbarschaft von Kulturland auf (ALI & RIPLEY, 1972).
Die Individuen sehen gleich aus, auch die Geschlechter. Auffallendstes Merkmal dieses prächtigen Sturniden ist die schwarze, aufstellbare Gefiederhaube auf dem Kopf (s. Abb. 3). Stirn-, Oberkopf- und Nackengefieder sind schwarz, der Rest der Oberseite grau, die Unterseite rötlichbraun. Flügel und Steuer sind weitgehend schwarz, Spitze und Kanten des Schwanzes weiß. Die Iris weist eine blaue Färbung auf, ebenso die Schnabelbasis. Schnabelspitze und Beine sind gelb. Hinter dem Auge liegt ein kleiner unbefiederter Bezirk.
Der Pagodenstar ist ein geselliger Vogel, der sich von Früchten, Beeren, Nektar und Insekten ernährt (ALI & RIPLEY, 1972). Er ist Höhlenbrüter.

Tiere, Unterbringung

Seit 1979 beobachtete ich Pagodenstare, die in Volieren bzw. Käfigen in Mainz (in erster Linie Universitätsgelände, Stadtpark) und Umgebung gepflegt wurden. Hauptsächlich 10 Exemplare bildeten das Beobachtungsmaterial.

Gesang

Der Pagodenstar verfügt im Gesang über eine große Anzahl verschiedenster Elemente: vielfältiges Zwitschern, rauhes Kreischen und schrille Schreie, ebenso Schäckerlaute und Triller. Stimmen anderer Vögel werden in den Gesang aufgenommen. So tauchten Nachahmungen eines Fasanenlautes plötzlich im Stimminventar von mindestens zwei Pagodenstaren auf, nachdem die Tiere Monate zuvor, bereits vollausgefärbt, in den Besitz des Zoologischen Instituts gelangt waren. Der Pagodenstar ist gesangsfreudig. Er singt mit kräftiger Stimme, oft schmetternd und ist daher über weite Entfernungen zu hören. M. und W. singen, M. vermutlich mehr. Mindestens 6 Gesangskategorien lassen sich beschreiben: 1. Freier Vortrag, 2. Reviergesang, 3. W.-bezogener Gesang, 4. "Duettgesang", 5. Paarungsgesang, 6. "Ablösungszwitschern".
Der f r e i e V o r t r a g ist äußerst variabel und oftmals sehr laut. Er ist nicht oder höchstens zu einem Teil in starre Strophen gegliedert und wird "erzählend", oft über Minuten, vorgebracht. In ihm erscheint eine Vielzahl von Elementen, die häufig wiederkehren können. Auch Rufe werden im freien Vortrag wiedergegeben.
Der R e v i e r g e s a n g (Abb. 4a) ist kräftig. Seine Strophen sind meist kurz, d.h. von ≤ 1,5 s Dauer (s. Tab. 1). Vor allem auch Schäckerlau-

