

"Differenzierung von Reviergesängen und mitochondrialem Cytochrom-b in drei
ausgewählten Singvogel-Gattungen (Aves, Passeriformes: Genus Regulus, Genus Seicercus
und Parus major)"

Dissertation
zur Erlangung des Grades
"Doktor
der Naturwissenschaften"

am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität

in Mainz

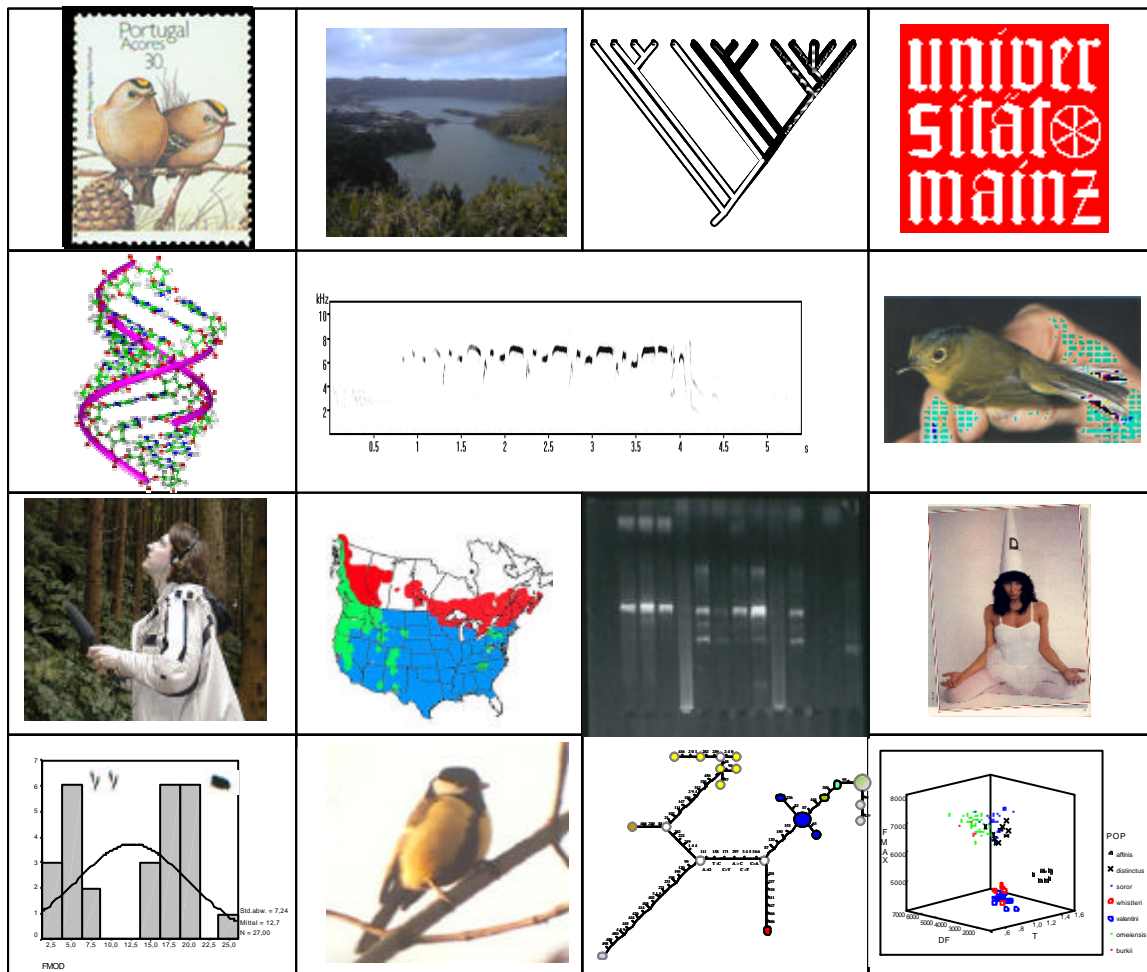
Martin Päckert

geb. in Bad Homburg v. d. H.

Tag der Prüfung: 18. 07. 2003

Some say that knowledge is something sat in your lap
 Some say that knowledge is something that you'll never have
 In my dome of ivory, a home of activity
 I want the answers quickly, but I don't have no energy
 I hold a cup of wisdom, but there is nothing within
 My cup she never overfloweth
 And 'tis I that moan and groaneth

(Kate Bush, 1981: "Sat in your lap")



... something set in your lab.

Inhalt

1. Einleitung

1.1 Molekulare und bioakustische Merkmale bei Singvögeln	7
1.2 Artkonzepte	8
1.3. Zielsetzung	10
1.4. Untersuchte Taxa	
1.4.1 Die Goldhähnchen (<i>Regulus</i>)	11
1.4.2 Die Kohlmeisen (<i>Parus major</i>)	14
1.4.3 Die Brillenlaubsänger (Gattung <i>Seicercus</i>)	18

2. Material und Methode

2.1 Molekulargenetik	21
2.1.1 Probenmaterial	21
2.1.2 Aufbereitung von Probenmaterial	30
2.1.2.1 Extraktion von DNA	30
2.1.2.2 Polymerase-Chain-Reaction (PCR)	31
2.1.2.3 Aufreinigung	32
2.1.2.4 Ausstechen von Banden	33
2.1.2.5 Sanger-Reaktion	34
2.1.2.6 DNA-Fällung	34
2.1.2.7 Sequenzierung	35
2.1.3 Auswertung	35
2.1.3.1 Wahl des passenden Substitutionsmodells	36
2.1.3.2 Kalibrierung einer molekularen Uhr	36
2.2 Bioakustik	
2.2.1 Definitionen	38
2.2.1.1 Elementtypen	40
2.2.1.2 Homologisierung von Gesangsstrukturen	43
2.2.2 Aufnahmegeräte	44
2.2.3 Sonographische Messungen	44
2.2.4 Attrappenversuche	46
2.2.5 Character Tracing	54

3. Ergebnisse

3.1 Die Goldhähnchen (<i>Regulus</i>)	58
3.1.1 Molekulargenetik	58
3.1.2 Bioakustik	65
3.1.2.1 Units (Gesangsbausteine)	65
3.1.2.1.1 Akustische Parameter	65
3.1.2.1.2 Feldversuche	70
3.1.2.2 Character Tracing	73
3.1.2.3 Makrogeographische Variation	79
3.1.2.4 Mikrogeographische Variation – Die Populationen der Azoren	90
3.1.2.4.1 Inseldialekte	92
3.1.2.4.1.1 <i>R. r. azoricus</i> auf São Miguel	92
3.1.2.4.1.2 <i>R. r. sanctae-mariae</i> auf Santa Maria	99
3.1.2.4.1.3 <i>R. r. inermis</i> – Zentral- und Westgruppe	101
3.1.2.4.2 Geographische Verbreitung der Inseldialekte	112
3.1.2.4.3 Feldversuche	114
3.2 Die Kohlmeisen (<i>Parus major</i>)	117
3.2.1 Molekulargenetik	117
3.2.2 Bioakustik	121
3.2.2.1 Frequenz- und Zeitparameter	121
3.2.2.2 Elementrepertoire	125
3.2.2.3 Strophensyntax	126
3.2.2.4 Vergleich der Sektoren	127
3.2.2.4.1 Sektoren <i>minor</i> und <i>cinereus</i>	127
3.2.2.4.2 Sektoren <i>major</i> und <i>bokharensis</i>	134
3.2.2.4.3 Sympatriebereiche	134
3.2.2.5 Character Tracing	144
3.2.2.5.1 Die Kohlmeisen und die Bergkohlmeise	144
3.2.2.5.2 Die Blau- und Lasurmeisen	145
3.2.2.5.3 Die Weidenmeise und verwandte Graumeisen (<i>Poecile</i>)	147
3.2.2.5.4 Die Gattung <i>Parus</i>	149

3.3 <i>Seicercus burkii</i> -Komplex	152
3.3.1 Molekulargenetik	152
3.3.2 Bioakustik	159
3.3.2.1 Akustische Parameter	159
3.3.2.2 Strophensyntax	164
3.3.2.2.1 Eingangselement	164
3.3.2.2.2 Syntaxtypen	165
3.3.2.2.3 Trillerstrophen	167
3.3.2.3 Repertoire	170
3.3.2.3.1 Zusammensetzung des Repertoirs	171
3.3.2.3.2 Vergleich mit Repertoirs von Vertretern der Gattung <i>Phylloscopus</i>	174
3.3.2.4 Character tracing	177
4. Diskussion	
4.1 Molekulare Systematik	182
4.1.1 Phylogeographie	182
4.1.2 Molekulare Uhren	184
4.1.3 Altersberechnung phylogenetischer Linien	186
4.1.4 Genetische Distanzen als Indikator für Artgrenzen	188
4.2 Gesangsevolution	191
4.2.1 Frequenz- und Zeitparameter	191
4.2.2 Regiolekte	192
4.2.2.1 Grundvoraussetzung: akustische Variation	192
4.2.2.2 Gesangsdiversität	193
4.2.2.3 „Mutational input“	194
4.2.2.4 Drifteffekte	194
4.2.2.5 Lernentzug	196
4.2.2.6 Regiolekte als Indikator für Artgrenzen	199
4.2.2.7 Phylogenetische Information von Regiolekten	200
4.3 Taxonomische Konsequenzen	201
4.3.1 Die Gattung <i>Regulus</i>	201
4.3.2 Die Kohlmeisen, <i>Parus major</i>	204
4.3.3 Die Gattung <i>Seicercus</i>	205

5. Zusammenfassung	207
5.1. Abstract	207
Literatur	209
Anhang	225

1. Einleitung

1.1 Molekulare und bioakustische Merkmale bei Singvögeln

Die Variabilität von Lautäußerungen kann zwischen nahe verwandten Vogeltaxa mitunter deutlich stärker ausgeprägt sein als morphologische Variabilität. Wo morphologische Merkmale bei Sperlingsvögeln (Passeriformes) nur geringfügig differenziert sind, ist markante Gesangsdifferenzierung oft ein erster Hinweis auf fortgeschrittene Speziationsprozesse. Mit molekularen Methoden lassen sich die anhand bioakustischer Ergebnisse diagnostizierten taxonomischen Einheiten verifizieren. So hat die Anwendung bioakustischer und molekulargenetischer Methoden phylogenetische Beziehungen und taxonomischen Status „kryptischer Arten“ erhellt, z.B. innerhalb der Gattungen *Phylloscopus* (Helbig et al. 1995, 1996; Irwin et al. 2001b) und *Seicercus* (Martens et al 1999; Alström und Olsson 1999,2000), *Motacilla* (Alström 2002) oder *Certhia* (Martens et al. 2002).

Zwar sind akustische Merkmale für die Feldbestimmung von Singvögeln prägnant, ihre Aussagekraft für die Klärung phylogenetischer Fragestellungen ist aufgrund ihrer Abhängigkeit von Lernprozessen dennoch nicht unumstritten. Reviergesänge müssen während einer sensiblen Phase von Artgenossen erlernt werden. Gesangsvorbilder sind meist entweder der eigene Vater im Geburtsjahr oder die Reviernachbarn im ersten Brutjahr. Dem Adultgesang liegt meist ein angeborenes Grundmuster zugrunde, das durch Lernprozesse zum artspezifischen Gesangstyp modifiziert wird, so z.B. beim Buchfink, *Fringilla coelebs* (Thorpe 1954, 1958, Nottebohm 1970, Bergmann 1993), der Sumpfmeise, *Parus palustris* (Becker 1980), den Wintergoldhähnchen, *Regulus regulus* (Thaler 1979) sowie den Garten- und Waldbaumläufern *Certhia brachydactyla* und *C. familiaris* (Thielcke 1970a). Die Mechanismen der Gesangstradition sind äußerst akkurat, einzelne individuelle Gesangsvarianten können von Nachkommen exakt kopiert werden und im Freiland über lange Zeit beständig sein (Nicolai 1959, Thielcke 1984, Payne 1986, Payne and Payne 1996, Martens and Kessler 2000).

Andererseits erlaubt Gesanglernen immer wieder neue individuelle Varianten über Improvisation oder “Kopierfehler” (Thielcke 1970a, 1972). Solche Plastizität des angeborenen wie des erlernten Gesangsmusters bildet die Grundlage für innerartliche akustische Variabilität. Thielcke (1970a) vermutet im Gesanglernen der Passeriformes sogar einen “Schrittmacher der Evolution”, einen der Hauptgründe für die hohe Artendiversität innerhalb der Singvögel.

Die Modifikation eines gemeinsamen angeborenen Gesangsmusters durch Lernprozesse birgt bei nahe verwandten Taxa die Möglichkeit der unabhängigen Evolution übereinstimmender Gesangsschemata in verschiedenen phylogenetischen Linien. So können akustische Konvergenzen enge phylogenetische Beziehungen dort vortäuschen, wo diese gar nicht existieren. Eine Möglichkeit, dies zu überprüfen, bieten wiederum molekulargenetische Methoden. Anhand einer molekularen Phylogenie können einzelne Gesangsstrukturen auf ihren Gehalt an phylogenetischer Information untersucht werden. Dieser Ansatz ist trotz der Fülle molekulargenetisch-bioakustischer Studien an Vögeln nur äußerst selten verfolgt worden, so bei Mc Cracken und Sheldon (1997).

Neben der Klärung phylogenetischer Beziehungen und des Aufdeckens „kryptischer Artgrenzen“ (siehe „Artkonzepte“) werden molekulare Daten zur Berechnung des Alters von Aufspaltungsereignissen (Alter phylogenetischer Linien und Arten) herangezogen. Die Substitutionsrate des mitochondrialen Cytochrom-b wurde mehrfach kalibriert und beträgt etwa 2% Sequenzdivergenz pro Millionen Jahre (Helm-Bychowski 1984, Shields und Wilson 1987, Moore und DeFilips 1997). Die aktuellste Kalibrierung anhand paläoogeographischer Daten weist dem Cytochrom-b eine Substitutionsrate von 1,6%/ My zu (Fleischer et al. 1997). Der Wert 2%/ My hat sich dennoch ähnlich einem Paradigma etabliert und wird fast ausnahmslos zur Altersberechnung von phylogenetischen Linien herangezogen, so auch beispielsweise für Sequenzdaten der control region (Kvist et al. 1999, Kvist et al. eingereicht).

1.2 Artkonzepte

Die taxonomische Interpretation akustischer bzw. molekularer Datensätze führt je nach Anwendung eines bestimmten Artkonzeptes mitunter zu recht unterschiedlichen Schlussfolgerungen. Ich werde mich für die taxonomischen Fragestellungen meiner Arbeit auf den Vergleich der Sichtweisen zweier unterschiedlicher Artkonzepte beschränken: das Biologische Artkonzept (BSC) und das Phylogenetische Artkonzept (PSC).

Biologische Arten nach Mayr (1942, 1967) sind voneinander genetisch, reproduktiv und - streng gesehen - auch ökologisch getrennte Fortpflanzungseinheiten. Unter Anwendung des BSC müssen Merkmale zunächst auf ihre arttrennenden Parameter untersucht werden. Hinweise auf fortgeschrittene Speziation und potentiellen biologischen Artstatus kann eingeschränkte Kommunikation aufgrund divergierender Gesänge (Martens 1996, 1999) oder das Ausbleiben von Genfluss zwischen nahe verwandten Taxa sein (Helbig et al. 1996, Martens et al. 1999). Das BSC läßt sich hingegen a priori nicht anwenden, wo über die reproduktive Isolation zweier Formen keine Aussage getroffen werden kann, z.B. bei

allopatrischer Verbreitung. In seiner Anwendung ist das BSC ein horizontales Konzept, d.h. es untersucht lediglich die rezenten Zustände („Momentaufnahmen“) von Speziationsprozessen. Rekonstruktionen von ancestralen Zuständen bzw. Voraussagen über zukünftige Prozesse sind nach dem BSC streng genommen nicht zulässig.

Anders als das BSC erfaßt das PSC die vertikale Dimension von Arten. Phylogenetische Arten sind Populationen, die sich durch mindestens ein gemeinsames synapomorphes Merkmal auszeichnen. Grundlage ist hier allein die eindeutige Diagnostizierbarkeit eines phylogenetischen Taxons (Cracraft 1983, Nixon und Wheeler 1990, Davis und Nixon 1992). Eine modifizierte Version des PSC erkennt nur solche Phylospesies an, die zusätzlich zu ihrer Diagnostizierbarkeit auch als monophyletische Gruppen ausgewiesen sind (Donoghue 1985, De Queiroz und Donoghue 1988, 1990; Mayden 1997). Ein weiteres „vertikales Konzept“, das Evolutionäre Artkonzept, betrachtet Arten als einzelne Abstammungslinie mit eigenen evolutionären Tendenzen und eigenem historischen Schicksal (Wiley 1981, Ax 1984).

In der Ornithologie werden heute vielfach differierende Artkonzepte für taxonomische Fragestellungen eingesetzt mit weitreichenden Konsequenzen. Die Niederländische „Commissie Systematiek Nederlandse Avifauna“ hat das PSC für die Revision der Dutch Avifauna List dem BSC u.a. aus folgenden Gründen vorgezogen: „species level taxa should be delimited on the basis of historical subdivisions (...) rather than present-day or future interactions, such as hybridization and gene flow“ und „species should be basal taxa, that is, taxa that contain no included taxa“ (Sangster et al. 1999). Die Revision taxonomischer Arbeiten aus den Jahren 1977 bis 1998 nach Maßgaben des PSC führte schließlich zu einer Fülle neuer phylogenetischer Arten für die Dutch Avifauna List (Sangster et al. 1999, Eck 2001). Mittels molekularer Methoden lassen sich zudem nicht nur auf Subspezies- sondern auch auf Populationsniveau eindeutig diagnostizierbare Einheiten mit potentiell phylogenetischem Artstatus definieren. Die Tendenz einer bei relativ willkürlicher Festlegung phylogenetischer Artgrenzen ist einer der Hauptkritikpunkte am PSC (Haffer 1998, Martens 1998). Den Versuch eines Richtwertes für eine nach molekularen Daten definierten Artgrenze unternahm Helbig et al (1995). Genetische Distanzen (Cytochrom b) zwischen Subspezies-Paaren verschiedener Passeriformes und Non-Passeriformes liegen zumeist unter 2 – 2,5%, Distanzwerte zwischen Spezies-Paaren (nach dem BSC) sind meist deutlich höher (Helbig et al. 1995). Diese empirischen Werte sind in späteren molekulargenetisch systematischen Arbeiten bereitwillig übernommen und hohe genetische Distanzwerte zwischen Vogeltaxa als Hinweis auf deren Artverschiedenheit gewertet (Helbig et al. 1996, Zink et al. 2002a, 2002b).

