

Zool. Jb. Physiol. 92 (1988), 197—212  
VEB Gustav Fischer Verlag Jena

Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück, Arbeitsgruppe Öko-Ethologie, BRD

Der Gesang des Rotkehlchens (*Erithacus rubecula superbus*) von  
Teneriffa (Kanarische Inseln) — Struktur und Erkennen eines  
Inseldialekts<sup>1)</sup><sup>2)</sup>

**The Song of the Robin (*Erithacus rubecula superbus*) from Tenerife (Canarian Islands) — Structure and Reactions to Playback**

MARTIN STOCK und HANS-HEINER BERGMANN

Mit 9 Abbildungen

**Abstract**

The full song of Tenerife Robins (*Erithacus rubecula superbus*) differs from the one of European Robins (*E. r. rubecula*) in the following ways: shorter song strophes, less variation within the strophes, a greater concentration of high frequencies around 8 kHz, a higher number of abrupt changes of pitch, a higher number of repetitive phrases, and a frequent mimicking of the songs or calls of birds of other species. On the other hand, the duration of the elements and of the intervals between them, in other words, the speed of singing is the same for both subspecies. Tenerife Robins do not react as much to the taped songs of continental birds as to the songs of their own subspecies. Hence, the structure and recognition of the songs may be considered as steps towards the formation of a new species.

**1. Einleitung**

Die kanarischen Inseln, ca. 100 km vor der Westküste Nordafrikas gelegen, sind vulkanischen Ursprungs und erst relativ spät, im Miozän, also vor etwa 5—20 Mill. Jahren entstanden (SCHMINCKE 1976). Die Avifauna der Kanaren ist überwiegend paläarktisch; die Mehrzahl der Arten hat den Archipel wahrscheinlich von NW-Afrika aus besiedelt (VOLSOE 1955). Entsprechend der Theorie von MACARTHUR und WILSON (1967) ist die Artenzahl auf den einzelnen Inseln verhältnismäßig klein, sie variiert jedoch im einzelnen in Abhängigkeit von der Flächenausdehnung der Inseln (VOLSOE 1955). Weil fast alle Vogelarten der kanarischen Inseln ausgeprägte Standvögel sind, ergibt sich aus der Lage der Inseln eine geographische Separation ihrer Populationen. Da der Genaustausch mit den kontinentalen Populationen unterbrochen oder doch stark verringert ist, können neue Arten entstehen. Typische evolutive Trends, so auch die Veränderungen der Lautäußerungen, wurden an einer Reihe von Vogelarten nachgewiesen (LACK und SOUTHERN

1) Herrn Prof. Dr. G. TEMBROCK mit herzlichen Glückwünschen zum 70. Geburtstag gewidmet.

2) Ergebnisse einer Studienreise, die vom Niedersächsischen Ministerium für Wissenschaft und Kunst, von der Osnabrücker Universitätsgesellschaft und der Firma E. Leitz, Wetzlar, gefördert wurde.

---

1949; VOLSOE 1955; KNECHT 1960; THIELCKE et al. 1978; SLATER und SELLAR 1986). LYNCH und BAKER (1986) zeigten jüngst am Beispiel des Buchfinken (*Fringilla coelebs*), daß die Abweichungen in der Morphologie der Populationen und diejenigen im Muster der Gesangstrophen für den gesamten Bereich der Atlantischen Inseln einander entsprechen. Inseldialekte findet man nicht nur bei Gesängen, sondern auch bei Rufen (BERGMANN 1976). Der Gesang der Vögel wird vielfach als einer der Schrittmacher der Artbildung angesehen (THIELCKE 1970). Singvögel sind im allgemeinen in der Lage bzw. gezwungen, von arteigenen Vorbildern zu lernen, um ihren Gesang art- und populationsspezifisch auszubilden. Auch das zugehörige Erkennen wird erlernt (z. B. THIELCKE 1972): Lernzug bzw. Störung der Tradition führen zu abweichenden Gesängen, so daß separierte Populationen häufig anders singen (THIELCKE 1965).

Das Rotkehlchen (span. Petirrojo, PÉREZ PADRON 1983) gehört der westpaläarktischen Faunenregion an und erreicht seine südwestliche Verbreitungsgrenze in Makaronesien. Die Art wird nach LACK (1965) in 4, nach PÄTZOLD (1982) in 9 Unterarten gegliedert. Auf den kanarischen Inseln sind zwei rezente Unterarten anzutreffen (Abb. 1). *E. r. microrhynchus* REICH. kommt auf La Palma, Gomera, Hierro (und außerdem auf Madeira) vor; sie unterscheidet sich weder morphologisch noch im Gesang sonderlich von der kontinentalen Nominatform. *E. r. superbus* KOEN. dagegen ist in seiner Verbreitung auf Gran Canaria und Teneriffa beschränkt und hebt sich sowohl morphologisch als auch in den Lautäußerungen von allen anderen Unterarten ab (BANNERMAN 1963; KÄMMER 1982; KNECHT 1960, PÉREZ PADRON 1983; VOLSOE 1951, 1955). Der Gesang des tenerifenischen Rotkehlchens hat 1949 LACK und SOUTHERN interessiert, er ist auch schon von KOENIG (1890) als abweichend gegenüber demjenigen der Nominatform erkannt worden. LACK und SOUTHERN (1949) beschreiben ihn folgendermaßen: wenig komplex, mit kurzen Phrasen, tiefer Tonlage und charakteristischem Vokabular. Die Motive sollen häufig an Lautäußerungen anderer Arten erinnern, besonders an die der Blaumeise (BANNERMAN 1963), aber auch an die von Singdrosseln, die hier im Winter häufig singen, und Nachtigallen (LACK und SOUTHERN 1949). Anstelle der bisherigen verbalen Beschreibungen legen wir in dieser Arbeit zunächst eine sonagraphische Analyse des Gesangs von Teneriffa-Rotkehlchen vor. Wir vergleichen diesen strukturell mit Rotkehlchengesang der mitteleuropäischen Nominatform. Zusätzlich wurden auf Teneriffa Klangattrappenexperimente durchgeführt, um zu testen, ob mitteleuropäischer Gesang von den dortigen Vögeln verstanden wird oder nicht.

## 2. Material und Methoden

Der Untersuchung liegen Tonbandaufnahmen der Gesänge von 18 Rotkehlchen (17 ♂, 1 ♀) der Subspecies *Erithacus r. superbus* zugrunde, aufgenommen in der Zeit vom 13.—28.02.1987 in der Nähe von Erjos und Genoves, Teneriffa, sowie von 13 Individuen der Nominatform aus verschiedenen Jahren in der Nähe von Osnabrück, Marburg(L.) und Jena. Die Aufzeichnungen auf Teneriffa wurden teils mit einem SONY-Cassettenrecorder, teils mit einem Tonbandgerät von NAGRA (SN) vorgenommen, die übrigen meist mit einem Tonbandgerät von UHER, mit verschiedenen Mikrofonen, jeweils unter Verwendung eines Parabolreflektors (G. KALDEN) mit 60 cm Ø.

163 Strophen von Teneriffa-Rotkehlchen und 92 Strophen mitteleuropäischer Vögel wurden am Sonagraphen 7029 A der Firma Kay Elemetrics bei linearen Skalen für einen Frequenzbereich von 80—8000 Hz und bei einer Filterweite von 300 Hz sonographiert. Von jeder Strophe wurden die

---

Parameter Strophendauer, Elementdauer, Dauer der Elementintervalle, Anzahl der Elemente und Anzahl der Elementtypen pro Strophe ermittelt. Die Strophen wurden ferner nach solchen ohne Phrasierung und solchen mit einer bzw. mehreren Phrasen unterschieden. Für die Messung der Tonhöhe wählten wir reine Töne oder Elemente mit exakt abgegrenzter Frequenzmodulation. Die Ergebnisse werden in Anlehnung an die Methode von BERGMANN (1976) als Mittelwert in dem 300 Hz breiten Aufzeichnungsbereich des Sonagramms angegeben. Die Terminologie richtet sich im wesentlichen nach den Vorschlägen von BERGMANN und HELB (1982).