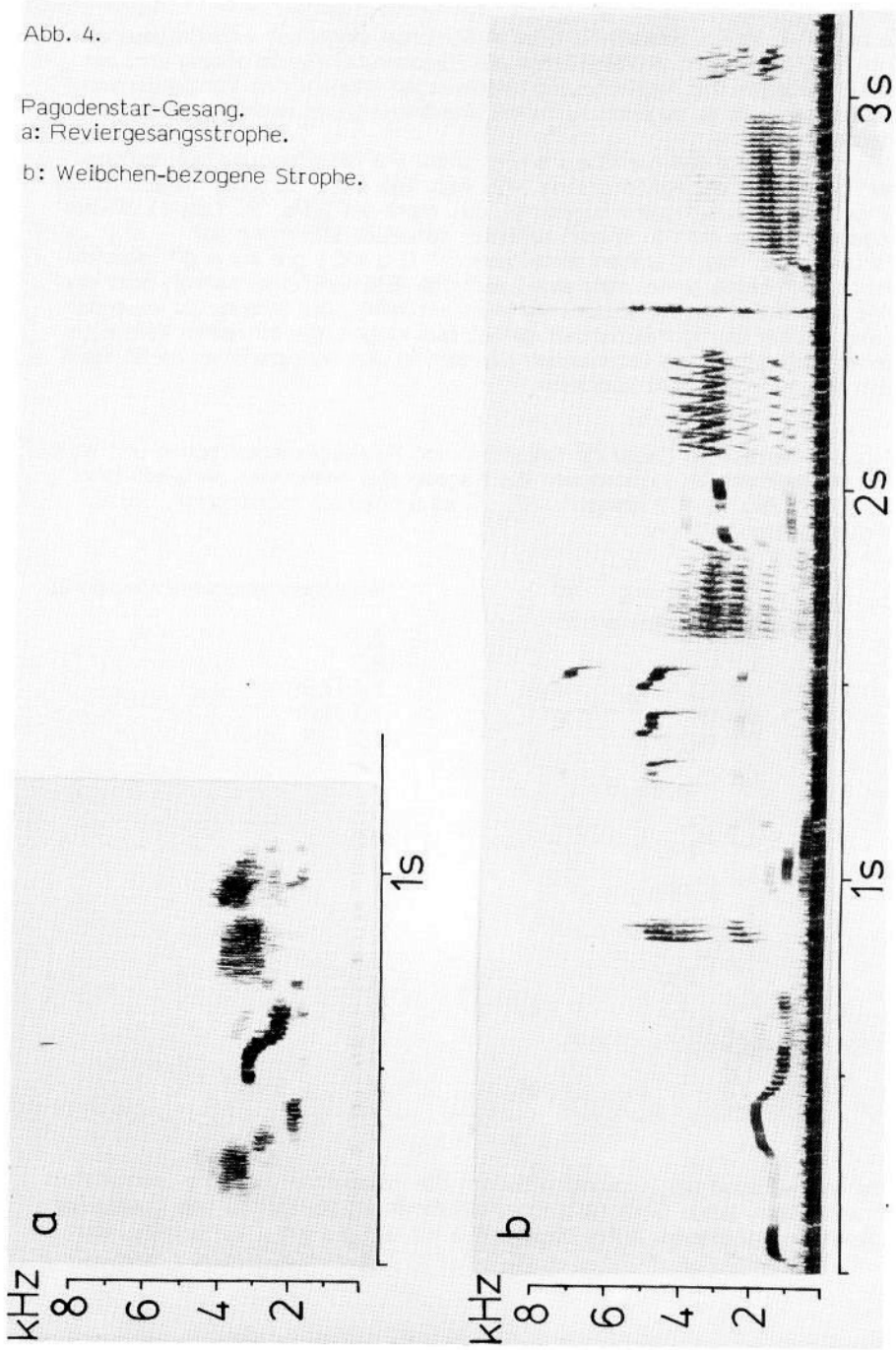


Abb. 4.

Pagodenstar-Gesang.
a: Reviergesangsstrophe.

b: Weibchen-bezogene Strophe.

te haben - einzeln, wiederholt oder in Strophen eingebaut - Reviergesangsfunktion. Gegenüber Rivalen trägt der Pagodenstar Reviergesang vor, den diese wiederum mit Reviergesang beantworten können. Auf Vorspielen von Gesang reagiert er augenblicklich mit Annäherung und nachfolgendem Reviergesang.
Der W. - b e z o g e n e G e s a n g (Abb. 4b) ist leiser und "komplizierter" gebaut als der Reviergesang (vgl. Abb. 4a); seine Strophen dauern meist länger als die des Territorialgesangs, d.h. mehr als 1,5 s (s. Tab. 1). W.-bezogener Gesang tritt in Phasen erhöhter sexueller Stimmung auf.
Partner eines Paares tragen gemeinsam "D u e t t g e s a n g" vor. dabei bringen beide gemeinsam eine Lautfolge (Elementfolge) hervor, oder der eine wird durch das Singen des Partners veranlaßt, die Strophe zu vollenden. Zwar sah ich häufig Paarpartner gemeinsam singen, die einzelnen Elemente ließen sich jedoch aus technischen Gründen in den Sonagrammen meist nicht dem jeweiligen Partner zuordnen.

Tab. 1. Gemessene Dauer (in Sekunden) von Reviergesangsstrophen und Weibchen-bezogenen Gesangsstrophen des Pagodenstar-Männchens Rotweiß-links am 03.09.1980. S="Schäckern". $S_{incl.}$ = einschließlich "Schäckern". Tr = "Triumphgesangsstrophe".

