Die Evolution des Gesanges der Acrocephalinae (Hippolais, Acrocephalus und Chloropeta) unter Einbeziehung der Phylogenie und morphologischer, ökologischer und sozialer Faktoren

Von der Fakultät für Mathematik und Naturwissenschaften der

Carl von Ossietzky Universität Oldenburg

zur Erlangung des Grades und Titels einer Doktorin rer. nat.

vorgelegte Dissertation

von Frau Bärbel Fiedler,

geboren am 6. Juli 1976 in Bamberg.

Gutachter *

Prof. Dr. Franz Bairlein

Zweitgutachter

Prof. Dr. Georg Klump

Tag der Disputation*: 20. Mai 2011

Die Evolution des Gesanges der Acrocephalinae (Hippolais, Acrocephalus und Chloropeta) unter Einbeziehung der Phylogenie und morphologischer, ökologischer und sozialer Faktoren

INHALTSVERZEICHNIS

I. ZUSAMMENFASSUNG I
II. SUMMARY III
III. ABBILDUNGSVERZEICHNIS V
IV. TABELLENVERZEICHNIS VII
1. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG ..... - 1 -

1.1. Allgemeines zur Evolution ..... - 1 -

1.2. Funktion des Gesanges und sexuelle Selektion ..... - 1 -

1.3. Anpassungen des Gesanges an Habitat, Morphologie, soziale Kontexte ..... - 4 -

1.4. Gesangsevolution – Beeinflussung von verschiedenen Faktoren ..... - 5 -

1.5. Fragestellung ..... - 6 -

1.6. Vorstellung der Acrocephalinae ..... - 7 -
2. MATERIAL UND METHODIK 9

2.1. Gesangsvariablen 9
2.1.1. Elementtypen 9
2.1.2. Zeitliche Gesangsmerkmale 12
2.1.3. Tonhöhe des Gesanges 14
2.1.4. Komplexität des Gesanges 14
2.1.5. Gesangstyp 15
2.1.6. Singverhalten 16

2.2. Datenerhebung 17
2.2.1. Gesangsdaten 17
2.2.2. Phylogenetische Daten 18
2.2.3. Morphologische Daten 26
2.2.4. Vegetationsdaten 26
2.2.5. Sozialverhalten 33
2.2.6. Jahresperiodische Organisation 35
2.2.7. Statistische Auswertung 37

3. ERGEBNISTEIL 38

3.1. Hauptkomponentenanalyse und Clusteranalyse 38

3.1.1. Deskriptive Beschreibung der Cluster 39

3.1.2. Vergleich des Gesangsdendrogrammes mit den phyletischen Daten der *Acrocephalinae* 55

3.2. Multiple Regressionsanalyse 63

3.2.1. Zeitliche Merkmale des Gesanges 64

3.2.2. Gesangsmerkmale der Tonhöhe 73

3.2.3. Gesangsmerkmale der Komplexität 76

3.2.4. Singwarte 79

3.3. Phylogenetische Korrektur 80

4. DISKUSSION 91

4.1. Einfluss der Evolutionsfaktoren auf den Gesang 91

4.1.1. Jahresperiodische Organisation 92

4.1.2. Paarungssystem 101

4.1.3. Habitat 102

4.1.4. Körpergröße/Gewicht 109

4.2. Gesamtdiskussion 109

5. ANHANG 115

6. LITERATURVERZEICHNIS 127

Danksagung 138

Lebenslauf von Bärbel Fiedler 139

I. Zusammenfassung

In meiner Arbeit untersuche ich das Zusammenspiel verschiedener Faktoren auf die Evolution eines Verhaltensmerkmales, dessen Mechanismen noch wenig verstanden sind. Als Modellgruppe dienen die *Acrocephalinae*, bestehend aus den Gattungen *Acrocephalus*, *Hippolais* und *Chloropeta*. Sie eignen sich durch ihre unterschiedliche Ökologie, Sozialsysteme und Morphologie, aber auch durch gut untersuchte Phylogenie besonders für eine derartige Untersuchung. Der Gesang der Gruppe ist erstaunlich variabel, da die Einzelmerkmale, die einen artspezifischen Gesang charakterisieren, stark variieren. Die einzelnen Gesangsmerkmale können durch unterschiedliche selektive Zwänge wie Morphologie, Ökologie, Sozialsystem oder auch aufgrund der genetischen Nähe verwandter Arten geformt worden sein. So ist die Frage der vorliegenden Dissertation: „Sind Ähnlichkeiten im Gesang der *Acrocephalinae* aufgrund adaptiver Anpassungen an morphologische, ökologische oder soziale Faktoren entstanden (konvergente Entwicklung), oder beruhen sie mehr auf homologer Entwicklung durch die phylogenetische Nähe der Arten zueinander?“

Um diese Frage zu klären wurde der Gesang der 33 untersuchten Arten in einzelne Merkmale wie Elementlänge, Elementabstand, Gesangslänge, Pausenlänge, Gesangstyp (Strophe und kontinuierlich), Tempo, Tonhöhe (minimale, mittlere und maximale Frequenz), Bandbreite des Gesanges, Repertoiregröße, Imitationsanteil, Singverhalten (Benutzung einer Singwarte oder Singen aus der Vegetation) zerlegt und quantitativ erfasst.

Als mögliche Einflussfaktoren wurden untersucht: die jahresperiodische Organisation (Zugverhalten, Aufenthaltsdauer im Brutgebiet, Dauer der Brutperiode), Habitat (Vegetationstyp, Vegetationshöhe, verschiedene Dichtekategorien der Vegetation in verschiedenen Höhen, Beschaffenheit des Untergrundes), Sozialsystem (Monogamie, Polygynie, Helfersystem, Promiskuität und der väterliche Anteil bei der Aufzucht) und die Morphologie (Körpermasse in Gramm). Der Einfluss der Phylogenie wurde durch die genetischen Distanzen (Sequenzdivergenzen des Cytochrom-b-Gens) erfasst.

Als erstes wurde nach Ähnlichkeiten im Gesang der gesamten Gruppe gesucht und danach, welche Einzelmerkmale die Variation am meisten bestimmen. Zu diesem Zweck wurden eine Clusteranalyse und eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt. Es zeigt sich, dass der Gesang von fast allen Merkmalen beeinflusst wird, aber am meisten von Gesangslänge, Gesangstyp, Frequenz und Imitation. Diese Gesangsmerkmale bestimmen vorwiegend die entstehenden Cluster im erarbeiteten Ähnlichkeits-Dendrogramm. Weitere Gesangsmerkmale wie Repertoiregröße, Elementlänge und Tempo charakterisieren die Gesänge der Arten weniger markant. Ein Vergleich dieses Dendrogramms der Gesänge mit dem molekularen Stammbaum der *Acrocephalinae* zeigt einen starken Einfluss der Phylogenie, aber auch einige Abweichungen, die durch Anpassungen entstanden sein dürften. Um dies zu prüfen, wurden eine multiple Regression und eine anschließende phylogenetische Korrektur durchgeführt.

Das Ergebnis zeigt die unterschiedlich starke Beeinflussung der einzelnen Gesangsmerkmale durch die Evolutionsfaktoren und die Phylogenie. Die Repertoiregröße, Elementlänge und die mittlere Frequenz korrelieren mehr mit der Aufenthaltsdauer im Brutgebiet und der Vegetationshöhe als mit der Phylogenie, andere Gesangsmerkmale wie die Gesangslänge korrelieren ausschließlich mit der Phylogenie. Zugvögel haben aufgrund der sexuellen Funktion ihres Gesanges einen höheren, komplexeren Gesang mit auffälligem Singverhalten evolviert. Die vermehrt territoriale Funktion bewirkt bei Standvögeln einen deutlich einfacheren, stereotypen und tieferen Gesang. Die Elementlänge hat sich angepasst an die akustischen Bedingungen im Habitat in Abhängigkeit von der Vegetationshöhe. Ungünstige Akustik wird durch Akkumulation langer Elemente zu einem lang andauernden Signal umgangen. Andere Einflussfaktoren wie die Körpergröße, verschiedene Habitatvariablen und Sozialsystem haben keinen Einfluss auf die Gesangsmerkmale bzw. überlagern nur das phylogenetische Signal im Gesang.

II. Summary

In this work I analyze how different features cooperate in the evolution of behavior characteristics. These evolutionary correlates are poorly known. My model group is *Acrocephalinae* including genus *Acrocephalus, Hippolais and Chloropeta*. They are suited for this analyzes by their interspecific variation in ecology, social behavior and morphology and well analyzed phylogeny. The song of the *Acrocephalinae* is a conspicuous phenomenon, which is characterized by various acoustic traits showing a great variation even between closely related species. Morphology, ecology, social system and phylogeny can affect these acoustic traits in different ways. So the main question in my work is: "Are the similarities of the song originated from adaptations to morphological, ecological and social traits (convergence), or are they based more on the phylogenetic relationships of *Acrocephalus* warbler."

To answer this question I split the song of 33 *Acrocephalus* species in vocal characteristic like duration of elements and intervals, duration of song and rest, song type (verse or continuous), time, frequency (minimal, maximal, medium), bandwidth, repertoire size, vocal mimicry and singing behavior (singing from exposed perches or within vegetation).

Vocal characteristics can be affected by migration behavior (month in breeding area; duration of breeding season), habitat (type of vegetation, high and dense of vegetation; kind of underground), social system (monogamy; polygamy; promiscuity; degree of parental care) and the morphology (weight of the species). The phylogeny is measured by the genetic distance (sequence divergence in cytochrome-b-gene.)

First, I was looking for similarities in the song between the species and which vocal characteristic determine the variation in the song of the whole group. I did this by cluster analyze and principal component analyze. The most important traits are duration of song, frequency and vocal mimicry. Other features like repertoire size, duration of elements and time determine also the variation of song, but not so strong. Comparing the cluster analyze

of the song with the genetic tree the song of *Acrocephalus* group shows a strong phylogenetic signal, but also some differences to the genetic tree. Maybe these differences develop by adaption. So I did further analyses (multiple regression and phylogenetic correction) to get an idea of the evolutionary change in the song of *Acrocephalus* warbler.

My result shows an unequal influence of the evolutionary factors and phylogeny on the song characteristics. Repertoire, duration of elements and the frequency correlates more with migration behavior and height of vegetation. The phylogeny has a strong effect on the duration of song. The sexual function of song in migratory bird develops a higher and more complex song and a conspicuous singing behavior. Non migration birds develop a more simple, stereotype and deeper song because of the territorial function of the song. The variation in element duration is an adaption on the acoustic in the special habitat of the species. Because of the reverberations in some habitats the species there have long elements superimposing on reflections and therefore the birds get a longer and louder signal. Other evolutionary factors (weight, other features of habitat and social system) have no influence of the evolution of song at the *Acrocephalus* warblers.

III. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1 Reiner Ton von A. dumetorum 1 (Quelle: MPI Radolfzell) 10

Abbildung 2 Klänge von A. paludicola 1 (Quelle: MPI Radolfzell)..... 10

Abbildung 3 Komplexe Klänge bei H. icterina 47555 (Quelle: British Sound Library) 11

Abbildung 4 Rasche Frequenzmodulation bei H. elaeica 15963 (Quelle: British Sound Library) 11

Abbildung 5 Geräusche bei A. paludicola 1 (Quelle: MPI Radolfzell) 12

Abbildung 6 Typischer Wechsel zwischen Pfeiftönen und schnarrenden Geräuschen bei A. schoenobaenus 6 (Quelle: Vogelstimmen Europas CD)..... 12

Abbildung 7 Elementlänge, Elementabstand und Frequenzlage bei H. elaieca 15963 (Quelle: British Sound Library)..... 13

Abbildung 8 Spektrogramm des Strophengesanges von H. polyglotta 47562 (Quelle: British Sound Library)..... 15

Abbildung 9 Spektrogramm des kontinuierlichen Gesanges von A. baeticatus 47705 (Quelle: British Sound Library)..... 16

Abbildung 10 Kladogramm der Acrocephalinae 21

Abbildung 11 Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger in eine Verlandungszonen; (aus Glutz von Blotzheim & Bauer; nach Leisler, 1988) 28

Abbildung 12 Vegetationsprofil der Vegetationstypen 1 (Schilf), 3 (Scrub) und 4 (Gebüsch mit dichtem Unterwuchs) 32

Abbildung 13 Vegetationsprofil der Vegetationstypen 2 (Hochstauden, Gebüsch und Gras) und 5 (Wald, Waldrand) 32

Abbildung 14 Daten der 1. Hauptkomponente pro Cluster. 42

Abbildung 15 HK_1 gegen HK_2 abgebildet..... 43

Abbildung 16 Dendrogramm aller untersuchten Arten..... 60

Abbildung 17 Sonagramm von *A. melanopogon* 61

Abbildung 18 Sonagramm von A. newtoni 95787. 62

Abbildung 19 Repertoiregröße vs Aufenthaltsdauer in Monaten 84

Abbildung 20 Mittlere Frequenz (Hz) vs Aufenthaltsdauer in Monaten 86

Abbildung 21 Elementlänge (s) vs Vegetationshöhe (m) 88

IV. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 Komponentenladungsmatrix der Hauptkomponentenanalyse 39

Tabelle 2 Mittelwerte der ersten vier HK pro Cluster. 42

Tabelle 3 Regressionszusammenfassung der Elementlänge 64

Tabelle 4 Regressionszusammenfassung des Elementabstandes 66

Tabelle 5 Regressionszusammenfassung des Tempos 67

Tabelle 6 Multiple Regressionszusammenfassung der Pausendauer im gesamten Datensatz 68

Tabelle 7 Multiple Regressionszusammenfassung der Gesangslänge im gesamten Datensatz 68

Tabelle 8 Regressionszusammenfassung des Gesangstyps 71

Tabelle 9 Regressionszusammenfassung der Tonhöhe und der Bandbreite 75

Tabelle 10 Regressionszusammenfassung der Repertoiregröße 78

Tabelle 11 Regressionszusammenfassung der Imitation 79

Tabelle 12 Regressionszusammenfassung der Singwarte 80

Tabelle 13 Regression des reduzierten Datensatzes mit und ohne phylogenetische Regression 81

Tabelle 14 Phylogenetische Korrektur der Merkmale Vegetationshöhe, Mittlere Frequenz, Repertoiregröße 89

Tabelle 15 Korrelationsmatrix der Evolutionsfaktoren 90

Tabelle 16 Zusammenfassung der Ergebnisse der Gesangsevolution unter Einbeziehung sämtlicher Einflussgrößen ……110

Tabelle 17 Funktion der einzelnen Gesangsmerkmale und Beeinflussung durch die Evolutionsfaktoren ……111

Tabelle 18 Körpergewicht der Acrocephalinae aus John & Dunning (1992)……...115

Tabelle 19 Einteilung der Arten im jeweiligen Habitattyp ……..116

Tabelle 20 Einteilung der Arten nach dem Untergrund …… 116

Tabelle 21 Einteilung der Arten nach dem Zugverhalten und der Aufenthaltsdauer im Brutgebiet im Monaten in Klammern …… 118

Tabelle 22 Dauer der Brutperiode bei den Acrocephalinae …… 119

Tabelle 23 Einteilung der Acrocephalinae nach dem Paarungssystem und in Klammern der Anteil des Vaters an der Aufzucht …… 120

Tabelle 24: Einteilung der Arten nach ihrem Imitationsanteil …… 121

Tabelle 25 Einteilung der Acrocephalinae nach ihrem Singverhalten …….. 121

Tabelle 26 Gesangsdaten …….. 122

Tabelle 27 Herkunft der Gesänge …… 126

1. Einleitung und Fragestellung

1.1. Allgemeines zur Evolution

Es sind weltweit über 9000 Vogelarten bekannt, die sich nicht nur in Größe und Gefiederfärbung, sondern auch in ihrem Gesang und Lautäußerungen unterscheiden. Gerade in der Ordnung der *Passeriformes* zeigt sich eine enorme Formenvielfalt des Gesanges, der nicht nur artspezifisch, sondern teilweise auch individuell variiert. Woher kommt diese unendliche Formenvielfalt des Gesanges? Durch individuelle Unterschiede, der Varianz in einem Merkmal, kommt es zum unterschiedlichen Überlebenserfolg seiner Träger. Es wird selektiert. Träger bestimmter Merkmale können besser überleben und produzieren mehr Nachkommen und geben ihre positiven Eigenschaften an diese weiter. Somit wird die biologische Fitness eines Tieres erhöht. Nach Kappeler (2006) wird diese definiert als der Gesamtfortpflanzungserfolg. Selektion findet unter verschiedenen Gesichtspunkten statt. Zum einem selektiert die natürliche Selektion durch Varianz im Überleben und nach Merkmalen, die zum Überleben einer Art notwendig sind. Neben der natürlichen Selektion gibt es die sexuelle Selektion. Diese ist nicht das Gegenteil der natürlichen Selektion und ist nach Darwin (1871) auch kein Spezialfall. Vielmehr fallen alle Merkmale unter den Einfluss der sexuellen Selektion, die zu Variation im Fortpflanzungserfolg (im Unterschied zum Überlebenserfolg) innerhalb eines Geschlechtes führen. Die Überlebensrate der gezeugten Jungen, welche die Fitness definiert, steht unter dem Einfluss der natürlichen Selektion (Kappeler, 2006).

1.2. Funktion des Gesanges und sexuelle Selektion

Gesang ist ein Merkmal, das nicht direkt zum Überleben eines Vogels beiträgt, wie z.B. das Nahrungssuchverhalten oder Vermeidungsstrategien von potentiellen Beutegreifern. Vielmehr steht er im Dienste der Reproduktion und des Territorialverhaltens. Seine Funktionen sind die Partnerwerbung (mate attraction), die Arterkennung und die Etablierung und Verteidigung von Territorien [(Badyaev & Leaf, 1997), (Gil & Gahr, 2002)]. Nach Read & Weary (1992) ist er ein sexuell selektiertes Merkmal. Die Aufgaben des Gesanges sind bei

unterschiedlichen Arten zwar ähnlich, aber nicht identisch. Durch kleine Verschiebungen in der Priorität des Gesanges können große Unterschiede in der phänotypischen Ausprägung entstehen (ten Cate, 2004). Intrasexuelle Selektion fördert Merkmale, welche die Wahrscheinlichkeit erhöhen, zum Fortpflanzungserfolg zu kommen und richten sich v.a. an die Mitglieder desselben Geschlechtes. Nach Darwin (1871) zählen neben Mut und Aggressivität in Kämpfen auch Ornamente und Vorrichtungen zur Produktion von Klängen und Düften zu intrasexuell selektierten Merkmalen. Gerade im akustischen und visuellen Bereich gibt es spektakuläre Anpassungen im Tierreich. Ein Beispiel hierfür ist der Gesang der Singvögel. Er ist ein Indikator zur Qualität und Kondition des Männchens. Dies richtet sich an männliche Konkurrenten als auch an zukünftige Partnerinnen. Nach der „Handicap-Hypothese“ von Zahavi (1975) schränken diese Ornamente die Überlebenschance des Männchens ein. Nur in guter körperlicher Verfassung können sie überleben. Diese guten genetischen Eigenschaften werden durch die Ausprägung der Ornamente an Weibchen adressiert. Trotz der Behinderung durch die Ornamente sind sie fähig zu überleben. Der Gesang von Singvögeln kann Aufschluss über den Gesundheitszustand, das Alter und Aufzuchtbedingungen liefern. Dies zeigen Arbeiten an Staren (*Sturnus vulgaris*) (Eens & Pinxten, 1992), Schilfrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaenus*) [(Buchanan et al. 1999), (Buchanan & Catchpole, 2000)] und Drosselrohrsänger (*Acrocephalus arundinaceus*) (Nowicki et al., 2000).

Männchen erhöhen ihren Fortpflanzungserfolg durch eine Erhöhung der Paarungsrate. Weibchen können ihren Fortpflanzungserfolg entweder dadurch erhöhen, indem sie mehr Zeit und Energie in die Aufzucht der Jungen stecken oder durch die Wahl eines richtigen Partners. Sie können direkte Vorteile aus der Partnerwahl ziehen, wie ein gutes Territorium mit ausreichender Nahrung, einen guten Beschützer und väterliches Investment oder sie ziehen indirekte Vorteile durch genetische Qualität. Diese werden an die Jungen weiter vererbt und spiegeln sich in Erhöhung der Fekundität, der Überlebensrate der Nachkommen und Attraktivität der Jungen wider (Kappeler, 2006). So zeigen z.B. Hasselquist et al. (1996),

dass die Überlebensrate von Drosselrohrsängerjungen korreliert mit dem Gesang des Vaters. Die Partnerwahl des Weibchens (female choice) basiert entweder auf der direkten Wahl oder der Abweisung des Männchens. Die intersexuelle Selektion zielt auf Merkmale, die Männchen einsetzen, um Weibchen für sich zu gewinnen. Es zeigt sich, dass Weibchen bestimmte Merkmale bei Männchen bevorzugen wie z.B. die Weibchen von Sumpfrohrsänger (*A. palustris*), Schilfrohrsänger (*A. schoenobaenus*) und Drosselrohrsänger (*A. arundinaceus*) und von Staren (*S. vulgaris*). Sie alle bevorzugen Männchen mit einem großen Repertoire [(Bell & Borowiec, 2004), (Catchpole, 1980, 1986), (Catchpole & Leisler, 1986), (Mountjoy & Lemmon, 1996), (Mountjoy & Lemmon, 1991)]. Um den richtigen Partner wählen zu können, muss ein Weibchen ihn auch erkennen. Hier ist nicht nur die Güte des Männchens gemeint, sondern, ganz entscheidend, das Weibchen muss den potentiellen Partner durch seinen Gesang als ein Mitglied derselben Art identifizieren können. Durch Hybridisierung von zwei unterschiedlichen Arten, und der daraus möglichen Unfruchtbarkeit der Jungen, hätte das Weibchen eine folgenschwere Fehlinvestition gemacht und ihre biologische Fitness gesenkt. Die Arterkennung bei Vögeln liefert Hinweise, dass angeborene Präferenzen in der sensiblen Phase durch sexuelle Prägung beeinflusst werden (ten Cate & Vos, 1999). In einer frühen Phase werden sie mit dem Gesang des Vaters (Präferenz für artspezifische Merkmale) erworben, später konsolidiert und mit dem Sexualverhalten verbunden (Oetting, 1995). Versuche an Kohlmeisen (*Parus major*) und Blaumeisen (*P. caeruleus*) zeigen, dass Partnerpräferenzen auf Artebene sowohl angeboren als auch erworben sind (Slagsvold, 2002). So ist nach Kappeler (2006) „die intersexuelle Selektion eine treibende evolutionäre Kraft bei der Artbildung, Entwicklung auffälliger Merkmale, die dem Überleben nicht förderlich sind, sowie von Geschlechtsunterschieden.“ Die interspezifische und die individuelle Varianz im Gesang bieten Vorteile im Fortpflanzungserfolg für Männchen (Erhöhung der Verpaarungen) und der Weibchen. Letztere loten anhand des Gesanges die besten Gene für ihre Nachkommen aus und erhöhen somit die Überlebenschance ihrer Nachkommen und ihre eigene biologische Fitness.

1.3. Anpassungen des Gesanges an Habitat, Morphologie, soziale Kontexte

Nicht nur in der Partnerfindung und Arterkennung spielt der Gesang eine entscheidende Rolle, sondern auch in der Erhaltung und Etablierung eines Territoriums und somit im Zugang zu Weibchen. Entscheidend ist immer, dass die Information, die der Sender vermitteln will, zum Empfänger kommt. Akustische Kommunikation bietet hier mehrere Vorteile. Akustik ist omnidirektional, und kann ohne direkten Sichtkontakt zwischen Sender und Empfänger über Hindernisse und unabhängig von den Lichtverhältnissen über längere Distanzen hin vermittelt werden. (Slabbekoorn, 2004). Probleme der akustischen Kommunikation liegen dagegen in der Degradierung und Abschwächung des Gesanges bei größerem Abstand zwischen Sender und Empfänger. Diese liegen im Amplitudenverlust, Luftturbulenzen, Wind und Temperaturgradienten, aber auch in Hindernissen wie Bäume, Äste, Blätter oder reflektierende Oberflächen. Trotzdem kommunizieren Vögel unterschiedlichster Arten v.a. akustisch in verschiedensten Habitaten. Nicht nur die Art an sich, sondern auch der Gesang passt sich über einen evolutionären Zeitraum an das Habitat an (Slabbekoorn, 2004). Dies zeigt sich auch innerhalb der *Acrocephalinae*, wie Studien von Jilka & Leisler (1974) und Heuwinkel (1990) beweisen. Selektion führt zu einer differenzierten Weitergabe und somit zu einer relativen Zunahme von Allelen, die unter den jeweiligen Bedingungen die besten Selektionseigenschaften haben. Dies nennt man nach Kappeler (2006) Anpassung. Für den Vogel ist es wichtig, dass sein Gesang die Reviergrenzen erreicht und sein Territorium ausfüllt. Deshalb sollten Habitatmerkmale, die die Transmission und die Degradierung des Gesanges affektieren, einen starken Einfluss auf die Evolution von Gesangsmerkmalen haben (Badyaev & Leaf, 1997) und zu Anpassungen führen. Habitat-abhängige Selektion kann zu Konvergenz bei Arten führen, die im selben Habitat leben. Aber es treten auch Divergenzen bei eng verwandten Arten auf, die in unterschiedlichen Habitaten vorkommen (Slabbekoorn, 2004).

Diese Habitat-abhängigen Muster im Gesang können aber durch andere Faktoren, wie

Körpergröße, Morphologie, angeborene Gesangsmerkmale und Präferenzen durch das Weibchen verwischt werden (Slabbekoorn, 2004). Das Singverhalten ist gekoppelt an spezielle morphologische Gegebenheiten des stimmbildenden Organes, welches die speziellen Bewegungen ermöglicht. Als morphologische limitierende Faktoren auf den Gesang wirken zum einen die Größe des vokalen Traktes (Schnabel, Luftröhre und Syrinx), die respiratorische Muskulatur, das Atemvolumen und zuletzt die Körpergröße [(Brackenbury, 1978) (Gaunt, 1987), (Nowicki, 1987), (Nowicki & Marler, 1988), (Wallschläger, 1980), (Ryan & Brenowitz, 1985)]. So bestimmen z.B. Schnabelgröße und Körpergröße bei Darwin - Finken (*Geospizinae)* Gesangsmerkmale wie Silbenrepetition und Frequenzbandbreite (Podos, 2001). Da sich phylogenetisch verwandte Arten in den morphologischen Voraussetzungen ähneln, zeigen sie auch Gemeinsamkeiten im Gesang auf (ten Cate, 2004).

1.4. Gesangsevolution – Beeinflussung von verschiedenen Faktoren

Der Gesang wird also von verschiedenen „Größen“ aus dem physischen, ökologischen, verhaltensbiologischen und morphologischen Bereich beeinflusst. Ein weiterer wichtiger Einflusspunkt ist die Phylogenie. Studien über die biologische Vielfalt zeigen immer mehr, dass aktuelle Merkmale nicht nur auf Adaptionen durch Selektion zurückzuführen sind, sondern auch auf die phylogenetische Geschichte [(Stearns, 1983), (Harvey & Pagel, 1991), (Edwards & Naeem, 1993), (Miles & Dunham, 1993)]. Eng verwandte Arten neigen dazu, sich zu ähneln. Dies liegt in der Entwicklungsgeschichte der Arten begründet. Durch gemeinsame Vorfahren sind bei den heutigen rezenten Arten ähnliche genetische Voraussetzungen und gemeinsame Merkmale zu finden. So kann von Feldbiologen und Populationsbiologen der Gesang als taxonomisches Mittel verwendet werden. Dieses phylogenetische Muster kann aber durch die genannten Faktoren, die zur Konvergenz im Gesang führen, verwischt und überdeckt werden. Weiterhin kann die sogenannte kulturelle Evolution, das Lernen von Gesangsteilen, den phylogenetischen Anteil überdecken (Payne, 1981). Obwohl Lernen für eine zugrunde liegende evolutionäre Flexibilität sorgt, durch die phylogenetische

Information verloren gehen kann, ist dies nicht zwingend der Fall (Slabbekoorn & Smith, 2002). Ein Grund scheint zu sein, dass das fehlerhafte Kopieren von erlernten Anteilen und deren Weitergabe an die nächste Generation durch die Erhaltung der Artspezifität begrenzt wird. Um die evolutionäre Entwicklung des Gesanges einer Art zu verstehen, muss man die verschiedenen Mechanismen der verschiedenen Selektionsdrücke und die historischen Komponenten mit einbeziehen. Diese agieren nach ten Cate (2004) zusammen, wobei die Gewichtung der einzelnen Faktoren auf die vokale Struktur variiert. Sind Gesangsmerkmale neutral zu Fitness oder die evolutionäre Veränderung wird durch genetische Korrelationen oder fehlende genetische Variation limitiert, sind diese Gesangmerkmale nicht so stark durch andere Faktoren formbar (Read & Weary, 1992). Diese multiplen Faktoren und deren Zusammenwirken während der Evolution des Gesanges sind nach Buskirk (1997) noch wenig verstanden. Nur wenige integrative Studien wie z.B. [(Wiley, 1991), (McCracken & Sheldon, 1997), (Van Buskirk, 1997), (Päckert et al., 2003)] untersuchen diese zusammenhängenden Prozesse. Anhand einzelner *Acrocephalus*-Arten wurden Adaptionen des Gesanges an Körpergröße, Habitat und Paarungssystem gezeigt. Aber das Zusammenwirken dieser Faktoren und eine phylogenetische Korrektur der möglichen Korrelationen stehen noch aus. Um diese zusammenhängenden evolutionären Prozesse besser verstehen zu können, führe ich an der Unterfamilie der *Acrocephalinae* einen solch integrativen Forschungsansatz durch.

1.5. Fragestellung

Es soll geklärt werden, woher kommen die Unterschiede im Gesang der *Acrocephalinae* aus verhaltensphylogenetischer Sicht. Durch den Vergleich des phylogenetischen Stammbaums mit den gesanglichen Daten, kann die vokale Evolution nachgebildet werden. Es soll aber nicht gezeigt werden, welche Art neue Merkmale entwickelt hat bzw. verloren hat, sondern welche vokalen Merkmale homolog und evolutionär stabil oder konvergente Anpassungen sind. Dies zu erklären, versuche ich mit Hilfe eines korrelativen vergleichenden Ansatzes unter Einbeziehung von morphologischen Faktoren, Faktoren aus der Umwelt und sozialen Verhaltensweisen. Wie wirken sich die unterschiedlichen selektiven Zwänge aus der

Morphologie, Ökologie, Sozialsysteme oder auch der genetischen Nähe verwandter Arten auf die einzelnen Gesangsmerkmale aus? Eine weitere Frage der Promotion ist: „Bewirken diese Einflussgrößen Unterschiede im Gesang der *Acrocephalinae* aufgrund adaptiver Anpassungen an morphologische, ökologische oder soziale Faktoren (konvergente Entwicklung) oder beruht die mögliche Ähnlichkeit von Arten zueinander mehr auf homologer Entwicklung, die durch die phylogenetische Nähe dieser zueinander entstanden ist?“ Durch dieses Wissen kann man die grundlegenden evolutionären Mechanismen erkennen, die zur Ausbildung des heutigen Gesanges bei den *Acrocephalinae* geführt haben.

1.6. Vorstellung der Acrocephalinae

Die Gruppe der *Acrocephalinae* eignet sich gut für diesen Modellversuch durch ihre abgestufte ökologische Trennung und abgestufte Ähnlichkeit im Aussehen und Gesang (Leisler, 1988). V.a. der Gesang zeichnet sich durch eine hohe Variabilität und bei nah verwandten Arten durch seine Differenziertheit aus (Del Hoyo, Elliot, & Christie, 2006). Diese Unterschiede im Gesang, in den Lebensweisen und der Ökologie gerade bei nahverwandten Arten als auch die Ähnlichkeiten bei nicht verwandten Arten machen den Reiz der *Acrocephalinae* aus. Die verwendeten 33 Arten haben eine gut untersuchte Phylogenie [(Helbig & Seibold, 1999), (Leisler et al., 1997), (Fergin et al., 2009)]. Die Familie der *Acrocephalinae* (53 Arten, 82 Unterarten) besteht aus den vier Gattungen *Acrocephalus* (Rohrsänger), *Hippolais* (Spötter), *Chloropeta* (Gelbschnabelrohrsänger) und *Nesilas* (nicht miteinbezogen) (Johansson et al., 2008). Diese Gattungen werden weiter in Untergattungen bzw. Claden (monophyletische Gruppe) unterteilt. Ich verwende die Einteilung nach Fergin et al. (2009) in die Claden *Acrocephalus, Calamocichla, Calamodus, Notiocichla* (mit dem *Agricola*-Komplex), *Hippolais, Iduna, Chloropeta und Phragmaticola aedon*.

In ihrem Verbreitungsgebiet und ökologischen Nischen weisen sie eine breite Variation auf. Die Ökologische Nische der Vögel wird definiert durch ökologische und verhaltens-biologische Merkmale wie Bruthabitat, Nahrung, Art der Nahrungssuche, Zugverhalten und Nesttyp (Wiens, 1998). Alle Arten der *Acrocephalinae* sind im paläarktischen Raum, der

Orientalis, Australien, auf einigen pazifischen Inseln, dem afrikanischen Kontinent, den Seychellen und den Kap Verden verbreitet. Sie besiedeln verschiedenste Habitattypen von Feuchtgebiete und Verlandungszonen mit Schilf und Röhrichtbeständen bis zum trockenem Buschland und Waldgebieten. In diesen unterschiedlichen Lebensräumen erfährt das Sozialsystem der einzelnen Arten eine große Vielfalt. Viele Arten verpaaren sich nur während der Brutzeit in den Sommerquartieren und ziehen ihre Jungen monogam auf, während andere Arten ein polygynes Paarungssystem haben oder gar promiskuitiv sind. V.a. bei den nicht oder nur wenig ziehenden Arten wie *A. melanopogon, A. baeticatus* und *A. sechellensis* entwickelt sich als Sonderfall eine Jungenaufzucht mittels Monogamie mit Helfersystem. Neben diesen Unterschieden in der Verpaarung und Aufzucht der Jungen unterscheiden sich die 33 Arten auch in ihrem Zugverhalten. Es gibt ausgesprochenen Langstreckenzieher, aber auch Arten, die nur kurze Strecken zurücklegen oder gar nicht ziehen. Letztere findet man v.a. auf den pazifischen und atlantischen Inseln und im (sub-)tropischen Afrika.

Nicht nur durch die ökologische und morphologische Variation, die sich in Anpassungen an den jeweiligen Lebensraum und v.a. in den Unterschieden in der Körpergröße zeigt, sondern auch in der Vielgestaltigkeit des Gesanges liegen die Vorzüge der *Acrocephalinae* für diese Arbeit begründet. Dieser besteht aus „unterschiedlich langen, ± kontinuierlichen, rhythmischen und unterschiedlich schnell vorgetragenen Folgen von Lauten, die knarrend, kratzend, schmatzend, pfeifenden oder eilig schwätzend klingen und in die imitierte Laute anderer Vogelarten eingeflochten sein können“ (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991). Da nicht alle Arten imitieren, zeigt sich hier auch ein unterschiedlich ausgeprägtes Lernverhalten der *Acrocephalinae*. Dieses und die gesamte Variation des Gesanges innerhalb so weniger Arten werfen die Frage auf, wie kommt es zu dieser aus verhaltensphylogenetischer Sicht. „Nur unter Berücksichtigung aller Faktoren – die auf den Gesang einwirken – kann man verstehen, warum Vögel so singen wie sie singen, warum der eine hoch singt, der andere tief, der eine schnell, der andere langsam, komplex oder einfach“ (Slabbekoorn, 2004).

2. Material und Methodik

2.1. Gesangsvariablen

Unter Gesang versteht man Lautäußerungen, die sich durch ihren komplexen Aufbau von einfachen Rufen unterscheiden. Der Gesang besteht aus verschiedenen Untereinheiten, wie Strophen, Motiven und Phrasen. Diese sind wiederum aus Einzellauten, den Elementen, aufgebaut. Nach Immelmann (1986) und Bergmann & Helb (1996) unterscheidet man den Gesang in Vollgesang, Subsong und den Jugendgesang. In dieser Arbeit wurde immer der Vollgesang der jeweiligen Art analysiert. Dies meint den voll differenzierten und lauten Gesang, der v.a. an die Fortpflanzungszeit gebunden ist. Eine Ausnahme wurde aber bei *H. rama* gemacht. Hier stammen zwei Gesänge aus dem Überwinterungsgebiet (s. Tabelle 27 im Anhang). Nach Cramp (1991) singt diese Art im Überwinterungsgebiet v.a. im Subsong. Trotzdem wurde diese Gesangsprobe genommen, um eine genügend große Stichprobe der Art zu haben. Alle untersuchten Gesänge stammen von freilebenden Vögeln. Die Gesänge wurden unter natürlichen Bedingungen im jeweiligen Verbreitungsgebiet der Arten aufgenommen.

Um den Gesang in Messwerte fassen zu können, wurde er nach folgenden Variablen aufgeschlüsselt:

- Verschiedene Elementtypen
- Zeitliche Merkmale
- Tonhöhe
- Komplexität
- Gesangstyp
- Singverhalten

2.1.1. Elementtypen

Ein Element ist die kleinste ununterbrochene Lauteinheit im Sonagramm. Im Sonagramm wird ein Element durch eine zusammenhängende Schwärzung dargestellt. Dieses kann durch Schwankungen in der Lautstärke Unterbrechungen aufweisen. Liegen diese Unter-

brechungen unterhalb 10 - 20 ms, wird es als ein Element angesehen. Nun singen Vögel viele unterschiedliche Arten von Elementen. Im Folgenden werden die Grundarten der vorkommenden Elementarten definiert.

Töne

Ein reiner Ton bildet im Sonagramm eine horizontale Linie (s. Abbildung 1). Er besteht zu jedem Zeitpunkt nur aus einer Frequenz. Seine Klangfarbe ist weich und klar. Dieser Typ von Element wird auch als Pfiff bezeichnet.

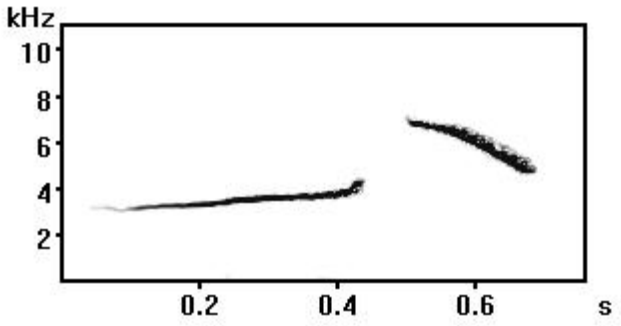

Abbildung 1 Reiner Ton von A. dumetorum 1 (Quelle: MPI Radolfzell)

Klänge

Ein Klang besteht aus mehreren parallelen Bändern (s. Abbildung 2). Das unterste Band ist der Grundton, der die Tonhöhe bestimmt (Abstand zur Grundlinie). Die oberen Bänder sind mitschwingende Obertöne. Einfache Klänge ohne große Modulationen sind in Abbildung 2 dargestellt. Komplexe Klänge zeichnen sich durch rasche Frequenzmodulationen und mitschwingenden Obertönen aus (s. Abbildung 3).

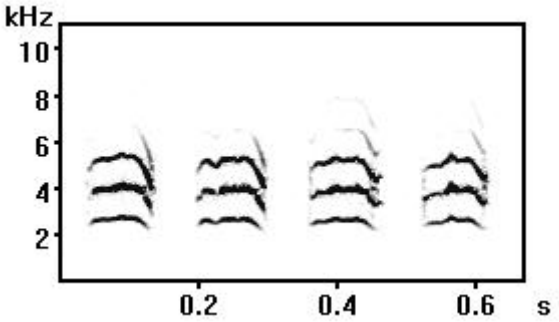

Abbildung 2 Klänge von A. paludicola 1 (Quelle: MPI Radolfzell)

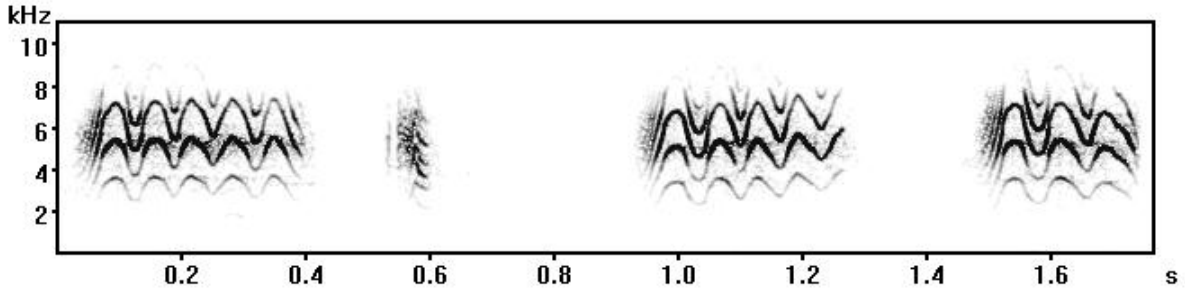

Abbildung 3 Komplexe Klänge bei H. icterina 47555 (Quelle: British Sound Library)

Frequenzmoduliertes Element

Diese Elemente zeichnen sich durch mehr oder weniger schnelle Änderungen der Tonhöhen aus, die sich im Sonagramm durch auf- oder abwärts gerichtete Linien darstellen. Schnelle und rhythmische Modulationen ergeben charakteristische Bilder im Sonagramm (s. Abbildung 3 und Abbildung 4).

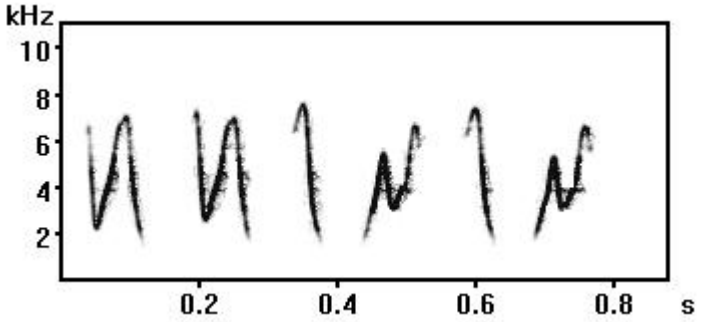

Abbildung 4 Rasche Frequenzmodulation bei *H. elaeica 15963* (Quelle: British Sound Library)

Geräusche

Geräusche sind Elemente, bei denen die Frequenzen über einen weiten Tonhöhenbereich verteilt sind. Diese Geräusche klingen oft sehr hart und die Frequenzbilder sind nur noch z.T. erkennbar (s. Abbildung 5) (Bergmann & Helb, 1996).

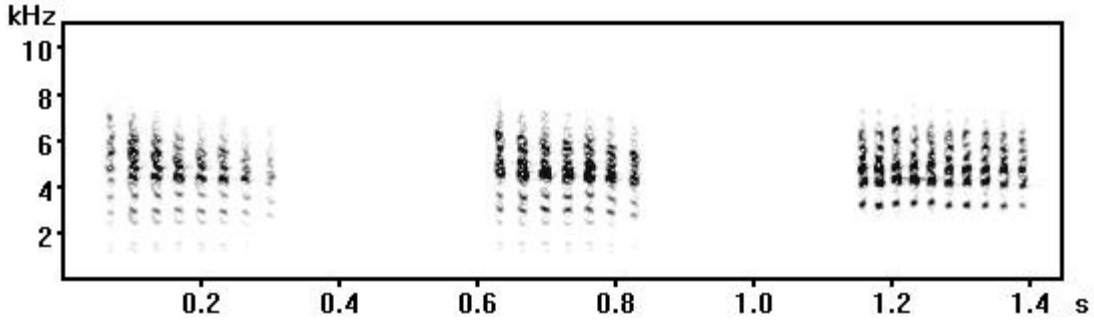

Abbildung 5 Geräusche bei *A. paludicola 1* (Quelle: MPI Radolfzell)

Der Gesang eines jeden Vogels besteht aus vielen verschiedenen Typen von Elementen, die sich in ihrer Klangfarbe und Tonhöhe differenzieren. Diese Aneinanderreihung und unterschiedliche Kombinationen von Elementen ergeben so den jeweils arttypischen Gesang (s. Abbildung 6). Werden typgleiche Elemente mehrmals aneinander gereiht, so nennt man dies eine „Phrase“. Eine längere Folge von typverschiedenen Elementen, die in der gleichen Reihenfolge mehrmals wiederholt werden, nennt man „Motiv“. Viele Arten bauen Phrasen und Motive in ihren Gesang mit ein, können aber ihre Elemente auch willkürlich aneinander reihen.

