

Über den Subsong zweier ♂ des Zwergschnäppers (*Ficedula parva*)

Mit 9 Abbildungen

K. C o n r a d s

1. Material und Methoden

Bei der systematischen Durchforschung des Naturschutzgebietes »Donoper Teich« bei Detmold nach Mittelspechtvorkommen (*Dendrocopos medius*) fand ich am 25. 5. 1968 sowie am 4. 6. 1968 je 1 Zwergschnäpper-♂ im Abstand von ca. 1 km. Über die Biotope sowie einige Verhaltensaspekte einschließlich der Rufe und des Vollgesangs habe ich bereits früher berichtet (CONRADS 1969).

Der bei beiden ♂ je einmal aufgenommene Subsong blieb in jener Arbeit unberücksichtigt. Ich möchte seine Beschreibung nunmehr nachholen, da Subsong des Zwergschnäppers zwar bekannt (CURIO 1960), bisher aber noch nicht beschrieben worden ist. Fremdimitationen (Pirol, *O. oriolus*) fanden bislang nur bei DOBBRICK (1910) Erwähnung.

Das einjährige, gelbkehlige ♂ (ZS 1) am Krebsteich entdeckte ich vermutlich kurz nach der Ankunft, da es zu dieser Zeit noch kein festes Revier bezogen hatte und un-
stet umherstreifte. Am 30. 5. 1968 hatte es ein kleines, festes Revier besetzt und sang sehr häufig. Es gelang mir jedoch nur einmal, eine 22 sec. lange Subsong-Sequenz aufzunehmen. Das ♂ blieb unverpaart. Subsong wurde nie wieder gehört. Am 22. 6. konnte es nicht mehr bestätigt werden.

Das rotkehlige ♂ an der »Sternschanze« (ZS 2) hatte bereits ein festes Revier, als ich es am 4. 6. erstmalig beobachtete. Subsong habe ich am gleichen Tage aufgenommen, jedoch auch bei diesem ♂ später nicht mehr gehört. Es sang am 4. 7. 1968 letztmalig einige Vollgesang-Strophen. Auch dieses ♂ war unverpaart geblieben. Verwandtschaftsbeziehung beider ♂ ist nicht auszuschließen, da beide einen mindestens in bezug auf einen Elementtyp ähnlichen Vollgesang vortrugen (Abb. 1).

Vollgesang und Subsong beider Vögel habe ich mit einem dynamischen Bändchenmikrofon, Typ BEYER M 260, in Verbindung mit einem Parabolspiegel aus Polyester, Durchmesser 470 mm, aufgenommen. Ich verwandte das Aufnahmegerät UHER 4000 Report S. Die mit einer Bandgeschwindigkeit von 19 cm/sec aufgenommenen

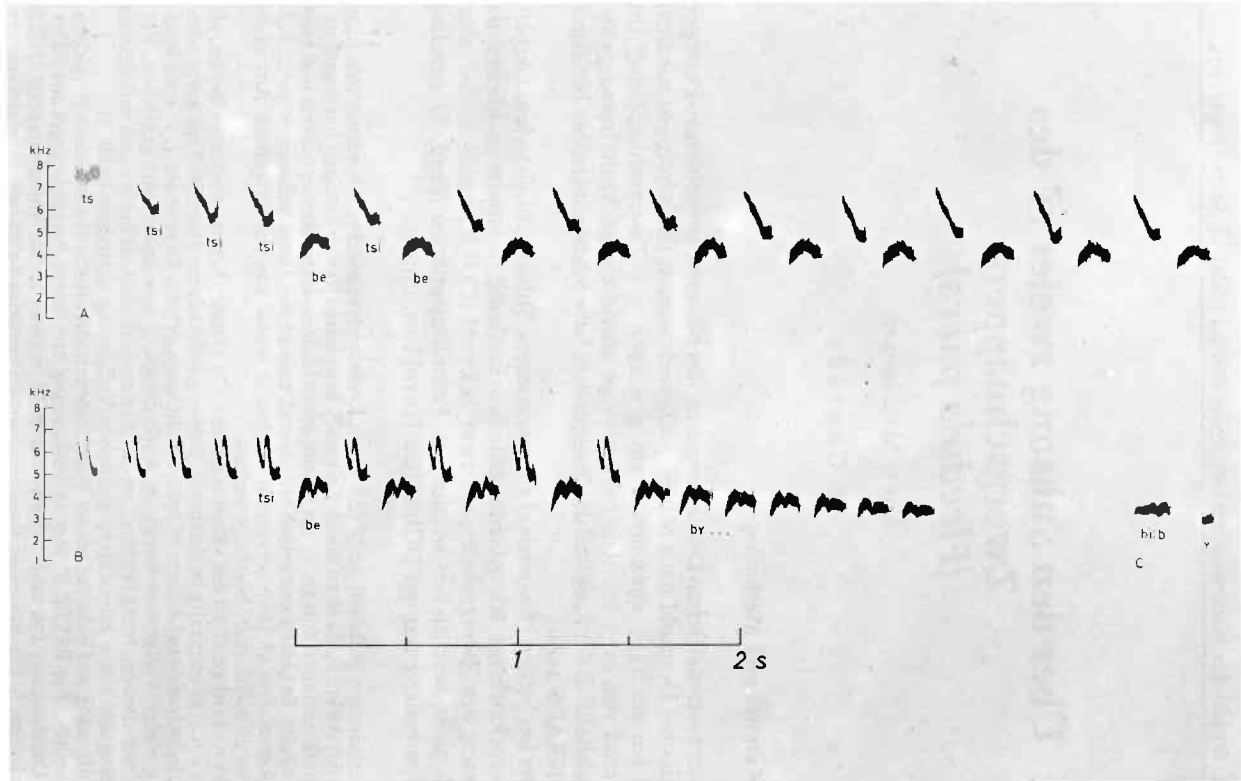


Abb. 1: Vollgesang der Zwergschnäpper ZS 1 (A) und ZS 2 (B). C: Alarmruf

Passagen sonographierte Herr Prof. Dr. E. TRETZEL, Kaiserslautern, auf einem Klangspektrographen der KAY ELEMETRICS Co., Pine Brook, N. J., USA, über den Frequenzbereich von 80 bis 8000 bzw. 16000 Hz mit 300 Hz Filterbreite. Außerdem stellte er mir eigene Aufnahmen und Sonagramme von Alpenmeise (*Parus m. montanus*) und Stieglitz (*C. carduelis*) zur Verfügung. Für diese Hilfe bin ich ihm zu großem Dank verpflichtet. Herr Dr. H.-W. HELB, gleichfalls Kaiserslautern, sonographierte Lautäußerungen weiterer Arten von Schallplatten. Hierfür sei ihm gleichfalls Dank gesagt. (Quellennachweis im Anhang.) Herr Dr. S. SJÖLANDER, Bielefeld, hatte die Freundlichkeit, die englische Übersetzung der Zusammenfassung zu besorgen.