Reviergesang (s)	Weibchen-bezogener Gesang (s)
3	2,3
1	2,3
0,4 (S)	1,4 (Tr)
0,4 (S)	2,3 (Tr)
0,2 ($S_{incl.}$)	1,5
0,2 ($S_{incl.}$)	4
S	3
1,4 ($S_{incl.}$)	3
1,8 ($S_{incl.}$)	3
S	2
S	1,9
1,4 ($S_{incl.}$)	3,5
0,6	2
0,2 (S)	3,7
0,4 (S)	2,7
1,8	2,4
2,5	3
	3
	7
	2,3
	3

Vor und während der Kopulation äußern die Paarpartner e i n e kompliziert strukturierte, lange Gesangsstrophe, die somit als Spezialfall von Duettgesang anzusehen ist. Das M. leitet diesen P a a r u n g s g e s a n g ein. Noch

Abb. 5. Pagodenstar-Männchen trägt Balzgesang vor.

vor der Paarung beginnt das W. mit seinem Gesangsteil. Der Paarungsgesang besteht aus einer Folge unterschiedlicher Motive, die sich anthropomorph als "lieblich", zwitschernd, gepreßt oder "hell" charakterisieren lassen. Elementwiederholungen sind für ihn typisch. Er dauert mehr als 6 s; in einem Fall notierte ich ca. 14 s.
Bei der Ablösung der Partner am Nest ist relativ leises, häufig sanft und zart klingendes Singen zu vernehmen, das "Ablösungszwitschern".
Sieht man vom Paarungsgesang und eventuell dem "Ablösungszwitschern" ab, so läßt sich nicht immer eine klare Abgrenzung der verschiedenen Gesangskategorien untereinander vornehmen; Übergänge sind möglich.
W. zeigem beim Singen ihres Partners häufig Verhalten, das Ausdruck eines Paarbandes ist (Annäherung u.a.).

Optische Ausdrucksformen bei Gesang

Zwei völlig verschiedene optische Ausdrucksweisen können den Gesang begleiten. Beim freien Gesang (Abb. 3) spreizt der Sänger die schwarze Federhaube etwas ab, bläht die Unterseite und spreizt das Steuer leicht. Die Bewegungen wirken ruhig. Der Schnabel ist etwas angehoben und wird unterschiedlich weit geöffnet. Den Balzgesang (Abb. 5) trägt das Pagodenstar-M. gern an erhöhten Orten vor. Als Balzgesang wird hier Motivgesang bezeichnet, der beim Geschlechtspartner eine Reaktion herbeiführt. Der Sänger drückt die stark aufgeblähte Unterseite maximal nach vorn. Die Kehlfedern erscheinen kräftig gekräuselt. Der Schnabel deutet schräg-steil nach oben. Der Flügel ist schwach gespreizt. Die Steuerfedern werden plötzlich während des Vortragens der Strophe maximal gefächert. Dadurch blitzt die schwarz-weiße Zeichnung des Steuers auf. Sofort zieht sich das Steuer wieder zusammen. Der gesamte akustisch-optische Vorgang dauert ca. 2-3 s. Das W. stürzt zum singenden M. und pickt es in die Gegend um das Auge (beachte Merkmale im Kopfbereich: s. oben).
Ein W. kann mit dem Schnabel den Partner am Kopf "bearbeiten", wenn er eine Strophe vorträgt.

3. DISKUSSION

Wie oben zu entnehmen, verfügt der Pagodenstar über Reviergesang. "Unser" Star macht mit Gesang auf Bruthöhlen aufmerksam (HARTBY, 1968). Der Gesang des Stars ist außerdem an Weibchen adressiert (HARTBY, 1968). Die Gesangsstrophen des Lappenstars besitzen Balzfunktion oder werden "ungerichtet" vorgetragen. Sie dauern sehr lange (häufig > 20 s) und sind deutlich leiser als der Gesang des Pagodenstars mit territorialer Bedeutung. Pagodenstar-Gesangsstrophen weisen, nach Funktionen getrennt, verschiedene Dauer auf: Reviergesang ist laut und kurz, Weibchen-bezogener Gesang ist länger und oft auch leiser; der Paarungsgesang, an dessen Zustandekommen sich beide Partner beteiligen ist noch ausgedehnter. Beim Pagodenstar besteht demnach eine Tendenz, daß mit erhöhter sexueller Motivation die Strophenlänge zunimmt. Hier läßt sich gedanklich gut die extrem lange Strophendauer beim Lappenstar einfügen, dessen Gesang vermutlich in erster Linie sexuelle Funktion besitzt. Wahrscheinlich deutet