Dieser mutmaßliche Zusammenhang zwischen genetischer Differenzierung und Artgrenzen wird später zu diskutieren sein.

1.3. Zielsetzung

Die übergreifende Arbeitshypothese meiner Arbeit ist folgende: Bioakustische Differenzierung nahe verwandter Taxa der Passeriformes sollte durch ein vergleichbares Ausmaß genetischer Differenzierung reflektiert werden. Um dies zu verifizieren, werde ich für jede der drei untersuchten Vogelgruppen die Ergebnisse der bioakustischen Analysen einer molekularen Phylogenie (basierend auf Cytochrom-b-Sequenzen) gegenüberstellen. Das Ausmaß bioakustischer Differenzierung wird qualitativ beschrieben und anhand sonographischer Messungen auch quantitativ erfasst. Für die akustisch hoch differenzierten Vertreter der Gattung *Regulus* werde ich eine quantitative Berechnung eines akustischen Differenzindex (D_{ac}) vornehmen und diesen mit den genetischen Distanzen entsprechender Taxon-Paare in Beziehung setzen. Des Weiteren werde ich verschiedene diagnostische, akustische Merkmale auf ihren Gehalt an phylogenetischer Information überprüfen (ausführlich für *Regulus*, exemplarisch in *Seicercus* und *Parus*). Hierzu wird die Methode des „Character Tracing“ (MC Clade 3.0., Maddison und Maddison 1992) inklusive verschiedener Passungszindizes verwendet: consistency index (CI), retention index (RI) und rescaled consistency index (RC, siehe Material und Methode). Spezielle Fragestellungen zu jeder der drei Vogel-Gruppen werden im Folgenden erläutert.

1.4. Untersuchte Taxa

1.4.1 Die Goldhähnchen (*Regulus*)

Die Goldhähnchen bilden eine überschaubare Gattung von derzeit sechs anerkannten Arten. Das paläarktische Zwillingsartenpaar Wintergoldhähnchen, *R. regulus*, und Sommergoldhähnchen, *R. ignicapillus*, vikariiert mit dem nearktischen Artenpaar Goldkrönchen, *R. satrapa*, und Rubinkrönchen, *R. calendula* (Abb. 1). Des Weiteren kommen zwei endemische Spezies auf Inseln vor, *R. goodfellowi* auf Taiwan und *R. teneriffae* auf vier Inseln des Kanarischen Archipels (Abb. 1). Die englischsprachige Literatur teilt *Regulus* in Crests in der Alten Welt und Kinglets in der Neuen Welt.

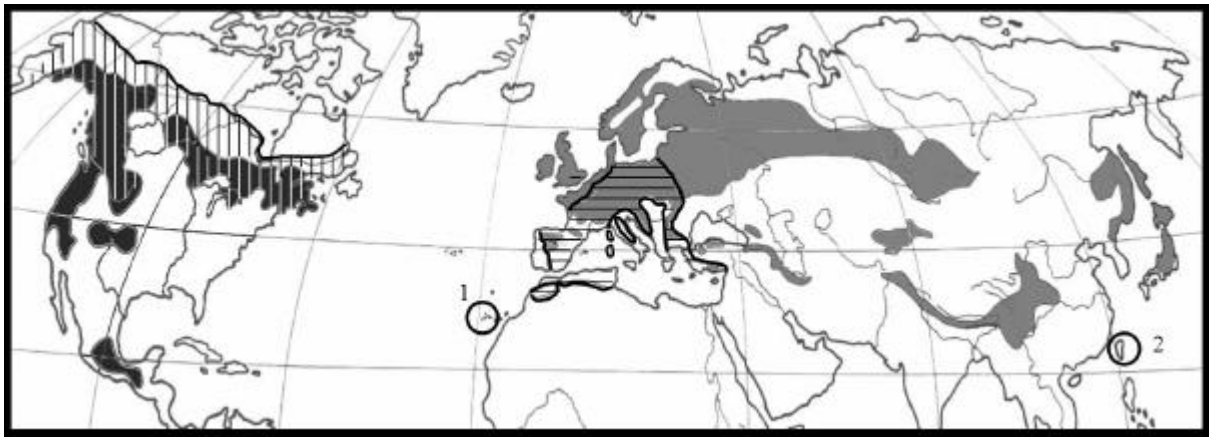


Abb. 1: Holarktisches Verbreitungsgebiet der Goldhähnchen (*Regulus*); Nearktis: schwarz: *R. satrapa*, vertikal gestreift: *R. calendula*; Paläarktis: grau: *R. regulus*, horizontal gestreift: *R. ignicapillus*, 1 = *R. teneriffae*, Kanaren, 2 = *R. goodfellowi*, Taiwan.

Die Stellung der Gattung *Regulus* innerhalb der Passeriformes ist vielfach und kontrovers diskutiert worden. Lange Zeit wurde die Gattung in die Sylviidae gestellt (Vaurie 1959, Cramp und Perrins 1992) und nahe Verwandtschaft zu *Phylloscopus* vermutet (Corti 1927, Mayr und Amadon 1951). Auch eine enge phylogenetische Beziehung zwischen Meisen (Paridae) und den Goldhähnchen wurde in Betracht gezogen (Hellmayr 1903, Hartert 1910). Löhrl und Thaler (1992) stellten aufgrund ethologischer Untersuchungen die Gattung *Regulus* der asiatischen Laubmeise *Sylviparus modestus* nahe. Eine 16 SrNA-Studie von Sturmbauer et al (1997) widerlegte jedoch diese Hypothese. Sibley und Ahlquist (1990, vgl. Sibley und Monroe 1990) teilten den Goldhähnchen in ihrer DNA-Hybridisierungs-Studie den Rang als eigene Familie (Regulidae) zu, was bis heute unbestritten ist.

Die Beurteilung der intragenerischen phylogenetischen Beziehungen der Goldhähnchen orientierte sich zunächst weitgehend an der Kopfzeichnung. So wurden sämtliche Augestreif-Goldhähnchen mit schwarzen Augestreif und weißem Überaugenstreif (*R. ignicapillus*, *R. satrapa* und *R. goodfellowi*) als nahe verwandt oder sogar konspezifisch betrachtet (Hartert 1903–10, Vaurie 1959, Voous 1962, Eck 1996). Ebenso wurde auch eine enge Verwandtschaft zwischen *R. satrapa* und *R. regulus* in Betracht gezogen (Desfayes 1965, Dementiev and Gladkov 1968, Mayr and Short 1970). Bioakustische Studien stützen diese Annahme (Becker 1978a, Martens et al. 1998).

Auch der Kanarische *R. teneriffae* wurde aufgrund morphologischer Merkmale einerseits dem Sommergoldhähnchen, *R. ignicapillus* (Seebohm 1883, Volsoe 1951, Vaurie 1954, Voous 1960) oder dem Wintergoldhähnchen, *R. regulus*, zugeordnet (Hartert, 1932-38, Bannerman 1922). Auch hier gaben vergleichend bioakustische Untersuchungen eindeutige Hinweise auf die enge Verwandtschaft von *R. regulus* und *R. teneriffae* (Becker 1978a, Martens et al. 1998). Ethologische Studien von Löhrl und Thaler (1980) bestätigten diese Vermutungen, die Autoren vermuten in *R. teneriffae* jedoch eine ursprüngliche Form mit möglicherweise eigenem Artstatus. Die 16 SrNA-Analyse von Sturmbauer et al. (1997) und Regiolektuntersuchungen von Martens et al. (1998) bestätigten die enge Verwandtschaft von Teneriffa- und Wintergoldhähnchen.

Die bisherigen bioakustischen Studien an mehreren Goldhähnchenarten lassen ein einheitliches Reviergesangsmuster erkennen, das ein vielversprechendes Modell für Gesangsevolution innerhalb einer fest umrissenen Singvogelgattung liefert. Becker (1978) legte mit seinen vergleichenden Untersuchungen die Grundlagen für ein solches Modell von zusammengesetzten Reviergesängen.

In meiner Arbeit möchte ich zunächst dieses Modell zusammengesetzter *Regulus*-Gesänge quantifizieren. Sonographische Messungen sollen zeigen, dass der Reviergesang innerhalb der Gattung *Regulus* sich aus eindeutig definierbaren Einheiten unterschiedlicher Frequenz- und Klangcharakteristika zusammensetzt. Diese Einheiten werden als „**units**“ bezeichnet und bilden die Grundbausteine für alle Strophentypen innerhalb der Gattung. Des Weiteren soll in Feldversuchen an einheimischen Winter- und Sommergoldhähnchen (*R. regulus*, *R. ignicapillus*) gezeigt werden, dass akustische Charakteristika einzelner units artkennzeichnende Parameter sind. Der Klassifizierung verschiedener units, schließt sich eine Analyse zunächst des Gesangsaufbaus (Zahl und Qualität der units) und der einzelnen units an (Element- und Syntaxformen). Die Evolution der hieraus abgeleiteten akustischen Merkmale

wird danach in einem letzten Schritt anhand der molekularen Phylogenie verfolgt („character tracing“, siehe Material und Methode). Die molekulare Analyse soll zudem die ungeklärten phylogenetischen Beziehungen innerhalb *Regulus* erhellen und Aufschluß geben über das Ausmaß intraspezifischer genetischer Differenzierung des Wintergoldhähnchens (*R. regulus*). Ein zweites Projekt ist die Untersuchung der Inseldialekte von Wintergoldhähnchen (*R. regulus*) auf den Azoren. Drei valide Subspezies von *Regulus regulus* sind dort auf sieben Inseln beschrieben worden (Vaurie 1959): *R. r. azoricus* auf São Miguel, *R. r. sanctae-mariae* auf Santa Maria und *R. r. inermis* auf Terceira, São Jorge, Pico, Faial und Flores (Abb. 2). Knecht und Scheer (1971) bilden zwei Sonagramme ab, die Ähnlichkeiten zum Gesang der Nominatform vermuten lassen. Die mitunter beträchtlichen Entfernungen zwischen den einzelnen Inselgruppen (~580 km zwischen São Miguel und Flores) lassen jedoch ein beträchtliches Ausmaß an Dialektdifferenzierung vermuten. Ausgehend von der intragenerischen Gesangsanalyse sollen die verschiedenen Inseldialekte von *R. regulus* auf den Azoren untersucht und zueinander in Beziehung gesetzt werden.

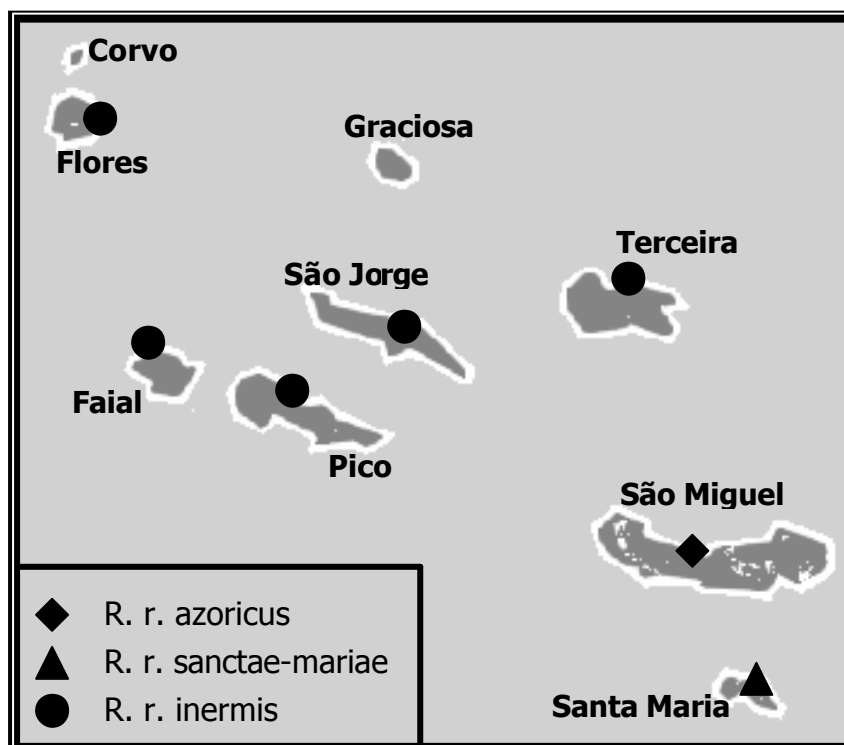


Abb. 2: Verbreitung der Wintergoldhähnchen (*R. regulus*) auf den Azoren; *R. r. azoricus*: São Miguel, *R. r. sanctae-mariae*: Santa Maria, *R. r. inermis*: Terceira, São Jorge, Pico, Faial, Flores.

1.4.2 Die Kohlmeisen (*Parus major*)

Die Kohlmeise, *P. major*, ist eine polytypische Art, deren Verbreitungsgebiet sich über den gesamten Eurasiatischen Kontinent unter Aussparung der Asiatischen Steppengebiete und des Tibetanischen Hochplateaus bis in Teile Nordafrikas, Malaysias und Japan erstreckt (Abb. 3). Anhand morphologischer Variation sind bis zu 40 Subspezies beschrieben, die nach Eck (1980) abhängig von Großgefiederproportionen und Färbung in vier Sektoren untergliedert werden. In Folge abnehmender Lipochromfärbung unterscheiden sich: der *major*-Sektor in der Westpaläarktis bis Transbaikalien, der *minor*-Sektor in Ost-Sibiren, Japan und Teilen Nord-Chinas, der *cinereus*-Sektor im Himalaya, Süd-China, Indien und Teilen Malaysias und der *bokharensis*-Sektor in Zentral-Asien (Abb. 3, Abb. 4). Die letztere Gruppe wird neuerdings aufgrund ihrer starken morphometrischen Abweichungen von den Vertretern der übrigen Sektoren (Eck 1992) als eigene Art *P. bokharensis* von *P. major* abgegrenzt (Harrap und Quinn 1996). Zwischen allen vier Sektoren bestehen Kontaktgebiete von teils geringer Ausdehnung wie in Sibirien am Oberen Amur (Abb. 3 I), in Kazachstan und Kirghisien (Abb. 3 III), oder großräumig zwischen *minor*- und *cinereus*-Sektor in Mittelchina (Abb. 3 V). Berichte über eventuelle Hybridisierung bzw. deren Ausmaß zwischen morphologisch distinkten Formen in den entsprechenden Kontaktgebieten lagen lange Zeit nur vereinzelt vor, und selbst nach zahlreichen weiteren Feldstudien besteht keine Einhelligkeit in diesem Punkt. Die Diskussion konzentrierte sich dabei auf die Kontaktzone am Mittleren Amur. Stegmann (1923) berichtete erstmals, dass dort Kohlmeisen der *major*- und der *minor*-Gruppe lokal sympatrisch und unvermischt vorkommen. Diese Beobachtungen wurden zunächst als Beweis für weitfortgeschrittene Differenzierung und als Argument für Artstatus der beiden Formen herangezogen. Weitere Feldstudien und die Untersuchung von Balgmaterial aus dem entsprechenden Gebiet zeigten jedoch, dass dort neben den „reinerbigen“ *major*- und *minor*-Morphen auch ein beträchtlicher Anteil an Individuen mit sowohl morphometrisch als auch farblich intermediären Merkmalen und somit offensichtlich hybriden Ursprungs vorkommen (Eck 1992, Formozov et al. 1993, Nazarenko et al. 1999). Bioakustische Untersuchungen von Martens (1993, 1996) und Petri (1998) zeigten zudem, dass trotz deutlicher Differenzierung des Reviergesanges zwischen den vier Sektoren der Kohlmeise, am Mittleren Amur ein erheblicher Anteil der Männ. sowohl reine *major*- und *minor*-Gesangsstrophen als auch Mischstrophen beherrschen.

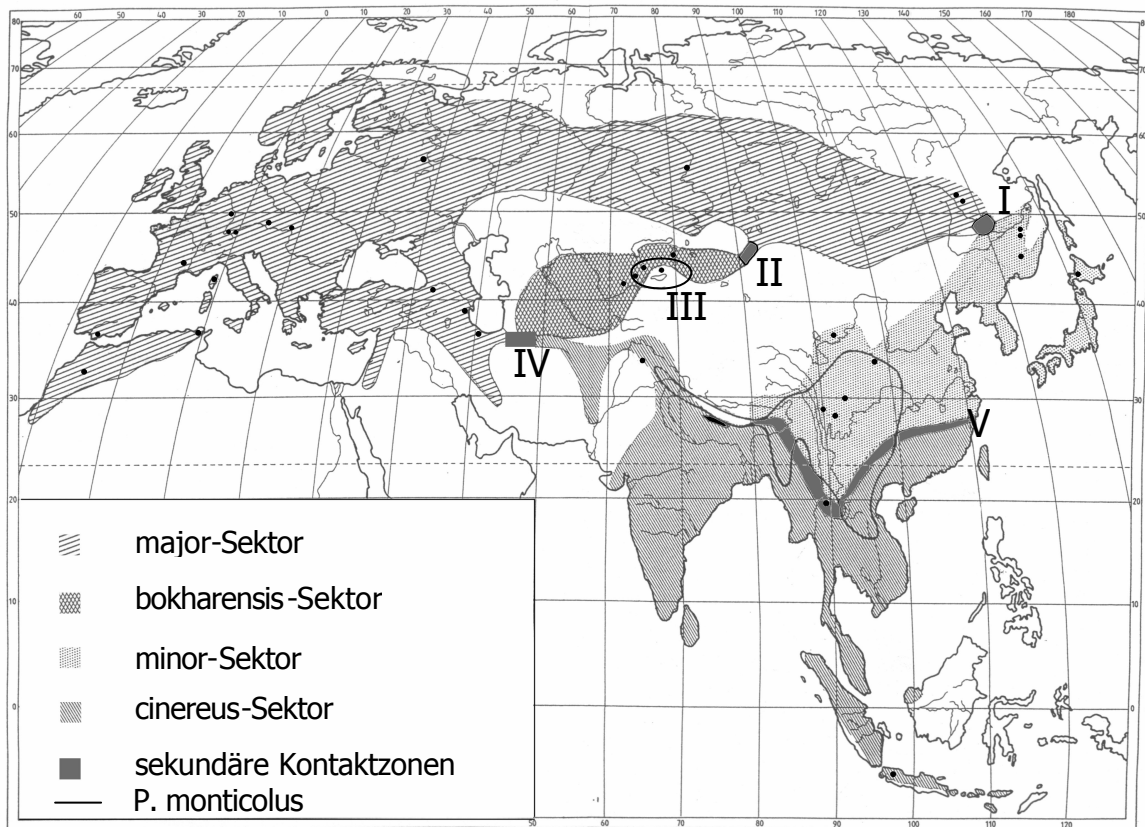


Abb. 3: Verbreitungsgebiet der Kohlmeise (*Parus major*) und der Bergkohlmeise (*P. monticolus*, schwarzer Strich); Sektoren von *P. major* dargestellt durch unterschiedliche Schraffierung; sekundäre Kontaktzonen: I = Mittlerer Amur, II = nördliche Mongolei, III = Kazachstan, künstlich durch Aussetzung von *major*-Kohlmeisen, IV = „*intermedius*“, V = China, „*commixtus*“; Herkunftsorte von Ton- und Gewebeprobe als Punkte verzeichnet.

