

(Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell,
Gruppe Dr. H. Löhrl)

Zur geographischen Variation des Gesanges des Zilpzalps, *Phylloscopus collybita*, in Mittel- und Südwesteuropa mit einem Vergleich des Gesanges des Fitis, *Phylloscopus trochilus*

Von Gerhard Thielcke und Karl Eduard Linsenmair

Herrn Professor Dr. K. Lorenz zum 60. Geburtstag gewidmet

Inhalt

1. Einleitung	372
Methode	373
Bezeichnungen	374
2. Die Variation des normalen Zilpzalp-Gesanges	375
a) Die Variation eines Individuums	375
b) Individuelle und geographische Variation	377
3. Die Variation des spanischen Zilpzalp-Gesanges	380
a) Die Variation eines Individuums	380
b) Individuelle und geographische Variation	381
4. Die Mischsänger zwischen den beiden Gesangsformen des Zilpzalps	382
5. Die Verbreitung der beiden Gesangsformen des Zilpzalps ..	387
6. Die Variation des Fitis-Gesanges	387
a) Die Variation eines Individuums	387
b) Individuelle Variation	389
7. Vergleich von Fitis- und Zilpzalp-Gesang	390
8. Versuche mit Klangattrappen	393
9. Die Verbreitung von Zilpzalp und Fitis	395
10. Erklärungsversuche der Befunde	396
11. Zusammenfassung	398
12. Summary	399
13. Literatur	400

1. Einleitung, Methode und Bezeichnungen

Zilpzalp und Fitis wurden ursprünglich für eine Art gehalten. WHITE (1789) machte zuerst auf die Unterschiede, besonders der Stimmen, aufmerksam, und BECHSTEIN (1793) entdeckte diese Kennzeichen beider Formen wieder (STRESEMANN 1951, S. 300), doch erst VIELLOTS (1817) Artbeschreibung des Zilpzalps wurde von HARTERT (1910) anerkannt. Heute ist jedem Vogelkundigen geläufig daß sich Zilpzalp und Fitis, bis auf wenige Mischsänger, feldornithologisch am eindeutigsten an ihrem Gesang unterscheiden, der unverwechselbar ist. Es mußte deshalb überraschen, als LYNES (1914) mitteilte, die bei Gibraltar brütender Laubsänger seien morphologisch Zilpzalpe¹), sie sängen aber wie Fitis: „The

¹) Auch der Berglaubsänger (*Phylloscopus bonelli*) brütet dort.

only other breeding Phylloscopus . . . , was *by its song*, I think anyone would have agreed, a Willow-Warbler; . . .“ . Seither wurde beides häufig als Tatsache hingenommen, doziert und abgeschrieben (z. B. THIELCKE 1961) und als Musterbeispiel dafür hingestellt, daß Zwillingarten bei sympatrischen Vorkommen ganz verschieden singen, während dort, wo nur eine Art vorkommt (und vorkam) — der Fitis fehlt in Spanien als Brutvogel —, die Urform des Gesanges (Fitis-Gesang) erhalten blieb. Wenig beachtet wurden indessen die einschränkenden Angaben von LYNES im nächsten Absatz seiner Arbeit: „For a Willow-Warbler, true, the song was unmelodious and disjointed („tinpetty“, if one may use such an expression), the first two notes jerked out, so that for a moment they might have been put down to an eccentric Chiffchaff, had they not invariably been followed by the four or five notes, in descending scale characteristic of the Willow-Warbler — in short, if it was a poor Willow-Wren's song, it was an impossible Chiffchaff's.“ Auch INGRAMS (1926) und JOURDAINS (1937) Gesangsbeschreibungen — beide erwähnen eine Ähnlichkeit mit dem Fitis nicht — scheinen kaum zur Kenntnis genommen zu sein.

Es lag danach auf der Hand, zunächst mit Hilfe von Tonbandaufnahmen und Klangspektrogrammen beide Gesangsformen zu analysieren und die bestehende Hypothese mit den Fakten zu überprüfen.

Die Tonbandaufnahmen, die Klangatrappenversuche und der Text dieser Arbeit stammen von Th., die Klangspektrogramme und die Auswertung von L., von dem einige Formulierungen der Befunde z. T. wörtlich übernommen wurden.

Die Fahrten nach Frankreich und Spanien führte TH. 1961 mit Herrn R. KULL und 1962 mit Frau Dr. H. THIELCKE aus. Herr Prof. Dr. O. KOEHLER stellte die meisten Apparate, die Leihgaben der Deutschen Forschungsgemeinschaft sind, zur Verfügung. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglichte die Untersuchungen mit einem Stipendium und Sachbeihilfen. Herr Prof. Dr. F. BERNIS gab wertvolle Hinweise über den Zilpzalp-Gesang in Spanien. Bei der Anfertigung der Zeichnungen half Herr R. KULL. Herr R. ELLISTON übersetzte die Zusammenfassung ins Englische, und Herr Dr. H. LÖHRL gab kritische Anregungen. Die Forstdirektion Südbaden erlaubte das Befahren gesperrter Waldwege. Allen sei herzlich gedankt.

Auf einer Fahrt durch Mittel- und Südostspanien begegneten wir 1961 nur in der Nähe von Gibraltar in den immergrünen Eichenwäldern singenden Zilpzalpen. 79 Strophen von 5 ♂♂ nahmen wir am 12. und 13. 4. auf Tonband auf. 1962 suchten wir in Südwestfrankreich und Nordwestspanien nach dem Übergangsbereich beider Gesangsformen. Das Resultat waren 351 aufgenommene Strophen von 22 Zilpzalp-♂♂, während ich 105 ♂♂ nur verhört habe (16. 5.—26. 5.). Außerdem nahm ich 1960 und 1961 an verschiedenen Stellen in Deutschland und in Südostfrankreich 311 Strophen von 20 Zilpzalp-♂♂ und 108 Strophen von 15 Fitis-♂♂ auf. Der nördlichste und der südlichste Aufnahmeort liegen über 2000 km auseinander (Abb. 13 a). Alle Tonbandstrophen wurden — soweit sie laut genug waren — klangspektrographiert. Die zu leisen Strophen sind in den genannten Zahlen nicht enthalten. Die Befunde wurden zunächst an den Originalspektrogrammen ermittelt, wenn es die Übersicht erforderte, auch an durchgezeichneten Elementen. Dabei wurde versucht, die Originale so genau wie möglich zu kopieren, indem ein Transparentpapier auf die Originale gelegt und die Umriss der Gesangsstrukturen mit einer Zeichenfeder umfahren wurden. Danach wurde der Inhalt schwarz ausgefüllt, ohne die verschiedene Intensitäten anzeigenden Schwärzungsgrade der Originale zu berücksichtigen. Durch Nebengeräusche und Echoeffekte hervorgerufene Schwärzungen wurden weggelassen.

Die Aufnahmen wurden mit einem Richtmikrofon MD 82 der Fa. SENNEISER und mit einem netzunabhängigen Tonbandgerät MMK 4 der Fa. MAIHAK gemacht und mit einer M 24 von Telefunken auf den Klangspektrogrammen der Kay-Electric-Company überspielt. Für die Wiedergabe der Klangatrappen diente ein KL 35-Tonbandgerät der Fa. AEG, das mit einer 12 Volt-Batterie über einen Umformer betrieben wurde.

Mit Gesang ist in dieser Arbeit stets der laute Motivgesang während der Fortpflanzungsperiode gemeint. Er läßt sich zwanglos in Strophen einteilen. Die Strophen sind untereinander durch Pausen getrennt. Das *terr terr* des Zilpzalps zwischen den einzelnen Strophen wurde nicht analysiert. Jede Strophe besteht mindestens aus 3 Elementen (Abb. 2 c). Die vereinzelt normalen Zilpzalp-Strophen mit weniger als 3 Elementen wurden nicht gewertet. Die Elemente einer Strophe sind durch ganz kurze Pausen voneinander getrennt (Abb. 1 a). Die Pausen zwischen den Elementen sind immer kürzer als die zwischen den Strophen. Aufeinanderfolgende qualitativ gleiche Elemente einer Strophe werden *Phrase* genannt (Abb. 5 a).

Die Variation eines Individuums umfaßt dessen Gesangseigenlichkeiten, während die individuelle Variation das Gemeinsame und Verschiedene von einem Individuum zum anderen innerhalb einer Population und die geographische Variation die Unterschiede von einer Popu-

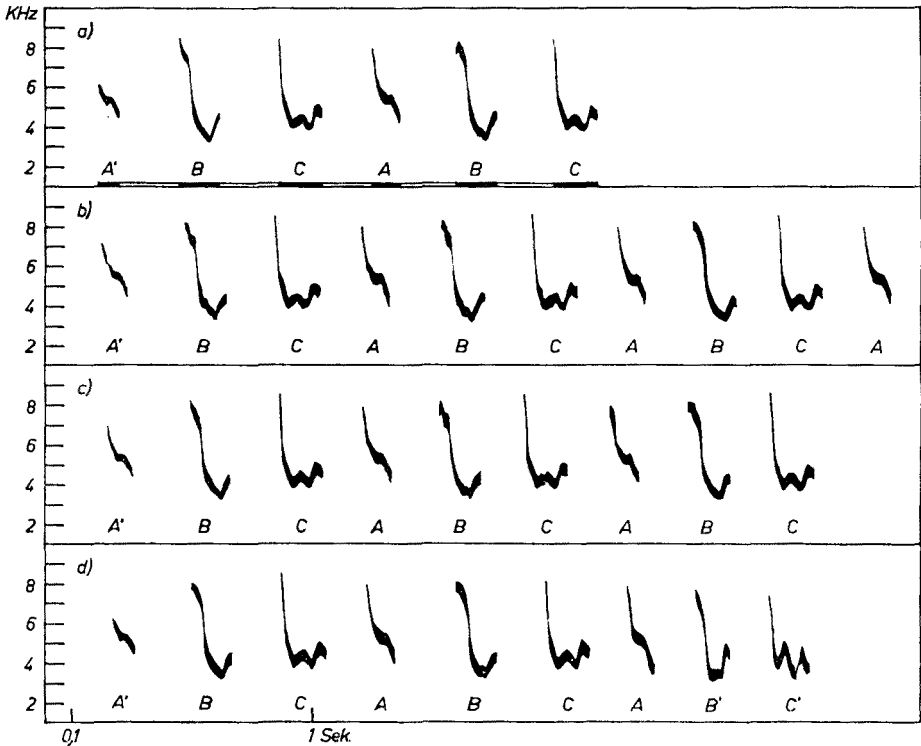


Abb. 1. Vier Strophen eines normalen Zilpzalps mit konstanter Reihenfolge der Elemente (vgl. Tab. 1). Die Strophen bestehen aus drei verschiedenen Elementen (A, B, C) und deren Varianten (A', B', C'). Das erste Element (A') jeder Strophe ist leiser und etwas anders gestaltet als die A-Elemente. Die Pausen (weiße Striche über der 1 KHz-Linie in Strophe a) zwischen den Elementen (dicke schwarze Striche) sind sehr konstant (vgl. auch die übereinander stehenden Elemente der vier Strophen).

lation zur anderen umfaßt (die letzten beiden Begriffe definiert nach MAYR 1947, S. 23). Mit Population sind hier keine natürlichen Populationen gemeint, sondern kleine willkürlich gewählte Einheiten von diesen (sample im Englischen).

Im Gegensatz zur spanischen wurde die Gesangsform unserer Zilpzalpe als normal bezeichnet.

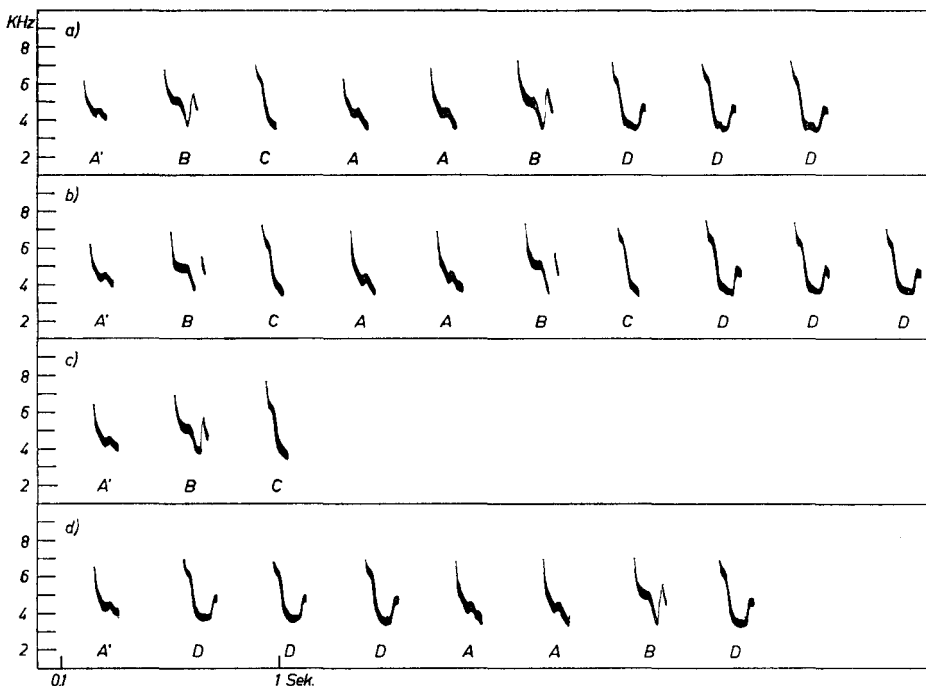


Abb. 2. Vier Strophen eines normalen Zilpzalps mit ziemlich konstanter Reihenfolge der Elemente am Anfang der Strophen (vgl. Tab. 2). Die Strophen setzen sich aus vier Elementen (A, B, C, D) und einer Variante von A (A') zusammen. In Strophe b fehlt bei den Elementen B der Aufstrich zwischen dem ersten und zweiten Teil; wahrscheinlich ist er nur zu leise, so daß er nicht abgebildet wurde. Der Abstand zwischen den Elementen ist wie bei allen normalen Zilpzalpen sehr konstant.