nämlich auch der "ungerichtete" Gesang sexuelle Stimmung an - und zwar eine schwache, wie dies MORRIS (1954) für den Zebrafinken (Taeniopygia guttata) annahm und PRÖVE (1974) bei demselben Prachtfinken in Kastrationsexperimenten untermauerte. Gleich dem Zebrafinken ist der Lappenstar ein "opportunistischer" Brüter (vgl. DEAN, 1978, IMMELMANN, 1969 und LIVERSIDGE, 1961). "Opportunistische" Brüter sind vermutlich fast immer potentiell brutbereit, um bei sich plötzlich einstellenden günstigen Außenbedingungen (z.B. großes Futterangebot) sofort mit Fortpflanzungsverhalten beginnen zu können. Gesang könnte für die Aufrechterhaltung einer Paarbindung (Zebrafink: Dauerehe, IMMELMANN, 1969) und/oder für einen "aktivierten" Zustand der Gonaden sorgen (vgl. BROCKWAY, 1965) und somit einen schnellen Brutbeginn sichern.
Der Gesang des STars (SCHNEIDER, 1972) und der des Pagodenstars sind äußerst abwechslungsreich.
Vom Star liegen neuere bioakustischen Untersuchungen von HAUSBERGER & GUYOMARC'H (1981) vor: Demnach verfügen die einzelnen Individuen u.a. über 7-12 Pfeifmotive, die teils typisch für sie sind und die sie teils mit den Nachbarn gemeinsam haben. Außerdem fand ADRET-HAUSBERGER (1983), daß seßhafte Stare in der Bretagne Dialekte besitzen. Sie prüfte verschiedene Motive auf Dialektbildung. Dabei stellte sich heraus, daß das durchschnittliche Dialektareal für das sogenannte "einfache Thema" ungefähr 800 km^2, für das "harmonische Thema" ungefähr 150 km , für das "Thema mit Biegung" 10 km^2, für ein weiteres Thema (die "rhythmische Lautwiederholung") nur wenige 100 m^2 betrug. Jede Variante des letztgenannten Themas charakterisierte eine kleine Brutkolonie. Für die untersuchten Motive (Themen: ADRET-HAUSBERGER) waren die Dialektzonen kaum überlappend angeordnet. So konnten zwei Stare dieselbe Variante eines Themas singen, während sie in einem anderen Thema unterschiedlichen Dialekten angehörten. Die große akustische Variabilität des Stars wird durch diese Befunde modellhaft erklärt. Inwieweit dieses Modell auf andere Sturniden anwendbar ist, müssen zukünftige experimentelle (sonagraphische) Analysen erweisen.

In einer anderen Arbeit demonstrierte ADRET-HAUSBERGER (1982), daß in einer Gruppe von Staren jeweils ein Thema vorherrscht (in einer Beobachtungsphase) und daß das bevorzugt vorgetragene Thema von der Anzahl der anwesenden Stare und vom Gruppentyp ("Futtersuche" - oder "Nächtigungsstimmung") abhängt.

Wie hochentwickelt Lauterzeugung und Hörfähigkeit des Stars sind, belegen die Befunde von MISKINEN (1951) bezeihungsweise FRINGS & COOK (1964). MISKINEN untersuchte den Stimmapparat von 30 verschiedenen Singvögeln; zusammen mit Krähenvögeln (Corviden) wies der Star die beweglichste Syrinx auf. FRINGS & COOK ermittelten die oberste Hörgrenze bei maximal 28 kHz. Diese Fähigkeiten stellen ohne Zweifel günstige Voraussetzungen dar für die Ausbildung eines reich differenzierten Gesangsrepertoires mit differenzierten Mitteilungsmöglichkeiten. Höchstwahrscheinlich gelten die genannten Befunde in ähnlicher Weise für viele Sturniden. Dafür spricht auch die unter Sturniden weitverbreitete und häufig beobachtete Fähigkeit zu akustischer Imitation. Diese ist beim Star her-

