

Vogelwarte 50, 2012: 79–86
© DO-G, IFV, MPG 2012

Vogellaute als taxonomische Merkmale

Dieter Thomas Tietze

Tietze DT 2012: Bird sounds as taxonomic characters. *Vogelwarte* 50: 79–86.

Bird vocalizations connected to reproduction are mostly species-specific, hence they may be used as taxonomic characters. They have special relevance when in bird species which are able to learn song speciation processes at an accelerated pace. According to the biological species concept, species are populations which are reproductively isolated from other populations. Thus it can easily be decided, if two forms occurring in the same place are species. But if their distributions do not overlap, a contact can be simulated by means of playback experiments. Otherwise homologous vocalizations have to be compared – like on a supra-specific level: Such comparisons may be performed descriptively according to auditory impression, or based on the visualization (sonagram), or statistically on parameters measured from the sonagram. In case a (molecular) phylogeny of the genus or family under investigation is available, the analyzed parameters should be tested for phylogenetic signal to exclude merely adaptive characters.

✉ DTT: Institut für Ökologie, Evolution und Diversität, Goethe-Universität Frankfurt am Main, Max-von-Laue-Straße 13, D-60439 Frankfurt am Main. E-Mail: mail@dieterthomastietze.de

1. Einleitung

Von Vögeln produzierte Laute sind Teil ihres Verhaltens (Kroodsma & Miller 1982). Ein Teil der Laute ist angeboren, ein Teil erlernt, die Verteilung kann äußerst unterschiedlich sein. Lautäußerungen haben eine klare Funktion für die Kommunikation innerhalb und z. T. auch zwischen Arten. Nicht immer können wir die Funktionen klar benennen, entscheidende Ausnahme ist die Lautgebung im Kontext der Fortpflanzung (Partnerwerbung, Paarbindung, Revierverteidigung). Damit unterliegen lautliche wie morphologische und andere Merkmale der natürlichen und oftmals auch sexuellen Selektion. Sofern lautliche Merkmale mit der Stammesgeschichte evolviert sind, können sie als Kriterium bei systematischen Fragestellungen herangezogen werden.

Bereits das menschliche Gehör kann Vogelstimmen unterscheiden und sie bestimmten Arten zuweisen. Vogellaute werden wiederholt geäußert und sind zu meist gut hörbar. Durch diese relativ einfache Erfassbarkeit, ohne den Vogel dabei zu stören oder zu fangen, sind sie wesentlich besser zur Entdeckung neuer Arten geeignet und für vergleichende Studien leichter zu erheben als morphologische Merkmale oder genetische Daten, die auf Blut- oder Gewebeproben basieren.

Vergleichbare Laute haben sich vielmals als nützlich erwiesen, bislang übersehene Arten zu entdecken, nah verwandte Arten voneinander abzugrenzen oder in einer Art zusammenzuführen und phylogenetische Beziehungen aufzuzeigen oder zu untermauern.

Ich werde im Folgenden einige für die weiteren Ausführungen wichtige bioakustische Begriffe definieren und den evolutionsbiologischen Hintergrund für Vogellaute, speziell den Vogelgesang, beleuchten, bevor ich die Anwendung von Vogellauten in der Vogelsystematik methodisch und an Beispielen erläutere.

2. Begriffsdefinitionen

Die nachstehende Abgrenzung von Fachausdrücken soll das Verständnis weiterer Erörterungen zur Bioakustik im taxonomischen Zusammenhang erleichtern und folgt im Wesentlichen Martens et al. (2004) und Tietze et al. (2008). Zur Definition zoogeographischer und -systematischer Begriffe verweise ich auf Martens (1996a), Helbig (2000) und einschlägige Lehrbücher, erläutere sie aber weitgehend im laufenden Text.

Ruf: Relativ kurzer und einfacher Laut, meist nur aus einem oder wenigen Elementen bestehend, der nicht unbedingt nur während der Brutzeit und nur von Männchen geäußert wird (Catchpole & Slater 1995: 10); fast immer angeborene Lautäußerung, deren Funktion selten eindeutig umrissen ist, was die zur Verwendung als taxonomisches Merkmal unabdingbare Homologisierung erschwert.

Gesang, Reviergesang: Relativ lange und komplexe Lautäußerung, (in den gemäßigten Breiten) meist von Männchen während der Brutzeit produziert, um das Revier zu verteidigen und seine Qualitäten bei Weibchen anzupreisen (Catchpole & Slater 1995: 10); besteht aus verschiedenen Untereinheiten (meist Strophen). Basierend auf angeborenen Komponenten lernen Kolibris, Papageien und Singvögel ihren Gesang von Vorbildern.

Element: Kleinste Einheit einer Lautäußerung, erkennbar als durchgängige Schwärzung im Sonagramm (Abb. 1; Catchpole & Slater 1995: 10).

Elementgruppe: Feste Kombination zweier oder mehrerer verschiedener Elementtypen, oft mehrfach wiederholt.

Motiv: Klar umrissene Folge unterschiedlicher Elemente.

Silbe: Folge nur weniger unterschiedlicher Elemente.

Phrase: Folge gleichartiger Elemente oder Silben.

Triller: Schnelle Wiederholung gleichartiger Elemente oder Elementgruppen als Teil (aber bis zu 100 %) einer Strophe.

Syntax: Reihenfolge von Element(grupp)en in einer Gesangsstrophe.

Strophe: Häufigste Untereinheit des Reviergesangs, eine Folge von Elementen, Silben und Phrasen, die durch klare Pausen von anderen Strophen abgetrennt ist.

Strophentyp: Strophenvariante.

Endlosgesang: Syntaxform, bei welcher der Reviergesang kontinuierlich präsentiert wird und sich nicht in klar umrissene Gesangstrophen, sondern bestenfalls in willkürliche Untereinheiten unterteilen lässt.