Das Verfahren der Gegenüberstellung von »Vorbild« und Imitation wird nicht ungeteilte Zustimmung finden. Hier soll auch nichts »bewiesen« werden (das direkte Vorbild ist ja in keinem Falle bekannt), und ich verkenne nicht die Schwierigkeit, bei kurzen Signalen wie Rufen eine glaubhafte Zuordnung vorzunehmen.

2. Vollgesang und Subsong eines einjährigen Zwergschnäpper-♂ (ZS 1)

2.1 Vollgesang

Die Vollgesangsstrophen werden mit gereihten Fistellauten nahe 8 kHz eingeleitet. Nach einigen anfänglichen *tsi*-Elementen »leiert« dieser Vogel alternierend *tsi-be tsi-be* usw. (Abb. 1 A). Das Zweitelement liegt im wesentlichen zwischen 4 und 5 kHz. Die Länge der Strophe erreicht oft Werte von über 4 sec. Das ♂ verfügt nur über einen Gesangstyp.

2.2 Subsong

Die aufgenommene Subsong-Passage des ZS 1 dauert 22 sec. Vor- und nachher wird Vollgesang vorgetragen. Der Vogel saß während des Subsong auf einer Stelle, während er zwischen Vollgesangsstrophen häufig den Platz wechselte. Der Subsong enthält 25 Silben- oder Elementtypen. Er besteht aus einer Reihe häufig wiederkehrender arteigener Lautäußerungen, vor allem kurzen klickenden, schmatzenden, seltener pfeifenden Lauten (Beispiele s. Abb. 3) und längeren, teils glissandoartig pfeifenden Elementen. Außerdem sind einige Fremdimitationen vorhanden. Die Laute bewegen sich im Frequenzbereich von 1,5 bis 7,3 kHz ($\bar{x}_1 = 4,9$, $\bar{x}_2 = 5,2$ kHz). Eine Reihe hoch pfeifender Laute übersteigt 8 kHz und ist deshalb gesondert mit

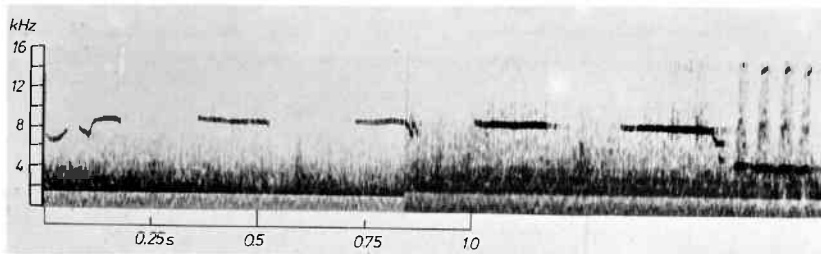
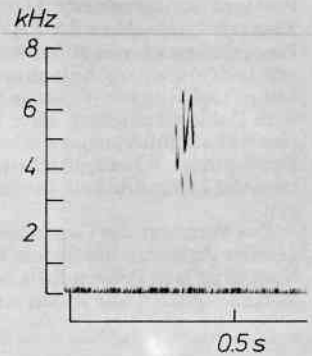
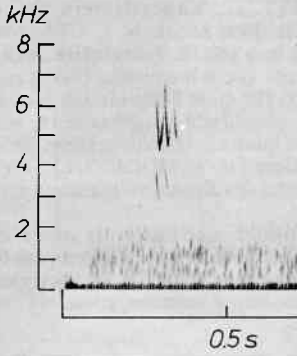


Abb. 2: ZS 1: Höhe, 8 kHz überschreitende Pfeiftonreihe

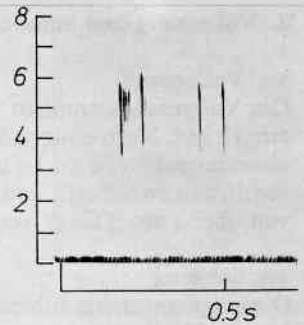
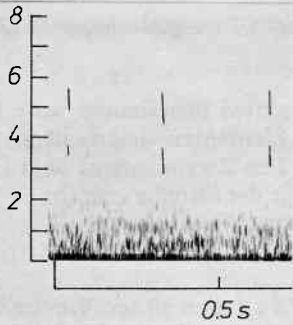
ZS₁

ZS₂

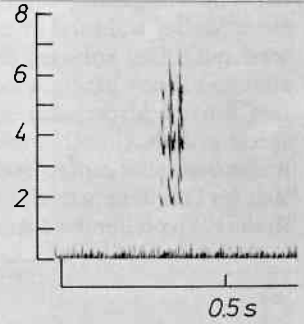
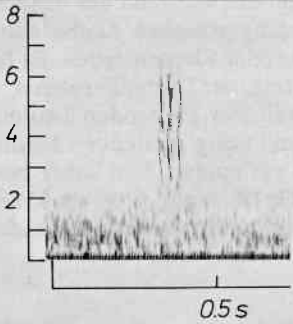
A



