Luscinia

Ornithologische Zeitschrift
der Vogelkundlichen Beobachtungsstation Untermain e.V.

Band 46 Heft 1/2 1988

LUSCINIA	46	Heft 1/2	Seite 1 - 18	Frankfurt/M. 1988

Artspezifität und Dialekte im Gesang des europäischen Staren (Sturnus vulgaris)

von
Martine Adret-Hausberger

Einleitung

SMITH (1959) definiert den Vogelgesang als "eine soziale, lange oder kurze, einfache oder komplizierte, artspezifische Lautäußerung, deren Funktion es wäre, artgleiche Männchen abzuweisen, Weibchen anzuziehen oder beides. Er folgerte diese funktionellen Hypothesen aus folgenden Beobachtungen:
Der Gesang wird hauptsächlich während der Brutzeit gehört und wird meistens von Männchen geäußert, die ohne Weibchen sind oder ein Revier markieren.
So kann der Gesang von den Rufen unterschieden werden: Das Herannahen eines Raubtieres provoziert die Äußerung von Alarmrufen, Hunger die Äußerung von Bettelrufen bei Jungen. Gesang scheint dagegen nicht mit einer unmittelbaren Überlebensfunktion verbunden zu sein. Er hat oft eine komplizierte Struktur mit aufeinanderfolgenden Noten, die den melodiösen Charakter des Gesanges ergeben.
Man kann sich fragen, welches die Funktionen einer solchen Lautäußerung sein könnten:
Der Gesang beispielsweise ist aufgrund der Organisation seiner Elemente uns "angenehmer" zu hören als die Rufe. Könnte er so nicht auch auf das Weibchen einen besonderen Eindruck machen? Dies wurde in manchen Fällen bestätigt: Offensichtlich spielt er eine wesentliche Rolle in der physiologischen Entwicklung des Weibchens während der Brutzeit. Bei Kanarienvögeln wurde zum Beispiel nachgewiesen, daß der Gesang, je komplizierter er ist, umso schneller zur Eiablage führt (KROODSMA 1976, HINDE & STEEL 1978).
Auch ist die Bedeutung dieser Lautäußerung für die Beziehungen der Männer untereinander, besonders in Bezug auf die Revierverteidigung, unleugbar: Agelaius phoeniceus Männchen, denen man die Stimmbänder entfernt hatte , was das Singen verhinderte, wurden in ihren Revieren wieder freigelassen und konnten daraufhin nicht mehr verhindern, daß ihre Reviere von anderen Männchen übernommen wurden (PEEK 1972).
Die Rolle des Gesangs geht noch viel weiter: Details in seiner Struktur zeigen die Identität des Sängers und/oder seine geographische Herkunft an.

Dies wissen wir erst seit etwa 30 Jahren dank der Entwicklung des Sonagraphen. Diese Analysemethode gibt uns ein "Bild" der Lautäußerung, was einen objektiven Vergleich der Gesänge von verschiedenen Individuen erlaubt (Abb.1).

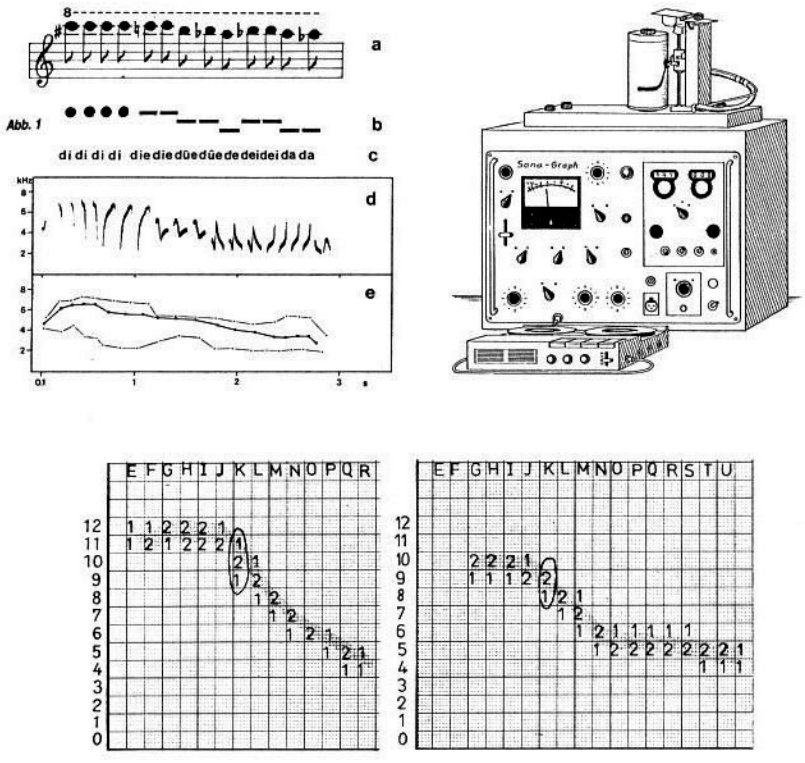

Abb.1: Wie man die Struktur des Gesanges analysieren kann.

Oben sieht man, wie die Gesänge in Sonogrammen ausgewertet werden (von Helb 1982). Das Tonbandgerät wird mit dem Sonagraphen verbunden, der uns ein "Bild" der Struktur aufzeichnet (Beispiel d).

Unten wird eine Methode beschrieben, mit der man individuelle Unterschiede in der Struktur quantifizieren kann. Pfiffe von 2 Staren werden digital verglichen: in jeder Zelle schaut man, wieviel "schwarz" es gibt (0,1 oder 2), und dann vergleicht man jede Zelle bei beiden Sonogrammen. Man kann am Ende einen Index von "Ähnlichkeit" haben.