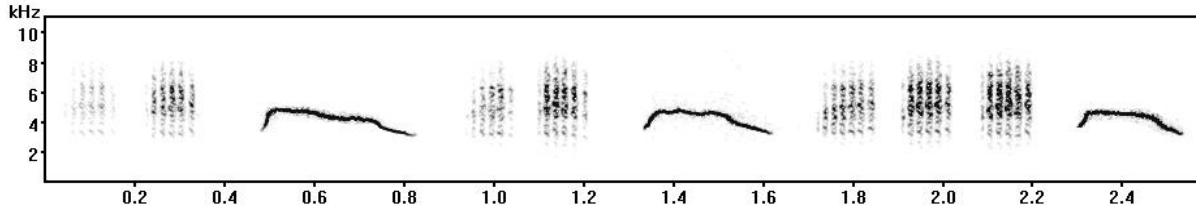

Abbildung 6 Typischer Wechsel zwischen Pfeiftönen und schnarrenden Geräuschen bei A. schoenobaenus 6 (Quelle: Vogelstimmen Europas CD)

2.1.2. Zeitliche Gesangsmerkmale

Um den Gesang der verschiedenen Arten genau untersuchen zu können, sind nicht nur die verschieden Elementtypen wichtig, sondern auch zeitliche Eigenschaften des Gesanges. Diese sind im Einzelnen folgende Merkmale:

Elementlänge und Elementabstand

Die Elementlänge beschreibt die Länge jedes einzelnen Elements, gemessen in Sekunden. Der Elementabstand umfasst den zeitlichen Abstand (s) zwischen den einzelnen Elementen, der kleiner als 0,40 s ist (s. Abbildung 7).

Gesangslänge und Pausendauer

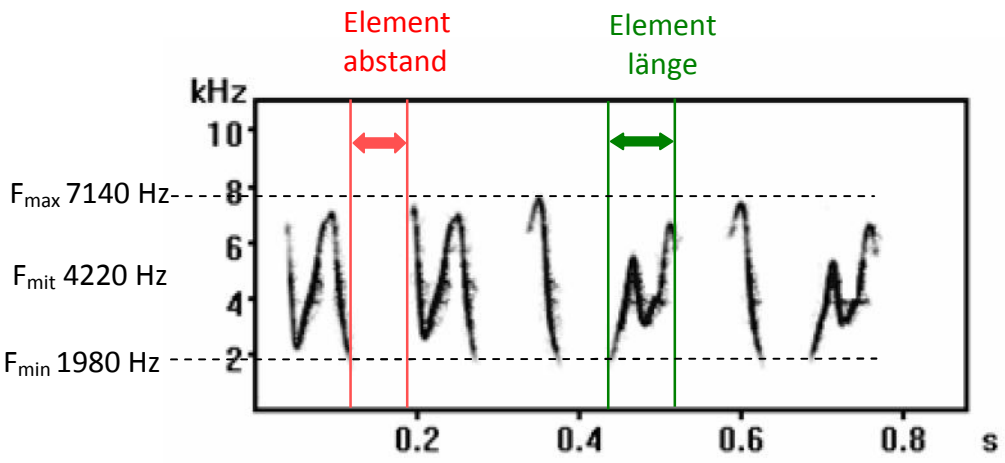

Abbildung 7 Elementlänge, Elementabstand und Frequenzlage bei *H. elaeica 15963* (Quelle: British Sound Library)

Die Gesangslänge definiert die gesungene Zeit ohne größere Unterbrechungen (< 1 s). Bei einem strophigen Gesang entspricht die Gesangslänge der Länge der einzelnen Strophen ohne Pausen. Bei kontinuierlichem Gesang der Länge eines am Stück gesungenen Bereichs von einer größeren Pause (> 1 s) bis zur nächsten.

Die Pause unterbricht den Gesang. Hier wird jede Unterbrechung des Gesanges als Pause bezeichnet die länger als eine Sekunde dauert. Diese kann in regelmäßigem Muster auftreten, wie bei Strophengesang oder unregelmäßig bei kontinuierlichen Gesang (s. Kap. 2.1.5 S. 15). Die Dauer der Pause wird wiederum in Sekunden gemessen.

Tempo

Das Tempo beschreibt, wie viele einzelne Elemente der Vogel pro Sekunde singt.

2.1.3. Tonhöhe des Gesanges

Das verwendete Akustik-Programm „Avisoft-SASLab Pro Version 4.1.“ ist so eingestellt, dass Frequenzen, die leiser als 20 dB sind, nicht mit gemessen werden. Die minimale Frequenz (F_{min}) entspricht der niedrigsten Frequenz, die oberhalb der eingestellten Schwelle von - 20 dB eine Amplitude hat, die maximale Frequenz ($F_{max.}$) ist die höchste Frequenz und die mittlere Frequenz ($F_{mit.}$) ist die Tonhöhe, unterhalb welcher 50% der Energie im Spektrum liegen (s Abbildung 7). Die Bandbreite (Hz) bezeichnet die Differenz zwischen maximaler Frequenz und minimaler Frequenz.

2.1.4. Komplexität des Gesanges

Um die Vielschichtigkeit des Gesanges erfassen zu können, werden folgende Merkmale untersucht:

Repertoiregröße

Jedes einzelne Element, das sich in seiner Grafik, zeitlichen Merkmalen und Tonhöhe von anderen Elementen unterscheidet, wird als ein spezifisches Element beschrieben und gekennzeichnet. Die Gesamtheit dieser gekennzeichneten Elemente ergibt so das Repertoire des jeweiligen Vogels.

Imitationsleistung

Bekannterweise imitieren Singvögel andere Vogelarten. Doch unterscheiden sich die Singvögel nicht nur in der Qualität der Nachahmung, sondern auch in der Quantität der nachgeahmten Arten. Die Imitationsleistung umschreibt nun die Anzahl der imitierten Arten der *Acrocephalinae*. Diese werden nach der Anzahl der imitierten Arten in drei Kategorien eingeteilt und sind in Tabelle 24 im Anhang aufgelistet:

1) Keine Imitation (Kategorie 1): Es sind keine Beispiele für Fremdimitationen bekannt.
2) Wenig Imitation (Kategorie2): Anzahl der imitierten Arten liegt unter 20.
3) Viel Imitation (Kategorie 3): Anzahl der imitierten Arten liegt deutlich über 20 verschiedenen Arten.

Die Daten für die Imitationsleistung wurden nicht aus den analysierten Gesangsproben erhoben, sondern erfolgte nach Literaturangaben und Beschreibung der Gesänge zum Imitationsverhalten der jeweiligen Art (verwendete Literatur für Gesangsdaten s. Seite 17).

2.1.5. Gesangstyp

Im Gesangstyp unterscheidet man zwei Typen. Diese sind der Strophengesang (Typ 1) und zum anderen der kontinuierlicher Gesang (Typ 2). Die Einteilung der *Acrocephalinae* ist in Tabelle 26 im Anhang zu finden.

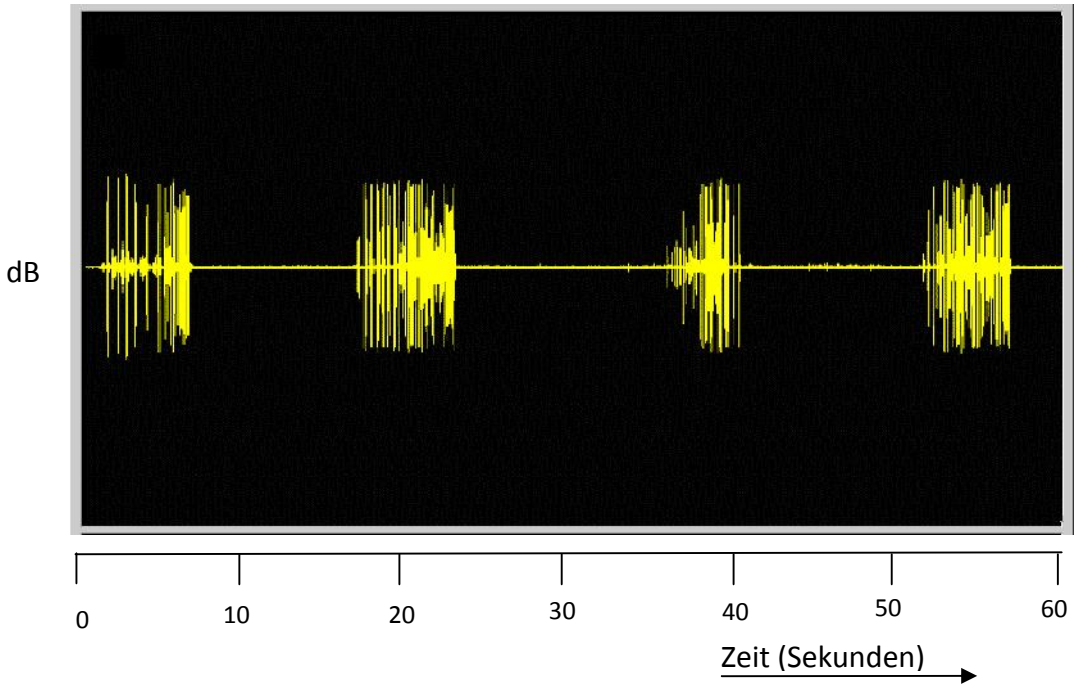

Abbildung 8 Spektrogramm des Strophengesanges von H. polyglotta 47562 (Quelle: British Sound Library)

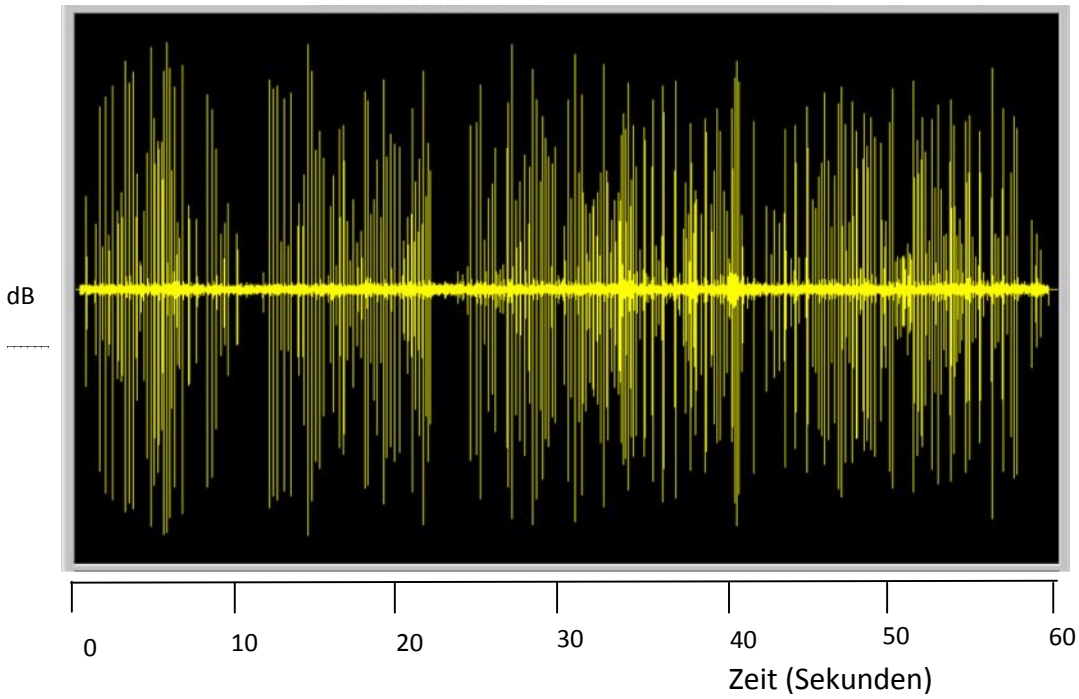

Abbildung 9 Spektrogramm des kontinuierlichen Gesanges von A. baeticatus 47705 (Quelle: British Sound Library)

Eine Strophe ist eine zusammenhängende Folge von Elementen, die durch längere, regelmäßige Pausen von der nächsten Strophe abgesetzt ist (s. Abbildung 8). Der kontinuierliche Gesang dagegen ist eine zusammenhängende lange Folge von Elementen, variable in der Länge und ist durch kurze, unregelmäßige Pausen unterbrochen (s. Abbildung 9)

2.1.6. Singverhalten

Hier werden die Position des Vogels im jeweiligen Habitat und sein Verhalten beim Singen beschrieben. Dieses kann sich in folgenden zwei Punkten unterscheiden, nach denen die untersuchte Vogelgruppe eingeteilt wird:

1) Singen aus der Vegetation heraus oder
2) Benutzung einer Singwarte oder Singflug: der Vogel singt von erhobener Position über die Vegetation hinweg oder er startet zu einem Singflug

Die Einteilung der *Acrocephalinae* nach ihrem Singverhalten ist in Tabelle 25 im Anhang zu sehen.

Diese Daten wurden aus der Literatur für Gesangsdaten erhoben:
Cramp (1991), Dowsett-Lemaire (1994), Hazevoet (1995), Urban et al. (1997), Baker (1997), Maclean et al., Hammao & EdaFujiwara (2004)

2.2. Datenerhebung

2.2.1. Gesangsdaten

Von heimischen Rohrsängerarten wurde der Gesang im Freiland aufgenommen (Kassettenrecorder der Firma „Sony“ und Mikrophon von „beyerdynamic MCE 86 N©). Dabei wurden die Vögel in keiner Weise angelockt, so dass der aufgezeichnete Gesang dem normalen Reviergesang entspricht. Die übrigen Gesänge stammen aus der British Sound Library und Library of Natural Sound at the Cornell Labratory of Ornithology oder diversen CDs (s. Tabelle 27 im Anhang,)

Anschließend wurde der Gesang mit dem Akustik-Programm „Avisoft-SASLab Pro Version 4.1.“ analysiert, die Sonagramme über Microsoft Word 2000 Professional ausgedruckt.

Mit Hilfe des Sonagrammes konnten die einzelnen Elemente des Gesanges erfasst und nach den oben beschriebenen Variablen gemessen werden.

Identifizierung der Elemente

Jedes typisierte Element zeichnet sich durch eine spezielle Morphologie, Frequenzlage und Elementlänge aus. Identische Elemente bekamen die gleiche Nummer. Jedes typisierte Element wurde einmal gemessen (Frequenz, Elementlänge, Elementabstand). Dies bezog sich auf die gesamte Gesangsprobe von 2 Minuten eines jeden Vogels. Wiederholte ein Vogel am Ende des Gesanges Elemente aus dem Anfangsbereich, wurden diese nicht mehr neu vermessen. Diese Typisierung der Elemente erfolgte visuell aus dem Ausdruck und digital auf dem Sonagramm.

Bildung des Artspezifischen Mittelwertes für die einzelnen Gesangsvariablen

Um von jeder Art für jede Gesangsvariable einen artspezifischen Mittelwert zu bekommen,

wurden nach Möglichkeiten fünf individuelle Gesänge analysiert (s. Tabelle 27 im Anhang). Jede Gesangsprobe wurde mit Aufnahmenummer und Artnamen gekennzeichnet. Die analysierte Gesangsprobe umfasst 2 Minuten reine Singdauer.

Jedes typverschiedene Element wurde einmalig gemessen. So bekam ich von jedem Männchen entsprechend seines Repertoires eine große Anzahl von Messwerten. Über diese wurde dann der individuelle Mittelwert gebildet. Der artspezifische Mittelwert wurde über diese individuellen Mittelwerte gebildet. So ergaben sich die Daten für die Frequenzen, Bandbreite, Elementlänge, Elementabstand, Pausen- und Strophenlänge. Pro Strophenlänge wurde die Anzahl aller gesungen Elemente gezählt und durch die Strophenlänge geteilt. So wurde berechnet, wie viele Elemente der Vogel pro Sekunde singt (Tempo). Der individuelle Mittelwert im Tempo ergab sich aus diesen Werten pro Strophe, der artspezifische Mittelwert im Tempo ergab sich wiederum aus den individuellen Mittelwerten.

2.2.2. Phylogenetische Daten

Ich beziehe mich hier auf die Untersuchungen von Fergin et al. (2009), Helbig & Seibold (1999), Leisler et al. (1997). Die Einteilung der *Acrocephalinae* in die Claden erfolgt rein nach ihrem Verwandtschaftsgrad (Sequenzdivergenz in % des Cytochroms-b-Gen) und nicht nach morphologischer Ähnlichkeit. Zur Veranschaulichung der phylogenetischen Verhältnisse liegt ein Kladogramm vor (s. Abbildung 10, S. 21). Die Baumtopologie wird zum optischen Vergleich mit dem Gesangsdendrogramm (s. Kapitel 3.1.2, S. 60) gebraucht; es sind daher keine Bootstrap-Werte (%) im Kladogramm angegeben.

Clade 1: Große Rohrsänger

Diese umfasst die Arten *A. arundinaceus, A. australis, A. stentoreus, A. orientalis und A. griseldis*. Diese Arten zeichnen sich durch ihre große Körpergröße und ein ungestreiftes Gefieder aus.

A. griseldis zeigt deutliche morphologische Unterschiede zu *A. arundinaceus*. So ist er etwas kleiner, mit olivbrauner Oberseite und einer rein weißen Kehle und einem schlanken

Schnabel. Sein Vorkommen ist isoliert am unteren Euphrat und Tigris im Röhricht. Genetische Untersuchungen (Helbig & Seibold, 1999) zeigten, dass er sich deutlich von anderen großen Rohrsängern differenziert (8,90 – 10,10% Sequenz-Divergenz). Er steht an der Basis des Clusters der Großen Rohrsänger.

A. arundinaceus ist der größte Rohrsänger mit einem braunen einfarbigen Gefieder, einem langen kräftigen Schnabel und einem lauten Gesang. Sein Verbreitungsgebiet reicht von Europa bis Zentralasien. Die Nominatform ist in Europa zu finden, die Unterart *A. zarundnyi* im östlichen Verbreitungsgebiet. *A. arundinaceus* ist von dem monophyletischen Komplex *A. orientalis, A. stentorues und A. australis* eine isolierte Linie. *A. stentoreus* ist etwas südlicher als *A. arundinaceus* zu finden. Die beiden Arten treten an einigen Überlappungszonen (Nordisrael, Zentral Asien im Aralsee) in Kontakt. Das Vorkommen von *A. stentoreus* ist lückenhaft von Israel, über Nordost Afrika, Arabien bis ins südliche Zentral-Asien und den Philippinen (*A. st. harteri*). Er wird in mehrere Unterarten eingeteilt, die aber alle sehr eng miteinander verwandt sind (Sequenz-Divergenz 0,19 – 1,06%; Helbig & Seibold 1999). *A. australis* wird in der Literatur [(Cramp, 1991), (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991), Baker (1997)] oft als eine Unterart von *A. stentoreus* bezeichnet. Die genetischen Untersuchungen von Leisler et al. (1997) und Helbig & Seibold (1999) zeigten aber, dass er eine eigene Art ist. Die genetischen Unterschiede zu *A. stentoreus* (5,20 % Sequenz-Divergenz) sind deutlich größer als zwischen den anderen Unterarten von *A. stentoreus* und auch deutlich größer als zwischen *A. stentoreus und A. orientalis*. So wird er dementsprechend hier als eine eigene Art behandelt. *A. australis* kommt im nördlichen und südlichen Australien vor, ist von mittlerer Größe und ähnelt in der Morphologie *A. stentoreus. A. orientalis* ist im Osten Asiens, südöstlichen Sibirien, östlichen China und in Japan zu finden. Er ist sehr ähnlich zu *A. arundinaceus*, aber etwas kleiner mit mehr olivgrauer Oberseite und etwas weiß an der Unterseite. *A. orientalis und A. stentoreus* zeigen innerhalb dieser Clade den engsten Verwandtschaftsgrad mit einer Sequenz-Divergenz von 4,20% zu einander auf. Es wird

vermutet, dass diese beiden Arten paraphyletisch miteinander verwandt sind (Helbig & Seibold, 1999).

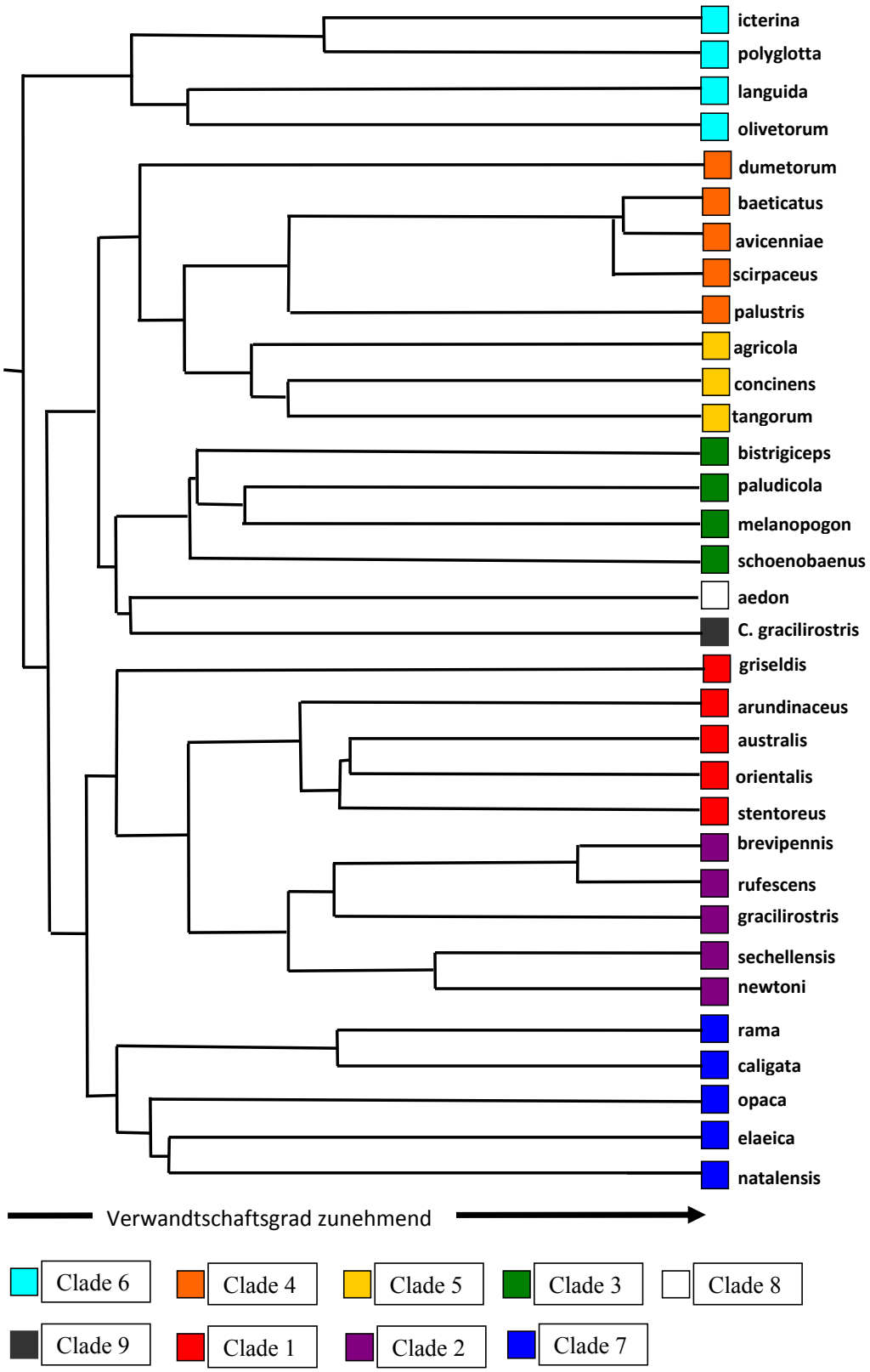

Abbildung 10 Kladogramm der Acrocephalinae

Clade 2: *Calamocichla*

Diese monophyletische Gruppe kommt ausschließlich im afrotropischen Raum vor. Sie ist auf Cladenniveau die nächst verwandte Gruppe zu der Clade 1. Sie umfasst die Arten *A. brevipennis, A. rufescens, A. gracilirostris, A. newtoni und A. sechellensis*. Der endemisch auf den Kap Verden vorkommende *A. brevipennis* und der im Zentralwest Afrika verbreitete *A. rufescens* sind eng miteinander verwandt (2,20% Sequenz-Divergenz). Von den übrigen Cladenmitgliedern sind sie klar differenziert (7,70 – 10,90% Sequenz-Divergenz).

Die anderen drei Arten kommen mehr im südöstlichen Afrika (*A. gracilirostris*), Madagaskar (*A. newtoni*) und den Seychellen (*A. sechellensis*) vor. *A. sechellensis* ist mit den beiden anderen Arten mit einer Differenz zwischen 4,15 und 4,70% verwandt. *A. newtoni* und *A. sechellensis* haben vermutlich einen gemeinsamen Vorfahren, haben sich aber genetisch weit von einander entfernt (4,70% Sequenz-Divergenz). *A. gracilirostris und A. newtoni* sind deutlich von einander differenziert. Die Sequenz-Divergenz beträgt 7,50%.

Die fünf *Calamocichla*-Arten sind alle mittelgroß mit einer dunklen olivbraunen Oberseite und einer weißlichen Unterseite. Es ist keine besondere Gefiederzeichnung vorhanden.

Clade 3: *Calamodus* (Kleine gestreifte Rohrsänger)

Das markanteste Kennzeichen dieser vier Arten ist das Streifenmuster am Kopf. Dieses besteht aus einem deutlichen, dunklen Augenstreifen, einem mehr oder weniger breiten weißen Überaugenstreifen und einem dunklen Scheitel oder Scheitelstreifen (*A. paludicola*). Diese ebenfalls monophyletische Clade besteht aus *A. bistrigiceps, A. schoenobaenus, A. paludicola und A. melanopogon. A. melanopogon* kann in die beiden Unterarten *A. melanopogon* und den weiter östlich vorkommenden *A. m. mimicus* unterteilt werden. Für diese Studie wurde nur die Nominatform *A. melanopogon* verwendet. Die Sequenz-Divergenz Werte aller vier Arten dieser Clade liegen in einem Bereich zwischen 7,40 und 12,00%. Dies zeigt, dass alle vier sich gleich weit von einander entfernt haben. Diese Beziehung dieser vier Arten konnten aber noch nicht endgültig aufgelöst werden.

A. paludicola ist vom östlichen Europa (im Norden Polens) bis zum Ural zu finden, *A. schoenobaenus* ist von Mitteleuropa, über Skandinavien bis nach Sibirien. Er kommt von den borealen Zonen bis in mediterrane Steppenzonen vor ohne in Unterarten untergliedert zu werden (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991). *A. bistrigiceps* ist im östlichen Asien vom südöstlichen Sibirien, der nördlichen Mongolei, Teilen Chinas bis nach Japan verbreitet (Baker, 1997).

Clade 4: *Notiocichla* (Kleine einfarbige Rohsänger)

Diese Clade umfasst die Arten *A. scirpaceus* und seine Nächstverwandten in Afrika *A. baeticatus und A. s. avicenniae* und weiter *A. palustris* und *A. dumetorum*. Diese vier Arten sind sich äußerlich sehr ähnlich. Sie sind alle ohne besondere Gefiederzeichnung, haben eine braun bis olivfarbene Oberseite, der Bauch ist weiß bis cremefarben. Manchmal sind sich die einzelnen Arten so ähnlich, dass man sie im Feld optisch miteinander verwechseln kann. Es gibt aber bei den einzelnen Arten in der Gefiederfärbung geografische feine Unterschiede. So sind z.B. die östlichen Teichrohrsänger (*A. s. fuscus*) etwas kräftiger gefärbt als die westliche Nominatform. Morphologische Unterschiede zwischen den vier Arten bestehen in der Größe und in der Länge der Flügel (Zugvögel haben längere Flügel). Das deutlichste Unterscheidungsmerkmal zwischen den fünf Arten ist der differenzierte Gesang.

Der Teichrohrsänger *A. scirpaceus* ist als Nominatform in Süd-, Mittel- und Zentraleuropa zu finden. Auch im südlichen Skandinavien ist er vertreten. Abgetrennt zum europäischen Teichrohrsänger ist die östliche Unterart *A. s. fuscus* im vorder-, und zentralasiatischen Bereich verbreitet. Der afrikanische Vertreter des Teichrohrsängers ist *A. baeticatus*. Er kommt südlich der Sahara in Schilfgebieten vor. Diese beiden Arten sind sehr eng miteinander verwandt mit nur 1,92 % Sequenz-Divergenz. *A. avicenniae* ist am Roten Meer zu finden, wurde oft als eine Unterart zu *A. baeticatus* (Cramp, 1991) gesehen, ist aber nach genetischen Untersuchungen mit einer Sequenz-Divergenz von 2,00 bis 3,00 % als eigene Art zu sehen und näher verwandt zu *A. scirpaceus*. Diese drei Arten werden aufgrund ihrer nahen Verwandtschaft zueinander auch zum „*scirpaceus-Komplex*“ zusammengefasst.

A. palustris ist die nächst-verwandte Art zum *scirpaceus-Komplex*. Er ist in der westlichen Paläarktik fast flächendeckend zu finden. Der skandinavische Vertreter zum Sumpfrohrsänger ist der Buschrohrsänger *A. dumetorum*. Er kommt vom südlichen Skandinavien bis nach Zentralasien an den Baikalsee vor. Diese Art ist von den anderen Cladenmitgliedern genetisch gesehen isoliert mit einer Sequenzdivergenz zwischen 9,40 und 10,19 %. Seine Beziehung zu den anderen Arten ist aber noch nicht genau aufgelöst.

Clade 5: *Agricola*-Komplex

Der sogenannte Agricola-Komplex umfasst die Arten *A. agricola, A. tangorum und A. concinens*. Die genetischen Unterschiede zwischen ihnen liegen zwischen 5,6 bis 8,8 % und verdeutlichen so ihren Status von getrennten Arten zueinander. Die einheitlich gefärbten Arten kommen alle in der östlichen Paläarktik vor. *A. agricola* ist die am weitesten verbreitete Art von Zentraleuropa bis ins nördliche China. *A. tangorum* kommt nur in wenigen Teilen der Mongolei und dem nordöstlichen China vor, während das Verbreitungsgebiet des *A. concinens* lückenhaft vom nördlichen Pakistan bis in das zentrale China reicht [(Baker, 1997), (Mac Kinnon & Phillips, 2000)].

Clade 6: *Hippolais* (Gelb-Grauen Spötter)

Diese Clade ist ausschließlich im europäischen Raum, am Mittelmeer bis in den Nahen Osten und am Nordrand der Sahara zu finden. Sie umfasst vier Arten. *H. icterina* im mittel- und osteuropäischen und *H. polyglotta* im südwesteuropäischen Raum sind zwei Schwestertaxa und haben als einzige Spötter oberseits grün und unterseits gelbes Gefieder. Ihre Sequenz-Divergenz beträgt 6,45 %. *H. olivetorum* und *H. languida* sind die größten Spötter mit einheitlicher grauer Gefiederfärbung. Ihre genetische Distanz zueinander beträgt 8,7 %, aber ihre phylogenetische Beziehung als Schwesterarten ist noch nicht völlig geklärt. *H. olivetorum* kommt im Nordöstlichen Mittelmeerraum vor, während *H. languida* im Nahen und Mittleren Osten zu finden ist.

Clade 7: *Iduna* (Braune Spötter)

Diese Clade besteht aus den beiden Artenpaaren *H. caligata/H. rama* und *H. p. opaca/H. p. elaeica* und *C. natalensis* (Fergin et al., 2009). Von vielen Autoren [(Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991), (Cramp, 1991)] wird *H. caligata* als die Nominatform und *H. rama* als eine Unterart eingeteilt. Beide kommen im zentralasiatischen Bereich vor, *H. rama* mehr im südlichen Gebieten und *H. caligata* im nördlichen Steppengebieten. Die genetischen Untersuchungen zeigen, dass diese beiden Arten Schwesternarten sind, die mit einer genetischen Divergenz von 6,76% deutlich von einander getrennt sind. *H. op*aca und *H. pallida elaeica*, die oftmals als *H. pallida* zusammengefasst werden, sind zwei allo-patrische Taxa, die sich mit einer Sequenz-Divergenz von 9,64 % deutlich voneinander differenziert haben. Die olivgraue *H. opaca* kommt auf der Iberischen Halbinsel und im nordwestlichen Afrika vor, während die kleinere *H. pallida elaeica* im südöstlichen Mittel-meergebiet und südwestlichen Asien zu finden ist. Kleine morphologische Unterschiede in Größe und Gefiederfärbung unterstreichen die Behandlung als getrennte Arten. *C. natalensis* ist im südlichen Afrika von Äthiopien und Cameron bis nach Südafrika (Transkei) verbreitet und ist nächstverwandt zu *H. pallida elaeica* und *H. opaca*.

Phragmaticola aedon

Genetisch isoliert ist *A. aedon*. Er zeigt zu den anderen Arten durchwegs mehr als 10% Sequenz-Divergenz auf (Helbig & Seibold, 1999). Deswegen wird er separat gehalten. Seine Beziehung zu den anderen Arten ist aber nach Helbig & Seibold, 1999 noch nicht vollständig geklärt.

Chloropeta gracilirostris

C. gracilirostris kommt in Zentralafrika in zwei getrennten Populationen vor. Die Nominatform ist in Zaïre, Ruanda und dem Südwestlichen Uganda zu finden, die Unterart *C. g. bensoni* ist in Zambia beheimatet. In dieser Arbeit wurde nur die Nominatform behandelt [(Maclean, 1993), (Urban, Fey, & Keith, 1997)]. Nach Fergin et al. (2009) hält

C. gracilirostris eine isolierte Position innerhalb der *Acrocepahlinae* und wird deswegen auch in meiner Arbeit separat eingeteilt.

2.2.3. Morphologische Daten

Als morphologische Daten wird ausschließlich das Körpergewicht der jeweiligen Art in Gramm aufgenommen (s. Tabelle 18 im Anhang,) Die Daten stammen von John & Dunning (1992). Dabei wurde nur der angegebene Mittelwert der jeweiligen Art verwendet; es wurde nicht auf Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen eingegangen.

2.2.4. Vegetationsdaten

Jede Art besitzt ihr eigenes Habitat. Dieses zeichnet sich durch verschiedene Variablen aus. Nicht nur der Typ des Habitats ist charakterisierend für den jeweiligen Lebensraum, sondern auch das jeweilige Vegetationsprofil und die Vegetationshöhe. V.a. die mitteleuropäischen Rohrsängerarten kommen in ähnlichen Habitaten vor, die sich in feinen Graduierungen unterscheiden. Der Drosselrohrsänger lebt an der Wasserkante der Verlandungszone, während der Seggenrohrsänger landseitig zu finden ist. Teich-, Marisken-, Sumpf- und Schilfrohrsänger sind in dieser Reihenfolge in sich überlappenden Bereichen zwischen Wasser und Land entlang eines ökologischen Gradienten zu finden (s. Abbildung 11, S. 28). Dieser ist charakterisiert durch abnehmende Vegetationsdichte im oberen Bereich, abnehmender Wassertiefe und geringerer Anzahl von aufragenden Strukturen, während der Unterwuchs zunimmt (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991).

Auch bei den asiatischen Rohrsängern gibt es überlappende Vorkommen. So kommt *A. orientalis* sympatrisch mit *A. stentoreus, A. tangorum, A. concinens, A. bistrigiceps und A. aedon* vor (Mac Kinnon & Phillips, 2000). Auch hier werden ähnlich wie bei den mitteleuropäischen Arten Verlandungszonen von Gewässern als Lebensraum bevorzugt. Ausnahme ist *A. aedon*, der unabhängig vom Wasser Gebüsche in den borealen Zonen Eurasiens besiedelt [(Leisler & Schulze-Hagen, unpub.), (Cramp, 1991)]. Allerdings besitzen die asiatischen Rohrsänger nicht alle ein überlappendes Areal. Nur das Verbreitungsgebiet

von *A. orientalis* ist so groß, dass es sich mit allen anderen Arten überschneidet. *A. tangorum und A. bistrigiceps* besitzen ebenfalls ein überlappendes Verbreitungsgebiet. *A. bistrigiceps* kommt am Übergangsbereich zwischen Reed und Grasland vor (Ueda K. et al 1996), während A. *tangorum* mehr an der Wasserseite im Reed zu finden ist (Round & Rumsey, 2003). *A. agricola* kann ebenfalls sympatirsch mit *A. tangorum* vorkommen, bevorzugt aber ähnlich dem Sumpfrohrsänger mehr die landseitigen Areale der Verlandungszone [(Leisler & Schulze-Hagen, unpub.), (Round & Rumsey, 2003)].

Bei den Spöttern kommen *H. pallida* und *H. rama/H.caligata* weitgehend sympatrisch vor. *H. icterina* und *H. polyglotta* sind bis auf wenige Überlappungszonen in Europa nicht sympatrisch. Zwar unterscheiden sich die optimalen Habitatansprüche dieser Arten von einander (*H. icterina* lichte, unterholzreiche Laubwälder; *H. polyglotta* sonnige Buschwälder und hohes Gebüsch), trotzdem können sie in Kontaktzonen im gleichen Habitat leben.

H. olivetorum und *H. languida* weisen keine Überschneidungsgebiete auf (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991). Dasselbe gilt für die beiden Chloropeta-Arten in Afrika und diverse Inselbewohnenden *Acrocephalinae*. Insgesamt zeichnet sich die gesamte Gruppe der Acrocephalinae durch eine hohe Habitatspezifität aus. Durch vertikale als auch durch horizontale Schichtung in der Besiedelung gleicher Habitate ändern sich Vegetations-eigenschaften im Bezug auf Pflanzendichte und Vegetationshöhe (ökologische Trennung). Deshalb ist es wichtig ein Habitat durch möglichst viele Faktoren zu beschreiben, um diese Unterschiede erfassen zu können. Diese sind im Einzelnen:

- Vegetationstyp
- Vegetationshöhe
- Dichtemessungen der Vegetation in verschiedenen Höhenstufen (Vegetationsprofil)
- Untergrund

Die Erhebung der Vegetationsdaten erfolgte ausschließlich aus der Literatur, die im Text bzw. zusammenfassend angegeben ist.

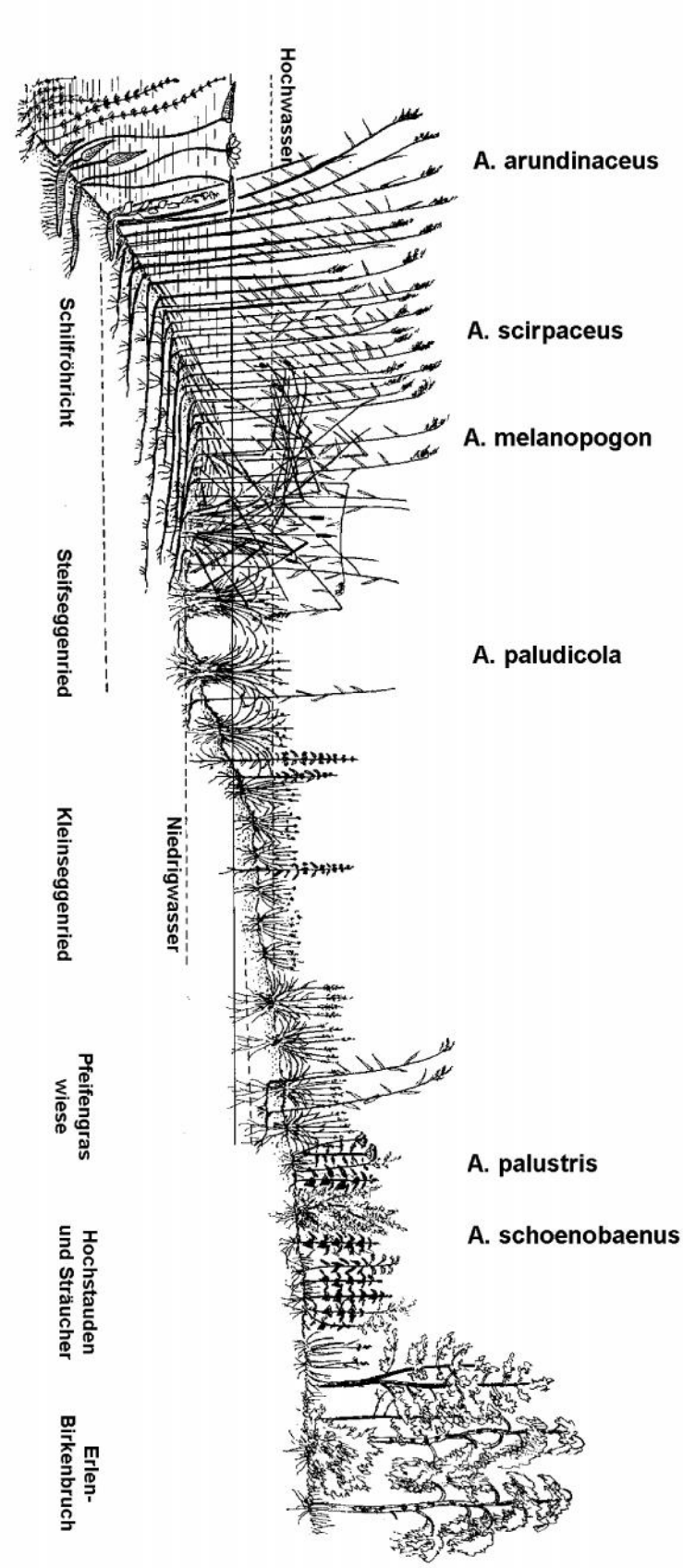

Abbildung 11
Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger in eine Verlandungszonen; (aus Glutz von Blotzheim &Bauer; nach Leisler, 1988)

2.2.4.1. Vegetationstyp

Jedes Habitat wird maßgeblich durch die vorkommende Vegetation bestimmt. Dabei kam es in dieser Arbeit nicht darauf an, die einzelnen Pflanzenarten in jedem Lebensraum zu erfassen, sondern Großgruppen der verschiedenen Habitate anhand der vorkommenden Pflanzen zu erstellen. Rohrsänger bewohnen v.a. Verlandungszonen von Gewässern mit verschiedenen Röhrichten, Seggendickicht und Gebüschbestand. Einige Inselbewohnende Rohrsänger besetzen auch tropische Wälder und andere Habitatformen [(Cramp, 1991), (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991)]. Die Gruppe der Spötter lebt in Busch- und Waldbeständen. Die beiden *Chloropeta-Arten* kommen in Schilf bzw. in Gebüschbeständen vor. Anhand der in der Literatur (s. unten) angegebnen Lebensräume und benutzter Vegetation teile ich die untersuchten *Acrocephalinae* fünf verschiedenen Lebensräume zu. Diese lassen sich nach abnehmender Feuchtigkeit und zunehmender Vegetationshöhe auftrennen, wobei die beiden Faktoren nicht immer miteinander korrelieren (Leisler & Schulze-Hagen, unpub.). Im Einzelnen teile ich den Lebensraum der *Acrocephalinae* in folgende Pflanzengesellschaften (entspricht Habitattyp) ein:

1) Röhricht, Seggen und Mangroven
2) Hochstauden, Gebüsch und Gras
3) Buschland (scrub)
4) Gebüsch mit dichtem Unterwuchs
5) Wald(rand)

Meine Zuordnung der Arten in die verschiedenen Habitate kann aus Tabelle 18 im Anhang ersehen werden.