2. Die Variation des normalen Zilpzalp-Gesanges

(Material: 379 klangspektrographierte Strophen von 27 ♂♂, Aufnahmeorte: Abb. 13 a)

a) Die Variation eines Individuums

Streng genommen verdient kein einziger Zilpzalp seinen Namen, denn jedes ♂ hat in seinem Gesang mindestens drei (Abb. 1) und bis zu neun verschiedene Elemente — also nicht nur *zilp* und *zalp* —, die eindeutig qualitativ zu unterscheiden sind. Die Elemente werden zwar recht konstant vorgetragen, jedoch sind kleine Abweichungen häufig (Abb. 1). Wollte man diese gleichfalls rechnen, würde man auf wesentlich mehr als neun verschiedene Elemente kommen. Mitunter gibt es auch Übergänge zwischen zwei Elementen. Fast allen Elementen ist ein verhältnismäßig weiter Tonhöhenbereich gemeinsam; er umfaßt im Durchschnitt 4,4 KHz. Ihre Reihenfolge in der Strophe schwankt sehr. Ein ♂ reiht stets drei

verschiedene Elemente (A, B, C) oder dessen Varianten aneinander (Abb. 1, Tab. 1), ein anderes hat am Anfang eine ziemlich konstante Folge (A', B, C, A, A, B), während der Schluß variabler ist (Abb. 2, Tab. 2); letzteres gilt ziemlich allgemein. Bei den übrigen Zilpzalp-♂♂ finden sich zwar auch Übereinstimmungen in der Elementfolge wenigstens in Teilen der Strophe (Tab. 3), einer Regel scheint diese Anordnung jedoch nicht zu unterliegen. In 47 aufeinanderfolgenden Strophen eines Individuums sind keine zwei in der Reihenfolge der Elemente einander gleich. Die meisten anderen normalen Zilpzalpe singen ebenso.

Tabelle 1

Strophe	Elementfolge	Zahl der Elemente	Abb.
1	A'BCABC	6	1a
2	? BCABCABC	9?	
3	A'BCABCAB	8	
4	A'BCABCABCA	10	1b
5	A'BCABCABC	9	1c
6	? BCABCAB'C'	9?	
7	A'BCABCAB'C'	9	1d
8	A'BCABCAB'	8	
9	A'BCABCABC	9	

Tab. 1. Neun nacheinanderfolgende Strophen eines normalen Zilpzalps mit konstanter Reihenfolge und geringer Variation in der Zahl der Elemente (vgl. Abb. 1). A, B und C sind verschiedene Elemente und A', B' und C' Abwandlungen davon. ? = Strophenanfang durch laute Geräusche übertönt, so daß das sehr wahrscheinlich vorhandene erste Element A' nicht zu hören und zu sehen ist.

Tabelle 2

Strophe	Elementfolge	Zahl der Elemente	Abb.
1	A'BCAABCAAA	10	
2	A'BCAABDDD	9	2a
3	A'BCAABCDDD	10	2b
4	A'BCAABDDD	9	
5	A' B C	3	2c
6	A'DDDAABD	8	2d
7	A'BCAABDD	8	
8	A' B C A	4	
9	A' B C AA	5	
10	A' B C AADD	8	

Tab. 2. Zehn nacheinanderfolgende Strophen eines normalen Zilpzalps mit ziemlich konstantem Anfang (fett bzw. gesperrt) und variablem Schluß (vgl. Abb. 2). A, B, C und D sind verschiedene Elemente, A' ist A ähnlich. Keine Strophe ist einer anderen gleich. Die gleiche Bezeichnung besagt nicht, daß die Elemente in der Tab. 2 mit denen der Tab. 1 und 3 gleich sein müssen.

Tabelle 3

Strophe	Elementfolge	Zahl der Elemente	Abb.
1	A B A B BAB	7	
2	BBBABBAAAABBABABA'	17	
3	AAAABABABABBA	13	3a
4	AAAABBA	7	
5	A B A B A ABABABABAA	15	
6	C'CCBABA	7	3b
7	BABAAABBB	9	
8	CCABABABBAABAABABBAAABAB AAABABABAB	34	
9	A B A B ABAA	8	3c
10	BCCCAACABC'CB	12	3d

Tab. 3. Zehn nacheinanderfolgende Strophen eines normalen Zilpzalps (vgl. Abb. 3) mit großer Variation in der Reihenfolge und in der Zahl der Elemente. Beides ist typisch für fast alle normalen Zilpzalpe. A, B und C sind qualitativ verschiedene Elemente, A' und C' sind Varianten von A und C. A muß nicht den Elementen A in Tab. 1 und 2 gleich sein. Entsprechendes gilt für die übrigen Elemente. Gleiche Strophenanfänge sind fett bzw. gesperrt gedruckt.

Selbst wenn man nur innerhalb der Strophen die qualitativen Unterschiede der Elemente betrachtet, nicht aber von Strophe zu Strophe, ergeben sich zwar mehr Übereinstimmungen, aber keine Regeln in der Reihenfolge. Ein Beispiel möge dies erläutern. Zwei Strophen bestehen aus vier qualitativ verschiedenen Elementen in der Anordnung ABCCD und BDAAC. Berücksichtigt man nur die Unterschiede in der Strophe, ergibt sich für beide die Reihenfolge 12334.

Manche ♂♂ neigen dazu, innerhalb einer Strophe das gleiche Element mehrmals nacheinander zu singen (z. B. Tab. 3, 3. und 4. Strophe). Ein ♂ hat sogar eine Strophe aus 10 gleichen Elementen, während seine übrigen Strophen meistens sehr variabel sind. Die Strophen eines Individuums können aus 5—40 Elementen bestehen. Über die Variabilität des Gesanges einzelner ♂♂ während eines Tages oder im Laufe längerer Zeit ist nichts bekannt.

b) Individuelle und geographische Variation

Bei der Besprechung der Variation eines Individuums wurde bereits auf die individuelle Variation eingegangen, weil sich beide zum größten Teil decken. Alle Elemente lassen sich theoretisch von einem Element ableiten (Abb. 4). Ihre große Ähnlichkeit untereinander (in Struktur und Tonhöhe) macht ihre Homologie wahrscheinlich (gleiche oder ähnliche Qualität, Verknüpfung durch Zwischenformen; vgl. REMANE 1952, WICKLER 1961). Verschiedene ♂♂ können gleiche Elemente haben (z. B. A', Abb. 1 und 2).

Die große Variabilität in der Strophenlänge (eine Ausnahme) wie die Konstanz der Abstände von einem Element zum anderen gelten sowohl für die Strophen eines wie für die aller Individuen. Von kleinen Schwankungen abgesehen ist die

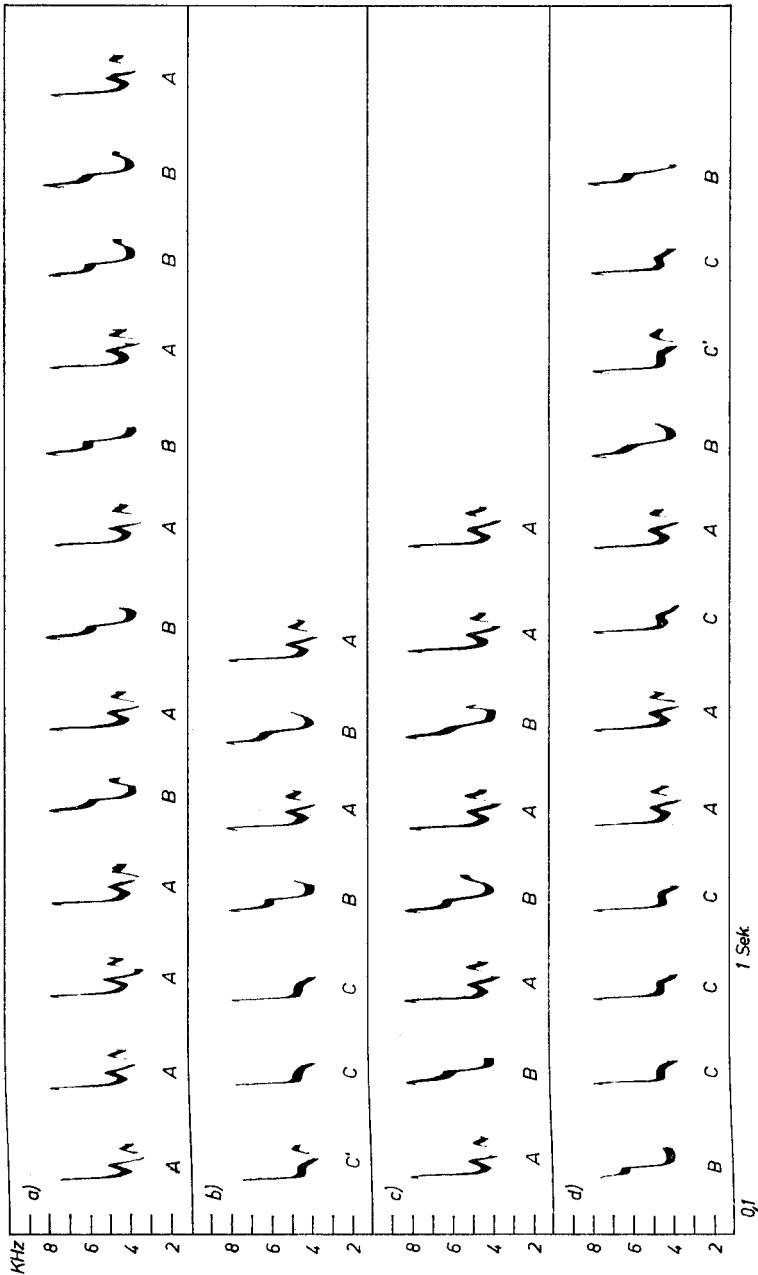


Abb. 3. Vier Strophen eines normalen Zilzalps mit großen Unterschieden in der Reihenfolge und der Zahl der Elemente bzw. der Strophenlänge (vgl. Tab. 3). Nach dieser Art singen die meisten normalen Zilzalpe. Die Strophen sind aus drei Elementen (A, B, C) und einer Variante von C (C') aufgebaut. Die Elemente B ließen sich in B und B' unterteilen.

Tonhöhe innerhalb der normalen Zilzalp-Strophe konstant. Bedingt durch die große Streuung im Gesang des einzelnen ♂ fällt es meistens schwer, auffällige Besonderheiten in den Strophen des normalen Zilzalps zu entdecken, an denen ein

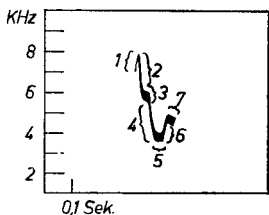


Abb. 4. Element eines Zilpzalps, von dem sich theoretisch alle anderen Elemente ableiten lassen. Der Aufstrich (1) ist nur selten vorhanden, er ist meist kurz (Frequenzbereich von maximal 0,5 KHz), steil (schneller Tonhöhenanstieg) und leise, was vielleicht ein Grund ist, daß er auf den Spektrogrammen so selten zu sehen ist. Die meisten Elemente beginnen mit 2, und zwar fast immer leise, im Gegensatz zu den mit Aufstrich (1), die oft an der Spitze die erste Betonung haben. 3 variiert in der Lage (Tonhöhe) und Betonung (Intensität) stark. Wenn es fehlt, was häufig der Fall ist, geht 3 ohne Unterbrechung in 4 über. In einigen wenigen Fällen bestehen Elemente nur aus 2, 3 und 4, andere aus 2, 4 und 5. 5 ist sehr variabel und oft laut; mit ihm hören viele Elemente auf. 6 ist oft sehr leise, fehlt mitunter vielleicht sogar, so daß 5 mit 7 nicht verbunden wäre. 7 ist sehr variabel und ist häufig sehr laut oder fehlt.

♂ sicher erkannt werden könnte. Bei anderen Arten wie bei den spanischen Zilpzalpen ist dies nach den Spektrogrammen für uns und sehr wahrscheinlich für den Vogel nach dem Gehör möglich. So unterscheiden *Seiurus aurocapillus*-♂♂ Reviernachbarn von Fremden an deren Gesang (WEEDEN u. FALLS 1959). Beim

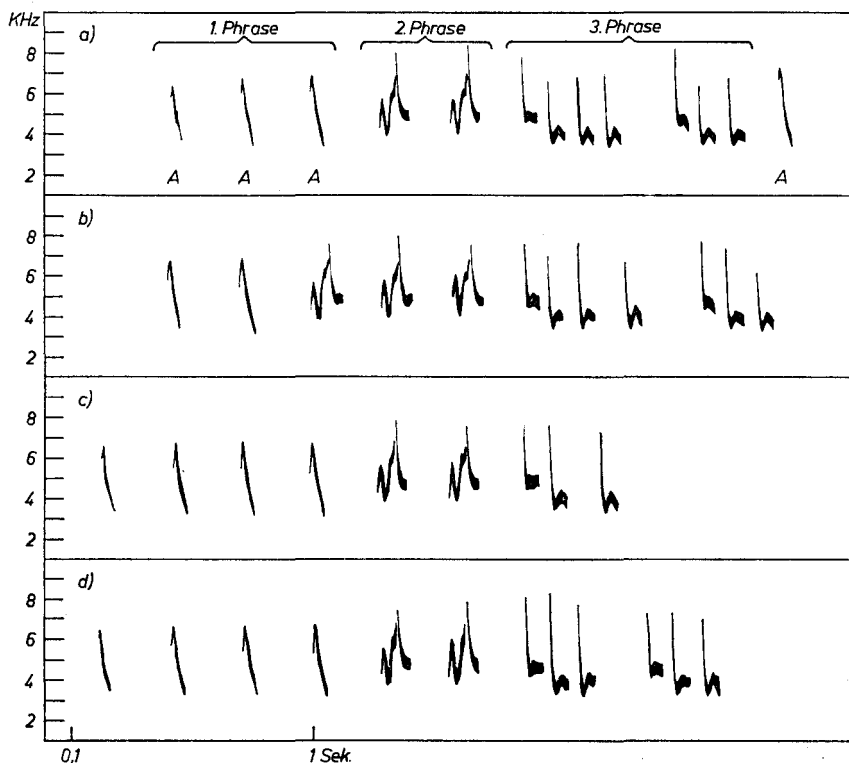


Abb. 5. Vier Strophen eines spanischen Zilpzalps von bezeichnender Stereotypie. a und b wurden am 12. 4., c und d am 13. 4. 61 bei Gibraltar aufgenommen. Die Strophen bestehen aus drei Phrasen gleicher Elemente. Die erste Phrase hat 2 (b) bis 5 Elemente, die zweite 2 (a, c, d) bis 3 (b) und die dritte 3 (c) bis 7 (a, b). In einer von 48 Strophen steht ein Element der ersten Phrase am Schluß (a).

normalen Zilpzalp ist eine individuelle Note vielleicht durch besondere Klangfarben gewährleistet, die hier nicht mit untersucht wurden.

