

Periodische Strophenwiederkehr im Gesang der Amsel *Turdus merula*

DIETMAR TODT

Zoologisches Institut der Universität, Freiburg i. Br.

(Z. Naturforschg. 22 b, 997 [1967]; eingegangen am 17. Juni 1967)

Im Rahmen von Untersuchungen ungestört vorgetragener Amselgesänge wurden die Abstände zwischen dem Auftreten von Strophen gleicher Klassenzugehörigkeit gemessen. Als gleichklassig galten Strophen eines und desselben Amselindividuums, die — wie die sonographische Analyse zeigte — in ihren Strophen-Anfangs-Elementen übereinstimmten¹. Untersucht wurden vor allem Gesänge, deren Strophen nicht wesentlich mehr als 10 verschiedene Klassen bildeten.

Innerhalb der Strophenfolge der einzelnen Gesänge kamen die verschiedenen Strophenklassen nicht gleich häufig vor. Unter 1000 Strophen waren einige Strophenklassen mehr als 150-mal, besonders seltene weniger als 10-mal vertreten. Die Abstände zwischen je zwei aufeinanderfolgenden gleichklassigen Strophen wurden in der Anzahl (n) aller jeweils zwischen ihnen liegenden Strophen gemessen; (n war demnach gleich 0 für den Fall unmittelbarer Wiederholung einer Strophenklasse).

Der Strophenabstand $n=0$ kam bei den verschiedenen Strophenklassen unterschiedlich häufig vor; bei manchen trat er fast stets (Abb. 1: M_0), bei einigen anderen dagegen kaum jemals auf.

Auch die Strophenabstände $n > 0$ zeigten für die Mehrzahl der Strophenklassen kennzeichnende Häufigkeitsverteilungen. Dabei wiesen die jeweils häufigsten Strophenklassen verschiedener Amselgesänge innerhalb des Bereiches $1 < n < 20$ charakteristische Übereinstimmungen auf; sie kehrten bevorzugt nach jeweils ganz bestimmten Strophenabständen wieder. Zwischen den n -Werten 1 und 20 erreichten die Häufigkeiten ihrer Abstände mindestens einmal ein Maximum. In der Regel traten mehrere Häufigkeitsmaxima auf, wobei sich eines („Hauptmaximum“) zweifach auszeichnete: erstens überragte es die anderen Maxima („Nebenmaxima“) an Höhe, zweitens stand es zu ihnen in ganz bestimmten Lagebeziehungen; lag das Hauptmaximum (M_1) an der Stelle n_m , so erschien das häufigste Nebenmaximum (M_2) an der Stelle $2 n_m$; zusätzlich oder alternativ konnte auch an der Stelle $1/2 n_m$ ein Nebenmaximum auftreten.

Die Ergebnisse der Gesangsauswertung einer der untersuchten Amseln sind in Abb. 1 wiedergegeben ($n_m=6$). Im Gesang einer anderen Amsel lagen die bevorzugten Abstände zwischen Strophen ihrer häufigsten Strophenklasse bei folgenden n -Werten: M_1 bei $n_m=4$, M_2 bei $n=9 \approx 2 n_m$.

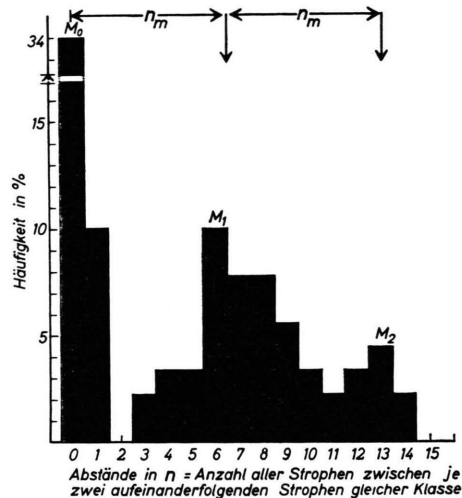


Abb. 1. Intervall-Histogramm aufeinanderfolgender Amselstrophen einer bestimmten Klasse, die innerhalb eines fortlaufenden Gesanges von 500 Einzelstrophen insgesamt 91-mal auftraten. Die Strophenabstände zeigen Häufigkeitsmaxima (M) an den Stellen $n=0$ (M_0), $n_m=6$ (M_1) sowie $n=13 \approx 2 n_m$ (M_2). Dem Strophenabstand $n_m=6$ entsprachen zeitliche Intervalle zwischen 35 und 65 Sekunden.