Repertoire: Gesamtheit der von einem Individuum verwendeten oder in einer Population anzutreffenden Strophentypen.

Dialekt: Zeitliche oder räumliche Variante einer Lautäußerung, beschränkt auf eine Teilpopulation; mehrere Dialekte können in derselben Population vorkommen, Dialektverbreitungsgebiete können überlappen, aber arttypische Merkmale sind im gesamten Artareal stabil (Wickler 1986; Martens 1996b).

Regiolekt: Makrogeographische Gesangsvariation, bei der es im Gegensatz zum Dialekt nicht zu geographischer Überlappung kommt (Ausnahme: sekundärer Kontakt); Gesangsparameter unterscheiden sich deutlich zwischen zwei Regiolektpopulationen (Martens 1996b). Die Abgrenzung von arttypischem Gesang ist schwierig, meist weil die Regiolektpopulationen gerade Arten ausbilden oder sogar schon als separate Arten angesehen werden sollten.

Lautbelegexemplar: Sammlungsexemplar, dem eine aufgenommene Lautäußerung zugeordnet werden kann, so dass lautliche Merkmale mit genetischen und morphologischen Eigenschaften korreliert werden können.

3. Evolutionsbiologischer Hintergrund

Lediglich für drei Abstammungslinien innerhalb der Vögel ließ sich bisher nachweisen, dass ihre rezenten Nachfahren zum Lernen von Lautäußerungen befähigt sind: Kolibris (Trochilidae, Ordnung Apodiformes), Papageien (Ordnung Psittaciformes) und Singvögel (Oscines, Ordnung Passeriformes) (Kroodsma & Miller 1982). Dennoch gehören ihnen mehr als die Hälfte aller heute lebenden Vogelarten an, während die übrigen Arten 37 anderen – überwiegend basaleren – Ordnungen zugerechnet werden (Tab. 1, <http://www.world-birdnames.org>). Gesangsmerkmale können also nicht nur hilfreiche Merkmale für die Rekonstruktion eines natürlichen Systems der Vögel sein, sondern das Lernen

von Gesang selbst ist „Schrittmacher der Evolution“ (Thielcke 1970).

Wie man aus Experimenten mit schallisoliert aufgezogenen Vögeln weiß, sind allen Vögeln arttypische Laute angeboren. Im Falle der zum Lernen befähigten Vögel bedarf es aber Vorbildern, damit der endgültige Gesang ausgeformt wird. Darwinfinken erlernen den Gesang stets vom Vater, Weibchen vermeiden es umgekehrt, Partner mit genau diesem Gesang auszuwählen, um Inzucht zu vermeiden (Grant & Grant 1996). Bei anderen Arten dienen nicht (nur) die sozialen Väter als Vorbilder während der (ersten) lernsensiblen Phase. Der aktive Teil des Gesangslernens schreitet von der Vorstufe des Subsongs über plastischen zum kristallisierten Gesang voran. Arten, die zu zwischenartlicher Mimikry oder Gesangsimitation befähigt sind, verändern in weiteren Lernphasen den Gesang auch als Adulte weiter; die arttypischen Komponenten werden aber im ersten Jahr eingebaut.

Das Erlernen der arttypischen Merkmale (Tradition) funktioniert in der Regel sehr gut. Hin und wieder kommt es aber analog zu genetischen Mutationen zu Kopierfehlern (Martens 1996b). Merkmalswechsel gehen mit Populationsänderungen (z. B. Drift) einher (Martens 1998). Thielcke (1973) begründete die Theorie, dass Regiolekte entstehen, indem Jungvögel, deren Gesangslernen noch nicht abgeschlossen ist, neue Areale unter „Lernentzug“ besiedeln und dort abweichende Gesangsformen etablieren (Gründereffekt). Solch eine Arealerweiterung gelingt gerade Singvögeln so gut, weil sie mehr kognitive Fähigkeiten besitzen (Sol et al. 2005).

Voraussetzung für einen Ausbreitungsschritt ist die morphologisch-physiologische Anpasstheit an die neue Umwelt (Badyaev et al. 2008; Derryberry 2009). Die selektiven Einflüsse bestimmter Habitattypen sind dabei auf verschiedenen Kontinenten die gleichen (Cardoso & Price 2010). Beispielsweise sind Frequenzen zwischen 2 und 8 kHz am besten für lange Reichweite geeignet, und im Wald sollten schnelle Amplitudenmodulation und schnelle Wiederholraten vermieden werden (Richards & Wiley 1980). Weibchen könnten also indirekt dem Gesang entnehmen, ob der mögliche Partner in das gewählte Habitat passt (Slabbekoorn & Smith 2002). Umgekehrt kann sexuelle Selektion den Männchengesang auch an körperliche Grenzen bringen (Podos 2001; Podos et al. 2004). Als Beispiel für körperliche Beschränkungen hat Wallschläger (1980) aufgezeigt, dass große Vögel tiefere Frequenzen singen als kleine.

Nach dem biologischen Artkonzept sind Arten Fortpflanzungsgemeinschaften. Sympatrisch, also am gleichen Ort auftretende Arten sind somit leicht voneinander abzugrenzen, wenn sie reproduktiv isoliert sind, was auch durch die Gesänge aufrechterhalten wird. Allopatrische, also räumlich separierte Vogelformen stellen dagegen ein Problem dar: Die vorgenannten Gründe können dazu führen, dass disjunkte, also räumlich ge-