In der Zeit vom 19.—26.02.1987 wurden auf Teneriffa Klangattrappenexperimente durchgeführt. Mit Hilfe des eingebauten Lautsprechers eines Tonbandgerätes vom Typ UHER 4000 Report Monitor wurde nicht singenden Rotkehlchen 1 min lang populationseigener Gesang aus dem Untersuchungsgebiet (Kontrollstrophen) (Abb. 2 b, c) in originaler Form vorgespielt.

Mittels Stoppuhr wurde die Reaktionszeit zwischen Reizbeginn und Reaktionsbeginn festgestellt. Außerdem wurde die Anzahl gesungener Strophen pro 120 s ausgezählt und eine Annäherung des Versuchstieres an die Reizquelle registriert. Nach einer Pause von 120 s wurde jeweils dem gleichen Versuchstier Gesang mitteleuropäischer Rotkehlchen von 1 min Dauer (Teststrophen) (Abb. 2 a) vorgespielt. Sämtliche Reaktionen wurden in der gleichen Weise wie oben festgehalten. Alle Versuche wurden mit einer Wiederholung durchgeführt. Insgesamt fanden diese Experimente an 25 verschiedenen Rotkehlchen in der Nähe von Genoves und im Lorbeerwald bei Erjos (Monte del Agua) statt. Sämtliche statistischen Auswertungen wurden mit nicht-parametrischen Tests des STATPAK von NORTHWEST ANALYTIC (1983) durchgeführt.

### 3. Ergebnisse

#### Der Gesang von *E. r. superbus*. Ein Vergleich mit dem der Nominatform — Allgemeines

Wegen seiner Klangreinheit, des klaren Aufbaus und der kurzen Strophendauer unterscheidet sich der Gesang tenerfenischer Rotkehlchen so sehr von demjenigen europäischer Vögel, daß er vom mitteleuropäischen Besucher nicht ohne weiteres als Rotkehlchengesang erkannt werden kann (Abb. 2 b, c). Die Strophen sind in hohem Maß variabel, aber immer gut gegeneinander abzugrenzen. Die Variabilität zeigt sich nicht nur interindividuell, sondern in einem hohen Maß auch intraindividuell (Abb. 3). Die einzelnen Elemente im Gesang der tenerfenischen Rotkehlchen sind tonaler und weniger frequenzmoduliert als bei der Nominatform. Auch diplophone Elemente treten auf. Besonders auffällig ist die Fähigkeit der Vögel zu Fremdimitationen (Abb. 4). Sie ist stärker ausgeprägt als bei den Artgenossen vom Kontinent. In einigen Fällen antworteten Individuen auf Klangattrappen mit gleichartigen imitierten Motiven. Bemerkenswerterweise werden nicht nur kanarische Vogelstimmen imitiert, sondern zuweilen auch gut erkennbare Nachahmungen von Lautäußerungen europäischer Vögel geliefert (Abb. 4c, d). Die Herkunft der Vorbilder ist gänzlich unklar.

Die Daten für die Strophendauer, für die Elementdauer und die Dauer der Elementintervalle, für das Gesangstempo (Elemente/s) und die Anzahl der Elementtypen pro Strophe sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Bei Teneriffa-Rotkehlchen ist die Strophendauer signifikant kürzer als bei europäischen Vögeln, auch die Anzahl der Elementtypen, d. h. die Formenvielfalt in der Strophe, ist geringer.

Keine Unterschiede ergeben sich für die übrigen genannten Meßgrößen. Da Elementdauer und Intervalldauer übereinstimmen, müssen auch die Wiederholrate der Elemente bzw. das Gesangstempo gleich sein. Individuelle Unterschiede sind für einige Individuen in Tab. 2 zusammengestellt.

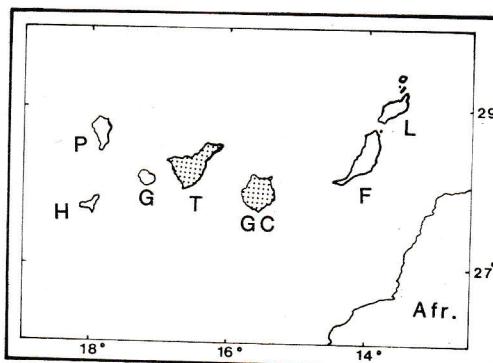


Abb. 1. Lageskizze der Kanarischen Inseln vor der Afrikanischen Küste (Afr.). F Fuerteventura, G Gomera, GC Gran Canaria, H Hierro, L Lanzarote, P La Palma, T Teneriffa. Die Unterart *Eri-thacus rubecula superbus* besiedelt ausschließlich die beiden großen zentralen Inseln Teneriffa und Gran Canaria (schräffiert).

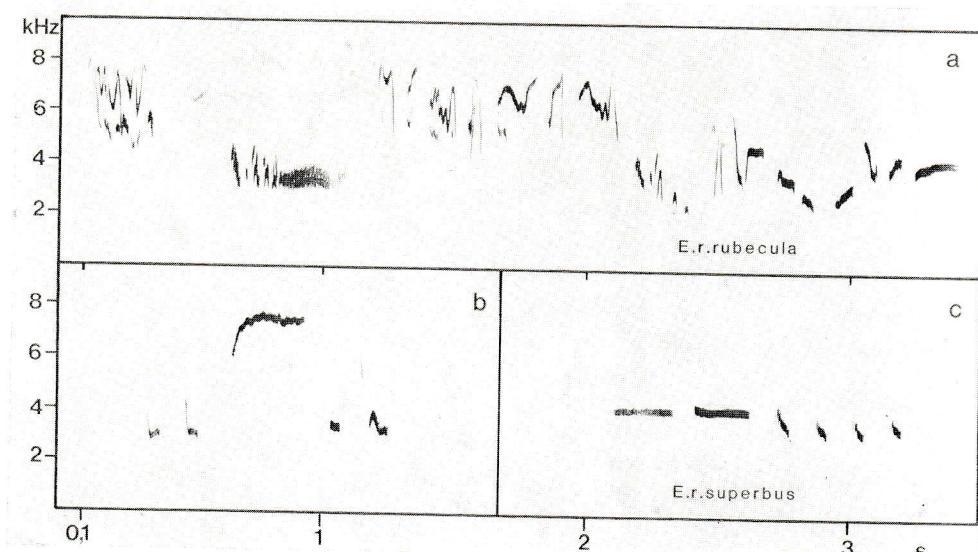


Abb. 2. Rotkehlchengesänge im Sonogramm. a. Strophe von *E. r. rubecula*, Volkesfelden/Dillkreis, 18. 4. 1976. b, c. 2 Strophes von *E. r. superbus*, Monte del Agua, Teneguebirge, Teneriffa, 20. 2. 1987.

Eine Differenzierung syntaktischer und phonetischer Gesangscharakteristika männlicher und weiblicher Vögel wurde nicht vorgenommen. Aus den wenigen vorliegenden Sonogrammen eines weiblichen Rotkehlchens geht jedoch hervor, daß der bei einigen Individuen auftretende „zieh“-Laut am Beginn der Strophes sehr stark frequenzmoduliert ist und eher einem schnellen Triller gleicht. Weitere Unterschiede sind nicht aufgefallen.