Für denjenigen Gesang, dessen Auswertung Abb. 1 zugrunde liegt, wurde im Laufe der Zeit eine Lageveränderung der Maxima M_1 und M_2 bei gleichzeitigem Fortbestand ihrer ganzzahligen Lagebeziehung beobachtet: M_1 verlagerte sich zwischen Mitte April und Mitte Mai von $n_m=4$ auf $n_m=6$; im gleichen Zeitraum verlagerte sich M_2 von $n=8=2 n_m$ auf $n=13 \approx 2 n_m$.

Die Lagebeziehungen zwischen den Häufigkeitsmaxima von Strophenabständen deuten darauf hin, daß bei der Determinierung des Auftretens bestimmter Strophenklassen im Amselgesang periodisch wechselnde „Durchsetzungsintensitäten“ beteiligt sind.

¹ D. Todt, Strophenfolge im Gesang der Amsel *Turdus merula* Z. Naturforschg. 22 b, 998 [1967].

Strophenfolge im Gesang der Amsel *Turdus merula*

DIETMAR TODT

Zoologisches Institut der Universität, Freiburg i. Br.

(Z. Naturforschg. 22 b, 997—998 [1967]; eingegangen am 24. Mai 1967)

Der Aufbau ungestört vorgetragener Amselgesänge („full songs“) wurde an Hand von Tonbandaufnahmen

untersucht. Ein fortlaufender Gesang von einer Stde. Dauer setzte sich aus jeweils 300 bis 400, durch Pausen von mindestens 500 msec Dauer voneinander getrennten akustischen Mustern — den Strophen — zusammen. Die Strophen ihrerseits bauten sich aus 5 bis 15 aufeinanderfolgenden, zeitlich nicht unterbrochenen, gegeneinander durch Pausen von 3 bis 30 msec Dauer abgesetzten Klangformen — den *Strophenelementen* — auf. Innerhalb der untersuchten Gesänge kamen jeweils

etwa 10 verschiedene Strophen-*Anfangs*-Elemente vor, demgegenüber jedoch etwa 100 verschiedene Strophen-*Abschluß*-Elemente („Triller“). Alle Strophen, die mit gleichen, d. h. in Frequenzverlauf und Dauer übereinstimmenden Strophenelementen begannen, wurden — unabhängig davon, wie sie endeten — in einer *Strophenklasse* (= *Strkl*) zusammengefaßt. Diese Klassifizierung bildete die Ausgangsbasis für die Untersuchung von Gesangsstrophen-Folgen.

Es erwies sich, daß die *Aufeinanderfolge* der Strophen eines Amselgesanges *statistisch nicht zufällig* ist, daß vielmehr zwischen den Strophen jeweils bestimmter Klassen signifikante zeitliche Abhängigkeiten bestehen. Dies war das Ergebnis der Auswertung nach Übergangshäufigkeiten 1. Ordnung (= Beziehungen zwischen aufeinanderfolgenden *Strkl*), s. Abb. 1 und 2.

Die in Abb. 2 dargestellten Beziehungen blieben über Tage hinaus erhalten. Im Verlauf von Wochen waren jedoch Änderungen in den Übergangshäufigkeiten zu beobachten; die Zahlenangaben mit Querstrich

in Abb. 2 geben ein Beispiel dafür. Die Änderungen erfolgten entweder fließend oder sprunghaft; im letzteren Fall war stets zugleich eine Abwandlung des Strophenelement-Musters der Bezugstrope zu beobachten.