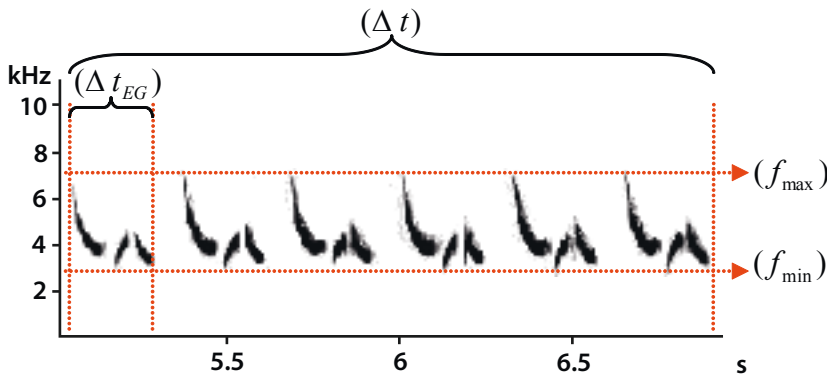


Abb. 1: Sonagramm (Spektrogramm) einer Gesangsstrophe der Tannenmeise (*Parus ater*) mit je zwei Frequenz- (f in kHz) und Zeitmaßen (t in s) – Sonagramm (spectrogram) of a Coal Tit (*Parus ater*) verse with two frequency (f in kHz) and two time parameters (t in s). EG: Elementgruppe, element group.

trennte Populationen trotz genetischer Differenzierung und morphologischer Divergenz ähnliche Gesänge oder umgekehrt trotz geringer genetischer Unterschiede oder hoher äußerlicher Ähnlichkeit stark verschiedene Gesänge aufweisen. Viele Zwischenstufen sind denkbar und auch realisiert. Sie lassen sich oft nicht in ein starres taxonomisches System pressen, sondern sind eher Beweis für die stetig fortschreitende Evolution auf verschiedenen Ebenen. Zwei Spezialfälle mögen die Problematik verdeutlichen:

Inselpopulationen weisen oft auf Grund von Gründereffekten stark unterschiedliche Gesänge auf. Kommt es nach Etablierung der Population auf der Insel zum Austausch zwischen Insel- und Festlandspopulation, könnte es wenigstens in einer Richtung zu reproduktiver Isolation gekommen sein. In einem solchen Falle gäbe es dann zwei biologische Arten, wobei die Festlandsart hinsichtlich der Inselart nicht mehr monophyletisch wäre.

Wenn eine Art sich von einem Ursprungsgebiet ausgehend ringförmig um ein für sie lebensfeindliches Gebiet ausbreitet, könnten sich zwei Frontpopulationen erneut begegnen und dann aber so weit voneinander differenziert sein, dass sich Isolationsmechanismen entwickelt haben (Ringart). Beim einzig anerkannten Beispiel unter den Singvögeln, dem Grünlaubsänger (*Phylloscopus trochiloides*), lässt sich dies auch anhand der Gesänge beobachten, die von einfacher Struktur im Himalaya ausgehend beiderseits des Tibetischen Plateaus nach Norden hin zunehmend komplexer werden. Da die aufeinandertreffenden sibirischen Populationen unterschiedliche Arten von Komplexität im Gesang aufweisen, wirkt er als prägamer Isolationsmechanismus (Irwin 2000), verhindert also, dass das Weibchen der einen Ausbreitungslinie das Männchen der anderen Ausbreitungslinie als Geschlechtspartner akzeptiert.

Nun singen aber nicht nur Männchen, sondern insbesondere in den Tropen spielt Weibchengesang – oft als Duettgesang mit dem Partner – ebenfalls eine große Rolle. In den gemäßigten Breiten wurde Weibchengesang z. B. beim Star (*Sturnus vulgaris*) intensiv unter-

sucht (Pavlova et al. 2005). Zu taxonomischen Zwecken wurde aber weder reiner Weibchengesang noch Duettgesang explizit untersucht.

Rufe und rein angeborene Gesänge unterliegen fast ausschließlich natürlicher Selektion und evolvieren deshalb so langsam, dass sie für die Abgrenzung von Arten (Mikroevolution) selten geeignet sind, dafür aber eher für Vergleiche innerhalb ganzer Gattungen oder Familien (Makroevolution).

4. Anwendung

Deskriptive Vergleiche

Wenn sich Gesänge oder andere homologe Laute zweier Vogelformen stark voneinander unterscheiden, genügt oft schon der Höreindruck. So verwies schon Brehm (1820: 581-582) bei der Beschreibung des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) auf den gegenüber dem Waldbaumläufer (*C. familiaris*) deutlich anderen Gesang, den er in Silben wiederzugeben versuchte. Wenn sich die Vergleichsobjekte stärker ähneln, kann man seit mehr als einem halben Jahrhundert für eine deskriptive Analyse auf die Sonographie zurückgreifen. Dabei werden die Laute nach ihrer Intensität und Frequenzlage gegen die Zeit als Schwärzung aufgetragen (vgl. Abb. 1). Anzahl, Dimensionen und Anordnung von Lautkomponenten können visuell erfasst und diskutiert werden.

Statistische Analyse

Je nach Komplexität der Lautäußerung können verschiedene Syntax-, Zeit- und Frequenzparameter am Sonagramm erfasst werden. Jeder Parameter kann statistisch zwischen fraglichen Populationen getestet werden. Überdies ermöglichen multivariate Vergleiche die Einbeziehung vieler oder gar aller erfassten Messgrößen zugleich. Solche multivariaten Analysen führten Sparling & Williams (1978) in die Vogelstimmenforschung ein. Während Hauptkomponentenanalysen lediglich – mehr oder weniger sinnvoll – Dimensionen reduzieren, werden bei Diskriminanzanalysen

schon vorher Gruppen von Individuen (die untersuchten Taxa) festgelegt. Clusteranalysen schließlich verrechnen die Messgrößen in einer Baumstruktur, welche die „Blätter“ (Individuen, Taxa) nach Ähnlichkeit anordnet (Elle 2005). Ein solches sonametrisches Dendrogramm lässt sich dann mit (molekularen) Phylogenien vergleichen (s. u.). Damit zwei allopatrische Formen als Arten gelten können, müssen sie sich mindestens in dem Maße voneinander unterscheiden, wie es ihnen nah verwandte sympatrische Artenpaare tun, und dies sollte nicht nur für den lautlichen Bereich, sondern mindestens noch einen morphologischen Aspekt oder die genetische Distanz gelten (Helbig et al. 2002).