Auch in den übrigen Kontaktzonen liegen Hinweise auf Hybridisierung vor, so zwischen den Sektoren *major* und *bokharensis* im Iran, Kazachstan und Kirgisien (Abb. 3 III). Die dortigen sympatrischen Vorkommen von Vertretern beider Sektoren stellen keine natürliche Kontaktzone dar, sondern sind auf die Aussetzung von russischen *major*-Vögeln in den Sechziger Jahren 1960-1962 zurückzuführen (Kuzjmina 1972). Lokale Hybridpopulationen zwischen *major*- und *bokharensis*-Meisen am Bulugun-Fluss (Eck und Piechocki 1977) und NW Kasachstan (Formozov et al. 1993) wurden ebenso dokumentiert wie scheinbar unvermischt sympatrische Populationen beider Formen am Tscharyn-Fluss (Martens, in Glutz v. Blotzheim und Bauer 1992, Martens 1996). Der Form *intermedius* in S Kirgisien (Abb. 3 IV) wurde als Hybridform zwischen *cinereus* und *bokharensis* erkannt (Eck 1992, Formozov et al. 1993). Über den hybriden Ursprung des mittelchinesischen *commixtus* (Abb. 3 V) besteht Uneinigkeit (Eck 1992, Glutz v. Blotzheim und Bauer 1992, Harrap und Quinn 1996).

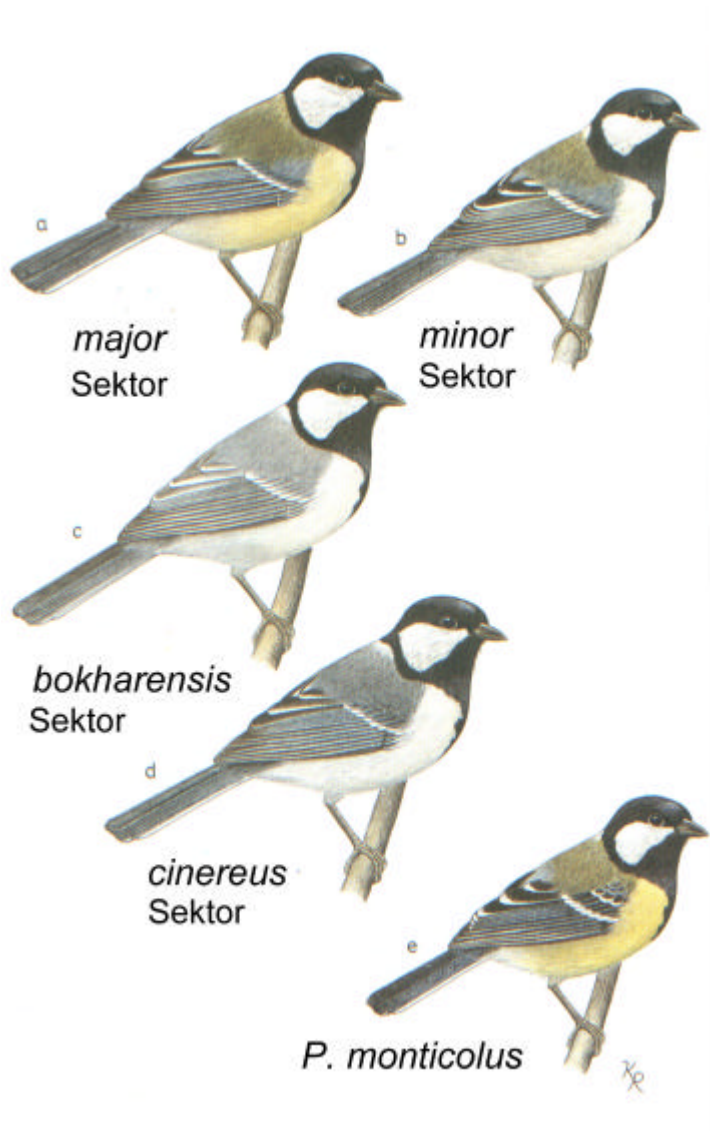


Abb. 4: Morphologische Differenzierung zwischen Vertretern der vier Sektoren der Kohlmeise (*Parus major*); aus Martens 1993, Originalzeichnungen: K. Rehbinder.

Aufgrund ihrer ringförmigen Verbreitung als auch der Vermutung von reproduktiv isolierten Formen in den verschiedenen Kontaktzonen fand die Kohlmeise als eines der ersten Beispiele einer Ringspezies Erwähnung (Rensch 1933, Mayr 1942, Cain 1959). Mayr (1942) beschrieb die Verhältnisse bei *P. major* zunächst als ein Beispiel für „geographische Überlappung“, korrigierte dies jedoch später aufgrund verschiedener Hybridnachweise (Mayr 1956).

Abhängig von der Interpretation der wenigen Felddaten aus dem Mittleren Amur hinsichtlich reproduktiver Isolation zwischen den Sektoren *major* und *minor* wurde der Ringspezies-Status für die Kohlmeise entsprechend Mayr (1956) verneint (Eck 1980, Lönnig 1993, Irwin 2001a) oder hartnäckig befürwortet (Meise 1975, Wehner und Gehring 2000).

Ich beschreibe in meiner Arbeit die Differenzierung zwischen den vier Sektoren von *Parus major* anhand bioakustischer und molekulargenetischer Daten und unter Berücksichtigung eigener Felduntersuchungen in der Kontaktzone am Mittleren Amur (Abb. 5).

Phylogenetische Verhältnisse innerhalb *P. major* und das relative Ausmaß der Divergenz zwischen den einzelnen Sektoren sowie ein ungefährer evolutionärer Zeitrahmen der Trennung einzelner Linien innerhalb *P. major* sollen daraus abgeleitet werden. Die *P. major* in Morphologie und Stimme nahe stehende asiatische Bergkohlmeise, *P. monticolus*, wurde in diese Untersuchungen ebenfalls einbezogen. Diese lebt in weiten Teilen des Himalayas und Chinas sympatrisch mit *P. major* (Abb. 3, schwarze Linie).

Nomenklatorisch werde ich mich in dieser Arbeit weitestgehend auf die vier Sektoren (*major*, *minor*, *cinereus* und *bokharensis*, Eck 1980) beschränken. Diese vier stehen stets im Bezug zu übergeordneten Merkmalen (Phänotyp, Gesang) des jeweiligen Sektors (siehe auch Material und Methode). Werden in Einzelfällen valide Subspezies angesprochen, sind diese eindeutig als *Parus major ssp.* gekennzeichnet.

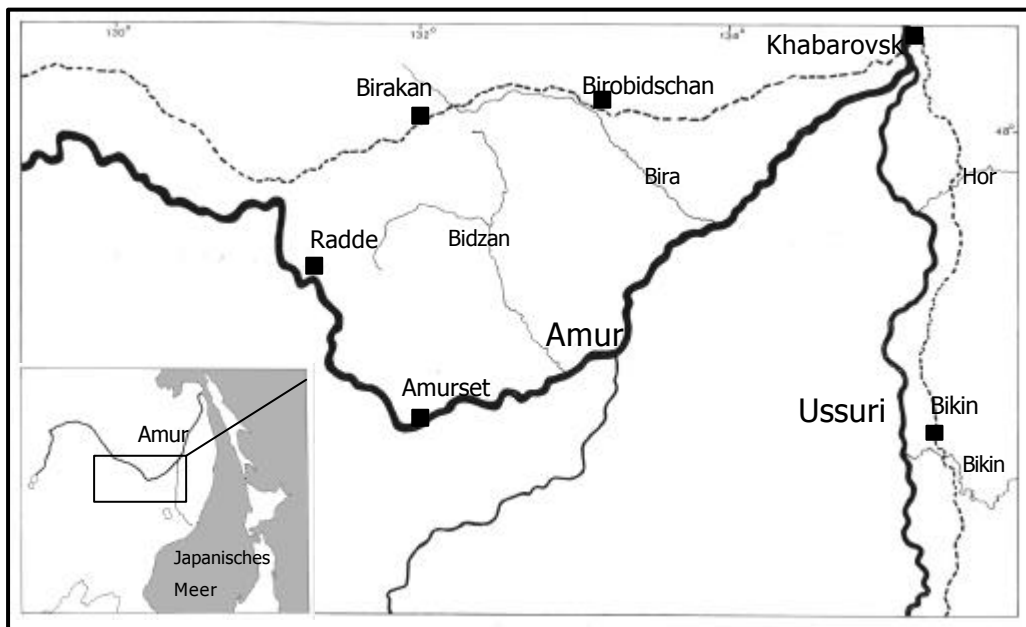


Abb. 5: Untersuchungsgebiet in der Kontaktzone zwischen Kohlmeisen der Sektoren *major* und *minor* am Mittleren Amur, 1996.

1.4.3 Die Brillenlaubsänger (Gattung *Seicercus*)

Die Zahl anerkannter Arten der Gattung *Seicercus* hat sich innerhalb der letzten Jahre annähernd verdoppelt (von 7 auf 12). Ausschlaggebend hierfür waren zwei zeitgleich veröffentlichte unabhängige Studien über die Differenzierung von sieben bis dahin nicht erkannter Arten des *Seicercus burkii*-Komplexes (Martens et al. 1999, Alström und Olsson 1999). Bisläng galt *S. burkii* als polytypische Spezies mit geringer morphologischer Variation (Abb. 6) in einem Verbreitungsgebiet vom westlichen Himalaya bis nach Yunnan im Nordosten, Vietnam und Burma im Südosten (Abb. 7). Es lassen sich jedoch in diesem Verbreitungsgebiet vertikal gestaffelt, akustisch und molekulargenetisch markant differenzierte Populationen unterscheiden, die lokal nur auf wenigen Höhenmetern syntop vorkommen (Tab. 1). Die Zahl parapatriscly verbreiteter Biospezies an einzelnen Berghängen schwankt von zwei (Nepal) bis zu vier (China, Omei Shan, Taibai Shan).

Die erste molekulargenetische Studie über diesen Artenschwarm, die fünf markant differenzierte Biospezies unterscheidet, fußt auf den ersten Ergebnissen meiner Dissertation (als solche gekennzeichnet in Martens et al. 1999). Diese Klassifizierung wurde später von Alström et al (2000) anhand eigener molekularer Daten bestätigt. Die nomenklatorischen Differenzen zwischen beiden Arbeitsgruppen wurden mittlerweile in mehreren Arbeiten ausgeräumt und die in Tab. 1 dargestellte Taxonomie des *S. burkii*-Komplexes akzeptiert (Martens und Eck 1999, Martens et al. 2002, Martens et al. im Druck; Alström 2000).

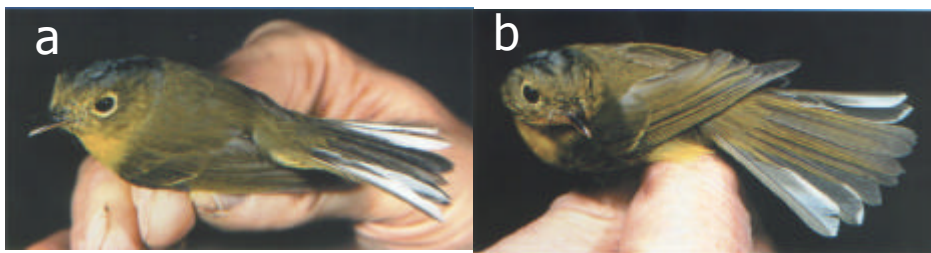


Abb. 6: Morphologische Variation zwischen Vertretern des *S. burkii*-Komplexes; a) *S. valentini*, b) *S. soror*; Weißzeichnung der Schwanzfedern S6 und S5 reduziert bei *S. soror*; aus Martens und Eck 2000, Fotos: A. Gebauer 1998.

Tab.1: Horizontale und vertikale Verbreitung von sieben Biospezies des *S. burkii*-Komplexes

valide Arten (BSC)	Verbreitung	Höhenstufe (in m ü NN)	sensu Martens et al. (1999)	sensu Alström und Olsson (1999)
<i>S. burkii</i>	Himalaya	1900 – 2700	<i>S. burkii</i>	<i>S. burkii</i>
<i>S. whistleri</i>	Himalaya	2100 – 3500	<i>S. whistleri</i>	<i>S. whistleri</i>
<i>S. valentini</i>	China	2500 – 3100	<i>S. valentini</i>	<i>S. valentini</i>
<i>S. soror</i>	China	700 – 1500	<i>S. „latouchei“</i>	<i>S. soror nov. spec.</i>
<i>S. omeiensis</i>	China, Burma	1200 – 2100	<i>S. omeiensis nov. spec.</i>	<i>S. tephrocephalus</i>
<i>S. tephrocephalus</i>	China, Burma, Vietnam	600 – 2200	<i>S. distinctus</i>	<i>S. tephrocephalus</i>
<i>S. affinis</i>	China, Himalaya, Vietnam	1100 – 1300	<i>S. spec. ?</i>	-

Wenig berücksichtigt wurden in allen Arbeiten die phylogenetischen Beziehungen zu den übrigen *Seicercus*-Spezies. Martens et al. (1999) stellten lediglich hohe genetische Distanzwerte zwischen Vertretern des *S. burkii*-Komplexes und dem nepalesischen *S. xanthoschistos* fest. Weiterführende genetische Studien stellen die *S. burkii*-Gruppe inmitten eines Clusters verschiedener Vertreter der Gattung *Phylloscopus* (Helbig, mündl.), bzw. deuten Polyphyly für die gesamte Gattung *Seicercus* mit verschiedenen phylogenetischen Linien innerhalb *Phylloscopus* an (Alström 2002): Vergleichend bioakustische Studien innerhalb der Gattung *Seicercus* liegen bislang nicht vor.

Ausgehend von dem bereits bearbeiteten Datenmaterial (Martens et al. 1999) stellt sich für die Bearbeitung der Gattung *Seicercus* in meiner Arbeit folgende Zielsetzung. Neues Probenmaterial aus den Jahren 2000-2002 wird analysiert, um ein möglichst genaues Bild der genetischen und akustischen Differenzierung innerhalb des *S. burkii*-Komplexes zu liefern. Dies schließt Proben der in der ersten Studie nicht molekulargenetisch analysierten Taxa *S. burkii s. str.*, *S. affinis*, *S. grammiceps* und *S. castaniceps*, sowie weitere Tondokumente aller untersuchten Arten mit ein. In die akustischen und genetischen Analysen werden verschiedene Vertreter der Gattung *Phylloscopus* mit teils ähnlichen, teils deutlich verschiedenen Gesangsmustern im Vergleich zur *S. burkii*-Gruppe mit einbezogen.

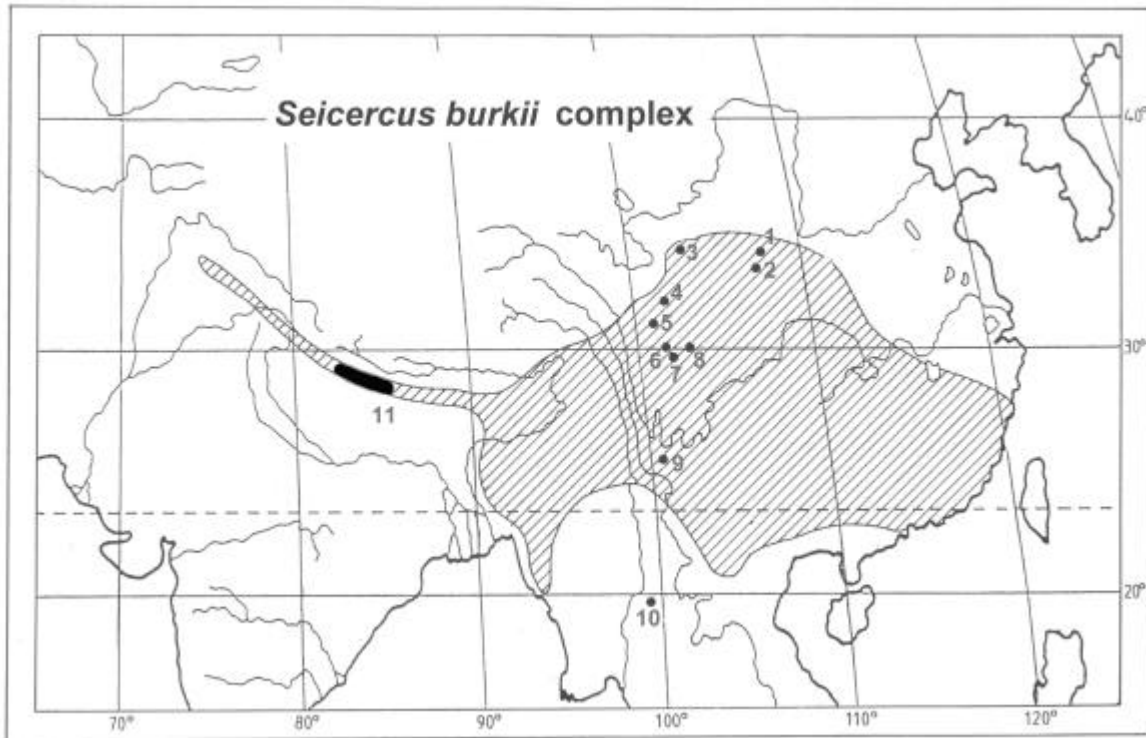


Abb. 7: Verbreitungsgebiet von *S. burkii s. l.*; Herkunftsorte von Tonaufnahmen und Gewebeproben: China, 1 = Taibai Shan, 2 = Foping, 3 = Lianhua Shan, 4 = Longxi-Honkou, Dujanhyian Shan, Qingchon Shan, 5 = Xaoji, 6 = Labahe, 7 = Wawu Shan, 8 = Omei Shan, 9 = Jizu Shan, 10 = Thailand, Lod Höhle, Mae Hong Son, 11 = Nepal, mehrere Fundorte (vgl. Tab. 5 + 11).