3. Die Variation des spanischen Zilpzalp-Gesanges

(Material: 106 klangspektrographierte Strophen von 5 ♂♂ aus Südspanien und 2 ♂♂ aus Südwestfrankreich; Aufnahmeorte: Abb. 13 a).

a) Die Variation eines Individuums

Die spanischen Zilpzalpe singen ihre Strophen sehr konstant (Abb. 5, 6, 7). Von einem ♂ sind Aufnahmen von aufeinanderfolgenden Tagen vorhanden. Der Gesang ist an beiden Tagen gleich (Abb. 5). Jede Strophe läßt sich in 3 Phrasen, die aus gleichen Elementen bestehen, einteilen. Die erste Phrase variiert um 1–4, die zweite um 0–2 und die dritte um 1–4 Elemente; die mittlere Phrase ist in der Elementzahl am wenigsten variabel. Ein ♂ hat zwei völlig verschiedene Strophen, jeder dieser Strophentypen ist jedoch genauso konstant wie die Strophen der übrigen ♂♂ (Abb. 7). Mitunter werden Elemente des ersten Typs an den Anfang

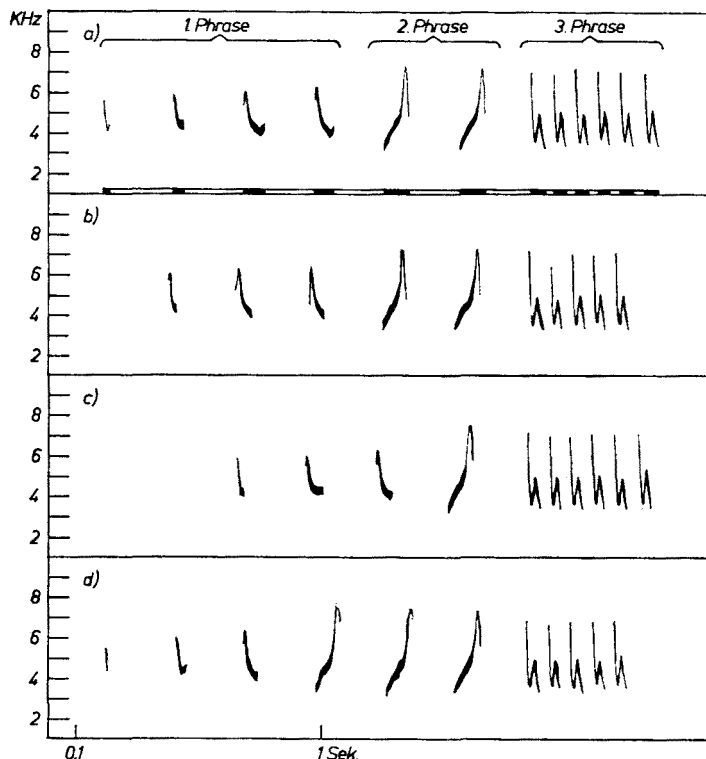


Abb. 6. Vier Strophen eines spanischen Zilpzalps. Die typischen drei Phrasen werden nur in der Zahl der Elemente variiert. Bezeichnend ist der Wechsel in der Tonhöhe abfallender (Phrase 1, 3) und ansteigender Elemente (Phrase 2). Die Pausen (weiße Striche über der 1 KHz-Linie) zwischen den Elementen (schwarze Striche) sind bei den ersten beiden Phrasen relativ konstant, bei der letzten Phrase immer kürzer.

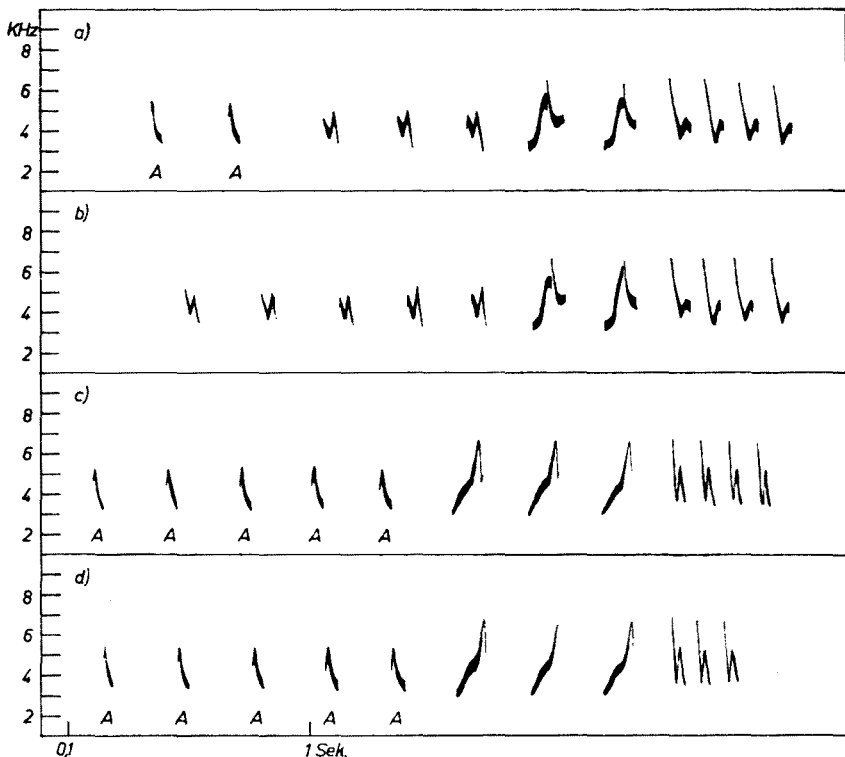


Abb. 7. Je zwei Strophen verschiedener Typen (a, b und c, d) eines spanischen Zilpzalps. Elemente (A) der ersten Phrase des zweiten Typs (c, d) erscheinen mitunter als erste Phrase des ersten Typs (a), so daß diese Strophe ausnahmsweise aus vier Phrasen besteht.

der Strophe des zweiten Typs gesetzt, so daß diese Strophen aus 4 Phrasen bestehen (Abb. 7 a). Bei einem spanischen Zilpzalp aus der Nähe von Gibraltar sind alle drei Strophen, die wir von ihm auf Band haben, verschieden (Abb. 8). Die Aufeinanderfolge der Elemente ähnelt z. T. der normaler Zilpzalpe und vieler Mischsänger (S. 382), während die Struktur der Elemente spanisch ist.

b) Individuelle und geographische Variation

Die Elemente haben nicht so viel Gemeinsames, daß sich alle aus einem ableiten ließen. Die Variabilität in Form und Frequenzumfang ist gegenüber den normalen größer. Die Strophe läßt sich zwanglos in drei Phrasen (einmal vier) einteilen. Nur bei einem Individuum ist das nicht möglich. Die erste Phrase besteht aus 2–7, die zweite aus 1–3 und die dritte aus 1–7 Elementen; nur in einer Strophe fehlt eine (die letzte) Phrase. In der letzten Phrase — die wiederholt werden kann — wird von einem ♂ die Tonhöhe der einzelnen Elemente variiert. Innerhalb der ersten beiden Phrasen sind die Pausen relativ konstant (Abb. 6), in der letzten fast immer kürzer, und oft ist der Schluß lauter als der Anfang der Strophen. Dadurch entsteht ein ganz bestimmter, bezeichnender

Rhythmus. Die Elemente können entweder in der Tonhöhe ansteigen oder abfallen. So unterscheiden sich die drei Phrasen folgendermaßen (Abb. 6):

1. Phrase: Abfallende oder überwiegend abfallende, meist einfache Elemente.
2. Phrase: Elemente, die aufsteigen oder einen starken aufsteigenden „Ast“ haben. Sie sind oft kompliziert „gebaut“, z. T. bestehen sie aus zwei Teilen.
3. Phrase: Abfallende Elemente oder Elemente mit stark abfallenden „Ästen“.

Eine geographische Variation ist nicht nachzuweisen. Selbst an einem größeren Material könnten die Unterschiede der spanischen Zilpzalpe in Nord- und Südspanien bestenfalls gering sein. Gleiche oder ähnliche Phrasen gibt es in Südspanien wie in Südwestfrankreich (Abb. 9), obwohl die Aufnahmeorte rund 850 km auseinanderliegen. Auch im übrigen Verbreitungsgebiet der spanischen Gesangsform dürfte der Gesang nach der Beschreibung von BERNIS (schriftl.) ebenso sein. Weitere Tonbandaufnahmen sind jedoch am Platze. Offensichtlich neigen die südlichen Spanier mehr zur extremen spanischen Gesangsform als die ♂♂ in der Mischzone, die dem Typ näherstehen, der mehr an unseren Zilpzalp erinnert (Abb. 8).

4. Die Mischsänger zwischen den beiden Gesangsformen des Zilpzalps

(Material: 256 klangspektrographierte Strophen von 13 ♂♂; Aufnahmeorte alle in Südwestfrankreich: Abb. 13 b).

Die Mischsänger sind meistens nicht eindeutig zu klassifizieren, da selbst rein spanische Zilpzalpe bei Gibraltar Anklänge an unseren Zilpzalp haben (Abb. 8).

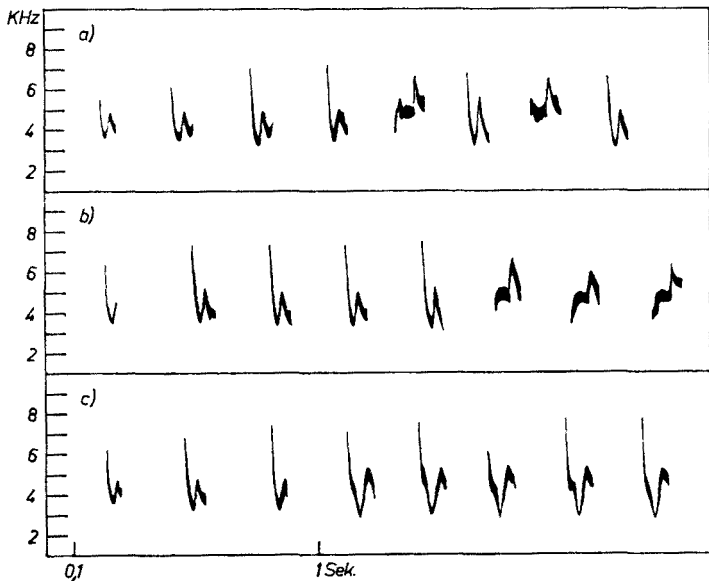


Abb. 8. Drei Strophen eines spanischen Zilpzalps. Jede Strophe ist anders als die übrigen. Die Einteilung in Phrasen ist unvollkommen. Eine Strophe (a) erinnert an die der normalen Zilpzalpe.

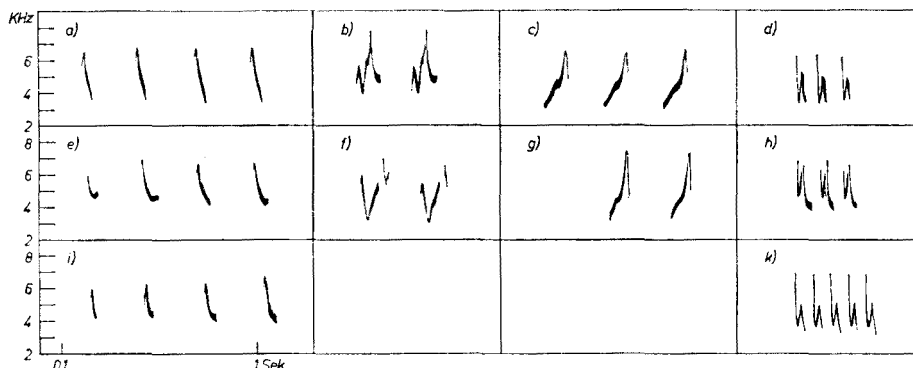


Abb. 9. Gleiche oder ähnliche Phrasen aus den Strophen spanischer Zilpzalpe aus Südspanien (a-d) und Südwestfrankreich (e-k). Die Übereinstimmungen der untereinander angeordneten Elemente zeigt die Einheitlichkeit des Gesanges der spanischen Zilpzalpe.