B



C



E

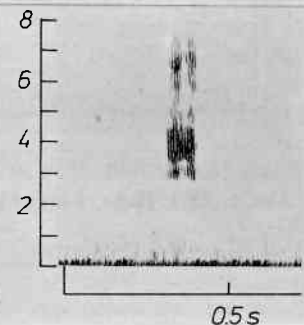
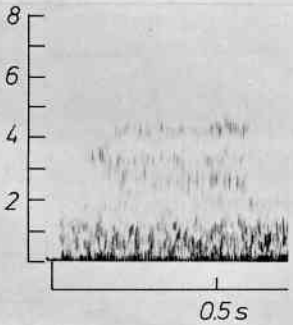


Abb. 3: Gemeinsame, vermutlich artspezifische Subsong-Elemente und -silben von ZS₁ und ZS₂

16 kHz-Skala dargestellt worden (Abb. 2). Diese Reihe wird von allen Berechnungen ausgenommen. Der niedrigste Grenzwert für die unteren Meßpunkte eines jeden Elementes beträgt 1,5 kHz, der maximale 6,25 kHz. Für die oberen Meßpunkte gelten entsprechend die Werte 2,6 und 7,3 kHz. Die mittlere Elementdauer beträgt 111 ms (10–650 ms). Mit ZS 2 teilt ZS 1 die Elemente A, B, C und E (Abb. 3), sämtlich klickende, schmatzende bis schnarrende Laute über einen großen Frequenzbereich. Es handelt sich mit einiger Sicherheit dabei um angeborene, artspezifische Lautäußerungen, die auch außerhalb des Subsong produziert werden.

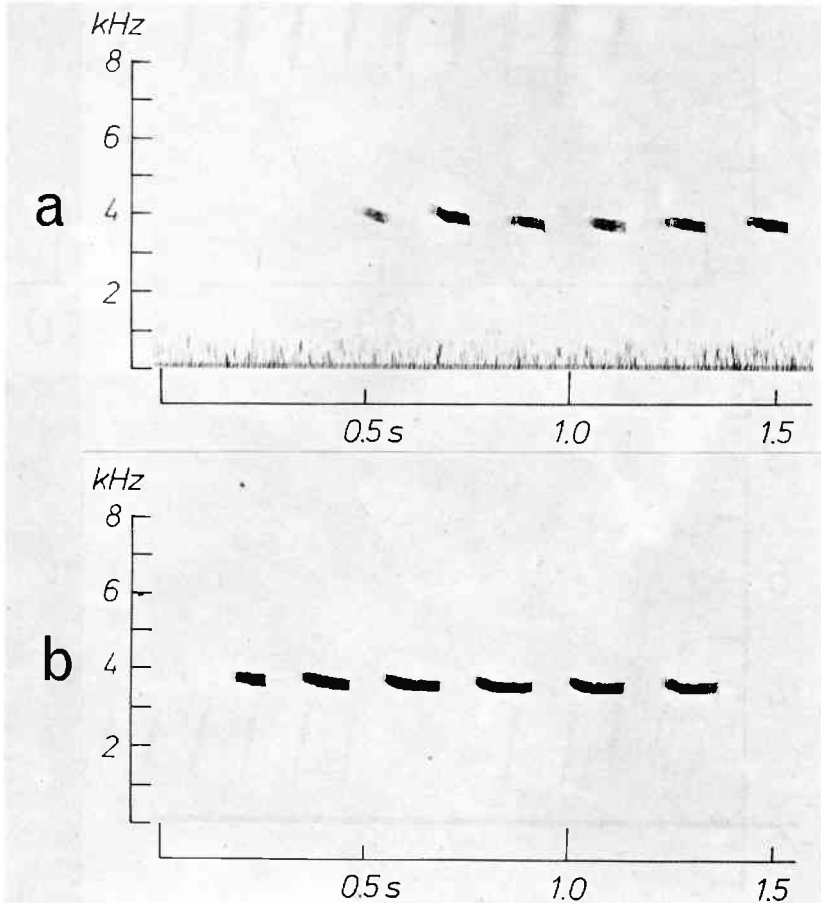


Abb. 4: Imitation der Alpenmeise (*Parus montanus*) durch ZS 1. a: Imitation, b: Alpenmeise

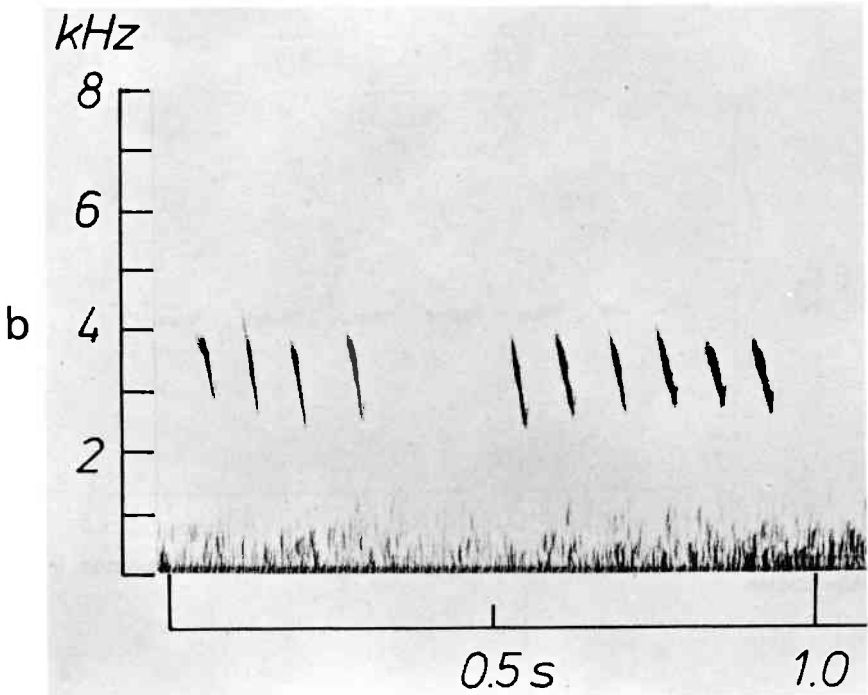
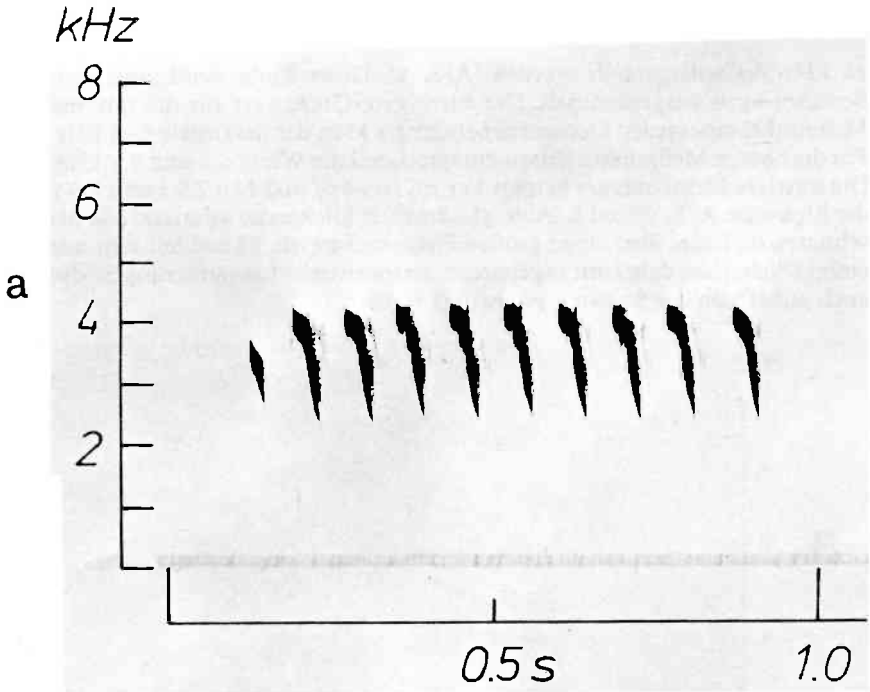