2. Material und Methode

2.1 Molekulargenetik

Für jede der drei in meiner Arbeit untersuchten Vogelgruppen wurde eine molekulare Phylogenie mittels Sequenzierung eines Fragments des Cytochrom-b-Gens erstellt. Dies ist bei Vögeln das für den molekularen Vergleich nah verwandter Arten bzw. intraspezifischen Vergleich verschiedener Subspezies am häufigsten verwendete Gen.

Die Laborarbeiten und Auswertungsverfahren waren für alle drei Gruppen mit geringen Abweichungen gleich und werden im Folgenden erläutert.

2.1.1 Probenmaterial

Aus der Gattung *Regulus* lagen mir 71 Proben von 14 Taxa vor (Tab. 2). Aus allen vier Sektoren von *Parus major* wurden von mir 83 Proben bearbeitet (Tab. 3). Zwei Proben von *P. monticolus*, weitere zwei aus der Gattung *Aegithalos* sowie einige Sequenzen von Vertretern der Gattung *Parus* aus der Genbank (Tab. 4) wurden als Außengruppen eingesetzt. Aus dem *Seicercus burkii*-Komplex standen mir 74 Proben von sieben Spezies sowie vier Proben drei anderer *Seicercus*-Spezies zur Bearbeitung zur Verfügung (Tab. 5 I). Des Weiteren wurden von mir 18 Proben von Vertretern der Gattung *Phylloscopus* bearbeitet (Tab. 5 II), Genbank-Sequenzen von weiteren *Phylloscopus*-Taxa wurden ebenfalls in die Analyse mit einbezogen.

Tab. 2: Gewebe- und Blutproben von 14 Taxa der Gattung *Regulus* für die Cytochrom-b-Sequenzierung; Hapl. = Haplotyp in der molekularen Phylogenie, Abb.12.

Sammlungs-Nr. MAR	Hapl.	Spezies/ ssp.	Fundort	Gesammelt von, Datum
V7	cal 1	<i>R. calendula</i>	Canada, Ontario, Long Point	E. Thaler, 1988
1044, 1045, 1046	cal 2	<i>R. calendula</i>	Canada, Ontario, Long Point	M. Peck, 1991
1022, 1023	sat 1	<i>R. satrapa</i>	Canada, Ontario, Long Point	M. Peck, 1991
1021	sat 2	<i>R. satrapa</i>	Canada, Ontario, Long Point	M. Peck, 1991
V9 50, 533, 538, 1117 600 1015 2545	ign 1	<i>R. i. ignicapillus</i>	Austria, Innsbruck France, Pyrenées-Orientales Germany, Hunsrück Germany, Lake of Constance Germany, Mainz	E. Thaler J.M., 1993/ 1994/ 1997 R. Gopel, 1997 A. Fischer, April 1999 J.M., April 2001
882	bal 1	<i>R. i. balearicus</i>	Mallorca	T. Pleines, April 1998
559, 561	mad 1	<i>R. i. madeirensis</i>	Madeira, Encumeada	M.P., April 1998
V8 273 1729 2544 1960, 1962, 1965, 1966, 1967, 1968, 1969	reg 1	<i>R. r. regulus</i>	Austria, Innsbruck Germany, Black Forest Germany, Bietigheim Germany, Mainz Finland, Oulo and region (10 – 200 km)	E. Thaler J.M., 2. 4. 1996 T. Pleines, 17.11. 1998 J.M., April 2001 M. Orell, 1981, 1983, 1984, 1994
92	reg 2	<i>R. r. regulus</i>	Czech Republic, Nová Pec	J. M., 17. 10. 1994
1959	reg 3	<i>R. r. regulus</i>	Finland, Oulo and region (10 – 200 km)	M. Orell, 1981, 1983, 1984, 1994
135 2955	him 1	<i>R. r. himalayensis</i>	Nepal, Mustang Distr., Purano Marpha Nepal, Humla Distr., Prov. Karnali	J.M., 10. 5. 1995 M. Fischer, 6. 7. 2001
1881	him 1	<i>R. r. yunnanensis</i>	China, Gansu, Lian Hua Shan	J.M., 15. 4. 1999
1429, 1431, 1432, 1439, 1440, 1441 1724	jap 1	<i>R. r. japonensis</i>	Far East Russia, Vladivostok Japan, Hokkaido, Sapporo	A.A.N., Okt. 1994 N. Kawaji, 5. 11. 1997
1435, 1442, 1443	jap 2	<i>R. r. japonensis</i>	Vladivostok, Russia	A.A.N., Okt. 1994
1428	jap 3	<i>R. r. japonensis</i>	Vladivostok, Russia	A.A.N., Okt. 1994
1433	jap 4	<i>R. r. japonensis</i>	Vladivostok, Russia	A.A.N., Okt. 1994
1436	jap 5	<i>R. r. japonensis</i>	Vladivostok, Russia	A.A.N., Okt. 1994
1438	jap 6	<i>R. r. japonensis</i>	Vladivostok, Russia	A.A.N., Okt. 1994
1898, 1899, 1900	tris 1	<i>R. r. tristis</i>	Kirghizia, Issyk Kul	A. Ostastshenko, April 1999
2251, 2252, 2258, 2556, 2557, 2558, 2563	iner1	<i>R. r. inermis</i>	Azores, Terceira, Faial, Pico	M.P., March 2000, April 2001
838	iner 1	<i>R. r. azoricus</i>	Azores, São Miguel, S. Cidades	S. Ernst, 11. 8. 1998
2253, 2254, 2255	iner 2	<i>R. r. inermis</i>	Azores, Faial	M.P., March 2000
2553, 2554	iner 3	<i>R. r. inermis</i>	Azores, Flores	M.P., April 2001
2551, 2552	azo 1	<i>R. r. azoricus</i>	Azores, São Miguel, S. Cidades	M.P., April 2001
2267	azo 2	<i>R. r. azoricus</i>	Azores, São Miguel, Furnas	M.P., March 2000
2268, 2269	azo 3	<i>R. r. azoricus</i>	Azores, São Miguel, Furnas	M.P., March 2000
2264	sanc1	<i>R. r. sanctae- mariae</i>	Azores, Santa Maria	M.P., March 2000
V14	ten 1	<i>R. teneriffae</i>	Tenerife, Mercedes Forest	E. Thaler

Tab. 3: Gewebe- und Blutproben aus der *Parus major*-Gruppe, Cytochrom-b-Sequenzierung
Parus; Haplotypen ohne Nummer: Cyt-b-Fragment nicht vollständig sequenziert.

N°	MAR	locality	ssp.	date	haplotype	collector
major sector						
80		W Czech Republik, Šumava	near Volary	major	14.10.1994	major 1 J.M.
100		"	"	major	19.10.1994	major 1 J.M.
112		"	"	major	20.10.1994	major 1 J.M.
488		France, Gironde	Montalivet	major	18.08.1996	major 1 J.M.
1952		Germany	Mainz	major	13.02.2000	major 1 J.M.
1953		"	"	major	"	major 1 J.M.
2467		"	"	major	06.01.2001	major 1 J.M.
2876		Kirghizia	Bishkek	major	10.-15.2.2001	major 1 A. Ostastshenko
2877		"	"	major	"	major 1 A. Ostastshenko
2884		"	"	major	"	major 1 A. Ostastshenko
2885		"	"	major	"	major 1 A. Ostastshenko
474		France, Gironde	Montalivet	major	11.08.1996	major 2 J.M.
489		"	"	major	18.08.1996	major 2 J.M.
1733		Germany	Mainz	major	08.02.1999	major 2 J.M.
1951		"	"	major	06.02.2000	major 3 J.M.
169		North Africa	Morocco	excelsus	Feb 95	major 4 J.M.
480		France, Gironde	Montalivet	major	12.08.1996	major 5 J.M.
1129		France	E-Pyrenées	major	16.08.1993	major 6 J.M.
1610		Kirghizia	Tscharyn valley	major	11.06.1993	major 7 J.M.
2111		Germany	Mainz	major	30.07.2000	major 8 J.M.
2474		"	"	major	14.01.2001	major 9 J.M.
1628		Kirghizia	Teplokljuchenko	major	18.06.1993	major J.M.
minor sector						
837		China, Shaanxi	Taibai Shan	wladiwostokensis	04.07.1997	minor 1 J.M.
1306		Russia, E- Middle Amur	Malishevo	wladiwostokensis	6.-14.8. 92	minor 1 A.A.N., O.V.
1308		"	"	wladiwostokensis	"	minor 1 A.A.N., O.V.
1314		Russia, S Ussuriland	Arseniev	wladiwostokensis	18.-21.8. 92	minor 1 A.A.N., O.V.
1315		"	"	wladiwostokensis	"	minor 1 A.A.N., O.V.
1318		"	"	wladiwostokensis	"	minor 1 A.A.N., O.V.
357		Japan, Hokkaido	Sapporo	minor	"	minor 2 M.P.
359		"	"	minor	"	minor 2 M.P.
1313		Russia, E- Middle Amur	Malishevo	wladiwostokensis	6.-14.8. 92	minor 3 A.A.N., O.V.
1317		Russia, S Ussuriland	Arseniev	wladiwostokensis	18.-21.8. 92	minor 3 A.A.N., O.V.
354		"	"	minor	17.06.1996	minor 4 M.P.
859		Thailand	Mae Hong Son	nubicolus	07.03.1998	minor 5 J.M.
1892		China, Gansu	Lianhua Shan	wladiwostokensis	17.04.1999	minor 6 J.M.
2056		China, Sichuan	Luo Cheng	subtibetanus	27.05.2000	minor 7 J.M.
2057		"	"	subtibetanus	"	minor 8 J.M.
1305		Russia, E- Middle Amur	Malishevo	wladiwostokensis	6.-14.8. 92	minor 11 A.A.N., O.V.
1316		Russia, S Ussuriland	Arseniev	wladiwostokensis	18.-21.8. 92	minor A.A.N., O.V.
1889		China, Gansu	Lianhua Shan	wladiwostokensis	17.04.1999	minor J.M.
2060		China, Sichuan	Luo Cheng	subtibetanus	"	minor J.M.

Tab. 3: Gewebe- und Blutproben aus der *Parus major*-Gruppe, Fortsetzung.

N°	MAR	locality	ssp.	date	haplotype	collector
bokharensis sector						
1586		Kirghizia	Elterek	ferghanensis	26.05.1993	bokharensis 1 J.M.
1593		"	"	ferghanensis	29.05.1993	bokharensis 2 J.M.
1602		"	Ili, Kapcagai	iliensis	05.06.1993	bokharensis 3 J.M.
2888		Kazakhstan	Chokpak	Iliensis	"	bokharensis 4 A. Ostastshenko
1591		Kirghizia	Sari-Tshelek	ferghanensis	29.05.1993	bokharensis J.M.
*	2887	Kazakhstan	Chokpak	iliensis	29.04.2001	major 1 A. Ostastshenko
cinereus sector						
2761		Nepal	Tumlingtar	nipalensis	23.04.2001	cinereus 1 J.M.
2762		"	"	nipalensis	"	cinereus 1 J.M.
2785		"	"	nipalensis	"	cinereus 1 J.M.
hybrid area Middle Amur						
1278		Russia, W- Middle Amur	Schimanovsk	kapustini ¹	20.-22.6.92	major 1 A.A.N., O.V.
1279		"	"	kapustini ¹	"	major 1 A.A.N., O.V.
1280		"	"	kapustini ¹	"	major 1 A.A.N., O.V.
1281		"	"	kapustini ¹	"	major 1 A.A.N., O.V.
1282		"	"	kapustini ¹	"	major 1 A.A.N., O.V.
1283		"	"	kapustini ¹	"	major 1 A.A.N., O.V.
1287		Russia, E- Middle Amur	Birakan	kapustini ¹	30.6.-5.7.92	major 1 A.A.N., O.V.
1289		"	"	hybrid ¹	"	major 1 A.A.N., O.V.
1292		"	"	kapustini ¹	"	major 1 A.A.N., O.V.
1294		"	"	kapustini	"	major 1 A.A.N., O.V.
1295		"	"	hybrid ¹	"	major 1 A.A.N., O.V.
1360		"	"	kapustini ¹	31.05.1994	major 1 A.A.N., O.V.
1462		Russia, Middle Amur	Belogorsk	kapustini ¹	13.-14.11.94	major 1 O.V.
1463		"	"	kapustini ¹	"	major 1 O.V.
1470		Russia, E- Middle Amur	Birakan	hybrid	"	major 1 O.V.
1476		"	"	kapustini	"	major 1 O.V.
1477		"	"	kapustini	"	major 1 O.V.
1478		"	"	kapustini	"	major 1 O.V.
1277		Russia, W- Middle Amur	Schimanovsk	kapustini ¹	20.-22.6.92	major 3 A.A.N., O.V.
1356		Russia, E- Middle Amur	Birakan	kapustini ¹	31.05.1994	major 3 A.A.N., O.V.
1284		Russia, W- Middle Amur	Schimanovsk	kapustini ¹	20.-22.6.92	major 10 A.A.N., O.V.
1464		Russia, Middle Amur	Belogorsk	kapustini ¹	13.-14.11.94	major 11 O.V.
1286		Russia, E- Middle Amur	Birakan	wladiwostokensis	30.6.-5.7.92	minor 1 A.A.N., O.V.
1297		"	"	wladiwostokensis ¹	"	minor 1 A.A.N., O.V.
1358		Russia, E- Middle Amur	Birakan	wladiwostokensis ¹	31.05.1994	minor 1 A.A.N.
1361		"	"	hybrid ¹	"	minor 1 A.A.N.
1276		Russia, W- Middle Amur	Schimanovsk	hybrid ¹	20.-22.6.92	minor 3 A.A.N., O.V.
1300		Russia, E- Middle Amur	Birakan	wladiwostokensis ¹	30.6.-5.7.92	minor 3 A.A.N., O.V.
1466		Russia, Middle Amur	Belogorsk	wladiwostokensis ¹	13.-14.11.94	minor 3 O.V.
1285		Russia, E- Middle Amur	Birakan	wladiwostokensis	30.6.-5.7.92	minor 9 A.A.N., O.V.
1299		"	"	wladiwostokensis ¹	"	minor 10 A.A.N., O.V.
1291		Russia, E- Middle Amur	Birakan	wladiwostokensis ¹	30.6.-5.7.92	minor A.A.N., O.V.
1359		Russia, E- Middle Amur	Birakan	wladiwostokensis ¹	31.05.1994	minor A.A.N.

Tab. 3: Gewebe- und Blutproben aus der *Parus major*-Gruppe, Fortsetzung.

N° MAR	locality		ssp.	date	haplotype	collector
outgroups						
NEP 71	Nepal	Potana	<i>Parus monticolus</i>	28.04.1995	monticolus 1	J.M.
1850	China, Gansu	Qingchen Shan	<i>Parus monticolus</i>	03.04.1999	monticolus 2	J.M.
2702	Nepal		<i>Aegithalos concinnus</i>			J.M.
3292	China, Sichuan		<i>Aegithalos concinnus</i>			J.M.
1729	Germany	Bietigheim	<i>Regulus regulus</i>			T. Pleines

Tab. 4: Genbank-Sequenzen für phylogenetische Analysen der Gattungen *Phylloscopus* und *Parus*.

Taxon		Accession N°	Original-Arbeit	
Phylloscopus	tristis	Z73482	Helbig,A.J., Martens,J., Seibold,I., Henning,F., Schottler,B. and Wink, M. 1996:Phylogeny and species limits in the Palearctic chiffchaff <i>Phylloscopus collybita</i> complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. IBIS 138:650-666.	
	brehmii	Z73476		"
	canariensis	Z73477		"
	lorenzii	Z73478		"
	caucasicus	Z73481		"
	coronatus	L77139	Richman, A.D., and T.D. Price. 1992. The evolution of ecological differences in the Old World Leaf Warblers: roles of history and adaptation. Nature 355:817-821.	
	sindianus	L77136		"
	tenelipes	L77140		"
	proregulus	L77134		"
	occipitalis	L77131		"
	trochilus	Z73492	Helbig,A.J., Seibold,I., Martens,J. and Wink,M. (1995): Genetic differentiation and phylogenetic relationships of Bonelli's Warbler <i>Phylloscopus bonelli</i> and Green Warbler <i>P.nitidus</i> . J. Avian Biol. 26:139-153	
	sibilatrix	Z73491		"
	nitidus	Z73489		"
	bonelli	Z73486		"
	borealis	Z73484		"
humei	Z73488	"		
trochiloides	Z73493	"		
fuscatus	Y10729	Price,T.D., Helbig,A.J. and Richman,A.D. (1997): Evolution of Breeding distributions in the old world leaf warblers (genus <i>Phylloscopus</i>). Evolution 51:552-561		
schwarzi	Y10728		"	
reguloides	Y10736		"	
Parus	atricapillus	U60770	Kvist,L., Ruokonen,M., Orell,M. and Lumme,J. (1996): Evolutionary patterns and phylogeny of tits and chickadees (genus <i>Parus</i>) based on the sequence of the mitochondrial cytochrome b gene. Ornis Fennica 73 (4)	
	carolinensis	U60771		"
	montanus	U60776		"
	palustris	U60769		"

Tab. 5 I: Gewebe- und Blutproben aus der Gattung *Seicercus* für Cytochrom-b-Sequenzierung; Beleg: Museumsnummer des Belegexemplars (Museum f. Tierkunde Dresden, Museum Erfurt); Song spec.: zugehörige Gesangsaufnahme eines Belegexemplars, Bandstelle, Tonarchiv Professor J. Martens.