So wurden kleine interindividuelle Unterschiede im Gesang zweier Artgenossen gefunden. In Vorspielexperimenten wurde festgestellt, daß diese Details dem Vogel genügen, um Individuen zu unterscheiden. Ein Männchen ist ganz aufgeregt, wenn es den Gesang eines fremden Artgenossen an der Grenze seines Reviers hört, zeigt aber keine Reaktion, wenn dieser Gesang der seines gewohnten Nachbarn ist (FALLS 1969). Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch ein Weibchen so ihren Partner erkennen kann.
Die Analysen haben auch gezeigt, daß "der" Gesang einer Art nicht notwendig eine konstante, starre Einheit ist. Die Anzahl und die Organisation der Elemente können variieren. Oft hat jedes Individuum ein "Repertoire" von verschiedenen Gesangsthemen: manchmal sind sie charakteristisch für das Individuum, oft aber haben Nachbarn gemeinsame Themen. Verschiedene Individuen einer Art können unterschiedlich große Repertoire haben.
Ein besonders interessantes Phänomen, das die Analysen aufgezeigt haben, ist die Existenz von geographischen Variationen in der Gesangsstruktur: Nachbarn haben sehr ähnliche Gesangsstrukturen, die sich deutlich von denen weiter entfernt brütender Vögel unterscheiden. Der Variationsmaßstab kann mehrere hundert Meter, bei einigen Arten bis mehrere hundert Kilometer, sein. Einige Autoren vermuten, daß solche Variationen eine Rolle bei der Partnerwahl des Weibchens spielen können und dadurch den genetischen Austausch reduzieren (MARLER & TAMURA 1964, NOTTEBOHM 1972). Andere denken, daß die Männchen die unterschiedlichen Gesangsvarianten benutzen, um besondere soziale Beziehungen zu entwickeln (PAYNE 1981).
Wahrscheinlich sind die Funktionen bei verschiedenen Arten unterschiedlich. Bis jetzt hat man noch keine dieser Hypothesen beweisen können.
Jedenfalls ist es sicher, daß der Gesang eine besondere "soziale" Bedeutung hat. Er gibt dem "Empfänger" der Informationen Auskunft über die Art und die individuelle Identität des Sängers, wenn die sozialen Beziehungen wie in Brutrevieren, Kolonien oder Versammlungen besonders wichtig sind. So scheint ein Studium des Starengesanges besonders reizvoll zu sein, wenn man versuchen will, die mögliche Korrelation zwischen sozialer Struktur und Gesangsstruktur zu finden.
Bei dieser Art hört man den Gesang überall, wo es soziale Interaktionen gibt, wie in der Kolonie, im Schwarm auf den Nahrungsplätzen oder auf den Schlafplätzen. Der Typ dieser Interaktionen ist wahrscheinlich unter den verschiedenen Bedingungen nicht überall derselbe. Man kann deshalb eine besonders komplizierte soziale Organisation erwarten.
Die Frage stellt sich nun, ob man eine Korrelation zwischen Gesangsstruktur und dieser komplizierten sozialen Organisation finden kann.
Zuerst muß man feststellen, wie, wo und wann die Individuen singen, bevor man hoffen kann, die Funktionen zu verstehen. Deshalb wurde diese Untersuchung in drei Stufen gegliedert:

1.) Haben die Stare Gesangsrepertoire? Finden wir bei Staren typische Elemente, obwohl sie die Fähigkeit haben, Lautäußerungen anderer Arten zu imitieren?
Um mögliche artspezifische Lautmuster zu finden, wurden Populationen in sehr verschiedenen Gebieten (Frankreich, Deutschland und Australien) untersucht.

2.) Weiterhin entsteht die Frage, ob ein Vogel die von uns aufgefundenen Gesangstypen ebenso unterscheidet und unterschiedlich benutzt. So wurde beobachtet, wann und wo jedes Männchen seine verschiedenen Gesänge äußert.
Vorspielexperimente konnten uns dabei eine direkte Antwort geben.

3.) Wie verteilen sich die individuellen Variationen in der Population? Kann man auch beim Staren lokale Variationen (Dialekte) in der Gesangsstruktur feststellen?
Zur Lösung dieser Frage müssen Gesänge möglichst aller Individuen einer Population verglichen werden.

Material und Methode.

Die Gesänge von mehr als 300 Individuen wurden analysiert, die sich auf vier hauptsächliche Studienzonen verteilen: zwei in der Bretagne (Frankreich 1979, 1980, 1983, 1984), eine in der Pfalz (Deutschland 1982) und eine in Australien (1985). In der Bretagne gab es nur überwinternde Populationen und in der Pfalz ziehende Populationen. In beiden Gebieten brüten die Stare in Kolonien von mehreren Nestern, meistens in Häusern. In Australien brüten sie dagegen fast immer in einzelnen Paaren. Sie wurden vor einem Jahrhundert aus Europa eingeführt und haben sich in einer sehr offenen ökologischen Umgebung ausgebreitet.
Dort, wo sie Standvögel sind, singen die Stare in der Kolonie fast das ganze Jahr, am meisten während der zwei ersten Stunden nach Sonnenaufgang und während der Abenddämmerung. Ziehende Populationen sind dagegen nur während der Brutzeit und einer kürzeren Zeit im Herbst in der Kolonie anzutreffen.
Die Gesänge wurden neben dem Nest aufgenommen, die der Standvögel hauptsächlich im Winter und Frühling während der drei ersten Stunden nach Sonnenaufgang , die der Zugvögel nur im Frühling. Es wurden nur Aufnahmen von Vögeln verwendet, deren Nest bekannt war. Um mögliche lokale Variationen aufzufinden, wurden in jedem Fall eine Anzahl von Nistplätzen in einem Umkreis untersucht (Abb.2). Andere Aufnahmen wurden an Nahrungs- und Schlafplätzen hergestellt.