vorragend ausgebildet (s. z.B. SCHNEIDER, 1972). Nachahmung anderer Vögel wurde auch im "subsong" des Hirtenstars festgestellt (NEELAKANTAN, 1954), bei Pagoden- (eigene Beob.) und Lappenstar (s. LIVERSIDGE, 1961). Allerdings bemerkte ich beim Lappenstar kaum Imitieren. Von einem Weibchen jedoch (Weibchen Gelb-links, Nieder-Olmer Studie) hörte ich ein "Schnalzen", das vermutlich die Nachahmung eines artfremden Geräusches gewesen war. MERKEL (mündl.) nimmt an, daß bei S. vulgaris die Aufnahme artfremder Lautäußerungen in das eigene Lautrepertoire eventuell individueller akustischer Erkennung dient. Er berichtet von persönlichen Unterschieden im stimmlichen Verhalten beim Star:" ... sein Gesang war im Vergleich zu anderen Starenmännchen ärmlich. Häufig brachte er (gemeint. "Adam") allerdings die 'Pirol'strophe ..." (MERKEL, 1978, S. 167) oder ".... Saulus... läßt dort seinen im Vergleich zu Adam variableren Gesang hören, in den immer wieder Buchfinkengesang und Kiebitzruf eingeflochten werden...." (MERKEL, 1978, S. 168) oder "Wegen seiner intensiven Balzkünste und seinem vielseitigen Gesang wird er'Playboy' benannt: Legegackern von Hennen, Strophen aus dem Amselgesang, Pirolpfiff und der Balzruf des Rebhahnes gehören zu seinem Repertoire..." (MERKEL, 1979, S. 350).
Auch der Pagodenstar imitiert im Freiland (ALI & RIPLEY, 1972). Es stellt sich die Frage, ob hier ein Zusammenhang besteht zwischen Strophenverlängerung, vielfältigem Elementrepertoire und Imitationsgabe. KROODSMA & PICKERT (1984) konnten kürzlich im Labor die Hypothese stützen, wonach unter Singvögeln Repertoiregröße, reduziertes angeborenes "auditory template" (akustischer Auslösemechanismus) und zwischenartliche stimmliche Nachahmung zueinander in Beziehung stehen. Dies scheint auch auf den Pagodenstar zuzutreffen. Großes Repertoire und ausgesprochener Imitationsreichtum zusammen kommen unter natürlichen Bedingungen beim Sumpfrohrsänger (Acrocephalus palustris) und bei der (amerikanischen) Spottdrossel (Mimus polyglottos) vor (DOWSETT-LEMAIRE, 1979 bzw. HOWARD, 1974). Hier sei eingeflochten: Spottdrosseln (Mimidae), nicht etwa die Krähenvögel, sind nach dem neusten Kenntnisstand - vor allem auf der Basis der molekularbiologischen DNS-DNS-Hybridisierungstechnik - die nächsten Verwandten der Stare (SIBLEY & AHLQUIST, 1984).

Doch zurück zum "Spotten". Ausgesprochenes Imitationstalent besitzen Beos (s. ALI & RIPLEY, 1972, BERTRAM, 1970, THORPE, 1959). Auch sie gehören zu den Sturniden. Sie geben allerdings nach detaillierten Studien von BERTRAM (1970) im F r e i l a n d n i c h t die Stimmen anderer Vögel wieder.

Der Gesang des Pagodenstars wirft mehrere interessante Fragen auf. Zunächst ist auffallend, daß unterschiedliche Gesangstypen unterschiedliche Bedeutung haben; nur bei wenigen Vogelarten wurde bisher diese Erscheinung festgestellt (s. auch Liste: Tab. 2). Zwei "Fälle" (übrigens aus dem afrikanischen Raum) seien nachfolgend kurz dargestellt.