Nr. (MAR)	Datum	Fundort	Höhe/ müNN	Haplotyp	Sammler	Beleg	Song spec.
31	20.04.1995	Nepal, Kalinchok	3150	whistleri 1	J. Martens	-	-
36	20.04.1995	"	3150	whistleri 2	J. Martens	-	-
58	22.04.1995	"	3150	whistleri 3	J. Martens	ZFMK 2000.028.	-
97	02.05.1995	Nepal, Chitre/ Deorali	2700	whistleri 3	J. Martens	-	-
103	02.05.1995	"	2700	whistleri 3	J. Martens	-	-
712	11.06.1997	Shaanxi, Taibai Shan	2100	omeiensis 1	J. Martens	-	-
713	11.06.1997	"	2100	omeiensis 2	J. Martens	-	-
714	11.06.1997	"	2100	omeiensis 3	J. Martens	-	-
715	11.06.1997	"	2100	omeiensis 4	J. Martens	-	-
761	20.06.1979	"	1450	soror 1	J. Martens	-	-
765	21.06.1997	"	1450	soror 2	J. Martens	-	-
777	25.06.1997	"	2500	valentini 1	J. Martens	-	-
780	25.06.1997	"	2500	valentini 2	J. Martens	-	-
787	26.06.1997	"	2500	valentini 3	J. Martens	-	-
790	27.06.1997	"	2500	valentini 2	J. Martens	-	-
795	27.06.1997	"	2550	valentini 2	J. Martens	-	-
801	28.06.1997	"	2550	valentini 4	J. Martens	c 56766	-
806	28.06.1997	"	2550	valentini 2	J. Martens	-	-
819	01.07.1997	"	1300	tephrocephalus 1	J. Martens	c 56767	-
820	01.07.1997	"	1300	tephrocephalus 2	J. Martens	c 56770	-
823	02.07.1997	"	1300	tephrocephalus (2)	J. Martens	-	-
825	02.07.1997	"	1300	tephrocephalus 2	J. Martens	-	-
830	02.07.1997	"	1300	tephrocephalus 1	J. Martens	c 56769	-
861	07.03.1998	Thailand, Mae Hong Song	600	tephrocephalus 1	J. Martens	c 59561	-
901	27.05.1998	Omei Shan	1850	omeiensis 4	J. Martens	c 57052	98/3: 14-17,5
904	29.05.1998	"	1050	soror 3	J. Martens	c 57060	98/5: 14,5-18,!
919	03.06.1998	"	3050	valentini 5	J. Martens	c 57056	98/11: 0-4,5
921	04.06.1998	"	1030	soror 4	J. Martens	c 57059	98/12: 18-21
922	05.06.1998	"	2330	omeiensis 5	J. Martens	c 57051	98/13: 13,5-16
925	06.06.1998	"	2100	omeiensis 4	J. Martens	c 57053	98/14: 22-24
927	07.06.1998	"	2100	omeiensis 6	J. Martens	c 57054	-
929	09.06.1998	"	1050	soror 5	J. Martens	c 57058	98/17: 14-18
943	12.06.1998	"	3000	valentini 6	J. Martens	c 57055	-
949	12.06.1998	"	3000	valentini 2	J. Martens	c 57057	-
2004	06.05.2000	Shaanxi, Taibai Shan	1300	tephrocephalus 3	J. Martens	c 59562	00/1: 22-25
2005	06.05.2000	"	1300	tephrocephalus 1	J. Martens	c 59563	-
2010	07.05.2000	"	1580	soror 6	J. Martens	c 59573	00/3: 0-4
2013	11.05.2000	Qincheng Shan	1200	soror 6	J. Martens	c 59577	00/5: 7-9
2019	12.05.2000	"	1200	tephrocephalus 1	J. Martens	c 59564	-
2020	12.05.2000	"	1200	soror 7	J. Martens	-	-

Tab. 5: Gewebe- und Blutproben aus der Gattung *Seicercus*; Fortsetzung.

Nr. (MAR)	Datum	Fundort	Höhe/ müNN	Haplotyp	Sammler	Beleg	Song spec.
2027	13.05.2000	"	1200	omeiensis 7	J. Martens	c 59570	00/6: 7,5-22,5
2028	13.05.2000	"	1200	tephrocephalus 1	J. Martens	c 59565	-
2029	13.05.2000	"	1200	tephrocephalus 4	J. Martens	-	-
2030	13.05.2000	"	1200	tephrocephalus 1	J. Martens	-	-
2031	13.05.2000	"	1200	soror 6	J. Martens	c 59579	-
2039	14.05.2000	"	1200	omeiensis 7	J. Martens	c 59571	-
2040	15.05.2000	"	1200	soror 5	J. Martens	c 59578	-
2042	19.05.2000	Omei Shan	1160	affinis 1	J. Martens	c 59581	00/13: 0-4,5
2043	19.05.2000	"	1160	soror 6	J. Martens	c 59574	00/13: 0-4,5
2045	21.05.2000	"	1090	soror 6	J. Martens	c 59575	00/13: 16-18
2046	21.05.2000	"	1250	soror 8	J. Martens	c 59576	-
2047	22.05.2000	"	1230	affinis 2	J. Martens	c 59580	00/15: 8-12
2049	23.05.2000	"	1780	omeiensis 8	J. Martens	c 59568	00/17: 10-13
2051	24.05.2000	"	2470	valentini 7	J. Martens	c 59567	00/18: 13-18
2071	29.05.2000	Wawu Shan	1480	omeiensis 7	J. Martens	c 59569	00/22: 5,5-8
2072	30.05.2000	"	2780	valentini 8	J. Martens	c 59566	00/23:16,5-19
Nr. (MAR)	Datum	Fundort	Höhe/ müNN	Haplotyp	Sammler	Beleg	Song spec.
2131	08.07.2000	Nepal, Maharijaon	3300	whistleri 4	M. Fischer	Mus. Erfurt	-
2132	08.07.2000	"	3300	whistleri 3	M. Fischer	Mus. Erfurt	-
2000.5.41	12.03.2000	SW Cambodia, Mt Kmaach	1200	soror 9	F. Steinheimer	NHM 2000.5.41	-
2000.5.42	13.03.2000	"	1200	omeiensis 9	F. Steinheimer	NHM 2000.5.41	-
2651	05.04.2001	Nepal, Bhoipur Distr.	2100	whistleri 5	J. Martens	c 61084	-
2652	05.04.2001	"	2100	whistleri 6	J. Martens	c 61085	-
2660	07.04.2001	"	2750	whistleri 3	J. Martens	-	-
2728	15.04.2001	"	2280	whistleri 5	J. Martens	c 61086	-
2729	15.04.2001	"	2280	whistleri 5	J. Martens	c 61087	-
2730	15.04.2001	"	2220	burkii 1	J. Martens	c 61082	01/15: 3-6-
2731	15.04.2001	"	2160	burkii 2	J. Martens	c61083	01/15: 6-11,!
2825	01.08.2001	Lianhua Shan	3100	valentini 2	Fang Y	-	-
2926	16.06.2001	Nepal, Bajura Distr.	3500	whistleri 7	M. Fischer	Mus. Erfurt	-
3258	10.05.2002	Wawu Shan	1950	omeiensis 4	J. Martens	-	-
3268	12.05.2002	"	2650	omeiensis 4	J. Martens	-	-
3283	14.05.2002	"	2650	valentini 2	J. Martens	-	-
3288							
3302							
3004	29.05.2002	Labahé	1950	omeiensis 4	J. Martens	-	-

Tab. 5: Gewebe- und Blutproben aus der Gattung *Seicercus*; Fortsetzung.

outgroups

76	28.04.1995	Nepal, Kaski Distr.	1000	<i>S. xanthoschistos</i>	J. M.	-	-
194	28.05.1995	Nepal, Myagdi Distr.	1350	<i>S. xanthoschistos</i>	J. M.	-	-
1944	15.09.1999	unknown, from aviary	-	<i>S. grammiceps</i>	fide R. Pfeifer	Dresden C 59823	-
2636	04.04.2001	Nepal, Bhojpur Distr.	2100	<i>S. castaniceps</i>	J. M.	Dresden C 56739	97/12: 12.5-21
764	20.06.1997	Shaanxi, Taibai Shan	1550	<i>P. davisoni</i>	J. M.	-	-
3240	29.04.2002	Yunnan, Jizu Shan	2200	<i>P. davisoni</i>	J. M.	Dresden C 61357	-
3286	16.05.2002	Sichuan, Longxi-Hongkou	1850	<i>P. davisoni</i>	J. M.	-	02/14: 21-23
903	29.05.1998	Sichuan, Omei Shan	1050	<i>P. ricketti</i>	J. M.	Dresden C 59793	98/5: 0-3
2781	24.04.2001	Nepal, Bhojpur Distr.	380	<i>P. cantator</i>	J. M.	Dresden C 61354	-
535	23.08.1997	France, Pyrénées-Orientales	1000	<i>P. collybita</i>	J. M.	-	-
701	08.06.1997	Shaanxi, Taibai Shan	1350	<i>P. reguloides</i>	J. M.	-	97/1: 16-18
767	21.06.1997	"	1450	<i>P. reguloides</i>	J. M.	Dresden C 56735	97/14: 10-14
2635	04.04.2001	Nepal, Bhojpur Distr.	2100	<i>P. reguloides</i>	J. M.	-	-
381	29.05.1996	Qinghai, Bei Shan	2500	<i>P. armandii</i>	J. M.	-	96/9: 21-24.5
2003	06.05.2000	Shaanxi, Taibai Shan	1300	<i>P. armandii</i>	J. M.	-	-
1399	03.07.1993	Russia, sources of Ussuri	600	<i>P. proregulus</i>	A. A. Nazarenko	-	-
353	24.05.1996	Qinghai, Bei Shan	2300	<i>P. kansuensis</i>	J. M.	Dresden C 56773	-
357	24.05.1996	"	2300	<i>P. kansuensis</i>	J. M.	Dresden C 56774	-
2646	05.04.2001	Nepal, Bhojpur Distr.	2100	<i>P. simlaensis</i>	J. M.	Dresden C 61355	-
2648	05.04.2001	Nepal, Bhojpur Distr.	2100	<i>P. simlaensis</i>	J. M.	Dresden C 61356	-
733	15.06.1997	Shaanxi, Taibai Shan	3050	<i>P. yunnanensis</i>	J. M.	Dresden C 56748	-
737	15.06.1997	"	3050	<i>P. yunnanensis</i>	J. M.	Dresden C 56749	-
1377	May/June 93	Russia, middle Amur	-	<i>P. schwarzi</i>	A. A. Nazarenko	-	-
1378	May/June 93	"	-	<i>P. schwarzi</i>	A. A. Nazarenko	-	-
1379	May/June 93	"	-	<i>P. schwarzi</i>	A. A. Nazarenko	-	-
1380	May/June 93	"	-	<i>P. schwarzi</i>	A. A. Nazarenko	-	-
3317	24.06.2002	Nepal, Humla Distr.	2900	<i>P. occipitalis</i>	M. Fischer	Erfurt 02/132	-
3320	22.06.2002	"	2900	<i>P. occipitalis</i>	M. Fischer	Erfurt 02/145	-
1917	23.07.1999	Czech Republic, SW Bohemia	-	<i>P. trochilus</i>	J. M.	-	-
3092	29.08.2002	Germany, Lake of Constance	800	<i>P. trochilus</i>	D. T. Tietze	-	-

2.1.2 Aufbereitung von Probenmaterial

2.1.2.1 Extraktion von DNA

Für die Extraktion von DNA lagen mir sowohl Muskelgewebe- als auch Blutproben vor. Die Extraktion wird hier für Muskelgewebe beschrieben. Verwendet wurde für die DNA-Extraktion ein Preparation Kit von Boehringer (High Pure PCR Template Preparation Kit, Reagenzien s. u.).

1. Ein kleines Stück Muskelgewebe wird mit dem Skalpell fein zerkleinert und in ein Reagenzgefäß mit 200 µl Lyse-Puffer gegeben. Der Probe wird 40 µl Proteinase-K-Lösung zugegeben und dies gut durchmischt. Dieser Ansatz wird bei 55°C über Nacht im Schüttler aufbewahrt. Danach sollte das Muskelgewebe vollständig zersetzt sein.
2. Dem Ansatz werden 200 µl Binding-Buffer zugegeben und dieser für 10 min bei 72°C in den Schüttler gestellt. Die aus dem Gewebe extrahierte DNA bindet hierbei an den Binding-Buffer. Danach werden dem Ansatz 100 µl Isopropanol zugegeben, das ganze gut durchmischt und die Lösung in ein auf ein Auffanggefäß aufgesetztes High-Tube-Filter überführt.
3. In der Mikrozentrifuge werden die Proben 1 min bei 8000 Umdrehungen zentrifugiert. Die DNA-Moleküle werden hierbei im Filter absorbiert, der Überstand wird verworfen, und das Filter-Tube auf ein neues Auffanggefäß gegeben.
4. Die im Filter absorbierte DNA wird zunächst mit 500 µl Inhibitor-Removal-Buffer erneut zentrifugiert (1 min bei 8000 Umdrehungen).
5. In zwei aufeinander folgenden Schritten wird die DNA im Filter-Tube mit je 500 µl Washing-Buffer gewaschen (je 1 min bei 8000 Umdrehungen). Nach dem zweiten Waschen wird das leere Filter-Tube nochmals für 30 s bei 13000 Umdrehungen zentrifugiert, um Reste von Washing-Buffer zu entfernen.
6. Das Filter-Tube wird auf ein neues Eppendorff-Auffanggefäß gegeben, in den Filter werden dann 200 µl auf 72°C vorgewärmter Elution-Buffer gegeben und der Ansatz erneut zentrifugiert (1 min bei 8000 Umdrehungen). Hierbei löst der Elution-Buffer die im Filter gebundene DNA, diese liegt im Überstand gelöst vor.

Die Extraktion von DNA aus Blut unterscheidet sich nur in den ersten Schritten von dem ausgeführten Schema. 200 µl Blutprobe werden direkt in 200 µl Binding-Buffer überführt, dem Ansatz 40 µl Proteinase-K-Lösung zugegeben und dieser 10 – 30 min bei 72°C im Schüttler aufbewahrt. Nach Zusatz von 100 µl Isopropanol wird mit der Probe entsprechend

wie bei der Extraktion aus Gewebe verfahren. Versuchsweise habe ich verschiedene Chargen Blutproben bei der Extraktion genau wie Gewebeproben behandelt. Es zeigte sich im Bezug auf die extrahierte DNA-Menge weder eine Verbesserung noch eine Verschlechterung gegenüber dem Extraktionsschema für Blutproben.

2.1.2.2 Polymerase-Chain-Reaction (PCR)

In der PCR wurde ein etwa 700 bp langes Fragment des Cytochrom-b-Gens amplifiziert.

Verwendet wurden hierzu die folgenden Primer:

L14814-Cytb (5'-AAA AAG CTT CCA TCC AAC ATC TCA GCA TGA TGA AA-3',
Kocher et al. 1989)

H 15547-Cytb (5'-AAT AGG AAG TAT CAT TCG GGT TTG ATG-3', Edwards et al. 1991).

Für die PCR wurden 0.2 µl „Ready to go PCR-beads“ (Pharmacia Biotech, Reagenzien s. u.) verwendet, denen 4-6 µl DNA-Lösung, je 0,5 µl Primer Lösung und 17-19 µl aqua dest. zugegeben wurden. Der fertige Ansatz enthält schließlich 25 µl-Lösung und wird zuletzt mit 15 µl Flüssigwachs überschichtet und in den Cycler gegeben. Die PCR-Bedingungen waren für die meisten Proben wie folgt:

1. 2'00'' - 94°C; 2. 0'45'' - 92°C; 3. 1'00'' - 50°C; 4. 1'30'' - 72°C; 35 Zyklen (Schritte 2-4);
5. Temperatur bei 4°C halten.

Das PCR-Produkt liegt danach im gelösten Zustand vor und kann aufgereinigt werden.

Zur Überprüfung der DNA-Konzentration werden PCR- bzw. Aufreinigungsprodukte auf ein Agarose-Ethidiumbromid-Gel aufgetragen. Die Proben werden bei 120-150V 20 Minuten (kleines Gel) bis 1 h (großes Gel) laufen gelassen. DNA-Banden auf dem Gel werden unter UV-Licht sichtbar und photographisch dokumentiert.

Aus manchen Proben wurde das untersuchte Cyt-b-Fragment in zwei Schritten amplifiziert, so dass zwei kürzere PCR-Produkte erhalten wurden. Hierfür wurden zwei zusätzliche Primer verwendet:

L15087-Cytb: 5'-TAC TTA AAC AAA GAA ACC TGA AA-3' (Edwards et al. 1991)

H15149-Cytb: 5'-AAA CTG CAGCCC CTC AGA ATG ATA TTT GTC CTC A-3' (Kocher et al. 1998)

Das erste Fragment erhält man mit der Primer-Kombination L14814 und H15149, das zweite Fragment mit der Kombination L15087 und H15547. Angewendet wurde dieses Verfahren

meist, wenn das komplette Fragment auch nach Änderung der Annealing-Temperatur nur in geringer Konzentration vorlag. Die kleineren Fragmente erhält man fast stets in recht hoher Konzentration als PCR-Produkt, allerdings oftmals begleitet von unerwünschten Nebenprodukten (Mehrfachbanden, Abb. 8, Charge 1). Dann musste die gewünschte Bande aus dem Gel ausgestochen werden (s.u. “Ausstechen”).