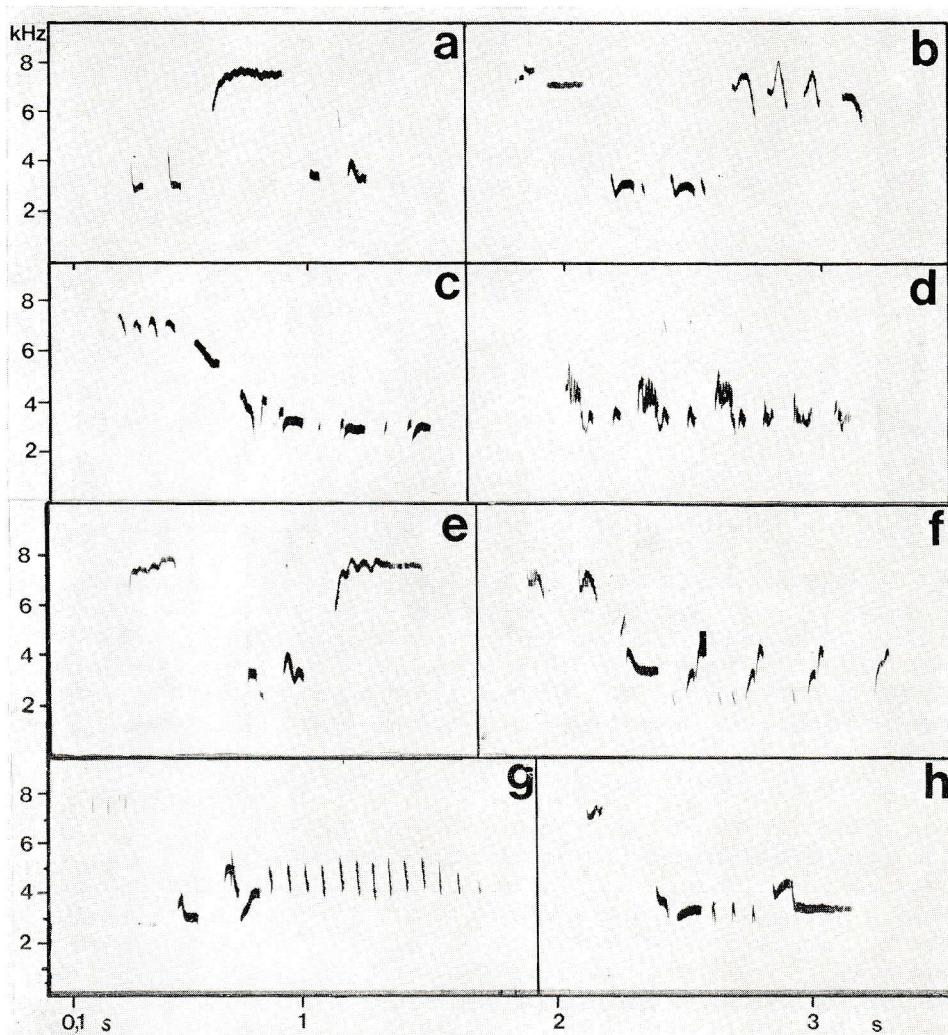


Abb. 3. Intraindividuelle Variation des Gesangs von *E. r. superbus*. a—h. Strophen eines Männchens, Monte del Agua, Tenogeberge, Teneriffa, 20. 2. 1987. Man achte auf die Tonsprünge.

#### Frequenzverteilung

Legt man einen Frequenzmittelwert für beide Subspecies fest, so liegt dieser für *Erithacus r. rubecula* bei  $4,68 \pm 1,49$  kHz und für *Erithacus r. superbus* bei  $4,71 \pm 1,71$  kHz. Diese Werte sind nach der Größe des Vogels bzw. seiner Körpermasse von ca. 16 g zu erwarten. Sie liegen nur unwesentlich über dem von WALLSCHLÄGER (1982) angegebenen Wert für kontinentaleuropäische Rotkehlchen mit einem Frequenzschwerpunkt von 4,22 kHz. Bei beiden Rotkehlchen-Species treten nun aber Tonsprünge von einer wesentlich höheren auf eine tiefe Frequenz in beachtlichem Umfang auf (s. u.). Daraus resultiert eine unterschiedlich ausgeprägte bimodale Frequenzverteilung (Abb. 5b, d). Aus diesem Grunde stößt die Angabe eines einheitlichen Frequenz-

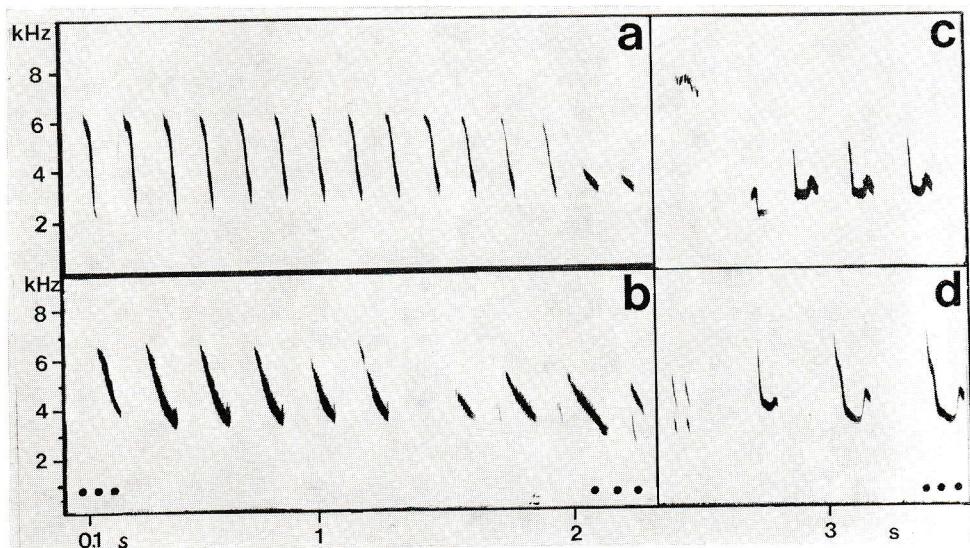


Abb. 4. Belege für Fremdimitationen von *E. r. superbus*. a. Strophe mit 2 Phrasen als wahrscheinliche Nachahmung aus dem Gesang eines Kanarengirlitzes (*Serinus canaria*). Die Nachahmung ist gegenüber dem Vorbild zeitlich zusammengedrängt, was auch in anderen Fällen vorkommt. Genoves, Teneriffa, 16. 2. 1987. b. Mögliches Artvorbild zu a. Typische Phrase (= Tour) aus dem Gesang eines Kanarengirlitzes. Vilafior, Teneriffa, 10. 4. 1972. c. Strophe mit Nachahmung von Elementen aus dem Gesang des europäischen Zilpzalps (*Phylloscopus collybita collybita*), Monte del Agua, Tenogebirge, Teneriffa, 20. 2. 1987. d. Artvorbild zu c. Strophbeginn eines Zilpzalps, Oberrhineintal bei Weil, Aufn. E. ARENDT. Die Punkte weisen auf die Fortsetzung des Signals hin.