Verschiedene Geräte wurden benutzt: Nagra III oder Uher 4000 Tonbandgeräte, Sennheiser MD 421 oder MKH 416 Mikrophone.
Die Aufnahmen wurden dann mit einem Sonagraph ausgewertet und die Gesänge quantitativ verglichen (Abb.1).

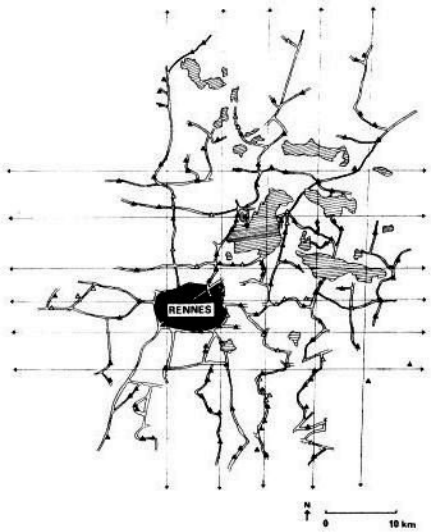

Abb.2: Aufnahmeorte im Rennes-Gebiet. Es sind die Straßen dargestellt. An jedem Punkt wurden die Gesänge von mindestens einem Star aufgenommen. (von Adret-Hausberger 1983).

Die verschiedenen Kategorien von Gesängen

Zwei Hauptkategorien lassen sich deutlich herausstellen:

1. Das "Gezwitscher", ein sehr langer (bis 1 Min.) komplizierter Gesang, der in ununterbrochenen Sequenzen von aufeinanderfolgenden Elementen geäußert wird. Im allgemeinen ist er so leise, daß man ihn kaum aus größerer Entfernung hören kann, mit Ausnahme der Enden der Sequenzen, die lauter und mit Flügelschlagen gesungen werden.

2. Die lauten "Pfiffe" mit einer sehr einfachen Struktur. (Sie werden sehr oft in den vokalen Interaktionen zwischen Männchen benutzt).

1. Das Gezwitscher

Es ist in langen Sequenzen von in "Motiven" gruppierten variierten Elementen organisiert (Abb.3a). Einige Motive sind artspezi-

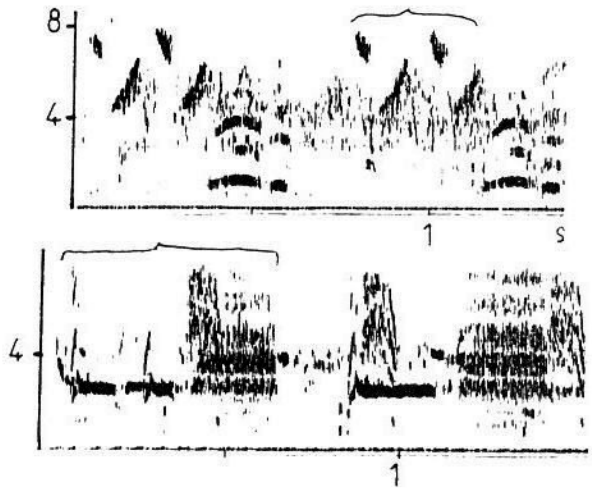

Abb. 3a: Beispiele von Motiven in einer Sequenz von Gezwitscher. (Man kann die Wiederholung dieser Notengruppen sehen.)

fisch: dabei handelt es sich um charakteristische "Clicks" und sehr hohe (8 kHz) Triller, die normalerweise die Sequenzen beenden. Beide wurden überall gefunden. Der Rest dieses Gesangs ist dagegen individuenspezifisch: jedes Männchen hat sein eigenes Repertoire von 20 bis 35 verschiedenen Motiven, die bei keinem Nachbarn gefunden werden.
Dieser Gesang hat immer eine komplizierte Organisation mit drei Stufen: die Elemente sind in reproduzierbaren Einheiten (den Motiven) gruppiert. Sie werden in Gesangsfolgen von 1 bis 12 Wiederholungen geäußert. Die Gesangsfolgen zeigen eine sehr deutliche Organisation (Abb.3b). Diese charakteristischen Eigen -

Abb. 3b : Folge von Motiven

1. Motiv	Folgende Motivtypen	Zahl der Sequenzen
R	I J K L M N O P F	11
	Z B C D E F G Y	7
W	Z B C D E F G Y	7
	Z B C D E F H Y	4
	A B C D E F G Y	2

Jedem Motivtyp entspricht hier ein Buchstabe. Man kann hier die Folge der verschiedenen Motivtypen sehen. Jeder Buchstabe entspricht einer bis zwölf Wiederholungen desselben Typs.

schaften wurden in allen Ländern gefunden (ADRET-HAUSBERGER & JENKINS subm.). Es gab auch keine lokalen Variationen (Dialekt) in der Struktur des Gezwitschers . Er ist reich an Imitationen von anderen Arten und verschiedenen Lauten. Dieser Gesangstyp wird sehr wenig bei Auseinandersetzungen zweier Männchen benutzt, scheint aber eine wichtige Rolle in der Beziehung der Geschlechter zueinander zu spielen. So singt das Männchen immer eine Sequenz des Gezwitschers vor einer Kopulation.