Charakterisierung der einzelnen Habitattypen

Jeder Typ zeichnet sich durch eigene charakterisierende Eigenschaften aus. Röhrichte erreichen ihre größte Ausbreitung an Verlandungszonen, Flüssen und Seen und vernassten Stellen. Der wichtigste Röhrichtbildner ist *Phragmintes australis*, ein Kosmopolit der v.a. in der nördlichen Hemisphäre verbreitet ist. Weiter kommen im Röhricht v.a. monocotyledone Pflanzen aus der Familie der *Poaceae* (Süßgräser), *Typhaceae* (Rohrkolbengewächse) und

Cyperaceae (Sauer-, Rispengräser) vor. Die aufragenden Halme erzeugen die charakteristische vertikale und sehr homogene Struktur der Röhrichte (s. Bild1 im Anhang).

Zwei Arten kommen in den Mangroven am Roten Meer (*A. baeticatus*) und am Persischen Golf und an den Küsten Indiens (*A. stentoreus*) vor. Beide besiedeln Mangroven der Gattung *avicenniae*. Diese Mangroven bilden spargelähnliche Schösslinge (s. Bild 2 im Anhang) bis zu 1 - 1,5 m hoch, die ebenfalls eine vertikale Struktur besitzen.

Die Folgegesellschaft des Röhrichts ist die der Hochstauden, Gebüsch und Gras. Sie besteht aus verschiedenen Vegetationsformen (bis zu 3m hoch), deren wichtigste Gemeinsamkeiten der sehr dichte unterste Horizont und die hohe Bodenfeuchtigkeit sind.

Im Scrub, dem trockenen Buschland, liegt die Vegetationshöhe unterhalb von 5 m. Er ist bezeichnend für trockene innerasiatische Gebiete, Mittelmeerraum und den Kapverden. Charakterisierend ist, dass zwischen den sehr dichten Büschen, z.B. Tamariskengebüsch, immer offene sandige oder steinige Flächen liegen (s. Bild 3 im Anhang). Der Lebensraum 4 (Gebüsch mit dichtem Unterwuchs) ist in der Vegetation höher als Typ 3 und zeichnet sich stets durch luxuriösen Unterwuchs aus. Er ist meist eine Folgegesellschaft von Sümpfen, Waldrändern, Lichtungen oder abgebrannten Flächen, die mit Pioniervegetation überwachsen ist.

Im Wald ist die Vegetation viel höher als in den bisherigen Lebensräumen und es existiert ein flächendeckendes Laubdach. Im Bezug auf die Rohrsänger wird im Zusammenhang mit „Wald“ von Laubwald in unterschiedlichen Formen (tropisch bis hin zu offenen Olivenhainen im Mittelmeer) gesprochen. Wichtig ist hier neben dem Laubdach der kaum vorhandene Unterwuchs und die eher lichtere Vegetation im unteren Bereich (s. Bild 4 im Anhang)

Die Charakterisierung der Habitattypen erfolgte nach Leisler & Schulze-Hagen, (unpub).

2.2.4.2. Vegetationshöhe

Die Vegetationshöhe beschreibt die ungefähre Höhe der umliegenden Vegetation und nicht die Aufenthaltshöhe der jeweiligen Art. Da nicht bei allen Arten genaue Vegetationshöhen angegeben sind, wurde aufgrund von Nesthöhen oder der beschriebenen Vegetation und benutzten Lebensräume auf die Höhe der Vegetation geschlossen. Hierbei wurden neben der unten aufgeführten Literatur besonders die Angaben von Bochenski & Kusnierczyk (2003) berücksichtigt.

Die hauptsächliche Vegetationshöhe liegt zwischen 3,00 m und 5,70 m. Eine höhere Vegetation (> 6,00 m) findet man bei *A. dumetorum*, *A. aed*on, *A. rufensc*ens, *H. polyglotta*, *H. olivetorum*, *H. opaca*, *A. sechellensis* und *H. icterina*. Diese letzen beiden Waldbewohner besitzen in ihren Habitaten Bäume bis zu über 10 m Höhe. So weichen diese Arten weit vom Durchschnitt von 4,54 m ab. Weit unter diesem liegt die Vegetationshöhe im Habitat von *A. paludicola*, *A. avicenniae*, *A. palustris*, *H. rama*, *A. baeticatus*, *A. agricola* und *H. caligata*. Hier ist die Vegetation zwischen 1,50 und 2,80 m hoch.

2.2.4.3. Vegetationsprofil

Ein Vegetationsprofil beschreibt die Dichte der Vegetation als eine Funktion zur Höhe. In Anlehnung an bestehende Vegetationsdaten (s. oben) und Vegetationsprofile von einigen Rohsängerarten und *H. icterina* [(Leisler 1981); (Cody M. 1978)] wurden die Vegetations-profile der *Acrocephalinae* erstellt. Dabei wurden nicht exakte Messwerte der Vegetationsdichte verwendete, sondern Dichtekategorien in vier verschiedenen Höhenstufen (0,7 m, 2 m, 4 m, 8 m) verwendet. Die Dichtekategorien reichen von 0 bis 3, geordnet nach steigender Dichte.

Da die Vegetation in den meisten Habitaten eine Höhe von 5m nicht überschreitet, ist die Dichte in den beiden letzten Höhenstufen eher bei Null. Ausnahmen bilden nur die Habitate von *A. sechellensis*, *H. icterina* und *H. opaca*. Aber auch hier ist nur eine geringe Dichte (Stufe 1) zu finden. Trägt man das jeweilige Profil von den fünf unterschiedlichen

Vegetationstypen auf, (s. Abbildung 12 und Abbildung 13; die Profile wurden anhand der Mittelwerte der Dichtekategorien der jeweiligen Arten pro Vegetationstyp erstellt.), wird deutlich, dass sich die Profile der Typen 1, 2, 3 und 4 kaum unterscheiden. Sie zeichnen sich durch eine hohe Dichte in den unteren Höhenstufen aus, während dann nach oben hin die Dichte geringer wird.

Vegetationstyp 2 hat im unteren Bereich die größte Dichte (Stufe 3), die dann aber bereits in 4 m Höhe auf Null (keine Vegetation) abgesunken ist. Vegetationstyp 1, 3, und 4 haben eine höhere Vegetation als Typ 2, die aber auch im oberen Bereich (> 6m) an Dichte verliert.

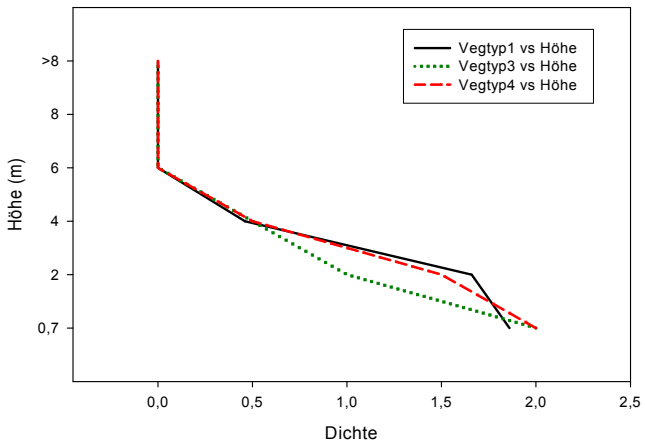

Abbildung 12 Vegetationsprofil der Vegetationstypen 1 (Schilf), 3 (Scrub) und 4 (Gebüsch mit dichtem Unterwuchs)

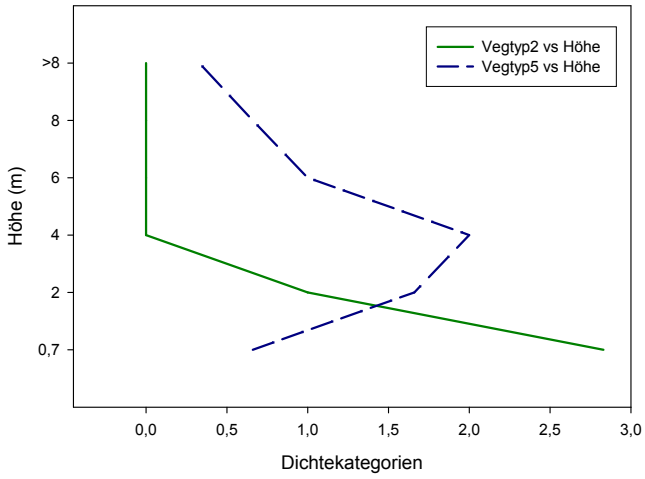

Abbildung 13 Vegetationsprofil der Vegetationstypen 2 (Hochstauden, Gebüsch und Gras) und 5 (Wald, Waldrand)

Ein völlig anderes Bild zeigt dagegen der Vegetationstyp 5. Er zeichnet sich durch einen geringen Unterwuchs aus, eine hohe Dichte in der mittleren Höhe (3 – 6 m), um im oberen Bereich wieder an Dichte zu verlieren (s. Abbildung 13).

2.2.4.4. Untergrund

Beim Untergrund wird auf die Beschaffenheit des Bodens eingegangen. Dabei wird unterteilt in trockenen Untergrund (Typ 1) und in nassen Boden bzw. stehendes Wasser (Typ 2). Diese Eigenschaften nehmen Einfluss auf die Akustik. In Tabelle 20 im Anhang kann man die Einteilung der Arten nach den Untergrundverhältnissen sehen.

Verwendete Literatur zur Erhebung der Habitatvariablen:
Baker (1997) , Bochenski & Kusnierczyk (2003), Hazevoet (1995), Cody (1978), Cramp (1991), Glutz von Blotzheim & Bauer (1991), Komdeur et al. (1988), Kagawa (1989), Langrand (1990), Leisler (1981), Maclean (1993), Round & Rumsey (2003), Urban et al. (1997).

2.2.5. Sozialverhalten

Mit dem Sozialverhalten werden in dieser Arbeit die verschiedenen Fortpflanzungssysteme und das Brutpflegeverhalten besprochen. Dies umfasst alle Verhaltensweisen, die dem Schutz, Ernährung und der Pflege der Eier und Jungen dienen. So gehört auch die Bebrütung der Eier zur Brutpflege hinzu. Das Fortpflanzungssystem beschreibt die Anzahl der beteiligten Individuen, die Art der Verpaarung und das Vorhandensein einer Paarbindung (Immelmann 1982).

2.2.5.1. Fortpflanzungssystem

Bei den *Acrocephalinae* sind vier unterschiedliche Systeme zu finden:

1) Monogamie mit kooperativem Brüten: Ein Weibchen und ein Männchen ziehen zusammen mit unverpaarten Jungtieren (Helfer) die aktuelle Brut auf.
2) Reine Monogamie: Das Zusammenleben von einem Weibchen und einem Männchen zum Zweck der Fortpflanzung.
3) Polygynie: ein Männchen paart sich mit mehreren Weibchen.

4) Promiskuität: Fortpflanzungssystem, bei dem die Geschlechter keine längere Paarbindung eingehen und sich nur zum Zweck der Begattung treffen (Immelmann1982).

2.2.5.2. Brutpflege

Bei der Brutpflege interessiert, in wieweit sich der Vater an der gesamten Aufzucht der Jungen beteiligt. Zu diesem Zweck teile ich die Rohrsänger-Gruppe in vier verschiedene Kategorien auf, die sich im Anteil des Männchens an der Aufzucht unterscheiden.

1) Die gesamte Brutpflege obliegt dem Weibchen.
2) Das Männchen beteiligt sich an der Fütterung der Jungen, aber nicht am Brüten.
3) Das Männchen beteiligt sich mehr an der Brutpflege als bei 2).
4) Das Männchen beteiligt sich im vollen Maß an der Brutpflege. Dies beinhaltet das Brüten, Füttern der Jungen im und außerhalb des Nestes.

Die Einteilung der Arten ist in Tabelle 23 im Anhang zu sehen.

Monogamie beinhaltet das Zusammenleben von je einem Männchen mit einem Weibchen zum Zweck der Fortpflanzung und ist stets mit dem Vorhandensein der gemeinsamen Brutpflege verbunden (Immelmann, 1986). Der Paarzusammenhalt erlischt mit dem Ausfliegen der Jungen. Das Männchen beteiligt sich im vollen Maß an der Brutaufzucht. Sollte das Weibchen vorzeitig die Brut verlassen, ziehen die Männchen die Brut alleine auf, wie dies beim Sumpfrohrsänger beobachtet worden ist [(Dowsett-Lemaire, 1979a), (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991)]. Dementsprechend kommt bei monogamen Arten in der Einteilung immer ein hoher Anteil des Vaters an der Aufzucht (3 oder 4) vor. Monogame Rohrsänger sind die meisten kleinen einfarbigen und gestreiften Rohrsänger (Ausnahmen s. unten). Ebenso ist nichts anderes von den gesamten Spöttern, dem *Calamocichla*-Komplex (Ausnahme ist *A. sechellensis,* s. unten) und den beiden *Chloropeta*-Arten bekannt (Leisler et al., 2002).

Das zweithäufigste Fortpflanzungssystem ist die Polygamie (Vielehe). Bei den großen Rohrsängern, *A. schoenobaenus* und *A. bistrigiceps* verpaart sich ein Männchen mit mehreren Weibchen (Polygynie). [(Leisler et al., 2002), (Ueda & Yamaoka, 1994)]. Das

Männchen beteiligt sich in deutlich geringerem Maße an der Brutpflege als die monogamen Männchen. Ihnen obliegt mehr die Aufgabe der Verteidigung seiner Partnerinnen und der Territorien. So ziehen die Weibchen die Jungen mit deutlich weniger Unterstützung (Code 2) auf als die monogamen Arten.

Ganz auf sich alleine gestellt ist das Weibchen bei *A. paludicola.* Hier kommen Männchen und Weibchen nur zum Zweck der Paarung zusammen. Dementsprechend wird der Anteil des Vaters mit „nicht vorhanden (1)“ bewertet, das Paarungssystem ist die Promiskuität (4). Diese Art ist in Bezug auf ihr Fortpflanzungssystem eine Ausnahme.

Drei Arten ziehen mit Hilfe erwachsener Jungen die aktuelle Brut auf. Dieses System ist besonders ausgeprägt bei *A. sechellensis,* wie Untersuchungen von Komdeur (1992, 1996, 2003) zeigen. Als Helfer beteiligen sich v.a. verwandte Weibchen (Richardson, Burke, & Komdeur, 2003). Anders verhält es sich bei *A. baeticatus*. Bei dieser Art ist der Prozentsatz von Brüten mit Helfersystem bedeutend niedriger als bei *A. sechellensis* und als Helfer beteiligen sich nicht verwandte Männchen (Komdeur et al., 2001). Bei *A. melanopogon* ist der Prozentsatz des kooperativen Brütens im Vergleich zu *A. baeticatus* höher (30% *A. melanopogon*; 12% *A. baeticatus*). Als Helfer beteiligen sich nicht verwandte Männchen, der Anteil des eigenen Vaters an der Jungenaufzucht ist hoch (Code 4).

Verwendete Literatur Sozialverhalten:
Baker (1997); Cramp (1991); Dowsett-Lemaire (1979a); Glutz von Blotzheim & Bauer (1991); Immelmann (1986); Komdeur (1992, 1996, 2003); Komdeur et al. (2001); Leisler et al. (2002); Richardson et al. (2003); Ueda & Yamaoka (1994, 1996); Urban et al. (1997).

2.2.6. Jahresperiodische Organisation

Die Jahresperiodische Organisation bezeichnet die verschiedenen Jahreszyklen von Zugvögeln bzw. Standvögeln. Aber nicht nur das Zugverhalten der einzelnen Arten wird katalogisiert, sondern auch die Dauer der Brutperiode und die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet.

Diese letzten beiden Punkte stehen ebenfalls unter dem Einfluss des Zugverhaltens der jeweiligen Art.

2.2.6.1. Zugverhalten und Aufenthaltsdauer im Brutgebiet

In diesem Punkt werden die verschiedenen Arten in Weitstreckenzieher, Kurzstreckenzieher und Standvögel eingeteilt:

1) Standvögel haben keine Zugstrecke zwischen Brut- und Überwinterungsgebiet.
2) Kurzstreckenzieher: Hier liegt eine deutlich kleinere Distanz zwischen Brutgebiet und Überwinterungsgebiet als bei den Langstreckenziehern. Kurzstreckenzieher bleiben i.d.R. auf einem Kontinent. (Bsp. Brutgebiet in Mitteleuropa, Überwinterung am Mittelmeer oder innerafrikanische Wanderungen).
3) Weitstreckenzieher (3): Hier liegt eine große Distanz zwischen Brut- und Überwinterungsgebiet. Die Brutareale liegen auf der nördlichen Halbkugel in der gesamten Paläarktis, während sich die Winterquartiere im südlichen Afrika bzw. dem indischen Subkontinent und dem Südasiatischen Raum befinden

Die genaue Einteilung der Arten nach ihrem Zugverhalten und der daraus resultierenden Aufenthaltsdauer im Brutgebiet kann aus der Tabelle 21 im Anhang ersehen werden. Bei den Kurzstreckenziehern findet man *A. baeticatus*, der innerhalb von Afrika kurze Strecken zieht (Urban, Fey, & Keith, 1997), *A. melanopogon* der in Mitteleuropa übersommert (Baker 1997) und am Mittelmeer überwintert und *A. australis. A. australis* kommt v.a. im östlichen Australien vor, aber auch in Westen und im Norden des Kontinentes ist er zu finden. Letztere Populationen verzeichnen Zugbewegungen zwischen dem Norden und dem Südwesten bzw. östlichen Gebieten von Australien. Deshalb ist diese Art als Teilzieher mir einer relativ kurzen Zugweite zu den Kurzstreckenzieher einzuordnen (Blakers, Davis, & Reily, 1984).

Die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet beschreibt den Zeitraum, den die adulten Vögel zwischen der Ankunft und dem Wegziehen im Brutgebiet verbringen. Im Durchschnitt verweilen die Langstreckenzieher für 3,5 Monate im Brutgebiet. Die drei Arten aus dem Kurzstreckenbereich verbringen im Durchschnitt 7,5 Monate im Brutgebiet, während die Standvögel mit 11,5 Monaten die längste Zeit im Brutgebiet verbringen. Die einzelnen Werte können aus der Tabelle 21 im Anhang ersehen werden.

2.2.6.2. Dauer der Brutperiode

Sie beschreibt den Zeitraum vom Legebeginn, über das Brüten bis zur Selbständigkeit der Jungen. Wird eine zweite Brut aufgezogen, wird dieser Zeitraum ebenfalls in die Dauer der Brutperiode mit eingerechnet. Die Dauer der Brutperiode bei Langstreckenziehern liegt zwischen 45 und 90 Tagen. Das heißt die Jungen müssen in sehr kurzer Zeit selbständig werden und die zweite Brut, wenn es überhaupt eine gibt, kommt gleich im Anschluss an die erste Brut. Bei Standvögeln dagegen ist die Dauer der Brutperiode mit einem Durchschnitt von 103 Tagen signifikant länger als bei Zugvögeln. Und auch Kurzstreckenzieher haben eine deutlich längere Brutperiode als Langstreckenzieher.

Verwendete Literatur für Jahresperiodik:

Blakers et al. (1984); Hazevoet (1995); Cramp (1991); Glutz von Blotzheim & Bauer (1991); Komdeur et al. (1989, 2001); Langrand (1990); Urban et al. (1997).

2.2.7. Statistische Auswertung

Die Statistische Auswertung erfolgte in den Programmen JMP 5.0.1 und Statistika. Folgende Verfahren wurden verwendet:

- Hauptkomponentenanalyse
- Clusteranalyse (UPGMA) mit der euklidische Distanz als Distanzmaß
- Multiple Regression (stepwise forward)
- Phylogenetische Korrektur nach GLSTR: Generalized Least Square Phylogenetic Regression

In der Multiplen Regression wird durch den F-Test auf einen Zusammenhang zwischen den Variablen getestet. Als Hypothese H_0 gilt: Es gibt keinen Zusammenhang zwischen den Variablen, der Regressionskoeffizient ist $b = 0$. Alternativ dazu ist bei Hypothese H_1 ein Zusammenhang zwischen den Variablen gegeben, der Regressionskoeffizient ist $b \neq 0$. Das Signifikanzniveau liegt bei $p < 0{,}05$. Durch das Modell der Regression wird die unabhängige Variable, die die Beziehung am meisten verbessert, an erste Stelle gestellt.

3. Ergebnisteil

3.1. Hauptkomponentenanalyse und Clusteranalyse

Der Gesang der *Acrocephalinae* wird durch eine Vielzahl von verschiedenen Merkmalen bestimmt. Welche Merkmale den Gesang am meisten charakterisieren und wo Ähnlichkeiten zwischen den einzelnen Arten liegen, wird durch die beiden Multivariaten Verfahren geklärt. In beiden Verfahren werden alle Gesangsmerkmale miteinbezogen. Die Clusteranalyse liefert einen Überblick über die Ähnlichkeiten im Gesang der einzelnen Arten. So werden die einzelnen Arten nach abgestufter Ähnlichkeit im Gesang zu Gruppen (Clustern) zusammengefasst. Das Ergebnis ist ein hierarchischer Cluster, der graphisch als Dendrogramm dargestellt wird (s. Abbildung 16, S. 60). Hier wird nur verdeutlicht, welche Arten einander im Gesang ähneln, aber nicht, durch welche einzelne Gesangsmerkmale diese Ähnlichkeit begründet wird. Zur inhaltlichen Interpretation werden die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse und die einzelnen Gesangsmerkmale zu Hilfe genommen.

Die Erste Hauptkomponente (HK_1) erklärt 39,17 %, die zweite (HK_2) 19,55 %, die dritte 11,80 % und die vierte 9,45 % der Varianz im Gesang. Zusammen erklären die ersten vier Hauptkomponenten 79,98 % der Varianz. Welche einzelnen Gesangsmerkmale auf den vier Hauptkomponenten laden und damit den Großteil der Varianz im Gesang beeinflussen, zeigt Tabelle 1. Den größten Ladungswert haben auf der HK_1 der Gesangstyp, Gesangsdauer und die Imitation. Frequenz und Bandbreite spielen eine weniger wichtige Rolle.

So stehen hohe HK_1-Werte für einen

- Langen Gesang,
- Meist kontinuierlich vorgetragen, sonst lange Strophen,
- Großer Imitationsanteil,
- Hohe Frequenzlage mit großer Bandbreite.

Niedrige Werte in der HK_1 zeigen dagegen einen

- Kurzen Gesang,
- ausschließlich Strophen,

- keine Imitation,
- tiefe Frequenzen mit kleiner Bandbreite.

Gesangsmerkmale	HK_1	HK_2	HK_3	HK_4
Elementlänge	-0,04	**0,80**	0,19	0,33
Elementabstand	0,21	**0,74**	-0,07	-0,28
Mittlere Frequenz	**0,56**	-0,07	0,33	**0,66**
Minimale Frequenz	0,21	0,02	0,12	**0,90**
Maximale Frequenz	**0,56**	-0,25	0,29	**0,65**
Bandbreite	**0,68**	-0,39	0,34	0,27
Tempo	0,03	**-0,85**	-0,10	0,21
Repertoiregröße	0,23	0,05	**0,92**	0,22
Pausendauer	-0,32	-0,47	0,20	0,09
Gesangsdauer	**0,85**	0,16	0,13	0,10
Gesangstyp	**0,86**	0,26	0,19	-0,02
Imitation	**0,64**	0,17	0,16	0,48
Singwarte	-0,08	-0,24	0,07	**0,81**

Tabelle 1 Komponentenladungsmatrix der Hauptkomponentenanalyse.
In der Studie werden nur Komponentenladungen von >0,50 berücksichtigt.

Die HK_2 wird gekennzeichnet durch die zeitlichen Merkmale des Gesanges. Hohe HK_2-Werte bezeichnen ein kurzes Element, einen kurzen Elementabstand und daraus resultierendes hohes Gesangstempo. Niedrige HK_2–Werte bezeichnen dagegen einen ruhigen Gesang mit langen Elementen und großen Elementabständen. Auf der HK_3 lädt ausschließlich die Repertoiregröße. Wichtig hier, dass Repertoire und Imitationsreichtum nicht miteinander korrelierten. Auf der HK_4 laden die Frequenz, hier v.a. die minimale Frequenz und die Singwarte. Dies zeigt, dass Vögel, die mehr aus der Vegetation heraus singen, einen tieferen Gesang haben, als Vögel, die versuchen über der Vegetation zu singen. Die mittlere, maximale und die minimale Frequenz zeigen starke Korrelationen untereinander auf. Den größten Ladungswert hat auf der vierten HK die minimale Frequenz.

3.1.1. Deskriptive Beschreibung der Cluster

Als Ergebnis der Clusteranalyse bekommt man einen dreiteiligen Cluster (s. Abbildung 16, Seite 60). Der Cluster E spaltet sich bereits von der ersten Grundlinie von den anderen Clusterteilen ab. Die beiden anderen großen Cluster teilen sich vom nächsten Knotenpunkt,

um dann in die Cluster A, B, C, D und die Arten *A. schoenobaenus*, *A. dumetorum*, *C. gracilirostris* zu zerfallen. Diese kleinere Aufteilung des Dendrogramms habe ich zur besseren Interpretation des Ergebnisses gemacht. So bekomme ich fünf Cluster, die sich unterschiedlich früh voneinander abspalten und die drei Arten, die sich keinem der Cluster A - E zuordnen lassen.

Die inhaltliche Interpretation zeigt, dass sich die fünf Cluster am meisten in HK_{1+2} unterscheiden (s. Tabelle 2) während die HK $_{3+4}$-Werte keine großen Unterschiede zeigen. V.a. die erste HK zeigt ein kontinuierliches Sinken der Werte von Cluster A zu D. Cluster E dagegen hat wieder einen ähnlich hohen Wert wie Cluster B (Abbildung 14, S.42). *A. dumetorum* und *A. schoenobaenus* liegen mit 2,62 als HK_1 –Wert und 2.39 im Wertebereich der Cluster A und B und passen so in die Trennlinie der HK_1 zwischen den Clustern. Dasselbe gilt für *C. gracilirostris*, der sich entsprechend seiner Position im Dendrogramm (Abbildung 16, S.60) mit dem geringsten HK_1-Wert von - 4,43 unterhalb des Clusters D einreiht.

Zusammen mit den HK_1-Werten nimmt auch die Virtuosität des Gesanges von Cluster A zu D ab. Cluster E steht im selben Bereich wie Cluster A und B. Die Abnahme in der Bandbreite lässt auf die zunehmende Einfachheit der Elemente und deutlich weniger Varianz in der Tonhöhe im Gesang schließen. Einfach gebaute, weniger stark frequenzmodulierte Elemente wie reine Töne oder einfache Klänge werden mehr gegenüber den komplexen und obertonreichen Klängen mit starken Frequenzmodulationen. Der Anteil der Geräusche sinkt ebenfalls ab. Der typische Rohrsängergesang verschwindet zugunsten eines weichen tropischen Gesanges der *Calamocichla* und *Chloropeta*. Auch verzeichnet der Gesang in seinem Verlauf weniger stark auf und absteigende Tonreihen. Schnelle Wechsel zwischen hohen und niedrigen Elementen, oder Wechsel zwischen verschiedenen Elementtypen, wie er typisch ist für Arten der Cluster A und B, *A. schoenobaenus, A. dumetorum* und auch Arten des Clusters C wie *H. elaeica* werden zunehmend weniger bei Arten des Clusters D, *C. gracilirostris* und auch bei den großen Rohrsängern des Clusters C (s. Abbildung 17 und

Abbildung 18, S.61 & S.62). Die Frequenzlage des Gesanges wird zusammen mit der Bandbreite immer tiefer. Der Imitationsreichtum des Gesanges ist v.a. bei Arten des Cluster A, aber auch bei *A. dumetorum* und *H. icterina* sehr hoch (s. unten), während bei *C. gracilirostris*, Cluster D, und Cluster C keine Imitationen bekannt sind oder nur im geringen Maße. Cluster B hat weniger Imitation als Cluster A und bildet so ein Übergang zwischen Cluster A und Cluster C und D. Starke Korrelation herrscht zwischen dem Gesangstyp, Gesangslänge und auch der Imitation. Der Gesang von den Arten des Clusters A ist meist kontinuierlich und sehr lang. Die Gesangslänge wird kontinuierlich kürzer von Cluster A zu Cluster D und *C. gracilirostris*. Auch dies ist eine zunehmende Vereinfachung des Gesanges. Der virtuos aufgebaute Gesang der Cluster A und B geht zunehmend in einen einfach strukturierten kurzen Gesang der Cluster C, D und *C. gracilirostris* über. Dies zeigt sich auch in den kleineren Repertoires der Großen Rohrsänger, *Calamocichla* und *Chloropeta*-Arten.

Cluster E dagegen ist in dem Merkmalskomplex der HK_1 näher Cluster B (s. unten).

Die HK_2 trennt die Cluster nicht in gleicher Weise wie die HK_1. Die Cluster A, D, und teilweise C, liegen in ähnlichen Bereichen (s. Abbildung 15 und Tabelle 2.). Cluster B, *A. schoenobaenus* und *A. paludicola, H. languida*, *H. elaeica* aus Cluster C und *A. bistrigiceps* aus Cluster A zeichnen sich durch sehr hohe HK_2 - Werte aus. Dies verkörpert einen schnellen Gesang, mit kurzen Elementen und kurzen Elementabständen. *A. griseldis* hat den tiefsten HK_2 - Wert, der sich dementsprechend durch ein sehr ruhiges Tempo, lange Elemente und lange Elementabstände auszeichnet (s. unten).

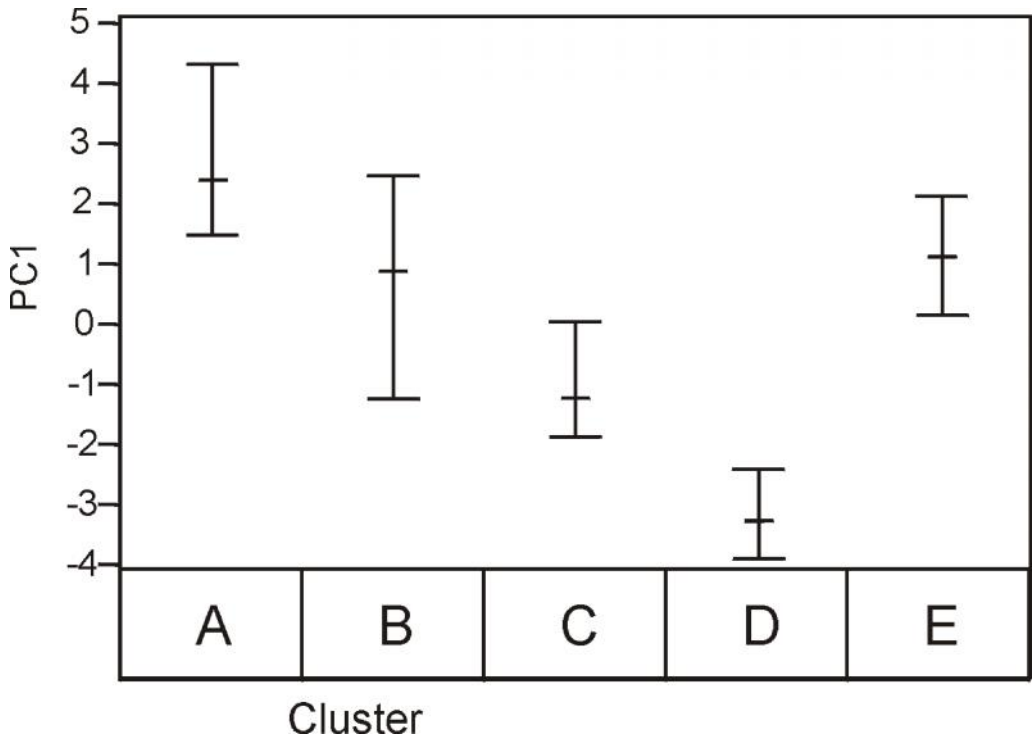

Abbildung 14 Daten der 1. Hauptkomponente pro Cluster.
Für die Daten von A. dumetorum, A. schoenobaenus und C. gracilirostris s. Tabelle unten

Cluster/Art	Mittelwerte der			
	HK_1	HK_2	HK_3	HK_4
A	2,420	-0,324	-0,341	-0,973
B	0,858	1,452	1,445	0,513
C	-1,223	0,333	-0,323	0,716
D	-3,336	-0,506	-0,050	-0,198
E	1,136	-3,049	0,941	-0,144
A.dumetorum	2,626	-1,799	-3,406	1,325
A.schoennobaenus	2,392	2,544	-2,850	-0,871
C.gracilirostris	-4,429	0,683	-0,455	-1,358

Tabelle 2 Mittelwerte der ersten vier HK pro Cluster. Die Werte von A. dumetorum, A. schoenobaenus und C. gracilirostris sind reine Artwerte (alle gerundet auf 3 Kommastellen)

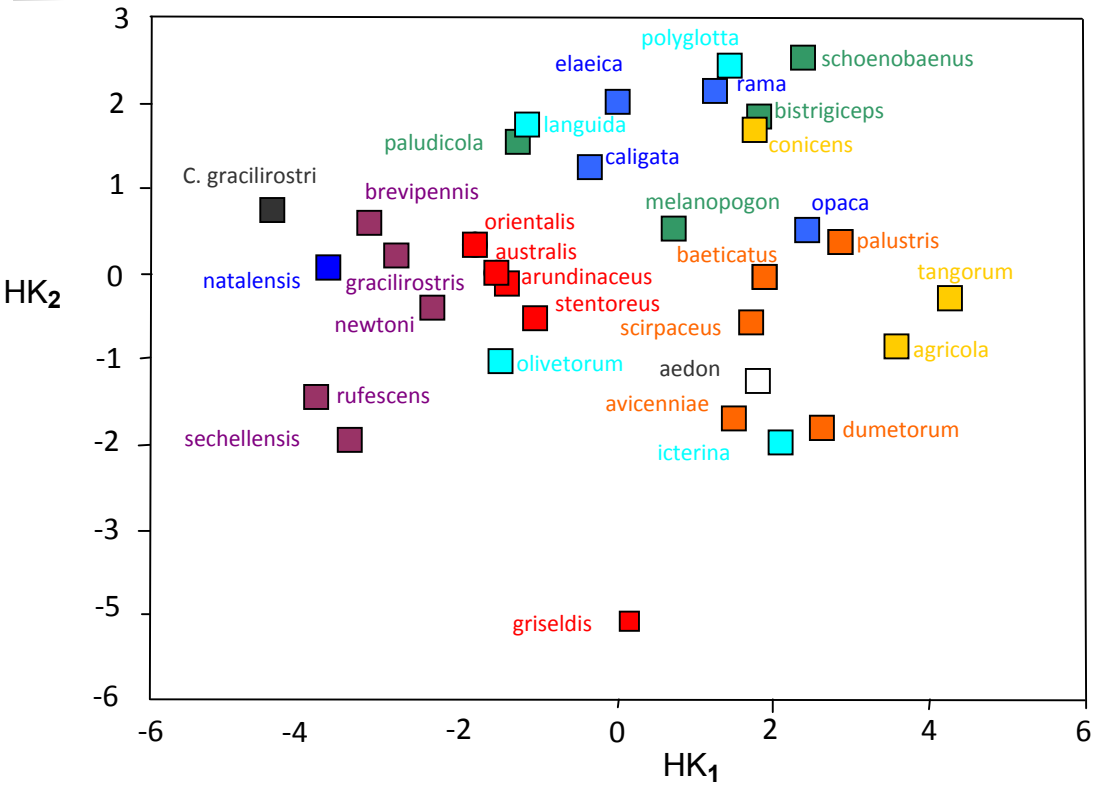

Abbildung 15 HK_1 gegen HK_2 abgebildet; (Farben beziehen sich auf die Cladeneinteilung aus dem genetischen Stammbaum).

Cluster A

Der Cluster A steht für die Gesangsstruktur der *Notiocichla* und des *Agricola-Komplexes*. Wie Abbildung 15 zeigt, haben diese Arten tendenziell hohe HK_1-Werte und tiefe HK_2-Werte. Als das wichtigste gemeinsame Merkmal des Clusters A kann der kontinuierlich vorgetragene lange und komplexe Gesang gesehen werden. Im Vergleich zu anderen *Acrocephalinae* singen die Arten des Clusters A sehr lange (s. dazu auch Tabelle 26 im Anhang). *A. scirpaceus* singt mit einer durchschnittlichen Strophenlänge von 34,06 s am längsten von allen *Acrocephalinae*, gefolgt von *A. agricola* 21,35 s, *A. baeticatus* 20,19 s, *A. aedon* 19,90 s, *A. palustris* 16,12 s, *A. tangorum* 13,71 s und *A. avicenniae* 12,13 s. Nur *A. bistrigiceps* fällt in Punkto Gesangslänge und Gesangstyp mit seinem kurzen strophigen Gesang von den anderen ab. Dies zeigt sich auch in der leicht separaten Stellung im Cluster A.

Alle Arten des Clusters A haben einen hohen Gesang mit einer großen Bandbreite. Diese liegt bei *A. aedon* bei 3373 Hz, die der *Notiocichla* bei 2950 Hz im Durchschnitt, die des *Agricola-Komplexes* bei 3027 Hz und *A. bistrigiceps* bei 3830 Hz. Die durchschnittliche Bandbreite der gesamten *Acrocephalinae* ist im Vergleich dazu mit 2477 Hz deutlich geringer. Die große Bandbreite kommt durch die stark frequenzmodulierten und obertonreichen Elemente zustande, ebenso wie durch schnelle Wechsel zwischen hohen und tiefen Elementen. Auch findet sich, v.a. bei *A. scirpaceus* und bei *A. baeticatus,* ein hoher Geräuschanteil im Gesang. Diese Geräusche zeichnen sich durch eine große Bandbreite aus (s. Kap. 2.1.1). Die Tonlage des Clusters A liegt in der Mittleren Frequenz zwischen 3484 Hz (*A. avicenniae*) und 4367 Hz (*A. bistrigiceps*) und in der Maximalen Frequenz zwischen 4604 Hz (*A. avicenniae*) und 6082 Hz von *A. bistrigiceps.*

Die Arten des Clusters A haben relativ geringe Werte der HK_2. Das Tempo ist innerhalb des Clusters A recht flott, aber nicht auffällig. *Notiocichla* hat kurze Elemente. Die Elementlänge liegt zwischen 0,081 s (*A .scirpaceus/A. palustirs*) und 0,098 s bei *A. avicenniae*. *A. dumetorum* bildet hier eine Ausnahme und wird weiter unten besprochen (s. Seite 48). Der Elementabstand dieser Clade ist im Vergleich zu den anderen Claden recht groß mit 0,148 s im Durchschnitt. Durch diesen langen Elementabstand wirkt der Gesang ruhig. Das durchschnittliche Tempo der Clade liegt bei 4,59 El/s. Hier zeichnet sich *A. avicenniae* mit dem langsamen Gesang von 3,44 El/s und des größten Elementabstandes von 0,215 s des gesamten Cluster A aus. *A. agricola*, *A. tangorum, A .aedon* ähneln in diesen Werten der *Notiocichla. A. bistrigiceps* singt mit kürzeren Elementen (0,078 s) und einem kürzeren Elementabstand (0,091s).

Innerhalb des Clusters A clustern *A. agricola, A. tangorum, A. palustris* eng zusammen. Neben den oben besprochenen Gemeinsamkeiten im Gesang zeichnet diese drei Arten der große Imitationsanteil aus. Zusammen mit *A. bistrigiceps* sind diese drei Arten die einzigen aus dem Cluster A, die im Imitationsanteil die Kategorie 3 haben (s. Tabelle 24 im Anhang). *A. agricola* und *A. tangorum* haben die kürzesten Verbindungslinien (maximale Ähnlichkeit).

Diese große Ähnlichkeit von *A. agricola, A. tangorum* und *A. palustris* wird auch in der Literatur [(Alström et al. 1994), (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991), (Cramp 1991)] beschrieben und von meiner Clusteranalyse bestätigt. Diese Ähnlichkeit liegt v.a. im Imitationsreichtum, der hellen Klangfarbe und der großen Bandbreite durch frequenzmodulierte, obertonreiche Elemente und den langen kontinuierlichen Gesang bei einem ähnlichen Tempo und großen Repertoire begründet. *A. bistrigiceps* trennt sich etwas früher von den anderen drei Arten. Diese Abspaltung dürfte durch den strophigen und kurzen Gesang hervorgerufen werden. Nur in diesem Merkmal unterscheidet sich *A. bistrigiceps* von den anderen Arten des Clusters A, während er in den übrigen Merkmalen große Gemeinsamkeiten zeigt.

A. avicenniae, A. aedon, A. scirpaceus und *A. baeticatus* clustern zusammen. Diese Arten haben im Gegensatz zu den anderen Arten des Clusters A einen geringeren Imitationsanteil (Kategorie 2).

Der Cluster A zeichnet sich durch den fast durchweg kontinuierlichen, langen Gesang aus, der in einer hohen Tonlage und großen Bandbreite vorgebracht wird. Innerhalb des Clusters A zeichnet sich eine Trennung durch den Imitationsanteil im Gesang ab.

Cluster B

Der Cluster B setzt sich aus vier verschiedenen Claden zusammen: den Braunen Spöttern (*H. rama, H. caligata, H. opaca*), den Gelb-Grauen Spöttern (*H. polyglotta*), den *Calamodus (A. melanopogon)* und dem *Agricola-Komplex (A. concinens)*. Dieser Cluster zeichnet sich durch sehr hohe Werte der HK_2 und durch hohe Werte der HK_1 aus. Kennzeichen dieses Clusters ist so die kurze Elementlänge (*H. rama* 0,075 s) und der kurze Elementabstand (z.B. *H. caligata* 0,039 s und *H. polyglotta* 0,043 s) und das daraus resultierende rasche Tempo. Der Gesang ist besonders bei *H. polyglotta* (7,28 El/s), *H. rama* (6,18 El/s), *H. caligata* (6,81El/s) und A. *melanopogon* (6,06 El/s) sehr schnell. *H. opaca* 5,64El/s) und *A. concinens*

(5,97 El/s) singen etwas ruhiger, haben aber im Vergleich zu den anderen *Acrocephalinae* immer noch ein recht flottes Tempo.

In der Tonhöhe ähneln sich die Arten des Clusters B alle. Sie singen in einem geringfügig tieferen Bereich als der Cluster A. Sowohl die Braunen als auch die Gelb-Grauen Spötter singen in einem ähnlichen Frequenzfenster wie die kleinen Rohrsänger-Claden (Claden 3-5). Besonders *H. polyglotta* erreicht eine maximalen Frequenz von mehr als 5000 Hz und hebt sich dadurch klar von den tiefer singenden *H. olivetorum* und *H. languida* ab (s. Seite 49 ff.). Nur *H. caligata* und *A. melanopogon* haben eine etwas tiefere Stimmlage als die übrigen Arten des Clusters B. Vermutlich ist das eine Gemeinsamkeit und zeigt sich auch in der kurzen Vergabelung der beiden Arten zueinander. In der Bandbreite hat der Cluster B ebenfalls große Werte. Sie liegt bei allen Arten außer bei *H. caligata* oberhalb des Durchschnittes der gesamten *Acrocephalinae* (s. oben Cluster A). Die große Bandbreite kommt wie beim Cluster A durch die komplex aufgebauten, obertonreichen z.T. stark frequenzmodulierten Elemente, durch die schnellen Wechsel zwischen hohen und tiefen Elementen, aber auch durch die Verwendung von Geräuschen und wenig reinen Tönen zustande (s. Abbildung 17, S. 61) Der Gesang der Braunen Spötter klingt recht hart und gequetscht. Sie verwenden wenig reine Töne und wenig Tonhöhenmodulation. Der Gesang fließt mehr in einer Tonlage dahin und erinnert eher an ein Murmeln. Dies ist ausgeprägt bei *H. caligata*. J. Martens in Glutz von Blotzheim & Bauer (1991) beschreibt den Gesang als „schnell fließend mit gleichmäßigen Tönen ohne merkliche Höhen und Tiefen, die einzelnen Elemente bzw. Töne eng aneinander gereiht . . . , vergleichbar eines monotonen Abschnittes eines Sumpfrohrsängers.“ Auch in Cramp (1991) wird der Gesang als hoch, aber mit geringem Tonumfang beschrieben. So hat *H. caligata* nur eine Bandbreite von 1753 Hz. *A. melanopogon* dagegen zeichnet sich durch den raschen Tonhöhenwechsel und melodisch klingenden Gesang aus. Der Gesang des gesamten Clusters B ist komplex aufgebaut. Dies zeichnet sich durch ein großes Repertoire aus. Die Repertoiregröße liegt zwischen 180 Elementen bei *H. polyglotta* und 292 Elementen bei *H.* opaca. Somit ist das Repertoire mit

am größten im Vergleich zu den andere Clustern. Imitationen werden nur z.T. bei *A. concinens* und *H. polyglotta* eingebaut. Der Gesang wird durchwegs in langen Strophen vorgetragen. Die Strophenlänge schwankt zwischen 12,25 s bei *A. melanopogon* und 4,79 s bei *H. caligata. H. opaca* differenziert sich in seinem Gesang etwas von den übrigen im Cluster ab. Der Gesang ist melodiöser als der der Rohrsänger, besteht aus langen Strophen, in denen kein zyklisches Muster zu finden ist (Gegensatz zu *H. elaeica*, s. Seite 49 ff.). Dementsprechend besitzt die Art ein großes Repertoire und einen virtuosen, sehr gehetzt wirkenden Gesang.