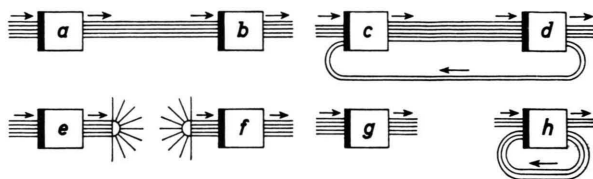


Abb. 1. Idealisierte Darstellung von Übergangs-Graphen 1. Ordnung zwischen Strophen verschiedener *Strkl*: Auf Strophen der *Strkl* a folgen *stets* solche der *Strkl* b; auf *Strkl* c folgt *stets* d, auf d manchmal c; auf e können ganz verschiedene *Strkl* folgen; f folgt auf verschiedene *Strkl*; g wiederholt sich niemals, h in der Hälfte aller Fälle. Die Anzahl paralleler Linien ist ein Maß für die Häufigkeit der betreffenden Übergänge 1. Ordnung.

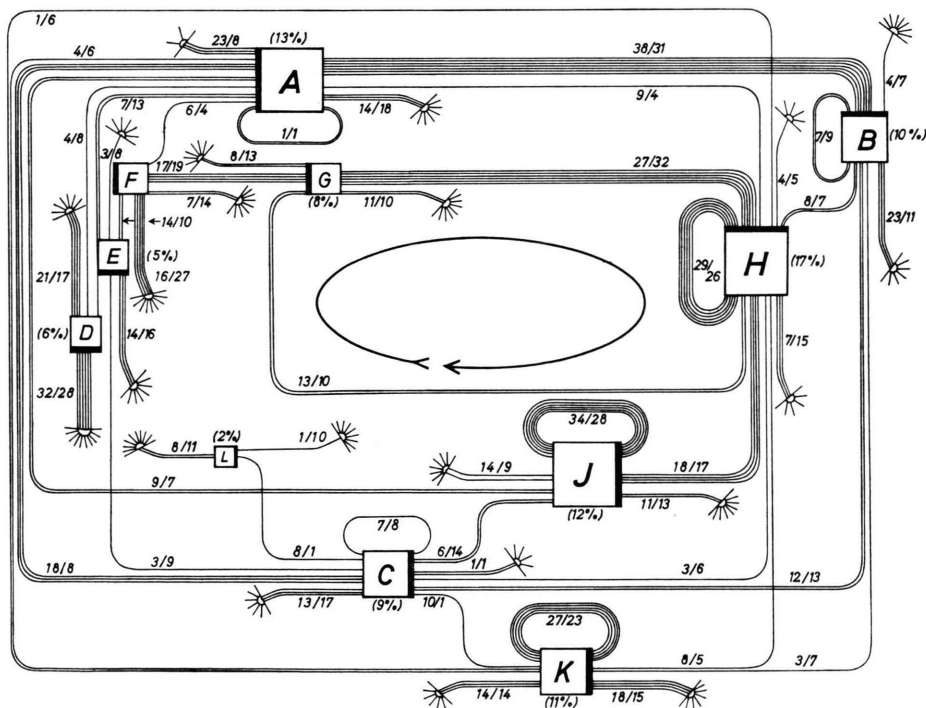


Abb. 2. Auswertung zweier Gesänge desselben Amsel-♂ (je 500 Strophen) von Mitte April und Mitte Mai 1966. A, B ... L = Symbole der 11 vorgekommenen Strophenklassen. Jede Linie vertritt 10 ± 3 Übergänge. Die halbsternförmig beginnenden bzw. endenden Linien vertreten die Summen aus allen weniger als 8-mal aufgetretenen Übergängen. Zeitliche Abfolge stets im Uhrzeigersinn aufgetragen. Prozentangaben: Häufigkeit der betreffenden *Strkl*, auch symbolisiert durch die Seitenlängen der Quadrate. Zahlenangaben mit Querstrich: Häufigkeiten im April- und im Mai-Gesang.