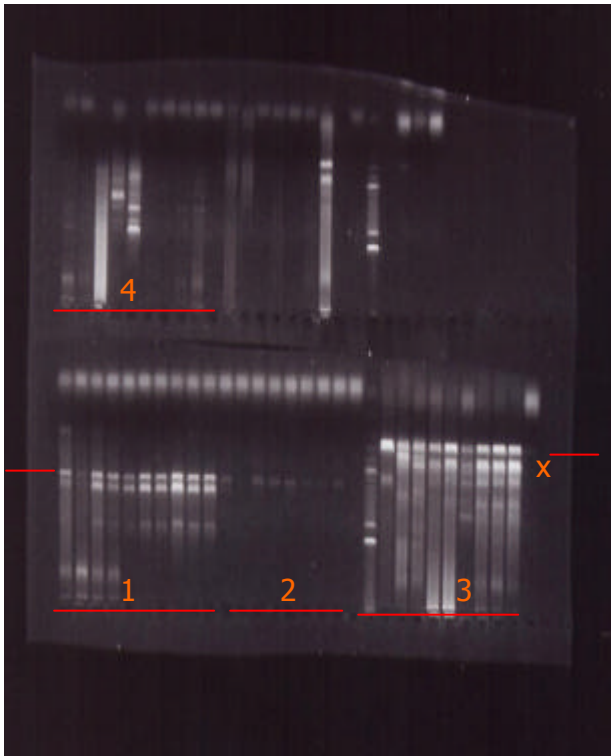


Abb. 8: Agarose-Ethidiumbromid-Gel zur Kontrolle der PCR Produkte, Amplifikation von Cytochrom-b, einzelne Chargen sind durch Nummern gekennzeichnet; Charge 1: Fragment 1, *Parus minor*, Japan: Mehrfachbanden, die Cytochrom-b-Bande ist markiert (Pfeil); Charge 2: verschiedene Samples, eine Cytochrom-b-Bande, sehr schwach; Charge 3: Fragment 2, Mehrfachbanden und verunreinigte Primer (schwache Bande in Nullprobe, gekennzeichnet mit X); Charge 4: Fragment 3, verschiedene Samples, kein einheitliches Bandenmuster, Primerbindung unspezifisch.

2.1.2.3 Aufreinigung

Vor der Aufreinigung werden die einzelnen Proben auf einem Agarose-Ethidiumbromid-Gel (s.u.) auf ihren Gehalt an DNA überprüft. Dem PCR-Ansatz werden 5 µl entnommen und auf das Gel aufgetragen. Ein kleines Gel läuft bei 130 – 140 mV etwa 15 min, ein großes Gel entsprechend länger (etwa 45 min). Im Idealfall sollte für jede Probe unter UV-Licht eine einzige gut sichtbare Bande bei etwa 700 bp (Orientierung mit einer 100 bp-Leiter, Abb. 8) auf dem Gel zu sehen sein. Bei schwachen Banden ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass nach der Aufreinigung kaum bis keine DNA mehr im Ansatz vorhanden ist (Abb. 8, Charge 2).

Liegt für eine Probe mehr als eine Bande vor, muss die gewünschte 700 bp-Bande aus dem Gel ausgestochen und gesondert aufgereinigt werden (s.u. "Ausstechen").

Zur Aufreinigung der PCR-Produkte wurde ein zweiter Kit von Boehringer verwendet (High Pure TM PCR Product Purification, Reagenzien s.u.).

1. Das PCR-Produkt wird mit der fünffachen Menge (100 µl) Binding-Buffer versetzt und in ein auf ein Auffanggefäß aufgesetztes High-Filter-Tube überführt. Dies wird 1 min bei 13000 Umdrehungen zentrifugiert.
2. Anschließend wird das PCR-Produkt zweimal mit Washing-Buffer versetzt (1. Schritt 500 µl, 2. Schritt 200 µl) und beide Male mit 13000 Umdrehungen 1 min zentrifugiert.
3. Im letzten Schritt werden 50 µl Elution-Buffer in das High-Filter-Tube gegeben und erneut 1 min bei 13000 Umdrehung zentrifugiert. Das aufgereinigte PCR-Produkt liegt nun im Auffanggefäß vor.

Die Konzentration des PCR-Produktes wird durch Auftragen auf ein Agarose-Gel überprüft. Die Stärke der DNA-Banden unter UV-Licht ist ein ungefähres Richtmaß für die Menge an vorzulegender DNA in der Sequenzierreaktion (s.u.).

2.1.2.4 Ausstechen von Banden

Liegen mehrere PCR-Produkte in einem Ansatz vor (Abb. 8, Charge 1), kann die gewünschte Bande aus dem Agarose-Gel ausgestochen und anschließend aufgereinigt werden.

Abpipettieren der Bande aus einem Low-melting-Gel hat sich als wenig brauchbare Methode erwiesen. Daher sei im Folgenden die Methode des Ausstechens beschrieben.

Die gewünschte Bande (Leiter!) wird mit einem zuvor abgeflammtten Skalpell aus dem Agarose-Gel ausgeschnitten und in ein Eppendorff-Reagenzgefäß überführt. Diesem wird 300 µl Binding-Buffer zugegeben und der Ansatz bei 56°C für mindestens 10 min in den Schüttler gegeben. Im Abstand von einigen Minuten sollte die Probe mehrfach gut durchmischt werden, damit sich das Agarose-Gel-Stück komplett auflöst. Dann wird der Ansatz in ein High-Filter-Tube gegeben und weiter verfahren wie unter "Aufreinigung" beschrieben.

2.1.2.5 Sanger-Reaktion

Je nach Stärke der Banden auf dem Aufreinigungsgel (entspricht DNA-Konzentration in der Vorlage) wird in der Sanger-Reaktion mehr oder weniger DNA eingesetzt (Tab. 6). Die Menge an Big-Dye sollte möglichst niedrig gewählt werden (geringer Verbrauch), kann aber bei hohen DNA-Konzentrationen (starke Banden) erhöht werden, da sonst mitunter die Nucleotide zu schnell verbraucht sind, und die Sequenzen bereits bei hundert Basenpaaren abbrechen können.

Tab. 6: Mengenverhältnisse von Reagenzien für Sanger-Reaktion (alle Angaben in μl).

	Schwache Banden	Normale Banden	Starke Banden
DNA	8-10	4-5	2-3
Primer	0,5	0,5	0,5
Big Dye	3	3	3
H ₂ O (dest.)	6,5-8,5	11,5-12,5	13,5-14,5

2.1.2.6 DNA-Fällung

1. Zugabe von 7 μl Ammoniumacetatlösung (0,7 molar) zum Produkt aus Sanger-Reaktion
2. Zugabe von 70 μl Ethanol, 100%; den Ansatz vortexen und mindestens 15 Minuten auf Eis legen
3. Bei 13000 Umdrehungen 15 Minuten zentrifugieren
4. Den Überstand verwerfen und 200 μl Ethanol, 70% zugeben, um das Pellet zu waschen
5. Erneut bei 1300 Umdrehungen für 1 Minute zentrifugieren
6. Den Überstand verwerfen, möglichst wenig Ethanol-Rückstand im Gefäß überlassen
7. In der Vakuumzentrifuge 10 Minuten auf "Low" zentrifugieren. Falls noch Ethanol-Tröpfchen in der Probe vorhanden sind, kann ggf. weitere 2 Minuten zentrifugiert werden.
8. 4 μl Loading-Dye in das Reaktionsgefäß geben und gut vortexen, um die DNA aufzunehmen
9. Aufbewahrung im Gefrierschrank bis zur Sequenzierung

2.1.2.7 Sequenzierung

Die Proben werden auf einem Polyacrylamid-Gel bei 2700 V und 51°C für 4 h laufen gelassen. Vor dem Auftragen müssen die Proben für 3 Minuten bei 93°C denaturiert werden.

Polyacrylamid-Gel, 4%

18 g Harnstoff

7,5 ml Acrylamid-Lösung (30%)

6,5 ml TBE Puffer (10x)

23 ml H₂O bidest.

2.1.3 Auswertung

Die DNA-Sequenzen werden mit Sequence-Navigator überprüft. Homologe Abschnitte der Sequenzen können in einem Layout über Alignments untereinander geordnet werden. Jede einzelne Substitution wurde visuell überprüft und im Einzelfall manuell korrigiert.

Phylogenetische Analysen wurden nach verschiedenen Rekonstruktionsverfahren durchgeführt: Maximum Parsimony (MP, PAUP 4.0.1 of Swofford 2001), Neighbor Joining (NJ, Saitou and Nei 1987; PAUP 4.0.1 of Swofford 2001) und Maximum Likelihood (ML mit Tree Puzzle, Schmidt et al. 2000). Die Robustheit der MP- und NJ-Phylogenien wurde durch bootstrapping ermittelt (ML, NJ: 1000 bootstrap replicates) bzw. bei ML-Rekonstruktionen durch quartet puzzling (1000 puzzling steps, Strimmer und von Haeseler 1996).

2.1.3.1 Wahl des passenden Substitutionsmodells (Modeltest 3.04.)

Für alle drei Datensätze wurde zunächst mit dem Programm Modeltest 3.04 (Posada und Crandall 1998) aus 56 Substitutionsmodellen das am besten passende ausgesucht. Modeltest 3.04 errechnet für alle eingegebenen Sequenzen zwei "beste Substitutionsmodelle" nach einem General Information Criterion (GIC) und Akaike Information Criterion (AIC). Beide unterscheiden sich dadurch, ob von genesteten oder nicht genesteten Modellen ausgegangen wird. Für alle drei Datensätze ermittelte Modeltest das Substitutionsmodell nach Tamura-Nei (TrN, Tamura und Nei 1993) nach mindestens einem der beiden Verfahren als das am besten geeignete. Geringe Unterschiede zwischen den Datensätzen bestehen in einzelnen Parametern, die Modeltest zusätzlich ermittelt: gamma shape Parameter α (TrN + G) und der Anteil invariabler Sites I (TrN + I). Für den Datensatz der *Seicercus*-Sequenzen wurde Modeltest zweimal angewendet: 1. für die gesamte Innengruppe (alle Haplotypen des *S. burkii*-Komplexes), Modell: TrN + I; 2. für alle *Phylloscopus*- und *Seicercus*-Sequenzen, wobei

jedes Taxon nur durch einen Haplotypen (den häufigsten) repräsentiert war, Modell: TVM + G. Die Maximum Likelihood Settings für die Auswertung der verschiedenen Datensätze sind in Tabelle 7 aufgeführt.

Tab. 7: Maximum Likelihood Settings für vier molekulare Datensätze (Cytochrom b) nach Modeltest 3.04

Modell	Regulus TrN + G	Parus major TrN + I + G	Seicercus burkii s. l. TrN + I	Seicercus/ Phylloscopus TVM + G
π_A	0,2824	0,2774		0,2749
π_C	0,3204	0,3575		0,3547
π_G	0,1395	0,1451		0,1453
π_T	0,2576	0,22		0,2251
gamma				
shape				
parameter				
(G)	0,2752	0,9302	-	0,1669
invariable				
sites (I)	-	0,638	0,7188	0,638
Rate matrix				
R(a) [A-C]	1	1	1	1,016
R(b) [A-G]	3,043	4,232	14,353	7,959
R(c) [A-T]	1	1	1	0,745
R(d) [C-G]	1	1	1	0,093
R(e) [C-T]	6,005	8,399	9,001	8,399
R(f) [G-T]	1	1	1	1

2.1.3.2 Kalibrierung einer molekularen Uhr

Literaturwerte für die Substitutionsrate des mitochondrialen Cytochrom-b schwanken zwischen 2% pro Millionen Jahre bei Singvögeln und Spechten (Moore und DeFilipis 1997) sowie bei Gänsen (Shields und Wilson 1987), 1,6% pro Millionen Jahre bei Kleidervögeln der Familie Drepanididae, (Fleischer et al. 1997) und 0,7 – 1,7% pro Millionen Jahre bei Kranichen (Krajewski und King 1995). Die meisten dieser Eichungen stützen sich auf paläontologische Daten als Eichmarken für die Aufspaltungen phylogenetischer Linien (vgl auch van Tuinen und Hedges 2001). Einzig die Kalibrierung von Fleischer et al. (1997) basiert auf paläogeographischen Daten, dem geologischen Alter verschiedener Inseln des Haiwaiianischen Archipels. Eine solche Methode ist für die Alterseinschätzung relativ rezenter Arten auch die einzig sinnvolle, da fossile Befunde für solch junge Singvogel-Gruppen i.d.R. nicht vorliegen. Die in meiner Arbeit aufgestellte Kalibrierung für die Substitutionsrate des

Cytochrom-b basiert dementsprechend ebenfalls auf paläogeographischen Daten.

Vorgenommen wurden diese Berechnungen nur für die Gattung *Regulus*. Die die daraus resultierende Substitutionsrate für das sequenzierte Cytochrom-b-Fragment werde ich für die beiden anderen Taxa (*Parus major* und *Seicercus*) übernehmen.

Folgende Aufspaltungsereignisse wurden anhand paläogeographischer Daten als Eichpunkte festgelegt:

- Trennung der nearktischen Vorfahren von *R. satrapa* und der paläarktischen Vorfahren von *R. regulus* und *R. teneriffae*: Öffnung der Bering-Straße. Fossilfunde von Diatomeen und Mollusken datieren die letzte Öffnung der Bering-Straße vor den Eiszeiten auf 4,7 – 7,4 Mya (Marinkovich und Gladenkov 1999). Für die Kalibrierung wurden beide Extremwerte verwendet.
- Trennung der ostpaläarktischen Subspezies und westpaläarktischen Subspezies von *R. regulus*: Frühe kontinentale Vereisungen gegen Ende des Pliozäns vor 2,4 Millionen Jahren (West 1988, Shackleton et al. 1984, Moreley und Dworetzky 1991). Diese markieren den Beginn der Teilung des pliozänen eurasiatischen Nadelwaldgürtels in ein östliches und ein westliches Refugialgebiet während des Pleistozäns (Haffer 1982). Der Beginn des Pleistozäns ist aufgrund von Untersuchungen an kältenliebenden Nanoplankton-Arten auf 1,68 Millionen Jahre zurückliegend geschätzt (Aguirre und Pasini 1985). Erste längere Kaltzeiten mit großflächigen Vereisungen fanden jedoch bereits während des Pliozäns statt (Ruddiman und Raymo 1988, Sato et al. 2002). Der Rückgang tertiärer Wälder in Nordwest-Europa setzte mit einer Kälteperiode vor 2,4 Millionen Jahren ein (West 1988). Die z.T. isolierten Teilareale der ostasiatischen pleistozänen Waldrefugien entsprechen bereits den heutigen Verbreitungsgebieten der dort heimischen Subspezies *japonensis*, *tristis* und der *himalayensis*-Gruppe (Nazarenko 1990).
- Früheste Besiedlung der Azoren, Trennung der kontinentalen Subspezies *regulus* von den Azoreanischen Populationen: Alter der Ostgruppe von São Miguel. Der Ostteil São Miguels ist nach paläomagnetischen Messungen der älteste Teil der Insel und vor etwa 0,7 Millionen Jahren entstanden (Johnson et al. 1998).

- Früheste Besiedlung der Zentral-Gruppe der Azoren, Trennung der Haplotypen von *R. r. azoricus* und *R. r. sanctae-mariae* von jenen von *R. r. inermis*: geologisches Alter von Faial und Pico. Das geologische Alter der beiden südlichen Inseln der Zentral-Gruppe ist mit ungefähr 300 000 Jahren angegeben (Borges und Brown 1999).

Bei konstanter Substitutionsrate (likelihood ratio test, tree puzzle, Schmidt et al. 2002) sollten diese Altersangaben mit den mittleren genetischen Distanzen zwischen den entsprechenden *Regulus*-Taxa korrelieren. Anhand dieser Daten wurde die mittlere Substitutionsrate des sequenzierten Cyt-b-Fragments ermittelt. In der Auswertung meiner Daten und in der Diskussion werde ich begrifflich strikt trennen zwischen „Substitutionsrate“ und „Sequenzunterschieden“. Letztere sind proportionale Unterschiede zwischen Gensequenzen (n Substitutionen pro x sequenzierte Basenpaare, „proportional difference“) und werden in Prozent angegeben. Die Substitutionsrate bezieht sich auf genetische Distanzwerte, die keine absoluten Sequenzunterschiede darstellen, sondern nach verschiedenen Modellen korrigiert sind (in meiner Arbeit Tamura-Nei-Distanzen). Auch die von Fleischer et al. (1997) errechnete Substitutionsrate – obwohl stets mit 1,6% zitiert – bezieht sich auf genetische Distanzwerte, in diesem Fall Kimura-2-Distanzen, und ist von den Autoren auch korrekterweise mit 0,016 K2-Distanz/ Millionen Jahre angegeben worden.

2.2 Bioakustik

Die sonagraphische Untersuchung verlangt zunächst eine eindeutige Definition der untersuchten akustischen Merkmale und Gesangsstrukturen. Da einzelne Begriffe insbesondere in der englischsprachigen Literatur mitunter unterschiedlich angewandt werden, werden im Folgenden die grundlegenden Definitionen für die in meiner Arbeit untersuchten akustischen Merkmale vorangestellt.

2.2.1 Definitionen

Reviergesang: territoriale komplexe Lautäußerung vieler Passeriformes, zusammengesetzt aus verschiedenen Elementen oder Abschnitten

Ruf: wenig komplexe Lautäußerung, kurz, einzeln oder in Serie vorgetragen, selten in territorialem Kontext.

Element: kleinste Einheit des Reviergesangs, im Sonagramm als durchgängige Schwärzung erkenntlich; verschiedene gruppenspezifische Elementtypen unterscheidbar anhand Frequenzumfang, Frequenzverlauf und Frequenzmodulation; für charakteristische Elementtypen bei *Regulus* und *Parus* s.u..

Strophe: komplexe Einheit aus verschiedenen Elementen bzw. Abschnitten in charakteristischer, meist art- oder populationstypischer Anordnung, Strophen durch Pausen voneinander getrennt.

Syntax: fixe Anordnung bzw. Reihenfolge von Elementen bzw. Abschnitten einer Strophe.

Phrase: Serie eines einzelnen Elementtyps, Syntax: AAAAA, phrasierte Strophen oder Gesänge.

Triller: Sonderform einer Phrase, zusammengesetzt aus sehr kurzen Elementen, die oft schnell einander gereiht sind, typischer trillernder Höreindruck.

Elementgruppe: Gruppe aus zwei oder mehreren verschiedenen Elementtypen in regelmäßiger oft alternierender Anordnung, oft gereiht, Syntax z.B.: AB AB AB oder ABC ABC; in meiner Arbeit werde ich für solche Typen auch den Ausdruck „gruppierte Strophen“ im Gegensatz zu „phrasierten Strophen“ verwenden.

Motiv: Elementgruppe aus mehreren Elementtypen ohne regelmäßige Anordnung, tritt nicht gereiht auf, wird aber stets als Einheit verwendet, z.B. Schlußteile von *R. regulus*.

Repertoire: Die Gesamtheit der intra- bzw. interindividuellen Variation einer bestimmten Lautäußerung, z.B. Rufrepertoire = Gesamtheit aller Ruftypen eines Individuums/ einer Population, Strophenrepertoire = Gesamtheit aller Strophentypen eines Individuums/ einer Population.