A. schoenobaenus

A. schoenobaenus hat wie seine Cladenmitglieder einen hohen, eilig schwätzenden Gesang. Die kurzen Elemente (0,080s) werden in kurzen Abständen (0,084s) aneinander gereiht. Das Tempo ist mit 9,27 El/s das schnellste aus der gesamten Gruppe. Dies erklärt den sehr hohen HK_2 Wert, der *A. schoenobaenus* deutlich von den übrigen Calamodus-Arten unterscheidet. Hier zeigt er Ähnlichkeiten zu Arten des Clusters B, von denen sich *A. schoenobaenus* schon recht früh abspaltet. Ein Punkt für diese frühe Trennung ist der kontinuierliche, lange Gesang (27,18 s). Der Gesangstyp und Gesangslänge ist ein wichtiges Gesangsmerkmal, das einen großen Einfluss auf die Diversität im Gesang ausübt. Der Gesang von *A. schoenobaenus* kennzeichnet sich weiterhin durch die frei variierende Abfolge von Elementen. Die einzelnen Elemente werden zwar wiederholt, aber in immer neuer Zusammensetzung, so dass gleiche Elementabfolgen kaum vorkommen. Die Einleitung des Gesanges besteht aus langen Phrasen, die nur aus ein oder zwei Elementtypen bestehen. Trotz dieser Komplexität ist die Repertoiregröße mit 68 Elementen relativ klein und unterscheidet sich deutlich von dem viel größeren Repertoire von Cluster A und B. *A. schoenobaenus* hat einen der höchsten Gesänge der gesamten *Acrocephalinae*. In seinen hohen Pfeiftönen erreicht er Frequenzen von 6226 Hz. In den anderen Frequenzlangen (Mittlere und minimale Frequenz) singt er im selben hohen Bereich wie der Cluster A. Das Frequenzspektrum ist durch die vielen Klänge, Geräusche und Variationen in der Tonhöhe mit 3386 Hz einer der größten in der gesamten

Gruppe. In Frequenzlage, Tonumfang, Gesangstyp und Gesangsdauer zeigt *A. schoenobaenus* Gemeinsamkeiten zum Cluster A auf, während er in Imitation, Tempo, Elementlänge und Elementdauer mehr Gemeinsamkeiten zum Cluster B zeigt. Nur in der Repertoiregröße unterscheidet er sich deutlich von Cluster A und B, die beide durch die großen Repertoiregrößen dominiert werden.

A. dumetorum

A. dumetorum unterscheidet sich deutlich in seinem Gesang von seinen Nächstverwandten. Das Charakteristische der *Notiocichla* ist der lange, kontinuierlich vorgetragene Gesang, in dem die relativ kurzen Elemente ohne große Rhythmus- oder Tonhöhenschwankungen aneinander gereiht werden. So wirkt der Gesang der kleinen Rohrsänger oft sehr geräuschhaft, metronomisch und monoton. Ganz anders bei *A. dumetorum*. Sein melodischer Gesang enthält viele Pfeiftöne, die in lange Glissandis vorgetragen werden. Die Elementlänge mit 0,132 s und der Elementabstand sind mit 0,148 s deutlich länger als die der übrigen *Notiocichla*. Sein Gesangstempo ist dementsprechend ruhig (3,56 El/s). Der imitationsreiche Gesang (Kategorie 3) ist in Motive gegliedert, die sich mehrmals wiederholen. Durch die zahlreichen Wiederholungen ist seine Repertoiregröße mit 60 Elementen im Vergleich zu den anderen Rohrsängern sehr klein. Diese Motive werden kontinuierlich aneinander gereiht und die Gesangsdauer ist mit 29,85 s mit einer der längsten der gesamten *Acrocephalinae*. In Tonhöhe und Tonumfang ist er im selben hohen Bereich wie seine Clade. So wird deutlich, *A. dumetorum* unterscheidet sich in Repertoiregröße und dem Merkmalskomplex der HK_2 deutlich von seinen Cladenmitgliedern, während er in den Merkmalen der HK_1 Gemeinsamkeiten mit diesen aufweist.

Cluster A, B, *A. dumetorum* und *A. schoenobaenus* zeichnen sich alle durch das Merkmal der großen Gesangslänge aus. Dieses kann entweder im kontinuierlichen Gesang auftreten oder in langen Strophenlängen. So kann man diese Arten mit dem langen und meist sehr komplex aufgebauten Gesang den anderen Clustern C und D gegenüberstellen. Wie das Dendrogramm (s. Abbildung 16, Seite 60) zeigt, haben die Cluster A, B, *A. dumetorum* und

A. schoenobaenus auch eine sehr tiefliegende aber gemeinsame Verzweigung, was durch diesen langen, hohen und komplexen Gesang (Trennung durch den Merkmalskomplex HK_1) begründet ist.

Cluster C

Zum Cluster C gehören *A. paludicola, H. languida, H. elaeica, A.arundinaceus, A.stentoreus, A.australis, A.orientalis* und *H. olivetorum*. Cluster C zeichnet sich aus in geringen Werten der HK_1 und z.T. geringen Werten in der HK_2. Der Spielraum in den Werten der HK_2 ist innerhalb des Clusters sehr groß. Die Arten *A. paludicola, H. elaeica* und *H. languida* haben alle drei sehr hohe Werte in der HK_2 (s. Abbildung 15). Ihre Elementlänge liegt zwischen 0,082 s und 0,090 s, der Elementabstand zwischen 0,075 s und 0,093 s. Das Tempo ist flott und schwankt zwischen 6,94 El/s und 5,68 El/s. *A. arundinaceus* und *A. stentoreus* liegen auf der selben Verästelung wie *A. paludicola, H. elaeica* und *H. languida.* Nur gehen sie von einem tiefer liegenden Knotenpunkt schon früh von diesen ab. *A. arundinaceus* und *A. stentoreus* haben im Vergleich zu den restlichen Arten des Clusters C eine deutlich längere Elementlänge (0,114 s und 0,109 s) und einen großen Elementabstand (0,111 s und 0,146 s). Trotzdem haben sie ein leicht schnelleres Tempo als *H. olivetorum, A. australis* und *A. orientalis*. Ihr Tempo liegt bei 5, 10 El/s bzw. 4,74 El/s, während die drei letzt genannten langsamer singen (*A. australis* 4,38 El/s, *H. olivetorum* 3,81 El/s und *A.orientalis* 3,86 El/s). Ihre Elemente sind mit 0,074 s und 0,083 s kürzer, dafür haben sie einen langen Elementabstand. Dieser liegt zwischen 0,110 s und 0,206 s. Durch diesen recht großen Elementabstand ist das Tempo dieser Arten ruhiger geworden. Cluster C wird von den Arten der Großen Rohrsänger dominiert. Ihr Kennzeichen ist der ruhige und tiefe Gesang. Ihre Frequenzlage liegt im Mittel zwischen 2084 Hz und 3925 Hz. *H. olivetorum* singt im Gegensatz zu seinen Nächstverwandten der Clade der Gelb-Grauen Spötter (1315 und 4240 Hz) im selben Bereich wie die Großen Rohrsänger. Nicht nur in der Frequenzlage, sondern auch im zeitlichen Aufbau der Strophen und der Klangfarbe (typisch schnarrende Elementen) erinnert *H. olivetorum* an *A. arundinaceus* (Cramp, 1991). Dieser, wie auch *A. australis, A. stentoreus*

und *A. orientalis* zeigen einen typischen Strophenaufbau. Dieser besteht aus einer kurzen Einleitung, in der tiefe, leise krächzende Elemente aneinander gereiht werden. Im anschließenden Hauptteil sind die Elemente höher und lauter und es werden Variationen in der Tonhöhe (tiefe knarrende Elemente, hellere Elemente) und in der Elementanzahl gezeigt. Dieses Schema findet man mit feinen Abweichungen bei allen Arten der Großen Rohrsänger (Ausnahme *A. griseldis,* s. Seite 53 ff.). Die Strophen wiederholen teilweise die gleichen Elementfolgen (v.a. in Einleitung, aber auch im Hauptteil). Dementsprechend ist das Repertoire dieser Arten recht klein. Es schwankt zwischen 61 Elementen und 92,50. *H. olivetorum* hat ein etwas größeres Repertoire mit 99 Elementen. Die Bandbreite ist bei *A. arundinaceus* und *A. stentoreus* mit 1370 Hz und 1230 Hz schon recht schmal. *A. australis, A. orientalis* und *H. olivetorum* singen mit einer Bandbreite zwischen 1956 Hz und 2582 Hz. Einen anderen Gesangsaufbau haben *A. paludicola, H. languida* und *H. elaeica.* Sie singen auch in Strophen, die aber einen anderen Aufbau haben als die der Großen Rohrsänger. *H. languida* zeichnet sich durch sein zyklisches Gesangsmuster aus. Er setzt seinen Gesang aus Wiederholungen von kompliziert aufgebauten Motiven zusammen. Diese sind melodiös, relativ hoch und charakterisiert durch einen Wechsel in Tonlage und Rhythmus. Der Gesang ist sehr individuell. Durch diesen zyklischen Aufbau des Gesanges ist das Repertoire von *H. languida* relativ klein mit 73 Elementen. Die Frequenzlage liegt zwischen 2222 Hz und 4351 Hz, die Bandbreite liegt bei 2231 Hz.

H. elaeica hat zwei unterschiedliche Gesangstypen. Der eine Gesangstyp zeichnet sich aus durch ein zyklisches Gesangsmuster, indem Motive wiederholt werden. Diese sind gekennzeichnet durch fehlende Imitation und einen Wechsel zwischen Crescendo und Decrescendo in der Lautstärke. Der zweite Typ vermisst dieses zyklische Muster. Es ist ein sehr lebhafter Gesang mit Wechseln in der Tonhöhe, der entfernt an *H. icterina* erinnert [(Cramp, 1991), (Baker, 1997)]. In diesem Gesangtyp ist Imitation von anderen Arten zu finden. Da in meinen Gesangsproben fast ausschließlich der erste Gesangstyp analysiert wurde, ist *H. elaeica* ohne Imitationen in den Datensatz eingeordnet worden. Das Repertoire

ist aufgrund des zyklischen Musters ähnlich wie bei *H. languida* recht klein mit 64 Elementen. Die Frequenzlage liegt zwischen 2313 und 5685 Hz, die Bandbreite bei 3372 Hz.

A. paludicola singt in kurzen Strophen, die aus einem einleitenden „Rattern“ und einer tonalen Elementfolge bestehen. Die Strophen sind bei den Individuen sehr formkonstant, Variationen sind nur in der tonalen Elementfolge zu finden. Dementsprechend klein ist das Repertoire mit nur 24 Elementen. Die Frequenzlage liegt zwischen 2054 und 4768 Hz. Die Bandbreite ist durch die vielen Geräusche mit 2731 Hz recht groß.

Die geringeren Werte der HK_1 spiegeln sich in den kurzen Strophen (zwischen 4,10 s bei *A. australis* und 9,08 s bei *H. languida* und *H. olivetorum*) der deutlich tieferen Frequenzlage, der kleineren Bandbreite und den fehlenden Imitationen wieder. Nur *A. stentoreus* bildet im letzten Punkt eine Ausnahme, er zeigt in seinem Gesang wenige Imitationen (Kategorie 2).

Cluster D

Im Cluster D liegen die gesamten *Calamocichla-Arten* zusammen mit *C. natalensis*. Charakteristisch ist entsprechend ihrer niedrigen HK_1-Werte der tiefe, sehr einfache mit vielen Weiderholungen gezeichnete Gesang. Der Gesang liegt in einer Frequenzlage zwischen 1605 und 3116 Hz. Der gesamte Gesang liegt verglichen mit den anderen Clustern in einem sehr engen Frequenzbereich. Die durchschnittliche Bandbreite der *Calamocichla* liegt bei 1568 Hz und bei *C. natalensis* bei 1299 Hz. *A. sechellensis* hat die kleinste Bandbreite innerhalb der gesamten *Acrocephalinae* mit 918 Hz. Dies ist verglichen mit den anderen *Acrocephalinae* sehr wenig (s. oben). Die Elementstruktur besteht aus kurzen, schmalbandigen Elementen, die in relativ langen Abstand aneinander gereiht werden. Durch die reinen Töne im Gesang wirkt dieser sehr weich und wohltönend. Aber nicht nur die vielen reinen Töne bedingen die enge Bandbreite. Auffällig bei den Arten des Clusters D ist auch die Reihung von Elementen in der gleichen Frequenzlage. Frequenzmodulationen findet man wenig (s. Abbildung 18, S. 62).

Der Gesang wird ausschließlich in kurzen Strophen vorgetragen. Die Strophenlänge von *C. natalensis* ist mit 1,58 s extrem kurz und die der *Calamocichla* liegt zwischen 2,07 s und 4,88 s. Die Strophen bestehen aus wenigen Elementen, die identisch aneinander gereiht werden (s. Abbildung 18). Das Repertoire ist deshalb mit durchschnittlich 35 Elementen, verglichen mit anderen *Acrocephalinae,* sehr klein. Noch ausgeprägter ist diese Vereinfachung des Gesanges bei *C. natalensis*, dessen Repertoire nur aus 7 verschiedenen Elementen besteht. Dies ist das kleinste Repertoire der gesamten Gruppe. Auch findet man in der Literatur keine Belege über Imitationen im gesamten Cluster D [(Dowsett-Lemaire, (1993), (Urban, Fey & Keith, 1997)]. Wie Abbildung 15, S. 43 zeigt, liegen die Arten des Clusters D in den Werten der HK_2 wie die großen Rohrsänger und der Cluster A. In der Elementlänge, im Elementabstand und im Tempo zeigen die Arten des Clusters D daher auch Gemeinsamkeiten zu diesen. Die Elementlänge liegt zwischen 0,078 s und 0,094 s. *A. sechellensis* ist hier mit seinem langen Element (0,117 s) ein Ausreißer. Der Elementabstand ist relativ lang und pendelt zwischen 0,081 s und 0,159 s. *A. sechellensis* und *A. rufescens* zeichnen sich beide durch einen größeren Elementabstand von 0,112 s und 0,159 s aus. Ihr Tempo ist mit 3.94 El/s und 3,78 El/s das ruhigste im Cluster D. Diese Punkte könnten der Grund für ihre leichte Absonderung zu den anderen Arten des Clusters D sein. Diese haben nämlich alle ein deutlich schnelleres Tempo (*A. newtoni* 5,07 El/s; *C. natalensis* 5,37 El/s; *A. brevipennis* 5,17 El/s; *A. gracilirostris* 6,66 El/s) und haben einen kürzeren Elementabstand (*C. natalensis* 0,081 s; *A. brevipennis* 0,085 s; *A. gracilirostris* 0,095 s). *A. newtoni* (0,153 s) gleicht seinen langen Elementabstand durch kurze Elemente (0,093 s) aus. In den Werten der HK_1 gibt es wenig Unterschiede zwischen den Arten des Clusters, nur in den Daten der HK_2 gibt es kleine Unterschiede, die so die Auffächerung des Clusters erklären. *A. gracilirostris* hat innerhalb des Clusters das größte Repertoire mit 75 Elementen. Hierin unterscheidet er sich von *A. brevipennis, A. newtoni* und *C. natalensis*.

C. gracilirostris

Der Gesang von *C. gracilirostris* besteht aus drei verschiedenen Strophentypen, die aus 2 - 4 verschiedenen Elementtypen aufgebaut sind (eigene Auswertung; Maclean et al.) Das Repertoire ist dementsprechend klein mit nur 16 Elementen. Die sehr geringen HK_1-Werte (s. Tabelle 2) drücken sich mit vielen Extremwerten in einzelnen Gesangsmerkmalen aus. Die Strophenlänge ist mit 0,89 s extrem kurz verglichen mit den anderen *Acrocephalinae* (s. oben Cluster A). Die Frequenzlage des Gesanges pendelt zwischen 1207 und 2740 Hz und ist damit eine der tiefsten der gesamten Gruppe. Die Bandbreite des Gesanges ist mit 1533 Hz sehr schmal. Ähnlich wie bei den afrotropischen Rohrsängern ist die Elementstruktur durch reine Töne und wenig Frequenzmodulationen bestimmt. Ein weiteres Charakteristikum sind die kurzen Elemente (0,067 s), die in kurzen Abständen (0,41 s) aneinander gereiht werden. Durch diese kurzen Werte ergibt sich ein sehr hohes Tempo von 7,56 El/s, das an das Tempo der *Calamodus*-Arten, von *H. polyglotta* oder von *H. rama* erinnert. Durch diese Daten zeichnet sich *C. gracilirostris* durch hohe HK_2-Werte aus (s. Tabelle 2). *C. gracilirostris* zeigt in seinem Gesang dieselbe Tendenz wie *Calamocichla*, nämlich eine zunehmende Vereinfachung des Gesanges und die Reihung von frequenzgleichen Elementen. Er verstärkt diese Tendenz noch mehr (z.B. kleines Repertoire, sehr kurze Elemente) und hat sich dadurch und durch die extrem kurzen Strophendauer von den *Calamocichla*-Arten distanziert.

Cluster E

Cluster E besteht nur aus den zwei Arten *A. griseldis* und *H. icterina.* Die Ähnlichkeit ihres Gesanges ist gering. Gemein ist beiden, dass sich ihr Gesang völlig von den anderen *Acrocephalinae* und auch von ihren Nächstverwandten (*H. polyglotta* und Gelben Spöttern) distanziert hat. Sowohl *A. griseldis* als auch *H. icterina* zeichnen sich durch einen komplexen, langen und besonders *H. icterina* durch einen recht hohen Gesang aus. So hat der Cluster E ähnliche Werte in der HK_1 wie Cluster B und C (s. Abbildung 14, S. 42.) Aber durch ihre niedrigen Werte in der HK_2 (besonders *A. griseldis;* s. Tabelle 2) unterscheiden sie sich beide von den anderen Clustern. Hier zeigen die beiden Arten durchaus Gemeinsamkeiten auf. Sie

haben beide ein ruhiges Tempo (*A. griseldis* 2, 52 El/s und *H. icterina* 4,49 El/s), lange Elemente (*A. griseldis* 0,120 s und *H. icterina* 0,137 s) und einen großen Elementabstand von 0,255 s bei *A. griseldis* und 0,093 s bei *H. icterina. A. griseldis* hat mit Abstand das ruhigste Tempo und den größten Elementabstand bei den *Acrocephalinae*. Dies erklärt auch den sehr geringen HK_2-Wert. Eine weitere Gemeinsamkeit ist den beiden Arten das große Repertoire, das auf einen komplex aufgebauten Gesang hinweist. Hier zeigt *H. icterina* (Repertoiregröße von 181,20 Elementen) Ähnlichkeit zu ihrem Nächstverwandten *H. polyglotta. A. griseldis* unterscheidet sein großes Repertoire (203 Elemente) dagegen deutlich von den anderen Großen Rohrsängern im Cluster C (s. Seite 49). Weiter distanziert sich *A. griseldis* sich von seiner Clade durch seinen langen (18,66 s) kontinuierlich vorgetragenen Gesang völlig von diesen. Der typische Strophenaufbau der Großen Rohrsänger und die tiefen schnarrenden Elemente fehlen ihm. Seine Elemente werden ohne feste Abfolge in mehr oder weniger gleicher Tonlage vorgetragen. Es sind wenig reine Töne zu finden, die meisten Elemente bestehen aus Klängen und Geräuschen. Die Frequenzlage ist recht tief (1150 Hz bis 3258 Hz) bei einer Bandbreite von 2111 Hz. Den etwas höheren Wert in der HK_1 als die Großen Rohrsänger bekommt *A. griseldis* durch seinen langen kontinuierlichen Gesang trotz mangelnder Imitationen und tiefer Frequenzlage.

H. icterina dagegen hat einen sehr lebhaften Gesang mit obertonreichen Elementen, die mit langen und auf- und absteigenden Pfeiftönen abwechseln. Diese Pfeiftöne modulieren in der Tonhöhe, besonders bei mehrfacher Wiederholung. Dadurch erklärt sich die große Bandbreite des Gesanges von 3070 Hz, die neben den Arten des Clusters A wie *A. bistrigiceps, Agricola-Komplex* aber auch *H. polyglotta,* mit eine der größten innerhalb der *Acrocephalinae* ist. *H. icterina* hat in seinem Gesang durchaus Gemeinsamkeiten mit seinem nächstverwandten *H. polyglotta.* Diese liegen v.a. im Merkmalskomplex der HK_1. Beide singen in einer ähnlichen Frequenzlage (*H. icterina*: zwischen 2368 Hz und 5405 Hz; *H. polyglotta*: 2488 Hz und 5510 Hz) mit einer großen Bandbreite. Auch weisen beide Imitationen auf, wobei *H. icterina* mehr Imitationen hat (Kat. 3) als *H. polyglotta* (Kat. 2). Der

Gesang beider Spötterarten wird in Strophen vorgetragen. Strophenlänge ist bei *H. icterina* 6,76 s und bei *H. polyglotta* 5,95 s. So unterscheiden sich *H. icterina* und *A. griseldis* doch in einigen Punkten der HK_1. Dementsprechend hat ihr Cluster eine große Wertespanne in der HK_1 (s. Abbildung 14), wobei *H. icterina* die höheren Werte hat als *A. griseldis*. Dafür haben sie mehr Gemeinsamkeiten in den Werten der HK_2. Hier unterscheidet sich *H. icterina* deutlich von ihren Verwandten durch ihren ruhigeren, lauten Gesang. Der Gesang von *H. polyglotta* erinnert mehr an einen eiligen, lebhaften Plaudergesang, der sehr hastig vorgetragen wird.

3.1.2. Vergleich des Gesangsdendrogrammes mit den phyletischen Daten der *Acrocephalinae*

Hier wird die Fragestellung untersucht, inwieweit die Ähnlichkeit im Gesang verschiedener *Acrocephalinae* zueinander auf die phylogenetische Nähe oder auf verwandtschafts-unabhängige Entwicklungen zurückzuführen ist. Zeichnet sich ein klares phylogenetisches Muster im Gesangsdendrogramm ab, ist die Ähnlichkeit mehr auf neutrale Änderungen im Gesang, bedingt durch die verwandtschaftliche Situation der Arten, zurückzuführen. Ist dagegen das phylogenetische Muster im Gesangsdendrogramm nicht so stark ausgeprägt, dann sind Gemeinsamkeiten im Gesang mehr auf verwandtschaftsunabhängige Entwicklungen zurückzuführen.

Um diese Hypothesen zu überprüfen, vergleiche ich den phylogenetischen Stammbaum mit den von mir ermittelten Gesangsdendrogramm.

Hier zeigen sich sowohl Übereinstimmungen als auch Kontroversen zwischen dem phyletischen Baum (Abbildung 10, Seite 21) als auch dem Gesangsbaum (Abbildung 16, Seite 60). Die nach den phylogenetischen Daten von Leisler et al. (1997), Helbig et al. (1999), Ottosson et al. (2005) und Fergin et al. (2009) ermittelten Gattungen und Cladeneinteilung bestätigen sich im Gesang nur teilweise.

Cladenebene:

Auf Cladenebene ist ein gruppenspezifisches Muster mit abgestufter Ähnlichkeit in folgenden Claden zu erkennen:

- Clade 1
- Clade 2
- Clade 4
- Clade 5

Die Großen Rohrsänger (Clade 1) liegen alle auf einem Knotenpunkt (Cluster C) mit Ausnahme des genetisch isolierten *A. griseldis*, der sich auch im Gesang von seinen Verwandten distanziert. Die Auffächerung des Gesanges der Clade 1 beginnt bei tieferliegenden Knotenpunkten innerhalb des Gesangsdendrogrammes. So hat sich der Gesang schon recht früh, von einer gemeinsamen Stammart ausgehend, in leicht divergierende Richtungen entwickelt.

Den Großen Rohrsängern am nächsten liegen die *Calamocichla-Arten*, die sich durch einen sehr kurzen melodiösen (*A. sechellensis; A. gracilirostirs*) oder einem harten (*A. newtoni*) Gesang mit simpler Struktur und einer limitierten und enger Bandbreite von den Großen Rohrsängern unterscheiden (Dowsett-Lemaire, 1994). Sowohl in der Phylogenie als auch im Gesangsdendrogramm zeigt sich bei den *Calamocichla* eine kurze Auffächerung. Aus phylogenetischer Sicht heißt dies, eine schnelle Artbildung von einer gemeinsamen Stammart aus. Analog dazu entwickelt sich der Gesang von dieser Stammart mit. Durch diese schnelle Radiation zeigen sich bei den rezenten *Calamocichla* feine Abweichungen im Gesang. Abweichend zur Phylogenie zeigen *C. natalensis* und *A. newtoni* einen ähnlichen Gesang.

Bei den einfarbigen Rohrsängern liegen sowohl im Gesang als auch in der Phylogenie die *Notiocichla* und der *Agricola-Komplex* eng zusammen (Cluster A). Auch dieser Cluster ist gekennzeichnet durch eine recht früh beginnende Auffächerung mit tiefer liegenden Vergabelungen.

Auf Cluster A zeigen sich aber auch einige Divergenzen zur Phylogenie. Diese zeigen sich durch die Position von *A. aedon* und *A. bistrigiceps*. Diese beiden Arten sind überhaupt nicht mit den *Notiocichla-Arten* bzw. dem *Agricola-Komplex* verwandt, zeigen aber große Ähnlichkeiten im Gesang zu diesen. *A. concinens* hat sich von seinen nächstverwandten Arten, *A. tangorum* und *A. agrico*la, im Gesang völlig differenziert und liegt auf Cluster B. *A. dumetorum* ist phylogenetisch etwas isoliert von den anderen *Notiocichla-Arten*, sein Gesangsbild hat sich aber völlig separat entwickelt, mehr als es seine genetische Position vermuten ließe. Trotz dessen, dass sich A*. dumetorum* und *A. concinens* im Gesang völlig von ihren Nächstverwandten differenziert haben, lässt sich die Cladenstruktur im Gesang bei Clade 4 und 5 erkennen.

Kein gruppenspezifisches Muster ist im Gesang bei den folgenden Claden erkennbar:

- Clade 3
- Clade 5
- Clade 6
- Clade 7
- Clade 8

Bei den *Hippolais,* den *Chloropeta* und *Calamodus* sind auseinander strebende Entwicklungen zwischen der genetischen Ähnlichkeit und der Ähnlichkeit im Gesang zu verzeichnen. Die Arten der Gelb-Grauen Spötter und der *Calamodus* liegen jeweils auf 3 Clustern verteilt, die der Braunen Spötter auf 2 Clustern. Es ist hier kein gemeinsamer Ursprung des Gesanges erkennbar, auf den sich Ähnlichkeiten zurückführen ließen. Unter den Taxa der *pallida*-Gruppe (*H. opaca, H. elaeica* mit diversen Unterarten, die hier nicht analysiert wurden) stehen sich die westliche Form *H. opaca* und die östliche Form *H. elaeica* sowohl genetisch als auch im Gesang gegenüber (Ottoson, 2005). Nur dass die Diskrepanz im Gesang zwischen diesen Arten weitaus größer ist als ihre genetische Distanz. Und sie zeigen beide mehr Ähnlichkeiten zu nicht verwandten Arten auf, hier besonders *H. elaeica*, die keine Ähnlichkeit zu den anderen Braunen Spöttern (Clade 7) aufweist. Die Schwesternarten

H. rama und *H. caligata* liegen innerhalb des Cluster B. Die Verästelung im Baum zeigt aber auch größere Unterschiede zwischen diesen beiden Arten.

Innerhalb der Clade der Gelb-Grauen Spötter zeigen die nächstverwandten Artenpaare *H. olivetorum/H. languida* und *H. polyglotta/H. icterina* überhaupt keine Gemeinsamkeiten im Gesang. Ähnliches gilt für die Artenpaare der *Calamodus*-Clade. Hier liegen die Artenpaare *A. melanopogon/A. bistrigiceps* und *A. paludicola/A. schoenobaenus* auf verschiedenen Clustern.

Die beiden *Chloropeta-Arten*, die genetisch gesehen auch wenig gemein haben, zeigen auch im Gesang keine Gemeinsamkeiten zueinander auf. *C. gracilirostris* ist sowohl im phyletischen Baum als auch im Gesang isoliert, nur geht der Knotenpunkt im Gesang auf die Großen Rohrsänger-Arten (Clade 1 und 2) zurück und nicht wie im phyletischen Baum auf *A. aedon*. *C. natalensis* ist im Gesang sehr ähnlich zu den *Calamocichla - Arten*, während ihre genetische Position sie zu Clade 7 einordnet.

Artebene

Auf Artebene zeigen sich ebenfalls einige Unterschiede im Gesang im Vergleich zum phyletischen Muster. Auch wenn fast alle Mitglieder der gesamten Clade, wie bei den Claden 1, 2, 4 und 5, immer auf demselben Cluster liegen, sind doch auch hier die nächstverwandten Paare nicht unbedingt zusammen. Der eng verwandte *scirpaceus-Komplex* liegt auf einem Knotenpunkt höhere Ordnung zusammen, aber *A. scirpaceus* und *A. baeticatus* liegen im Gesang enger beieinander als *A. avicenniae* und *A. baeticatus* im genetischen Baum. Außerdem wird der *scirpaceus*-Komplex durch die Anwesenheit von *A. aedon* im Gesangsdendrogramm neu geordnet. *A. palustris*, der genetische gesehen relativ wenig mit *A. agricola* und *A. tangorum* zu tun hat, clustert auf derselben Verästelung im Gesang mit diesem und nicht mit dem im näher stehenden *scirpaceus-Komplex*.

Selbst bei den sich im Gesang einheitlich darstellenden *Calamocichla* zeigen sich auf Artebene Unterschiede zur Phylogenie. Dies zeigt sich v.a. durch die Ähnlichkeit von *C. nata-*

lensis zu *A. newtoni*, aber auch A. *sechellensis* clustert mit *A. rufescens* und nicht mit seinem eng verwandten *A. newtoni*. Diese Diskrepanzen zwischen der phänotypischen Ausprägung des Gesanges und der genetischen Grundlage lassen sich möglicherweise durch konvergente Entwicklung erklären.

Die folgende Analyse soll zeigen, durch welche Einflussgrößen die Konvergenzen zustande kommen.

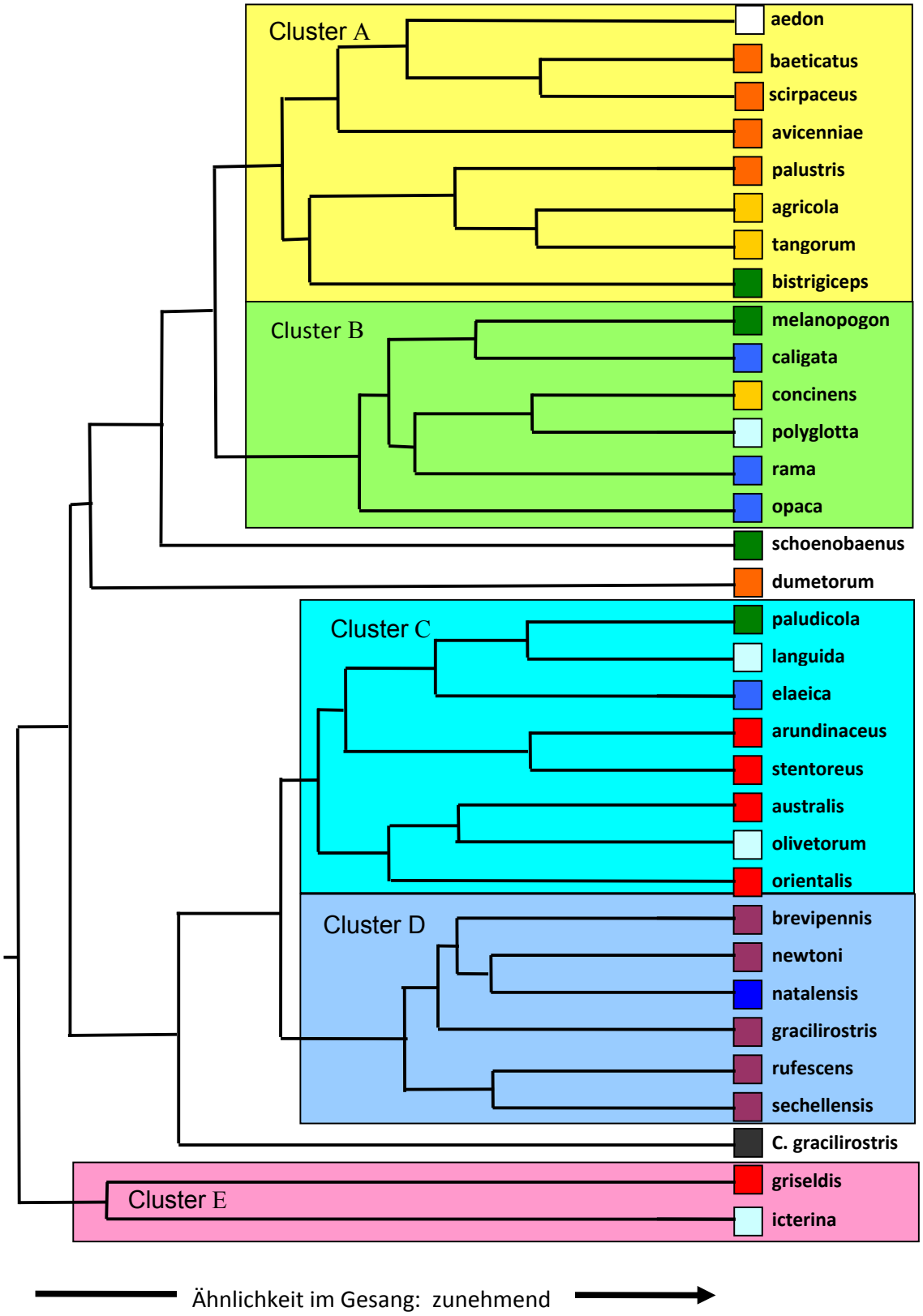

Abbildung 16 Dendrogramm aller untersuchten Arten

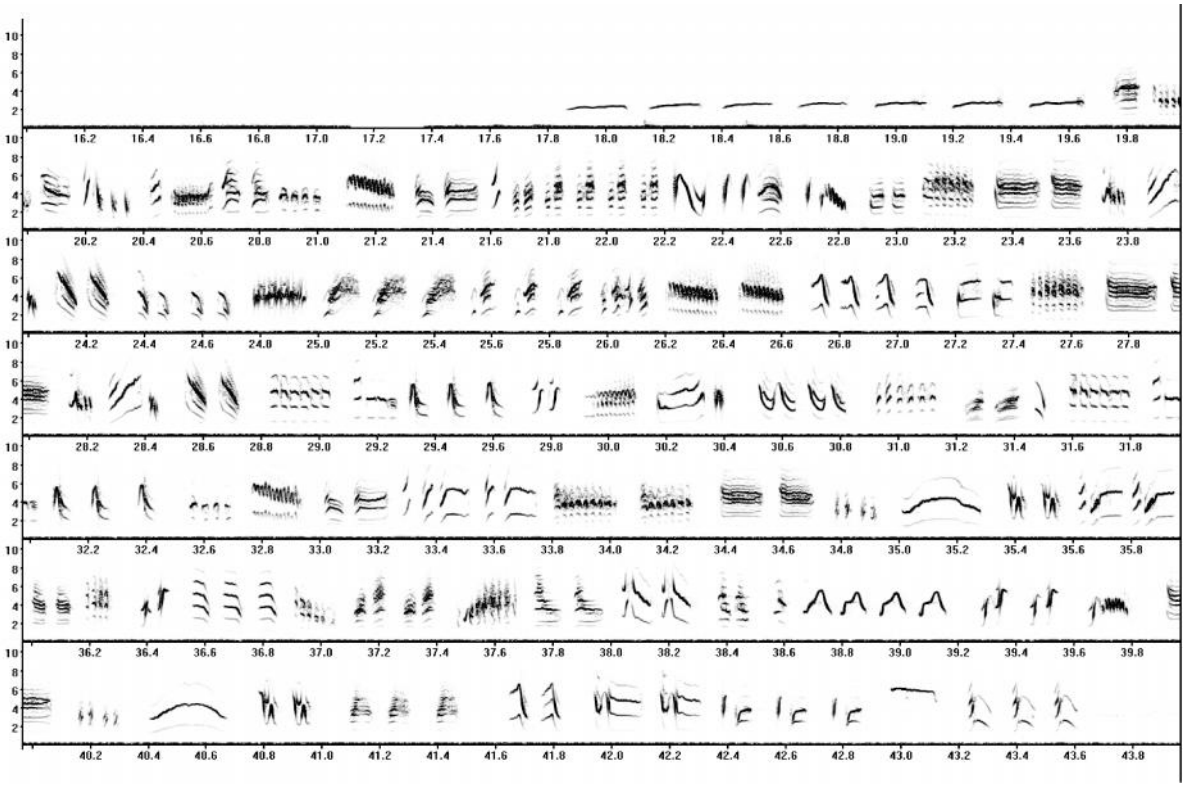

Abbildung 17 Sonagramm von *A. melanopogon*. Deutlich sieht man die komplex aufgebauten Elemente, die vorwiegend aus Klängen bestehen. Die Elemente zeigen eine rasche Frequenzmodulation und rasche Wechsel zwischen tiefen und hohen Elementen.

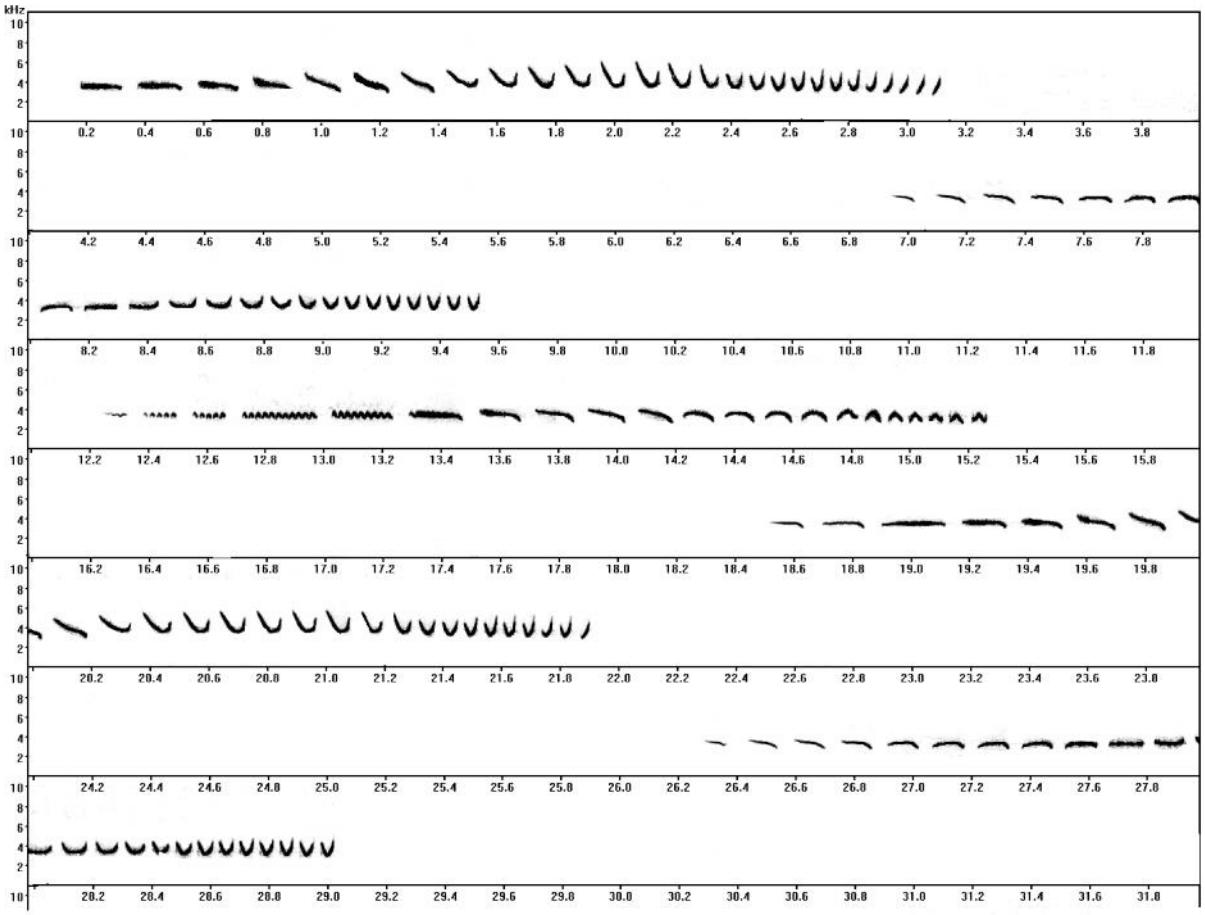

Abbildung 18 Sonagramm von A. newtoni 95787. Der Gesang ist einfach aufgebaut, die Elemente sind reine Töne, die in gleicher Frequenzlage aufeinander folgen.

3.2. Multiple Regressionsanalyse

Als erstes wird untersucht, welche Einflussfaktoren aus dem Bereich der Morphologie, Ökologie und dem Sozialsystem einen korrelativen Zusammenhang zu den einzelnen Gesangsmerkmalen zeigen. Es wird die Varianz in jeweils einem Gesangsmerkmal (abhängige Variable) durch eine oder mehrere unabhängige Variablen (Evolutionsfaktoren) erklärt.

Um diese Ergebnisse möglichst wenig durch Korrelationen zwischen den Evolutionsfaktoren zu stören, werden diese vor der Multiplen Regression auf Korrelationen untersucht. In der Korrelationsmatrix (s. Tabelle 15, S. 90) zeigt sich, dass zwischen den Evolutionsfaktoren z.T. enge Korrelationen herrschen. Deshalb beziehe ich nur die Evolutionsfaktoren in die multiple Regression mit ein, die zu keinem anderen Faktor einen Korrelationsfaktor > 0,50 haben. So gehen als unabhängige Variable in die Multiple Regressionsanalyse mit ein:

- Aufenthaltsdauer im Brutgebiet in Monaten (AUF),
- Paarungssystem (PS),
- Vegetationshöhe (VH),
- Vegetationsdichte in 0,7m Höhe (D_0,7),
- Vegetationsdichte in 2m Höhe (D_2m),
- Untergrund (UG),
- Körpermaße (GW).

Diese Analyse dient dazu, Hypothesen im Datensatz zu finden. Die signifikanten Beziehungen aus der multiplen Regression werden dann durch weiterführende Tests (Pearson-Korrelationskoeffizienten, Man-Whitney U-Test, Kruskal-Wallis-Test) auf ihre Haltbarkeit überprüft. Nicht signifikante Beziehungen aus der multiplen Regression werden nicht weiterverfolgt.

3.2.1. Zeitliche Merkmale des Gesanges

Elementlänge

Die Elementlänge zeigt eine auffallende Variation (s. Kapitel 3.1.1 und Abbildung 21, S.88) innerhalb der *Acrocephalinae*. Mit Hilfe des Regressionsmodells will ich Variable finden, die diese Unterschiede in der Elementlänge erklären. Diese Unterschiede können zu einem signifikanten Anteil (43 %, $p < 0{,}05$, F-Test) durch die in Tabelle 3 aufgeführten Evolutionsfaktoren erklärt werden. So kann durch dieses Ergebnis die H_1 angenommen werden. Es scheint einen Zusammenhang zwischen der Elementlänge, dem Habitat (Vegetationshöhe und Untergrund) und der Jahresperiodik zu geben.