Tab. 1. Vergleich von Gesängen von *E. r. rubecula* und *E. r. superbus*

Unterart	Strophendauer (s) (n)	Element-		Elemente/s (n)	Elementtypen (n)
		Dauer (ms) (n)	Intervall (ms) (n)		
<i>E. r. r.</i>	2,41 ± 0,78 (91)	11,34 ± 8,62 (647)	7,29 ± 8,06 (635)	6,25 ± 1,91 (91)	8,16 ± 3,05 (91)
<i>E. r. s.</i>	1,29 ± 0,82 (163)	12,38 ± 9,94 (776)	7,52 ± 6,83 (609)	6,30 ± 4,29 (163)	3,73 ± 1,95 (163)
	p < 0,001	n. s.	n. s.	n. s.	p < 0,001

mittelwertes auf Schwierigkeiten. BREMOND (1968), WALLSCHLÄGER (1982) und auch HOELZEL (1986) geben daher einen Frequenzbereich von 2 bis 9 kHz für die Art an. Letztere Autoren differenzieren noch weiter und fanden Frequenzschwerpunkte mit einem Band von 3—5 und 7—9 kHz. Diese Angaben können für beide Subspecies von uns bestätigt werden. Die bimodale Frequenzverteilung ist jedoch bei *E. r. superbus* stärker ausgebildet als bei der Nominatform. Beide weisen ein erstes Maximum bei 4 kHz auf; das zweite Maximum im oberen Frequenzbereich liegt jedoch beim tinerfennischen Rotkehlchen bei unserer Klasseneinteilung einen kHz-Schritt höher als beim kontinentaleuropäischen (Abb. 5).

Tab. 2. Variation des Gesangs (Mittelwerte aus n Strophen bzw.  $n_1$  Elementen bzw.  $n_2$  Intervallen) für verschiedene Individuen

Nr. Ind.	n	Strophen- dauer (s)	Elemente/ Strophe	Element- typen	$n_1$	Fre- quenz (kHz)	Element- dauer (ms)	$n_2$	Element- intervall (ms)
11	4	1,07	9	4	31	4,78	12,33	30	7,44
12	7	1,38	7	3	30	4,96	16,78	26	6,66
14	14	2,09	7	4	65	4,77	10,61	58	6,20
16	21	0,89	6	3	95	4,62	12,71	—	—
17	5	1,47	9	5	20	4,73	14,09	19	8,43
18	7	1,21	8	4	32	4,56	10,37	29	8,23
19	11	1,33	9	5	71	4,45	10,76	69	7,64
20	10	1,84	8	4	45	4,60	13,56	43	12,05
21	11	1,16	8	4	61	4,26	10,55	57	6,01
23	14	1,00	5	3	43	4,68	13,41	37	7,35
24	6	1,31	7	3	22	5,31	21,32	18	5,99
25	10	1,26	9	4	47	4,90	11,52	47	6,64
26	8	1,30	4	2	42	5,08	16,96	34	8,48
27	8	1,16	6	3	48	5,28	12,03	39	9,01
28	11	1,39	10	6	73	4,59	9,42	64	6,22
32	11	1,06	6	3	28	4,35	14,12	22	8,06
70	4	1,00	4	4	15	4,88	11,71	10	10,03
71	1	1,17	14	5					

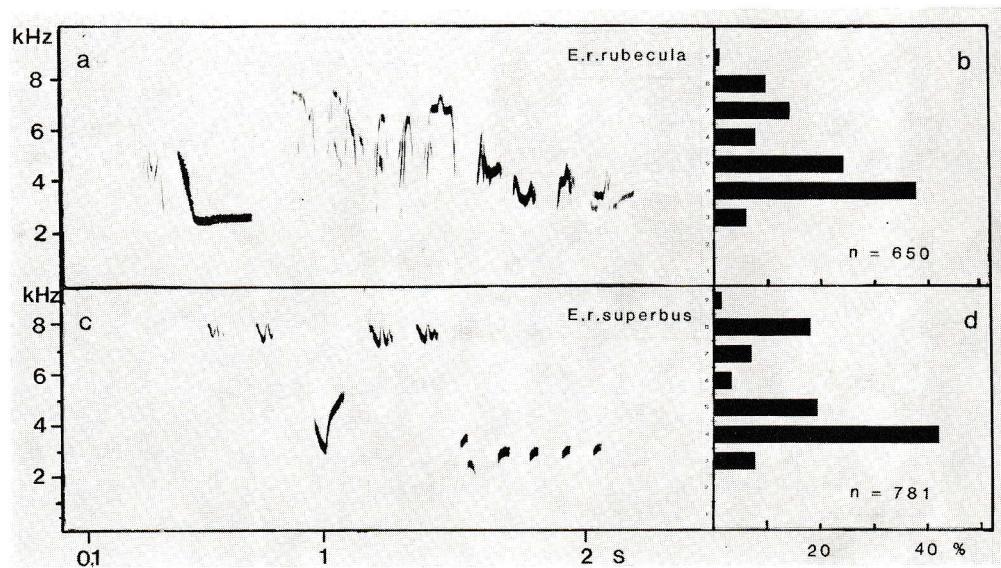


Abb. 5. Strophen der beiden Rotkehlchen-Unterarten (a, c) mit zugehörigen Frequenzspektren nach Messungen aus den Sonogrammen (b, d).

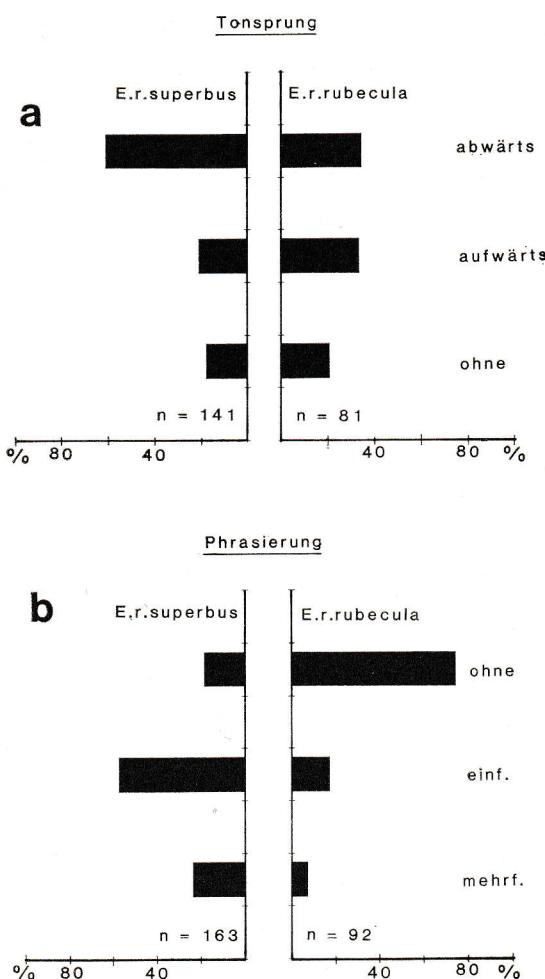


Abb. 6a. Häufigkeit von Tonsprüngen über 1 kHz in den Gesängen beider verglichener Unterarten des Rotkehlchens. b. Häufigkeit von einfacher und mehrfacher Phrasierung in den Gesängen der beiden Unterarten des Rotkehlchens.