Abb. 5: Imitation des Grünlings (*C. chloris*). a: *C. chloris*, Flugrufe: b: Imitation

Zwischen sec 19 und 21,5 imitiert ZS 1 die Alpenmeise (*Parus m. montanus*) mit einer 6-gliedrigen, einphrasigen Strophe (Abb. 4). Die von TRETZEL aufgenommene Gesangsfolge einer Alpenmeise variiert in der Strophenmitte um ca. 1 kHz (3,4–4,5 kHz). Die Strophen umfassen 7–8 Elemente (bei 8 das erste verkürzt). Der Frequenzverlauf ist gleichbleibend

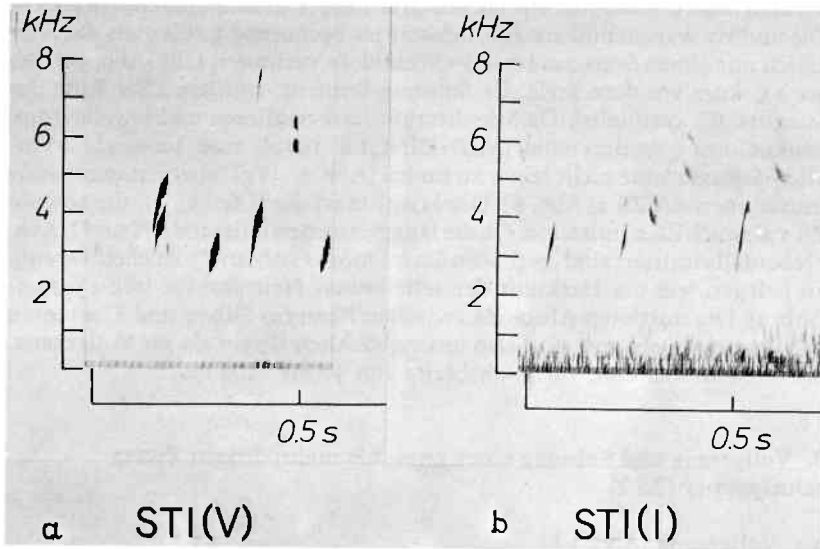


Abb. 6: Imitation des Stieglitz (*C. carduelis*) a) *C. carduelis*, b) Imitation

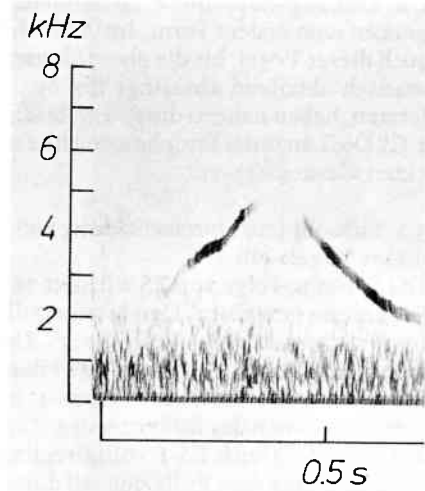


Abb. 7: Glissando-Elemente des ZS 1

oder leicht abfallend. Das Einzelelement kann sowohl gleichbleibend hoch als auch abfallend gestaltet sein. Die Alpenmeisen-Imitation des ZS 1 umfaßt 6 Elemente, fällt von 4,25 auf 3,75 kHz ab und zeigt auch innerhalb der Langelemente deutlichen Frequenzabfall. Sie ist als perfekt anzusehen. Ähnliches gilt für die bei sec 21,5 sich nahtlos anschließende, aus 10 Elementen bestehende Flugrufreihe des Grünstrolchs (*Carduelis chloris*) (Abb. 5 b). Die auditiv wahrnehmbare Ähnlichkeit ist bedeutend größer, als der Vergleich mit einem Sonagramm des »Vorbildes« vermuten läßt (Abb. 5 a). Bei sec 23, kurz vor dem Ende der Subsong-Sequenz, imitiert ZS 1 Rufe des Stieglitz (*C. carduelis*). Da Stieglitzrufe stark variieren und jeweils gruppenkonform gestaltet sind (MUNDINGER 1970), sind passende »Vorbild«-Sonagramme nicht leicht zu finden (Abb. 6). (Vgl. aber entsprechende Imitationen des ZS 2, Abb. 8!) Der Stieglitz ist die einzige Art, die sowohl ZS 1 als auch ZS 2 imitieren. Ob die langgezogenen Glissandi (H und I, Abb. 7) ebenfalls imitiert sind (evtl. vom Star, *Sturnus vulgaris*?), ist ebensowenig zu belegen wie die Herkunft der sehr hohen Pfeiftonreihe (sec 13–15,5; Abb. 2). Die mittleren Abstände zwischen Phrasen, Silben und Elementen betragen etwa 400 ms, sind also unvergleichlich länger als im Vollgesang. Sie streuen über eine Variationsbreite von 50 bis 1500 ms.