	BETA	St. Err.of BETA	B	St. Err.of B	t(27)	p-level
Intercpt			.089668	.016938	5.29388	.000014
VH	.690341	.169948	.004567	.001124	4.06208	.000375
AUF	-.432349	.178164	-.001982	.000817	-2.42669	.022189
UG	.397368	.179072	.013191	.005945	2.21905	.035077

Tabelle 3 Regressionszusammenfassung der Elementlänge:
R = .65810935; R^2 = .43310792; Adjusted R^2 = .32812790
F(5,27) = 4.1256; p<.00651; Std.Error of estimate: .01381

Da bei der Interpretation von einem multiplen Regressionsmodell Vorsicht geboten ist, will ich von den drei erklärenden Faktoren die direkte Beziehung zur Elementlänge überprüfen. Die lineare Beziehung zwischen der Vegetationshöhe und der Elementlänge bleibt auch in der Einzelüberprüfung bestehen. Es baut sich innerhalb der *Acrocephalinae* die Tendenz auf, dass mit zunehmender Vegetationshöhe die Elementlänge zunimmt (Pearson Korrelationskoeffizient $r = 0{,}52$, $p < 0{,}05$). Die Abbildung 21 (S. 88) zeigt im Bereich der niedrigeren Vegetation (< 4m) eine relativ geringe Streuung zur Regressionsgeraden hin. In der mittleren Vegetationshöhe (> 5 aber < 7 m) nimmt die Streuung der Werte deutlich zu. Diese Spannbreite innerhalb des Datensatzes der Elementlänge kann gut an den Arten *A. dumetorum* und *C. gracilirostris* exemplarisch gezeigt werden, die zwischen 0,132 s und

0,067 s liegt. So scheint für diese Arten in diesem Vegetationshöhenbereich eine Anpassung an die Vegetationshöhe nicht so groß zu sein. In größerer Höhe (< 7 m) wird der Einfluss der Vegetationshöhe wieder größer, was man an der geringeren Streuung und dem kontinuierlichen Anstieg der Elementlänge sehen kann.

Bei der Beziehung zwischen der Aufenthaltsdauer und der Elementlänge zeigt sich keine direkte Beziehung (Pearson Korrelationskoeffizient $r = -0{,}19$, $p > 0{,}05$). Die Hypothese, dass Unterschiede in der Elementlänge bestehen auf Grund der differenzierten Aufenthaltsdauer im Brutgebiet, ist deshalb nicht haltbar.

Gleiches gilt für den Untergrund. *Acrocephalinae*, die auf trockenen Untergrund vorkommen, singen nicht mit einem längeren Element als Arten auf feuchtem Untergrund ($p > 0{,}05$, U-Test, zweiseitig). Dies macht sich auch in den geringen Unterschieden im Mittelwert der Elementlänge (UG1: 0,092s; UG2: 0,094s) und der großen Spannweite in den beiden Kategorien deutlich. Auf UG1 liegt die Spannbreite der Elementlänge von 0,075s (*H. rama*)bis 0,137s (*H. icterina*) und innerhalb des UG2 zwischen 0,067s (*C. gracilirostris*) bis 0,120s bei *A. griseldis*.

Der Grund für das Ergebnis der multiplen Regressionsanalyse liegt wahrscheinlich an einer leichten Korrelation zwischen Untergrund und Vegetationshöhe. In den trockenen Habitaten ist die Vegetation tendenziell niedriger als in den feuchteren Habitaten der *Acrocephalinae*. So kann hier eine sogenannte Multikollinearität das Ergebnis verfälscht haben. Die erklärenden Faktoren Untergrund und Aufenthaltsdauer sind nur innerhalb des multiplen Regressionsmodells signifikant erklärend. Einzeln betrachtet haben sie keinen Erklärungswert. So wird die Varianz in der Elementlänge durch die Vegetationshöhe erklärt. Die weiterführende Frage, die dann in der phylogenetischen Korrektur geklärt wird, ist, ob dies eine konvergente Anpassung der *Acrocephalinae* ist oder ob die Unterschiede auf neutrale Änderungen mit abnehmendem Verwandtschaftsgrad zurückgehen.

Elementabstand

Der Elementabstand wird eher schwach von den Evolutionsfaktoren beeinflusst. Das Regressionsmodell liefert ein schwach signifikantes Ergebnis. So werden knapp 24% in der Varianz im Elementabstand durch den Untergrund erklärt ($p < 0.05$, F-Test, Tabelle 4). Um diese Hypothese weiter zu überprüfen, führe ich einen Mann-Whitney U –Test durch. Dieser bestätigt das Ergebnis. Im UG_1 ist der Elementabstand kürzer als auf UG_2 ($p < 0{,}032$, U- Test). Auf trockenem Grund singen die *Acrocephalinae* im Durchschnitt 0,068s lang, die Spannbreite liegt zwischen 0,038s (*H. caligata*) und 0,131 (*H. olivetorum*), 50% der Arten auf trockenem Grund singen mit einem Elementabstand zwischen 0,075s und 0,106s. Auf nassem Untergrund ist der Durchschnitt mit 0,128 deutlich länger und 50% der Arten in dieser Kategorie singen zwischen 0,083s und 0,151s. Der Topwert auf nassen Untergrund ist 0,261 (*A. griseldis*).

Allerdings bleiben 76% der Varianz im Elementabstand durch die hier verwendeten Evolutionsfaktoren unerklärt. So bleibt die Frage, auf welch andere Faktoren diese Unterschiede im Elementabstand zurückgeführt werden können? Hier könnte z.B. die Phylogenie ein wichtiger Einflussfaktor sein. Der Untergrund erklärt nur einen Teil davon. Zu den anderen Evolutionsfaktoren zeigt der Elementabstand keine Korrelation.

	BETA	**St. Err.of BETA**	**B**	**St. Err. of B**	**t(30)**	**p-level**
Intercpt			.024849	.028567	.869852	.391288
UG	.329175	.164471	.032646	.016311	2.001417	.054464

Tabelle 4 Regressionszusammenfassung des Elementabstandes;
R =.48849964; R2 = .2383190; adjusted R2 = .18787402;
F(2,30) = 4,7014; p>.01675; Std Error of estimate: .04536

Tempo

Hier sieht man ein schwach signifikantes Ergebnis des Regressionsmodells ($p < 0,05$, F-Test; Tabelle 5). Von den Evolutionsfaktoren erklärt aber keiner signifikant die Varianz im Tempo. So können die Unterschiede im Tempo nicht durch die hier verwendeten Evolutionsfaktoren erklärt werden.

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(29)	p-level
Intercpt			4.451892	1.160306	3.83683	.000622
GW	-.297961	.200416	-.066999	.045065	-1.48671	.147884
PS	.209607	.178895	.464169	.396160	1.17167	.250866

Tabelle 5 Regressionszusammenfassung des Tempos:
R = .47719444; R^2 = .22771453; Adjusted R^2 = .14782293;
F(3,29)=2.8503; p<.05460; Std.Error of estimate: 1.2644

Pausendauer

Die Pausendauer ist ein Merkmal des Gesanges, dass wenig Einfluss auf die Varianz im Gesang hat (s. Tabelle 1, S. 39). Die Pausendauer zwischen den einzelnen Arten kann sich aber z.T. in mehreren Sekunden unterscheiden (s. Tabelle 26 im Anhang). Nach der multiplen Regression sind mögliche Hypothesen für diese Unterschiede durch konvergente Entwicklung mittels der Evolutionsfaktoren Untergrund und Vegetationshöhe zu begründen. Sie erklären signifikant 32 % der Varianz in der Pausendauer ($p < 0,05$, F-Test, Tabelle 6). Das ganze Regressionsmodell an sich ist nur schwach signifikant und die Beziehung zwischen den einzelnen Variablen ist nicht besonders ausgeprägt. Trotzdem ist auf nassem Untergrund die Pause zwischen den Strophen bzw. im Gesang bei den kontinuierlichen Sängern kürzer als bei Arten auf trockenem Boden. Auf trockenem Boden liegt die durchschnittliche Pausendauer bei 5,65 s, während sie bei nassem Untergrund im Durchschnitt bei 4.31 s liegt unabhängig vom Gesangstyp. Die Vegetationshöhe korreliert negativ mit der Pausendauer. Je höher die Vegetation wird, desto kürzer scheinen die Pausen im Gesang. Diese Hypothese kann aber in der Überprüfung nicht aufrecht erhalten werden. Wie im Gesangsmerkmal „Elementlänge“ kommt das Ergebnis durch die Korrelation zwischen Vegetationshöhe und

Untergrund zustande. Die Vegetationshöhe alleine baut keine lineare Beziehung zur Pausendauer auf (Pearson Korrelationskoeffizient r= -0,24, p > 0,05). Gleiches gilt für den Untergrund. Auch hier unterscheidet sich die Pausendauer auf trockenem und nassen Boden nicht (p > 0,05; U-Test). Die Varianz in der Pausendauer kann nur zusammen von dem Feuchtigkeits- und Vegetationsgradienten erklärt werden, einzeln bauen diese zwei Variablen keine feste Beziehung zur Pausendauer auf.

	BETA	St. Err.of BETA	B	St. Err. of B	t(27)	p-level
Intercpt			12.58927	2.666297	4.72163	.000064
UG	-.453948	.196305	-2.17732	.941560	-2.31246	.028613
VH	-.499069	.204201	-.47706	.195195	-2.44401	.021340

Tabelle 6 Multiple Regressionszusammenfassung der Pausendauer im gesamten Datensatz;
R = .56698821; R^2 = .32147563; Adjusted R^2 = .19582297;
F(5,27)= 2.5584; p < .05093; Std.Error of estimate: 2.1830

Gesangslänge

Die Gesangsdauer ist ein sehr wichtiges Gesangsmerkmal. Durch sie können viele Unterschiede im Gesangsbild der einzelnen Arten als auch zwischen den Clustern erkannt werden. 42% dieser doch z.T. erheblichen Unterschiede zwischen der Gesangslänge der einzelnen Arten scheinen sich durch die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet, das Paarungssystem und den Untergrund zu erklären (p < 0,05, F-Test, s. Tabelle 7).

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(28)	p-level
Intercpt			19.51426	6.553801	2.97755	.005938
AUF	-.660628	.164534	-1.54427	.384611	-4.01516	.000403
PS	-.503782	.164803	-6.99586	2.288569	-3.05687	.004878
UG	.394296	.158348	6.67310	2.679889	2.49007	.018978

Tabelle 7 Multiple Regressionszusammenfassung der Gesangslänge im gesamten Datensatz;
R = .65453449; R^2 = .42841540; Adjusted R^2 = .34676046;
F(4,28) = 5.2467; p < .00278; Std.Error of estimate: 6.9421

Die Aufenthaltsdauer hat den stärkeren Einfluss auf die Gesangslänge. Die durchschnittliche Gesangslänge von Langstreckenziehern liegt bei 19,32 s gegenüber 12,50 s bei Kurzstreckenziehern und nur 4,02 s bei Standvögeln. Diese Beziehung bleibt auch in der Einzelkorrelation signifikant bestehen (Pearson Korrelationskoeffizient $r = -0{,}38$, $p < 0{,}025$). Die Gesangslänge sinkt mit zunehmender Aufenthaltsdauer ab. Ich möchte nun genau wissen, wo die Unterschiede in der Gesangslänge in Abhängigkeit zu der Jahresperiodischen Organisation liegen. Deswegen ersetze ich die lineare Beziehung zu den Intervalldaten der Aufenthaltsdauer durch die Nominaldaten des Zugverhaltens. Diese korrelieren eng mit der Aufenthaltsdauer (s. Tabelle 15, S.90). Es wird die Gesangslänge von Weitstreckenzieher (Kategorie 3), mit denen von Kurzstreckenziehern (Kategorie 2) und Standvögeln (Kategorie 1) verglichen. Es werden 3 Tests (Mann-Whitney U-Test) durchgeführt und dabei das Signifikanzniveau nach der sequentiellen Bonferroni-Methode nach Holm (Rice 1989) angepasst. Ich vergleiche die Gesangslänge von der Kategorie 3 mit der von Kategorie 1 ($p < 0{,}000870$), dann die Kategorie 3 mit Kategorie 2 ($p < 0{,}933$) und schließlich Kategorie 1 und Kategorie 2 ($p < 0{,}0412$). Im ersten Schritt wird das alte Signifikantsniveau $p = 0{,}05$ dabei angepasst $p_1 = \alpha/k = 0{,}016$. Es zeigt sich, dass sich nur die Gesangslänge der Weitstreckenzieher von den Standvögeln unterscheidet ($p < 0{,}000870$, U-Test, sequentielles Bonferroni-Verfahren nach Rice 1989). Bei den anderen 2 Versuche gilt $p_{2+3} > p_1$. Somit unterscheidet sich die Gesangslänge von Kurzstreckenziehern nicht von der Gesangslänge der Weitstreckenzieher oder der von Standvögeln.

Die Arten in der Kategorie 3 (s. Tabelle 21 im Anhang) haben eine durchschnittliche Gesangslänge von 12,32 s. Diese unterscheidet sich deutlich von der Gesangslänge der stehenden *Acrocephalinae* (durchschnittlich 4,02 s). Die drei Arten der Kategorie 2 singen ähnlich lang wie die Weitstreckenzieher mit einem Durchschnitt von 12,42 s. Inwieweit dieses Ergebnis durch konvergente oder neutrale Anpassungen begründen lässt, wird in Kap. 3.3 untersucht.

Nach den in der multiplen Regression gefundenen Ergebnissen scheinen in der Gesangslänge Unterschiede zwischen den verschiedenen Paarungssystemen zu sein. Die monogamen Arten mit Helfersystem (1) scheinen mit einer durchschnittlichen Gesangsdauer von 12,36 s am längsten zu singen. Die rein monogamen Arten ohne Helfersystem (2) singen mit einem Durchschnitt von nur 6,86 s nicht viel länger als die polygynen Arten (5,54 s) oder der Seggenrohrsänger (5,52 s). Welche Arten in welches Paarungssystem eingeteilt wurden, kann aus Tabelle 23 im Anhang ersehen werden. Vergleicht man die Gesangslängen der 4 Paarungssystem miteinander bekommt man eine Testfamilie aus 6 Einzelvergleichen (Mann-Whitney U-Test). Deshalb wird das alte Signifikanzniveau $\alpha = 0{,}05$ wieder nach Bonferroni-Methode angepasst. Doch für keinen der ermittelten p-Werte gilt $p_1 < \alpha/k = 0{,}0083$. Deshalb gilt die ganze Testfamilie als nicht signifikant. Es muss die Hypothese verworfen werden, dass es Unterschiede in der Gesangslänge bedingt durch die Paarungssysteme bei den *Acrocephalinae* gibt. Dieses Ergebnis wird noch durch die große Streuung der Werte innerhalb der 4 Paarungssysteme verdeutlicht. Die Gesangslänge der 3 monogamen Arten mit Helfersystem schwankt beispielshalber zwischen 3,94 s (*A. sechellensis*) und dem sehr langen Gesang von 20,90 s von *A. baeticatus*. Eine ähnliche große Streuung findet man bei den monogamen Arten. Hier liegt die Spannweite zwischen 34,06 s (*A. scirpaceus*) und 0,089 s (*C. gracilirostris*).

Auch der Untergrund des Habitats beeinflusst nach der multiplen Regressionsanalyse die Gesangslänge. Der Unterschied zwischen der Gesangslänge auf trockenen Boden (9,17 s im Durchschnitt) zu der auf nassen Boden (10,90 s im Durchschnitt) ist aber sehr gering. In der Einzeltestung kann diese Hypothese nicht weiter aufrechterhalten werden. Arten auf trockenen Böden haben keinen kürzeren Gesang als Arten auf nassen Böden ($p > 0{,}05$, U-Test). Tabelle 15 auf S. 90 zeigt, dass zwischen der Aufenthaltsdauer und dem Paarungssystem einerseits, und andererseits zwischen der Aufenthaltsdauer und dem Untergrund anderseits eine leichte Korrelation besteht. Dies könnte wiederum zu den unterschiedlichen Ergebnissen zwischen multipler Regression und der Einzelbetrachtung

geführt haben. So bleibt als Ergebnis festzuhalten, dass die Gesangslänge nur von der Jahresperiodischen Organisation beeinflusst wird.

Gesangstyp

Der Gesangstyp erklärt zusammen mit der Gesangslänge ein Großteil der Unterschiede zwischen den Clustern (s. Kapitel 3.1). Da die Gesangslänge und der Gesangstyp eng miteinander korrelieren, überrascht es nicht, dass beide Gesangsmerkmale durch dieselben Evolutionsfaktoren eine signifikante Beziehung aufbauen. ($p < 0,05$, F-Test, s. Tabelle 8).

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(27)	p-level
Intercpt			2.423280	.487634	4.96946	.000033
PS	-.566274	.184655	-.427267	.139327	-3.06666	.004876
AUF	-.572412	.185169	-.072703	.023519	-3.09130	.004588
UG	.441243	.186112	.405749	.171141	2.37085	.025143

Tabelle 8 Regressionszusammenfassung des Gesangstyps;
R = .62262048; R^2 = .38765626; Adjusted R^2 = .27425927;
F(5,27) = 3.4186; p <.01604; Std.Error of estimate: .39758

Aufenthaltsdauer im Brutgebiet und das Paarungssystem bewirken die stabilste Beziehung, die des Untergrundes ist etwas schwächer.

Diese gefundenen Korrelationen im Datensatz möchte ich genauer untersuchen. Es werden folgende Hypothesen überprüft:

i. Je länger die *Acrocephalinae* im Brutgebiet verweilen, desto mehr singen sie im Gesangstyp 1. Auf den Gesangstyp 2 angewendet heißt die Hypothese, dass mehr ziehende *Acrocephalinae* im Gesangstyp 2 singen als im Gesangstyp 1.

ii. In Abhängigkeit vom Paarungssystem soll es mehr Arten der beiden monogamen Paarungssysteme (1+2) geben, die einen kontinuierlichen Gesang haben, als Arten mit einem strophigen Gesang. Dagegen soll die Anzahl der Arten im Gesangstyp 1 in

den Paarungssystemen 3+4 größer sein als die der Arten mit einem kontinuierlichen Gesang.

iii. Gibt es den Gesangstyp 2 häufiger auf dem nassen Boden (UG_2) als auf dem trockenen Boden (UG_1)? Ergo sollte man den Gesangstyp 1 mehr auf dem trockenen Boden finden als auf feuchtem Untergrund.

Zur Hypothese i. Der Gesangstyp 2 findet sich fast ausschließlich bei den Kurz – und Weitstreckenziehern. Im Gesangstyp 1 singen 7 der 8 Standvögelarten und 10 Weitstreckenzieher. Aufgrund der diffusen Verteilung des Gesangstyps 1 kann die Hypothese i) nicht aufrechterhalten werden (Pearson Korrelationskoeffizient $r = -0{,}19$, $p > 0{,}05$). Die Unterschiede im Gesangstyp können nicht durch die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet allein erklärt werden.

Ähnliches gilt für die Hypothese ii. Auch diese muss verworfen werden (Pearson Korrelationskoeffizient $r = -0{,}16$ $p > 0{,}05$). Es zeigt sich keine Beziehung zwischen den Paarungssystemen und dem Gesangsmerkmal Gesangstyp.

Die Hypothese iii. kann dafür angenommen werden. Es gibt den Gesangstyp 2 häufiger auf feuchtem Boden als auf trockenem Boden ($p < 0{,}014$, U-Test). Im Gesangstyp 2 singen insgesamt 11 *Acrocephalinae*. Davon singen 8 auf feuchtem Boden und nur 3 auf trockenem Boden. Die restlichen 22 *Acrocephalinae* singen im Gesangstyp 1. Auch hier zeigen sich Unterschiede zwischen den beiden Untergrundarten. Es singen 13 Arten auf trockenem Boden und 9 auf nassem Boden ($p < 0{,}009$, U-Test).

Die Unterschiede im Gesangstyp können nach eingehender Überprüfung nur durch Habitatbedingungen erklärt werden. Der kontinuierliche Gesang hat sich mehr in den feuchten Habitaten entwickelt, während der strophige Gesang mehr in den trockenen Habitaten zu finden ist.

3.2.2. Gesangsmerkmale der Tonhöhe

Tonhöhe und Umfang sind entscheidende Merkmale, die den Gesang jeder Art seine Spezifität verleiht (s. Kapitel 3.1.1). Alle drei Frequenzarten und die Bandbreite korrelieren eng miteinander. So bauen sie auch eine signifikante Beziehung zu denselben Evolutionsfaktoren auf. Ihre Unterschiede werden am meisten durch die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet und das Gewicht beeinflusst ($p < 0{,}05$, F-Test). Der Erklärungswert der Aufenthaltsdauer und des Gewichts liegt bei der mittleren Frequenz bei 67 %, bei der minimalen Frequenz bei 35 %, bei der maximalen Frequenz bei 69 % und bei der Bandbreite bei 53 %. Die Ergebnisse der einzelnen Regressionsmodelle sind in Tabelle 9, S. 75 dargestellt.

Die lineare Beziehungen aller drei Frequenzen (minimale, mittlere, maximale) und der Bandbreite bleiben auch in der Einzelkorrelation bestehen (Pearson Korrelationskoeffizient $r_{Frqumit} = -0{,}71$, $p < 0{,}00004$; $r_{Frqmin} = -0{,}52$, $p < 0{,}00019$; $r_{Frqmax} = -0{,}73$, $p < 0{,}0000001$). Betrachtet man Abbildung 20, S. 86, sieht man, dass für die mittlere Frequenz diese Beziehung v.a. durch die Unterschiede zwischen Standvögeln und den Weitstreckenziehern aufgebaut wird. Die Kurzstreckenzieher liegen in ihrer Frequenzlage ähnlich den Weitstreckenziehern. Dies gilt nicht nur für die mittlere Frequenz, sondern auch für die minimale und die maximale Frequenz. Ich möchte nun wissen, ob sich die Hypothese, dass ziehende Arten einen höheren Gesang haben als nicht ziehende Arten genau überprüfen. So teste ich wie in Kapitel 3.2.1 bei der „Gesangslänge“ die Gesangshöhe der *Acrocephalinae* in Abhängigkeit zum Zug, wobei das Signifikanzniveau in den jeweiligen Testfamilien nach Bonferroni angepasst wird. Diese Untersuchung bestätigt, dass die tropischen Standvögel in allen drei Frequenzarten einen deutlich tieferen Gesang haben als ihre ziehenden Verwandten ($p < 0{,}016$, U-Test, sequentielles Bonferroni-Verfahren nach Rice 1989). Die Test zwischen Kurzstreckenzieher und Standvögel einerseits, und zwischen Kurz- und Weitstreckenzieher anderseits ergaben keinen Unterschied ($p > 0{,}016$, U-Test, sequentielles Bonferroni-Verfahren nach Rice 1989). Um das Ergebnis zu veranschaulichen, möchte ich die

Anpassung der *Acrocephalinae* folgendermaßen darstellen. Bildet man aus allen drei Frequenzarten einen Mittelwert in Abhängigkeit vom Zugverhalten, sieht man, dass die ziehenden *Acrocephalinae* die höchste Durchschnittstonhöhe mit 3692 Hz haben. Kurzstreckenzieher singen mit 3428 Hz und die afrotropischen Standvögel haben mit Abstand die tiefste Tonhöhe mit 2489 Hz.

Nicht nur die Frequenz zeigt eine lineare Beziehung zur Aufenthaltsdauer, sondern auch die Bandbreite (Pearsons Korrelationskoeffizient $r = -0{,}57$, $p < 0{,}00047$). Sie ist am kleinsten bei *A. sechellensis* (918 Hz) und am größten bei den Zugvögeln *A. tangorum* (3493 Hz), *H. rama* (3738 Hz), *A. bistrigiceps* (3830 Hz). Sie zeigt dieselbe Anpassung wie die drei Frequenzen. Die Bandbreite unterscheidet sich nur zwischen Weitstreckenziehern und Standvögeln ($p < 0{,}016$, U-Test, sequentielles Bonferroni-Verfahren nach Rice 1989). Zwischen den anderen Gruppen ist auch hier kein Unterschied festzustellen.

Trotz der Gemeinsamkeiten der Weitstreckenzieher, einen hohen Gesang zu haben, verdeutlicht die Abbildung 20, S. 86 auch, dass besonders bei den ziehenden Arten eine große Streuung in den Daten vorliegt. Die ziehenden *Acrocephalinae* haben in der mittleren Frequenz eine Spannbreite zwischen 2194 Hz (*A. orientalis*) und 4792 Hz (*A. tangorum*).Diese große Schwankung in der Frequenz kann evtl. durch den Einfluss des Gewichts erklärt werden. So singen z.B. *A. griseldis, A. orientalis und A. arundinaceus* in einer tiefen Tonlage, trotz kurzem Aufenthalt im Brutgebiet, zeichnen sich aber gleichzeitig durch ihre Körpergröße aus.

Als physiologische Anpassung an die Körpergröße singen wie erwartet die kleineren Arten höher als die größeren (zum Körpergewicht s. Tabelle 18 im Anhang). Dies gilt nur für die mittlere und die maximale Frequenz (Pearsons Korrelationskoeffizient $r_{Frqmit} = -0{,}41$, $p < 0{,}016$; $r_{Frqmax} = -0{,}44$, $p < 0{,}01$), nicht für die minimale Frequenz (Pearsons Korrelations-koeffizient $r_{Frqmin} = -0{,}32$, $p > 0{,}05$). Die großen Arten wie die großen Rohrsänger (Clade 1), die *Calamocichla, A. griseldis, A. aedon* und *H. olivetorum* haben alle einen bedeutend

tieferen Gesang als die kleinen Rohrsänger wie *A. baeticatus, A. avicenniae, A. bistrigiceps, A. schoenobaenus, A. tangorum* oder *H. caligata* (s. Tabelle 26 im Anhang). Neben der Tonhöhe des Gesanges ändert sich die Bandbreite des Gesanges, umgekehrt proportional zum Gewicht. Kleinere Arten singen mit einer größeren Bandbreite als große Arten (Pearsons Korrelationskoeffizient $r_{Bandbreite}$ = - 0,42, p < 0,013).

	BETA	St. Err of BETA	B	St. Err. of B	t(28)	p-level
Intercpt			4132.878	485.0262	8.52094	.000000
AUF- Mittlere FREQ.	-.655090	.110283	-131.650	22.1630	-5.94007	.000002
GW- Mittlere FREQ.	-.351392	.122963	-42.597	14.9061	-2.85769	.007963
Intercpt			3026.864	245.1041	12.34930	.000000
AUF- Min. FREQ.	-.502069	.147119	-77.438	22.6914	-3.41266	.001861
GW- Min. FREQ.	-.291541	.147119	-27.124	13.6876	-1.98166	.056745
Intercpt			6761.542	316.1659	21.38606	.000000
AUF- Max. FREQ.	-.708983	.101166	-205.129	29.2701	-7.00812	.000000
GW-Max. FREQ.	-.401495	.101166	-70.071	17.6560	-3.96868	.000416
Intercpt			3069.282	654.6993	4.68808	.000065
AUF-Bandbreite	-.512096	.131519	-116.484	29.9162	-3.89369	.000558
GW-Bandbreite	-.379940	.146641	-52.131	20.1205	-2.59095	.015030

Tabelle 9 Regressionszusammenfassung der Tonhöhe und der Bandbreite:

Mittlere Frequenz:
R = .82149047; R^2 = .67484659; Adjusted R^2 = .62839610;
F(4,28) = 14.528; p <.00000 ; Std.Error of estimate: 450.14;

Minimale Frequenz:
R = .59369562; R^2 = .35247449; Adjusted R^2= .30930612;
F(2,30) = 8.1651; p <.00148; Std.Error of estimate: 471.00;

Maximale Frequenz:
R = .83295492; R^2 = .69381390; Adjusted R^2 = .67340149;
F(2,30) = 33.990; p <.00000; Std.Error of estimate: 607.56;

Bandbreite:
R = .73318905; R^2= .53756619; Adjusted R^2= .47150421
F(4,28) = 8.1373; p <.00017; Std.Error of estimate: 607.61

Die *Chloropeta*-Arten singen von dieser Beziehung zwischen Körpergröße und Tonhöhe und Bandbreite abweichend. Sie sind sehr klein (10, 80 g; 11,70 g), singen aber nur in einer durchschnittlichen Tonhöhe (Mittelwert aus minimaler, mittlerer und maximaler Frequenz) von 1935 Hz (*C. gracilirostris*) und 2522 Hz (*C. natalensis*). Dies scheint eine Anpassung an die

jahresperiodische Organisation zu sein. Auch die anderen tropischen Standvögel wie die *Calamocichla*-Clade zeichnen sich durch ihren tiefen Gesang und enge Bandbreite aus. Das Gewicht steht aber nicht in Korrelation zur Zugweite, da große Arten wie *A. arundinaceus, A. aedon* oder *H. olivetorum* ausgesprochene Weitstreckenzieher sind.

3.2.3. Gesangsmerkmale der Komplexität

Repertoiregröße

Hier ist das wichtigste Merkmal die Repertoiregröße. Hier unterscheiden sich die 33 Arten z.T. sehr deutlich. Sie schwankt zwischen den Extremwerten von nur 7 verschiedenen Elementen bei *C. natalensis* bis zu 292 Elementen bei *H. opaca* (s. Tabelle 26 im Anhang). Durch welche Faktoren werden diese Schwankungen in der Repertoiregröße beeinflusst? Die Multiple Regression gibt die Idee, dass 62,53 % der Varianz in der Repertoiregröße durch die Variablen der Jahresperiodik, des Sozialsystems und des Habitats erklärt werden ($p < 0,05$, F-Test, (s. Tabelle 10). Nach den Werten des Regressionskoeffizienten BETA hat die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet den größten Einfluss auf das Repertoire. So sinkt es mit steigender Aufenthaltsdauer im Brutgebiet. Diese lineare Beziehung bleibt auch in der Einzelkorrelation erhalten (Pearson Korrelationskoeffizient $r = -0,49$, $p < 0,0035$). Doch um genau sagen zu können, ob das Repertoire von ziehenden und nicht ziehenden *Acrocephalinae* variiert, bilde ich eine Testfamilie aus den 3 Versuchen und passe das Signifikanzniveau nach Bonferroni an. Es zeigt sich, dass nur für den Vergleich des Repertoires zwischen Standvögeln und Weitstreckenziehern ein Unterschied gefunden werden kann ($p < 0,0065$, U-Test, sequentielles Bonferroni-Verfahren nach Rice 1989). Nur zwischen ausgesprochenen Zugvögel wie z. B. die Braunen Spötter, *H. opaca*, *H. rama*, *H. caligata*, der *Agricola-Komplex* und den tropischen Standvögel wie die *Calamocichla* und *Chloropeta* kann eine Abnahme der Repertoiregröße beobachtet werden (s. Tabelle 26 im Anhang). Zwischen Standvögeln und Kurzstreckenziehern und zwischen Kurz-und

Weitstreckenziehern konnte kein Unterschied in der Repertoiregröße gefunden werden ($p > 0{,}016$ angepasstes Signifikanzniveau).

Abweichungen von dieser Beziehung findet man z.B. bei *A. baeticatus* und *A. avicenniae* mit einem großen Repertoire (154; 216) aber einer geringen Zugweite. Andere Weitstreckenzieher wie z.B. die großen Rohrsänger haben ein deutlich kleineres Repertoire. Es liegt zwischen 71,40 von *A. arundinaceus* und 60,97 Elementen bei *A. orientalis*. Diese Streuung um die Regressionsgerade kann möglicherweise durch das Paarungssystem, den Untergrund oder eventuell durch die Phylogenie erklärt werden.

Im Paarungssystem singen die monogamen Arten mit Helfersystem mit einer durchschnittlichen Repertoiregröße von 133 Elementen. Die monogamen Arten haben einen Mittelwert von 111,5 Elementen, die polygynen Arten singen nur einen Mittelwert von 86 Elementen und der promiskuitäre Seggenrohrsänger hat nur 24 Elemente. Das Repertoire sinkt scheinbar stetig ab, abhängig vom Paarungssystem. Doch vergleicht man in einer Testfamilie (6x Man- Whitney U-Test) die Repertoires der einzelnen Paarungssysteme miteinander, gilt für kein Ergebnis $p < p_1\ \alpha/k = 0{,}0083$. Deshalb muss die ganze Testfamilie als nicht signifikant angesehen werden. Es findet sich kein Zusammenhang zwischen der Repertoiregröße und dem Paarungssystem der *Acrocephalinae*. Dieses Ergebnis wird unterstützt von den großen Spannweiten innerhalb der einzelnen Paarungssysteme, z.B. wie im Paarungssystem 1. Hier liegt die Spannbreite zwischen 32 Elemente (*A. sechellensis*) bis zu 212 Elemente von *A. melanopogon*.

Der Untergrund verliert ebenfalls in der Überprüfung seinen Erklärungswert. Es gibt keinen Unterschied in der Repertoiregröße zwischen nassem und trockenem Boden ($p > 0{,}05$, U-Test). Grund für das unterschiedliche Ergebnis zwischen Multipler Regression und den einzelnen Test ist wahrscheinlich wieder die leichte Korrelation zwischen den erklärenden Variablen.

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(28)	p-level
Intercpt			293.9920	48.89273	6.01300	.000002
AUF	-.798700	.133214	-17.2030	2.86928	-5.99559	.000002
PS	-.674979	.133433	-86.3660	17.07320	-5.05857	.000024
UG	.273376	.128206	42.6303	19.99253	2.13231	.041890

Tabelle 10 Regressionszusammenfassung der Repertoiregröße
$R = .79076412$; $R^2 = .62530789$; Adjusted $R^2 = .57178045$
$F(4,28) = 11.682$; $p < .00001$; Std.Error of estimate: 51.790

Imitation

Die Imitation artfremden Gesanges ist ein weiteres Gesangsmerkmal, das die Unterschiede im Gesang der *Acrocephalinae* mitbestimmt (s. Tabelle 1, S. 39.) Dementsprechend gibt es im Gesang der *Acrocephalinae* auch große Unterschiede im Imitationsreichtum zwischen den Clustern und einzelnen Arten. So sind die Mitglieder des Clusters A, sowie *A. dumetorum, A. schoenobaenus* und *H. icterina* ausgezeichnete Imitatoren (s. Tabelle 24 im Anhang). Im Cluster B sind nur noch *A. concinens* und *H. polyglotta* Imitatoren. Alle anderen *Acrocephalinae* imitieren keinen artfremden Gesang. Nach der multiplen Regression ist eine erste Vermutung, dass die Imitation mit der Aufenthaltsdauer im Brutgebiet korreliert. 26 % der Unterschiede können signifikant auf ihren Einfluss zurückgeführt werden ($p < 0,05$, F-Test, s. Tabelle 11). Die negative Beziehung könnte bedeuten, dass es bei Arten mit einem ganzjährigen Aufenthalt im Brutgebiet wie z.B. die *Chloropeta-Arten* und die *Calamocichla* weniger imitierende Arten, während bei ausgesprochenen Zugvögeln tendenziell mehr imitierende Arten zu finden sind. Hier ausschlaggebend ist der imitationsreiche Gesang von *A. palustris, A. dumetorum, H. icterina, A. tangorum* oder *A. agricola.* Diese Hypothese möchte ich gerne überprüfen. Aus der Testfamilie geht hervor, dass nur zwischen dem Imitationsverhalten von Weitstreckenziehern und Standvögeln ein Unterschied besteht ($p < 0,016$, U-Test, sequentielles Bonferroni-Verfahren nach Rice 1989). Von den 22 Weitstreckenziehern sind 12 Arten in der Kategorie 2 und 3 des Imitationsverhaltens zu finden, während alle Standvögel keine Imitationen vorweisen. Ausnahme ist hier

A. avicenniae, der wie seine nächster Verwandter, *A. scirpaceus*, in Kategorie 2 eingeteilt ist. Für die Vergleiche des Imitationsverhaltens zwischen Kurz- und Weitstreckenziehern und Kurzstreckenziehern und Standvögeln ist kein Unterschied zu finden (p > 0,016, angepasstes Signifikanzniveau, U-Test).

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(30)	p-level
Intercpt			2.650648	.362229	7.31760	.000000
AUF	-.421784	.156338	-.090473	.033535	-2.69791	.011341

Tabelle 11 Regressionszusammenfassung der Imitation
R = .51844759; R^2 = .26878790; Adjusted; R^2 = .22004043
F(2,30)=5.5139 ; p < .00913; Std.Error of estimate: .69607

3.2.4. Singwarte

Betreff des Singverhaltens gibt es bei den *Acrocephalinae* zwei Varianten. (s. Kap. 2.1.6 und Tabelle 25 im Anhang). Woher kommen nun diese Unterschiede? Eine erste Idee ist, dass diese Unterschiede im Singverhalten mit dem Zugverhalten zu tun hat. Nur die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet erklärt von den gesamten Evolutionsfaktoren 53% der Variation im Singverhalten (p < 0,05, F-Test, s. Tabelle 12). Die Daten zeigen, dass es in der Gruppe der ziehenden Arten sowohl *Acrocephalinae* gibt, die über der Vegetation singen (z.B. *A. schoenobaenus, A. palustris, A. paludicola, H. languida*), als auch in der Vegetation (*A. scirpaceus, A. griseldis, H. olivetorum*). Es überwiegt aber die Zahl der Vögel, die über der Vegetation singen (18 ziehende Arten singen über der Vegetation; 6 ziehende Arten singen aus der Vegetation). Nicht ziehende *Acrocephalinae* aus dem afrotropischen Raum, wie die Clade 2, *C. natalensis, C. gracilirostris und A. avicenniae* singen ausschließlich aus der Vegetation heraus (p < 0,0014, U-Test, sequentielles Bonferroni-Verfahren nach Rice 1989). Zwischen dem Singverhalten von Kurzstrecken- und Weitstreckenziehern und Standvögeln andererseits gilt p > p_1. Hier gibt es keinen Unterschied festzustellen. Die Hypothese aus der multiplen Regression bestätigt sich teilweise für die Standvögel und Weitstreckenzieher.

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(29)	p-level
Intercpt			2.095547	.299172	7.00450	.000000
AUF	-.660076	.126374	-.090160	.017261	-5.22317	.000014

Tabelle 12 Regressionszusammenfassung der Singwarte:
R = .73288501; R^2 = .53712044; Adjusted R^2 = .48923635
F (3, 29) = 11.217; p<.00005; Std.Error of estimate: .35869

Der Gesang zeigt deutliche konvergente Entwicklungstendenzen durch die Evolutionsfaktoren. Dabei werden die einzelnen Gesangsmerkmale unterschiedlich stark von den Evolutionsfaktoren geformt. Die Ergebnisse zeigen, dass die Jahresperiodik auf fast alle Gesangsmerkmale einen starken Einfluss ausübt. Standvögel und Weitstreckenzieher unterscheiden sich in einzelnen Gesangsmerkmalen massiv. Weiter sind wichtige Faktoren die Vegetationshöhe, der Untergrund und physiologische Anpassungen an die Körpergröße. Inwieweit diese konvergenten Entwicklungszüge im Gesang das durch die Clusteranalyse festgestellte phylogenetische Muster im Gesang überdecken, wird durch die nachfolgende Phylogenetische Korrektur der Daten festgestellt.

3.3. Phylogenetische Korrektur

Unter Einwirkung aller Evolutionsfaktoren stellte sich heraus, dass viele Gesangsmerkmale von den Evolutionsfaktoren Vegetationshöhe, Untergrund, Aufenthaltsdauer und Gewicht beeinflusst werden. Die Fragestellung, die durch die phylogenetische Korrektur geklärt werden soll, lautet: „Sind diese Ähnlichkeiten in den Gesangsmerkmalen durch den evolutionären Druck dieser Evolutionsfaktoren entstanden oder beruhen diese doch mehr auf der homologen Entwicklung durch die phylogenetische Nähe der Arten zueinander.“ Nicht der gesamte Datensatz geht in die GLSPR-Analyse mit ein, sondern nur die signifikante Regressionsmodelle aus Kapitel. 3.2, in denen mindestens eine Beziehung zwischen dem Gesangsmerkmal und der erklärenden Variable nicht auf der Korrelation zwischen diesen beruht. Weiterhin vermeide ich die Untersuchung der Beziehung von Nominaldaten, wie z.B.

Gesangstyp-Untergrund. Deswegen reduziert sich der Datensatz in diesem Kapitel nur auf die folgenden Variablen (Datensatz red.):

- Gesangsvariablen: Elementlänge, Mittlere Frequenz, Repertoiregröße, Gesangsdauer
- Evolutionsfaktoren: Gewicht, Vegetationshöhe, Untergrund, Aufenthaltsdauer im Brutgebiet, Paarungssystem

Wie im vorherigen Kapitel wird erst eine multiple Regression mit eingeschlossener phylogenetischer Korrektur gemacht, um danach die einzelnen Beziehungen zwischen den Gesangsmerkmalen und den Evolutionsfaktoren phylogenetisch zu überprüfen. Bleibt die Signifikanz – allerdings verringert – bestehen, ist die Varianz im Merkmal durch den jeweiligen Evolutionsfaktor zu erklären. Setzt man die R^2 – Werte der Analyse mit und ohne phylogenetische Korrektur zueinander in Beziehung, bekommt man eine Idee von der Einflusskraft der Phylogenie.

Regressionsmodell	Ergebnis mit phylogenetischer Korrektur	Ergebnis ohne phylogenetische Korrektur
Gesangslänge – PS, UG, AUF	$R^2 = 0.26676$, RSE = 1731.1 $F[3,29] = 3.5168$, $p < 0.05$	$R^2 = 0.38525$, RSE = 1451.3 $F[3,29] = 6.0580$, $p < 0.005$
Elementlänge – VEG, AUF	$R^2 = 0.23292$, RSE = 0.06968E-01 $F[2,30] = 4.5546$, $p < 0.02$	$R^2 = 0.30484$, RSE = 0.06314E-01 $F[2,30] = 6.5777$, $p < 0.005$
Mittlere Frequenz – AUF, Gewicht	$R^2 = 0.59609$, RSE = 0.07047E+08 $F[3,29] = 14.2662$, $p < 0.00001$	$R^2 = 0.64335$, RSE = 0.06223E+08 $F[3,29] = 17.4375$, $p < 0.00001$
Repertoiregröße – PS, UG, AUF	$R^2 = 0.36946$, RSE = 0.01264E+07 $F[3,29] = 5.6641$, $p < 0.005$	$R^2 = 0.57555$, RSE = 85075. $F[3,29] = 13.1078$, $p < 0.00002$

Tabelle 13 Regression des reduzierten Datensatzes mit und ohne phylogenetische Korrektur.

Alle berechneten multiplen Regressionsmodelle mit phylogenetischen Daten sind signifikant (s. Tabelle 13). Man kann als davon ausgehen, dass es in den untersuchten Gesangsmerkmalen adaptive Anpassungen gibt, die das phylogenetische Muster überdecken. Dass es trotzdem ein phylogenetisches Signal bei allen vier Gesangsmerkmalen in unterschiedlicher Stärke gibt, zeigt der sinkende R^2 – Wert der GLSPR – Analyse im Vergleich zu multiplen Regression (reduzierter Datensatz) ohne genetische Komponente. Nach Blomberg et al. (2003) wird ein phylogenetisches Signal definiert, dass eng verwandte Arten eine größere Tendenz haben, einander zu ähneln, ohne aber den Mechanismus mit einzuschließen.

Im Folgenden werden nur die Einzelbeziehungen aus den signifikanten Ergebnissen aus Kap. 3.2 weiterverfolgt, um hier die Fragestellung intensiver zu prüfen.