2. Die Pfiffe

Die Pfiffe von Staren aus verschiedenen Untersuchungsgebieten unterscheiden sich in den Einzelmerkmalen (Frequenzverlauf) sehr deutlich. Die allen Individuen gemeinsamen Lautmerkmale wurden reproduzierbar erfaßt. Anhand des Spektrogrammbildes werden die Gesänge von Staren aus verschiedenen Untersuchungsgebieten mit Hilfe eines Merkmal-Schlüssels (bzw. Frequenzverlaufs) in Klassen aufgeteilt (Abb.4). In diesen allgemeinen Klassen erscheinen bestimmte Pfeiftypen (Themen). Jedes Männchen hat ein Repertoire von 7 bis 12 solcher Themen. Trotz der Diversität der studierten Populationen findet man fünf Themen, die von allen Männchen gesungen werden ("artspezifische Themen") (Abb.5). Die übrigen sind in der Kolonie für jedes einzelne Männchen typisch (individuelle Themen).

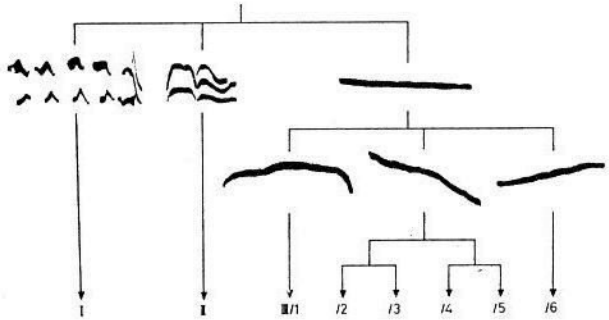

Abb.4: Merkmal-Schlüssel für die Klassifikation der Pfiffe. (von Adret-Hausberger & Güttinger 1984)

I: rhythmische Strukturen (Wiederholung eines Elementes)
II: Strukturen mit zwei oder mehr verschiedenen Elementen
III: reine Pfiffe
III-1: "stabile" Pfiffe zum Beispiel
-2,-3: Pfiffe mit Biegung; -4,-5: ohne

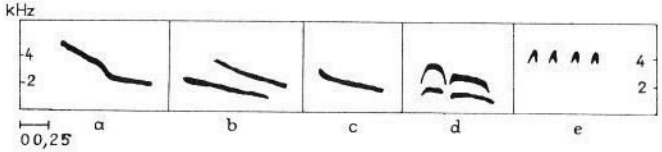

Abb.5: Die artspezifischen Themen

a: Thema mit Biegung (IT)
b: Thema mit "Harmonischen" (HT)
c: Einfaches Thema (ST)
d: Kombiniertes Thema (CC)
e: Rhythmisches Thema (RT)

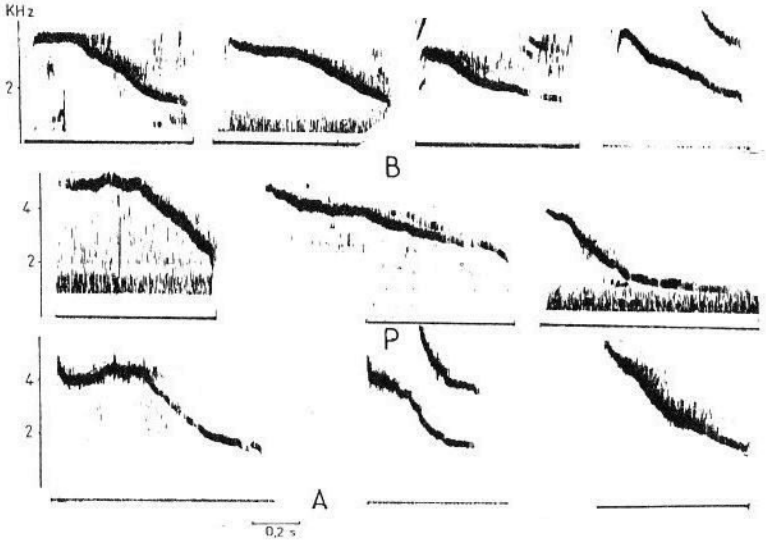

Abb.6: Beispiele von Varianten des Themas mit Biegung (IT) in 3 Ländern. B: Bretagne, P: Pfalz, A: Australien

Man kann in jeder Population verschiedene Varianten jedes Themas finden. Sie zeigen kleine Variationen im Frequenzverlauf, behalten aber die Charakteristiken des Themas (Abb.6). Jedes Individuum singt normalerweise nur eine Variante jedes Themas. Am Beispiel von IT (Abb.6) kann man sehen, daß die Variationsbreite in verschiedenen Populationen ähnlich ist: es gibt nicht mehr Unterschiede zwischen französischen und australischen Varianten als zum Beispiel zwischen zwei französischen Varianten. Das gilt für alle artspezifischen Themen. Dagegen sind die Variationsbreiten für die verschiedenen Themen unterschiedlich: IT und HT zeigen Variationen im Frequenzverlauf. Für ST variiert nur die Dauer (Abb.7). Das rhythmische Thema zeigt eine besonders große

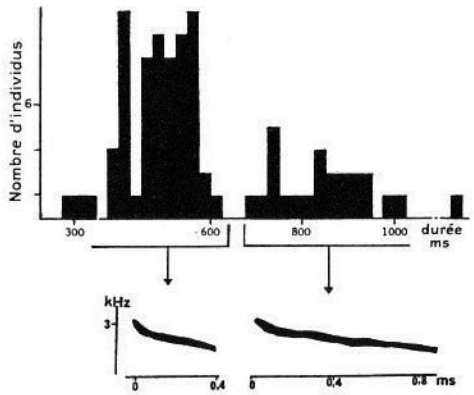

Abb. 7: Histogramme mit der Dauer des einfachen Themas in einer Population in der Bretagne.

Variabilität in der Form, Frequenz oder Tempo der Elemente. Wir können dabei eine Hierarchie der Variationsbreiten vom rhythmischen Thema bis zum einfachen Thema feststellen.