An Hand eines größeren Materials spanischer Sänger ließe sich die Einteilung sicher genauer vornehmen. Sehr wahrscheinlich würde man dann etliche Mischsänger zu den spanischen rechnen können. Das geht auch schon daraus hervor, daß sich die quantitativen Unterschiede zwischen spanischen Zilpzalpen und Mischsängern nur in einem Fall sichern lassen, was zum Teil allerdings durch zu kleine Zahlen bedingt sein könnte (Tab. 4). Als Mischsänger wurde ein Zilpzalp betrachtet, dessen Gesang folgende Merkmale aufweist:

1. Der Gesang ist nach der Form und Zahl der Elemente spanisch (Abb. 10), jedoch fehlt individuell verschieden häufig die charakteristische dritte Phrase mit ihren kürzeren Pausen, oder sie steht nicht am Schluß, sondern mehr in der Mitte der Strophe (Abb. 10 h). Es sind oft mehr als drei Phrasen vorhanden, und häufig finden sich Anklänge an den weniger extrem spanischen Gesang (Abb. 10, 11 a, b), der auch bei Gibraltar vorkommt¹⁾ (Abb. 8) und dem normalen Zilpzalp nähersteht. Die Variabilität in der Folge der Elemente ist meist größer als bei den extremen Spaniern (Abb. 10). 8 der 13 Mischsänger gehören zu dieser Kategorie.
2. Mehr oder weniger extrem spanische Strophen wechseln mit nahezu rein normalen (die Aufeinanderfolge der Elemente ist jedoch etwas zu schnell), indem auf viele spanische bzw. solche der Gruppe 1 plötzlich viele normale Strophen folgen (Abb. 11), oder beide Gesangsformen werden in buntem Wechsel gereiht, z. B. 4 normale, 2 spanische, eine normale, 10 spanische Strophen. Andererseits können Strophen, die zum Teil rein normal oder rein spanisch sind, von Strophen beider Elementformen abgelöst werden. Insgesamt zählen 4 ♂♂ zu dieser Gruppe.
3. Ein ♂ singt fast normal, jedoch sind einzelne Elemente spanisch (Abb. 12). Der Vogel singt zu hastig für einen Normalen, d. h. die Pausen zwischen den Elementen sind zu kurz.

Die Struktur der Elemente variieren die Mischsänger mehr als die Normalen und als die Spanier. Neben normalen und spanischen Elementen finden sich auch völlig neue, in einem Fall sogar ein zweistimmiges. Es ist jedoch anzunehmen, daß sich diese Elemente an einem größeren Material auch bei den spanischen Zilpzalpen finden ließen.

¹⁾ Auf den Kanarischen Inseln singen mindestens einige Zilpzalpe ebenso (MARLER 1960, Fig. 4).

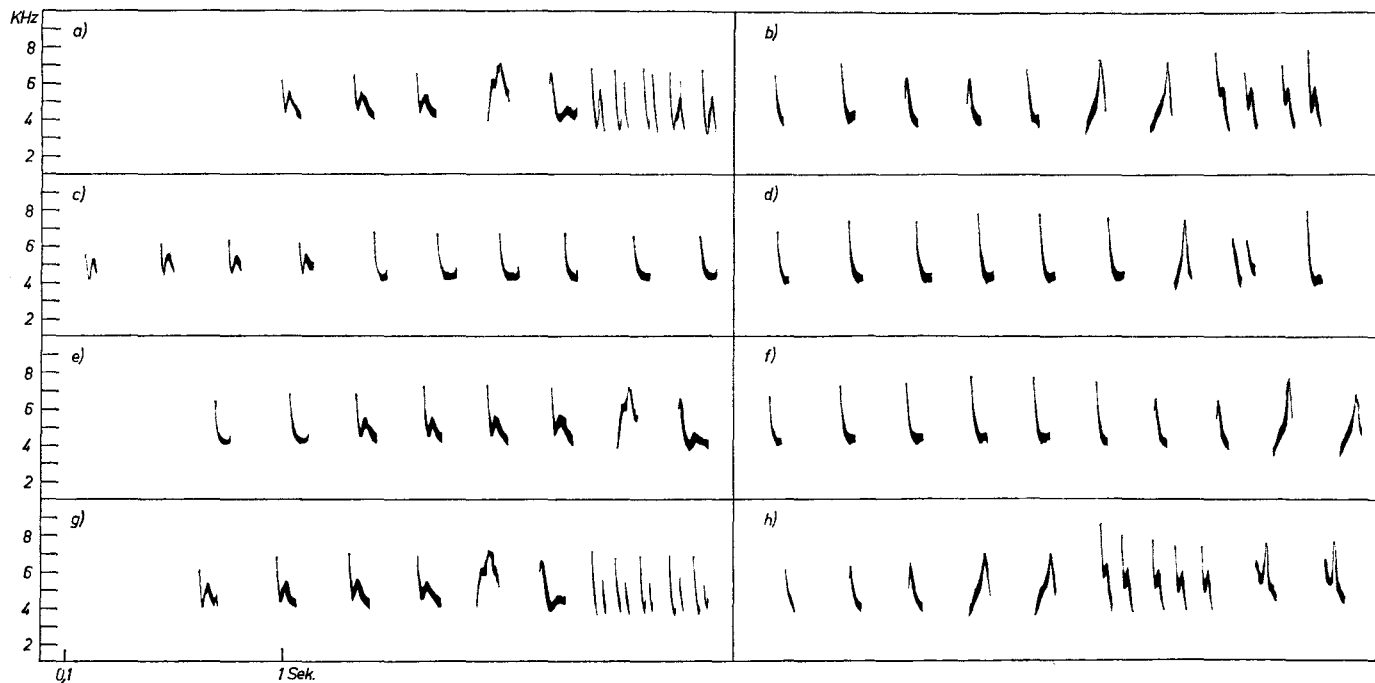


Abb. 10. Acht Strophen eines Mischsängers (Typ 1). Die Elemente sind spanisch, die Einteilung in Phrasen ist oft unvollkommen oder es sind zu viele Phrasen für einen spanischen Zilpzalp vorhanden; die dritte Phrase fehlt oft (z. B. c) oder steht nicht am Schluß (h). Die Variabilität ist sehr groß.

Wie weit Mischsänger-Anteile (wohl nur der ersten Gruppe) bei den spanischen Zilpzalpen allgemein verbreitet sind, ist noch ungewiß. Im Gebiet der normalen Zilpzalpe gibt es nach unseren bisherigen Ermittlungen keine Mischsänger.

Die in Abb. 13 b vorgenommene Klassifizierung in normale und spanische Zilpzalpe sowie Mischsänger wurde nur nach dem Gehör vorgenommen, was zwangsläufig nicht so genau sein kann wie die Einteilung nach der klangspektrographischen Analyse. Indessen dürften extrem spanische und normale Zilpzalpe immer so eingestuft worden sein, daß die klangspektrographische Analyse die gleiche Gruppierung ergeben hätte. Alle 8 überprüften Zilpzalpe bestätigen dies. Ebenso wird die Einteilung der Mischsänger in die Kategorien 2 und 3 immer richtig sein, wie die von sieben Individuen analysierten Gesänge zeigen, während die Mischsänger der Gruppe 1 nach dem Anhören meistens zu den spanischen Zilpzalpen gezählt wurden (sieben überprüfte ♂♂). Obwohl sicher mancher der verhörten normalen und spanischen Zilpzalpe zu den Mischsängern gezählt werden müßte, was erst nach dem Anhören vieler Strophen eines Individuums über viele Tage oder gar Wochen sicher zu entscheiden wäre, dürfte die Abbildung doch das tatsächliche Bild im großen und ganzen richtig wiedergeben. Hierfür spricht auch, daß in grö-

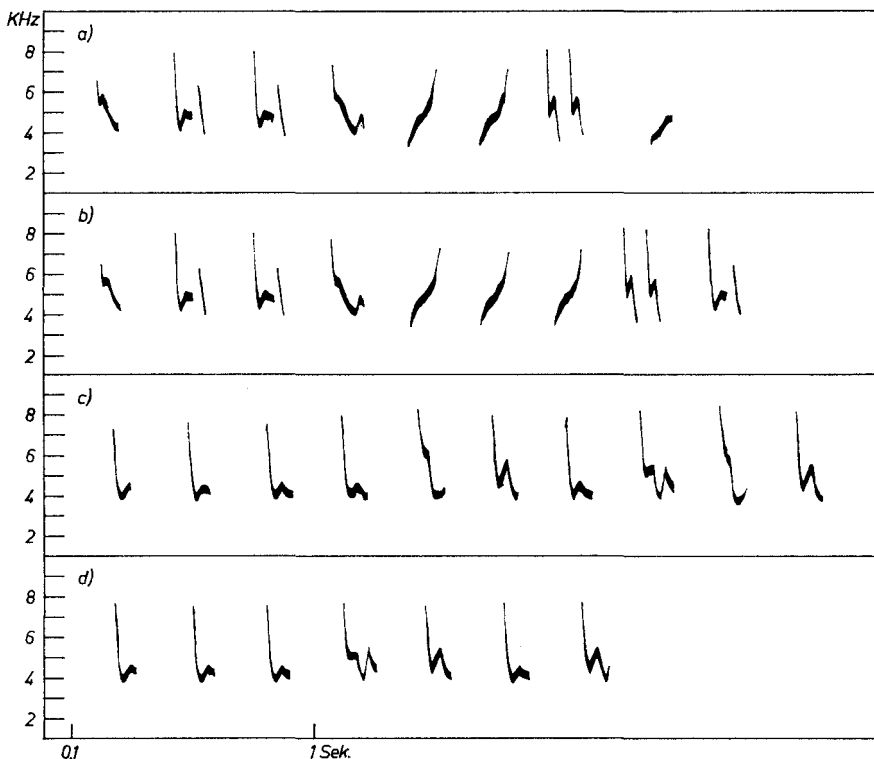


Abb. 11. Vier aufeinanderfolgende Strophen eines Mischsängers (Typ 2). a und b sind spanisch bzw. vom Typ 1, c und d bis auf die schnelle Folge der Elemente normal.

Beren Räumen, die keinesfalls lückenlos mit Zilpzalpen besetzt waren, die eine Gesangsform und in anderen Gebieten die andere vorherrschte oder allein vorkam.

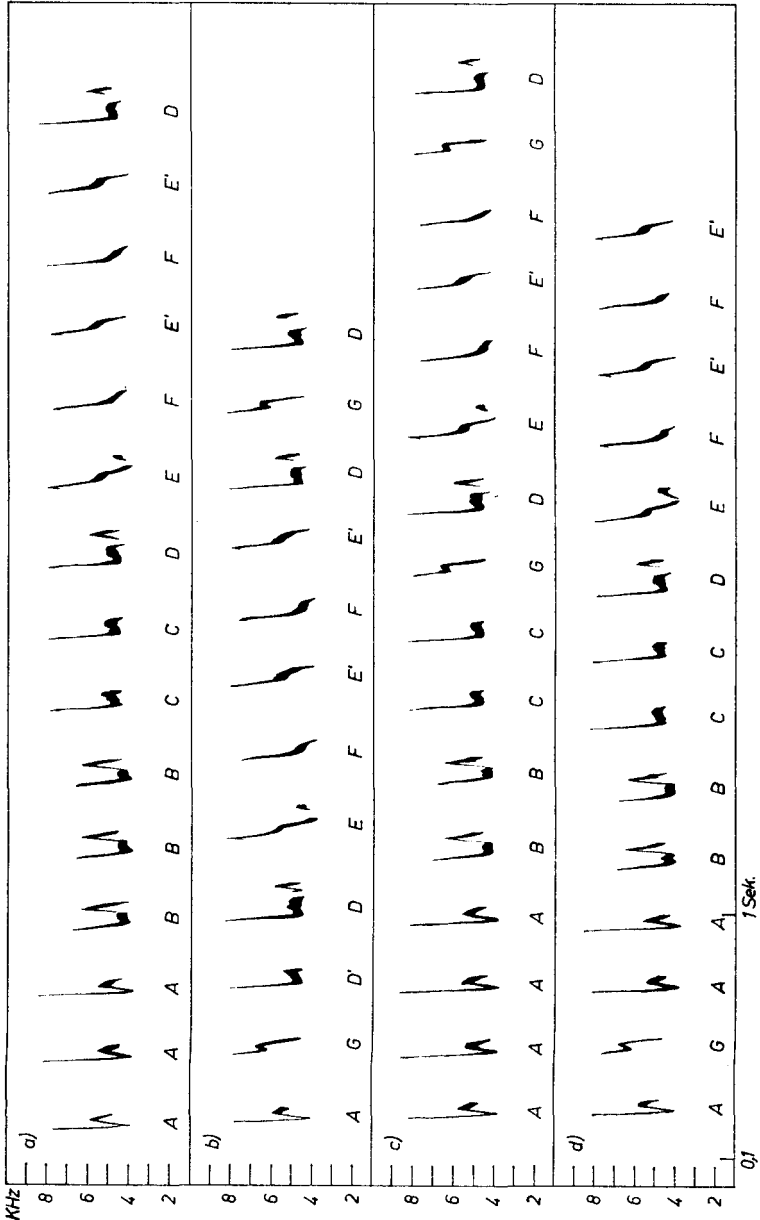


Abb. 12. Vier Strophen eines Mischsängers (Typ 3). Die Zahl der Elemente in der Strophe und die Folge der Elemente sind normal. Einzelne Elemente sind jedoch spanisch (A und wahrscheinlich B), und die Pausen zwischen den Elementen sind für einen normalen Zilpzalp zu kurz.

5. Die Verbreitung der beiden Gesangsformen des Zilpzalps

Die normal singenden Zilpzalpe sind über weite Teile Europas verbreitet (Abb. 13 a). Ob die Zilpzalpe z. B. in England, Skandinavien, Rußland (vgl. JOHANSEN 1961) und in Italien abweichend von unseren singen, sei dahingestellt, weil die Beschreibung nach dem Gehör subjektiv ist. Die Einheitlichkeit des normalen Gesanges in einem so großen Areal, in dem ich Gesänge aufgenommen habe, ist recht auffallend (Abb. 13 a). Demgegenüber sind morphologische Merkmale nur selten über größere Gebiete konstant (MAYR 1947).

Die spanische Gesangsform ist im wesentlichen auf Nordwestspanien, Nordportugal und Teile Mittelspaniens beschränkt. In Südspanien gibt es zwei, in Nordwestafrika (SNOW 1952) ein oder zwei isolierte Vorkommen. (Abb. 13 a).