Gesangslänge

Nach dem Ergebnis aus Kapitel 3.2.1 interessiert die Hypothese, dass die Differenzen in der Gesangslänge durch die Jahresperiodische Organisation zustande kommen. Diese Hypothese kann aber in der GLSPR – Analyse nicht aufrechterhalten werden. Der Erklärungswert sinkt auf 4% ab (R^2 = 0,040, RSE = 2264,9 $F(1,31) = 1,3131$, $p > 0,05$), die Beziehung wird nicht signifikant. Somit kann die Varianz in der Gesangslänge nicht auf adaptive Anpassungen an das Zugverhalten zurückgeführt werden, sondern auf die phylogenetische Nähe der *Acrocephalinae* zueinander. Es zeigen eng verwandte *Acrocephalinae* eine größere Ähnlichkeit in der Gesangsdauer als nicht verwandte *Acrocephalinae*.

Die Beziehung zwischen der Gesangsdauer und der Aufenthaltsdauer im Brutgebiet wurde vornehmliche durch den langen Gesang der Arten der *Notiocichla*, dem *Agricola-Komplex, A. schoenobaenus, A. aedon*, *A. griseldis* einerseits, andererseits durch den kurzen Gesang der *Chloropeta-Arten* und der afrotropischen Rohrsänger beeinflusst. Infolge der phylogenetischen Korrektur verlieren nahverwandte Arten, wie *A. baeticatus, A. scirpaceus, A. avicenniae* oder *A. tangorum* und *A. agricola*, oder die Arten der *Calamocichla-Clade*

Einfluss auf die Beziehung zwischen der Gesangslänge und der Aufenthaltsdauer. So schwächt sich die Beziehung ab. Zusätzlich wird die Beziehung geschwächt durch die ohnehin große Streuung um die Gerade durch die Claden 1, 6 und 7, die alle eine kurze Aufenthaltsdauer im Brutgebiet haben, aber sich durch einen kurzen Strophengesang auszeichnen. Es herrscht zwischen nicht verwandten Arten zu wenig Varianz in der Gesangslänge in Abhängigkeit zur Aufenthaltsdauer, als dass diese Beziehung aufrecht erhalten werden könnte.

Wie im Kap. 3.2.1 herausgefunden wurde, baut sich zwischen der Gesangslänge und dem Paarungssystem und den Untergrund nur durch ihre leichte Korrelation untereinander eine Beziehung auf. Einzeln haben diese Faktoren keinen Einfluss auf das Gesangsmerkmal. Sie können deshalb auch kein phylogenetisches Muster überdecken. Die GLSPR – Analyse liefert so auch ein nicht signifikanter Ergebnis für beide Faktoren (UG: R^2 = 0,014, RSE = „2326,6, F(1,31) = 0,4554, p > 0,05; PS: R^2 = 0,0000, RSE = 2351,5, F(1,31) = 0,12224, p > 0,05)

Bei den anderen drei Gesangsmerkmalen ist eine vorsichtigere Interpretation nötig. Die in der Regression gefundenen Beziehungen bleiben auch nach der phylogenetischen Korrektur teilweise erhalten, während andere verloren gehen.

Repertoiregröße

In Kap. 3.2.3 wurde als Ergebnis festgestellt, dass sich nur das Repertoire von Zug- und Standvögeln unterscheidet. In der phylogenetischen Korrektur bleibt dieses Ergebnis erhalten. (R^2 = 0,14753; RSE = 0,01709E+07; F(1,31) = 5,3650; p < 0,05 s. Tabelle 13 Seite 89). Es sind also bei nahverwandten Arten größere Unterschiede in der Repertoiregröße zu sehen, als bei nichtverwandten Arten mit der gleichen Aufenthaltsdauer. Eine Grundvoraussetzung für diese Beziehung ist, dass es engverwandte Arten gibt, die sich nicht nur in der Repertoiregröße unterscheiden, sondern auch in der Aufenthaltsdauer im Brutgebiet. Dies sieht man gut am Beispiel der *Iduna*. Hier singen die ziehenden *H. pallida* und *H. opaca* mit einem großem Repertoire, während ihre nächste Verwandte, die nicht ziehende

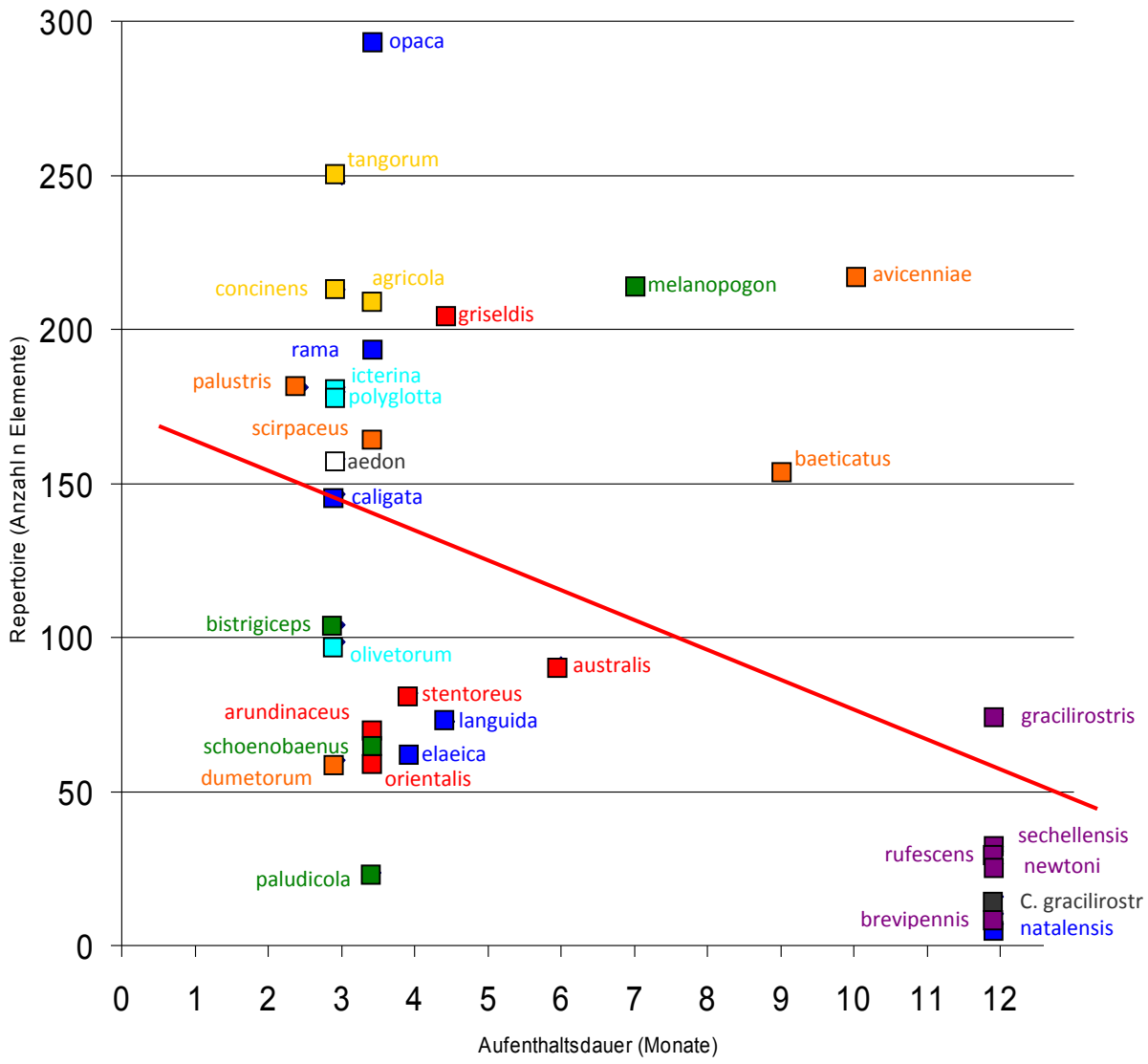

Abbildung 19 Repertoiregröße vs Aufenthaltsdauer in Monaten; Pearsons Korrelationskoeffizient r = 0,51, p < 0,0035 (Farben beziehen sich auf die Cladeneinteilung aus dem Kladogramm, Abbildung 10)

C. natalensis, mit einem ausgesprochen kleinen Repertoire auskommt. Die isoliert stehenden *C. gracilirostris* und *A. aedon* zeigen in der Repertoiregröße dieselbe Anpassung an die Aufenthaltsdauer wie die anderen *Acrocephalinae* (s. Abbildung 19).

In derselben Abbildung kann man am Farbverlauf sehen, dass es durchaus nahverwandte Arten gibt, die sich sowohl wenig in der Repertoiregröße als auch im Zugverhalten unterscheiden. So ist auch das Absinken des Erklärungswertes von 24 % ohne phylogenetische Korrektur auf 14% mit der phylogenetischen Korrektur zu erklären. Auf Cladenniveau ist die Beziehung v.a. durch die beiden Claden 1 und 2 gestärkt. Diese sind nächstverwandt, unterscheiden sich aber massiv in ihrer Repertoiregröße und Aufenthaltsdauer. Das Merkmal Repertoire ist zwar adaptiv an das Zugverhalten angepasst, hat aber durchaus auch phylogenetische Komponenten.

Wie in Kap. 3.2.3 festgestellt wurde, bauen Untergrund und Paarungssystem keine signifikante Beziehung zur Repertoiregröße auf und können so auch kein phylogenetisches Muster überdecken. Das Ergebnis für die phylogenetische Korrektur ist also nicht signifikant. (R^2 = 0,06085, RSE = 0,01709E+07, F (1,3) 0 5,3650, p > 0,05). Beim Untergrund ist die Varianz der Residuen größer als die Varianz der Daten, es konnte kein Ergebnis berechnet werden.

Mittlere Frequenz

Die Mittlere Frequenz zeigt eine robuste Beziehung zur Aufenthaltsdauer im Brutgebiet (R^2 = 0,32989, RSE = 0,01169E+0,9, F(1,31) = 15,2613, p < 0,0005; s. Tabelle 14). 32% der Unterschiede in der Tonhöhe können auf die unterschiedliche Aufenthaltsdauer im Brutgebiet zurückgeführt werden, unabhängig vom Verwandtschaftsgrad. Wie bei der Repertoiregröße singen die *Chloropeta*-Arten und die Clade 2 in einem ähnlichen Frequenzfenster und haben als Gemeinsamkeit den ganzjährigen Aufenthalt im Brutgebiet (s. Abbildung 20). Nicht verwandte Arten zeigen eine Tendenz auf, eine ähnliche Tonhöhe zu besitzen und eine gleiche Aufenthaltsdauer wie z.B. *A. dumetorum* und *A. bistrigiceps*, *A. concinens* und *A. aedon*, *A. paludicola*, *H. rama*, *A. stentoreus* und *A. scirpaceus*, *A. griseldis* und *H. languida* und *A. australis* und *A. melanopogon*. Wenige direkt verwandte Artenpaare wie *H. polyglotta* und *H. icterina*, *A. gracilirostris* und *A. rufescens* zeigen eine gleiche Tonhöhe. Auf die Mittlere Frequenz hat die Phylogenie zwar einen Einfluss, wie das

Absinken des Erklärungswertes um 17% zeigt (ohne phylogenetische Korrektur $R^2 = 0{,}4995$, RSE = 0,08732E+08, F(1,3) = 30,9469, $p < 0{,}00001$). Aber die Varianz in der Tonhöhe wird signifikant durch die Unterschiede in der Aufenthaltsdauer erklärt.

Anders beim Gewicht. Dieser Evolutionsfaktor verliert unter Einbeziehung der phylogenetischen Daten seinen Einfluss auf die Mittlere Frequenz. Ohne diese erklärt das Gewicht 17% ($R^2 = 0{,}17035$, RSE = 0,01448E+09, F(1,3) = 6,3651, $p < 0{,}02$) der Varianz in der mittleren Frequenz. Durch welche Arten diese Beziehung aufgebaut wird, ist in Kap. 3.2.2 dargestellt.

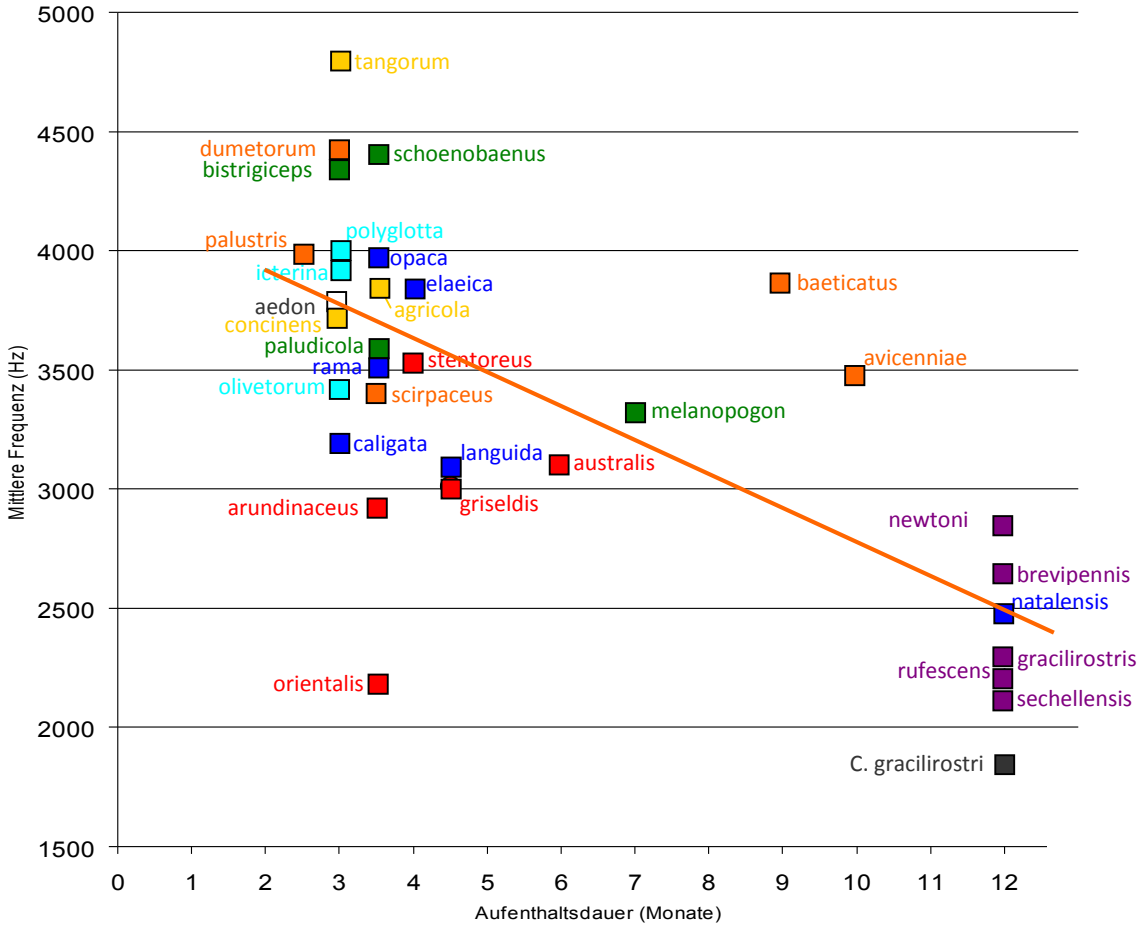

Abbildung 20 Mittlere Frequenz (Hz) vs Aufenthaltsdauer in Monaten; Pearsons Korrelationskoeffizient r = - 0,71, $p < 0{,}05$; (Farben beziehen sich auf die Cladeneinteilung aus dem Kladogramm, Abbildung 10)

In den einzelnen Gewichtsklassen zeigen sich wenige Unterschiede in den phylogenetischen Daten. So sind die größeren Arten v.a. in den nahverwandten Claden 1 und 2 zu suchen. Nur wenige Ausnahmen wie *H. olivetorum*, *A. griseldis* und *A. aedon* kommen in eine Gewichtsklasse von >15g. Ähnlich bei den kleineren Arten. Auch hier gibt es viele nahverwandte Arten, wie die *Notiocichla*, *Calamodus-Arten* und die Spötter, die sich auch in ihrer Gewichtsverteilung ähneln. So geht in der phylogenetischen Korrektur der Einfluss des Gewichtes verloren ($R^2 = 0{,}06952$, RSE = 0,01624E+09, $F(1,3) = 2{,}3159$, $p > 0{,}05$). Es gibt keine physiologische Anpassung an die Tonhöhe, sondern nur eine Konvergenz in der Tonhöhe an die Jahresperiodik. So zeigt sich bei der Tonhöhe die Wirkung von verschiedenen Entwicklungseinflüssen (Konvergenz; neutrale Änderungen).

Elementlänge

Wird die Beziehung Vegetationshöhe – Elementlänge phylogenetisch überprüft, bleibt das Ergebnis signifikant erhalten. Es werden 25% der Variation in der Elementlänge unabhängig vom Verwandtschaftsgrad ($R^2 = 0{,}254425$, RSE = 0,06774E-01, $F(2,3) = 10{,}5692$, $p < 0{,}005$; s. Tabelle 14) durch die Vegetationshöhe erklärt. So singen in einer ähnlichen Vegetationshöhe Arten mit verschiedenem Verwandtschaftsgrad (s. Abbildung 21). In den oberen Bereichen der Vegetation singen nur wenige Arten, wie *H. icterina*, *A. sechellensis* und *H. opaca*. Dies sind alles keine nah verwandten Arten, somit bleibt ihr Einfluss auf die Elementlänge in der phylogenetischen Korrektur bestehen. Im unteren Bereich der Vegetation (< 5 m) singen sehr viele Arten. Es zeigt sich, dass phylogenetisch nicht verwandte Arten mit ähnlicher Elementlänge in der gleichen Vegetationshöhe singen, wie *A. melanopogon, A. baeticatus, H. languida oder A. concinens und A. australis*. Völlig zerrissen zeigt sich die Clade 2, die in sämtlichen Vegetationshöhen zu finden ist.

Dementsprechend zeigt *A. rufescens* zu *A. aedon* mehr Ähnlichkeit in der Elementlänge als z.B. *A. rufescens* zu seinen übrigen Cladenmitgliedern. So baut sich eine stabile Beziehung zwischen der Elementlänge und der Vegetationshöhe auf, die unabhängig von der phylogenetischen Korrektur bestehen bleibt. Die Phylogenie hat auf die Varianz der Elementlänge

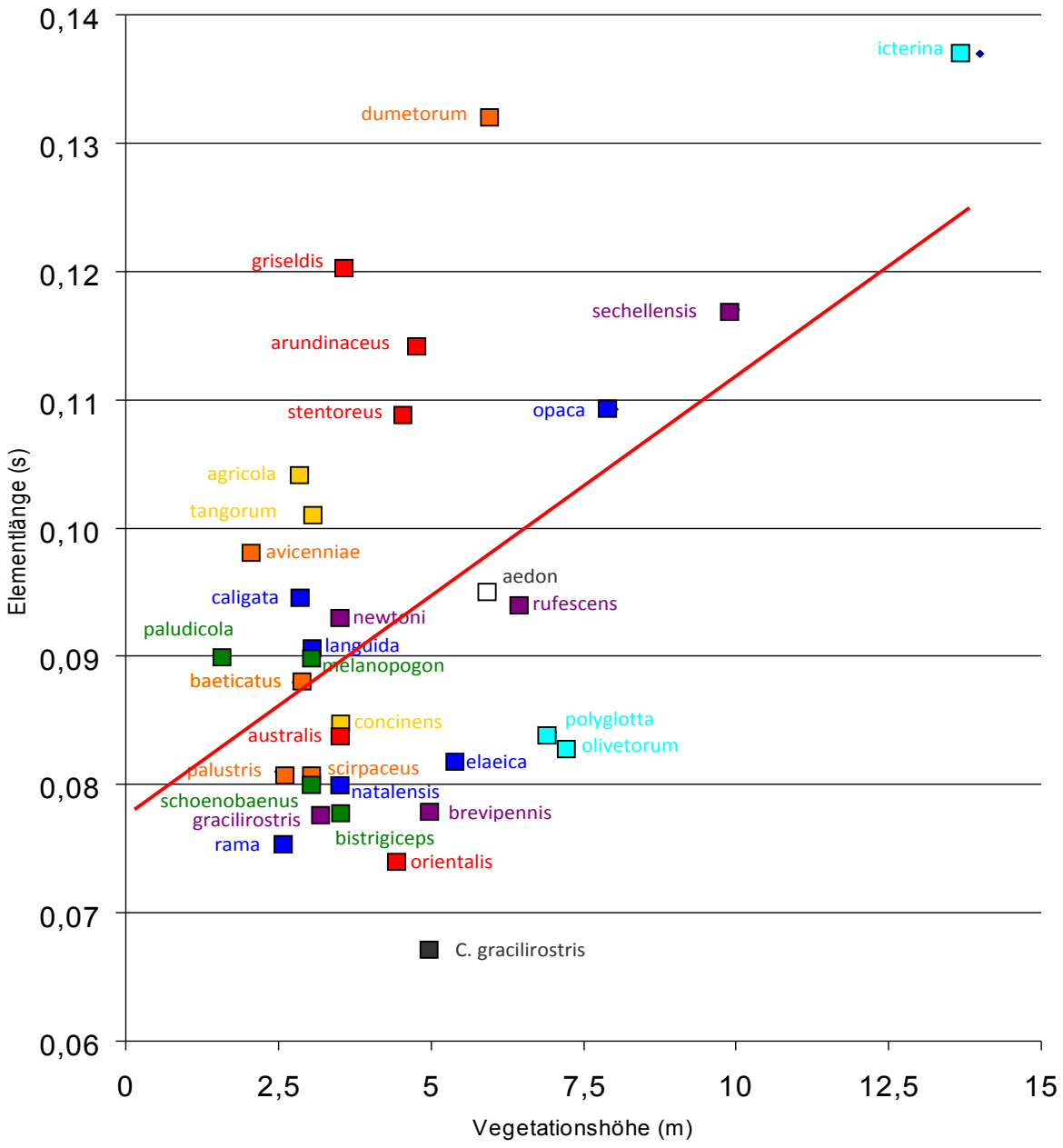

Abbildung 21 Elementlänge (s) vs Vegetationshöhe (m); Pearsons Korrelationskoeffizient r = 0,52, p< 0,05) (Farben beziehen sich auf die Cladeneinteilung aus dem Kladogramm, Abbildung 10)

keinen großen Einfluss. Der Erklärungswert der Vegetationshöhe liegt ohne phylogenetische Daten bei 26% (R^2 = 0,26663, RSE = 0,06662E-01, F(1,31) = 11,2708, p < 0,005). R^2 sinkt also nur 1% im Vergleich zwischen einer Analyse ohne Phylogenie und mit Phylogenie. Dies unterstützt die stabile Beziehung zwischen der Vegetationshöhe und der Elementlänge.

	B	**S.D.**	**Konfidenzwerte**	
Elementlänge –Vegetationshöhe	0,00405	0,00103	0,0020	0,0061
Aufenthaltsdauer – Mittlere Frequenz	-60,45	29,54	-120,71	-0,19
Aufenthaltsdauer -Repertoiregröße	-3,97777	3,57174	-11,2624	3,3068

Tabelle 14 Phylogenetische Korrektur der Merkmale Vegetationshöhe, Mittlere Frequenz, Repertoiregröße

Die nach Wake (1991) definierte „konvergente Entwicklung“ besagt, dass sich nicht verwandte Arten mehr als erwartet ähneln, kann auch für die drei Gesangsmerkmale Repertoiregröße, Mittlere Frequenz und Elementlänge durch die vorliegenden Ergebnisse bestätigt werden. Die sozialen und physikalischen Zwänge durch die beiden Evolutions-faktoren Aufenthaltsdauer im Brutgebiet und Vegetationshöhe sind stark genug, um das phylogenetische Muster in diesen Merkmalen zu überdecken. Das Gewicht verliert als einzigen Faktor seinen Einfluss auf die Mittlere Frequenz in der phylogenetischen Korrektur (p > 0,05). Die Tonhöhe ist demnach keine physiologische Anpassung an die Körpergröße. Die Frage, ob die drei Merkmale Mittlere Frequenz, Repertoiregröße und Elementlänge konvergente oder homologe sind, ist also nicht eindeutig zu klären. Das Ergebnis zeigt sowohl neutrale Änderungen (deutliche Abnahme in dem R^2 in den phylogenetischen Korrekturen) als auch Konvergenz auf (wobei diese überwiegen). Nur bei der Gesangsdauer ist eindeutig die Ähnlichkeit der Arten zueinander auf die historische Geschichte zurückzuführen.

Nach der Frage, welche Evolutionsfaktoren den Gesang beeinflussen, bleiben nur die Aufent-haltsdauer im Brutgebiet und die Vegetationshöhe erhalten. Die anderen Evolutionsfaktoren

aus dem reduzierten Datensatz verlieren in der phylogenetischen Korrektur ihren Einfluss auf die jeweiligen Gesangsmerkmale.

	GW	V-Typ	VH	D_0,7m	D_2m	D_4m	D_8m	UG	ZUG	AUF	BP	PS	AUZ
GW	1												
V-TYP	-0,1380	1											
VH	0,2272	**0,6227**	1										
D_0,7	-0,4576	-0,3792	-0,4761	1									
D_2m	0,2776	0,0066	0,2850	-0,3326	1								
D_4m	0,4214	0,4535	**0,8250**	-0,4437	0,2184	1							
D_8m	-0,0411	0,4913	**0,7715**	-0,1172	0,0631	**0,5326**	1						
UG	0,2486	**-0,8263**	-0,4165	0,0849	-0,0272	-0,2859	-0,3260	1					
ZUG	-0,0347	0,1308	-0,0039	-0,0073	0,1965	-0,0837	-0,0337	-0,2281	1				
AUF	0,0526	-0,1252	0,0029	-0,0222	-0,1779	0,0907	0,0344	0,2407	**-0,9839**	1			
BP	0,1985	-0,3403	-0,1452	0,0891	-0,1512	-0,0578	-0,0626	0,4684	**-0,8303**	**0,8561**	1		
PS	0,3155	-0,2208	-0,233	0,0881	-0,2233	-0,1341	-0,2517	0,2413	0,3425	-0,3625	-0,1068	1	
AUZ	-0,3086	0,0707	-0,0239	0,0731	0,1956	0,0677	-0,1060	-0,2114	-0,2058	0,2063	-0,0974	**-0,6888**	1

Tabelle 15 Korrelationsmatrix der Evolutionsfaktoren; Signifikante Korrelationen zwischen den einzelnen Evolutionsfaktoren sind markiert.

4. Diskussion

Mit Hilfe der Clusteranalyse und dem Vergleich mit dem molekularen Stammbaum kann man erkennen, dass v.a. in Claden der Großen Rohrsänger, *Calamocichla*, den *Notiocichla* und dem *Agricola-Komplex* ein starkes phylogenetisches Signal im Gesang vorhanden ist. Nicht unbedingt auf Artniveau, da es hier doch Abweichungen zum phyletischen Baum gibt, aber auf Cladenniveau. So singen die Cladenmitglieder aufgrund ihres gemeinsamen Vorfahrens ähnlich zueinander.

Dieses phylogenetische Signal ist bei den beiden *Hippolais*-Claden (Calde 6 und 7), den *Calamodus, Chloropeta* Arten und *A. dumetorum, A. griseldis* und *A. concinens* weniger ausgeprägt. Das Dendrogramm zeigt hier einen sehr uneinheitlichen Farbverlauf. Diese Arten haben vermutlich durch Anpassungen an äußere Faktoren Divergenzen zu ihren Nächstverwandten entwickelt und ähneln im Gesang mehr nicht-verwandten Gruppen.

So findet man innerhalb der *Acrocephalinae* Ähnlichkeiten im Gesang aufgrund der phylogenetischen Nähe der Arten zueinander, aber ebenso Divergenzen zwischen verwandten Arten aufgrund divergierender Entwicklung durch Anpassung an verschiedene selektive Zwänge. Welche dies sind und welche Korrelationen sich wie stark auf die Gesangsevolution auswirken, soll im Folgenden diskutiert werden.

4.1. Einfluss der Evolutionsfaktoren auf den Gesang

Der Einfluss folgender Faktoren auf den Gesang wird diskutiert:

- Jahresperiodische Organisation
- Soziale Faktoren
- Ökologische Faktoren
- Morphologische Faktoren
- Phylogenie

4.1.1. Jahresperiodische Organisation

Unter der jahresperiodischen Organisation werden die Differenzen in dem Brutverhalten und der Jungenaufzucht charakterisiert, die sich durch das unterschiedliche Zugverhalten der Arten ergeben. Diese üben einen starken Druck auf die Entwicklung fast aller untersuchten Gesangsvariablen aus.

Das Leben der ziehenden *Acrocephalinae* wird durch den Rhythmus zwischen Heimzug, Brutsaison und den Wegzug in die Überwinterungsgebiete geprägt. Eine kurze Brutsaison mit Etablierung von Revieren in den nahrungsreichen Gebieten der nördlichen Hemisphäre wird durch einen langen Zug in südliche Gebiete abgelöst, wo die Vögel höchstens Nahrungsreviere ausbilden oder sich an gemischten Artenschwärmen beteiligen, aber keine festen Paarbindungen eingehen. Das ganze Brutgeschäft steht unter einem enormen Zeitdruck: die Besetzung eines guten Reviers, die Suche nach einem Partner, die Bebrütung der Eier, die Jungenaufzucht bis zum Flüggewerden und das anschließende Selbständigwerden der Jungen, dies alles wird innerhalb von drei bis vier Monaten erledigt. Danach werden die Familienbande aufgelöst und die Vögel ziehen in die Überwinterungsgebiete. Ziehende Arten gehen also keine lang andauernden Partnerschaften ein. So zeichnen sich ziehende *Acrocephalinae* durch einen kurzen Aufenthalt im Brutgebiet, eine kurze Brutperiode und das eigentliche Zugverhalten aus. Die Dauer der Brutperiode und die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet sind abhängig von der Zugweite. Kurzstreckenzieher wie *A. baeticatus* sind länger im Brutgebiet als Weitstreckenzieher wie z.B. *A. palustris*.

Bei den nicht-ziehenden *Acrocephalinae* sieht das alles anders aus. Alle nicht-ziehenden *Acrocephalinae* kommen in den Tropen oder südlichen Subtropen vor. Da es für viele tropische *Acrocephalinae* nicht ausreichend Daten zu Verhaltensweisen der Revierbildung und der Paarbildung als Langzeitstudien gibt, werde ich allgemeine Charakteristika tropischer Vögel nach Stutchbury & Morton 2001 anführen. Tropenvögel zeichnen sich durch einen ganzjährigen Aufenthalt in den Brutgebieten aus. Durch diesen kann es zur ganzjährige Besetzung der Reviere, langlebige Partnerschaften und stabile Nachbarschaftsverhältnisse

kommen. Das bedeutet, dass sich die Paare in unmittelbarer Nachbarschaft kennen. Die Brutsaison ist bei tropischen Arten mehr auf einen „long-term effort“ ausgelegt. In Kontrast zu den saisonal nahrungsreichen Gebieten des Nordens, schwankt das Nahrungsanbot in (sub-)tropischen Gebieten nur geringfügig. Diese gravierenden Unterschiede zwischen den Aufzucht- und Lebensbedingungen zwischen den nördlichen und tropischen Gebieten haben Auswirkungen auf die Gesangsevolution in der Repertoiregröße, Imitation, Gesangslänge, Frequenz, Bandbreite, Singwarte und Elementlänge.

4.1.1.1. Repertoiregröße

Wie die unterschiedliche Komplexität im Gesang bei den Passeriformes zustande gekommen ist, versuchen verschiedene Hypothesen zu erklären. Zum einen gibt es die Auffassung, dass die Repertoiregröße durch die Phylogenie beeinflusst wird [(Gray & Haglin, 1998), (Irwin, 1988)]. Diese Hypothese wird aber von anderen Autoren [(MacDougall-Shackleton, 1997), (Read & Weary, 1992), (Catchpole, 1980)] und auch von meinen Ergebnissen widerlegt. Die Repertoiregröße ist bei den *Acrocephalinae* unabhängig von deren Stammesgeschichte und hat sich in Abhängigkeit zur Jahresperiodik entwickelt. Die Phylogenie hat zwar auf die Komplexität des Gesanges einen kleinen Einfluss, aber dieser ist lange nicht so stark wie der der Jahresperiodik. Es wird viel mehr die Hypothese gestützt, dass die Unterschiede aufgrund sexueller Selektion und zwar durch female choice und intrasexuelle Selektion [(Read & Weary 1992), (Macdougall-Shackelton 1997)] und durch die unterschiedliche Funktionalität des Gesanges bei Zug- und Standvögeln der Tropen (Stuchtburry & Morton, 2001) entstanden sind.

Bei Zugvögeln hat der Gesang eine hohe sexuelle Funktion. Der Gesang von Arten in temperierten Breiten ist hoch korreliert mit Territorialität, Paarbildung und Reproduktion. Die Gesangsaktivität ist nach der Ankunft im Brutgebiet bis zur Verpaarung und der Aufzucht der Jungen am höchsten. Danach sinkt sie wieder ab (Stuchtburry & Morton, 2001). Nach Catchpole (1980, 1982) ist die Korrelation von Migration und Repertoiregröße darauf zurückzuführen, dass ziehende Männchen weniger Zeit auf die Erhaltung eines Territoriums

und einer Partnerschaft verwenden als residente Arten. Und dies führt zu einem erhöhten sexuellen Selektionsdruck, was ein großes Repertoire nach sich zieht. So wählen Weibchen der Arten *A. schoenobaenus* [(Catchpole 1973, 1980), (Buchanan et al., 2003)] *A. paludicola* (Catchpole & Leisler, 1996) *A. melanopogon* (Feßl & Hoi, 1999) und *A. arundinaceus* [(Catchpole & Leisler, 1986), (Bensch & Hasselquist, 1992) (Hasselquist & Bensch, 1996)] gezielt Männchen mit einem größeren Repertoire. Die Repertoiregröße dient so als Indikator für genotypische und phänotypische Qualitäten des jeweiligen Männchens (s. Kapitel 4.2). Bei Arten, die ihren Gesang durch Fremdimitationen lebenslang anreichern, wie Kohlmeisen (*Parus major*) oder der Europäische Star (*Sturnus vulgaris*) korreliert die Repertoiregröße mit dem Alter des Männchens. Ältere Männchen verfügen über mehr Erfahrung, besitzen die besseren Territorien und haben ihre Überlebensfähigkeit bewiesen [(McGregor et al., 1981) (Eens et al., 1991, 1992), (Mountjoy & Lemon, 1991, 1996)]. Eine ähnliche Korrelation zwischen Alter und Repertoiregröße fanden Nicholson et al. (2007) auch bei *A. schoenobaenus*. Zwischen dem ersten und dem zweitem Jahr steigt die Repertoiregröße an. Ältere Männchen werden auf Grund ihres Gesanges bevorzugt. Weibchen bekommen dafür einen indirekten (genetischen) Vorteil (s. Kapitel 4.2).

Hasselquist et al. (1996) fanden bei *A. arundinaceus* eine Korrelation zwischen der Repertoiregröße der Männchen und der Überlebenschance der Jungen. Jungtiere, deren Väter ein großes Repertoire besitzen, hatten bessere Überlebenschance als Jungtiere von Vätern mit geringerer Repertoiregröße.

Aus all diesen Untersuchungen geht hervor, dass die Repertoiregröße ein Ziel für sexuelle Selektion durch female choice (intersexuelle Selektion) ist und ein Indikator für die Qualität des Männchens. Diese wird aber nicht nur an Weibchen signalisiert, sondern auch an männliche Rivalen (intrasexuelle Selektion). Nach Collins (2004) können verschiedene Gesangsteile oder verschiedene Gesangstypen für die Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen benutzt werden. So sind bei *A. melanopogon* die gepfiffenen Teile an Männchen gerichtet, während der „Warbling song“ zur Attraktion von Weibchen bestimmt

ist (Fessl & Hoi, 1996). Eine noch deutlichere funktionelle Strukturierung des Gesanges findet man bei *A. paludicola*. Die kurzen A- und B-Strophen werden zur Männchen-Männchen Auseinandersetzungen eingesetzt, während die komplexeren C-Strophen zur Anlockung des Weibchens dienen (Catchpole & Leisler, 1996). Wird der Gesang mehr bei Männchen-Männchen- Auseinandersetzungen eingesetzt, z.B. um ein Territorium zu besetzten, über welches dann der Zugang zu Weibchen geregelt wird, haben sich – zwischenartlich betrachtet - einfachere Repertoire entwickelt als bei Arten, deren Gesänge hauptsächlich der Weibchenanlockung dienen. Auch wenn beim *A. arundinaceus* nach den oben genannten Arbeiten innerartlich ein intersexueller Selektionsdruck auf größeres Repertoire besteht, so ist bei der Art neben der Güte des Gesanges vor allem die Reviergüte bei der Weibchenwahl entscheidend und somit intrasexuelle Selektion. Diese beiden Merkmale sind bei *A. arundinaceus* positiv miteinander korreliert (Leisler et al., 1995). Scheinen diese Bedingungen für die ganze Clade 1 zu gelten, kann sich die Gewichtung bei ihren Nächstverwandten, der Clade 2, noch mehr auf die Revierkomponente verlagert haben. Untersuchungen am Seychellenrohrsänger von Catchpole & Komdeur (1993) zeigen, dass dieser sein Revier ganzjährig mit dem Gesang verteidigt. Er verzeichnet aber einen leichten Anstieg der Gesangsaktivität vor und während der Brutsaison, so dass eine leichte sexuelle Funktion des Gesanges vorhanden ist. Dennoch dürfte bei ihm, wie auch bei den anderen (sub-)tropischen *Acrocephalinae*, die Gesangsfunktion eine überwiegend territoriale sein. Er soll in den stabilen Nachbarschaften anzeigen, wo der Revierbesitzer sich im Verhältnis zu Reviergrenze befindet und wo der Sender sich im Verhältnis zum Empfänger aufhält (Stuchtburry & Morton, 2001).

Konvergent hat sich bei den *Calamocichla-Arten* und den beiden *Chloropeta-Arten* ein einfacher kurzer Gesang entwickelt, der im Unterschied zu dem Gesang ihrer ziehenden Verwandten eine vermehrt territoriale Funktion hat und hauptsächlich durch intra-sexuelle Selektion geformt worden sein dürfte. Intra-sexuelle Selektion favorisiert einen einfachen,

stereotypen Gesang, während inter-sexuelle Selektion einen kontinuierlichen, komplexen Gesang selektiert (Read & Weary, 1992).

Neben der unterschiedlichen Funktionalität des Gesanges und der verschiedenen Selektion durch inter- und intra-sexuelle Auseinandersetzungen in Abhängigkeit vom Zugsystem ist das differenzierte Nahrungsangebot zwischen den nördlich temperierten Breiten und dem (sub)-tropischen Breiten zu beachten. Während im Norden v.a. in der Brutsaison ein Überfluss an Nahrung herrscht, ist in den südlichen Breiten das Futterangebot stärker limitiert (Stucht-burry & Morton, 2001). Nur Zugvögel im Nahrungsüberfluss und in den langen Tagen der höheren Breiten können sich ein solch aufwändiges Ornament wie die Produktion von langen und komplexen Gesängen leisten (Irwin, 2000). Da diese Bedingungen alle Arten in Abhängigkeit vom Zugsystem gleichermaßen betreffen, ist dies auch ein wichtiger Punkt, wie die Konvergenz in der Repertoiregröße im Laufe der Evolution entstanden ist.

4.1.1.2. Imitation und Gesangslänge

Vokales Lernen, Imitation oder vokale Mimikry findet man nur bei Kolibris (*Trochiliformes*), Papageien (*Psittachiformes*) und Singvögeln (Passeriformes). Warum Vögel andere Vögel nachahmen, dazu gibt es unterschiedliche Hypothesen. 1) Imitation dient der Verlängerung des Gesanges und wird durch das akustische Umfeld infolge einer passiven Anreicherung des Gesanges mit fremden Motiven beeinflusst (Garamzegi, et al., 2007). 2) Der Grad der Imitation wird nicht durch sexuelle Selektion bestimmt, sondern durch Kopierfehler im großen Repertoire (Hindemarsch, 1986). Wenn solche Kopierfehler nicht die Effektivität des Gesanges negativ beeinflussen, kann heterospezifischer Gesang in das Repertoire aufgenommen werden. Voraussetzung ist die Modulation heterospezifischen Gesanges durch den entsprechenden vokalen Trakt. Eine weitere These (3) wird von Wiley (2000) vertreten. Aufgrund der frühen Auflösung von Familienbanden und das Fehlen stabiler Nachbarschaften bei ziehenden Arten haben junge Zugvögel einen Mangel an Vorbildern, von denen sie lernen können. Sie entwickeln ihren Gesang mehr über Improvisation und dem Spielen mit gehörten Gesangsteilen.

Aufgrund des Zusammenhanges zwischen dem Zugverhalten (reflektiert durch die Aufenthaltsdauer im Brutgebiet) und der Korrelation zwischen Gesangslänge und Imitation in meinen Ergebnissen werden die Hypothesen 1 und 3 angenommen. Der Imitationsanteil korreliert mit dem akustischen Umfeld der jeweiligen Art. Kommen in diesem Arten durch ihre Lebensweise, geographische Verbreitung und Zugbewegungen mit vielen akustischen Reizen in Kontakt, erleichtert dies ihnen die Imitation fremder Gesänge. Diese Anreicherung scheint passiv vor sich zu gehen, der genaue zugrunde liegende Mechanismus ist noch nicht bekannt (Garamzegi et al., 2007).

Um die Hypothese von Wiley (2000) verstehen zu können, ist ein kurzer Exkurs zum Gesangslernen nötig. Junge Vögel lernen ihren Gesang v.a. im ersten Jahr. Dieser Zeitraum, in welchem das Gesangslernen leicht fällt, wird sensible Phase genannt. Innerhalb dieser sensiblen Phase oder dem Lernfenster findet das Lernen in zwei zeitlich getrennten Phasen statt. Die erste Phase ist das sogenannte „auditory learning“, in dem der Jungvögel keine Lautäußerungen produziert, sondern sie speichern die gehörten Gesänge sowohl von den Eltern als auch der Umgebung. Die zweite Phase ist das „vocal learning“ oder Gesangsentwicklung (song development). Diese Phase wird wiederum unterteilt in die drei Stadien „subsong“, „plastic song“ und „full song“, in denen der Jungvogel übt und gehörte Gesangsteile aneinander reiht. Die Phase des Zuhörens kann von der Phase der Gesangsentwicklung durch mehrere Wochen getrennt sein [(Marler & Peters, 1982a), (Hultsch & Todt, 2004)].

Die Art und Weise, von wem Jungvögel in ihrem ersten Lebensjahr lernen können, ist in Abhängigkeit vom Zugverhalten der Art sehr differenziert. Standvögel wachsen in langlebigen Partnerschaften mit stabilen Nachbarschaften auf. Sie können während des Gesangslernens sowohl von den Nachbarn als auch den Eltern lernen, die somit als Vorbilder fungieren. Ziehende Jungvögel vermissen diese Vorbilder oft, da sich bei ihnen kein stabiles soziales Netz in der kurzen Brutsaison aufbaut. Da aber als Tutor nicht unbedingt ein Artgenosse dienen muss oder eine persönliche Beziehung zu bestehen hat [(Thielcke, 1970)

(Houx & Ten Cate, 1999)], gleichen ziehende Arten diesen Mangel an Vorbildern aus, indem sie von fremden Arten lernen. Sie bilden ihren Adultgesang durch Improvisation und vokalem Spielen aus, besitzen aber wie alle Singvögel eine genetische Prädisposition, die sie artspezifische Gesangsstrukturen erkennen und erinnern lässt (Hultsch & Todt, 2004). Durch ihr langes Lernfenster, wie z.B. *A. palustris*, der ein Lernfester von zehn bis elf Monate besitzt, können sie ihren Gesang in den verschiedenen Phasen des subsongs und plastic song mit gehörten Gesangsstrukturen anreichern. So ist es zu erklären, warum junge *A. palustris* erst nach ihrer ersten Rückkehr aus den Winterquartieren Imitationen von afrikanischen Arten aufweisen [(Lemaire, 1974), (Dowsett-Lemiare 1978, 1979 b, 1981 b)]. Die Imitation scheint nur ein Nebenprodukt und ein Spielen der Vögel mit gelernten Gesangsteilen zu sein, welches mehr dazu dient den Gesang lang und kontinuierlich zu machen, statt komplexer (Garamzegi et al., 2007). Somit kann man die Korrelation von Gesangslänge und Imitation erklären.