3. Vollgesang und Subsong eines zwei- bis mehrjährigen Zwergschnäpper-♂ (ZS 2)

3.1 Vollgesang (Abb. 1 B)

Die Strophe dieses ♂ wird gleichfalls von hohen Fistellauten eingeleitet. Die Eingangselemente klingen gleich ZS 1 wie *tsi*, haben aber im Sonagramm eine andere Form. Im Anschluß an einige diese Elemente »leiert« auch dieser Vogel, bis die obere Elementreihe aussetzt und die untere chromatisch abfallend ausklingt (*by by . . .*). Die *by*-Elemente, vor allem die letzten, haben nahezu die spiegelbildliche Form des *hieb*-Alarmrufes (Abb. 1 C). Die Länge der Strophe erreicht 4 sec und mehr. Auch dieses ♂ trug nur einen Gesangstyp vor.

3.2 Subsong (zur Unterscheidung von ZS 1 steht vor den Elementensymbolen dieses Vogels ein x)

Die Subsong-Folge von ZS 2 dauert 36 sec. Sie ist ebenfalls in Vollgesangs-Sequenzen eingebaut. Den letzten Silben (Stieglitz-Imitation) folgen nahtlos Anfangsilben des Vollgesangs. Der Vogel produziert außer dieser längeren Passage auch sonst zuweilen Subsong-Elemente zwischen den Strophen und einmal eine Sequenz des *tschui*-Alarmrufes eines Carduelinen, vermutlich des Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*). ZS 2 saß während des Subsong gleich ZS 1 völlig regungslos und »entspannt«, jedoch noch niedriger nahe dem Erdboden auf dünnen Fichtenzweigen. Die Gemeinsam-

keiten sind oben beschrieben worden (Abb. 3). Die Passage enthält 16 Silben- und Elementtypen. Ihr fehlen die Glissando-Elemente völlig. Gegenüber ZS 1 besitzt das Repertoire mehr Fremdimitationen. Die Elemente umfassen den Frequenzbereich von 1,75–7,75 kHz. Die unteren Meßpunkte haben eine Variationsbreite von 1,75 bis 6,25 kHz ($\bar{x}_1 = 3,4$ kHz), die oberen sind von den Werten 2,5 und 7,75 kHz begrenzt ($\bar{x}_2 = 6,2$ kHz). Der Frequenzumfang des Subsong beider ZS ist nach den Grenzwerten ähnlich, nach den Mittelwerten besitzt ZS 2 (das ältere ♂) das größere Frequenzspektrum ($\bar{x}_1 - \bar{x}_2$, ZS 1: 4,9–5,2 kHz). Das Fehlen der Glissando-Elemente drückt sich bei ZS 2 in der wesentlich kürzeren mittleren Elementdauer aus ($\bar{x} = 61$ ms; 10–200 ms).

ZS 2 imitiert folgende Arten:

1. Stieglitz (*C. carduelis*): xSTI (Abb. 8)
2. Schafstelze (*Motacilla flava*): xSCH (Abb. 8)
3. Bachstelze (*Motacilla alba*): xBA (Abb. 8)
4. Haussperling (*Passer domesticus*): xHSP (Abb. 9)
5. Gimpel (*P. pyrrhula*): xGP (Abb. 9)
6. ? Birkenzeisig (*Carduelis flammaea*): xBZ (Abb. 9).

Hervorragende Ähnlichkeit zwischen Vorbild und Nachahmung besteht vor allem bei dem Schafstelzenruf (Abb. 9). Die Bachstelzen-Imitation (xBA) läßt sich nach dem Gehör gut, nach einem Sonagramm (Kosmos-Platte) nur relativ nachweisen (Abb. 9 BA). Ähnlich verhält es sich mit dem Schilplaut des Haussperlings (Abb. 9 HSP), der in einer sonographierten Reihe aus einer Platte (Europa-West 7, ROCHE) von Silbe zu Silbe variiert. Die Nachahmung durch ZS 2 entspricht in bezug auf den unteren Grenzwert (ca. 2,5 kHz) der »Vorbild«-Reihe, besitzt aber einen größeren Frequenzumfang als die meisten »Vorbild«-Silben. *Passer montanus* scheidet als Vorbild völlig aus. Die nicht exakt bestimmbare Nachahmung eines Carduelinen ähnelt ehestens dem Alarmruf von *Carduelis flammaea*, ist jedoch tiefer und wesentlich kürzer (Abb. 9 xBZ). Wiederum perfekt imitiert ist der Gimpel (*P. pyrrhula*) nach Frequenzumfang, -verlauf und Länge der Elemente (Abb. 9 xGP). Auch ZS 2 schließt mit der Imitation von Stieglitzrufen. Trotz der oben erwähnten starken Variabilität der Stieglitz-Flugrufe fand TRETZEL in seinem Archiv ein »Vorbild« von hervorragender Ähnlichkeit mit der Imitation (Abb. 9 STI).

4. Diskussion

Mit Subsong haben sich u. a. THORPE (1958) sowie THORPE und PILCHER (1958) beschäftigt.