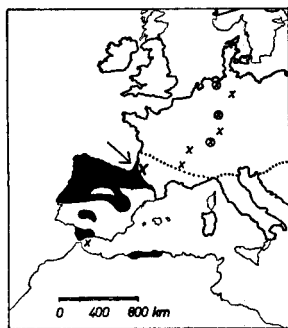


Abb. 13 a. Verbreitungsgebiet der beiden Gesangsformen des Zilpzalps. Dick schwarz umrandet: Normale Gesangsform; schwarz ausgefüllt: Spanische Gesangsform. x = Aufnahmeort vom Zilpzalp, o = Aufnahmeort vom Fitis; = Südgrenze der Fitis-Verbreitung. Verbreitung nach PETERSON, MOUNTFORT u. HOLLOM (1961) und VOOS (1962). Der Pfeil weist auf das in 13 b dargestellte Gebiet.

In weiten Gebieten Spaniens fehlt der Zilpzalp. Im Norden reichen die Spanier bis nach Südwestfrankreich hinein. INGRAM (1926) fand sie neben normalen bis in den Bezirk von Arcachon hin verbreitet (Abb. 13 b); es ist unklar, ob INGRAMS Zilpzalpe nach unserer Einteilung „echte“ Spanier oder Mischsänger waren. An der Küste gibt es ein breites Mischgebiet nördlich der Pyrenäen. Bei dem französischen Ort Pau ist die Übergangszone ganz schmal (Abb. 13 b). Der genaue Grenzverlauf ist sonst noch nicht sicher. In Südostfrankreich und Nordostspanien scheint der Zilpzalp sehr selten zu sein, was zum Teil sicher biotopbedingt ist. Nach meinen bisherigen Erfahrungen ist keine der beiden Gesangsformen an eine bestimmte Höhenlage gebunden. Auf den abweichenden Gesang der Zilpzalpe der Kanarischen Inseln wurde wiederholt hingewiesen (REID 1887, TRISTRAM 1889, LACK u. SOUTHERN 1949, KNECHT 1960); die vier von MARLER (1960) abgebildeten Strophen kanarischer Zilpzalpe stimmen mit den Strophen unserer Mischsänger, die den spanischen Zilpzalpen am ähnlichsten sind, überein.

6. Die Variation des Fitis-Gesanges

(Material: 108 klangspektrographierte Strophen von 15 ♂♂; Aufnahmeorte: Abb. 13 a).

a) Die Variation eines Individuums

Das Material reicht nicht aus, um den Umfang der Variation eines Individuums auch nur annähernd zu erfassen. Nur bei einem ♂ stimmen zwei Strophen miteinander überein. Ein Individuum hat in 4 Strophen 40 verschiedene Elemente.

Die Anfangselemente wechseln nicht so häufig wie die am Ende (Abb. 14, 15). Stehen sie bevorzugt am Anfang der Strophen, wird man sie fast nie am Ende finden und umgekehrt. Nur in zwei Fällen bringt ein ♂ das gleiche Element am

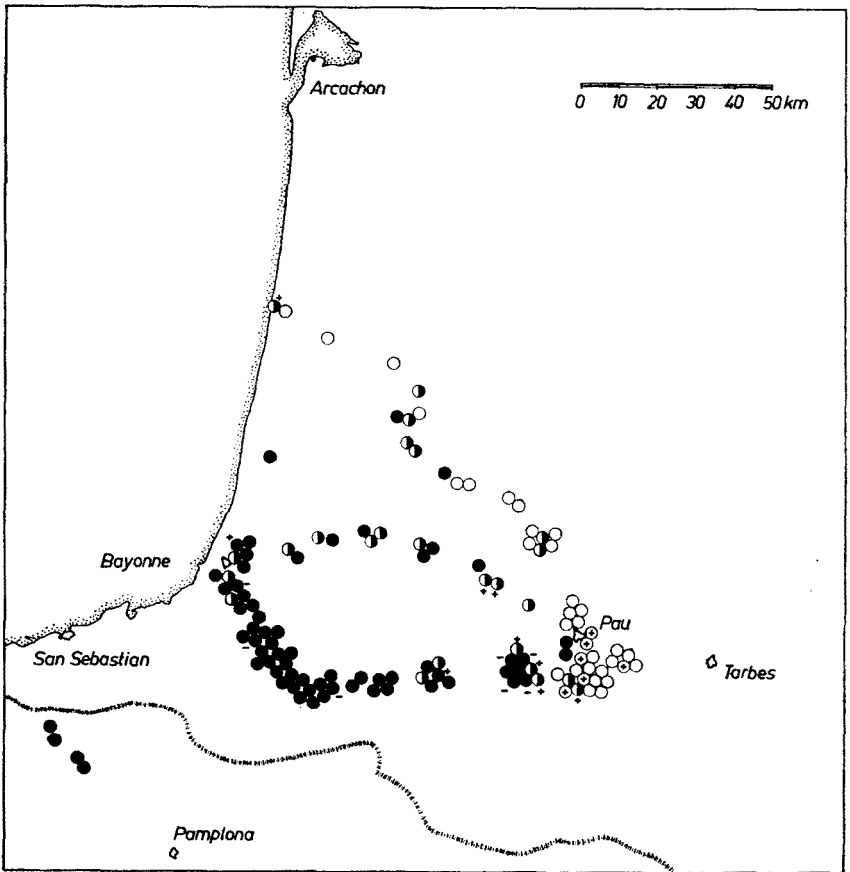


Abb. 13 b. Ausschnitt aus dem durch einen Pfeil in 13 a markierten Mischgebiet beider Zilpzalp-Formen. ○ = normaler Zilpzalp, ● = spanischer Zilpzalp, ◐ = Mischsänger (vgl. Text), wie sie vom 16. 5. bis 26. 5. 62 von TH. verhört wurden. Stimmt die Diagnose mit der nach der klangspektographischen Analyse überein, steht ein +, wenn nicht, steht ein - (vgl. Text). Dicht nebeneinander verhörte oder aufgenommene Zilpzalpe sind in der Karte zwangsläufig weiter auseinander eingezeichnet. Im Bezirk Arcachon stellte INGRAM (1962) neben normalen spanische Zilpzalpe (oder Mischsänger?) fest. ||||| = ungefähre Verbindungslinie der höchsten Berge der Pyrenäen.

Anfang und am Schluß, allerdings in verschiedenen Strophen. Mitunter singt ein Fitis eine Doppelstrophe, indem er dort, wo die Strophe eigentlich zu Ende sein sollte, noch einmal höher beginnt. Diese Anhängsel sind höher als der erste Teil der Strophe. Die Zahl der Elemente in der Strophe variiert stark.

b) Individuelle Variation

In den 108 klangspektrographischen Strophen sind etwa 80 qualitativ verschiedene Elemente. Die einzelnen Elemente umfassen durchschnittlich einen Tonhöhenbereich von 2,3 KHz. Sie liegen am häufigsten zwischen 2,5 und 5,5 KHz, während die tiefsten und höchsten Anteile (ohne Ober- und Untertöne) bis 1,5 bzw. 8,7 KHz reichen. Elemente mit besonders weitem Frequenzbereich liegen bevorzugt in der Mitte der Strophe. Elemente, die in der Struktur ähnlich sind, unterscheiden sich manchmal in der Tonhöhe sehr.

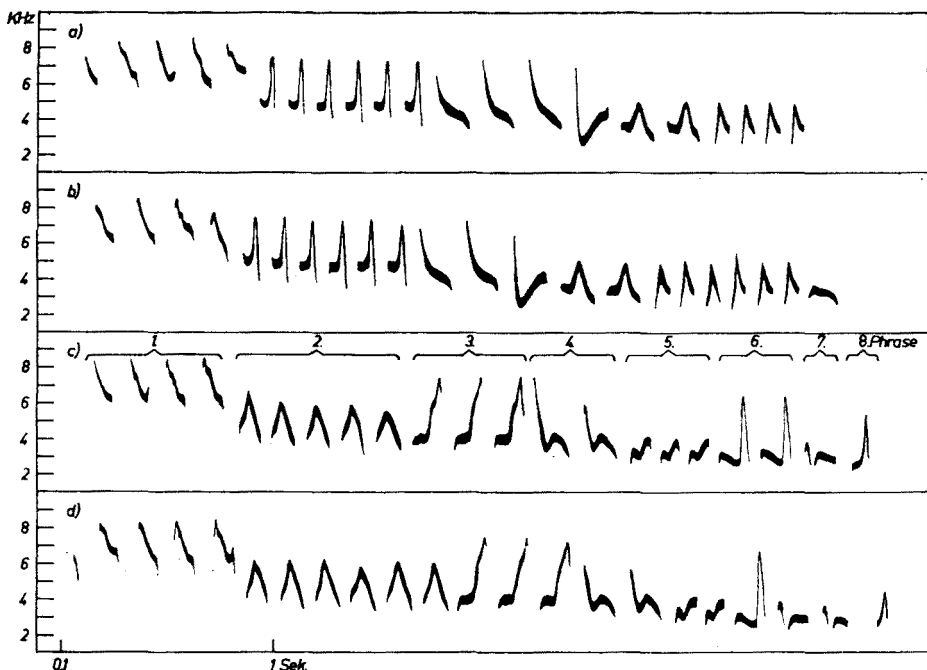


Abb. 14. Vier Strophen eines Fitis. Die Strophen a und b sind einander sehr ähnlich, ebenso c und d. Der Gesang fällt vom Anfang zum Schluß in der Tonhöhe ab. Die Einteilung in Phrasen ist ausgeprägt. Die Pausen zwischen den Elementen sind kurz. Mehrere in der Tonhöhe überwiegend abfallende Elemente (c: Phrase 1, 2, 4, 6, 7) wechseln mit überwiegend ansteigenden Elementen (Phrase 3, 5, 8).

Das Fitis-♂ reiht gleiche Elemente gern; eine solche Reihe, die aus 2–6 Elementen besteht, nennen wir Phrase. Innerhalb einer Phrase ist die Tonhöhe konstant, sie fällt jedoch in der Strophe fortlaufend ab, und zwar am Anfang der Strophe stärker als am Ende. Beginnt der Gesang mit einem einzelnen Element, so ist dieses oft nicht das höchste (Abb. 15). Erst die folgenden erreichen die höchste Tonhöhe. Die Elemente am Anfang der Strophe sind oft einfacher als die folgenden (Abb. 14, 15).

Die Strophe beginnt immer leise und erreicht ihre höchste Lautstärke in der Mitte, während sie zum Schluß hin oft wieder leiser wird.

Recht häufig stehen Elemente von Spitzdach-Form (\wedge) am Anfang und v-förmige am Schluß. Innerhalb einer Strophe wechseln Elemente mit abfallender Tonhöhe regelmäßig mit Elementen von aufsteigender Tonhöhe. Solche Reihen können mehrere Phrasen einschließen (Abb. 14, 15).

7. Vergleich von Fitis- und Zilpzalp-Gesang

Fitis- und normaler Zilpzalp-Gesang haben wenig Gemeinsames. Am besten stimmen sie in der großen Streuung in der Zahl der Elemente/Strophe überein (Tab. 4, Spalte 3). Nur drei (Abb. 16 a–c) der etwa 12 normalen Zilpzalp-Elemente sind dreien der rund 80 Fitis-Elemente (Abb. 16 v–x) in der äußeren Form ähnlich. Zur Homologisierung reichen m. E. diese geringen Übereinstimmungen entgegen FABERS (1955) Ansicht, dem ein Klangspektrograph nicht zur Verfügung stand, nicht aus. Die verschiedene durchschnittliche Zahl der Elemente von Fitis und normalem Zilpzalp ist hoch gesichert (Tab. 4, Spalte 4), ihre Streuung ist dagegen gleich. Sehr unterschiedlich sind der Tonhöhenbereich der qualitativ verschiedenen Elemente (Tab. 4, Spalte 1), der maximale Tonhöhenbereich des Gesanges (Tab. 4, Spalte 2), die durchschnittliche Strophenlänge (Tab. 4, Spalte 5), die durchschnittliche Pausenlänge in den Strophen (Tab. 4, Spalte 6) sowie das Verhältnis der Elementlängen zu den Pausen (Tab. 4, Spalte 7). Der Fitis teilt seine Strophen viel ausgeprägter in Phrasen ein als der nor-

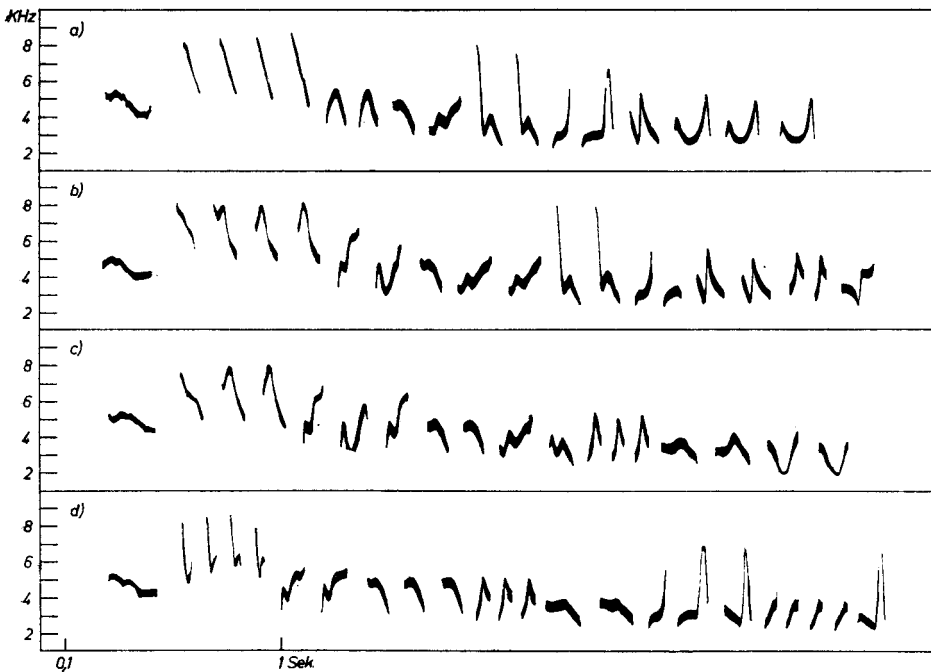


Abb. 15. Vier Strophen eines Fitis. Das erste Element ist nicht das höchste. Die Mannigfaltigkeit der Elemente und die Variation ihrer Folge ist typisch.

male Zilpzalp. Außerdem hält der normale Zilpzalp die Tonhöhe innerhalb der Strophen von kleinen Schwankungen abgesehen konstant, während die Fitisstrophe in der Tonhöhe vom Anfang zum Schluß hin abfällt.