Tobias et al. (2010) haben vorgeschlagen, zur Artabgrenzung verschiedene Merkmalskomplexe miteinander zu verrechnen – neben lautlichen Merkmalen auch Färbungsmuster, Körpermaße, Verhalten/Ökologie und Grad der geographischen Überlappung. Kritiken, z. B. von Winker (2010), fielen zwar positiv aus, weil der Ansatz die Artenliste der Vögel deutlich objektivieren würde; ich halte es dennoch nicht für sehr wahrscheinlich, dass sich ein so striktes System durchsetzt, da in verschiedenen Vogelgroßgruppen bestimmten phänotypischen Merkmalen mehr Relevanz zukommt als in anderen. Insbesondere können morphologische und lautliche Merkmale unterschiedlich starken Selektionsdrücken unterliegen (s. o.). Tobias et al. (2010) schlugen vor, sich bei der Auswahl der lautlichen Merkmale auf wenige stark erbliche wie Maximalfrequenz und Geschwindigkeit zu beschränken, um so das Problem der kulturellen Evolution erlernter Gesänge zu kompensieren. Somit soll die starke Diversifizierung der Singvögel unabhängig von reproduktiver Isolation kleingerechnet werden. Ich sehe dabei das Problem, dass die verbleibenden groben Parameter nur noch reine Approximationen körperlicher Dimensionen sind.

Trotz ausgefeilter Techniken müssen wir uns stets bewusst machen, dass wir nicht alle für die Vögel relevanten und von ihnen wahrgenommenen Unterschiede detektieren oder gar korrekt bewerten können (Thielcke 1968).

Tab. 1: Anteil der vermutlich zum Lernen von Lautäußerungen befähigten Vogelarten – *Percentage of bird species, presumably enabled to learn vocalizations* (<http://www.worldbirdnames.org>).

Taxon	Arten	Anteil
Kolibris (Trochilidae)	340	3,25 %
Papageien (Psittaciformes)	374	3,57 %
Singvögel (Oscines)	4961	47,36 %
Insgesamt	5675	54,18 %
Alle Vögel (Aves)	10474	100,00 %

Klangatruppenversuche

Die Frage der lautlichen Isolation allopatrischer Vogelformen lässt sich überdies mit Hilfe von Verhaltensexperimenten angehen. Freilebenden wie gekäfigten Männchen oder Weibchen der einen Form kann der Reviergesang einer anderen vorgespielt werden. Sollte das präsentierte Signal noch für die Art der untersuchten Vögel typische Merkmale enthalten, reagieren Männchen mit Territorialverhalten (z. B. Kontergesang, Annäherung an den „Eindringling“, Übersprungsverhalten) und Weibchen mit Paarungsbereitschaft oder zumindest Interessensbekundung. Da Versuche an Männchen wesentlich einfacher durchzuführen sind und stärkere Reaktionen zur Folge haben, werden sie häufiger durchgeführt, auch wenn für die Frage möglicher reproduktiver Isolation die Weibchenwahl entscheidend ist.

Freilandversuche folgten bis vor kurzem Thielcke (1969): Im Lebensraum der untersuchten Art wird möglichst an arttypischer Stelle („Singwarte“) ein Lautsprecher positioniert, über den zwei Gesangsfolgen abgespielt werden. Die erste besteht aus Strophen der gebietsfremden Form, die von gleichlangen Pausen unterbrochen werden. Das Verhalten, mit dem das Männchen darauf reagiert, wird protokolliert. Wenn es sich nach mehreren Minuten wieder beruhigt hat, spielt man die zweite Gesangsfolge, bestehend aus lokalen Gesangstrophen, ab und verfährt genauso. Dieses zweite Kontrollvorspiel dient der Vergleichbarkeit unterschiedlich aggressiver Männchen, indem man die Reaktion auf fremden Gesang mit der auf den vertrauten normieren kann.

Mit Hilfe künstlicher Strophen oder in Kombination mit sonametrischen Untersuchungen kann herausgearbeitet werden, welche Lautkomponente für die Auslösung territorialen Verhaltens besonders entscheidend ist.

Phylogenetische Analysen

Liegt eine Phylogenie der betrachteten Gattung vor, so sind die zwischenartlichen Beziehungen meist hinreichend geklärt. Anderenfalls können auch aus lautlichen Merkmalen Stammbäume rekonstruiert werden (vgl. Clusteranalyse oben) oder zumindest für Arten, die in die molekulare Analyse nicht einbezogen wurden, Vorhersagen über die Position in der Phylogenie gemacht werden (Price & Lanyon 2002). Molekulare Uhren können schon viel über das Differenzierungsniveau nah verwandter Formen aussagen, aber reichen zu einem abschließenden Urteil über Artgrenzen – zumindest unter dem biologischen Artkonzept – nicht aus. Die Stammbäume können aber helfen, die evolutionäre Geschichte lautlicher Merkmale nachzuzeichnen. Oft ist es aber weniger spannend, wie der jüngste gemeinsame Vorfahre heutiger Arten vermutlich sang, vielmehr interessiert, ob die verschiedenen Merkmale ein phylogenetisches Signal aufweisen bzw. wie stark es ist. Oder anders gefragt: Evolierte das betreffende

Merkmal rein zufällig entlang der Verzweigungen seiner Träger oder doch eher adaptiv, also in Anpassung an den Lebensraum, die Verbreitung oder auf Grund sexueller Selektion.