So verfügen die Männchen der bei jeweils einer bestimmten Prachtfinkenart brutparasitierenden Königs-, Stroh- und Atlaswitwe (Tetraenura regia, T. fischeri und Hypochera chalybeata) über den Gesangstyp ihres "Webervogel-Erbes" und den ihrer jeweiligen Wirtsart (NICOLAI, 1964); sie "begrüßen" ein artgleiches Weibchen mit Wirtsvogel-Strophen, ein Männchen singen sie dagegen mit "Webervogel"-Strophen an.
NICOLAI (1962) berichtet über verschiedene Gesänge des Blaubäuchigen Granatastrilds (Uraeginthus ianthinogaster) für Balz und Paarzusammenhalt. Die beiden Gesangsformen sind in Aufbau, Elementzahl und Klangfarbe verschieden. Die eine wird u.a. bei der Balz, die andere bei Abwesenheit des Partners vorgetragen.
CATCHPOLE (1980) fand beim Schilfrohrsänger (Acrocephalus schoenobaenus), daß Männchen mit komplizierterem Gesang eher verpaart waren als solche mit einfacherem Gesang. Daraus ist zu folgern, daß komplizierterer Gesang auf Weibchen zielt. Ferner stellte CATCHPOLE bei einem zwischenartlichen Vergleich in der Gattung Acrocephalus fest, daß teilweise polygyne Arten, für deren Weibchen aufgrund fehlender Brutfürsorge durch Männchen das Territorium besonders wichtig ist, einfachere Gesänge aufweisen als monogame Arten, deren Weibchen gemäß der Hypothese abwechslungsreicheren, die Qualität eines (brutpflegenden) Männchens anzeigenden Gesang bevorzugen sollen. Der Drosselrohrsänger (A. arundinaceus), ein partieller Polygynist, verfügt über 2 Gesangstypen, 1. kürzere, der Revierverteidigung dienende Strophen, 2. längere, auf Weibchen abzielende Strophen (CATCHPOLE, 1983). Diesen Befunden entsprechen meine Beobachtungen am Pagodenstar, der Strophen ≦ 1,5 sec zur Revierverteidigung und Strophen > 1,5 sec gegenüber Weibchen benutzt. Auffällig ist, daß ich Reviergesang und Weibchen-bezogenen Gesang zeitlich dich beieinander feststellte (also am selben Tag). Demnach dient der Weibchen-bezogene Gesang beim Pagodenstar nicht oder weniger der Weibchen-Anlockung, eher scheint er hier paarbindende, sexuell motivierende und/oder ovulationsfördernde Funktion zu erfüllen.
THORPE (1972) nennt in seiner Aufstellung duettierender Vogelarten keinen einzigen Sturniden. Beim Pagodenstar stellte ich jedoch "Duettgesang" fest. Der Pagodenstar hat eine gemäß IMMELMANN (1961) nahezu allen duettsingenden und -rufenden Vogelarten gemeinsame Eigenschaft: gleiches Aussehen der Geschlechter. Letzteres kommt auch dem kleinen Kubafink (Tiaris canora) zu, mit dem der Pagodenstar frappierende Übereinstimmungen im gesanglichen Verhalten aufweist; neben dem Singen beider Geschlechter und Duettgesang kommen beim kleinen Kubafinken als weitere auffallende Parallelen zwei getrennte Gesangsformen mit unterschiedlicher Funktion vor (BAPTISTA, 1978). Das Männchen dieser neuweltlichen Ammernart trägt einen kurzen Gesang mit summenden, harmonischen und vollen Tönen vor, dessen Häufigkeit bei Anwesenheit anderer Männchen zunimmt und der wahrscheinlich in erster Linie eine aggressive Funktion erfüllt; außerdem besitzt es einen längeren Gesangstyp mit vielen aus reinen Tönen zusammengesetzten Silben, dessen Häufigkeit bei Anwesenheit von Weibchen zunimmt und dem offenbar eine sexuelle Funktion zukommt.

Über "unseren" Star teilt SCHNEIDER (1972) u.a. mit, daß gemeinsames Singen der Partner vor der Kopulation vorkommen kann; VERHEYEN (1968) stellt dies in Abrede. HARTBY (1968) beschreibt als akustisches Paarungsaufforderungssignal des Weibchens eine Folge melodischer Laute unterschiedlicher Tonhöhe mit engem Frequenzbereich; die Autorin meint (S. 226), mit einigem Recht könne diese Lautfolge als Gesang bezeichnet werden, andererseits sei sie nur vom Weibchen vor der Kopulation zu hören. Beim Pagoden-

star bringen die Geschlechtspartner, wie bereits ausgeführt, gemeinschaftlich einen "Paarungsgesang" hervor.
Mit meinem Beitrag versuchte ich vor allem auch anzudeuten, daß es noch viele lohnende Fragen auch zum Gesang des "gewöhnlichen" Stars zu bearbeiten gibt.

Tab. 2 Vogelarten mit unterschiedlichen Gesangstypen von nicht gleichwertiger Bedeutung.