#### Tonhöhenwechsel

Sowohl für das europäische (BREMOND 1968; HOELZEL 1986) wie auch für das teneriffische Rotkehlchen sind abrupte Tonhöhenwechsel im Gesang charakteristisch (Abb. 6a). Setzen wir als Minimum für einen solchen Tonhöhenwechsel einen Wert von 1 kHz ein, so ergibt sich für die kontinentalen Vögel: Bei 44,4% der Strophen ( $n = 81$ ) ist ein Tonhöhenabfall, durchweg am Strophenbeginn, zu verzeichnen, in 34,6% der Fälle dagegen steigt die Frequenz an. In den übrigen 21% geschieht weder das eine noch das andere. Bei den Teneriffa-Vögeln ( $n = 141$  Strophen) liegen die Werte für das Auftreten des Tonhöhenabfalls mit 61% höher als bei den kontinentaleuropäischen, der Anstieg tritt etwas seltener auf (21,3%), ohne Zuordnung blieben 17,7% der Strophen. Ein hoher „zieh“-Laut trat in 21,5% der kanarischen Strophen auf, in der Stichprobe vom Kontinent aber möglicherweise zufällig überhaupt nicht. Dieser „zieh“-Laut entspricht

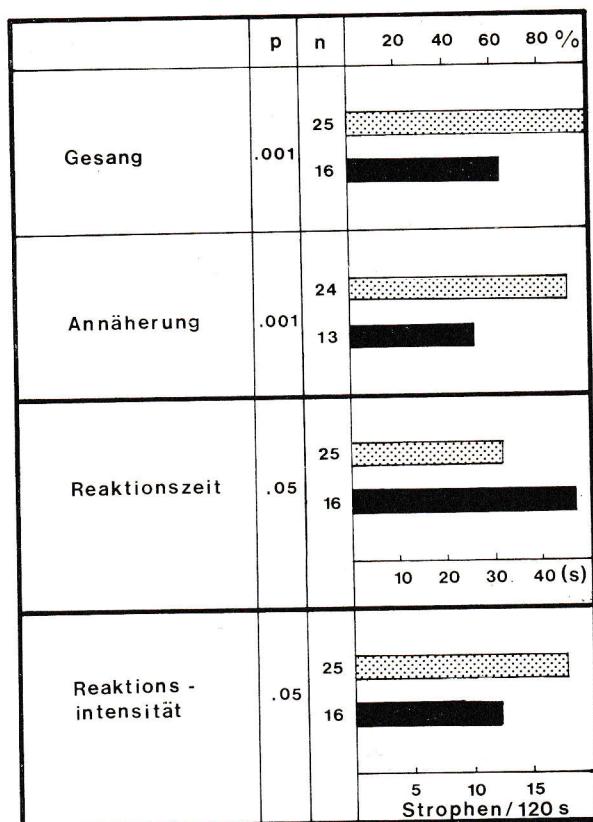


Abb. 7. Reaktionen von *E. r. superbus* auf das Vorspiel von unterarteigenem Gesang (schraffiert) und kontinentalem Rotkehlchengesang (schwarz). n Anzahl der Experimente.

dem bei BERGMANN und HELB (1982) abgebildeten Ruf bei einer Störung am Nest. Bei tenerfenischen Rotkehlchen scheint er in den Gesang aufgenommen worden zu sein.

#### Phrasierung

Unter Phrasierung verstehen wir das ein- oder mehrfache Wiederholen von Elementen oder Elementgruppen (z. B. Silben oder Motiven, siehe BERGMANN und HELB 1982) in einer Strophe. In der vorliegenden Untersuchung haben wir danach unterschieden, ob in einer Strophe Phrasierung gar nicht, einfach oder mehrfach auftritt. Wir haben uns nicht darum gekümmert, ob Elemente wiederholt werden (homotypische Phrasierung) oder aus verschiedenen Elementen bestehende Elementgruppen (heterotypische Phrasierung). Wie Abb. 6b ausweist, ist die Phrasierung bei den Vögeln von Teneriffa stärker ausgeprägt als bei den kontinentalen Rotkehlchen. Dies wird besonders deutlich, wenn man die einfache und die mehrfache Phrasierung zusammen berücksichtigt. Unphrasierte Strophen treten bei europäischen Rotkehlchen in 75% von insgesamt 92 untersuchten Strophen auf. Nur 25% zeigen eine Phrasierung, wobei eine einfache Phrasierung mit 17,4% bevorzugt auftritt. Bei den tenerfenischen Rotkehlchen zeigt sich ein umgekehrtes Bild. 81,6% der Strophen zeigen eine Phrasierung. Die einfache Phrasierung tritt in 57,7% der Strophen, die mehrfache in 23,9% der Strophen auf.

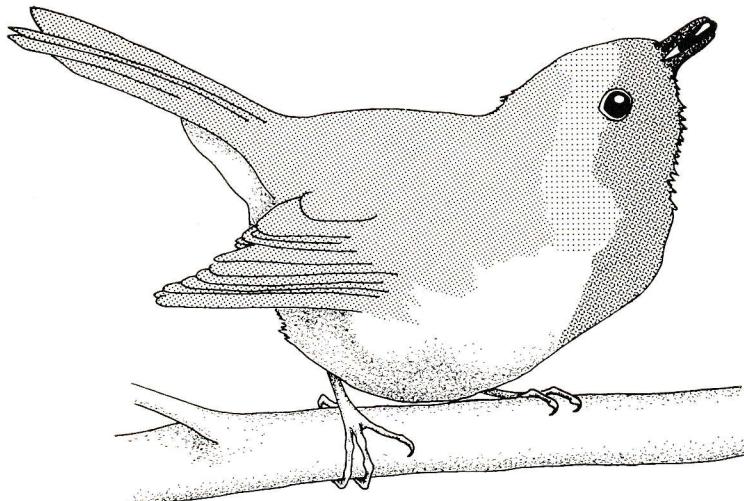


Abb. 8. Imponieren von *E. r. superbus* mit hervorgewürgter Beere von *Viburnum rigidum*, Zeichnung nach Foto B. KONDRATZKI.

#### Experimente zum Dialekterkennen

Von den 25 Rotkehlchen der Teneriffa-Unterart, denen kanarischer Gesang vorgespielt wurde, reagierten alle mit Gesang; 64% von ihnen allerdings auch auf in gleicher Weise vorgespielten europäischen Rotkehlchengesang. Die anderen untersuchten Parameter ergaben ein ähnliches Bild (Abb. 7). Weiteres siehe Diskussion.

#### Sonstige Verhaltenseigenschaften

Das Imponieren oder „Sich-zur-Schau-Stellen“ ist eine altbekannte Verhaltensweise des Rotkehlchens, die während der Revierverteidigung besonders an der Reviergrenze oder beim Eindringen eines fremden Vogels in das Revier gezeigt wird. (LACK 1965; PÄTZOLD 1982). Der Vogel nimmt dabei eine typische Körperhaltung an. Dabei wird dem Eindringling das rote Brustgefieder in voller Fläche dargeboten und der Vogel pendelt sehr langsam in horizontaler Richtung um die Körperhochachse. Diese Verhaltensweise wurde auch bei tenerifensischen Rotkehlchen von uns mehrfach notiert. Abweichend von allen bisherigen Beschreibungen war jedoch folgende Beobachtung: Nach einer ausdauernden Gesangsreaktion, durch unsere Klangattrappenexperimente hervorgerufen, näherte sich ein zweites Individuum der Singwarte. Der Revierinhaber beantwortete dies mit sofortigem Imponieren. Während dieser Verhaltensweise würgte er mehrfach Beeren hervor, hielt sie während der Pendelbewegung im Schnabel (Abb. 8) und schluckte sie anschließend wieder herunter. In der abschließenden Phase der territorialen Auseinandersetzung wurden Beeren ganz ausgespuckt. Dabei handelte es sich um Früchte von *Viburnum rigidum*.