5. Beispiele

Anhand einiger konkreter Fälle möchte ich veranschaulichen, wie die Untersuchung von Vogellauten sowohl zur Aufspaltung als auch zum Einziehen von Arten beigetragen hat und wie sie im zwischenartlichen Kontext eingesetzt worden ist.

Aufdeckung kryptischer Arten („splits“)

Die hohe Ähnlichkeit der Arten in der Gattung Baumläufer (*Certhia*) ließ nicht nur in Mitteleuropa lange auf die Entdeckung der zweiten Art (s. o.) warten, sondern führte auch dazu, dass der Sichuanbaumläufer (*C. tianquanensis*) mit seinem kleinen SW-chinesischen Areal erst fälschlich als Unterart des Waldbaumläufers (*C. familiaris*) beschrieben wurde, bevor er – auch auf Grund seines ganz anderen Gesangs – in Artrang erhoben wurde (Martens et al. 2002).

Das Paradebeispiel bei eurasischen Singvögeln ist jedoch die Familie der Laubsänger (Phylloscopidae): Während Wolters (1982) noch 49 Arten in den heutigen Gattungen *Phylloscopus* und *Seicercus* führte, enthält die aktuelle Artenliste (<http://www.worldbirdnames.org>) 77. Verantwortlich für diesen Zugewinn sind neben tatsächlichen Neubeschreibungen hauptsächlich Aufspaltungen von Arten, die bei dieser äußerlich recht homogenen Gruppe neben DNA-Sequenzvergleichen hauptsächlich mit Unterschieden in den Lautäußerungen begründet wurden. Im Folgenden stelle ich zwei sehr umfangreiche Splits vor:

Über ein Vierteljahrhundert zog sich die Aufklärung der Lautäußerungen und verwandtschaftlichen Beziehungen des ostasiatischen Artkomplexes um den Goldhähnchen-Laubsänger (*Ph. proregulus*) hin, musste doch Material aus dem Himalaya, der Sowjetunion und China beschafft werden, um alle Teile des Gesamtareals zu beproben (Martens et al. 2004). Letztlich gibt es eine sibirische Art mit hoch variablem Endlosgesang, ihre Schwesterart mit strophigem Trillergesang in einem kleinen chinesischen Areal, eine weitere (west)chinesische Art mit strophigem und endlosem Trillergesang (also zwei Gesangsformen) und ihre Schwesterart im Himalaya mit endlosem Trillergesang. Die Trillergesänge unterscheiden sich höchst bedeutsam im Winkel der Einzelelemente. Auch die (angeborenen) Rufe unterscheiden sich deutlich voneinander. Eine fünfte Art mit maschinenartig monotonem Endlosgesang kommt sympatrisch mit den beiden chinesischen Arten vor.

Insgesamt acht Arten wurden fast zeitgleich von zwei konkurrierenden Forschungsgruppen aus dem Goldbrillen-Laubsänger (*Seicercus burkii*) im Himalaya, China und Myanmar herausgearbeitet (Alström & Ols-

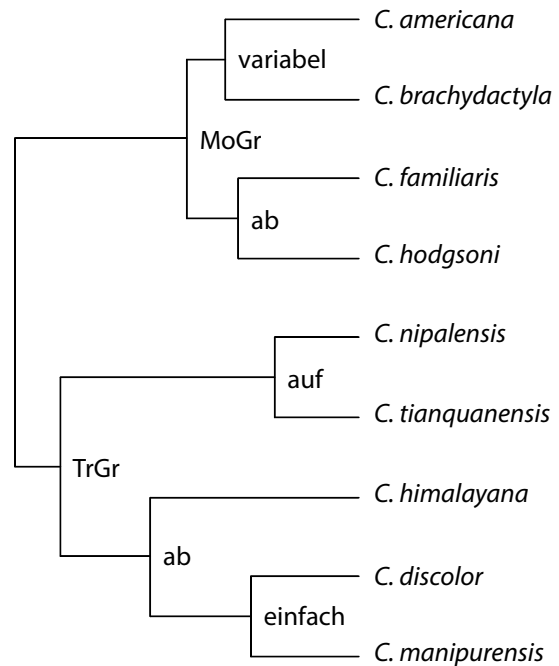


Abb. 2: Mehrgenphylogenie der Baumläufer (Gattung *Certhia*) mit gesanglicher Charakterisierung der monophyletischen Gruppen – *Multi-gene phylogeny of treecreepers (genus Certhia) with song characteristics for each clade*. ab: primär abfallende Elemente, *primarily descending elements*, Abfall: abfallende Strophe, *descending verse*, auf: primär ansteigende Elemente, *primarily ascending elements*, einfach: einfache Elementstruktur, *simple element structure*, MoGr: Motivgruppe, *motif group*, TrGr: Trillergruppe, *trill group*, variabel: variabelste Gesänge, *most variable songs*.

son 1999; Martens et al. 1999). Diese hohe Artenzahl kommt dadurch zustande, dass nicht alle Allospesies sind, sondern mehrere jeweils auch vertikal-parapatrisch in den ostasiatischen Gebirgen verbreitet sind, also ihre Verbreitungsgebiete entlang des Höhengradienten aneinanderstoßen. Man kann somit beim Auf- und Abstieg scheinbar Gesangswechsel einer Laubsänger-Art wahrnehmen, tatsächlich hat man aber mit unterschiedlichen Arten zu tun, die fast nicht morphologisch zu unterscheiden sind, dafür aber ganz andere Gesangs-komponenten zu ihrem jeweiligen Repertoire zusammenfügen und schon über Millionen Jahre hinweg re-produktiv isoliert sind.