Art	Autor	Jahr
Heuschreckenammer (Ammodramus savannarum)	SMITH	1959
Königswitwe (Tetraenura regia)	NICOLAI	1964
Strohwitwe (Tetraenura fischeri)	NICOLAI	1964
Atlaswitwe (Hypochera chalybeata)	NICOLAI	1964
Blaubäuchiger Granatastrild (Uraeginthus ianthinogaster)	NICOLAI	1964
Dendroica virens (Baumwaldsänger)	MORSE FICKEN & FICKEN	1970 1970
Sonnenvogel (Leiothrix lutea)	THIELCKE & THIELCKE	1970
Vidua (Witwengattung)	PAYNE	1973
Kleiner Kubafink (Tiaris canora)	BAPTISTA	1978
Sommergoldhähnchen (Regulus ignicapillus)	THALER	1979
Zebrafink (Taeniopygia guttata)	SOSSINKA & BÖHNER	1980
Drosselrohrsänger (Acrocephalus arundinaceus)	CATCHPOLE	1983

SUMMARY

On the Function of Song in Starlings (Sturnidae)

A) Own investigations: Captive Wattled Starlings (Creatophora cinerea) and Brahminy Starlings (Sturnus pagodarum) were observed.

1. Wattled Starling (African species: "opportunistic" reproducing; enormous variability of outside appearance): "undirected" and courtship song, possesses very long songs.

2. Brahminy Starling (Asian species; uniform outside appearance): possesses different songs provided with special functions: 1."Free" song, 2. territorial song, 3. song addressed to a female (the mate?), 4. "duet song", 5. copulatory song, 6. "relief warbling".
Both sexes can sing. "Duet singing" was stated; in his account of this behaviour THORPE (1972) did not mention any sturnid species.
Territorial songs are short, songs addressed to a female (the mate?) are longer, the copulatory song takes even more time.
Due to differences in the function of song the visual expressional behaviour is different during singing.

B) DISCUSSION: Between S. pagodarum and the Cuban Grassquit (Titaris canora), a New World emberizine species, there are extraordinary similarities in their acoustic behaviour: singing of both sexes, "duet singing", different song types with distinct functions. - Concerning sturnids, in particular also European Starling (Sturnus vulgaris), song and imitative ability are discussed. - In various bird species the occurence of different song types with distinct meanings is dealt with (see Table 2).

LITERATUR

ADRET-HAUSBERGER, M. (1982): Social influences on the whistled songs of Starlings
Behav. Ecol. Sociobiol. 11: 241-246

ADRET-HAUSBERGER, M. (1983): Variations dialectales des sifflements de l'Etourneau sansonnet (Sturnus vulgaris) sedentaire en Bretagne
Z. Tierpsychol. 62: 55-71

ALI, S. & S.D. RIPLEY (1972): Handbook of the Birds of India and Pakistan together with those of Nepal, Sikkim, Bhutan and Ceylon. Vol. 5
Bombay, London & New York

BAPTISTA, L.F. (1978): Territorial, courtship and duet songs of the Cuban Grassquit (Titaris canora)
J. Orn. 119: 91-101

BECKER, P.H. (1976): Artkennzeichenende Gesangsmerkmale bei Winter- und Sommergoldhähnchen (Regulus regulus, R. ignicapillus)
Z. Tierpsychol. 42: 411-437

BERTRAM, B. (1970): The vocal behaviour of the Indian Hill Mynah, Gracula religiosa
Anim. Behav. Monogr. 3: 79-192

BROCKWAY, B.F. (1965): Stimulation of ovarian development and egg laying by male courtship vocalizations in budgerigars (Melopsittacus undulatus)
Anim. Behav. 13: 575-578

CATCHPOLE, C.K. (1973): The functions of advertising song in the Sedge Warbler (Acrocephalus schoenobaenus) and the Reed Warbler (A. scirpaceus)
Behaviour 46: 300-320

CATCHPOLE, C.K. (1980): Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus Acrocephalus
Behaviour 74: 149-166

CATCHPOLE, C.K. (1983): Variation in the song of the Great Reed Warbler Acrocephalus arundinaceus in relation to mate attraction and territorial defence
Anim. Behav. 31: 1217-1225

DEAN, W.R.J. (1978): Plumage, reproductive condition and moult in non-breeding Wattled Starlings
Ostrich 49: 97-101

DOWSETT-LEMAIRE (1979): The imitation range of the song of the Marsh Warbler, Acrocephalus palustris with special reference to imitations of African birds
Ibis 121: 453-468

FRINGS, H. & B. COOK (1964): The upper frequency limits of hearing in the European Starling
Condor 66: 56-60

HALL, B.P. & R.E. MOREAU (1970): An atlas of speciation in African passerine birds
London