In einem ganz anderen Zusammenhang konnte dieses Verhalten ein weiteres Mal beobachtet werden. Am Ende einer längeren Kopulationsphase mit „Futterbetteln“ des weiblichen Vogels wurde wiederum das Ausspucken von kleinen, nicht näher zu identifizierenden Teilen und einer *Viburnum rigidum*-Beere beobachtet. Als das Futter-

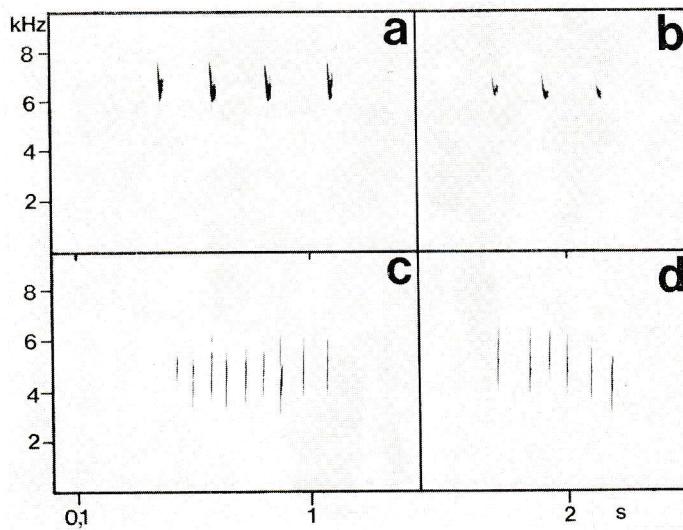


Abb. 9. Sonogramme von Alarmrufen der beiden Rotkehlchen-Unterarten. a, b. Rufe von *E. r. superbus*, Monte del Agua, Tenogebirge, Teneriffa, 20. 2. 1987; Bajamar, Teneriffa, 26. 12. 1982. c, d. „Schnickern“ von *E. r. rubecula*, Marburg (L.), 16. 7. 1978.

betteln des Weibchens endete, begann dieses mit Vollgesang. Eine dritte Beobachtung gleicher Art wurde beim Fotografieren eines Rotkehlchens aus geringem Abstand gemacht. Dieser Vogel spuckte dreimal hintereinander „violett-schwarze Stücke“ aus. Beim anschließenden Nachsuchen konnte eine Beere von *Viburnum rigidum* gefunden werden (H. SCHRÖDER, pers. Mitt.).

Das beschriebene Verhalten wurde dreimal in unterschiedlichem Kontext beobachtet: Während der Revierverteidigung, einer Kopulation und bei der Störung eines Vogels. Dies läßt den Schluß zu, daß die beschriebene Verhaltensweise in höchster Erregung bzw. Alarmbereitschaft gezeigt wird — sogar so weitgehend, daß möglicherweise das Hervorwürgen von Beeren in einen bestimmten Verhaltenszusammenhang — hier das „Imponieren“ mit hineingezogen wird.

Eine bemerkenswerte Verhaltensbesonderheit der Teneriffa-Rotkehlchen zeigt sich auch in den Alarmrufen (Abb. 9a, b). Im Vergleich zum „Schnickern“ der europäischen Artgenossen (Abb. 9c, d) liegen die Einzelemente wesentlich höher (zwischen 6 und 8 kHz), sie werden außerdem mit geringerer Wiederholfrequenz aneinander gereiht. Leider ist nicht bekannt, ob diese Dialektunterschiede in den Alarmrufen tradiert werden.

### Diskussion

Die Turdiden sind als Brutvögel auf den kanarischen Inseln erstaunlicherweise nur mit 3 Arten vertreten: *Turdus merula cabrerae*, *Saxicola dacotiae* (endemische Art) und *Erithacus rubecula* mit 2 Unterarten. Nach KÄMMERS (1982) Ansicht beruht das mehr auf der Lage der Inseln als auf Konkurrenz. Wenn die Turdiden die Inselgruppe schon in erdgeschichtlich früheren Epochen nicht erreicht haben, so ist auch heute ein Aus-

tausch wenig wahrscheinlich. Nur so läßt sich erklären, daß sich auf den waldreichen großen Inseln Teneriffa und Gran Canaria mit *E. r. superbus* eine andere Unterart des Rotkehlchens entwickelt und gehalten hat als auf den übrigen Inseln und auf Madeira. Ob jemals auf Teneriffa andere Rotkehlchen nachgewiesen worden sind als *E. r. superbus*, ist uns nicht bekannt. v. THANNER (1910) erlebte durchziehende Individuen der Nominatform nur auf der festlandsnahen östlichen Insel Fuerteventura.

Hat auch die inselendemische Nachbarsubspecies *E. r. microrhynchus* ihren Gesang offenbar weitgehend beibehalten, so sind die Lautäußerungen von *E. r. superbus* umso größeren Veränderungen unterlegen. Das gilt für die Alarmrufe ebenso wie für den Vollgesang.

Auffällig ist im Gesang die Häufigkeit guter, klar erkennbarer Fremdimitationen. Daß europäische Rotkehlchen Nachtigallengesang nachahmen können, hat schon v. PERNAU (1702) gewußt. Bei freilebenden Individuen sind solche Imitationen zwar oft zu erahnen, aber selten nachgewiesen. Wahrscheinlich werden die fremden Vorbilder von den Vögeln stark überformt und den eigenen Gesangsnormen angeglichen (BERGMANN und HELB 1982; BREMOND, pers. Mitt.; CRAMP 1988). HALL-CRAGGS (in CRAMP 1988) hat eine gut erkennbare Nachahmung einer Buchfinkenstrophe abgebildet. Schon häufiger lassen sich die Fremdimitate im Subsong erkennen (SELLAR und HARPER in CRAMP 1988).

Anders beim Teneriffa-Rotkehlchen. Hier fallen die Imitationen auch durch ihre Wiederholung sofort auf. Schon v. THANNER (1910) notierte in Vilaflor auf Teneriffa Imitationen von Rufen des Teydefinken (*Fringilla teydea*), eines Milans (*Milvus spec.*) und der Blaumeise (*Parus caeruleus teneriffae*). Die ausgeprägte Fähigkeit zu exakter Imitation bei *E. r. superbus* deutet auf ein geändertes Lernvermögen gegenüber der europäischen Population hin. Möglicherweise ist die Imitationsfähigkeit mit den übrigen Strukturveränderungen des Gesangs verbunden.

Die mittlere Strophendauer der Unterart *superbus* ist mit 1,29 s deutlich von unserer Stichprobe der kontinentaleuropäischen Nominatform mit 2,41 s verschieden und liegt auch unterhalb der von HOELZEL (1986) für die Unterart *melophilus* der Britischen Inseln angegebenen Strophendauer von 1,86 s. Auch die Formenvielfalt innerhalb der Strophe ist bei *superbus* mit Abstand geringer als bei der Nominatform. Besonders auffällig ist die Phrasierung der Strophen, die sich allerdings im Gegensatz zur Nominatform sehr selten auf Motive bezieht. 81,6 % der Strophen der tinerfenischen Rotkehlchen zeigen gegenüber 25,0 % bei der Nominatform eine Elementphrasierung, die aus der Wiederholung eines oder zweier (seltener dreier) Elemente besteht. Dies stimmt mit den Beobachtungen von HARPER und SELLAR in CRAMP (1988) und den älteren Angaben von LACK und SOUTHERN (1949) überein. Die Angaben bezüglich des Tonhöhe (LACK und SOUTHERN 1949) und des Tonhöhenwechsels innerhalb der Strophen (HARPER und SELLAR in CRAMP 1988) können wir jedoch nach unserer Gesangsanalyse nicht bestätigen. Die Tonhöhe entspricht derjenigen der Nominatform, wenn auch die Frequenzverteilung eine klarere Differenzierung in hohe und tiefe Frequenzen erkennen läßt (s. u.). Auffallend war weiterhin ein abrupter Tonhöhenwechsel, der auch von HOELZEL (1986) für die Unterart *melophilus* und von BREMOND (1968) für die Nominatform genannt, jedoch von HARPER und SELLAR in CRAMP (1988) für *superbus* als nicht existent angegeben wird. Unsere Analyse widerspricht diesen Feststellungen. Ein Tonhöhen-

wechsel innerhalb der Strophe konnte bei tinerfenischen Rotkehlchen in 82,3% aller untersuchten Strophen gefunden werden. Bei der Nominatform war dies in 79% der Strophen nicht der Fall.