Subsong unterscheidet sich danach in folgenden Punkten vom Vollgesang:

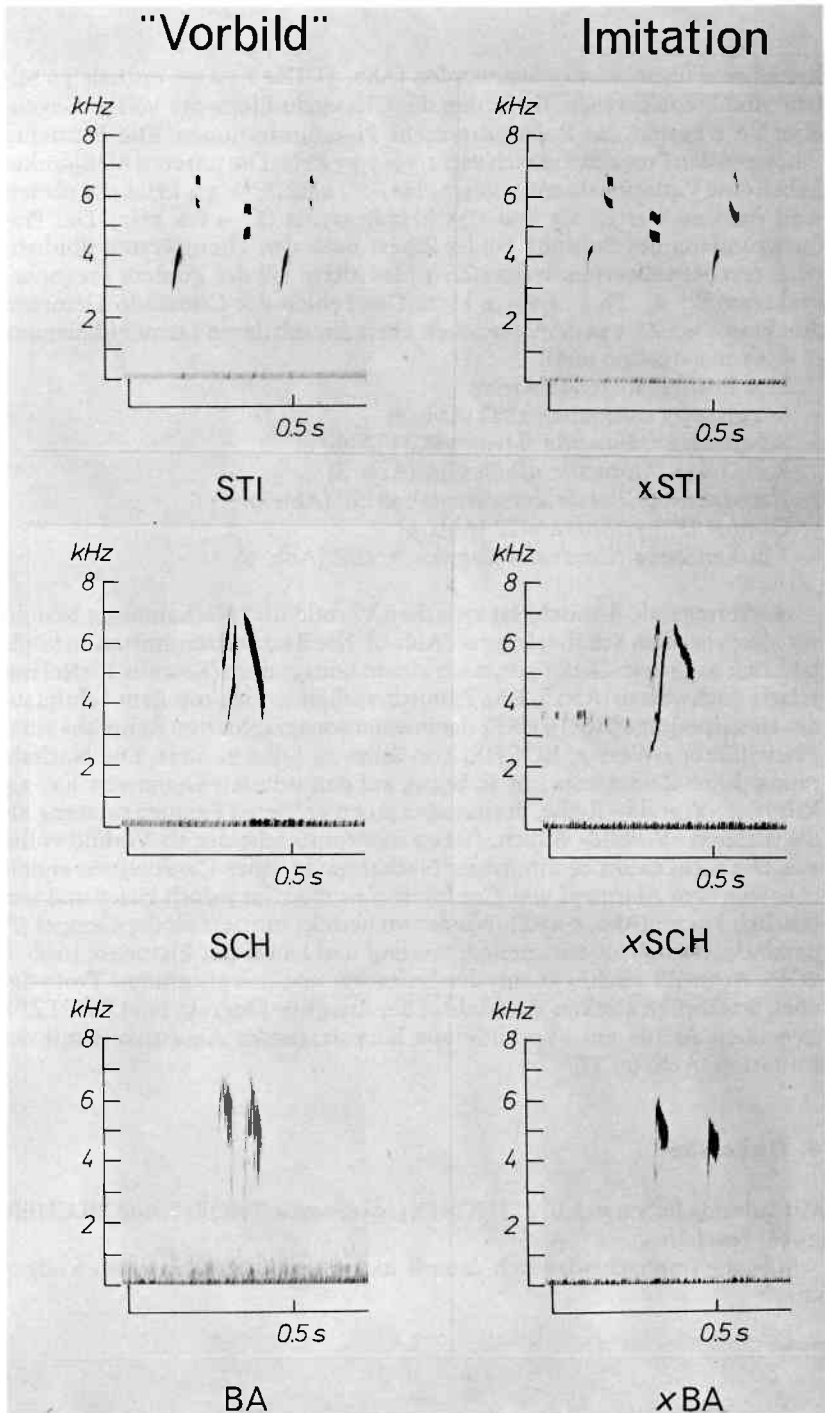
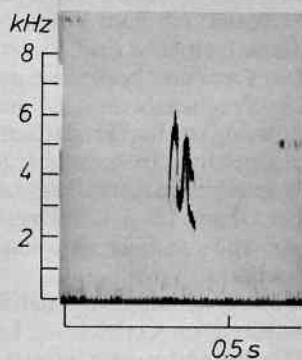
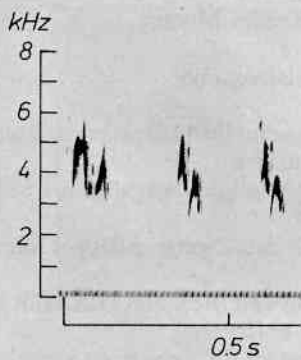


Abb. 8: Fremdimitationen im Repertoire des ZS 2

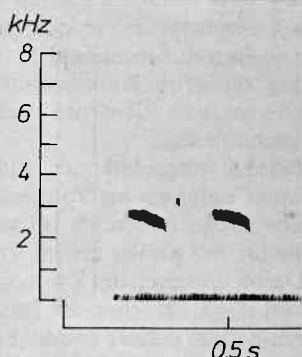
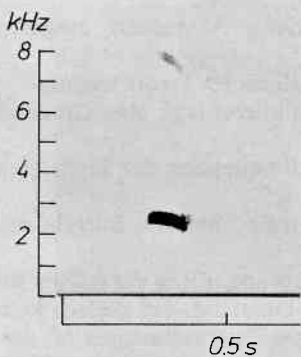
«Vorbild»

Imitation



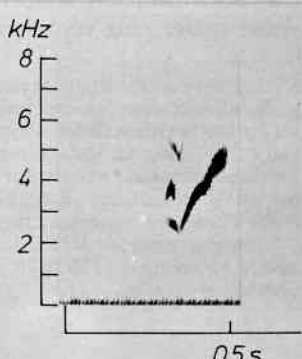
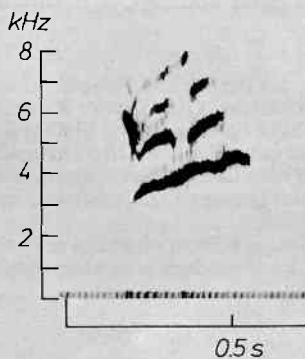
HSP

xHSP



GP

xGP



BZ

xBZ?