HARTBY, E. (1968): The calls of the Starling (Sturnus vulgaris)
Dansk Ornith. Foren. Tidsskr.
62: 205-230

HAUSBERGER, M. & J.-C. GUYOMARC'H (1982): Contribution à l'étude des vocalisations territoriales sifflées chez l'Etourneau sansonnet Sturnus vulgaris en Bretagne
Biology of Behaviour 6: 79-98

HOWARD, R.D. (1974): The influence of sexual selection and interspecific competition on Mockingbird song (Mimus polyglottos)
Evolution 28: 428-438

IMMELMANN, K. (1961): Beiträge zur Biologie und Ethologie australischer Honigfresser (Meliphagidae)
J. Orn. 102: 164-207

IMMELMANN, K. (1968): Zur biologischen Bedeutung des Estrildidengesanges
J. Orn. 109: 284-299

IMMELMANN, K. (1969): Der Zebrafink (Taeniopygia guttata)
2. Aufl. Wittenberg

KROODSMA, D.E. & R. PICKERT (1984): Repertoire size, auditory templates, and selective vocal learning in songbirds
Anim. Behav. 32: 395-399

LIVERSIDGE, R. (1961): The Wattled Starling (Creatophora cinerea) (Meuschen)
Ann. Cape Prov. Mus. 1: 71-80

MERKEL, F.W. (1978): Sozialverhalten von individuell markierten Staren - Sturnus vulgaris - in einer kleinen Nistkastenkolonie (1. Mitteilung). - Gruppenbild um einen Starenmann
Luscinia 43: 163-181

MERKEL, F.W: (1979): Lebenslauf eines Starenweibchens
Natur und Museum 109: 348-352

MISKINEN, M. (1951): Sound production in passerine birds
Auk 68: 493-504

MORRIS, D. (1954): The reproductive behaviour of the Zebra Finch (Poephila guttata) with special reference to pseudofemale behaviour and displacement activities
Behaviour 6: 271-322

NEELAKANTAN, K.K. (1954): The secondary song of birds
J. Bombay nat. Hist. Soc. 52: 615-620

NICOLAI, J. (1962): Anmerkung zu:
HARRISON, C.J.O.: Solitary song and its inhibition in some Estrildidae
J. Orn. 102: 396ff.

NICOLAI, J. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem
Z. Tierpsychol. 21: 129-204

PRÖVE, E. (1974): Der Einfluß von Kastration und Testosteronsubstitution auf das Sexualverhalten männlicher Zebrafinken
J. Orn. 115: 338-347

SCHNEIDER, W. (1972): Der Star Sturnus vulgaris
2., verbesserte Auflage Wittenberg

SCHUBERT, M. (1971): Untersuchungen über die reaktionsauslösenden Signalstrukturen des Fitis-Gesanges, Phylloscopus t. trochilus (L.), und das Verhalten gegenüber arteigenen Rufen
Behaviour 38: 250-288

SIBLEY, C.G. & J.E. AHLQUIST (1984): The relationships of the starlings (Sturnidae: Sturnini) and the mockingbirds (Sturnidae: Mimini)
Auk 101: 230-243

SONTAG, jr., W. A. (1983): Untersuchungen zur Soziologie des Lappenstars Creatophora cinerea (Meuschen, 1787) und ein Vergleich mit anderen Starenarten (Sturnidae) Inaug. -Diss., Mainz

THALER, E. (1979): Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (Regulus regulus R. ignicapillus) und deren ethologische Differenzierung Bonn. zool. Monogr., Nr. 12

THIELCKE, G. (1970): Vogelstimmen Berlin, Heidelberg, New York

THORPE, W.H. (1959): Talking birds and the mode of action of the vocal apparatus of birds Proc. Zool. Soc. Lond. 132: 441-455

THORPE, W.H. in collaboration with J. HALL-CRAGGS, B. HOOKER, T. HOOKER & R. HUTCHISON (1972): Duetting and antiphonal song in birds: its extent and significaticance Behaviour Suppl. 18

VERHEYEN, R.F. (1968): De Balts en Copulatie van de Spreeuw, Sturnus v. vulgaris Linnaeus Gerfaut 58: 369-393

WOLTERS, H.E. (1975-1982): Die Vogelarten der Erde Hamburg und Berlin

Anschrift des Verfassers:
Walter A. Sontag jr., Institut für Zoologie, Universität
Saarstraße 21, D-6500 Mainz