Tab. 4. Vergleich der Meßdaten.

		Zilpzalp			Fitis
		normaler Zilpzalp	Mischsänger	spanischer Zilpzalp	
Durchschnittlicher Tonhöhenbereich der qualitativ verschiedenen Elemente (in KHz) ¹⁾	$M \pm \sigma_M^2$	4,4±0,06	3,5±0,08	3,2±0,16	2,3±0,04
	P-Werte ³⁾	$\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$			
Maximaler Tonhöhenbereich des Gesanges (in KHz)		3-9,2	3-9	2,7-8,2	1,5-8,7
Zahl der Elemente/Strophe; in Klammer: größte Variation eines Individuums		3-47 (5-47)	3-26 (10-26)	6-13 (6-12)	6-31 (7-27)
Durchschnittliche Zahl der Elemente	$M \pm \sigma_M^2$	13±1,01	9±0,50	9±0,44	18±0,91
	P-Werte ³⁾	$\leftarrow < 0,025 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,05 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$			
Durchschnittliche Strophenlänge (in 1/10 Sek.)	$M \pm \sigma_M^2$	77,9±4,94	45,2±1,40	39,0±1,79	54,5±2,86
	P-Werte ³⁾	$\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,025 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow 0,005 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,005 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$			
Durchschnittliche Pausenlänge innerhalb der Strophen (in 1/10 Sek.)	$M \pm \sigma_M^2$	4,0±0,03	3,6±0,17	3,1±0,20	1,3±0,07
	P-Werte ³⁾	$\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow 0,025 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$			
Durchschnitt des Verhältnisses der Elementlängen/Pausen in den Strophen (in 1/10 Sek.)	$M \pm \sigma_M^2$	0,9±0,03	0,7±0,03	0,7±0,04	2,1±0,18
	P-Werte ³⁾	$\leftarrow < 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow < 0,01 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$ $\leftarrow > 0,001 \rightarrow \leftarrow < 0,001 \rightarrow$			

1) Die Werte wurden ermittelt, indem alle qualitativ verschiedenen Elemente jedes einzelnen ♂ mit denen aller anderen ♂ addiert wurden, also auch qualitativ gleiche Elemente verschiedener ♂.

2) M = Mittelwert, σ_M = mittlerer Fehler des Mittelwertes.

3) P-Werte, die größer als 0,05 sind, wurden weggelassen.

Nur drei von den etwa 80 verschiedenen Fitis-Elementen sind normalen Zilpzalp-Elementen in der qualitativen Ausbildung ähnlich, während 9 von den rund 11 verschiedenen spanischen Zilpzalp-Elementen Fitis-Elementen gleichen oder ähnlich sind (Abb. 16). Zwischen den Elementen des normalen und des spanischen Zilpzalps stimmen die drei Elemente überein, die auch Fitis-Elementen ähneln. Zwei dieser drei Elemente hat von den normalen Zilpzalpen nur je einer im Mischgebiet in Südwestfrankreich. Der spanische Zilpzalp steht hierin dem Fitis näher als den normalen Sängern seiner eigenen Art. Das gleiche gilt für die Einteilung in Phrasen, für den Wechsel zwischen der in der Tonhöhe auf- und absteigenden Elementen und für die durchschnittliche Strophenlänge (Tab. 4, Spalte 5).

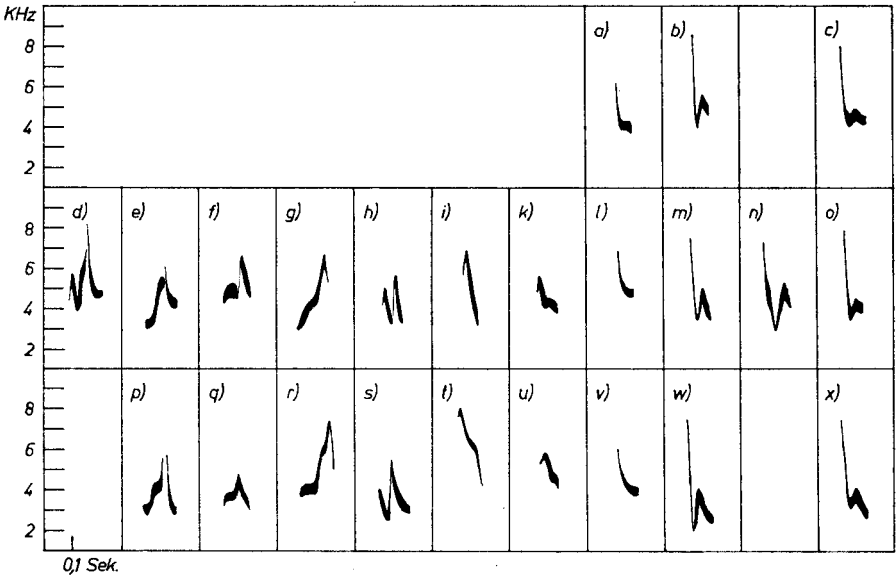


Abb. 16. Elemente des normalen Zilpzalps (a-c) und des Fitis (p-x), die einander sowie den Elementen des spanischen Zilpzalps gleich oder ähnlich sind. Vom spanischen Zilpzalp sind alle qualitativ verschiedenen Elemente abgebildet. Aus der großen Variationsbreite wurden die jeweils ähnlichsten Elemente gegenübergestellt. Die sehr gute Übereinstimmung der Elemente b bzw. c des normalen Zilpzalps mit Elementen des spanischen Zilpzalps (m, o) und des Fitis (w, x) hat nur je ein normaler Zilpzalp aus dem Mischgebiet in Südwestfrankreich.

Im Tonhöhenbereich der Elemente (Tab. 4, Spalte 1) steht der spanische Zilpzalp zwischen Fitis und normalem Zilpzalp, ohne daß angegeben werden kann, wem er mehr zuneigt.

Die zum Vorspielen bestimmten drei Strophen (Abb. 17) überspielte ich vom mehr als dem Fitis (Tab. 4, Spalte 4), das gleiche gilt für die Pausenlänge innerhalb der Strophe (Tab. 4, Spalte 6); gesichert ist dies ebenfalls für das Verhältnis der Elementlängen zu den Pausen (Tab. 4, Spalte 7) und für die Schwankungen des Tonhöhenbereichs: beide Zilpzalp-Formen halten die Elemente innerhalb der

Strophen annähernd auf gleicher Tonhöhe, während die des Fitis abfallen. In der Zahl der qualitativ verschiedenen Elemente sind normale (etwa 12 Elemente) und spanische Zilpzalpe (etwa 11 Elemente) sehr viel enger verbunden als mit dem Fitis, der rund 80 Elemente hat.

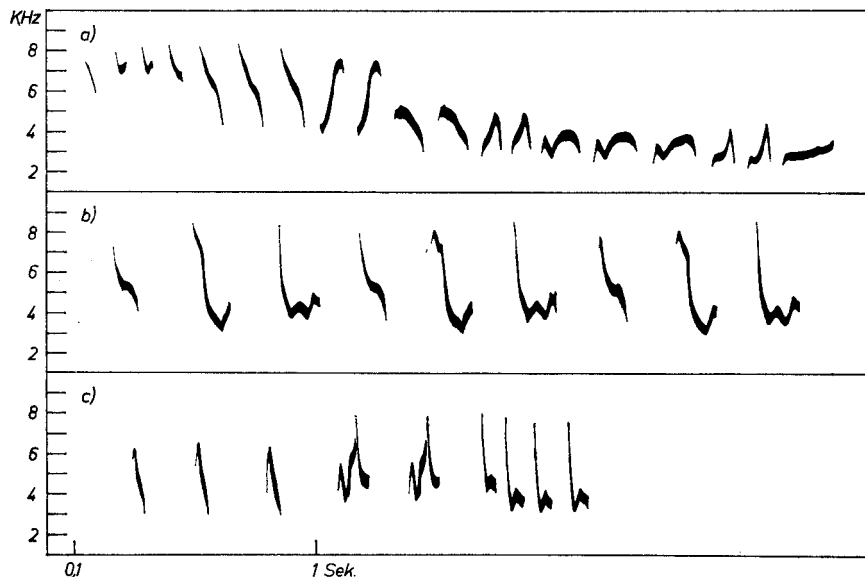


Abb. 17. Als Klangattrappen verwandte Strophen von Fitis (a), normalem Zilpzalp (b) und spanischem Zilpzalp (c). Die Ergebnisse der Versuche sind in Tab. 5 zusammengefaßt.

In der Eigenart des Rhythmus, in dem Frequenzbereich des Gesanges sowie in der geringen individuellen Variation in der Strophenlänge und der Zahl der Elemente ist der spanische Zilpzalp sowohl vom Fitis wie vom normalen Zilpzalp isoliert.

Zusammenfassend läßt sich also feststellen, daß der spanische Zilpzalp dem Fitis in vier Merkmalen (darunter drei qualitativen) näher steht als dem normalen Zilpzalp. Ein Merkmal weist den Spanier zwischen Normalen und Fitis und drei (vielleicht fünf) rücken den spanischen Zilpzalp näher an den normalen. In vier Merkmalen hat der spanische Zilpzalp weder zum normalen Zilpzalp noch zum Fitis Beziehungen.

8. Versuche mit Klangattrappen

Die zum Vorspielen bestimmten drei Strophen (Abb. 17) überspielte ich vom Aufnahmegerät MMK 4 je 20mal auf ein KL 35-Tonbandgerät. Den Abstand von Strophe zu Strophe hielt ich nicht konstant, um einer denkbaren Ermüdung der Versuchsvögel vorzubeugen. Jede 20-Strophen-Serie wurde ein- bis dreimal von dem KL 35-Gerät über ein 25 m langes Kabel und einen Lautsprecher vorgespielt.

Spalte	Reaktion	Zahl der Individuen		-			+			+		
				vorher gereizt	spontan	zusammen	vorher gereizt	spontan	zusammen	vorher gereizt	spontan	zusammen
1	Fitis auf Fitis-Gesang	19	22	—	—	—	—	—	—	2	20	22
2	Fitis auf n. Zilpzalp-Gesang	18	19	4	3	7	7	2	9	3	—	3
3	Fitis auf sp. Zilpzalp-Gesang	20	24	1	5	6	8	2	10	7	1	8
4	n. Zilpzalp auf n. Zilpzalp-Gesang	26	37	—	1	1	—	—	—	8	28	36
5	n. Zilpzalp auf Fitis-Gesang	24	27	14	7	21	4	1	5	1	—	1
6	n. Zilpzalp auf sp. Zilpzalp-Gesang	27	35	7	7	14	6	4	10	9	2	11

Tab. 5. Reaktion freilebender Laubsänger in der Umgebung Freiburgs (Süddeutschland) auf die abgebildeten Klangattrappen (Abb. 17). Abkürzungen: normal = n., spanisch = sp., + = ein ♂ näherte sich bis auf wenige Meter dem singenden Lautsprecher. Dabei zuckten die Vögel meistens sehr heftig mit den Flügeln, begannen oft leise in den Tonbandpausen zu singen und wurden dann immer lauter. Ein Zilpzalp-♂ hackte sogar auf den mit einem Lappen verkleideten Lautsprecher ein. ± = ein ♂ näherte sich dem Lautsprecher und (oder) sang in der Nähe, jedoch ist für mich nicht sicher, ob diese Verhaltensweisen durch den Tonbandgesang ausgelöst wurden. — = ein ♂ reagierte nicht auf den „fremden“ Gesang, während es zuvor oder danach auf seinen „Art“gesang⁶⁾ positiv geantwortet hat; vorher gereizt = am selben Tage wurde demselben Vogel schon einmal Gesang vorgespielt, auf den es positiv reagiert hat; spontan = Reaktion auf die erste an diesem Tage vorgespielte Strophe. Nicht gewertet wurden alle Versuche, bei denen die ♂♂ schon durch die ersten Vorspielreihen ihres „Art“gesanges¹⁾ nicht angelockt wurden.

Die Versuche zeigen, daß die normalen Zilpzalp- und Fitis-♂♂ auf ihre Gesangsform am besten reagieren (Tab. 5, Spalte 1, 4). Entsprechende Resultate erhielten DILGER (1956) an nahverwandten Drosselarten (*Catharus*, *Hylocichla*), THÖNEN (1962) an Mönchsmeisen (*Parus montanus*), THIELCKE (1962) an Baumläufern (*Certhia*) sowie STEIN (1963) und LANYON (1963) an Tyrannidae. Die Wirkung des Gesanges auf die Zwillingsart ist dagegen gering (Tab. 5, Spalte 2, 5). Nur 3 von 18 Fitissen und nur einer von 24 Zilpzalpen reagierten positiv; alle 4 waren zudem schon vorher mit ihrem eigenen Gesang gereizt worden, was den Wert der beobachteten positiven Reaktion zweifellos schmälert.

Die spanische Zilpzalp-Strophe scheint dagegen für beide, den normalen Zilpzalp und den Fitis, attraktiver zu sein (Tab. 5, Spalte 3, 6) als die der Zwillingsart; selbst Spontanreaktionen kommen hier vor. Das würde zu den „morphologischen“ Befunden am Gesang der drei Formen passen.