Abb. 9: Fremdimitationen im Repertoire des ZS 2

1. Er ist leiser als der Vollgesang
2. Er besitzt ein vom Vollgesang abweichendes Muster
3. Seine Elemente sind länger
4. Die Elemente besitzen eine tiefere Basisfrequenz
5. Der Frequenzbereich ist größer
6. Subsong ist charakteristisch für geringe sexuelle Motivation und wird im allgemeinen früher in der Saison produziert.
7. Es gibt einige Anzeichen dafür, daß – speziell bei Jungvögeln – Subsong der Übung für den Vollgesang dient.

Ausgehend von diesen Thesen läßt sich für den Zwergschnäpper folgendes feststellen:

1. Übereinstimmend mit den Befunden von THORPE und PILCHER ist der Subsong unvergleichlich leiser als der Vollgesang.
2. Das Gesamtmuster ist variabel, doch ist zu differenzieren zwischen
 - 2.1 stereotypen, artspezifischen Lauten,
 - 2.2 variierten arteigenen Lauten,
 - 2.3 sehr variablen Lauten unbekannter Genese,
 - 2.4 stereotypen, jedoch in wechselnden Abständen eingestreuten Fremdimitationen,
 - 2.5 variierten Fremdimitationen (vor allem im Frequenzgang).
3. Die meisten Elemente sind wesentlich kürzer (vgl. aber Glissandi und Imitationen)
4. Beim Zwergschnäpper sind die Grundfrequenzen der Einzelelemente nicht tiefer als im Vollgesang.
5. Der Frequenzbereich im ganzen ist größer, bei den Einzelelementen meist viel größer als im Vollgesang.
6. Dafür, daß auch der Zwergschnäpper Subsong nur in der frühen Brutsaison singt, sprechen die Daten und der Umstand, daß danach kein Subsong mehr gehört wurde. Ein rotkehliges Zwergschnäpper-♂, das HELBIG und STANGE am 1. 6. 1975 zuerst hörten (HELBIG, STANGE u. CONRADS 1976), ließ niemals Subsong vernehmen. Es ist nicht auszuschließen, daß Äußerung von Subsong nicht nur vom Zeitpunkt innerhalb der Brutsaison, sondern auch vom Alter abhängt, d. h. möglicherweise später ganz verschwindet.

Eindeutig saisonbedingt scheint der Subsong des Bergfinken (*Fringilla montifringilla*), ähnlich dem des Buchfinken (*Fringilla coelebs*). Gute Kenner der Art haben im Brutgebiet niemals Subsong gehört (RUTHKE 1970), während THORPE (1958, Fig. 41) Subsong im Sonogramm abbildet und mir selbst 1967 eine entsprechende Tonbandaufnahme gelang (unveröff.). Auch bei vielen anderen Arten, z. B. den beiden Goldhähnchen (*R. regulus* und *Regulus ignicapillus*) ist Subsong auf eine frühe Phase der Fortpflanzungszeit beschränkt.

Voraussetzung für die Produktion von Subsong scheint nicht nur schwache sexuelle Motivation (THORPE u. PILCHER l. c.), sondern schwache Motivation überhaupt zu sein.

7. Ein »Übungseffekt« des Subsong dürfte nur bei denjenigen Arten gegeben sein, bei denen eine kontinuierliche Entwicklung des Jugendgesangs zum sehr ähnlichen Adultgesang verläuft, wie z. B. beim Zebrafinken, *Taeniopygia castanotis* (IMMELMANN 1969).

Vier der sieben von THORPE u. PILCHER für Subsong genannten Charakteristiken treffen auch für den Zwergschnäpper zu. Subsong scheint nach THORPE (1958) keinerlei territoriale Funktion und keinen Kommunikationswert zu besitzen. Dies erscheint plausibel auch für den Zwergschnäpper, soweit die Szenen beurteilt werden konnten, berechtigt aber nicht zu der Annahme, daß Subsong »funktionslos« sei.

CURIO (1960) verwendet bei Fliegenschnäppern statt »subsong« nur den Terminus »Jugendgesang« und bemerkt, daß Revier- und Jugendgesang nebeneinander bestehen können. Als einziger Fliegenschnäpper benutzt der Grauschnäpper (*Muscicapa striata*) seinen »Jugendgesang« als soziales Ausdrucksmittel (CURIO l. c.).

Die Gleichsetzung von »Subsong« und »Jugendgesang« ist sicher bedenklich, sobald sie generalisiert wird. Zwar ist – auch im Falle des Zwergschnäppers – fast immer anzunehmen, daß Subsong sich aus Jugendgesang entwickelt, doch bleibt durchaus offen, ob nicht später noch hinzulernt werden kann. Zum Beispiel hatte ♂ ZS 2 ein größeres Imitationsrepertoire als das einjährige ♂ ZS 1. GÜTTINGER (Referat in Saarbrücken 1972; ders. 1973) kam in dem hier diskutierten Zusammenhang zu folgenden Ergebnissen, die die enge Beziehung von Jugendgesang und Subsong unterstreichen:

	<i>Jugendgesang</i>	<i>Adultgesang</i>
Elementfolge	variabel	streng festgelegt
Variabilität der Elemente	groß	sehr klein
Elementfolge	beliebig	determiniert

BERGMANN (1973) spricht von »Nebengesang« dann, wenn »formale Unterschiede zwischen Jugend-, Balz-, Vor-, Flug- und Herbstgesang bei freilebenden Vögeln nicht auffällig sind«. Obgleich »Nebengesang« auf den ersten Blick als gutes deutschsprachiges Synonym für »Subsong« erscheint, benennt erstgenannter Begriff doch eine übergeordnete Kategorie, die funktionelle wie (anscheinend) kommunikativ funktionslose Gesänge einschließt.

Von IMMELMANN (1969) wird der Begriff »ungerichteter Gesang« verwendet. »Its exact significance has not yet been determined, though it may help to strengthen the pair bond and to promote the flock cohesion.« Der »ungerichtete Gesang« erfüllt kaum eines der Subsong-Kriterien von THORPE u. PILCHER (l. c.). Sie sind nur in bezug auf die geringe sexuelle Motivation erfüllt; phonetisch und syntaktisch ist dieser Gesang vom Vollgesang (hier gleich Balzgesang) wenig verschieden.