Dialekt: mikrogeographische Gesangsvariation, Dialekte können sich geographisch überschneiden (d.h. zwei oder mehrere Dialekttypen in einem Gebiet nebeneinander vorkommen), reaktionsauslösende Parameter sind von Dialektgrenzen nicht oder nur wenig beeinflusst.

Regiolekt: makrogeographische Gesangsvariation, im Gegensatz zu Dialekten i.d.R. keine geographische Überlappung (außer in sekundären Kontaktzonen), reaktionsauslösende Parameter divergieren zwischen Regiolekten (Martens 1996).

Zusätzlich werden verschiedene Begriffe für charakteristische Gesangsstrukturen der drei Vogelgruppen eingeführt.

Goldhähnchen- *Regulus*

Unit: diskrete Gesangseinheit oder – abschnitt, durch Frequenz- und Zeitmerkmale, Syntax oder Elementtypen deutlich von voran- oder nachstehenden Abschnitten zu unterscheiden.

Subsong: angeborene Lautäußerung, Repertoire aus verschiedenen Rufen und Motiven oft in langen Serien vorgetragen, wird meist im Frühjahr und Herbst außerhalb der Brutperiode geäußert, keine territoriale Funktion, wohl aber Mittel sozialer Interaktion (Thaler, in Glutz v. Blotzheim und Bauer 1992).

Weija-Motiv, Weija-Schnörkel: Subsongmotiv der Sommergoldhähnchen (*R. ignicapillus*), kurzer ein- bis zweiteiliger, obertonreicher Ruf mit quäkendem Charakter.

Schlußteile: variable Subsongmotive von *R. regulus*, *R. satrapa* und *R. teneriffae*, im Reviergesang stets am Ende der Strophe.

Im Gegensatz zum Begriff „Schlußteile“ ist der Begriff „Hauptteil“ für die vergleichend bioakustische Betrachtung der Reguliden sehr ungenau, da er schon im intraspezifischen Populationsvergleich, im interspezifischen Vergleich fast immer verschiedene, nicht notwendigerweise homologe Strukturen bezeichnet. Ich werde mitunter die Begriffe „Einleitung“ oder „Mittelteil“ verwenden, diese sind dann jedoch ausschließlich im Bezug auf ihre Stellung in der Strophensyntax zu verstehen.

2.2.1.1 Elementtypen

Für die viele Vogelgruppen lassen sich charakteristische Elementtypen des Reviergesangs beschreiben, die innerhalb einer Spezies oder einer Gattung wenig variabel sind. Für den Vergleich nahe verwandter Arten eignen sich beispielsweise Elementtypen, die von angeborenen Rufen abgeleitet sind, wie z.B. die einleitenden Rufe von Garten- und Waldbaumläuferstrophe (Thielcke 1964), oder die Subsongmotive der paläarktischen Reguliden (Becker 1978a, Thaler 1990, Päckert et al. 2001). Martens et al. (1998) teilen das Element-Repertoire der kontinentalen Wintergoldhähnchen in vier Haupttypen ein, aus denen sich überall im Verbreitungsgebiet der Gesangshauptteil zusammensetzt.

Verschiedene diagnostische Elementtypen der Gattungen *Regulus* und *Parus* sind in Abb. 9 und 10 beschrieben. Anhand der Elementzusammensetzung können individuelle Strophentypen aber auch die Repertoires mehrerer Populationen unterschieden werden. Im *Seicercus burkii*-Komplex wurden aufgrund des immensen Elementrepertoires nur die Trillerelemente von phrasierten Strophen vermessen und charakterisiert (siehe Ergebnisse, *Seicercus* 3.3.2.2.3 „Trillerstrophen“).







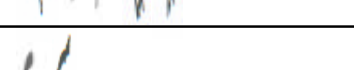

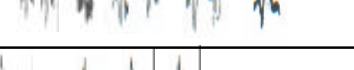







A		a	kurzer Klick, meist nach unten offener Haken (A); auch kurzer Abstrich oder wenig modulierter Klick (a).
B		b	rufähnlich, schrill, viele Modulationen (B), oft sehr zahlreich und eng, dann piffähnlich (b).
C			reintoniger Piff mit Abstrich
D			reintoniger Piff ohne Abstrich
E		e	Doppelhaken, steiler Frequenzanstieg, oft mit Oberton; Haken am Anfang bzw. am Ende oft verkürzt oder fehlend (e).
F			steiler Abstrich, kann mit nach oben offenem Haken enden
G			kurzer, schwach ansteigender Klick
H			doppelt moduliert, im Sonagramm mit tiefer Kerbe, v-förmig
I			Haken mit vertikalem Aufstrich und steilem Abstrich, breiter Umfang; Abstrich oft stark frequenzmoduliert
J			einfacher lauter Abstrich, schwach sinusförmig.
K		k	kurzer Piff mit vertikalem Aufstrich und Oberton (K); terminaler Piff oft stark verkürzt (k).
L			Haken nach unten offen, endet auf lang gezogener Trägerfrequenz
M			kurzer Haken mit steilem Auf- und vertikalem Abstrich
S			mäßig frequenzmoduliertes Element mit vertikalem Aufstrich, typisch für Sommergoldhähnchen
T			nach unten offener Haken, gedehnt, leicht abfallend
W			stark moduliertes, gedehntes Element mit Oberton, ähnlich dem Weija-Schnörkel von <i>R. ignicapillus</i> .

Abb. 9: Elementtypen in Reviergesängen der Gattung *Regulus*.

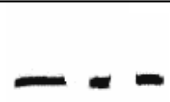
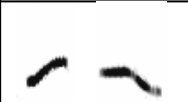








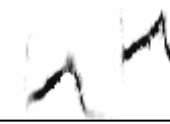
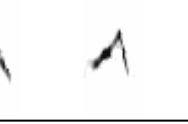
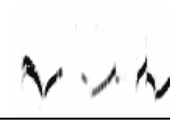
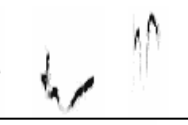


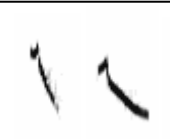



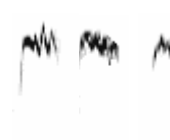

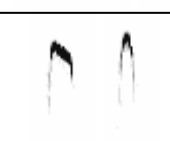

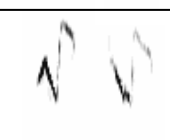
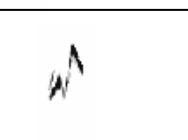
		A (a)	Breitbandig, konstante Frequenz (kann leicht steigen oder fallen)
		B (b)	Breitbandig, mit Abstrich
		C (c)	Haken, nach unten offen, kurz (können auch bogenförmig sein)
		D (d)	Breitbandig, mit Aufstrich
		E (e)	Stark moduliert, schrill
		F (f)	Haken, nach unten offen, gedehnt
		G (g)	v-förmig, deutliche Kerbe (auch gestaucht bzw. gedehnt, moduliert)
		H (h)	Haken, nach unten offen, breit und hoher Frequenzumfang (Abstrich oft moduliert)
		I (i)	Steil abfallendes Element, ähnlich H ohne Aufstrich, (oft moduliert)
		K (k)	2 - 3-fach moduliert, n- bzw. m- förmig, geringer Frequenzumfang
		L (l)	mehrfach moduliert, meist mit Aufstrich
		M (m)	Haken, eng, hoher Frequenzumfang
		N (n)	z-förmig, gedehnt

Abb. 10: Elementtypen in Reviergesängen der Kohlmeise, *Parus major*.

2.2.1.2 Homologisierung von Gesangsstrukturen

Thielcke (1966) diskutierte Homologie von Gesangsstrukturen erstmals anhand von gängigen Homologiekriterien: Lage innerhalb des Frequenzspektrums, spezifische Qualität von Klang oder Frequenzverlauf, Ontogenese.

Gesangsmerkmale können demnach folgende Homologiekriterien erfüllen:

- gleiche Ontogenese, z.B. während des Jugendgesangs oder Ableitung von angeborenen Rufen im gleichen Verhaltenskontext
- gleiche spezifische Qualität von Frequenzmerkmalen oder Klangcharakteristik
- Verbindung durch Zwischenformen, z.B. bei klinaler Gesangsvariation

In späteren Untersuchungen an Wald- und Gartenbaumläufers (*Certhia familiaris*, *C. brachydactyla*) griff Thielcke auf eben diese Homologiekriterien zurück (Thielcke 1964, 1965). Insbesondere wenn sich Reviergesangselemente von angeborenen Rufen nahe verwandter Spezies ableiten lassen, kann Homologie oft eindeutig postuliert werden.

Auf ähnliche Weise sind Gesangsbausteine innerhalb der Gattung *Regulus* z.T. sehr präzise in ethologischen und bioakustischen Studien homologisiert worden (Thaler 1990, in Glutz v. Blotzheim und Bauer 1992; Becker 1978a) allerdings nie anhand sonographischer Messungen. Beispielsweise besitzen alle Reguliden außer *R. calendula* obertonreiche Subsongmotive, die sich in vergleichenden bioakustischen Untersuchungen von Becker (1974, 1978) und Thaler (1979, 1990) als homolog herausgestellt haben. Sie werden erstens stets im gleichen Verhaltenskontext entweder ausserhalb der Brutsaison oder in extrem aggressiver Stimmung oder vor und während der Kopula vorgetragen. Sie umfassen zweitens alle denselben weiten Frequenzbereich und enthalten fast stets obertonreiche Elemente mit quäkendem Klangcharakter. Schließlich sind sie sämtlich angeboren und entwickeln sich fließend aus dem Jugendgesang zu einem einzigen „Weija“-Motiv bei *R. ignicapillus* bzw. zu einem Repertoire verschiedener Motive bei *R. regulus* und *R. satrapa*. Die letzten beiden fügen diese Motive stets als Schlußteil an die Reviergesangsstrophe.

2.2.2 Aufnahmegeräte

Aufnahmegeräte

Verschiedene Modelle der UHER Serie; 2) Nagra SN; 3) Sony Walkman WM D6-C; 4) Portable Mini Disc Recorder Sharp MD MT-15.

Mikrofone

I) Sennheiser MD 211 N; II) Telinga Pro III; III) Yoga CE; IV) Sennheiser ME

Reflektoren

a) Parabol-Reflektor $\varnothing = 80$ cm; b) Plastik-Reflektor $\varnothing = 60$ cm.

Lautsprecher

A) Sony SRS-38; B) SABA CAS 3

Die in meiner Arbeit bearbeiteten Aufnahmen wurden auf verschiedenen Reisen mit folgenden Gerätschaften gemacht.

1 I a A: Nepal 1970, 1973;

2 II b A: Russland 1990, 1996; Kirgisien 1993; Nepal 1995, 2001; China 1996, 1997, 1998, 1999, 2000, 2002 (alle J. Martens);

3 II b A: Rußland 1996; Japan 1996; Madeira 1998 (alle M.P.).

4 III/ IV B: Azoren 2000, 2001; Taunus 2000, 2001, 2002; Tschechien 2001 (alle M.P.)

2.2.3 Sonographische Messungen

Alle Tondokumente wurden sonographisch untersucht und auf verschiedene Zeit- und Frequenzparameter vermessen. Auf einem Sonographen 5500 der Marke Kay Elemetrics wurde ein Teil der Sonogramme angefertigt und die Vermessung der *Seicercus*-Strophen durchgeführt. Die Messungen und Sonagrammerstellung für die *Parus*- und *Regulus*-Gesänge sowie die Vermessung der *Seicercus*-Triller wurden mit der Software SASLab 3.0. durchgeführt.

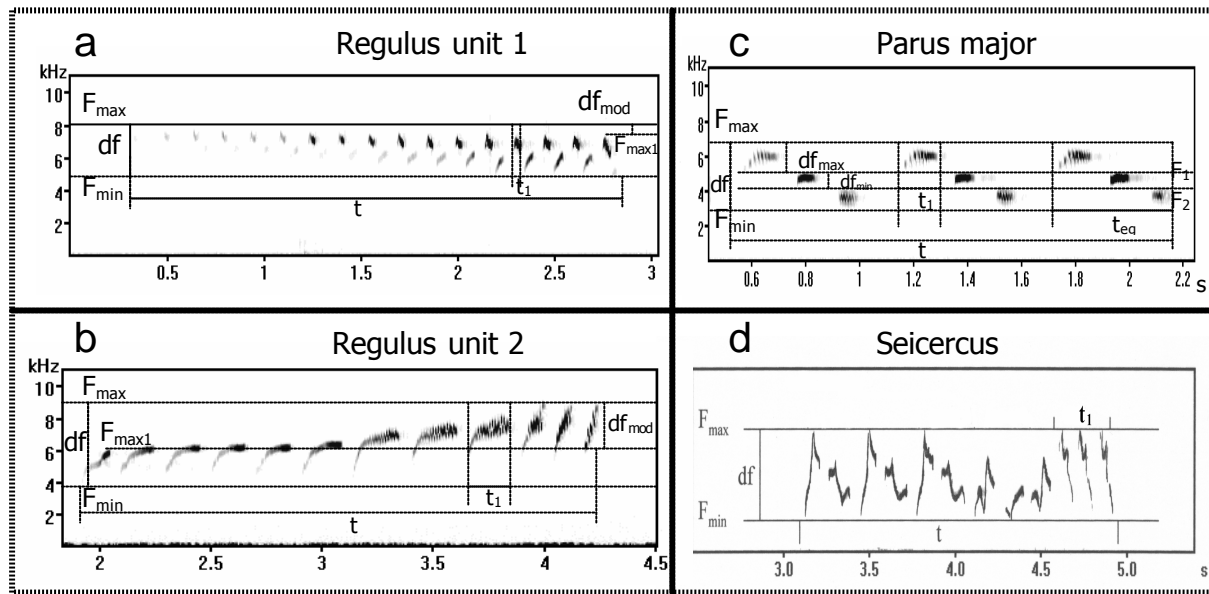


Abb. 11: Sonographische Messungen. Gattung *Regulus*: a) unit 1, b) unit 2; c) *Parus major*; d) Gattung *Seicercus* (hier *S. burkii s. str.*); Messparameter (alle Gruppen): F_{\max} = Maximalfrequenz, F_{\min} = Minimalfrequenz, df = Frequenzumfang, t = Länge der Strophe/ unit; zusätzliche Parameter: *Regulus*: t_1 = Dauer eines Elements, df_{mod} = Frequenzverlauf (vom Beginn zum Ende der unit; $df_{\text{mod}} U1 = F_{\max 1} - F_{\max}$, $df_{\text{mod}} U2 = F_{\max} - F_{\max 1}$); *Parus major*: t_{eg} = Länge der Elementgruppe, df_{mod} = Pulsfrequenz eines Elements (Zahl Frequenzmodulationen pro Zeiteinheit = n / t_1), Einzelfrequenzimpulse innerhalb eines Elements in der zweiten Elementgruppe angezeigt ($n = 7$). *Seicercus*: t_1 = Länge des Trillers;

Sämtliche Gesangsstrophen von *Parus* und *Seicercus* bzw. Gesangseinheiten (unit) bei *Regulus* und Triller bei *Seicercus* wurden auf folgende Parameter untersucht (Abb. 11): Maximalfrequenz der Strophe/ unit/ Triller (F_{\max}), Minimalfrequenz der Strophe/ unit/ Triller (F_{\min}), Frequenzumfang der Strophe/ unit/ Triller ($df = F_{\max} - F_{\min}$), Strophendauer (t). Zusätzlich wurden für jede der drei untersuchten Gruppen folgende Parameter vermessen bzw. ermittelt:

Regulus: (Abb. 11 a, b) minimaler Frequenzumfang der unit (gemessen ohne Aufstriche, df bei U1 und U2), minimaler Dauer eines Elements (t_1), Frequenzverlauf ($df_{\text{mod}} = F_{\max} - F_{\max 1}$, U2 bzw. $F_{\max 1} - F_{\max}$, U1). Insgesamt wurden Strophen von 285 Männchen ausgewertet (Tab. 8), davon wurden von 199 Männchen Strophen vermessen. Individuelle Mittelwerte wurden aus bis zu fünf Einzelmessungen errechnet.

Parus: (Abb. 11 c) maximaler Frequenzumfang eines Elements (df_{\max}), minimaler Frequenzumfang eines Elements (df_{\min}), Pulsfrequenz ($f_{\text{mod}} = \text{Anzahl der Frequenzmodulationen eines Elements pro Zeiteinheit, } n/0,1 \text{ s}$), Dauer einer Elementgruppe (t_{eg}), Frequenzumfang einer phrasierten Strophe (df_{I}). Aus allen vier Sektoren von *P. major* wurden Aufnahmen von insgesamt 196 Männchen vermessen (Tab. 9 + 10), davon stammten 31 Aufnahmen aus der Kontaktzone am Mittleren Amur (Tab. 10). Für jeden Strophenotyp eines Männchens wurden bis zu fünf Einzelmessungen durchgeführt.

Seicercus: (Abb. 11 d) Trillerfrequenz ($f_{\text{mod}} = \text{Anzahl der Elemente pro Zeiteinheit, } n/\text{s}$). Aus dem *Seicercus burkii*-Komplex lagen mir Aufnahmen von 141 Männchen vor (Tab. 11). Jeder Strophenotyp eines Männchens wurde einmal vermessen, aus den Einzelmessungen wurden individuelle Mittelwerte errechnet.

Statistische Tests wurden mit dem Programm SPSS 8.0. durchgeführt, Grafiken wurden ebenfalls mit SPSS 8.0 bzw. mit Microsoft Excel angefertigt.

2.2.4 Attrappenversuche

Mit Goldhähnchen wurden zwei Testreihen im Freiland durchgeführt: i) Test von Inseldialekten der Azorenpopulationen an europäischen *R. r. regulus*, ii) Test von Kunststrophen an europäischen *R. regulus* und *R. ignicapillus*. Bestimmt wurde hierbei die Reaktionsintensität der Testvögel, die in einem Feldprotokoll anhand der folgenden Verhaltensreaktionen ermittelt wurde:

Annäherung: > 10 m	1 Punkt
Annäherung: < 10 m	2 Punkte
Annäherung: < 10 m + vertikale Annäherung auf mindestens 2 m Höhe	3 Punkte

(Die drei Annäherungskriterien verhalten sich nicht additiv, d.h. die maximale Punktzahl für „Annäherung“ sind 3 Punkte. Bei den Freilandversuchen mit den Azorendialekten wurde die Kategorie „vertikale Annäherung“ noch nicht eingeführt, daher ergaben sich bei diesen Versuchen maximal nur 2 Punkte für die Annäherung.)