Ein extremes Beispiel stellen die Fichtenkreuzschnäbel (*Loxia curvirostra*) dar (Edelaar 2008): Nachdem schon die Gattung *Loxia* als solche sehr jung ist, paaren sich Fichtenkreuzschnäbel auch nur innerhalb der lautlich verschiedenen Populationen, also assortativ, wenn sie durch ihr vagabundierendes Verhalten zeitweise sympatrisch vorkommen. Die Lautunterschiede entste-

hen letztlich durch die Anpassung der Schnabelformologie an unterschiedliche Koniferenzapfen.

Martens et al. (2000) wiesen selbst bei den kurzen Rufen der Krähen (*Corvus*) im Himalaya mit Hilfe multivariater Statistik nach, dass sie so unterschiedlich sind, dass eine der Arten, die Dickschnabelkrähe (*Corvus macrorhynchos*), in mindestens zwei aufgespalten werden sollte.

Infragestellen des Artstatus („lumps“)

Die Tannenmeise (*Parus ater*) ist über weite Teile Eurasiens verbreitet, wobei manche Unterarten äußerlich ganz anders aussehen als die in Mitteleuropa anzutreffenden. Die westlichste im Himalaya (*P. a. melanolophus*) unterscheidet sich so stark von der östlich angrenzenden, dass man sie lange für eine eigene Art hielt. Tietze et al. (2011) bestätigten, dass sie aber nur eine von acht genetischen Linien innerhalb der Art darstellt. Ihre Gesänge lassen sich nicht klar von denen anderer Populationen unterscheiden und werden von mitteleuropäischen Tannenmeisen bei Klangattrapenversuchen auch als arteigenes Signal erkannt.

Zwischen Gold- und Fichtenammer (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*) wirkt der Reviergesang ebenfalls noch nicht als prägamer Isolationsmechanismus (Tietze et al. 2012): Trotz der auffälligen Unterschiede in der Gefiederfärbung hybridisieren beide in einem riesigen Gebiet in W-Sibirien. Rhein Hessische Goldammern reagierten auf Vorspiel aller verwendeten Gold- und Fichtenammer-Gesänge mit Revierverhalten, unabhängig von der Artzugehörigkeit des ursprünglichen Sängers. Die Reaktionsintensität nahm lediglich mit der Entfernung des Aufnahme- vom Vorspielort ab. Gesänge aus der Hybridzone wurden sogar überproportional stark beantwortet, so dass eine Kontrastverstärkung zur Vermeidung von Hybridisierung ausgeschlossen werden kann.

Auch bei einem weiteren Paar anerkannter Schwesterarten können die Vögel ihre Gesänge anscheinend anpassen, wenn Sie in W-Europa in sekundären Kontakt kommen: Orpheus- und Gelbspötter (*Hippolais polyglotta*, *H. icterina*) nähern Syntax- bzw. Zeitparameter an die jeweils andere Art an (Secondi et al. 2003).

Zwischenartliche Beziehungen

Winkler & Short (1978) beschrieben ausführlich verfügbare Aufnahmen von vokalen wie instrumentalen Lauten der Buntspechte (*Dendrocopos*, *Picoides*). Ausgehend von den Rufsonagrammen evaluierten sie die bis dahin vorgeschlagenen verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb dieser Gruppe.

McCracken & Sheldon (1997) trugen mehrere Merkmale der Rufe von 14 Reiher-Arten (Ardeidae) auf einen molekularen Stammbaum auf, um genetische und ökologische Komponenten aufzuschlüsseln. Als adaptiv fanden sie Maximalfrequenz und Frequenzumfang heraus, da die Frequenzen habitatabhängig sind (s. o.).

Phylogenetisches Signal fanden sie hingegen in Anzahl und Struktur der Silben.

Indem Päckert et al. (2003) Gesangsmerkmale der Goldhähnchen (*Regulus*) auf den molekularen Stammbaum auftrugen, konnten sie zeigen, dass die akustische Differenzierung stark mit der genetischen Distanz (also der Zeit) korrelierte, wobei angeborene Gesangsstrukturen ein stärkeres Signal zeigten und erlernte Komponenten eher konvergierten.

Lautliche Merkmale halfen nicht nur oft, Baumläufer-Arten voneinander abzugrenzen (s. o.), sondern wurden schon vor über 30 Jahren verwendet, um die phylogenetischen Beziehungen zwischen allen Arten der Gattung *Certhia* aufzuzeigen (Martens 1981). Tietze et al. (2008) konnten auf breiterer Datenbasis für mittlerweile neun Arten anhand von 16 Gesangsmerkmalen einen Stammbaum rekonstruieren, der dem heutigen Mehrgenbaum, also einem auf den DNA-Sequenzen mehrerer Gene basierenden Stammbaum (Abb. 2; Päckert et al. 2012), näher kam als dem damals veröffentlichten reinen Cytochrom-*b*-Baum. Demnach gibt es zwei Schwestergruppen, die Trillergruppe, in der die Gesänge Triller einfacher auf- bzw. absteigender Elemente sind, und die Motivgruppe mit den beiden mitteleuropäischen Arten, in der die komplexeren Gesänge aus verschiedensten Elementen (meist auch mindestens einem sogenannten „srieh“-Element) bestehen (Abb. 2). Die Studie bestätigte außerdem, dass Rufe auf diesem niedrigen taxonomischen Niveau, also innerhalb einer Gattung, weniger als Gesänge geeignet sind, um Arten gegeneinander abzugrenzen.

6. Ausblick

Bioakustik bleibt eine wichtige Methode in Taxonomie und Systematik – neben genetischen Methoden, der Morphologie und anderen Verhaltensstudien. Insbesondere innerhalb von Arten ist – nicht zuletzt mittels bioakustischer Techniken – noch manche evolutionär bedeutsame Einheit zu entdecken, die anderenfalls auch von meist auf Arten zielenden Schutzmaßnahmen nicht erfasst wird (Winker & Haig 2010). Amadon & Short (1976) stellten ausreichend Ränge zusammen, um Populationen unterhalb der Art differenziert zu bewerten. Vorstöße wie von Tobias et al. (2010), alle Vogeltaxa weltweit nach denselben objektiven Kriterien abzugrenzen, sind zu begrüßen, aber konstruktiv zu modifizieren. Vogellaute werden bei solchen taxonomischen Unternehmungen wichtige Beiträge leisten können. Im Wechselspiel mit (datierten) molekularen Stammbäumen werden umgekehrt Erkenntnisse über die Evolution und Funktion der Vogellaute gewonnen, die anders nicht möglich wären.