Neuerdings wird im Rahmen der »Berliner Konvention« (TODT 1978, unveröff. Ms.) der Begriff »Übergangsgesang« vorgeschlagen. Der Diskussion um diesen Terminus sei hier nicht vorgegriffen.

Eine im begrenzten Zusammenhang der vorliegenden Studie nicht zu leistende Revision des Begriffes »Subsong« wird erweisen müssen, für welche Gesangsformen dieser Terminus anwendbar bleibt. Daß die von THORPE und THORPE u. PILCHER zunächst am Buchfinken (*Fringilla coelebs*) gewonnenen Kriterien für andere Arten nur eingeschränkt gelten, haben die Autoren selbst erkannt. Von »Subsong« sollte zumindest erwartet werden, daß er (1) von Adulten vorgetragen wird, daß (2) seine Funktion noch unbekannt ist und daß er (3) phonetisch, syntaktisch und in anderen Merkmalen vom Vollgesang gut unterscheidbar ist.

Die Imitationen im Subsong beider Zwergschnäpper-♂ warfen die Frage auf, ob Schlüsse über Habitat oder gar Herkunft der Vögel aus dem Imitationsrepertoire möglich sind. ZS 1 dürfte die Alpenmeisenstrophe kaum außerhalb des Areals von *Parus m. montanus* erlernt haben, was nicht beweist, daß er auch dort erbrütet worden ist. Die Imitationen von ZS 2 stammen überwiegend von Arten der offenen Kulturlandschaft, dürften also auf dem Zuge erlernt worden sein. Abschließend läßt sich sagen, daß dem Subsong bei der Herkunftsbestimmung von zugewanderten Zwergschnäpper-♂ wahrscheinlich wenig Bedeutung zukommt. Über die Dialekte des Vollgesangs ist kaum etwas bekannt, so daß auch diese mögliche Hilfsquelle einstweilen nicht ausgeschöpft werden kann.

Zusammenfassung

Im Frühjahr 1968 wurde im Teutoburger Wald bei Detmold von zwei unpaarten Zwergschnäpper-♂ (*Ficedula parva*) Subsong auf Tonband aufgenommen. Dieser Gesang besteht aus 25 (♂, einjährig) bzw. 16 (♂, nicht einjährig) Silben- oder Elementtypen. Neben 4 gemeinsamen, offenbar artspezifischen Lauten wurden solche unbekannter Genese und Fremdimitationen von insgesamt 8 Singvogelarten im Sonagramm gefunden. Der Subsong zeigt keinerlei Beziehungen zum Vollgesang. Er erfüllt 4 oder 7 Subsong-Kriterien von THORPE und PILCHER (1958). Fragen zum Begriff »Subsong« werden diskutiert.

Summary

In the spring of 1968 the subsong of two unpaired Redbreasted Flycatcher (*Ficedula parva*) was recorded in the Teutoburger Wald in the vicinity of Detmold in Germany. The song consisted of 25 (male yearling) and 16 (male, older) syllables or elements. Apart from 4 common and obviously species-

specific elements a number of imitations of 8 different song bird species was found, as well as some elements that could not be traced. The subsong had no connection with the full song, and fulfilled 4 of the 7 criteria for subsong given by THORPE and PILCHER (1958). Some questions pertaining to the concept of subsong are discussed.

Literatur

- BERGMANN, H.-H. (1973): Die Imitationsleistung einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*). – J. Orn. 114: 317–338. –
- CONRADS, K. (1969): Der Zwergschnäpper im Teutoburger Wald. – Anthus 6: 13–24. –
- CURIO, E. (1960): Ontogenese und Phylogenese einiger Triebäußerungen von Fliegenschnäppern. – J. Orn. 101: 291–309. –
- DOBBRICK, L. (1910): *Muscicapa parva* (Bechst.) in Westpreußen. – 32. Ber. d. Westpr. Bot.-Zool. Vereins: 61–65. –
- GÜTTINGER, H. R. (1973): Kopiervermögen von Rhythmus und Strophenaufbau in der Gesangsentwicklung einiger *Lonchura*-Arten (*Estrildidae*). – Z. Tierpsychol. 32: 374–385. –
- HELBIG, A., STANGE, CH. und K. CONRADS (1976): Brut des Zwergschnäppers (*Ficedula parva*) im Grenzgebiet Westfalen – Niedersachsen bei Melle. – Alcedo 3: 14–17, 20–21. –
- IMMELMANN, K. (1969): Song Development in the Zebra Finch and other Estrild Finches. – In: Hinde, R. A. (Hrsg.): Bird Vocalizations. Cambridge. –
- MUNDINGER, P. (1970): Vocal Imitation and Individual Recognition of Finches. – Science 168: 480–482. –
- RUTHKE, P. (1970): Übersommernde Bergfinken (*Fringilla montifringilla*) im norddeutschen Raum. – Vogelwelt 91: 74–76. –
- THORPE, W. H. (1958): The Learning of the Song Patterns by Birds, with special Reference to the Chaffinch *Fringilla coelebs*. – Ibis 100: 535–570. –
- THORPE, W. H. u. PILCHER, P. M. (1958): The Nature and Characteristics of Sub-Song. – Brit. Birds 51: 509–514. –

Anschrift des Verfassers:

Klaus Conrads, Am Tiefen Weg 15, D-4800 Bielefeld 1

Quellennachweis (Tonbandaufnahmen und Schallplatten)

- Abb. 4a (»Vorbild«): E. TRETZEL
Abb. 5a (»Vorbild«): Europa West 2 (ROCHE)
Abb. 6a (»Vorbild«): E. TRETZEL
Abb. 8STI (»Vorbild«): E. TRETZEL
Abb. 8 BA: KOSMOS (Franckh)
Abb. 9 HSP: Europa West 7 (ROCHE)
Abb. 9 BZ: Europa West 2 (ROCHE)

Alle übrigen Aufnahmen stammen vom Verfasser.