Sämtliche weiteren untersuchten syntaktischen Merkmale wie Elementdauer, die Dauer der Elementintervalle und dementsprechend auch das Gesangstempo (Elemente/s) blieben gegenüber kontinentaleuropäischem Gesang unverändert.

Zusammenfassend kann der Gesang des tinerfenischen Rotkehlchens folgendermaßen beschrieben werden:

- kurze Strophendauer
- wenige Elementtypen pro Strophe
- diese häufig einfach oder mehrfach wiederholt (phrasiert)
- Kadenz und schnell aufeinanderfolgende stark frequenzmodulierte Elemente fehlen
- häufig reine Töne
- Komplexitätsgrad stark reduziert
- Neigung zu klaren Fremdimitationen.

In diesen Eigenschaften sowie der Tatsache, daß eine ausgeprägte Differenzierung in hohe Töne im 8 kHz-Bereich sowie in tiefere im 4 kHz-Bereich auftritt, sehen wir eine Anpassung des Gesangs an die bestehenden strukturellen und abiotischen Faktoren des Lorbeerwaldes.

Zur optimalen Schallausbreitung in Wald-Habiten werden von WALLSCHLÄGER (1985) u. a. folgende Signaleigenschaften genannt:

- schnell wiederholte Signale beliebiger Frequenz oder tiefe Frequenzen mit geringer Amplitudenmodulation zur Verminderung von Reflexionen
- Verwendung von wenigen Elementen pro Zeiteinheit bis hin zu langsamem Trillern
- reine Töne im Bereich entsprechender Frequenzfenster.

Diese Eigenschaften, die die Dämpfung und Verfälschung des Gesanges im entsprechenden Habitat mindern (WILEY und RICHARDS 1978; RICHARDS und WILEY 1980) und gleichzeitig für eine optimale Schallausbreitung sorgen, treffen auch für tinerfenische Rotkehlchen zu. Die Redundanz des Gesanges scheint zugleich durch die starke Phrasierung erhöht zu sein. Daraus ergibt sich umgekehrt auch ein höherer Ritualisierungsgrad.

Welches sind die ökologischen Voraussetzungen für die Sonderentwicklung des Gesangs von *E. r. superbus*? Nach LACK (1976) ist die Siedlungsdichte waldbewohnender Vögel auf ozeanischen Inseln geringer als bei Populationen auf dem Festland. Untersuchungen für Teneriffa sind in dieser Hinsicht in Vorbereitung (EMMERTON, mündl. Mitt.). Wenn die Siedlungsdichte geringer ist, bedeutet das größere Reviere. Die Gesänge müssen, um auf weitere Entfernung zu wirken, besser an die Umwelt-, aber auch an die Empfängerbedingungen angepaßt sein. Der Gesang der tinerfenischen Rotkehlchen entspricht nach unserer Hypothese diesen Erfordernissen. Seine phonetischen und syntaktischen Eigenschaften erleichtern eine unverzerrte Schallausbreitung und sprechen durch höhere Ritualisierung den Empfänger stärker an, als dies bei europäischen Gesängen der Fall sein dürfte. Die Überprüfung dieser Hypothesen bleibt indes weiteren

Untersuchungen vorbehalten. Alternativ ist auch eine selektionsfreie Zufallsänderung des Gesangs durch Tradierungsfehler zu diskutieren (vgl. WICKLER 1986).

Die Reaktion der kanarischen Rotkehlchen auf den vom Kontinent stammenden, ihnen unbekannten Rotkehlchengesang waren im Vergleich zu den Kontrollreaktionen auf inseltypischen Gesang vermindert. Wir können vermuten, daß diese verminderte Reaktion mit den abweichenden Struktureigenschaften der eigenen Gesänge und dem daran gebundenen Gesangserkennen zu tun haben. Es ist anzunehmen, daß eine enge Kohärenz von Gesangsstruktur und Gesangserkennen besteht, auch und gerade, wenn beides tradiert wird.

Nach den Untersuchungen von CHANTREY und WORKMAN (1984) löst schon eine Rotkehlchenattrappe mit rotem Brustgefieder aggressives Verhalten beim Revierbesitzer aus. Die Reaktion wird aber durch zusätzlich vorgespielten Gesang in hohem Maße verstärkt. Im vorliegenden Fall haben wir allein mit Gesangsatrappen gearbeitet, so wie es BREMOND (1968, 1976) in seinen sehr gründlichen Felduntersuchungen getan hat. Dabei fand er 1968, daß Rotkehlchen beim Gesangserkennen viele Parameter benützen. Sie sind in der Lage, trotz der großen Vielfalt der Motive (275 pro Individuum; HARPER in CRAMP 1988) aus einem kleinen, beinahe beliebigen Gesangsbruchstück die für das Arterkennen nötigen Informationen zu entnehmen. Für das Gesangserkennen ist grundsätzlich allerdings die Anstiegszeit des Schalldrucks zu Beginn der Elemente wichtig (BREMOND 1976). Diese wahrscheinlich allgemeine Eigenschaft akustischer Signale ist im vorliegenden Fall nicht geprüft worden. Wir wissen also bislang weder, welche allgemeinen noch welche spezifischen Eigenschaften des Gesangs bei den kanarischen Rotkehlchen das Gesangserkennen fördern. Annehmen darf man lediglich, daß es sich um mehrere verschiedene Eigenschaften handelt.

Der Gesang kanarischer Rotkehlchen muß durch seine stärkere Phrasierung und die Einschränkung in der Formenvielfalt als höher ritualisiert gelten. Dazu trägt auch der größere Gehalt an hohen „zieh“-Elementen bei. BREMOND (1968) fand, daß auch bei europäischen Rotkehlchen ein Gesang mit verstärkt vorkommenden hohen Elementen auf stärkere aggressive Handlungsbereitschaft des Senders zurücksließen läßt. Während kontinentaler Rotkehlchengesang auf den kanarischen Inseln schwächer wirkt als der dortige Gesangsdialekt, könnte der Rotkehlchengesang von Teneriffa durchaus auf dem Festland eine stärkere Wirkung entfalten als der hier heimische Gesang. Dies sollte durch Experimente geprüft werden. Wir hätten dann ein Beispiel für einen real existierenden übernormalen Gesang vor uns. Die geringere Reaktion von Teneriffa-Rotkehlchen auf den Gesang der europäischen Rotkehlchen deutet einen ersten Schritt zur Artbildung an. Gesangsstruktur und Gesangserkennen scheinen gleichsinnig verändert zu sein. Der vermuteten übernormalen Reaktion europäischer Rotkehlchen auf den Teneriffa-Gesang würde allerdings einer Artabgrenzung nicht entsprechen. Daß die Artbildung nicht allein bei den Lautäußerungen, sondern auch im übrigen Verhalten am Werk ist, zeigt sich in den Feststellungen über das ritualisierte Beerenpräsentieren. Die Seltenheit dieses Verhaltens, seine geringe Spezifität und die Bindung an hohe Erregungszustände weisen indessen auf einen frühen evolutiven Entwicklungszustand hin.

## Danksagung

Für die Mitarbeit im Gelände danken wir J. FISCHER, Dr. J. SCHULZ und K. R. WOLF. Bei der Auswertung hat J. FISCHER mitgewirkt. Für eine kritische Durchsicht des Manuskripts danken wir Dr. H.-W. HELB, Kaiserslautern. MARIA INÉS CASH hat freundlicherweise das englische Summary korrigiert und das Resumen abgefaßt. Unseren Freunden K. W. EMMERSON (La Laguna) und BÄRBEL und Dr. HERBERT HOHMANN (Bremen) danken wir für uneigennützige Hilfe.