Da aber die Datenaufnahme im Gelände mit breiter geographischer Streuung im Rahmen der Untersuchung einzelner Taxa nicht in verantwortbarem Zeit-

rahmen möglich ist, kann die Bedeutung von Tonarchiven nicht unterschätzt werden (Alström & Ranft 2003). Hier kommt der bürgerschaftlichen Wissenschaft („citizen science“) eine große Rolle zu. So wäre es wünschenswert, dass Vogelbeobachter nicht nur in zunehmendem Maße Vogellaute zur Bestimmung nutzen, sondern selbst auch zur Mehrung unseres Wissens zur lautlichen Vielfalt in Raum und Zeit beitragen (Constantine & The Sound Approach 2006). Analog zu den gesammelten Zufallsbeobachtungen bieten zeitlich und örtlich annotierte Tonaufnahmen das Ausgangsmaterial für Studien der Evolution von Vogellauten – durchaus auch der kurzfristigen im Zuge von Klimawandel und landschaftlicher Veränderungen (z. B. Slabbekoorn & Peet 2003) – und möglichen übersehenen Artgrenzen. Alle, die beruflich oder hobbymäßig Vogellaute aufzeichnen, sollten ihre Aufnahmen in öffentlichen Archiven wie dem Tierstimmenarchiv des Museums für Naturkunde Berlin (Frommolt 1996) oder Internetaustauschplattformen wie xeno-canto.org deponieren, wo Wissenschaftler bzw. die Community auch zu Bestimmung und Einordnung der Daten beitragen werden.

Danksagung

K.-H. Frommolt und O. Hüppop luden mich ein, diesen Übersichtsbeitrag zu verfassen. J. Martens, M. Päckert und T. D. Price verdanke ich die Einblicke, die mir das ermöglichten. K.-H. Frommolt und C. Quaiser trugen mit ihren hilfreichen Anmerkungen wesentlich zur Verbesserung der Arbeit bei. Den genannten Personen gilt mein aufrichtiger Dank.

7. Zusammenfassung

Die mit der Fortpflanzung verbundenen Lautäußerungen der Vögel sind meist artspezifisch, so dass sie als taxonomische Merkmale verwendet werden können. Besondere Relevanz kommt ihnen dabei zu, wenn bei Vögeln, die Gesang erlernen können, Artbildungsprozesse beschleunigt ablaufen. Nach dem biologischen Artkonzept sind Arten Fortpflanzungsgemeinschaften. Ob zwei am selben Ort vorkommende Formen Arten sind, lässt sich also unschwer feststellen. Überlappen ihre Verbreitungsgebiete jedoch nicht, kann ein Aufeinandertreffen mit Hilfe von Klangatruppenversuchen simuliert werden. Ansonsten bleibt – auch auf überartlichem Niveau – nur der Vergleich homologer Lautäußerungen: Er kann deskriptiv nach Höreindruck oder auf Grund der Visualisierung (Sonagramm) oder statistisch mit Hilfe verschiedener dem Sonagramm entnommener Parameter erfolgen. Sofern eine (molekulare) Phylogenie der betreffenden Gattung oder Familie vorliegt, sollten die herangezogenen Parameter auf phylogenetisches Signal hin getestet werden, um rein adaptive Merkmale auszuschließen.

8. Literatur

- Alström P & Olsson U 1999: The Golden-spectacled Warbler: a complex of sibling species, including a previously undescribed species. *Ibis* 141: 545-568.
- Alström P & Ranft R 2003: The use of sounds in avian systematics and the importance of bird sound archives. *Bull. B.O.C.* 123 A: 114-135.
- Amadon D & Short LL 1976: Treatment of subspecies approaching species status. *Syst. Zool.* 25: 161-167.
- Badyaev AV, Young RL, Oh KP & Addison C 2008: Evolution on a local scale: Developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats. *Evolution* 62: 1951-1964.
- Brehm CL 1820: Beiträge zur Vögelkunde in vollständigen Beschreibungen mehrerer neu entdeckter und vieler seltener, oder nicht gehörig beobachteter deutscher Vögel. 1. Wagner, Neustadt an der Orla.
- Cardoso GC & Price TD 2010: Community convergence in bird song. *Evol. Ecol.* 24: 447-461.
- Catchpole CK & Slater PJB 1995: Bird song. Biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- Constantine M & The Sound Approach 2006: The Sound Approach to Birding. The Sound Approach, Poole.
- Derryberry EP 2009: Ecology shapes birdsong evolution: Variation in morphology and habitat explains variation in White-crowned Sparrow song. *Am. Nat.* 174: 24-33.
- Edelaar P 2008: Assortative mating also indicates that Common Crossbill *Loxia curvirostra* vocal types are species. *J. Avian Biol.* 39: 9-12.
- Elle O 2005: Einführung in die multivariate Statistik für Feldornithologen: Hauptkomponentenanalyse, Diskriminanzanalyse und Clusteranalyse. *Vogelwarte* 43: 19-38.
- Frommolt K-H 1996: Humboldt University Animal Sound Archive. *Bioacoustics* 6: 293-296.
- Grant BR & Grant PR 1996: Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution* 50: 2471-2487.
- Helbig AJ 2000: Was ist eine Vogel-„Art“? – Ein Beitrag zur aktuellen Diskussion um Artkonzepte in der Ornithologie. *Limicola* 14: 57-79, 172-184, 220-247.
- Helbig AJ, Knox AG, Parkin DT, Sangster G & Collinson M 2002: Guidelines for assigning species rank. *Ibis* 144: 518-525.
- Irwin DE 2000: Song variation in an avian ring species. *Evolution* 54: 998-1010.
- Kroodsma DE & Miller EH (Hrsg) 1982: Acoustic communication in birds. Academic Press, New York.
- Martens J 1981: Lautäußerungen der Baumläufer des Himalaya und zur akustischen Evolution in der Gattung *Certhia*. *Behaviour* 77: 287-318.
- Martens J 1996a: Ornithologische Fachausdrücke. Systematik, Taxonomie und Tiergeographie. *Ornithologen-Kalender* 9: 208-219.
- Martens J 1996b: Vocalizations and speciation of Palearctic birds. In: Kroodsma DE & Miller EH (Hrsg) Ecology and evolution of acoustic communication in birds: 221-240. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Martens J 1998: Geographische Variabilität der Lautäußerungen von Sperlingsvögeln – Auswirkungen auf Artbildung und Artkonzept (Aves: Passeriformes: Oscines). *Zool. Abh. (Dresd.)* 50: 35-50.