So zeigt uns die Strukturanalyse, daß Stare artspezifisch allgemeine Pfeiftypen haben, die überall mit denselben Eigenschaften und denselben Variationsbreiten immer wieder gefunden werden. Jedes von diesen Themen verteilt sich in mehreren Varianten. Jetzt müssen wir prüfen, ob diese auf den Spektrogrammbildern begründeten Klassifikationen der biologischen Wirklichkeit entsprechen.

Die artspezifischen Pfeiftypen: eine biologische Wirklichkeit?

Um diese Frage zu beantworten, wurden zwei Methoden verwendet:

1. Indirekte Annäherung: wenn die Themen für ein Individuum eine spezifische Bedeutung haben, kann man erwarten, daß es diese nach dem Ort oder der sozialen Umgebung unterschiedlich benutzt;

2. Direkte Annäherung: in den Kolonien kann man beobachten, daß die Männchen einem Nachbarn mit demselben Pfeiftyp antworten ("song matching"). Wir haben diesen Befund in Vorspielexperimenten benutzt, um zu erfahren, ob und wie ein Star die verschiedenen Themen unterscheidet.

1. Wie benutzt ein Individuum die Themen?

Die Beobachtungen zeigen in der Tat eine unterschiedliche Benutzung der verschiedenen Themen. Zum Beispiel variiert in der Kolonie die relative Häufigkeit jedes Themas unter dem Einfluß verschiedener Faktoren: zum Beispiel a) Nähe des Nestes (ST ist häufiger am Nesteingang, HAUSBERGER & GUYOMARCH 1981), b) Zeit im Jahr (IT ist während der Zeit der Jungenfütterung häufiger als die anderen Themen, ADRET-HAUSBERGER 1984b); Tageszeit; d) sozialen Interaktionen mit Nachbarn (ein Star hat die Tendenz das Thema, das er gerade gehört hat, zu wiederholen).
Hier soll ein Beispiel entwickelt werden:
Einfluß der sozialen Faktoren außerhalb der Kolonie.
Die Untersuchungen wurden bei Nahrungsschwärmen und an Schlafplätzen in der Bretagne gemacht. An Nahrungsplätzen kann man Gruppen von unterschiedlichen Größen beobachten. Zwischen zwei Nahrungsaufnahmen fliegen die Vögel nach hoch gelegenen Plätzen in der Nähe (z.B. Bäume), wo sie viel singen. Ihre Gesänge wurden aufgenommen. Man kann feststellen, daß die Häufigkeit jedes Themas entsprechend der Größe des Schwarmes variiert (Tab.1). Wenn es nur 25 bis 50 Vögel gibt, wird am meisten HT gesungen; wenn mehr als 200 Individuen da sind, wird ST am meisten gesungen. Das ist besonders deshalb interessant, da derselbe Vogel sich während des Tages in Gruppen verschiedener Größen aufhalten kann. Das bedeutet offensichtlich, daß sie ihr Gesangsverhalten nach der sozialen Umgebung ändern. Ähnliche Ergebnisse wurden an Schlafplätzen erlangt. An allen in der Bretagne beobachteten Schlafplätzen kann man die große Häufigkeit des rhythmischen Themas bemerken (Tab.2).

Tab.1 : Relative Frequenz der verschiedenen Themen in verschiedenen futtersuchenden Trupps.

Unterstrichen ist die größte Frequenz eines Themas.
Trupp I : 25 - 50 Individuen,
Trupp II : 80 - 100 Individuen,
Trupp III : 150 - 500 Individuen

Trupp	Aufnahme-dauer(min.)	Themen (%) IT	ST	HT	RT	CC	andere	Gesamtzahl der Pfiffe
I1	3	5	14	36	23	11	11	44
I2	10	7	20	26	15	25	7	88
I3	18	10	17	43	19	7	4	107
I4	4	13	0	47	13	0	27	15
I5	3	11	4	57	14	14	0	28
II1	12	68	1	11	13	1	4	201
II2	6	49	22	10	7	5	7	59
II3	4	37	22	22	15	5	5	41

Trupp	Aufnahme-dauer(min.)	Themen (%) IT	ST	HT	RT	CC	andere	Gesamtzahl der Pfiffe
II4	11	38	20	29	9	1	3	208
II5	14	78	7	8	3	0	4	92
II6	3	33	15	22	7	7	14	27
III1	19	2	32	11	16	17	2	221
III2	11	9	48	23	21	0	0	149
III3	17	7	47	24	6	8	8	119
III4	14	16	43	22	5	6	8	314
III5	7	22	40	20	12	3	3	78
III6	13	22	40	15	12	3	8	102
III7	29	13	49	13	18	0	7	199
III8	16	12	62	12	2	0	12	103
III9	5	5	95	0	0	0	0	20
III10	15	4	94	0	2	0	0	161

Tab. 2 : Häufigkeit (in %) der verschiedenen Themen an Schlafplätzen in der Bretagne. Jeder Schlafplatz wurde einen Abend beobachtet. D1, D3 und D4 bestanden aus mehreren tausend Staren, D2 und D5 aus mehreren hundert. Man kann sehen, daß das rhythmische Thema immer das häufigste ist.

Schlafplätze	Themen (%) IT	ST	HT	RT	CC	andere	Gesamtzahl der erkannten Pfiffe
D1 (30.6.80)	4	21	23	51	1	0	168
D2 (3.7.80)	3	19	35	43	0	0	37
D3 (26.5.80)	0,6	0	18	44	35	2	672
D4 (11.7.80)	2	26	14	54	2	2	43
D5 (25.11.79)	4	17	26	38	12	3	167

Es gibt also wirklich ein unterschiedliches Benutzen der Themen in und außerhalb der Kolonie.