Allerdings könnte diese Bevorzugung methodisch bedingt sein, weil vom spanischen Zilpzalp meistens drei Serien von je 20 Strophen vorgespielt wurden, vom normalen Zilpzalp und Fitis häufiger auch nur eine oder zwei Serien. Da an vielen Versuchsplätzen

¹⁾ Artgesang ist nicht ganz korrekt, weil unsere (normalen) Zilpzalpe auf den spanischen Zilpzalp-Gesang viel schwächer reagieren als auf ihre Gesangsform. Deshalb steht Art in Anführungszeichen.

sowohl ein Fitis- wie ein Zilpzalp-♂ angelockt wurden und beide auf ihren Artgesang am schnellsten reagierten, mußte ich nach der Annäherung eines ♂ mit dem Vorspielen aufhören, um zu verhindern, daß ein artfremdes ♂ nunmehr von dem lebenden Vogel und nicht von dem Lautsprecher-Gesang angezogen wurde.

Die Deutung, Zilpzalp und Fitis reagierten auf den spanischen Zilpzalp-Gesang aus Neugierde besser, weil ihnen dieser Gesang völlig unbekannt ist, scheidet ziemlich sicher aus. Bisher habe ich mit Gesängen, die bei uns nicht vorkommen, bei „art“fremden Individuen niemals eine anlockende Wirkung erzielt, es sei denn, der vorgespielte Gesang weist eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Gesang der angelockten Art auf. So reagieren manche Sumpfmeynen (*Parus palustris*) auf den spanischen Zilpzalp-Gesang positiv; entsprechend verhalten sich einige Zaunkönige (*Troglodytes troglodytes*) und Blaumeisen (*Parus caeruleus*) gegenüber Waldbaumläufer (*Certhia familiaris*)-Gesang.

9. Die Verbreitung von Zilpzalp und Fitis

Das Verbreitungsgebiet sowohl vom Zilpzalp wie vom Fitis umfaßt weite Teile der Palaearktis (Voous 1962). In den meisten Gebieten decken sich die Areale beider Arten. Nur in verhältnismäßig kleinen Teilen kommt nur eine Art vor, so z. B. in Südfrankreich und Spanien, wo der Fitis als Brutvogel fehlt (Abb. 13 a). Aus der gegenwärtigen Verbreitung beider Arten lassen sich keine Anhaltspunkte finden, daß Fitis und normaler Zilpzalp früher einmal, etwa durch die Eiszeit, getrennt waren, wie dies für Garten- und Waldbaumläufer (*Certhia brachydactyla*, *C. familiaris*) wahrscheinlich gemacht werden kann (STRESEMANN 1919 a). Zahlreiche weitere Artenpaare in Europa sind, nach ihrer jetzigen Verbreitung zu urteilen, möglicherweise ähnlich wie die Baumläufer entstanden:

Waldkauz (*Strix aluco*) — Habichtskauz (*S. uralensis*) (SALOMONSEN 1931)

Grünspecht (*Picus viridis*) — Grauspecht (*P. canus*) (SALOMONSEN 1931)

Star (*Sturnus vulgaris*) — Einfarbstar (*S. unicolor*)

Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) — Sprosser (*L. luscinia*) (SALOMONSEN 1931)

Sommergoldhähnchen (*Regulus ignicapillus*) — Wintergoldhähnchen (*R. regulus*)

(SALOMONSEN 1931)

Orpheusspötter (*Hippolais polyglotta*) — Gelbspötter (*H. icterina*) (SALOMONSEN 1931)

Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) — Trauerschnäpper (*F. hypoleuca*)

Zaunammer (*Emberiza cirlus*) — Goldammer (*E. citrinella*)

In gleicher Weise haben sich vielleicht manche Rassen folgender Arten entwickelt:

Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) (JOHANSEN 1957)

Buntspecht (*Dendrocopos major*) (VOOUS 1960)

Kleinspecht (*Dendrocopos minor*) (VOOUS 1960)

Schwarzspecht (*Dryocopus martius*) (VOOUS 1960)

Aaskrähne (*Corvus corone*) (MEISE 1928)

Dohle (*Corvus monedula*) (VOOUS u. VAN MARLE 1953)

Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) (VOOUS 1960)

Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*) (STRESEMANN 1919 b)

Kleiber (*Sitta europaea*) (STRESEMANN 1919 d, VOOUS u. VAN MARLE 1953)

Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) (STRESEMANN 1926)

Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*) (STRESEMANN 1919 c, VOOUS 1960)

Birkenzeisig (*Carduelis flammea*) (SALOMONSEN 1931)

Auf Grund der Gesangsunterschiede von Alpen- und Weidenmeise, die mit morphologischen Merkmalen übereinstimmen, kam THÖNEN (1962) zu entsprechenden Ergebnissen.

10. Erklärungsversuch der Befunde

Ein Vergleich unserer Befunde mit dem bisher Bekannten zeigt, daß die Angaben von LYNES (1914), der spanische Zilpzalp sänge wie oder sehr ähnlich wie ein Fitis, nicht zutreffen. Da wir ganz in der Nähe oder gar am gleichen Beobachtungsort wie LYNES Aufnahmen gemacht haben, können wir das mit ziemlicher Sicherheit sagen, denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß die Zilpzalp-Population bei Gibraltar ihren Gesang innerhalb von 48 Jahren von einem etwas unvollkommenen Fitis-Gesang in den heutigen umgewandelt hat. Die an LYNES' Behauptung anknüpfenden verbreitungsgeschichtlichen Betrachtungen gingen davon aus, daß der Fitis nach der Eiszeit von Osten, der Zilpzalp von Südwesten Mitteleuropa wiederbesiedelt hätten, und daß die beiden Arten in der Kontaktzone — die heute den weitaus größten Teil des Areals beider Arten einnimmt — ganz verschiedene Gesänge ausgebildet hätten, während in Spanien, wo der Fitis fehlt, der Übergang erhalten blieb. War die Annahme, daß die eine Art ihren Gesang dabei grundlegend verändern sollte (Zilpzalp), während der der anderen unverändert blieb (Fitis), schon sehr unwahrscheinlich, so sprechen unsere Befunde klar dagegen. Die Südgrenze des Fitis und das Übergangsgebiet vom spanischen zum normalen Gesang des Zilpzalps decken sich nicht (Abb. 13 a). Die Verbreitungsgeschichte der beiden Arten muß wesentlich komplizierter sein.

Einem großen Areal des normalen Zilpzalps ohne oder höchstens mit geringer geographischer Variation des Gesanges steht ein ebensolches kleineres Areal spanischer Zilpzalpe gegenüber. Der Gesang des normalen und des spanischen Zilpzalps ist sehr verschieden, so daß man sie allein nach dem Gesang genau wie die Alpen- und Weidenmeise (TRÖNEN 1962) für zwei verschiedene Arten halten könnte. Die morphologischen Unterschiede sind jedoch so gering, daß nicht einmal eine einhellige Meinung vorhanden ist, ob man die spanischen Zilpzalpe als Rasse anerkennen soll (HOMER 1871, TICEHURST 1938) oder nicht (HARTERT u. STEINBACHER 1934, VAURIE 1954). Nach morphologischen Befunden sind die normalen und die spanischen Zilpzalpe zweifellos eine Art.

Das Mischgebiet beider Gesangsformen ist zum Teil breit, was nahe legt, daß sich die beiden Formen kreuzen, zum Teil schmal, was eine Kreuzungsschranke vermuten läßt. Im Hinblick auf die große Verschiedenheit beider Gesangsformen ist das Mischgebiet auch an seinen breitesten Stellen zu schmal, um die Auseinanderentwicklung ohne völlige Isolation der beiden Formen zu verstehen. Mir scheint es deswegen angebracht zu sein, die beiden Gesangsformen unter folgender Hypothese zu untersuchen:

Normale und spanische Zilpzalpe waren während der letzten Eiszeit geographisch isoliert. Die normalen Zilpzalpe hatten ihr Refugium im Osten und die spanischen Zilpzalpe im Südwesten. Nach der Eiszeit stießen die normalen Zilpzalpe weit nach Westen vor, während die spanischen Zilpzalpe ihr Areal nur wenig nach Norden erweiterten. Sie trafen in Südwestfrankreich aufeinander, wo sie sich vielleicht nicht mehr überall unbeschränkt kreuzen. Sie hatten sich nicht

so weit auseinanderentwickelt, daß sie sich bei ihrem Wiedertreffen bereits wie gute Arten verhielten. Mit Abwandlungen wurde diese Hypothese zuerst von STRESEMANN (1919 a) für unsere Baumläufer aufgestellt, die sich nach ihrem postglazialen Treffen wie Arten verhielten. Danach versuchten verschiedene Autoren mit ähnlichen Gedankengängen die Verbreitungsgeschichte zahlreicher Arten und Rassen zu rekonstruieren (S. 395).

In jüngster Zeit trafen in Nordamerika die wahrscheinlich ebenfalls eiszeitlich getrennten Formen *Passerina cyanea* und *P. amoena* im Gefolge von Kultivierungsmaßnahmen des Menschen aufeinander. Bei ihnen ist noch nicht abzusehen, ob sie schon Arten oder noch Rassen sind (SIBLEY und SHORT 1959). Der Blutspecht (*Dendrocopos syriacus*) kreuzt sich bei seinem Vordringen in den Bereich des Buntspechtes vereinzelt mit diesem, aber nur in den dünner besiedelten Randgebieten, so daß wir hier sicher Arten vor uns haben (BAUER 1957).

Der Fitis läßt sich in das entworfenene verbreitungsgeschichtliche Bild wie folgt einfügen. Sein weit nach Osten reichendes Areal läßt es nicht ausgeschlossen erscheinen, daß er die letzte Eiszeit in einem östlich gelegenen Gebiet verbracht hat. Ob und wo dies war, ist ebenso offen wie die Frage, wie sich Zilpzalp und Fitis, die als Zwillingarten angesehen werden, auseinanderentwickelt haben. Der Fitis- und der normale Zilpzalp-Gesang sind außerordentlich verschieden, während beide mit den spanischen Zilpzalp-Gesang auffallende Ähnlichkeiten haben. In manchen Merkmalen steht dieser zwischen beiden, wofür auch die Ergebnisse der Klangattrappenversuche sprechen. Andere Besonderheiten des spanischen Zilpzalp-Gesanges haben weder etwas mit dem Gesang des normalen Zilpzalps noch mit dem des Fitis gemein.

Daraus läßt sich folgende Arbeitshypothese ableiten: Die normalen Zilpzalpe und die Fitisse waren lange Zeit voneinander isoliert und lebten dann im gleichen Areal, wobei sich ihre verschiedenen Gesänge, die ihre sexuelle Isolierung stark begünstigten, weiter auseinanderentwickelten. Dagegen fehlte dem spanischen Zilpzalp der „Druck der Zwillingart“, so daß sein Gesang mehr urtümliche Anteile beibehielt, ohne daß jedoch seine Entwicklung stehenblieb. Dabei ist zu bedenken, daß wir bei Zwillingarten zwar häufig stark verschiedene Gesänge feststellen können, es fehlt für Vögel aber noch immer der Beweis, daß diese Unterschiede unter dem Druck der sexuellen Isolation entstanden sind. Die Anzeichen, die dafür sprechen, sind bisher mager (vgl. THIELCKE 1964).

Es sei noch einmal betont, daß die hier dargelegte Verbreitungsgeschichte hypothetisch ist. Zu ihrer Überprüfung scheinen mir folgende Arbeiten notwendig zu sein, die von einem Einzelnen nicht bewältigt werden können:

1. Eine viel genauere Erfassung der morphologischen Merkmale. Dazu sind Untersuchungen an möglichst vielen Individuen von sehr vielen Orten unter Einbeziehung des Mischgebietes beider Gesangsformen des Zilpzalps nötig.
2. Eingehende Populationsuntersuchungen, die besonders auf eine genaue Kenntnis der Ansiedlung von Jungvögeln und Umsiedlung von Altvögeln abzielen, so wie sie BERNDT (1960) am Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) begonnen hat.

3. Einzeln isolierte Aufzuchten aller drei Formen, um die angeborenen Anteile des Gesanges zu ermitteln.
4. Ein Vergleich aller Lautäußerungen und anderer Verhaltensweisen der drei Formen.

Diese Vorschläge gelten genauso für andere Formen mit vermutlich ähnlicher Verbreitungsgeschichte (S. 395). Die Einbeziehung der Lautäußerungen ist dabei besonders wichtig, weil sie in ihrer qualitativen Ausbildung bei der gleichen Art vom Klima unabhängig sind und so ein klareres Bild geben können als morphologische Befunde.

11. Zusammenfassung

In einem Gebiet, das sich über mehr als 2000 km erstreckt (Abb. 13 a), wurden insgesamt 741 Strophen von 47 Zilpzalp-♂♂ und in einem Gebiet von 570 km Länge (Abb. 13 a) 108 Strophen von 15 Fitis-♂♂ auf Tonband aufgenommen und klangspektrographiert.

Die zwei Gesangsformen des Zilpzalps — hier normal und spanisch genannt — und der Gesang des Fitis werden beschrieben. Fitis und normaler Zilpzalp ähneln sich nur in der qualitativen Ausbildung mancher Elemente und ihrer verschieden großen Zahl in den Strophen (Tab. 4, Spalte 3), während der Tonhöhenbereich der qualitativ verschiedenen Elemente (Tab. 4, Spalte 1), der maximale Tonhöhenbereich des Gesanges (Tab. 4, Spalte 2), die durchschnittliche Strophenlänge (Tab. 4, Spalte 5), die durchschnittliche Pausenlänge in den Strophen (Tab. 4, Spalte 6) sowie das Verhältnis der Elementlängen zu den Pausen (Tab. 4, Spalte 7) verschieden sind. Der Fitis teilt seine Strophen viel ausgeprägter in Phrasen ein als der normale Zilpzalp. Außerdem hält der normale Zilpzalp die Tonhöhe innerhalb der Strophen, von kleinen Schwankungen abgesehen, konstant, während die Fitisstrophe in der Tonhöhe vom Anfang zum Schluß hin abfällt.