- Martens J, Böhner J & Hammerschmidt K 2000: Calls of the Jungle Crow (*Corvus macrorhynchos* s. l.) as a taxonomic character. *J. Ornithol.* 141: 275-284.
- Martens J, Eck S, Päckert M & Sun Y-H 1999: The Golden-spectacled Warbler *Seicercus burkii* – a species swarm (Aves: Passeriformes: Sylviidae). Part 1. *Zool. Abh. (Dresd.)* 50: 281-327.
- Martens J, Eck S & Sun Y-H 2002: *Certhia tianquanensis* Li, a treecreeper with relict distribution in Sichuan, China. *J. Ornithol.* 143: 440-456.
- Martens J, Tietze DT, Eck S & Veith M 2004: Radiation and species limits in the Asian Pallas's warbler complex (*Phylloscopus proregulus* s. l.). *J. Ornithol.* 145: 206-222.
- McCracken KG & Sheldon FH 1997: Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94: 3833-3836.
- Päckert M, Martens J, Kosuch J, Nazarenko AA & Veith M 2003: Phylogenetic signal in the song of crests and kinglets (Aves: *Regulus*). *Evolution* 57: 616-629.
- Päckert M, Martens J, Sun Y-H, Severinghaus LL, Nazarenko AA, Ji T, Töpfer T & Tietze DT 2012: Horizontal and elevational phylogeographic patterns of Himalayan and Southeast Asian forest passerines (Aves: Passeriformes). *J. Biogeogr.* 39: 556-573.
- Pavlova D, Pinxten R & Eens M 2005: Female song in European Starlings: sex differences, complexity, and composition. *Condor* 107: 559-569.
- Podos J 2001: Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409: 185-188.
- Podos J, Huber SK & Taft B 2004: Bird song: The interface of evolution and mechanism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 55-87.
- Price JJ & Lanyon SM 2002: Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution* 56: 1514-1529.
- Richards DG & Wiley RH 1980: Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *Am. Nat.* 115: 381-399.
- Secondi J, Bretagnolle V, Compagnon C & Faivre B 2003: Species-specific song convergence in a moving hybrid zone between two passerines. *Biol. J. Linn. Soc.* 80: 507-517.
- Slabbekoorn H & Peet M 2003: Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424: 267.
- Slabbekoorn H & Smith TB 2002: Bird song, ecology and speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 357: 493-503.
- Sol D, Duncan RP, Blackburn TM, Cassey P & Lefebvre L 2005: Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 102: 5460-5465.
- Sparling DW & Williams JD 1978: Multivariate analysis of avian vocalizations. *J. Theor. Biol.* 74: 83-107.
- Thielcke G 1968: Gemeinsames der Gattung *Parus*. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. *Beih. Vogelwelt* 1: 147-163.
- Thielcke G 1969: Die Reaktion von Tannen- und Kohlmeise (*Parus ater*, *P. major*) auf den Gesang nahverwandter Formen. *J. Ornithol.* 110: 148-157.
- Thielcke G 1970: Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 8: 309-320.
- Thielcke G 1973: On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations. *Ibis* 115: 511-516.
- Tietze DT, Martens J, Sun Y-H & Päckert M 2008: Evolutionary history of treecreeper vocalisations (Aves: *Certhia*). *Org. Divers. Evol.* 8: 305-324.
- Tietze DT, Martens J, Sun Y-H, Severinghaus LL & Päckert M 2011: Song evolution in the Coal Tit (*Parus ater*). *J. Avian Biol.* 42: 214-230.
- Tietze DT, Waßmann C & Martens J 2012: Song does not isolate Yellowhammers (*Emberiza citrinella*) from Pine Buntings (*E. leucocephala*). *Vert. Zool.* 62: 113-122.
- Tobias JA, Seddon N, Spottiswoode CN, Pilgrim JD, Fishpool LDC & Collar NJ 2010: Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis* 152: 724-746.
- Wallschläger D 1980: Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia* 36: 412.
- Wickler W 1986: *Dialekte im Tierreich. Ihre Ursachen und Konsequenzen.* Aschendorff, Münster.
- Winker K & Haig SM 2010: Avian subspecies. *Ornithol. Monogr.* 67.
- Winker K 2010: Is it a species? *Ibis* 152: 679-682.
- Winkler H & Short LL 1978: A comparative analysis of acoustical signals in pied woodpeckers (Aves, *Picoides*). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 160: 1-110.
- Wolters HE 1982: *Die Vogelarten der Erde. Eine systematische Liste mit Verbreitungsangaben sowie deutschen und englischen Namen.* Paul Parey, Hamburg.