## Zusammenfassung

Der strophige Vollgesang der Rotkehlchen von Teneriffa (*Erithacus rubecula superbus*) unterscheidet sich durch folgende Eigenschaften vom Gesang kontinentaler Rotkehlchen der Nominatform: Kürzere Strophen, geringere Formenvielfalt innerhalb der Strophen, stärkere Beteiligung hoher Frequenzen um 8 kHz, demnach auch häufigerer Tonhöhenwechsel, stärker ausgeprägte Phrasierung (Wiederholung von Elementen oder Elementgruppen), starke Neigung zu Fremdimitationen. Die Dauer der Elemente und Elementintervalle, daher auch das Gesangstempo, sind für beide Unterarten gleich. Die Teneriffa-Rotkehlchen reagieren auf das Vorspiel von kontinentalen Rotkehlchensängen vermindert im Vergleich zum Vorspiel des eigenen Gesangsdialekts. Damit ist sowohl in der Gesangsstruktur als auch im Gesangserkennen ein erster Schritt zur Artbildung getan.

## Resumen

El canto en estrofas del petirrojo de Tenerife (*Erithacus rubecula superbus*) se diferencia del canto del petirrojo continental (*E. r. rubecula*) a través de las siguientes características: estrofas más cortas, una variabilidad reducida entre las estrofas, una mayor concentración de frecuencias altas de alrededor de los 8 kHz y por lo tanto un número más elevado de cambios tonales, una mayor cantidad de frases repetitivas y una gran tendencia al mimetismo de cantos o llamados de otros pájaros. La duración de los elementos y los intervalos entre ellos, es decir la velocidad del canto, es en ambas sub-especies la misma. Los petirrojos de Tenerife reaccionan menos a las grabaciones de cantos de petirrojos europeos que a aquellas de su misma sub-especie. De esta manera, tanto a través de la estructura del canto, como también a través del reconocimiento de este, se da un paso para la formación de una nueva especie.

## Literatur

- BANNERMANN, D. A.: Birds of the Atlantic Islands, Vol. 1. Oliver & Boyd, Edinburgh 1963.  
BERGMANN, H.-H.: Inseldialekte in den Alarmrufen von Weißbart- und Samtkopfgrasmücke (*Sylvia cantillans* und *S. melanocephala*). Vogelarte **28** (1976), 245—257.  
— Konstitutionsbedingte Merkmale in Gesängen und Rufen europäischer Grasmücken (Gattung *Sylvia*). Z. Tierpsychol. **42** (1976), 315—329.  
— und HELB, H.-W.: Stimmen der Vögel Europas. BLV München 1982.  
BREMOND, J. C.: Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du Rouge-Gorge (*Erithacus rubecula* L.). Terre et Vie **114** (1968), 109—220.  
— Rôle des phénomènes transitoires dans la reconnaissance spécifique du chant du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*). Experientia **32** (1976), 460—462.  
CHANTREY, D. F., and WORKMAN, L.: Song and plumage effects on aggressive display by the European Robin *Erithacus rubecula*. Ibis **126** (1984), 366—371.  
CRAMP, S. (Ed.): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 5, OUP. Oxford 1988.  
HOELZEL, A. R.: Song characteristics and response to playback of male and female Robins *Erithacus rubecula*. Ibis **128** (1986), 115—127.

- KÄMMER, F.: Beitrag zu einer kritischen Interpretation der rezenten und fossilen Gefäßpflanzenflora und Wirbeltierfauna der Azoren, des Madeira Archipels, der Ilhas Selvagens, der Kanarischen Inseln und der Kapverdischen Inseln. Freiburg 1982.
- KNECHT, S.: Ein Beitrag zur Erforschung der kanarischen Vogelwelt, insbesondere der Brutvögel, unter hauptsächlicher Berücksichtigung der drei westlichen Inseln Teneriffa, Gomera und La Palma. Anz. Orn. Ges. Bayern 5 (1960), 525—556.
- KOENIG, A.: Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den Canarischen Inseln. J. Orn. 38 (1890), 257—488.
- LACK, D.: The life of the Robin. Witherby, London, Reprint 1985.
- Island Biology. Univ. California Press, Berkeley 1976.
- and SOUTHERN, H. N.: Birds on Tenerife. Ibis 91 (1949), 607—626.
- LYNCH, A., and BAKER, A. J.: Congruence of morphometric and cultural evolution in Atlantic island chaffinch populations. Can. J. Zool. 64 (1986), 1576—1580.
- MACARTHUR, R. H., und WILSON, E. O.: Biogeographie der Inseln. Goldmann, München 1967.
- NORTHWEST ANALYTICAL: NWA STATPAK. Multi-Function Statistics Library. Portland, Oregon 1983.
- PÄTZOLD, R.: Das Rotkehlchen. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt 1982.
- PÉREZ PADRON, F.: Las Aves de Canarias. Enciclop. Can. 3. Aufl. Santa Cruz 1983.
- PERNAU, A. VON: Unterricht was mit dem lieblichen Geschöpf den Vögeln .... Neudruck Neue Presse, Coburg 1982 (1702).
- RICHARDS, G. D., and WILEY, R. H.: Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: Implications for animal communication. Am. Nat. 115 (1980), 381—399.
- SCHMINCKE, H.-U.: The Geology of the Canary Islands. In: KUNKEL, G. (ed.): Biogeography and Ecology in the Canary Islands. Junk, Den Haag 1976.
- SLATER, P. J. B., and SELLAR, P. J.: Contrasts in the songs of two sympatric chaffinch species. Behaviour 99 (1986), 46—64.
- THANNER, R. v.: Beiträge zur Ornith. Gran Canarias. Orn. Jahrb. 21 (1910): 81—101.
- THIELCKE, G.: Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) im Hinblick auf das Artbildungsproblem. Z. Tierpsychol. 22 (1965), 542—566.
- Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 8 (1970), 309—320.
- Waldbaumläufer (*Certhia familiaris*) ahnen artfremdes Signal nach und reagieren darauf. J. Orn. 113 (1972), 287—296.
- WÜSTENBERG, K., und BECKER, P. H.: Reaktionen von Zilpzalp und Fitis (*Phylloscopus collybita* und *Ph. trochilus*) auf verschiedene Gesangsformen des Zilpzalps. J. Orn. 119 (1978), 213—226.
- VOLSOE, H.: The breeding birds of the Canary Islands. I. Introduction and synopsis of the species. Videns. Medd. Dansk Nat. Foren. 113 (1951), 1—153.
- The breeding birds of the Canary Islands. II. Origin and history of the Canarian Avifauna. Vidensk. Medd. Dansk Nat. Foren. 117 (1955), 117—178.
- WALLSCHLÄGER, D.: Beziehungen zwischen Konstitution und Gesangsparametern bei Passeriformes. Mitt. zool. Mus. Berlin 58, Suppl.: Ann. Orn. 6 (1982), 115—135.
- Der Einfluß struktureller und abiotischer ökologischer Faktoren auf den Reviergesang von Passeriformes. Mitt. zool. Mus. Berlin 61, Suppl.: Ann. Orn. 9 (1985), 39—69.
- WICKLER, W.: Dialekte im Tierreich. Ihre Ursachen und Konsequenzen. Aschendorff, Münster 1986.
- WILEY, R. H., and RICHARDS, D. G.: Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalization. Behav. Ecol. Sociobiol. 3 (1978), 69—94.

Manuskripteingang: 8. Oktober 1987

Anschrift der Autoren: MARTIN STOCK und Prof. Dr. H.-H. BERGMANN, Fachbereich Biologie/Chemie, Postfach 4469, D - 4500 Osnabrück.