Auch Lernfehler bei großen Repertorien können als Erklärung für Imitation (Hypothese 2) angenommen werden, solange sie den sozialen Kontext des Gesanges nicht zerstören.

Die Gesangslänge variiert ebenfalls zwischen tropischen und ziehenden Arten. Tropische Arten favorisieren einen kurzen mehr stereotypen Gesang. Für diese Arten ist der Gesang wichtig, um den Partner, aber auch die direkten Reviernachbarn zu orten. Durch den kurzen Strophengesang haben die tropischen Vögel Zeit zu lauschen, was die anderen Artgenossen im direkten Umkreis machen. Dies ist in den langlebigen Partnerschaften und stabilen sozialen Gefügen der tropischen Arten ein sehr wichtiger Punkt. Weiter nutzen tropische Arten ihren Gesang zum „counter singen“ (Kroodsma et al., 1999 a, 1999 b), während ziehende Arten einen längeren Gesang zum inter- und intraspezifischen Signalisieren bevorzugen.

Wieder ist es die unterschiedliche Funktion bei ziehenden und nicht-ziehenden Arten, die diese Unterschiede in der Gesangslänge und der Imitation bewirkt. Ein weiterer Punkt zur Erklärung dieser Korrelation zwischen den beiden Gesangsmerkmalen und der Aufenthalts-

dauer können die physiologischen Kosten des Singens sein. Ein langer kontinuierlicher Gesang mit großer Komplexität oder langen Strophen mit kurzen Pausen dazwischen ist energetisch gesehen teurer als ein einfacher Gesang mit kurzen Strophen [(reviewed Reid 1987, (Read & Weary 1992)]. Dies resultiert aus dem unterschiedlichen Futterangebot der nördlich temperierten Breiten und im Vergleich zu den (sub-)tropischen (s. Kapitel 4.1.1.1).

In der phylogenetischen Korrektur wird die Beziehung zwischen der Gesangslänge und der Aufenthaltsdauer nicht signifikant. Dies zeigt, dass nicht unbedingt Adaptionen an das Zugverhalten die Unterschiede in der Gesangslänge erklären. Sondern, dass die Unterschiede in der Gesangslänge größer werden mit zunehmendem Verwandtschaftsgrad. Trotzdem bleiben die Thesen zum Erwerb des Fremdgesanges als auch zur Funktion des Imitations-reichtums, nämlich zur Verlängerung des Gesanges, bestehen.

4.1.1.3. Frequenz (Minimale, Mittlere, Maximale, Bandbreite) und Singwarte

Diese beiden Gesangsmerkmale sind beide eng miteinander korreliert und hängen mit der Aufenthaltsdauer im Brutgebiet zusammen d.h. Arten, die nur kurze Zeit im Brutgebiet verweilen, singen höher und von erhöhten Positionen (Singwarte; Singflug) als die tropischen Standvögel, die die Tendenz haben, aus der Vegetation heraus einen tieferen Gesang zu singen. Obwohl tiefere Frequenzen mehr Vorteile in der Transmission durch geringere Streuung und Degradierung bieten und sich v.a. gut am Boden ausbreiten können (Catchpole & Slater, 2008), singen doch die meisten ziehenden *Acrocephalinae* höher als ihre Verwandten in den tropischen Gebieten. Ein ähnliches Ergebnis im Zusammenhang zwischen Frequenzlage, Singposition und Breitengraden fanden auch Wiley & Richards (1982). Tropische Arten neigen mehr dazu, tiefer in der Vegetation auf einem Frequenzniveau zu singen, das sich dort gut ausbreiten kann, während Arten der temperierten Breiten deutlich höher singen. Ziehende *Acrocephalinae* scheinen nicht die Voraussetzungen für die tieferen Frequenzen mitzubringen. Körpergröße scheint - nach meinen Ergebnissen - nicht so der entscheidende Faktor zu sein (s. Kapitel 4.1.4). Damit sich ihre höhere Frequenzlage aber auch im Habitat ausbreitet, zeigen sie die Tendenz, mehr über der Vegetation zu singen. Sie

nehmen zum Singen eine erhöhte Position ein, wie z.B. *A. palustris* oder gehen in einen Singflug über, wie *A. paludicola* und *A. schoenobaenus* (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991). So können sie über der dichten Vegetation hinweg singen und haben damit eine andere Akustik, nämlich mehr die eines offenen Graslandes. Diese Beobachtungen machte auch van Burskirk (1997) in seiner vergleichenden Arbeit. Nach der „Acoustic Adaption Hypothesis" (AAH, s. Kapitel 4.1.3) werden hohe Frequenzen und eine größere Bandbreite in offeneren Habitaten bevorteilt. Somit könnte aus diesem Grund, da ziehende *Acrocephalinae* mehr über der Vegetation singen als aus dieser heraus, sich der Zusammenhang zwischen der Aufenthaltsdauer und der Frequenz erklären. Es ist eine indirekte Anpassung an die akustischen Gegebenheiten in dem Bruthabitat, die zur Konvergenz in den Gesangsmerkmalen geführt hat. Dass dies eine konvergente Anpassung ist, zeigt auch die phylogenetische Korrektur. Die Beziehung zwischen der mittleren Frequenz und der Aufenthaltsdauer bleibt bestehen.

Neben diesen akustischen Zwängen können es auch soziale Aktivitäten sein, wie interspezifische Territorialität und Partnerwerbung, die zur Konvergenz im Singverhalten führen (Van Buskirk, 1997). Ziehende Arten haben ihren Gesang auf ein kurzfristiges, effizientes intra- und interspezifisches Signalisieren ausgelegt. Dieses kann durch eine erhöhte Singposition oder einen Singflug verstärkt werden, da dieses nach Catchpole & Slater (2008) für eine Verbesserung der Transmission sorgen kann. Ziehende Männchen sind bestrebt, dass ihr Gesang möglichst weit trägt, um sowohl konkurrierende Männchen als auch paarungswillige Weibchen zu erreichen. Weitere mögliche Funktionen des Singfluges sind nach Slabbekoorn (2004) v.a. ein zusätzliches optisches Signal a) zur Revierverteidigung, b) zur Partnerfindung, c) zur Erspähung potentieller Beutegreifer und d) zur Auskunft über den Gesundheitszustand des Männchens. V.a. letztere Annahme lässt sich durch Untersuchungen am *A. schoenobaenus* untermauern. Werden *A. schoenobaenus* Männchen von Blutparasiten befallen, wirkt sich der Grad des Parasitenbefalles negativ auf die Singaktivität, den Singflug und auch auf die Repertoiregröße aus (Buchanan, 1999). So ist also eine hohe

Gesangsaktivität, verbunden mit einem Singflug, ein Indikator für einen guten Gesundheitsstatus. Dies ist natürlich ein sexuell selektiertes Merkmal (intra- und intersexuell) durch female choice, dass so die biologische Fitness des Männchens erhöht.

Bei den tropischen *Acrocephalinae* ist die Funktion des Gesanges in den langlebigen Partnerschaften und stabilen Nachbarschaften auf das Orten des Partners und der anderen Männchen ausgelegt. Deshalb singen die tropischen Arten mehr aus der Vegetation heraus mit tieferen Frequenzen, die sich in Bodennähe gut ausbreiten.

Zusammenfassend übt das Zugverhalten auf den Gesang der *Acrocephalinae* einen großen sexuell selektierten Druck aus. Nach Collin et al. (2009) stehen die ziehenden Mönchsgrasmücken-Populationen, (wie auch andere Zugvögelarten) unter einem vermehrten Druck der sexuellen Selektion durch female choice und schwächerer Männchen-Männchen Auseinandersetzungen, während die nicht-ziehenden Arten unter einem verstärkten Druck der Männchen-Männchen Auseinandersetzungen und schwächerer female choice stehen. In Abhängigkeit zu diesen divergierenden Selektionsweisen hat sich der Gesang der *Acrocephalinae* in unterschiedliche Richtungen entwickelt. Durch intersexuelle Selektion wird der Gesang komplex [(Catchpole, 1980), (Catchpole & Leisler, 1996)], während durch intrasexuelle Selektion der Gesang kürzer und mehr stereotyp wird [(Catchpole, 1982), (Collins, 2004)].

4.1.2. Paarungssystem

Nicht nur physikalische Zwänge der Umwelt, sondern auch soziale Zwänge wie das Paarungsverhalten formen einzelne Gesangsmerkmale (Mathevon, 2008). Da dieses innerhalb der *Acrocephalinae* eine starke Variation aufweist, nahm ich an, dass das Sozialverhalten auf einige Gesangsmerkmale einen erheblichen Einfluss haben kann. Catchpole (1980, 1995) zeigt in seinen Arbeiten einen Zusammenhang zwischen der Komplexität und der Gesangslänge und den Paarungssystemen einiger *Acrocephalus Arten.* Allerdings wurden weder andere Einflussgrößen in diesen Arbeiten berücksichtigt noch die Phylogenie der Arten. So

können als zu diskutierende Hypothese sein: a) die Repertoiregröße und Gesangslänge sind sexuell selektiert mit einen korrelativen Zusammenhang zum Paarungssystem und soziale Aspekte das Gesangslernen sind während der Aufzucht wichtig. Oder b), dass neutrale Änderungen aufgrund des abnehmenden Verwandtschaftsgrades zwischen den Arten die Unterschiede in der Gesangslänge und Repertoiregröße bewirken.

Meine Ergebnisse zeigen, dass auf die gesamte Gruppe der *Acrocephalinae* bezogen, es keine Beeinflussung des Gesanges durch das Paarungssystem gibt. Somit kann Hypothese a) verworfen werden und Hypothese b) angenommen werden. Allerdings spielen female choice und Männchen-Männchen- Auseinandersetzungen, die beiden Mechanismen der sexuellen Selektion, im Gesang der *Acrocephalinae* trotzdem eine gewichtige Rolle. Doch geschieht dies nicht durch den evolutionären Zwang der verschiedenen Paarungssysteme als vielmehr durch den Einfluss der Jahresperiodik.

Dass nicht unbedingt soziale Beziehungen zum Gesangslernen bei *A. schoenobaenus* entscheidend sind, zeigen die Versuche von Leitner et al. (2002). Auch isoliert aufgezogene Schilfrohrsänger haben eine fast normale Gesangsentwicklung. Es ist also nicht unbedingt die soziale Komponente, die ein großes Repertoire der Jungtiere durch Lernen vom Vater ermöglicht. Nach Nowicki et al. (2000) sind es Aufzuchtbedingungen wie Nahrung, die die Bildung eines großen Repertoires stark beeinflussen. Diese Argumente und meine Ergebnisse belegen, dass der Einfluss des Paarungssystems auf Repertoire und Gesangslänge nicht entscheidend sind. Vielmehr geht man von der These aus, dass Repertoiregröße und Gesangslänge eine starke genetische Basis haben, in der das Potential für die Anreicherung und Vergrößerung zu suchen ist (Leitner et al., 2002).

4.1.3. Habitat

Das Habitat wird durch verschiedenste Parameter wie Vegetation und deren Dichte und Struktur, die Vegetationshöhe und den Untergrund bestimmt. Diese verschiedenen Parameter können auf unterschiedliche Weise den Gesang beeinflussen. Ähnlich wie Räume

haben Biotope eine eigene Akustik, die sich auf die Ausbreitungseigenschaften des Gesanges auswirkt. Der Gesang ist eine Kommunikationsform, die auf lange Distanzen angelegt ist. Auf diesem Weg zwischen Sender und Empfänger erfährt der Gesang durch verschiedene physikalische Gegebenheiten einen Energieverlust. Er wird leiser. Dieser Energieverlust ist abhängig von der Strecke, die zwischen Sender und Empfänger liegt. Nach dem 6-dB-Gesetz nimmt der Schall um 6 dB bei jeder Verdopplung des Abstandes zwischen Sender und Empfänger ab. Aber nicht nur der Energieverlust, sondern auch Echobildung und Reflexionen des Untergrundes wirken sich negativ auf die Schallausbreitung aus. Trifft die Schallwelle auf ein Hindernis, wie Äste, Blätter oder Halme, wird sie gestreut. Durch diese Streuung des Schalls und die unterschiedlichen Geschwindigkeiten von gestreuten und ungestreuten Schallwellen kommt es zur Echobildung. Zerstreute Schallwellen sind langsamer als direkte. So hört der Empfänger erst den direkten Schall und dann die abgelenkten Schallwellen. Dies nennt man dann Echo [(Baptista & Kroodsma, 2001), (Slabbekoorn & Smith, 2002)]. Durch diese Streuung des Schalls kommt es zur Degradierung (alle spektralen, zeitlichen und strukturellen Veränderungen des Schalls zwischen Sender und Empfänger) und Abschwächung des Schalls, mit dem Effekt, dass der Empfänger leiser und ungenauer hört. Der Informationsgehalt des Gesanges und auch die Ortungsmöglichkeit des Senders sinken ab. Um diese Verluste möglichst gering zu halten, hat sich der Gesang vieler Arten an die akustischen Gegebenheiten ihres Biotops angepasst. Studien über Biotopakustik aus den letzten Jahren [(Chappius, 1971), (Morton, 1975), (Ryan & Brenowitz, 1985), (Wiley, 1991), (Badyaev & Leaf, 1997)] formulierten die „Acoustic Adaption Hypothesis“ (AAH) über die Anpassung des Gesanges an verschieden Habitate:

In offenen Habitaten werden hohe Frequenzen mit einer großen Bandbreite und komplex gebauten Elementen bevorzugt, verbunden mit kurzen Elementen und einem kurzen Elementabstand. Im Gegensatz dazu tritt in geschlossenen Habitaten mehr ein tiefer Gesang mit langen, schmalbandigen, einfach gebauten Elementen ohne große Frequenzmodulationen auf, die mit großen zeitlichen Abständen vorgetragen werden. Im

tropischen Wald wird dieser Effekt noch verstärkt. Diese Arten weisen eine extrem enge Bandbreite und reine Töne auf [(Slabbekoorn & Smith, 2002), (Nemeth et al., 2006)].

In der Beziehung Habitat - Gesang geht es als zentrales Thema um die optimale Ausbreitung des Gesangs, damit dieser seine territoriale und sexuelle Funktion voll wahrnehmen kann. Dabei wurde von der AAH ausgehend immer untersucht, wie Degradierung des Gesanges durch Echobildung und Nachhall möglichst gering gehalten werden können. Durch den ungenauen Höreindruck beim Empfänger und den Energieverlust kann möglicherweise Information verloren gehen. So beschreiben viele Studien [(Wiley & Richards, 1978), (Wiley & Richards, 1982), (Richards & Wiley, 1980), (Michelsen & Larsen, 1983), (Ryan & Sullivan, 1989), (Brown & Handford, 1996), (Brown & Handford, 2000)] diesen negativen Einfluss der Echobildung auf den Gesang. Doch auf der anderen Seite kann gerade die Echobildung einen positiven Effekt auf die Ausbreitung des Gesanges haben und dessen Reichweite und Signalfähigkeit erhöhen. Dies zeigen Studien von McGregor & Krebs (1984), Naguib (1996), Naguib et al. (2000), Slabbekoorn et al. (2002), Nemeth et al. (2006). Ist das Echo auf derselben Frequenzlage wie der direkte Schall, dann akkumulieren sich die direkten und indirekten Schallwellen zu einem langen und lauten Signal, ohne dass der Vogel mehr Energie aufwenden muss. Auch Rohrsänger können sich die positive Akkumulation zu Nutze machen, indem sie viele frequenzgleiche Elemente aneinander reihen. Dies ist bei Arten (wie *A. scirpaceus*, *C. gracilirostris*) zu beobachten, die in stark reflektorischen Habitaten, z.B. im Wasser stehende Schilfbestände, vorkommen. Diese akkumulierten lauten Signale haben den Vorteil, dass der Sender von eventuellen Beutegreifern schlecht lokalisierbar ist (Slabbekoorn et al. 2002). Dies kann ein sehr wichtiger Aspekt sein, der zur Konvergenz des Gesanges bei habitatgleichen Arten führen kann (Boncoraglio & Saino, 2007).

Angelehnt an die AAH und an bestehende Untersuchungen von *Acrocephalinae* und ihrer Biotopakustik [(Jilka & Leisler, 1974), (Wallschläger, 1985), Heuwinkel (1982, 1990), (Catchpole & Komdeur, 1993)] wurden die Hypothesen aufgestellt, dass diverse Habitat-parameter den Gesang stärker in seiner Evolution geformt haben könnten als die

Phylogenie. So könnte es also sein, dass durch gleiche Habitatparameter sich analoge Entwicklungen innerhalb der *Acrocephalinae* ereignet haben. Wie meine Ergebnisse zeigen, bestehen Korrelationen zwischen den Gesangsparameter Elementlänge, Elementabstand, Gesangstyp und Pausendauer zu den Habitateigenschaften Vegetationshöhe und Untergrund. Erstaunlicherweise wird die Tonhöhe nicht vom Habitat beeinflusst. Dies, obwohl viele Studien (s. oben) immer wieder einen Zusammenhang zwischen dem Frequenzspektrum einer Art und ihrer Vegetation im Biotop herstellen. Dies wurde auch bei einzelnen *Acrocephalinae* [(Heuwinkel, 1982), (Jilka & Leisler, 1974), (Catchpole & Komdeur, 1993)] behandelt, doch noch nie in der gesamten Gruppe und unter Einbeziehung verschiedener Evolutionsfaktoren und der genetischen Disposition. So zeigt sich, dass die Frequenzlage vom Körpergewicht und mehr noch von der Aufenthaltsdauer beeinflusst wird. Das Habitat hat mehr Auswirkung auf zeitliche Komponente des Gesanges und hier ganz stark auf die Elementlänge. Dieses Ergebnis deckt sich mit Wiley (1991), Tubaro & Segura (1995) und Badyaev & Leaf (1997).

4.1.3.1. Elementlänge

Die Habitate der *Acrocephalinae* lassen sich nach zunehmender Vegetationshöhe und abnehmender Feuchtigkeit auftrennen, wobei eine leichte Korrelation zwischen diesen Variablen herrscht. Entlang dieses Gradienten steigt die Elementlänge an. V.a. die Korrelation zwischen der Elementlänge und der Vegetationshöhe scheint eine konvergente Anpassung an die Vegetation zu sein, da sie auch nach der phylogenetischen Korrektur bestehen bleibt, während die Beziehung zum Untergrund verloren geht.

Wie in Kap. 2.2.4 beschrieben, bewohnen die meisten *Acrocephalinae* Verlandungszonen von der Wasserkante bis ins zunehmend trockene Hinterland. Die Arten, die offene Wälder und dichte Buschlandschaften bewohnen, vermeiden hier allerdings das dichte Innere und sind mehr am Rande der Vegetation zu finden. So nimmt im Vergleich zu dem dichten, homogen geschichteten Schilfbeständen die Gesamtoffenheit der Lebensräume zu. Dies wird auch durch die vielen offenen Stellen zwischen den einzelnen Vegetationsinseln in den

innerasiatischen Trockengebieten deutlich. Aber nicht die Dichte ist entscheidend für den Gesang, sondern die Vegetationshöhe. Die Vegetationshöhe der *Acrocephalinae* liegt zwischen 3,00 und 5,20 m. Nur 25% der Arten besiedeln Habitate mit einer Vegetation von über 8m Höhe. Die *Acrocephalinae*, die in der relativ niedrigen und dichten Vegetation vorkommen, zeigen zwei verschiedene Anpassungen an die Biotopakustik. Entweder zeigen sie eine Tendenz, über diese hinweg zu singen (s. Kapitel 4.1.1.3). So bekommen sie mehr Bedingungen einer offenen Landschaft (Slabbekoorn, 2004), die wenig strukturelle Hindernisse bietet, aber dafür einen starken reflektorisch wirkenden Untergrund, v.a. bei stehendem Wasser. Nach der AAH breiten sich kurze und frequenzmodulierte Elemente gut in offenen Landschaften aus. Dies würde erklären, warum Arten, die zwar in einer niedrigen, dichten Vegetation vorkommen, trotzdem Merkmale im Gesang haben, die eigentlich typisch für offene Landschaften sind. Sie umgehen die ungünstige Akustik durch eine Singwarte. Dies gilt v.a. für Arten, die starke Frequenzmodulationen in ihrem Gesang haben. Diese komplexen Elemente sind anfälliger für spektrale Degradierung.

Arten, die in der niedrigen Vegetation ohne Singwarte singen, machen sich, wie oben beschrieben die starke Echobildung durch kurze Elemente mit einer hohen Repetitionsrate auf gleicher Frequenzlage zunutze. Allerdings müssen diese Arten auf einen frequenz-modulierten Gesang verzichten. Der Gesang wird monotoner und geräuschhafter.

Acrocephalinae, die in höherer Vegetation vorkommen, singen mehr aus der Vegetation heraus, z.B. *H. icterina, H. olivetorum, A. sechellensis*. Sie können die strukturellen Veränderungen des Gesanges durch längere Elemente umgehen. Diese sind für Degradie-rung weniger anfällig als kurze Elemente. Nach Nemeth et al. (2006) kann sich auch im Wald der Widerhall auf die Ausbreitung des Gesanges günstig auswirken, ähnlich wie bei Musik in geschlossenen Räumen. Die Elemente müssen nur lang genug sein, damit sie sich über die Reflexion legen können. Zusätzlich begünstigen lange Elemente die zeitliche Summation des Gesangs. Dieser Prozess beschreibt die Summation oder die Integration des Gesanges über die Zeit, der durch lange Signale begünstigt wird, der aber abhängig von der Position des

Empfängers ist. Zeitliche Summation ist ein weit verbreitetes Phänomen im Vogelgesang und könnte so eine akzeptable Erklärung für den adaptiven Wert von langen Elementen in einer Kommunikation sein, die auf lange Distanzen angelegt ist [(Dooling 1979), (Dooling et al. 1985), (Klump 1996)]. A. *sechellensis* verstärkt diesen Effekt noch durch extrem engbandige Elemente. Diese kommen nach Slabbekoorn et al. (2002) v.a. bei tropischen Waldvögeln vor. Durch die fehlende Frequenzmodulation akkumulieren sich die einzelnen Elemente zu einem langen Signal.

4.1.3.2. Gesangstyp, Pausenlänge, Elementabstand

Der Untergrund (Feuchtigkeitsgrad) und die Vegetationshöhe beeinflussen unterschiedlich stark den Gesangstyp, die Pausenlänge und den Elementabstand. Auf den ersten Blick scheint der Untergrund einen bedeutenden Einfluss auf die Evolution des Gesanges der *Acrocephalinae* gehabt zu haben. Nach Wallschläger (1985) zeigen Arten in feuchten Habitaten die Tendenz, einen Überschuss an Information zu produzieren, oft verbunden mit einer erhöhte Redundanz von Elementen, um die Absorption durch die dichte Vegetation (schlechte Akustik des Wassers) zu umgehen. Diese Tendenz der Redundanz zeigt sich in den kontinuierlichen Gesängen, die durch wenige kurze Pausen unterbrochen werden, wie bei *A. baeticatus, A. scirpaceus, A. schoenobaenus, A. tangorum und A. agricola*. So kommt es, dass bevorzugt in feuchten Habitaten der kontinuierliche Gesangstyp mehr gezeigt wird als der strophige Gesang. Die Arten sind bemüht, den Gesang nicht allzu lange zu unterbrechen. Durch die Redundanz und Reihung von signalgleichen und v.a. frequenzgleichen Elementen, wird der Gesang der Rohrsänger oft monoton (Bsp. *A. scirpaceus; A. arundinaceus*). In trockenen und weniger dichten Habitat breiten sich dagegen rasche Frequenzmodulationen besser aus (Morton 1975). Der Gesang wirkt dadurch weicher und abwechslungsreicher (z. B. *A. dumetorum, H. languida*). Hier zeigt sich auch der Zusammenhang zwischen Elementlänge und Elementabstand. Kurze Elemente werden in feuchten Habitaten mit kurzen Elementabständen aneinander gereiht, während in trockenen Gebieten die Elemente als auch der Abstand länger werden. All dies dient dazu, um in den ungünstigen akustischen

Bedingungen durch den Widerhall des Wassers, einen Überschuss an Information zu produzieren.

Die Pausenlänge wird nur im Zusammenspiel von Vegetationshöhe und Untergrund beeinflusst. Die feuchteren Habitate sind meistens niedriger als die Busch- und Waldhabitate von *H. icterina*, *H. olivetorum* und *A. sechellensis*. Zwischen der Vegetationshöhe und dem Untergrund herrscht in meinen Daten allerdings eine schwache Korrelation (s. Tabelle 15, Seite 90). Aus physikalischen Gründen hat sich eine kurze Pausendauer in den feuchteren und niedrigeren Habitaten bewährt, während in den höheren und trockenen Habitaten sich eine längere Pausendauer entwickelt hat.

Wie meine Ergebnisse aber zeigen, ist die Variabilität gerade in drei Gesangsmerkmalen innerhalb eines Habitats und einer Untergrundart sehr hoch. In den feuchten Habitaten findet man den langen kontinuierlichen Gesang von *A. scirpaceus, A. avicenniae, A. agricola, A. tangorum, A. schoenobaenus* und *A. griseldis* genauso wie den extrem kurzen Strophengesang von *C. gracilirostris, A. gracilirostris* und *A. rufescens*. Auch in der Pausenlänge finden sich große Unterschiede innerhalb der feuchten Habitate. Lange Pausen zwischen den Gesängen machen *A. avicenniae* und *A. baeticatus*. Sehr kurze Abstände zeigen *A. australis, A. stentoreus, A. orientalis, A. griseldis und C. gracilirostris*. Eine ähnlich große Diskrepanz ist auch bei den Bewohnern der trockenen Habitate zu sehen.

Diese Diskrepanz in den Ergebnissen zeigt, dass die Anpassungen an die Ausbreitung des Gesanges in Abhängigkeit vom Untergrund nicht allzu stark sind. Der „konvergierende“ Einfluss des Untergrundes überdeckt nicht den der Phylogenie. Vermutlicher Grund dafür ist, dass auf den beiden Untergrundarten jeweils mehr nah verwandte Arten vorkommen, die sich dann durch die oben genannten Gründe an die Habitatbedingungen angepasst haben.

4.1.4. Körpergröße/Gewicht

Gemäß der AAH übt das Habitat einen starken Einfluss auf die Frequenzlage des Gesanges aus. Doch bei diesen Überlegungen wurden die energetischen und morphologischen Voraussetzungen des Singens vernachlässigt. Die Gesangshöhe wird von der Körpergröße als auch der gesamten Größe des Vokaltraktes beeinflusst [(Wallschläger 1980, 1985), (Podos 2001)]. Zusätzlich sind tiefere Töne energetisch gesehen teurer als höhere Frequenzen (Roberts et al., 1983). Diese morphologischen und energetischen Gründe können einen größeren Selektionsdruck auf die Frequenzlage des Gesanges ausüben als das Habitat (Boncoraglio & Saino, 2007). Genau dies zeigen auch meine Ergebnisse bei den *Acrocephalinae*. Die drei untersuchten Frequenzlagen und die Bandbreite des Gesanges sind zum einen von der Körpermasse (Gewicht) als auch von der Jahresperiodischen Organisation abhängig. Die Körpergröße verliert aber nach der phylogenetischen Korrektur ihren Einfluss auf die Tonlage des Gesanges.

Morphologische Merkmale, wie die Körpergröße, zeigen oft bei engverwandten Arten große Ähnlichkeiten. Morphologie ist also ein stark phylogenetisch konserviertes Merkmal. Anders dagegen bei verhaltensbiologischen ökologischen Merkmalen, die nur sehr wenig (1%) durch die Verwandtschaft der Arten erklärt werden. Hier ist das phylogenetische Signal eher schwach, da sie mehr durch die Einnischung der Art beeinflusst werden (Böhning-Gaese & Oberrath, 1999).

4.2. Gesamtdiskussion

Nach der Multiplen Regression sah es erst so aus, als ob der Gesang der *Acrocephalinae* durch viele verschiedenen Umweltfaktoren wie Jahresperiodik, Habitat und Körpergröße in seiner Evolution beeinflusst worden ist. Dies zeigen auch viele Einzelstudien über diese Vogelgruppe. Der Gesang hat an die speziellen Habitatbedingungen, an die unterschiedlichen Paarungssysteme (Catchpole, 1995) und die verschiedenen Körpergrößen (Bell, 2001) der *Acrocephalinae* konvergente Anpassungen erfahren. Doch unter Einbeziehung der

phylogenetischen Beziehungen der Arten zueinander wird deutlich, dass der Gesang fast ausschließlich durch die selektiven Zwänge von Verwandtschaft und Jahresperiodik bestimmt wird (s. Tabelle 16). Ein Großteil der Ähnlichkeiten im Gesang wird durch die phylogenetische Nähe der Arten bestimmt und nicht, wie erst angenommen, durch sämtliche Einflussfaktoren. Verwandtschaftsunabhängige Entwicklungen erfährt der Gesang nur durch das differenzierte Zugverhalten der *Acrocephalinae* und durch die Vegetationshöhe.

Gesangsmerkmal	**Vor der phylogenetischen Korrektur**	**Nach der phylogenetischen Korrektur**
Repertoiregröße	Aufenthaltsdauer	Aufenthaltsdauer
Frequenz	Aufenthaltsdauer; Gewicht	Aufenthaltsdauer
Elementlänge	Vegetationshöhe	Vegetationshöhe
Gesangslänge	Aufenthaltsdauer	Wird **nicht** signifikant
Imitation	Aufenthaltsdauer	Nicht berechnet
Elementabstand	Untergrund	Nicht berechnet
Singwarte	Aufenthaltsdauer	Nicht berechnet
Gesangstyp	Untergrund	Nicht berechnet
Pausendauer	Untergrund; Vegetationshöhe	Nicht berechnet
Tempo	Keine signifikante Beziehung	Nicht berechnet

Tabelle 16 Zusammenfassung der Ergebnisse der Gesangsevolution unter Einbeziehung sämtlicher Einflussgrößen

Allgemein ist bei Arten, die in den höheren nördlichen Breiten brüten, der Zeitrahmen der Brutsaison sehr komprimiert. Deshalb muss ein Weibchen die Qualität des Männchens und seines Revieres schnell einschätzen können. Der Gesang ist ein akustisches Ornament, das Zugang zu potentiellen Paarungspartnern ermöglicht. Deshalb verschiebt sich bei ziehenden Arten, die in den höheren nördlichen Breiten brüten der Schwerpunkt des Gesanges auf die intra- und intersexuelle Funktion und wird als Indikator zur männlichen Qualität. Bei den nicht-ziehenden *Acrocephalinae* in den (sub-)tropischen Gebieten und den ozeanischen Inseln dient der Gesang zur Erhaltung eines Territoriums auch außerhalb der Brutsaison (Stuchtburry & Morton, 2001), über dessen Güte dann das Weibchen das Männchen zur

Paarung auswählt. Der Gesang dient weiterhin dazu, um in den dauerhaften Partnerbeziehungen und den stabilen sozialen Netzwerken ganzjährig Kontakt zueinander aufrechtzuerhalten. Er vermittelt die Information, wo sich welcher Vogel im Abstand zu Reviergrenze und anderen Individuen befindet (ranging).

Gesangsmerkmal	Funktion des Gesangsmerkmales	Mechanismus	Entstanden durch
Repertoiregröße	Qualitätsindikator	Jahresperiodik und Phylogenie	Differenzierte Funktion des Gesanges zwischen Zug und Standvögeln: sexuelle Selektion
Gesangslänge	Qualitätsindikator	Phylogenie	
Imitation	Verlängerung des Repertoires Vermeidung von Hybridisierung	Jahresperiodik	Passive Anreicherung durch akustisches Umfeld; soziales Lernen
Singwarte	Qualitätsindikator	Jahresperiodik	Sexuelle Selektion; Partnerfindung
Frequenzlage	Transmission	Jahresperiodik; Phylogenie	Ausbreitungsbedingungen im Habitat
Elementlänge	Transmission: Akkumulation einzelner Elemente zu langen Signalen	Jahresperiodik; Vegetationshöhe; Phylogenie	Ausbreitungsbedingungen
Elementabstand	Transmission	Untergrund	Ausbreitungsbedingungen
Pausenlänge	Transmission	Untergrund/ Vegetationshöhe	Ausbreitungsbedingungen

Tabelle 17 Funktion der einzelnen Gesangsmerkmale und Beeinflussung durch die Evolutionsfaktoren

Wie in Tabelle 17 zu sehen, übernehmen unterschiedliche Gesangsmerkmale verschiedene Funktionen. In Abhängigkeit zu dieser Funktion werden sie von verschiedenen Selektionszwängen verschieden stark berührt. Die Qualität eines Männchens zeigt sich besonders durch die Singwarte und die Repertoiregröße. Da die Singwarte nicht in die

Phylogenetische Korrektur beinhaltet war, werde ich mich mehr auf die fundierten Beziehungen von Repertoiregröße zu Jahresperiodik, aber auch zu Phylogenie beschränken.

Dass die Repertoiregröße bei Zugvögeln ein entscheidendes Auswahlkriterium von Weibchen ist, zeigen viele Untersuchungen an verschiedenen *Acrocephalus*-Arten (s. Kapitel 4.1.1.1). Individuelle Varianz führt hier v.a. zu einer inter-sexuellen Selektion auf ein großes Repertoire, weniger stark aber auch durch intra-sexuelle Selektion. Warum zeigen jetzt Weibchen ziehender Arten eine Präferenz für ein großes Repertoire? Weibchen können ihre eigene biologische Fitness entweder durch einen erhöhten Aufwand bei der Jungenaufzucht optimieren oder durch die Wahl eines geeigneten Partners. Durch diese Wahl bekommen sie indirekte als auch direkte Vorteile für die Aufzuchtbedingungen als auch die Überlebensrate ihrer Jungen. Direkte Vorteile sind z.B. für ein Weibchen geringe Pathogen-Belastung des Männchens und hohes väterliches Engagement. Studien am Schilfrohrsänger von Buchanan et al. (1999) und Buchanan & Catchpole (2000) zeigen, dass diese männlichen Qualitäten durch die Repertoiregröße und Singaktivität ausgedrückt werden und so für ein Weibchen einschätzbar sind.

Indirekte Vorteile ergeben sich für das Weibchen über die genetische Ausstattung und dem daraus resultierenden Phänotyp. Die guten Gene des Vaters, die die Fitness (Überlebensrate) der Jungen erhöhen und somit die biologische Fitness des Weibchens ansteigen lassen, sind bedeutende indirekte Vorteile (Gute-Gene-Model) (Kappeler, 2006).

Bei Singvögeln wird die Qualität des Männchens über Repertoiregröße oder Gesangsrate abgeschätzt (Gil & Gahr, 2002). Dass diese guten Gene auch an Nachkommen weitergegeben werden und die Fitness erhöhen, zeigen die Untersuchungen von Hasselquist et al. (1996). Die Überlebensrate von jungen Drosselrohrsängern steigt mit der Repertoiregröße des Vaters an. Auch individuelle Stresserfahrungen während der Nestlingszeit, die sich nach der Hypothese von Nowicki et al. (2000) negativ in der Gehirnentwicklung niederschlagen, äußern sich in einer Verminderung des Gesangsrepertoires bei *A. arundinaceus*.

Nicht nur diese potentiellen Vorteile bestimmen die Wahl des Weibchens, sondern auch ihre z.T. angeborenen Paarungspräferenzen. Diese Präferenzfunktion beschreibt den Zusammenhang zwischen der Stärke des männlichen Reizes und der weiblichen Reaktion. Paarungspräferenzen sind, wenn sie evolutionär von Bedeutung sind, angeboren und werden an die Nachkommen vererbt (Kappeler, 2006). Die sensorischen und neurobiologischen Grundlagen einer Entscheidung sind vorgegeben (Bakker & Pomiankowski, 1995). Diese angeborenen Präferenzen existieren nach den Ausführungen von Kappeler (2006) auf zwei Ebenen. Zum einen durch die Arterkennung. Der Vogel hat eine Präferenz für Mitglieder der eigenen Art. Zum anderen trifft das Weibchen aber auch eine innerartliche Auswahl, indem es eine bestimmte Merkmalsausprägung von Männchen derselben Art bevorzugt. Eine existierende sensorische Empfindlichkeit des Weibchens beeinflusst ihre Entscheidung. So werden nach Ryan & Keddy-Hector (1992) Präferenz und Merkmal miteinander evolutionär gekoppelt, wenn Männchen mit intensiveren oder gar übertriebenen Ornamenten allein wegen des höheren Signalwertes ausgewählt werden; Männchen betreiben eine sensorische Ausbeute des Weibchens.

Meine Ergebnisse machen deutlich, dass der Gesang in seiner Evolution außer durch die Phylogenie v.a. durch die divergierenden Kräfte der inter- und intrasexuellen Selektion und durch das Habitat beeinflusst wird. Dieses Ergebnis deckt sich mit anderen Untersuchungen an andern Vogelgruppen, die alle eine unterschiedlich starke Beeinflussung von Phylogenie, sozialen und ökologischen Faktoren auf den Gesang fanden [(Wiley, 1991), (McCracken & Sheldon, 1997), (Van Buskirk, 1997), (Price & Lanyon, 2002)]. Bei den *Acrocephalinae* ist der Einfluss des Habitats durch die Vegetationshöhe auch in der phylogenetischen Korrektur haltbar. Mein relativ grober Datensatz misst natürlich nicht all die feinen ökologischen Komponenten wie Luftfeuchtigkeit, Temperatur-, und Windgradienten und Geräusche durch Insekten und Gesang der anderen lokalen Arten, die sicherlich die Ausbreitung des Gesanges beeinflussen. Diese sich vermischenden Geräusche machen es schwierig, das Signal zu entdecken und zu entschlüsseln [(Brenowitz, 1982), (Wiley & Richards, 1982), (Ryan &

Brenowitz, 1985), (Waser & Brown, 1986)]. Diese Anpassungen des Gesanges einiger *Acrocephalinae* an ihr Habitat wird durch Arbeiten wie Jilka & Leisler (1974) und Heuwinkel (1982) und (1990) bereits beschrieben. Allerdings wurde hier nie der Einfluss der Phylogenie berücksichtigt. Einflüsse durch Wasser (feuchter Untergrund) und der Nebengeräusche des Schilfes überlagern also nur die Entwicklung des Gesanges infolge der Phylogenie. Nur durch die Vegetationshöhe entwickeln die *Acrocephalinae* eine konvergente Entwicklung in der Elementlänge, um durch Akkumulation der Elemente die Ausbreitung ihres Gesanges zu optimieren.

Der Gesang ist eine sehr komplexe Verhaltensweise. Die phänotypische Ausprägung des Gesanges wird integriert in einem Set von Merkmalen, die voneinander abhängen. Die Möglichkeit, dass einige Gesangsmerkmale auf die Selektion durch das Habitat oder die sexuelle Selektion reagieren, während andere Merkmale mehr phylogenetisch konserviert sind, zeigt den Grad der Unabhängigkeit der Gesangsmerkmale. Diese bedingen sich funktionell und erklären somit die Fähigkeit, auf Selektion zu antworten (Van Buskirk, 1997).