Der spanische Zilpzalp ist dem Fitis in vier Merkmalen ähnlicher als dem normalen Zilpzalp (qualitative Ausbildung der Elemente, Einteilung in Phrasen, Wechsel in der Tonhöhe auf- und absteigender Elemente, durchschnittliche Strophenlänge: Tab. 4, Spalte 5). In einem Merkmal steht der spanische Zilpzalp zwischen Fitis und normalem Zilpzalp (Tonhöhenbereich der Elemente: Tab. 4, Spalte 1). Fünf Merkmale des spanischen Zilpzalps stellen ihn in die Nähe des normalen Zilpzalps (Zahl der Elemente/Strophe: Tab. 4, Spalte 4; Pausen innerhalb der Strophen: Tab. 4, Spalte 6; Verhältnis der Elementlängen zu den Pausen: Tab. 4, Spalte 7; geringe Schwankungen der Tonhöhe innerhalb der Strophe; Zahl der qualitativ verschiedenen Elemente). In vier Merkmalen ist der spanische Zilpzalp sowohl vom Fitis wie vom normalen Zilpzalp isoliert (Eigenart des Rhythmus; Tonhöhenbereich des Gesanges; geringe Variation in der Strophenlänge; Zahl der Elemente in der Strophe: Tab. 4, Spalte 4).

Die Mischsänger zwischen spanischen und normalen Zilpzalpen im Überschneidungsgebiet beider Gesangsformen stehen zwar zwischen normalen und spanischen Zilpzalpen, letzteren jedoch meistens näher. Es werden drei Formen des Mischgesanges beschrieben. Einer von fünf Zilpzalpen bei Gibraltar sang ähnlich wie die Mischsänger, die übrigen vier sangen spanisch.

Die spanische Gesangsform des Zilpzalps ist auf Spanien, einen kleinen Teil von Südwestfrankreich und Nordwestafrika beschränkt (Abb. 13 a). Auf den Kanarischen Inseln singen die Zilpzalpe nach den von MARLER (1960) veröffentlichten Spektrogrammen wie Mischsänger. In Südwestfrankreich, wo beide Gesangsformen aufeinanderstoßen, ist das Mischgebiet z. T. ganz schmal, z. T. breit.

Die geographische Variation innerhalb des erfaßten Gebietes ist sowohl bei den normalen wie bei den spanischen Zilpzalpen bestenfalls gering (S. 377. 381).

Fitis-♂♂ und normalen Zilpzalp-♂♂ wurden in Südwestdeutschland Fitis-Strophen sowie normale und spanische Zilpzalp-Strophen vorgespielt (Abb. 18). Beide Arten reagieren besser auf ihren Gesang als auf den der Zwillingart, während der Gesang des

spanischen Zilpzalps schlechter als der eigene, aber vielleicht besser als der der Zwillingenart wirkt. (Tab. 5).

An Hand der Befunde wird versucht, die Verbreitungsgeschichte des Zilpzalps und des Fitis zu rekonstruieren. Es wird angenommen, daß die normalen Zilpzalpe während der letzten Eiszeit ihr Refugium im Osten, die spanischen im Südwesten hatten. Bei ihrem Wiederaufeinandertreffen hatten sie sich so weit auseinanderentwickelt, daß sie sich vielleicht nicht mehr überall unbeschränkt kreuzen, für eine artliche Trennung reichen die Unterschiede jedoch nicht. Dem spanischen Zilpzalp fehlte im Gegensatz zum normalen Zilpzalp und Fitis — die sich vielleicht in östlichen Refugien auseinanderentwickelt haben — der „Druck der Zwillingenart“, so daß sein Gesang mehr urtümliche Anteile beibehielt, ohne daß seine Entwicklung jedoch stehenblieb. Es werden Vorschläge gemacht, mit welchen Untersuchungen diese Hypothese zu prüfen ist.

12. Summary

In an area, spreading over more than 2000 km (fig. 13 a), a total of 741 stanzas from 47 Chiffchaff-♂ were recorded and then analyzed on the spectrograph. 108 stanzas from 15 Willow Warbler-♂, taken from an area spreading over 570 km (fig. 13 a), were likewise recorded and analyzed.

The two song forms of the Chiffchaff — called „normal“ and „Spanish“ — and the song of the Willow Warbler are described. The Willow Warbler and the normal Chiffchaff approach each other only in qualitative characteristics in a few notes and also in the deviation in a number of notes (for an individual) in the stanzas (table 4, no. 3). However, the range in pitch of the qualitatively different notes (table 4, no. 1), the maximum range in pitch of the song (table 4, no. 2), the average stanza length (table 4, no. 6), and the proportionate of the sum of the length of the notes over the length of the pauses in a stanza (table 4, no. 7) all differ greatly. The Willow Warbler divides its stanzas more distinctly than the normal Chiffchaff. Moreover, the pitch of the Chiffchaff remains constant in a stanza, disregarding smaller variations, while in stanzas of the Willow Warbler the pitch falls steadily.

The Spanish Chiffchaff is more similar to the Willow Warbler than to the normal Chiffchaff in four characteristics (qualitative characteristics of the notes, the dividing of the stanza into phrases, the change of some notes rising in pitch with some notes falling in pitch and the average stanza length [table 4, no. 5]). In one characteristic the Spanish Chiffchaff stands between the Willow Warbler and the normal Chiffchaff (range in pitch of the notes: table 4, no. 1). Five characteristics of the Spanish Chiffchaff are similar to those of the normal Chiffchaff (the number of notes within a stanza: table 4, no. 4; the pauses within a stanza: table 4, no. 6; the proportion of the sum of the length of the notes over the length of the pauses: table 4, no. 7; the small variation in pitch within a stanza and the number of qualitatively different notes). In four characteristics the Spanish Chiffchaff is completely different from both the Willow Warbler and the normal Chiffchaff (peculiarity of rhythm, range in pitch of the song, minor variations in the length of the stanza, and the average number of notes of an individual: table 4, no. 4).

Those birds in the overlap zone (see fig. 13 b), which sing a mixture of, or both, the songs of the normal and the Spanish Chiffchaff (here called „Mischsänger“) are usually more similar to the Spanish Chiffchaff than to the normal Chiffchaff. Three forms of these „Mischsänger“ birds are discussed. One of five Chiffchaffs near Gibraltar sang similarly to the „Mischsänger“ birds in the overlap zone, the remaining four were Spanish.

The Spanish song of the Chiffchaff is restricted to Spain, a small sector of Southwest France and Northwest Africa (fig. 13 a). The Chiffchaffs on the Canary Islands sing identically to the „Mischsänger“ birds (after MARLER [1960]). The overlap area (located

in southwest France) where the normal and Spanish forms come together varies in size and is sometimes very narrow, sometimes wide.

The geographical variation within the designated area is at best trivial in respect to the effect on both the normal and the Spanish Chiffchaff (S. 377, 381).

Stanzas of the Willow Warbler, normal Chiffchaff and Spanish Chiffchaff (fig. 18) were played in Southwest Germany before wild Willow Warblers males and normal Chiffchaffs males. Both forms reacted better to their own form of song than to that of their sibling species. However, while the reaction to the song of the Spanish Chiffchaff was poorer than to that of their own song, it was still better than to the song of the sibling species (table 5).

On the grounds of the above findings an attempt was made at reconstructing the history of the distribution of the Chiffchaff and the Willow Warbler. It was hypothesized that during the ice age the normal Chiffchaff took its refuge to the East and the Spanish Chiffchaff its refuge to the Southwest. By the time the two types came together again they had so differently evolved that they perhaps can no longer completely cross-breed; however, the differences were not great enough to inable them to behave as distinctly separate species. The Spanish Chiffchaff, contrary to the normal Chiffchaff and the Willow Warbler (whose songs perhaps evolved in their eastern refuge from each other due to pressure of the sibling species), has more basic parts of the original ancestral song eventhough it continued to evolve. Suggestions are made for possible investigation in connection with the proof of this hypothesis.

13. Literatur

- BAUER, K. (1957): Zur systematischen Stellung des Blutspechtes. — Falke, Sonderheft 3, p. 22–25.
- BERNDT, R. (1960): Zur Dispersion der Weibchen von *Ficedula hypoleuca* im nördlichen Deutschland. — Proc. XIIth Intern. Ornith. Congr., Helsinki 1958, p. 85–96.
- DILGER, W. C. (1956): Hostile behavior and reproductive isolating mechanisms in the avian genera *Catharus* and *Hylocichla*. — Auk 73, p. 313–353.
- FABER, A. (1955): Zur Homologisierung von Stimmäußerungen bei Vögeln. — Vogelwarte 18, p. 77–84.
- HARTERT, E. (1910): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. I. — Berlin.
- und F. STEINBACHER (1934): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Ergänzungsband. — Berlin.
- INGRAM, C. (1926): Ouessant ornithology and other notes on French birds. — Ibis 12, Serie 2, p. 247–269.
- JOHANSEN, H. (1957): Rassen und Populationen des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*). — Viltrevy, Jaktbiol. Tidskr. 1, p. 233–266.
- (1961): Die Entstehung der westsibirischen Vogelfauna. — J. Orn. 102, p. 375–400.
- JOURDAIN, F. C. R. (1937): The birds of Southern Spain; Part II, Passeres. — Ibis 14, Serie 2, p. 110–152.
- KNECHT, S. (1960): Ein Beitrag zur Erforschung der kanarischen Vogelwelt, insbesondere der Brutvögel, unter hauptsächlichlicher Berücksichtigung der drei westlichen Inseln Teneriffa, Gomera und La Palma. — Anz. Orn. Ges. Bayern 5, p. 525–556.
- LACK, D., and H. N. SOUTHERN (1949): Birds on Tenerife. — Ibis 91, p. 607–626.
- LANTON, W. E. (1963): Experiments on species discrimination in *Myiarchus* Flycatchers. — Am. Mus. Nov. 2126, p. 1–16.
- LYNES, H. (1914): Remarks on the geographical distribution of the Chiffchaff and Willow-Warblers. — Ibis 10, Serie 2, p. 304–314.

- MARLER, P. (1960): Bird songs and mate selection. Animal sounds and communication. — Amer. inst. biol. sci. No. 7, p. 348—367.
- MAYR, E. (1947): Systematics and the origin of species. — New York.
- MEISE, W. (1928): Die Verbreitung der Aaskröhe. — J. Orn. 76, p. 1—203.
- PETERSON, R., G. MOUNTFORT and P. A. D. HOLLON (1961): Die Vögel Europas, 4. Aufl. — Hamburg u. Berlin.
- REID, S. G. (1887): Notes on the birds of Teneriffe. — Ibis 5, Serie 5, p. 424—435.
- REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — Leipzig.
- SALOMONSEN, F. (1931): Diluviale Isolation und Artbildung. — Proc. VII Intern. Ornith. Cong. Amsterdam (1930), p. 413—438.
- SIBLEY, CH. G., and L. L. SHORT (1959): Hybridization in the Buntings (*Passerina*) of the Great Plains. — Auk 76, p. 443—463.
- SNOW, D. W. (1952): A contribution to the ornithology of North-west Africa. — Ibis 94, p. 473—498.
- STEIN, R. C. (1963): Isolating mechanisms between populations of Traill's Flycatchers. — Proc. Amer. Philos. Soc. 107, p. 21—50.
- STRESEMANN, E. (1919 a): Über die europäischen Baumläufer. — Verh. Orn. Ges. Bayern 14, p. 39—74.
- (1919 b): Über die Formen der Gruppe *Aegithalos caudatus* und ihre Kreuzungen. — Beitr. Zoogeogr. paläarkt. Region 1, p. 3—24.
- (1919 c): Über die europäischen Gimpel. — Beitr. Zoogeogr. paläarkt. Region 1, p. 25—56.
- (1919 d): *Sitta europaea homeyeri*: eine reine Rasse oder eine Mischrasse. — Verh. Orn. Ges. Bayern 14, p. 139—147.
- (1926): Die systematische Stellung von *Muscicapa semitorquata* E. V. Homeyer. — Orn. Mber. 34, p. 4—9.
- (1951): Die Entwicklung der Ornithologie. — Berlin.
- THIELCKE, G. (1961): Ergebnisse der Vogelstimmenanalyse. — J. Orn. 102, p. 285—300.
- (1962): Versuche mit Klangattrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer *Certhia familiaris* L., *C. brachydactyla* Brehm und *C. americana* Bonaparte. — J. Orn. 103, p. 266—271.
- (1964): Zur phylogenetischen Entstehung der Gesänge der europäischen Baumläufer (*Certhia brachydactyla* Brehm und *Certhia familiaris* L.). — In Vorbereitung.
- THÖNEN, W. (1962): Stimmgeographische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Mönchsmeise (*Parus montanus* Conrad). — Orn. Beob. 59, p. 101—172.
- TICEHURST, C. B. (1938): A systematic review of the genus *Phylloscopus*. — London.
- TRISTRAM, H. B. (1889): Ornithological notes on the island of Gran Canarie. — Ibis, 6. Series, 1, p. 13—32.
- VAURIE, CH. (1954): Systematic notes on palaeartic birds. No. 9 Sylviinae: the genus *Phylloscopus*. — Am. Mus. Nov. 1685, p. 1—23.
- VOOUS, K. H. (1949): Distributional history of Eurasian Bullfinches, genus *Pyrrhula*. — Condor 51, p. 52—81.
- (1960): Über die Herkunft der subalpinen Nadelwaldvögel Mitteleuropas. — Orn. Beob. 57, p. 27—37.
- (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. — Hamburg u. Berlin.

- and J. G. VAN MARLE (1953): The distributional history of the Nuthatch, *Sitta europaea*. — *Ardea* 41 (Suppl.), p. 1–68.
- WEEDEN, J. S., and J. B. FALLS (1959): Differential response of male Ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. — *Auk* 76, p. 343–351.
- WHITE, G. (1789): The natural history of Selborne. — London.
- WICKLER, W. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. — *Fortschr. Zool.* 13, p. 303–365.