2. Kennen die Vögel die Themen?

Wie schon bemerkt, wiederholt jedes Männchen das Thema, das er gerade vom Artgenossen gehört hat. Das bedeutet, daß der Star die perzeptorische Fähigkeit hat, die verschiedenen Pfeiftypen zu unterscheiden. Die Strukturanalysen haben uns gezeigt, daß diese Themen sich in verschiedene Varianten unterteilen lassen und daß jedes Männchen nur eine Variante von jedem Thema singt. Wird der Vogel wohl fähig sein, das Thema zu erkennen, wenn er eine andere Variante seines Themas hört?
Die Vorspielexperimente wurden in zwei Kolonien in Rennes durch-

geführt. Die drei vorgespielten Themen IT, HT und ST sind die, die am häufigsten in vokalen Interaktionen benutzt werden. Zwei Varianten von jedem wurden getestet: seine eigene Variante ("familiar") und eine fremde ("non familiar") (Abb.8).

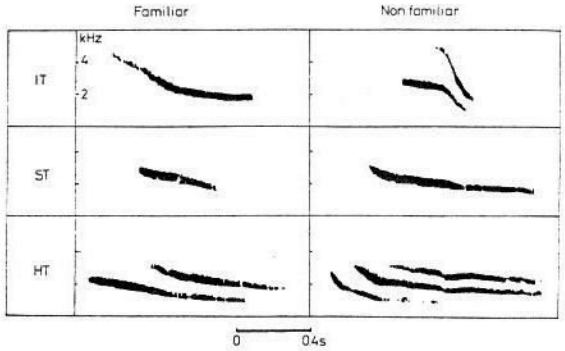

Abb.8: Die Varianten benutzt in den Vorspielexperimenten für die drei artspezifischen Themen (IT, ST und HT).
Familiar: eigene Variante; Non familiar: fremde Variante (von Adret-Hausberger 1982).

Die fremde Variante wurde an einem Ort ungefähr 15 km weit aufgenommen. 287 Tests wurden gemacht.
Wenn sie die gewöhnliche Variante eines Themas hören, antworten sie in 81% der Fälle nach einer kurzen Zeit mit demselben Thema (Tab. 3). Nur vokale Antworten wurden beobachtet: der Vogel ändert nicht seine Stellung.

Dieser Typ von Antwort wurde auch für die fremden Varianten beobachtet: die Vögel erkennen also das Thema, auch wenn sie eine ungewöhnliche Variante hören (Tab 3). Aber sie antworten mit ihrer eigenen Variante.

So unterteilt das Individuum (wie wir) seine Pfiffe in verschiedene Themen, die in mehrere Varianten gruppiert sind. Jetzt können wir unsere Klassifikation benutzen, um weiter in der Analyse fortzuschreiten und um zu sehen, wie die Varianten in der Population verteilt sind.

Geographische Verteilung der individuellen Variationen

Hier wird ein Beispiel aus der Umgebung von Rennes vorgestellt. Zwei Größenordnungen wurden untersucht: die einzelne Kolonie und eine größere Zone mit vielen Kolonien (Abb.2).

Tab. 3 : Ergebnisse der Vorspiel-Experimente:

a) Die Häufigkeit in %, mit der der getestete Vogel den gleichen Pfeiftyp, der ihm gerade vorgespielt wird, als Antwort auf bekannte (F) und unbekannte (NF) Varianten bringt.

b) Vergleich der Häufigkeit von Antworten auf vorgespielte bekannte oder unbekannte Varianten.

c) Mittlere Latenzzeit der Antworten.

d) Anzahl der Abflüge sofort nach dem Vorspiel.

*= P<0.05; **= P<0.01; ***= P<0.001; a, b, d: X^2 oder Fisher-Test; c : Test des Vergleichs der Mittelwerte

		Individuum						Gesamt
		A1	A2	A3	B1	B2	B3	
a) Antwort mit dem gleichen Thema (%)	F	64*	86***	85**	87***	100**	57	81***
	NF	60**	69***	56*	75***	100*	57	61***
b) Häufigkeit der Antworten (%)	F	45	73**	78**	48*	55	55	62***
	NF	23	54	29	17	35	25	30
c) Haupt-Gebundenheit (S)	F	3.9 ***	1.8 ***	2.4 *	2.8	3.6 *	5.2 ***	3 ***
	NF	13.6	8	5.3	9.2	5.8	13.5	8.5
d) Anzahl der Schwärme	F	1*	0**	1*	1**	1	1	5***
	NF	6	3	4	5	1	1	23

Die Kolonie

Die Untersuchungen wurden auf dem Universitäts-Campus von Rennes-Beaulieu durchgeführt. Drei etwa 200 m von einander entfernte Kolonien wurden beobachtet.
Der Vergleich der Gesänge der dort brütenden Vögel zeigt an, daß alle dieselbe Variante der verschiedenen artspezifischen Themen außer dem rhythmischen Thema singen. Für das Letztere hat jede Kolonie ihre eigene Variante (Abb.9).

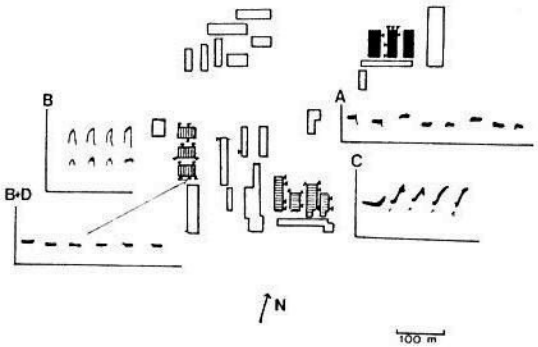

Abb.9: Universität von Rennes: Dialekte vom rhythmischen Thema. Die verschiedenen Varianten werden gezeigt. Die Gruppen der Gebäude entsprechen den verschiedenen Varianten.