5. Anhang

Spezies	Körpergewicht in g
baeticatus	9,80
avicenniae	8,00
scirpaceus	11,60
palustris	12,30
dumetorum	11,40
bistrigiceps	9,10
schoenobaenus	11,40
paludicola	11,60
melanopogon	11,40
agricola	9,70
concinens	8,30
tangorum	8,10
arundinaceus	31,00
australis	20,50
stentoreus	27,00
orientalis	25,20
brevipennis	15,70
rufescens	23,00
gracilirostris	16,80
sechellensis	16,10
newtoni	16,90
griseldis	16,80
aedon	26,30
icterina	13,40
polyglotta	11,40
languida	12,00
olivetorum	17,80
rama	9,20
caligata	9,00
opaca	11,40
elaeica	10,90
C. gracilirostris	10,80
natalensis	11,70

Tabelle 18 Körpergewicht der *Acrocephalinae* aus John & Dunning (1992)

Röhricht / Mangroven	Hochstauden, Gebüsch, Gras	Buschland (scrub)	Gebüsch mit dichtem Unterwuchs	Wald (-rand)
baeticatus	*palustris*	brevipennis	*dumetorum*	*sechellensis*
avicenniae	*bistrigiceps*	polyglotta	*aedon*	*icterina*
scirpaceus	*schoenobaenus*	languida	*opaca*	*olivetorum*
melanopogon	*paludicola*	rama	*elaeica*	
agricola	*concinens*		*natalensis*	
A. tangorum	*caligata*			
arundinaceus				
australis				
stentoreus				
orientalis				
rufescens				
gracilirostris				
newtoni				
griseldis				
C. gracilirostris				

Tabelle 19 Einteilung der Arten im jeweiligen Habitattyp

Trockener Boden	Nasser Boden
palustris	*baeticatus*
dumetorum	*avicenniae*
bistrigiceps	*scirpaceus*
concinens	*schoenobaenus*
brevipennis	*paludicola*
sechellensis	*melanopogon*
aedon	*agricola*
icterina	*tangorum*
polyglotta	*arundinaceus*

Trockener Boden	Nasser Boden
languida	*australis*
olivetorum	*stentoreus*
rama	*orientalis*
caligata	*rufescens*
opaca	*gracilirostris*
elaeica	*newtoni*
natalensis	*griseldis*
	C. gracilirostris

Tabelle 20 Einteilung der Arten nach dem Untergrund

Bild 1 Habitattyp Röhricht

Bild 3 Habitattyp Buschland

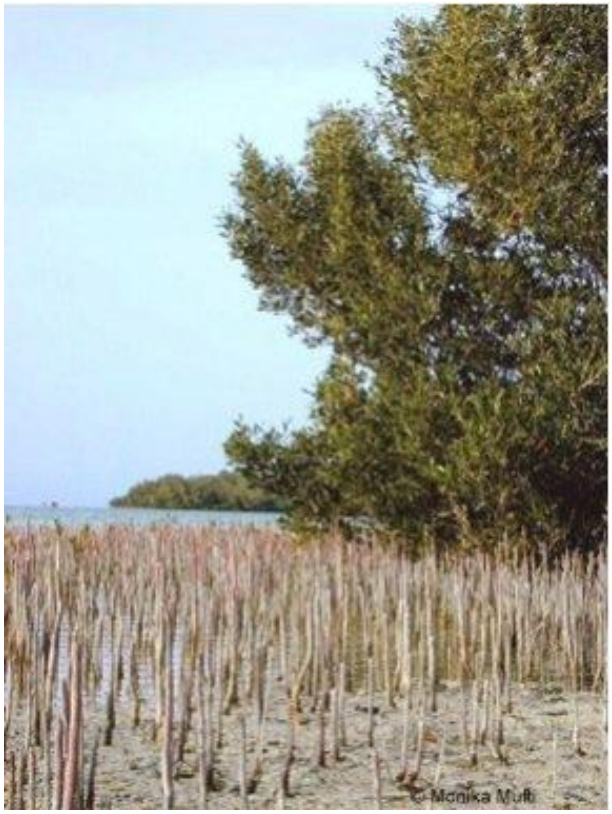

Bild 2 Habitattyp Mangroven

Bild 4 Habitattyp mediterraner Wald

Aufenthaltsdauer im Brutgebiet (Monate)		
Standvögel	**Kurzstreckenzieher**	**Langstreckenzieher**
avicenniae (10)	*baeticatus* (9)	*scirpaceus* (3.5)
brevipennis (12)	*melanopogon* (7)	*palustris* (2,5)
rufescens (12)	*australis* (6)	*dumetorum* (3)
gracilirostris (12)		*bistrigiceps* (3)
sechellensis (12)		*schoenobaenus* (3,5)
newtoni (12)		*paludicola* (3,5)
C. gracilirostris (12)		*agricola* (3,5)
natalensis (12)		*concinens* (3)
		tangorum (3)
		arundinaceus (3,5)
		stentoreus (4)
		orientalis (3,5)
		griseldis (4,5)
		aedon (3)
		icterina (3)
		polyglotta (3)
		languida (4,5)
		olivetorum (3)
		rama (3,5)
		caligata (3)
		opaca (3,5)
		elaeica (4)

Tabelle 21 Einteilung der Arten nach dem Zugverhalten und der Aufenthaltsdauer im Brutgebiet im Monaten in Klammern

Spezies	Dauer der Brutperiode
baeticatus	90
avicenniae	90
scirpaceus	80
palustris	45
dumetorum	60
bistrigiceps	80
schoenobaenus	75
paludicola	90
melanopogon	110
agricola	80
conicens	60
tangorum	60
arundinaceus	70
australis	110
stentoreus	90
orientalis	70
brevipennis	110
rufescens	120
gracilirostris	120
sechellensis	120
newtoni	120
griseldis	90
aedon	70
icterina	50
polyglotta	50
languida	75
olivetorum	45
rama	55
caligata	45
opaca	60
elaeica	74
C. gracilirostris	110
natalensis	116

Tabelle 22 Dauer der Brutperiode bei den *Acrocephalinae*

Anteil des Vaters an der Aufzucht			
Monogamie mit Helfersystem	**Monogamie**	**Polygynie**	**Promiskuität**
sechellensis (2)	*avicenniae* (4)	*bistrigiceps* (2)	*paludicola* (1)
baeticatus (4)	*scirpaceus* (4)	*schoenobaenus* (2)	
melanopogon (4)	*palustris* (4)	*arundinaceus* (2)	
	dumetorum (4)	*australis* (2)	
	agricola (3)	*stentoreus* (2)	
	concinens (3)	*orientalis* (2)	
	tangorum (4)		
	brevipennis (4)		
	rufescens (4)		
	gracilirostris (4)		
	newtoni (4)		
	griseldis (3)		
	aedon (4)		
	icterina (3)		
	polyglotta (3)		
	languida (4)		
	olivetorum (4)		
	rama (4)		
	caligata (4)		
	opaca (4)		
	elaeica (4)		
	C. gracilirostris (4)		
	natalensis (3)		

Tabelle 23 Einteilung der *Acrocephalinae* nach dem Paarungssystem und in Klammern der Anteil des Vaters an der Aufzucht

Keine Imitation	Wenig Imitation	Viel Imitation
paludicola	*baeticatus*	*palustris*
melanopogon	*avicenniae*	*dumetorum*
arundinaceus	*scirpaceus*	*bistrigiceps*
australis	*schoenobaenus*	*agricola*
orientalis	*concinens*	*tangorum*
brevipennis	*stentoreus*	*icterina*
rufescens	*aedon*	
gracilirostris	*polyglotta*	
sechellensis		
newtoni		
griseldis		
languida		
olivetorum		
rama		
caligata		
opaca		
natalensis		
elaeica		
C. gracilirostris		

Tabelle 24: Einteilung der Arten nach ihrem Imitationsanteil

Arten, die			
über		**Aus**	
der Vegetation singen.			
palustris	*australis*	*baeticatus*	*newtoni*
dumetorum	*stentoreus*	*avicenniae*	*Griseldis*
bistrigiceps	*orientalis*	*scirpaceus*	*Aedon*
schoenobaenus	*polyglotta*	*brevipennis*	*interina*
paludicola	*languida*	*rufescens*	*olivetorum*
melanopogon	*rama*	*gracilirostris*	*C. gracilirostris*
agricola	*caligata*	*sechellensis*	*natalensis*
concinens	*opaca*		
tangorum	*elaeica*		
arundinaceus			

Tabelle 25 Einteilung der *Acrocephalinae* nach ihrem Singverhalten

Spezies	Gesangs-Typ	Elementlänge	Element-abstand	Minimale Frequenz	Mittlere Frequenz	Maximale Frequenz	Bandbreite	Tempo	Repertoire	Pausen dauer	Strophendauer
baeticatus	2	0,088	0,141	2518	3872	5374	3788	5,19	153,50	6,84	20,90
avicenniae	2	0,098	0,215	2516	3484	4604	2108	3,44	216,00	7,55	12,13
scirpaceus	2	0,081	0,111	1942	3416	5149	3266	5,60	164,00	4,56	34,06
palustris	2	0,081	0,114	2607	3995	5962	3391	5,20	181,20	3,21	16,12
dumetorum	2	0,132	0,157	3281	4401	5466	2199	3,56	60,00	2,36	29,85
bistrigiceps	1	0,078	0,091	2605	4367	6082	3830	5,84	104,17	4,48	6,50
schoenobaenus	2	0,080	0,084	2978	4411	6226	3386	9,27	67,66	4,76	27,18
paludicola	1	0,090	0,093	2054	3594	4768	2731	6,23	23,80	6,38	5,52
melanopogon	1	0,090	0,071	2244	3338	4640	2504	6,06	212,50	3,22	12,25
agricola	2	0,104	0,090	2495	3848	5554	3060	4,55	208,00	3,52	21,35
conicens	1	0,085	0,080	2827	3727	5251	2531	5,97	213,00	9,84	7,59
tangorum	2	0,101	0,083	2921	4792	5461	3493	5,23	248,00	2,73	13,71
arundinaceus	1	0,114	0,111	2701	2937	4011	1370	5,10	71,40	4,84	5,07
australis	1	0,084	0,110	1901	3111	3861	1956	4,38	92,50	2,38	4,10
stentoreus	1	0,109	0,146	2456	3541	3725	1230	4,74	81,95	3,61	4,58
orientalis	1	0,074	0,206	2215	2194	4772	2582	3,86	60,97	3,61	4,58
brevipennis	1	0,078	0,085	1292	2657	2821	1548	5,17	10,50	9,62	4,88
rufescens	1	0,094	0,159	1275	2236	2636	1510	3,78	30,60	4,84	3,33
gracilirostris	1	0,078	0,095	1503	2297	3188	1712	6,66	74,80	4,66	2,07
sechellensis	1	0,117	0,112	1987	2122	2902	918	3,94	32,00	3,35	3,94
newtoni	1	0,093	0,153	1970	2837	4037	2155	5,07	26,75	4,27	3,35
griseldis	2	0,120	0,265	1150	3024	3258	2111	2,52	203,25	2,50	18,66
aedon	2	0,095	0,100	1582	3751	4793	3373	5,40	157,80	2,48	19,90
icterina	1	0,137	0,093	2368	3935	5405	3070	4,49	181,20	2,64	6,76
polyglotta	1	0,084	0,043	2488	3998	5510	3040	7,28	179,67	9,28	5,95
languida	1	0,090	0,075	2222	3101	4351	2231	5,68	72,67	10,50	9,08
olivetorum	1	0,083	0,131	1315	3432	4240	2438	3,81	98,67	2,28	9,08
rama	1	0,075	0,054	1998	3523	5417	3748	6,18	193,00	8,41	5,70
caligata	1	0,095	0,039	2393	3205	4148	1753	6,81	146,67	6,88	4,79
opaca	1	0,109	0,080	3010	3976	5519	2508	5,64	292,00	6,46	8,85
elaeica	1	0,082	0,075	2313	3855	5685	3372	6,94	63,80	3,54	6,17
C. gracilirostris	1	0,067	0,041	1207	1860	2740	1533	7,56	16,00	2,95	0,89
natalensis	1	0,080	0,081	1888	2487	3191	1299	5,37	7,00	5,00	1,58

Tabelle 26 Gesangsdaten

Spezies	Aufnahmenummer	Herkunftsort	Quelle
baeticatus	48034 48033 47705 49808	Süd Afrika Süd Afrika Süd Afrika Süd Afrika	British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library
avicenniae	1		MPI Radolfzell
scirpaceus	1 2 3 4 5	Mindelsee Mindelsee Mindelsee Fränkisches Weihergebiet Fränkisches Weihergebiet	Bärbel Fiedler Bärbel Fiedler Bärbel Fiedler Bärbel Fiedler Bärbel Fiedler
palustris	1 2 3 4 5	Fränkisches Weihergebiet Mindelsee Fränkisches Weihergebiet	Bärbel Fiedler Bärbel Fiedler Bärbel Fiedler Bärbel Fiedler Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)
dumetorum	1 2 3 4 6	Finnland Finnland Finnland Finnland Finnland	MPI Radolfzell MPI Radolfzell MPI Radolfzell MPI Radolfzell MPI Radolfzell
bistrigiceps	65555 65554 65553 51133 51130	China China China China China	British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library
schoenobaenus	5 4 6 1 3	Fränkisches Weihergebiet Fränkisches Weihergebiet	Bärbel Fiedler Bärbel Fiedler Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze) MPI Radolfzell MPI Radolfzell
paludicola	1 2 3 4 5	Polen Polen Ungarn Ungarn Ungarn	MPI Radolfzell MPI Radolfzell MPI Radolfzell MPI Radolfzell MPI Radolfzell

Spezies	Aufnahmenummer	Herkunftsort	Quelle
melanopogon	4		Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)
	76	Frankreich	Bird Song of Israel
	2	Österreich	MPI Radolfzell
	3	Österreich	MPI Radolfzell
agricola	62309	Pakistan	British Sound Library
	18987	Kasachstan	British Sound Library
	09980	South Tuva	British Sound Library
	26759	(Russland)	British Sound Library
	2	Kasachstan	Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)
concinens	65558	China	British Sound Library
	45981		Library of Natural Sound at the Cornell Library of Ornithology
	2		Library of Natural Sound at the Cornell Library of Ornithology
	51120	China	British Sound Library
tangorum	1	Mongolei	Per Alström
arundinaceus	1-5	Fränkisches Weihergebiet	MPI Radolfzell
australis	06475	Victoria	British Sound Library
	06497	(Australien)	British Sound Library
stentoreus	77	Israel	Bird Song of Israel
	2	Kabul	MPI Radolfzell
orientalis	45979	China	British Sound Library
	51140	China	British Sound Library
	51139	China	British Sound Library
brevipennis	16334	Kap Verden	British Sound Library
	16335	Kap Verden	British Sound Library
	3		Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)
rufescens	10090		British Sound Library
	37572		British Sound Library
	2451		British Sound Library
	2453		British Sound Library
	2454		British Sound Library
gracilirostris	27682	Kenia	British Sound Library
	17341	Zambia	British Sound Library
	03645	Kenia	British Sound Library
	41113		British Sound Library
	13951		British Sound Library

Spezies	Aufnahmenummer	Herkunftsort	Quelle
sechellensis	48951 48954 48953 48956 48955	Seychellen Seychellen Seychellen Seychellen Seychellen	British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library
newtoni	66406 20027 36124 95787	Madagascar Madagascar Madagascar Madagascar	British Sound Library British Sound Library British Sound Library Library of Natural Sound at the Cornell Library of Ornithology
griseldis	1 2 41155	Kenia Kenia Kenia	MPI Radolfzell MPI Radolfzell British Sound Library
aedon	67476 65561 26731 68 67473	China China Russland China	British Sound Library British Sound Library British Sound Library Soviet Bird Song British Sound Library
icterina	47555 39103 39103 05197 17383 34795	Schweden Frankreich England Sambia	British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library
polyglotta	47562 20088 16850 02101 16372	Paris Spanien Lot Valley (Frankreich) Vermoux (Frankreich)	British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library British Sound Library
languida	41163 35451 80	Kenia Türkei	British Sound Library British Sound Library Bird Song of Israel
olivetorum	35432 16249 25673 5		British Sound Library British Sound Library British Sound Library Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)

Spezies	Aufnahmenummer	Herkunftsort	Quelle
rama	1		Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)
	02900	Iran	British Sound Library
	26767	Russland	British Sound Library
	41903	Indien (Wintergesang)	British Sound Library
	65812	Indien (Wintergesang)	British Sound Library
caligata	26757	Russland	British Sound Library
	1		Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)
opaca	1		Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)
	39110	Spanien	British Sound Library
	39109	Spanien	British Sound Library
natalensis	14340		British Sound Library
	14341		British Sound Library
	3		Library of Natural Sound at the Cornell Library of Ornithology
elaeica	15963	Zypern	British Sound Library
	2		Vogelstimmen Europas (CD Andreas Schulze)
	19577	Zypern	British Sound Library
	39111	Türkei	British Sound Library
C. gracilirostris	1	Zambia	Bob Stjernstedt
	2	Uganda	Mclean
	3	Kenia	Mclean

Tabelle 27 Herkunft der Gesänge

6. Literaturverzeichnis

Alström, P., Olsson, U., & Round, P. (1994). Bestimmung der kleinen fernöstlichen Rohrsänger Acrocephalus. Limicola 8, 121-131.

Arnold, S. (1992). Constrains on phenotypic evolution. American Naturalist 140, 85-107.

Badyaev, A., & Leaf, E. (1997). Habitat association of song characteristics on Phylloscopus and Hippolais warbler. Auk 114, 40-46.

Baker, K. (1997). Warblers of Europe, Asia and North Africa. London: A&C Black (Christoph Helm publisher).

Bakker, T., & Pomiankowski, A. (1995). The genetic basis of female mate preferences. Journal of Evolutionary Biology 8, 129-171.

Baptista, L., & Kroodsma, D. (2001). Foreword, Avian Bioacoustic. In J. Del Hoyo, A. Elliott, & J. Sarsatal, Handbook of the birds of the world, Vol. 6. Mousebirds to Hornbills (S. 11-52). Barcelona: Lynx Edition.

Bateson, P. (1973). Internal influences in early learning in birds. In R. Hinde, & J. Stevenson-Hinde (Eds.), Constraints on learning, Limitations and predispositions (S. 101-116). London, New York: Academic Press.

Baylis, J. (1982). Avian vocal mimikry: its function and evolution. In D. Kroodsma, & E. Miller, Acoustic communication in birds (S. 51-81). New York: Academic Press.

Beecher, M. (1996). Birdsong learning in the labratory and the field. In D. Kroodsma, & E. Miller, Ecology and Evolution of Acoustic (S. 61-78). Ithaca, N.Y.: Cornell University Press.

Bell, B. (2001). Endemic island Acrocephalus warbler of the Pacific- how do they differ in morphology and song from their continetal counterparts, and why? Intern. Biota Conference. Wellington.

Bell, B., & Borowiec, M. L. (2004). Short records of marsh warbler (Acrocephalus palustris) song provide indices that correlate with nesting success. Journal of Ornithology 145, 8-15.

Bensch, S., & Hasselquist, D. (1992). Evidence for female choice in a polygynous warbler. Animal Behaviour 44, 301-311.

Bergmann, H., & Helb, H. (1996). Stimmen der Vögel Europas. BLV Buchverlag GmbH & Co.

Blakers, H., Davis, S., & Reily, P. (1984). The atlas of australian birds. Melbourne: University Press.

Blomberg, S., & Garland, T. j. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaption and compararative methods. Journal of Evolutionary Biology 15, 899-910.

Blomberg, S., Garland, T., & Ives, A. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioural traits are more labile. Evolution 57, 717-745.

Bochenski, Z., & Kusnierczyk, P. (2003). Nesting of the Acrocephalus warbler. Acta zoologicea cracoviensia 46, 98-176.

Böhner, J. (1990). Early acquisition of song in the zebra finch (Taeniopygia guttata). Animal Behaviour 39, 369-374.

Böhning-Gaese, K., & Oberrath, R. (1999). Phylogenetic effects in morphological, life history, behavioural and ecoloical traits of birds. Evolutionary Ecology Research 1, 347-364.

Bolhuis, J. (1991). Mechanisms of avian imprinting - a review. Biological Reviews 66, 303-345.

Boncoraglio, G., & Saino, N. (2007). Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. Functional Ecology 21, 134-142.

Brackenbury, J. H. (1978). A comparison of the origin and temporal arrangement of pulsed sounds in the songs of Grasshopper and Sedge warbler, Locustella naevia and Acrocephalus schoenobaenus. Journal of Zoology 184, 187-206.

Brenowitz, E. (1982). The active space of red-winged blackbird song. Journal of Comparative Physiology A: 147, 511-522.

Brown, T., & Handford, P. (1996). Acoustical signal amplitude patterns: a computer simulation investigation of the acoustic adaption hypothesis. Condor 98, 608-623.

Brown, T., & Handford, P. (2000). Sound design for vocalisations: quality in the woods, consistency in the fields. Condor 102, 81-92.

Buchanan, K. C. (February 1999). Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. Animal Behaviour 57, 307-314.

Buchanan, K., & Catchpole, C. (2000). Song as an indicator of male parent effort in the sedge warbler. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 267, 321-326.

Buchanan, K., Spencer, K., Goldsmith, A., & Catchpole, C. (2003). Song as an honest signal of past developmental stress in European starling (Sturnus vulgaris). Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 270, 1149-1156.

Catchpole, C. (1973). The function of advertising song in the sedge warbler (Acrocephalus schoenobaenus) and reed warbler (Acrocephalus scirpaceus). Behaviour 59, 300-320.

Catchpole, C. (1980). Sexual selection and the evolution of complex songs among European warbler genus Acrocephalus. Behaviour 74, 149-166.

Catchpole, C. (1982). The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behaviour. In D. Kroodsma, & E. Miller, Acoustic communication in birds (S. 297-319). London, UK: Academic Press.

Catchpole, C. (1986). Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler Acrocephalus arundinaceus. Behavioral Ecology and Sociobiology 19, 439-445.

Catchpole, C. (1995). Mating systems in Acrocephalus warblers. Japanese Journal of Ornithology 44, 195-207.

Catchpole, C., & Komdeur, J. (1993). The song of seychellens warbler Acrocephalus sechellensis, an island enedemic. Ibis 135 , 190-195.

Catchpole, C., & Leisler, B. D. (1986). Sexual differences in the response of capative great reed warbler (Acrocephalus arundinaceus) to variation in song structure and size. Ethology 73, 69-77.

Catchpole, C., & Leisler, B. (1996). Female aquatic warbler (A. paludicola) are attracted by playback of larger and more complicated songs. Behaviour 133, 1153-1164.

Catchpole, C., & Slater, P. (2008). Bird Song, Biological Themes and Variations. Cambridge: Cambridge University Press.

Chaiken, M. B. (1993). Song aquisition in European starlings, Sturnus vulgaris: a comparison of the song of live-tutored, tape-tutored and wild-caught males. Animal Behaviour 46 , 1079-1090.

Chappius, C. (1971). Un exemple de l'influence du milieu sur les emissions vocales des oiseaux: l'evolution des chants en foret equitoriale. Terre et Vie 25 , 183-202.

Cody, M. (1969). Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition. Condor 71, 222-239.

Cody, M. (1978). Habitat selection and interspecific territoriality among Sylviid warbler of England and Sweden. Ecological Monographs 48, 351-396.

Collins, S. (2004). Vocal fighting and flirting: the function of birdsong. In P. Marler, & H. Slabbekoorn, Nature´s music (S. 39-78). San Diego: Elsevier Academic Press.

Collins, S., & de Kort, S. P.-T. (2009). Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 276, 585-590.

Cramp, S. (1991). Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of Western Paleartic, Vol VI. Warblers. Oxford: University Press.

Darwin, C. (1871). The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. London: Murray.

Del Hoyo, J., Elliot, & Christie, A. (2006). Handbook of the Birds of the World Flycatchers to old Word Warblers, vol 11. Barcelona: Lynx Edicions.

Dooling, R.J. (1979). Temporal summation of pure tones in birds. Journal of the Acoustic Society of America 65, 1058 – 1060.

Dooling. R.J. & Searcy M.H. (1985). Temporal integration of acoustic signals by the Budgerigar (Melopsittacus undulatus). Journal of the Acoustic Society of America 77, 1917 – 1920

Dowsett-Lemaire, F. (1978). Annual turnover in a belgian population of Marsh Warbler. Gerfaut 68 , 519-532.

Dowsett-Lemaire, F. (1979a). The sexual bond in the marsh warbler. Gerfault 69 , 3-12.

Dowsett-Lemaire, F. (1979 b). The imitative range of the song of the Marsh Warbler, with special reference to imitations of African birds. Ibis 121 , 453-468.

Dowsett-Lemaire, F. (1981). The transition period from juvenile to adult song in the European Marsh Warbler. Ostrich 52 , 253-255.

Dowsett-Lemaire, F. (1994). The song of the Seychellen Warbler Acrocephalus sechellensis and its African relatives. Ibis 136 , 489-491.

Edwards, S., & Naeem, S. (1993). The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. American Naturalist 141 , 754-789.

Eens, M., & Pinxten, R. V. (1991). Male song as a cue for mate choice in the European Starling Sturnus vulgaris. Behaviour 116 , 210-238.

Eens, M., & Pinxten, R. V. (1992). No overlap in song repertoires size between yearling and older starlings Sturnus vulgaris. Ibis 134 , 72-76.

Fergin, S., Haase, M., Olsson, U., & Alström, P. (2009). Multi-locus phylogeny of the family Acrocephalidae (Aves: Passeriformes) – The traditional taxonomy overthrown. Molecular Phylogenetics and Evolution 52, 866-878.

Feßl, B., & Hoi, H. (1996). The significance of two part song in the moustached warbler (Acrocephalus melanopogon). Ethology Ecology & Evolution 8, 265-278.

Feßl, B., & Hoi, H. (1999). Song complexity and song structure in the Moustached Warbler. Journal of Avian Biology 31, 144-150.

Fisher, R. (1930). The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon.

Garamzegi, L., Eens, M., Pavlova, D. Z., Aviles, J., & Møller, A. (2007). A comparative study of the function of heterospecific vocal mimicry in European passerines. Behavioral Ecology 18, 1001-1009.

Garcia, J., & Garcia y Roberston, R. (1985). Evolution of learning mechanisms. In Hammonds B.L.(ED), Psychology and learning, The master lecture series vol 4 (S. 191-243). Washington: American Psychological Assosiation.

Gaunt, A. (1987). Phonation. In T. Seller, Bird respiration (S. 71-94). Bota Raton, FL: CRC Press.

Gil, D., & Gahr, M. (March 2002). The honesty of bird song: multiple constrains for multiple traits. Trends in Ecology & Evolution 17, 133-141.

Glutz von Blotzheim, U & Bauer, K. M. (1991). Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 12/1. Wiesbaden: AULA-Verlag.

Grant, B., & Grant, P. (1996). Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darnwin' s finches. Evolution 50, 2471-2487.

Gray, D., & Haglin, J. (1998). Song repertoires and sensory exploration: reconsidering the case of the Common Grackle. Animal Behaviour 52, 795-800.

Greenlaw, J. S. (1998). Call mimikry by eastern towhees and its significance in relation to auditory learning. Wilson Bull 110, 431-434.

Haldane, J. (1946). The interaction of natural and nurture. Annals of Eugenic 13, 197-205.

Hammao, S., & Eda-Fujiwara, H. (2004). Vocal mimikry by Black-browned reed warbler Acrocephalus bistrigiceps: objective identification of mimetic sounds. Ibis 146, 61-68.

Hartshone, C. (1973). Born to sing: an interpretation and world survey of bird song Bloomington (IN). Indiana University Press.

Harvey, P., & Pagel, M. (1991). The Comparative Methods in Evolutionary Biology. Oxford: Oxford University Press.

Hasselquist, D., & Bensch, S. (1996). Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the Great Reed Warbler. Nature 381, 229-231.

Hazevoet, C. J. (1995). The Birds of the Cape Verde Islands. British Ornithologist Union.

Helbig, A., & Seibold, I. (March 1999). Molecular phylogeny of paleartic-african Acrocephalus und Hippolais warbler. Molecular Phylogenetics and Evolution 11, 246-260.

Hentschel, E. & Wagner, G.H. (1996). Zoologisches Wörterbuch. Jena: Gustav Fischer.

Heuwinkel, H. (1982). Schalldruckpegel und Frequenzspektrum der Gesänge von Acrocephalus arundinaceus, A. scirpaceus, A.schoenobaenus und A. palustris und ihre Beziehung zur Biotopakustik. Ökologie der Vögel 4, 85-174.

Heuwinkel, H. (1990). The effect of vegetation in the transmission of songs of selected European Passeriformes. Acta Biologica Benrodis 2, 133-150.

Hindemarsch, A. (1986). The functional significance of vocal mimikry in song. Behaviour 99, 87-100.

Houx, B., & Ten Cate, C. (1999). song learning from playback in zebra finches: is there an effect of operant contingency? Animal Behaviour 57, 837-845.

Hultsch, H., & Todt, D. (2004). Learning to sing. In P. Marler, & H. Slabbekoorn, Nature's music, the sience of birdsong (S. 80-107). Elsevier Academic Press.

Immelmann, K. (1986). Wörterbuch der Verhaltensforschung. Berlin, Hamburg: Paul Parey.

Irwin, D. (2000). Song variation in an avian ring species. Evolution 54, 998-1010.

Irwin, R. (1988). The evolutionary importance of behavioural development: the ontogeny and phylogeny of bird song. Animal Behaviour 36, 814-824.

Jilka, A., & Leisler, B. (1974). Die Einpassung dreier Rohrsängerarten Acrocephalus schoenobaenus, A. scripaceus, A. arundinaceus in ihre Lebensräume in Bezug auf das Frequenzspektrum ihrer Reviergesänge. Journal für Ornithologie 115, 192-212.

Johansson, U., Fjeldsa, J., & Bowie, R. (2008). Phylogenetic relationships within Passerida (Aves: Passeriformes): a review and a new molecular phylogeny based on three nuclear intron markers. Molecular Phylogenetics and Evolution 48, 858-876.

John, B., & Dunning, J. (1992). CRC Handbook of Avian Body Mass. CRC Pr Inc.

Kagawa, T. (1989). Interspecific relationship between sympatric warblers (Great Reed Warbler A. arundinaceus and Schrenk´s Reed Warbler A. bistrigiceps). Japanese Journal of Ornithology 37, 129-144.

Kappeler, P. (2006). Verhaltensbiologie. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

Kirkpatrick, M., & Ryan, M. (1991). The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. Nature 350, 33-38.

Klump, G.M. (1996). Bird communication in a noisy world. In Kroodsma D.E. & Miller E.H., Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds (S. 321 – 338). Ithaca, N.Y.: Cornell University Press.

Komdeur, J. (1992). Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychellen Warbler. Nature 358, 493-495.

Komdeur, J. (1996). Seasonal timing of reproduction in atropical bird, the Seychelllen warbler: A field experiment using translocation. Journal of Biological Rhythms 11, 333-346.

Komdeur, J. (2003). Adaption and maleadaption to island living in the Seychellen Warbler. Ornithological Science 2, 79-88.

Komdeur, J., & Braat C., Castle G., Glastra M., Mileto R., Ovaa A. (Progressive Report V April- June 1989). A transfer of seychellen brush warblers Acrocephalus seychellesis from Cousin Island to Aride Island. International council for bird preservation, 1-5

Komdeur, J., Bullock, I., & Laboudallon, V. (1988). A transfer of Seychellen Warbler Acrocephalus sechellensis form Cousin Island to Aride Island. ICBP-Report 1-7.

Komdeur, J., Eising, C., Buys, J. R., & R. D. (7 2001). Islands in a desert: breeding ecology of the African Reed Warbler Acrocephalus baeticatus in Namibia. Ibis 3, 482-793.

Konishi, M. (1985). Birdsong: from behaviour to neuron. Annual Review of Neuroscience 8, 125-170.

Krebs, J., & Ashcroft, R. W. (1978). Song repertoires and terrritory defence in the great tit. Nature 271, 539-542.

Kroodsma, D., & Miller, E. (1996). Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Ithaca, N.Y. : Cornell University Press.

Kroodsma, D., Liu, W.-C., Goodwin, E., & Bedell, P. (1999 a). The ecology of song improvisation illustrated by North American Sedge Wens. Auk 116, 373-386.

Kroodsma, D., Snadez, J., Stemple, D., Goodwin, E., Da Silva, M., & Vielliard, J. (1999 b). Sedentary life style of Neotropical Sedge Wrens promotes song imitation. Animal Behaviour 57, 855-863.

Langrand, O. (1990). Guide of Birds of Madagascar. New Haven: Yale University Press.

Leisler, B. (1981). Ökologische Einnischung der Rohrsänger. Die Vogelwarte 31, 45-74.

Leisler, B. (1988). Intra- und interspezifische Aggression bei Schilf- und Seggenrohrsänger (Acrocephalus schonenobaenus; A. paludicola): Ein Fall von akustischer Verwechslung? Die Vogelwarte 34, 281-290.

Leisler, B., Beier, J., Heine, G., & Siebenrock, K. (1995). Age and other factors influencing mating status in German Great Reed Warbler (Acrocephalus arundinaceus). Japanese Journal of Ornithology 44, 169-180.

Leisler, B., Heidrich, P., Schulze-Hagen, K., & Wink, M. (1997). Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus Acrocephalus) based on mtDNA sequences and morphology. Journal für Ornithologie 138, 469 - 496.

Leisler, B., Winkler, H., & Wink, M. (2002). Evolution of breeding systems in Acrocephalus warbler. Auk 119, 379-390.

Leitner, S., Nicholson, J., Leisler, B., & DeVoogd, T. C. (2002). Song and the song control pathway in the brain can develop independently of exposure to song in the sedge warbler. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 269, 2519-2524.

Lemaire, F. (1974). Le chant de la Rousserolle verderolle: etendue du repertoire imitatif, construction rythmique et musicalite. Gerfaut 64, 3-28.

Lemaire, F. (1977). Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the reed and marsh warbler (Acrocephalus scirpaceus und palustris). Behaviour 79, 215-240.

Lorenz, K. (1961). Phylogenetische Anpassungen und adaptive Modifikation des Verhaltens. Zeitschrift für Tierpsychologie 18, 139-187.

Mac Kinnon, J., & Phillips, K. (2000). A field guide to the birds of China. Oxford; New York: University Press.

MacDougall-Shackleton, S. (1997). Sexual selection and the evolution of song repertoires, vol. 14. In V. Nolan Jr, E. Ketterson, & C. Thompson, Current Ornithology (S. 81-115). New York: Plenum Press.

Maclean I., M. J. (kein Datum). Systematics, distribution and vocalisations of Papyrus Yellow Warbler Chloropeta gracilirostris. Bull ABC Vol 10 No 2, 94-100.

Maclean, G. (1993). Robert's Birds of Southern Africa 6th edition. Cape Town: John Voelckers Bird Book Fund.

Marler, P. (1970). A comparative approach to vocal learnig: Song development in white-crowned sparrow. Journal of Comparative Physiology and Psychology 77 , 1-25.

Marler, P. (2004). Science of birdsong: the good old days. In P. Marler, & H. Slabbekoorn, Nature´s music, the science of birdsong. San Diego: Elsevier Academic Press.

Marler, P., & Peters. (1977). Selective vocal learning in a sparrow. Science 198, 519-521.

Marler, P., & Peters, S. (1982a). Structural changes in song ontogeny in the swamp sparrow, Melospiza georgiana. Auk 99, 446-458.

Marler, P., & Pickert, R. (1984). Species-universal microstructure in the learned song of the swamp sparrow (Melospizia georgiana). Animal Behaviour 32, 673-689.

Marler, P., & Sherman, V. (1985). Innate differences in singing behaviour of sparrows reared in isolation from adult conspecific song. Animal Behaviour 33, 57-71.

Marler, P., & Slabbekoorn, H. (2004). Nature´s music, the science of birdsong. San Diego: Elsevier Academic Press.

Mathevon, N., Aubin, T., Vielliеard, J., da Silva, M.-L., Sebe, F., & Boscolo, D. (2008). Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. PLosS ONE 3: e1580. doi: 10.1371/journal. phone.0001580 .

McCracken, K., & Sheldon, F. (1997). Avian vocalization and phylogenetic signal. Proc. Natl. Acad. Sci. USA Vol. 94 , 3833-3836.

McGregor, P., & Krebs, J. (1984). Song degradation as a distance cue in Great Tit (Parus major) song. Behavioural Ecology and Sociobiology 16, 49-56.

McGregor, P., Krebs, J., & Perrins, C. (1981). Song repertoires and lifetime reproductive success in the Great Tit (Parus major). American Naturalist 118, 149-159.

Michelsen, A., & Larsen, O. (1983). Strategies for acoustic communication in complex enviroments. In F. Huber, & H. Markl, Neuroethology and behavioural physiology (S. 321-331). Berlin: Springer-Verlag.

Miles, D., & Dunham, A. (1993). Historical perspective in ecology and evolutionary biology: The use of phylogenetic comparative analyses. Annual Review of Ecology and Systematics 24, 587-619.

Morcombe, M. (2000). Field Guide to Australian Birds. Brisbane: Steve Parish Publs.

Morton, E. (1975). Ecological sources of selection on avian sounds. American Naturalist 109, 17-34.

Morton, E., & Stutchberry, B. (2001). Behavioral ecology of tropical birds. San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo: Academie Press.

Mountjoy, D., & Lemmon, R. (1996). Female choice for complex song in the European Starling: a field experiment. Behavioral Ecology and Sociobiology 38, 65-71.

Mountjoy, D., & Lemmon, R. (1991). Song as an attractant for male and female European Starling and the influence of song complexity on their response. Behavioral Ecology and Sociobiology 28, 97-100.

Naguib, M. (1996). Ranging by song on Caolina Wrens Thryothorus ludovicianus: effects of enviromental acoustic and strength of song degradation. Behaviour 133, 541-559.

Naguib, M., Klump, E., Hillemann, B., Griessmann, B., & Teige, T. (2000). Assessment of auditory distance in a territorial songbird: accurate feat or rule of thumb. Animal Behaviour 59, 715-721.

Nemeth, E., Dabelsteen, T., Pedersen, S., & Winkler, H. (2006). Rainforest as concert halls for birds: Are reverbreation improving sound transmission of long elements? Journal of the Acoustic Society of America 119, 620-626.

Nicholson, J. B. (November 2007). Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, Acrocephalus schoenobaenus: changes within and between years. Animal Behaviour 74, 1585-1592.

Nottebohm, F., Nottebohm, M., & Crane, L. (1986). Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. Behavioral and Neural Biology 46, 445-471.

Nowicki, S. (1987). Vocal tract resonances in oscine bird sound production: Evidence from bird-songs in a helium atmosphere. Nature 325, 53-55.

Nowicki, S., & Marler, P. (1988). How do birds sing? Music Percept 5, 391-426.

Nowicki, S., Hasselquist, D., Bensch, S., & Peters, S. (2000). Nestlings growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 267, 2419-2424.

Nowicki, S., Searcy, W., & Peters, S. (2002). Qualitiy of song learning affects female response to male bird song. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 269, 1949-1954.

Oetting, S., Pröve, E., & Bischof, H.-J. (1995). Sexual imprinting as a two stage process: mechanisms of information storage and stabilication. Animal Behaviour 50, 393-403.

Ottosson U., Bensch S., Svensson L. (2005). Differentiation and phylogeny of the olivaceous warbler Hippolais pallida species complex. Journal of Ornithology 146, 127 - 136.

Päckert, M., Martens, J., & Kosuch J., N. A. (2003). Phylogenetic signal in the song of crest and kinglets (aves: Regulus). Evolution 57, 616-629.

Payne, R. (1981). Song learning and social interaction in indigo buntings. Animal Behaviour 29, 688-697.

Payne, R., & Payne, L. (1996). Demography, dispersal and song dialects and the persitance of partnership in Indigo buntings. In J. Black, Partnerships in birds: the study of monogamy (S. 305-320). Oxford: Oxford Press.

Podos, J. (1997). A performance constrains in the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). Evolution 5 , 537-551.

Podos, J. (2001). Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin`s finches. Nature 409, 185-188.

Podos, J. (1996). Motor constraints on vocal development in a songbird. Animal Behaviour 51, 89-106.

Price, J., & Lanyon, S. (2002). Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. Evolution 56, 1514-1529.

Read, A., & Weary, D. (1992). The evolution of bird song: Comparative analyses. Philosophical Transactions: Biological Science 338, 165-187.

Reid, M.L. (1987). Costliness and reliability in the singing vigour of Ipswich sparrows. Animal Behaviour 35, 1735-1744

Rice, W.R. (1989). Analyzing tables of statistical test. Evolution 43, 223-225.

Richards, D., & Wiley, R. (1980). Reverbration and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. American Naturalist 115, 318-399.

Richardson, D., Burke, T., & Komdeur, J. (9 2003). Sex-specific associative learning cues and inclusive fitness benefits in the Seychellen Warbler. Journal of Evolutionary Biology 16, 854-861.

Roberts, J., Moreno, A., Kacelnik, A. & Hunter, M. (1983). Physical consideration in the frequency limits of birdsong. Acoustics Letters 6, 100 – 105.

Robinson, F. (1974). The function of vocal mimikry in some avian displays. Emu 74, 9-10 .

Round, P., & Rumsey, S. (2003). Habitat use, moult and biometrics in the Manchurian Reed Warbler Acrocephalus tangorum wintering in Thailand. Ringing & Migration 21, 215-221.

Ryan, M., & Brenowitz, E. (1985). The role of body size, phylogeny and ambient noise in evolution of bird song. American Naturalist 126, 87-100.

Ryan, M., & Keddy-Hector, A. (1992). Directional patterns of female choice and the role of sensory bias. American Naturalist 139, 4-35.

Ryan, M., & Sullivan, B. (1989). Transmission effects on temporal structure in the advertisment calls of two toads, Bufo woodhousii and Bufo valliceps. Ethology 80, 182-189.

Schmallhausen, I. (1949). Factors of Evolution. Chicago: University of Chicago Press.

Schutz, M., & Pajor, E. (2001). Genetic control of dairy cattle behaviour. Journal of Dairy Science 84, 31-38.

Slabbekoorn, H. (2004). Singing in the wild: the ecology of birdsong. In P. Marler, & H. Slabbekoorn, Nature´s music, the science of birdsong (S. 178-205). San Diego: Elsevier Academic Press.

Slabbekoorn, H., & Smith, T. (2002). Bird song, ecology and speciation. Philosophical Transactions of the Royal Society London Biological Science 357, 493-503.

Slabbekoorn, H., Ellers, J., & Smith, T. (2002). Birdsong and sound transmission: the benefits of reverberations. The Condor 104, 564-573.

Slagsvold, T. H. (2002). Mate choice and imprinting in birds studied by cross-fostering in the wild. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 269, 1449-1455.

Slater, P. E. (1988). Song learning on zebra finches: profess and prospects. Advances in the Study of Behaviour 18, 1-34.

Stearns, S. (1983). The impact of size and phylogeny on patterns of covariation on the life-history traits of mammals. Oikos 41, 173-187.

Stuchtburry, B., & Morton, E. (2001). Behavioural ecology of tropical birds. San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo: Academic Press.

ten Cate, C. (2004). Birdsong and evolution. In P. Marler, & H. Slabbekoorn, Nature´s music, the science of birdsong (S. 296-318). San Diego: Elsevier Academic Press.

ten Cate, C., & Vos, D. (1999). Sexual imprinting and evolutionary process in birds: a reassessment. Advances in the Study of Behaviour28, 1- 31.

Thielcke, G. (4 1970). Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. Sonderdruck aus Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung 8, 309-320.

Thorpe, W. (1956). Learning and instinct in animals. London: Sec. Edition 1963, Methuen.

Todt, D., & Hultsch, H. (1998). How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierachical song memory. Biological Cybernetics 79, 487-500.

Todt, D., Hultsch, H., & Heike, D.(1979). Condition affecting song acqusition in nightingales (Luscinia megarhynchos). Zeitschrift für Tierpsychologie 51, 23-25.

Tubaro, P., & Segura, E. (1995). Geographic, ecological and subspecific variation in the song of the rufous-browed peppershirke Cyclarhis gujanensis. Condor 97, 792-803.

Ueda, K., & Yamaoka, A. (1994). Polygyny in Schrenck´s Reed Warbler Acrocephalus bistrigiceps. Ibis 136, 492.

Ueda, K., & Yamaoka, A. (1996). Territory shift of male Schrenck´s Reed Warbler Acrocephalus bistrigiceps for the improvment of mating and /or breeding success. Japanese Journal of Ornithology 45, 109-113.

Urban, E., Fey, H., & Keith, S. (1997). Birds of Africa V. San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto: Academic Press.

Van Buskirk, J. (1997). Independent evolution of song structure and note structure in American wood warblers. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 264, 755-761.

Wake, D. (1991). Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? American Naturalist 138, 543-567.

Wallschläger, D. (1980). Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. Experientia 36, 412.

Wallschläger, D. (1985). Der Einfluss struktureller und abiotischer Faktoren auf den Reviergesang von Passeriformes. Mitt. Zool. Mus. Berl. 61, Suppl.: Ann. Orn 9, 39-69.

Waser, P., & Brown, C. (1986). Habitat acoustics and primate communication. American Journal of Primatology 10, 135-154.

West-Eberhard, M. (2003). Developmental Plasticity amd Evolution. Oxford: Oxford University Press.

West-Eberhard, M. (1989). Phenotypic placitiy and the origins of diversity. Annual Review in Ecology and Systematics 20, 249-278.

Wiens, J. (1998). The Ecology of Bird Communities: Foundation and Patterns, Vol 1. Cambridge: Cambridge Universitiy Press.

Wiley, R. (2000). A new sense of the complexities of bird song. Auk 117, 861-868.

Wiley, R. (1991). Association of song properties with habitas for territorial ascine birds of eastern north America . American Naturalist 138, 973-993.

Wiley, R., & Richards, D. (1982). Adaption for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In D. Kroedsma, & E. Miller, Acoustic communication in birds, Vol 1 (S. 131-181). New York: Academic Press.

Wiley, R., & Richards, D. (1978). Physical constraints on acoustic communication in the Sociobiology: implication for the evolution of animal vocalization. Behavoiural Ecology and Sociobiology 3 , 69-94.

Yasukawa, K. (1981a). Song and territory degendse in the red-winged blackbird (Agelaius phoeniceus). Auk 98 , 185-187.

Zahavi, A. (1975). Mate selection - a selection for handicap. Journal of Theoretical Biology 53, 205-214.

Danksagung

Ich möchte mich bei all den vielen Menschen bedanken, die mir während der Anfertigung dieser Arbeit ihre Unterstützung angedeihen ließen. Ganz speziell möchte ich mich bei Herrn Dr. B. Leisler für die geduldige und hervorragende Betreuung bedanken, bei Herrn Prof. Dr. F. Bairlein für die kurzfristige Übernahme der Erstbetreuung, bei Herrn Prof. Dr. H. Winkler für die Hilfe in statistischen Fragen, bei Frau M. Krome und Herrn K.H. Siebenrock für ihre Unterstützung, bei Herrn I. Maclean für die Bereitstellung der Aufnahmen von *C. gracilirostris* und Vermittlung von weiteren Kontakten, bei Herrn P. Alström für die Bereitstellung der Aufnahmen von *A. tangorum*, bei meinen Eltern und meiner Familie, hier besonders meinem Onkel Herrn H. Fiedler für die Lay-Out-Gestaltung und Frau I. Meyer für ihre Unterstützung und Hilfe.

Lebenslauf von Bärbel Fiedler

Geboren	am 6.7.1976 in Bamberg
Eltern:	Gerhard Fiedler und Hertha Fiedler, geb. Bokelmann

Schule/Studium

1982 – 1986	Grundschule Gaustadt
1986 – 1996	ETA-Hoffmann Gymnasium Bamberg Abschluss Abitur 2,4
1996 – 2002	Studium der Biologie an der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen Nürnberg; Abschluss Dipl. Biologin 1,9
2003 – 2011	Promotion am Max-Planck-Institut Radolfzell zum Thema „Evolution des Gesanges Acrocephalinae unter Einbeziehung phylogenetischer, morphologischer, ökologischer und sozialer Faktoren“
Seit Sept. 2009	Ausbildung zur Ergotherapeutin am DEB Bamberg

Praktika/Berufliche Tätigkeiten

1996	3-wöchiges Praktikum bei C.A.R.E. in Phalaborwa; Südafrika
1999	10-wöchiges Praktikum auf der Feldforschungsstation der University of New South Wales, Sydney
2003	Mitarbeit an einer Feldstudie von Dr. Knoell-Consult GmbH für die Institute für Ökotoxikologie, Bayer Crop-Science AG in England
2004-2009	Anstellung bei der Firma Fenn in Eltmann als Bereiterin und Leitung des Reitunterrichtes;
Ab 2009	Nebenberuflich im Bereich Tiergestützter Therapie im Klinikum am Michelsberg in Bamberg, Seniorenheime in Ebrach und Walsdorf und Dozentin am Institut für Therapie – und Behindertenbegleithunde-teams, Steinfurt, freiberuflich als Reitlehrerin in Eltmann

Berufliche Weiterbildungen

2007-2008	Ausbildung zur Tiergestützten Therapie am Institut für Therapie- und Behindertenbegleithundeteams in Steinfurt