Es gibt also schon in dieser kleinen Größenordnung Variationen.

Die größere Zone.

Dank der benutzten Methode konnte eine Karte der Verteilung der Varianten des ganzen Gebietes erstellt werden. Die Analyse zeigte, daß diese Verteilung nicht zufällig ist denn es war möglich, für jedes Thema bestimmte Dialektareale abzugrenzen, in der alle Männchen dieselbe Variante singen (Abb.10). Die Fläche und die Verteilung dieser Areale sind unterschiedlich für die verschiedenen Themen. Es gab Flächen von 5 bis 10 qkm für IT bis mehr als 900 qkm für ST. An den Grenzen kann man manchmal Individuen finden, die die beiden benachbarten Varianten singen.
Für die fünf Themen sind die Dialektmosaike völlig verschieden: zwei benachbarte Stare können für ein Thema eine übereinstimmende Dialektvariante singen, aber ein anderes Thema in voneinander abweichenden Dialekten vortragen.
In Europa wurde ein solches kompliziertes Dialektsystem in allen anderen beobachteten Populationen wieder gefunden. In Australien war es ähnlich, aber einfacher, wahrscheinlich wegen der anderen sozialen Struktur dort (Abwesenheit von Kolonien) (im Druck).
Die Vorspielexperimente zeigen, daß die Vögel ganz gut zwischen verschiedenen Dialekten unterscheiden können. Sie antworten schneller und öfter auf ihren eigenen als auf einen fremden Dialekt (Tabl.3). Dies ist wahrscheinlich sehr wichtig für die sozialen Funktionen der Pfiffe, besonders in Nahrungsschwärmen oder Schlafplätzen, wo Vögel aus verschiedenen Dialektarealen singen.

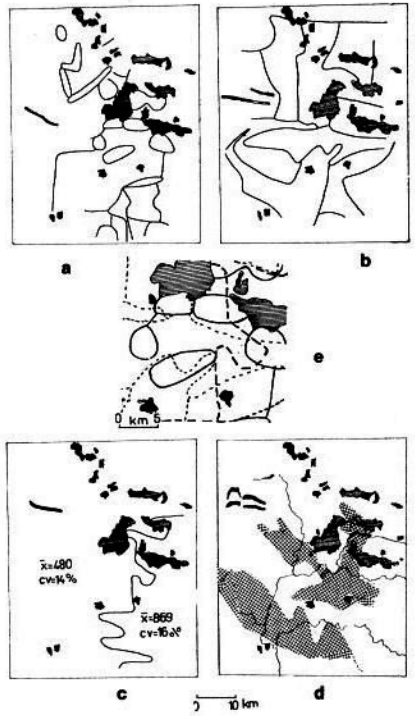

Abb.10: Dialektareale für die verschiedenen artspezifischen Themen im Rennes-Gebiet.
Wälder und Dialektgrenzen. a:IT, b: HT, c: ST (Verteilung der kurzen und langen Varianten), d: CC (häufig, nie gehört), e: die Grenzen der verschiedenen Dialekten auf einem kleinen Gebiet (von Adret-Hausberger 1983).

Diskussion

Der Starengesang wurde oft als eine sehr variable Lautäußerung, die wenige artspezifische Charakteristiken aufweist, beschrieben. Die Fähigkeit dieser Vögel, die Lautäußerungen anderer Arten zu imitieren, wurde betont. Dennoch zeigt eine präzisere Strukturanalyse, daß dieser Gesang eine sehr deutliche Organisation, trotz seines ungleichartigen Charakters hat. Eine erste Unterteilung läßt sich zwischen dem Gezwitscher und den Pfiffen aufzeigen. Letztere unterteilen sich in verschiedene Themen, von denen einigen artspezifisch und anderen individuell spezifisch sind. Die artspezifischen Themen haben dieselben Charakteristiken und dieselben Variationsbreiten in Frankreich, Deutschland und Australien. Die Individuen benutzen diese Themen je nach Umfeld unterschiedlich . Jedes Thema unterteilt sich in mehrere Varianten, die nicht zufällig in den Untersuchungsgebieten verteilt sind. Ein kompliziertes Dialektsystem wurde überall gefunden.
Als erstes fällt bei den Beobachtungen auf, daß jedes Individuum zwei völlig verschiedenene Gesänge hat. Die ununterbrochene und

äußerst komplizierte Struktur des Gezwitschers steht im Gegensatz zu der kurzen und einfachen Struktur der Pfiffe, die nur in engen Grenzen variieren. Solche Unterschiede wurden auch bei anderen Arten (Luscinia luscinia, SORJONEN 1983, Menura novaehollandiae, ROBINSON 1975) beobachtet. CATCHPOLE (1982) meint, daß solche komplizierte Gesänge an die sexuelle Auswahl gebunden sind. Man würde also lange und komplizierte sexuelle Gesänge und kurze einfache und laute Reviergesänge finden. Das wurde von diesem Autor (CATCHPOLE 1983) für den Drosselrohrsänger (Acrocephalus arundinaceus) beschrieben.
Solche Funktionen sind auch bei Staren möglich: die Pfiffe werden in Männchen-Männchen Interaktionen benutzt, aber das Gezwitscher wird am meisten individuell neben dem Nest gesungen. Weil es meist sehr leise ist, ist es wahrscheinlich, daß es bei einer kurzen Abstandskommunikation wichtig ist.
Der komplizierte Charakter des Gezwitschers wird durch die vielen Imitationen noch verstärkt. Wir wissen noch nicht, ob das Individuum jedes Jahr neue Elemente erlernen kann. Wäre das der Fall, könnte es erklären, warum manche Männchen ein größeres Repertoire als andere haben. Jetzt fragen wir uns, ob Männchen mit einem großen Repertoire anziehender für die Weibchen sind, und ob man so die Fälle von Polygynie (MERKEL 1980) erklären könnte.
Wie sich dieser Gesang entwickeln kann, bleibt bisher ein Geheimnis. Wahrscheinlich sind viele Imitationen der Umgebung entnommen (FEARE 1984, HINDMARSH 1984), der Rest des Gesanges könnte zum Teil vom Vater gelernt werden oder aber improvisiert sein.
Die Ergebnisse bezüglich der Pfiffe sind völlig anders, besonders wegen ihrer artspezifischen Themen, die überall mit denselben Charakteristiken und Variationsbreiten auftreten. Wie ist das zu erklären? Eine Hypothese besagt, daß es ein genetisches Programm gibt. Jeder Star hätte die Fähigkeit,5 Pfeiftypen mit gegebenen Variationsbreiten zu lernen, so daß er auch die lokalen Varianten lernen könnte. Laute Imitationen können auch beobachtet werden und erinnern uns an die artspezifischen Themen, zum Beispiel hat die Imitation des Mäusebussards (Buteo buteo) eine Struktur nahe der des HT. Die artspezifischen Themen des Stares sind die Grundlage eines komplizierten Dialektsystems, das einzig unter den bis jetzt studierten Vogelarten ist. Daß man es bei so verschiedenen Populationen findet, zeigt, daß es ein artspezifisches Phänomen ist. Es ist notwendig, näheres über die Art des Lernens zu erfahren. So könnten beispielsweise die verschiedenen Themen in verschiedenen Alterstufen oder in verschiedenen sozialen Umgebungen gelernt werden. Nur zukünftige Beobachtungen und Experimente werden uns eine Antwort geben können. Auch müßte man wissen, bis zu welcher Entfernung von der Kolonie sich die jungen Stare zur Brut niederlassen. Bleibt noch eine interessante Frage: Warum hat der Star ein solch kompliziertes Kommunikationssystem entwickelt? Die Fortentwicklung dieser fünf Themen ist nicht zufällig,und man kann sich denken, daß jedes Thema eine bestimmte Funktion hat. Zum Beispiel erregt die große Häufigkeit des rhythmischen Themas am Schlafplatz den Verdacht, daß es den Individuen derselben Kolonie ermöglicht, innerhalb der riesigen Schwärme zusammenzubleiben (jede Kolonie hat ihre eigene Variante). Bei anderen Themen könnten die Dialekte die Entwicklung besonderer Beziehungen zwischen Männchen erlauben (PAYNE 1981) oder eine Rolle bei der Partnerwahl des Weibchens spielen (NOTTEBOHM 1972). Wir wissen jetzt wie, wo und wann jeder Star singt; wir müssen noch herausfinden, wo und wann der junge Star seine Gesänge lernt und was die Funktionen der Gesänge sein könnten.

Ich danke der ALEXANDER VON HUMBOLDT-STIFTUNG, Bonn, die mich mit einem Stipendium unterstützte.

LITERATUR

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

ders. 1983: Variations dialectales des sifflements des etourneaux sansonnets sedentaires en Bretagne. Z. Tierpsychol. 62, 55-71.

ders. 1984a: Dialectes et "barrieres naturelles" chez l'etourneau. Biol. Behav.9,213-225

ders. 1984b: Seasonal quantitative variations of the whistled songs of starlings. Ibis 126, 372-378.

ders.u.GÜTTINGER, H.R. 1984: Constancy of basic patterns in the song of two populations of starlings. Z. Tierpsychol. 66, 309-327.

CATCHPOLE, C.K. 1983: Variation in the song of the great reed warbler Acrocephalus arundinaceus relation to mate attraction and territorial defence. Anim. Behav. 31,1217-1225.

FALLS, J.B. 1969: Functions of territorial song in the throated sparrow. In "Bird vocalization" Ed. R.A.Hinde,Cambridge Univ Press.

FEARE, C.J. 1984: The starling. Oxford Univ. Press.

HAUSBERGER, M. 1981: Contribution a l´etude des vocalisation territoriales sifflees chez l´etourneau sansonnet en Bretagne. Biol. Behav. 6, 79-98.

HINDE,R.A. u. STEEL,E.1978: The influence of daylength and male vocalizations on the estrogen dependent behavior of females canaries and budgerigars. Adv. Study Behav. 8,39-68.

HINDMARSH, A. 1984: Vocal mimicry in starlings. Behaviour, 90, 302-324.

KROODSMA, D.E. 1976: Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. Science 192,574

MARLER,P.u.Tamura, M. 1964: Song "dialects" in 3 populations of white-crowned sparrows. Condor 64, 368-377

MERKEL, F.W. 1980: Sozialverhalten von individuell markierten Staren in einer kleiner Nistkastenkolonie. Luscinia 44,133-158.

NOTTEBOHM, F. 1972: The origins of vocal learning. Am.Nat.206, 116-139.

PAYNE, R.B. 1981: Population structure and social behaviour. In "Natural selection and social behaviour" Ed. R.D. Alexander u. D.W. Tinkle. Chiron Press.

PEEK, F.W. 1972: An experimental study of the territorial function of vocal and visual displays in the male red-winged blackbird.Anim. Behav. 20, 112-118.

ROBINSON, F.N. 1975: Vocal mimicry and the evolution of bird song. Emu 75, 23-27.

SORJONEN, J. 1983: Transmission of the two most characteristic phrases of the song of the thrush nightingale in different environmental conditions. Ornis Scand. 14, 278-228.

Anschrift des Verfasserin: Martine Adret-Hausberger,

Laboratoire d´ethologie
Universite de Rennes 1
Campus de Beaulieu

Avenue du General Leclerc

35042 RENNES
Cedex