Zusätzlich wurde für jede der folgenden Verhaltensäußerungen 1 Punkt vergeben: Suchflug (mindestens einmal Überqueren des Lautsprecherstandortes), Flügelzucken, Rufe,

Reviergesang, Scheitelfedern präsentieren (Sträuben bei *R. ignicapillus*, Vorbeugen bei *R. regulus*). Die maximale Reaktionsintensität eines Män. betrug im Versuch somit 8 Punkte für die Kunststrophentestreihe, bzw. 7 Punkte für die Dialekttestreihe.

Eine Attrappe bestand aus einer Schleife von zehn Wiederholungen einer Teststrophe. Danach wurde eine Pause von mindestens einer Minute eingehalten, um die Reaktion des Testvogels zu beobachten und zu notieren. War die territoriale Reaktion des Testvogels danach noch nicht abgeklungen, wurde abgewartet, bis der Reviergesang aussetzte oder der Vogel sich entfernte, so dass eine erneute Annäherung erfolgen konnte. Mitunter wurde der Standort für den Kontrollversuch auch 20 bis 50 m verlagert, damit der Vogel sich erneut annähern konnte. Danach wurde eine Kontrollstrophe aus der lokalen Population abgespielt und erneut die Verhaltensantwort im Feldprotokoll festgehalten. Für die Testreihe mit Azorendialekten wurden verschiedene Kontrollstrophen von *R. r. regulus* bzw. *R. r. anglorum* aus Nord- West- und Ost-Europa verwendet. Verglichen werden soll damit die Reaktion mitteleuropäischer *R. r. regulus* auf die Variationsbreite der azoreanischen Inseldialekte mit der Reaktion auf die Variationsbreite des einzigen kontinentalen Strophentyps.

Kunststrophen wurden mit dem Programm SASLab 3.0. erstellt. Getestet werden sollte die Abhängigkeit der territorialen Reaktion mitteleuropäischer Sommer- und Wintergoldhähnchen von einem Strophenparameter: dem Frequenzverlauf, f_{mod} . Die Sommergoldhähnchenstrophe steigt in ihrer Frequenz stets um 1 – 1,5 kHz an, während die Wintergoldhähnchenstrophe auf annähernd gleichbleibender Frequenz verläuft. Mit SASLab 3.0 wurden mehr oder weniger stark aufsteigende bzw. abfallende Kunststrophen hergestellt und im Untersuchungsgebiet Taunus Sommer- und Wintergoldhähnchen vorgespielt. Die Versuchsdurchführung und die Abfolge von Attrappe und Kontrolle verlief wie oben beschrieben.

Tab. 8: Tonaufnahmen der Gattung *Regulus*; 285 Männchen, 16 Taxa; NSA: National Sound Archive, London, zur Verfügung gestellt von R. Ranft.

Taxon	n	Herkunft	aufgenommen/ bereitgestellt durch
R. calendula	3	Kanada, Ontario	NSA: ref. N° 50062, 50063, 50061
R. calendula	1	Kanada, Brit. Columbia	NSA: ref. N° 31231
R. calendula	4	USA, Arizona: Peck´s Lake, Tavasci Marsh	D. van Gousig, 1997, 1998; naturesongs.com
R. satrapa	3	Kanada, Ontario	T. Cosburn 1988; W. W. H. Gunn 1971;
R. satrapa	1	Kanada, Vanouwer Island	D. Innes 1990
R. satrapa	3	Kanada, Brit. Columbia	S. Schick 2001
R. satrapa	3	Kanada, Alberta	S. Schick 2001
R. satrapa	1	USA, Arizona	D. van Gousig; naturesongs.com
R. i. ignicapillus	6	Deutschland, Taunus	eigene Aufnahmen, 1996, 2001
R. i. ignicapillus	2	Frankreich, Cévennen	C. Uhle 1996
R. i. ignicapillus	3	Tschechische Republik, Šumava	eigene Aufnahmen, 1997, 1999
R. i. balearicus	15	Spanien, Mallorca	T. Hofmeister 1998
R. i. madeirensis	16	Portugal, Madeira	eigene Aufnahmen, 1998
R. r. regulus	9	Deutschland, Taunus	eigene Aufnahmen, 1999, 2001
R. r. regulus	5	Tschechische Republik, Šumava	eigene Aufnahmen, 1999, 2001
R. r. regulus	1	Türkei, Oludag	NSA: ref. N° 43004
R. r. regulus	1	Estland	NSA: ref. N° 18519
R. r. regulus	1	Norwegen	NSA: ref. N° 12554
R. r. regulus	1	Finnland	NSA: ref. N° 38732
R. r. azoricus	35	Portugal, Azoren, São Miguel	eigene Aufnahmen, 2000, 2001
R. r. sanctae-mariae	24	Portugal, Azoren, Santa Maria	eigene Aufnahmen, 2000
R. r. inermis	25	Portugal, Azoren, Terceira	eigene Aufnahmen, 2000, 2001
R. r. inermis	19	Portugal, Azoren, Faial	eigene Aufnahmen, 2000
R. r. inermis	22	Portugal, Azoren, Pico	eigene Aufnahmen, 2001
R. r. inermis	16	Portugal, Azoren, Flores	eigene Aufnahmen, 2001
R. r. himalayensis	4	Nepal, Mustang und Dolpo Distr.	J. Martens 1973, 1995
R. r. yunnanensis	4	China, Shaanxi und Qingling Prov.	J. Martens 1997, 1999
R. r. yunnanensis	1	China, Omei Shan	P. Alström; NSA
R. r. sikkimensis	2	China, Qinghai Prov.	J. Martens 1996
R. r. tristis	3	Kirgisien, Sari-Tshelek, Issyk-Kul	J. Martens 1993
R. r. tristis	1	Kirgisien, Frunze	K. Mild, Tape
R. r. japonensis	13	Japan, Hokkaido	eigene Aufnahmen 1996
R. r. japonensis	14	Ost-Sibirien, Sikhote Alin	eigene Aufnahmen 1996
R. r. japonensis	1	Ost-Sibirien	J. Martens 1990
R. r. interni	1	Frankreich, Korsika	J. Martens 1982
R. r. anglorum	3	Großbritannien	NSA
R. teneriffae	2	Spanien, Teneriffa	J. Martens 1981
R. teneriffae	16	Spanien, Teneriffa	G. Thielcke 1971

Tab. 9: *Parus major/ Parus monticolus*, Gesangsaufnahmen; Tape: Bandstelle aus Tonarchiv Prof. Martens; Subspeziesenteilung nach Vaurie (1959) und Eck (1980).

P. monticolus

Männchen	Land, Jahr	Tape	Subspecies
1	Nepal 1988	3: 10-14	
2	"	3: 18-20	
3	"	4: 4 - 4,5	
4	"	4: 7,5 -8	
5	"	5: 14-15,5	
6	"	6: 9,5-10	
7	"	11: 21-22	
8	"	15: 3-7,5	
9	"	17: 6-7	
10	"	18: 1-6	
11	"	18: 22-23,5	
12	"	20: 20-21,5	
13	"	43: 1-3	
14	China 2000	2: 7-10	
15	"	3: 25-26,5	
16	"	5: 14-16	
17	"	8: 7-11	
18	"	16: 15-16	
19	"	17: 0- 3,5	
20	Nepal 2001	6: 6-10	

bokharensis-Sektor

Männchen	Land, Jahr	Tape	Fundort	Subspecies
1	Kirgisien 1993	3: 8-8,5	Yarodar	ferghanensis
1	"	3: 9-10	"	ferghanensis
2	"	"	"	ferghanensis
3	"	3: 17-19	"	ferghanensis
4	"	3: 23,5-24,5	"	ferghanensis
5	"	"	"	ferghanensis
6	"	4: 8-8,5	"	ferghanensis
7	"	4: 13,5-16	"	ferghanensis
8	"	4: 18-22	"	ferghanensis
9	"	11: 4-13	Elterek	ferghanensis
9	"	11: 13-16,5	"	ferghanensis
9	"	12: 1-12	"	ferghanensis
10	"	12: 0,5-1	"	ferghanensis
11	"	12: 12-14,5	"	ferghanensis
12	"	13: 4-5	Sari-Tshelek	ferghanensis
13	"	13: 17,5-20	"	ferghanensis
14	"	14: 13- xx	"	ferghanensis
15	Kasachstan 1993	19: 11-15,5	Ili-Tal	ilinensis
16	"	25: 0-3,5	Tscharyn-Tal	ilinensis
16	"	3,5-4,5	"	ilinensis
17	"	25: 4,5-6	"	ilinensis
17	"	25: 6-8	"	ilinensis
18	"	25: 10-100,5	"	ilinensis
19	"	26: 23-E	"	ilinensis
19	"	27: 25-E	"	ilinensis
20	"	27: 0-1	"	ilinensis
21-29 **	Kasachstan	P. Holt, Bd. 1	Kazachstan	?

cinereus-Sektor

Männchen	Land, Jahr	Tape	Subspecies
1	Nepal 1973	5/73 grün: 290-345	nipalensis
1	"	5/73 grün: 422-555	nipalensis
2	Kashmir 1976	3/76 grün: 446-490	cashmirensis
3	"	3/76 rot: 36-46	cashmirensis
4	Nepal 1988	2: 8,5- 10	nipalensis
5	"	3: 15,5-16	nipalensis
6	"	12: 10,5-12	nipalensis
7	Nepal 2001	1: 21-22	nipalensis
7	"	22-E	nipalensis
8	"	2: 12-16	nipalensis
9	"	2: 23-E	nipalensis
9	"	2: 1-2,5	nipalensis
10	"	3: 9-11	nipalensis
11	"	4: 0-2	nipalensis
12	"	21: 14-16,5	nipalensis
13	"	21: 18-21	nipalensis
14	"	22: 4,5-5,5	nipalensis
15	"	23: 0,5-3	nipalensis
18	Indonesien	CD Tropical Birds *	cinereus

major-Sektor

male	year	tape	Fundort	Subspecies
1	Kasachstan 1993	18: 0-0,5	Alma-Ata	major
2	"	24: 9,5-14	Tscharyn-Tal	major
3	"	25: 17,5-19,5	"	major
4	"	25: 22-25	"	major
5	"	26: 9,5-12	"	major
5	"	26: 12-15	"	major
6	"	27: 3-5	"	major
7	"	27: 3-5	"	major
8	"	27: 24,5-xx	"	major
9	Kirgisien 1993	31: 14-16	Issyk-Kul	major
10	"	31: 16-17	"	major
11	"	33: 11-14,5	"	major
12	"	34: 2-4	"	major

Tab. 9: *Parus major/ Parus monticolus*, Gesangsaufnahmen; Fortsetzung

major-Sektor					minor-Sektor				
Männchen	Land	Tape	Fundort	Subspecies	Männchen	Land, Jahr	Tape	Fundort	Subspecies
1	Deutschland	1:21-24,5	Grafenhausen	major	1	China 2000	4:20-21	Shaanxi	wladiwostkensis
2	"	2:7,5- 10,5	Grafenhausen	major	2		11: 9,5-12	Sichuan, Chengdu	subtibetanus
3	"	17,5-18	Mainz	major	3		11: 20,5-23	"	subtibetanus
4	"	16:0-3	Federsee	major	4		21: 19-21	Sichuan, Luo Cheng	subtibetanus
5	"	16:10,5-12	"	major	5	China 1997		Shaanxi	wladiwostkensis
6	"	20:0-2	Bergen	major	6			Shaanxi	wladiwostkensis
7	"	24:15- 16	Wackernheim	major	7	Thailand 1998	7: 22,5- E	Mae Hong Song Prov.	nubicolus
8	"	24:23,5-24	Bad Kreuznach	major	8		8: 0-5	"	nubicolus
9	"	29: 2-2,5	Mainz	major	9		8: 5-8	"	nubicolus
10	"	29:-7	Mainz	major	10		8: 8-10	"	nubicolus
11	"	38: 8-13	Mainz	major	11		10:2-2,5	"	nubicolus
12	"	Grafenh. 2: 2-2,5	Grafenhausen	major	12		10:21- 26	"	nubicolus
13	"	G2: 10-10,5	"	major	13		11: 11,5-15,5	"	nubicolus
14	"	Mi1 grün:433-473	Mainz	major	14		18:24,5-E	"	nubicolus
15	"	Mi2 grün:500-519	Stromberg	major	15	Japan 1996	Bd.9/2: 167-206	Hokkaido, Sapporo	minor
16	"	Mi2 rot:359-387	Wispertal	major	16		Bd.9/2: 468-484	"	minor
17	Frankreich	31: 11-12	Cévennen	major	17		Bd.9/2: 247-280	"	minor
18	"	32:5-9	"	major	18		Bd.9/1: 184-202	"	minor
19	"	32:21,5-22	"	major	18		Bd.9/2: 366-445	"	minor
20	"	32:22,5-24	"	major	19		Bd.10/2: 458-487	"	minor
21	"	35: 1-2	"	major	20		Bd.9/2: 445-467	"	minor
22	Österreich	44:3-5	Marchegg	major	20		Bd.10/2: 144-191	"	minor
22	"	44:5-7	"	major	20		Bd.11/1: 000-049	"	minor
23	"	44:7-9	"	major	21		Bd.11/1: 050-087	"	minor
24	Deutschland	61:4,5-6,5	Niederelbe	major	22		Bd.11/1: 088-119	"	minor
25	Tschechien	57:16- 17,5	Tschechien	major	23		Bd.11/2: 021-068	"	minor
26	"	69:18- 20	"	major	24		Bd.12/1: 000-072	"	minor
27	"	69:20- 22	"	major	25		Bd.12/1: 073-147	"	minor
28	Spanien	Tonband, G. Thielcke	Gibraltar	major	26		Bd.12/2: 309-327	"	minor
29	"	"	"	major	27		Bd.12/2: 328-346	"	minor
30	Iran 1978	1/ 78 grün: 252-269	Iran 1978	blanfordi	28	China 1996	Bd. 1: 19-	Qinghai, Bei Shan	tibetanus
31	"	1/78 grün: 270- 293	"	blanfordi	29		Bd. 1: 22-	"	tibetanus
32	"	1/78 grün: 436- 441	"	blanfordi	30		Bd. 3: 17-	"	tibetanus
33-43	Mainz	MD, P. major, M.P.	Mainz	major	31		Bd. 8: 7-	"	tibetanus
44-49	Neustadt/ W.	"	Neustadt/ W.	major	31		Bd. 9: 4,5-	"	tibetanus
51-53	Tunesien	Tape, S. Eck	Ain-Draham	excelsus	32		Bd. 10: 0-	"	tibetanus
54	W-Russland	Kauk. SN1: 18,5-	Uskoje, Moskau	major	33		Bd. 14: 24-	"	tibetanus
55	W-Russland	Kauk. SN1: 22-	"	major	34		Bd. 14: 26-	"	tibetanus
56	W-Russland	Kauk. SN5: 4,5-	Kislovodsk	major	35		Bd. 29: 21-	"	tibetanus
57	Kaukasus	Kauk. SN7: 22-	Elbrus	major					

Tab. 10: Gesangsaufnahmen von *Parus major* aus dem Jahr 1996 in der Kontaktzone Mittlerer Amur, M.P. und aus reinem *minor*-Gebiet, Ost-Sibirien aus dem Jahr 1990, J.Martens.

major-Sektor (ssp. kapustini)			minor-Sektor (spp. wladiwostokensis)			Hybriden		
Kontaktzone Mittlerer Amur			Kontaktzone Mittlerer Amur			Kontaktzone Mittlerer Amur		
male	locality	Tape	male	locality	tape	male	locality	tape
1	Birobidschan	6/2: 129-222	1	Bulyga-Fadeyewo	2/2: 233-262	1	Birobidschan	6/1: 340-387
2	"	6/2: 407-428	2	Birobidschan	6/2: 029-128	1	"	6/1: 429-465
2	"	6/2: 441-458	3	"	6/2: 374-390	1	"	6/2: 000-028
3	"	7/1: 000-085	3	"	7/1: 364-392	2	"	6/2: 223-248
4	"	7/1: 216-299	4	"	7/2: 008-067	2	"	6/2: 273-293
5	"	7/1: 265-299	5	Amurset	8/1: 254-297	2	"	6/2: 332-357
6	"	7/1: 408-439	6	Birakan	8/2: 009-032	3	"	7/1: 105-150
7	"	7/1: 440-477	7	"	8/2: 195-225	3	"	7/1: 175-216
8	"	7/2: 172-209	8	Radde	8/2: 378-399	4	"	7/1: 300-363
9	Birakan	8/1: 298-322	9	Radde	8/2: 447-463	5	"	7/2: 067-096
10	"	8/2: 178-194	reines minor-Gebiet			6	"	7/2: 096-171
			10	Boitzovo, NE Bikin	Sib. 9: 16-	7	"	7/2: 223-273
			11	"	Sib. 9: 24-	8	Birakan	8/1: 415-460
			12	"	Sib. 9: 21,5-	9	"	8/2: 137-176
			13	"	Sib. 10: 8-, 13,5-	10	Radde	8/2: 272-341
			14	"	Sib. 15: 13-	11	"	8/2: 464-507
			15	"	Sib. 15: 17,5-	12	"	9/1: 078-134
			16	"	Sib. 16: 19,5-			
			17	"	Sib. 16: 22-			
			18	Bychika, Ussuri	Sib. 18: 3,5-			
			19	Slavianka, Amur	Sib. 25: 18,5-			
			20	"	Sib. 27: 16-			
			21	"	Sib. 27: 18-			
			22	"	Sib. 30: 6,5			

Tab. 11: *Seicercus burkii* - Komplex, Gesangsaufnahmen. Taxon: Anzahl der untersuchten Individuen in Klammern; * = song specimen; Tape: Bandstelle aus Tonarchiv Prof. Martens, wenn nicht anders angezeigt; (HG): Aufnahme im Hintergrund.

Taxon	Jahr	Tape	Fundort	Höhe/ müNN	Taxon	Jahr	Tape	Fundort	Höhe/ müN
whistleri (12)					omeiensis (37)				
	1973	grün2: 422-	Chordung/Jiri	2900		1997	Bd. 5: 23-	Taibai Shan	195
	1973	grün3: 479-	Thodung	3200		1997	Bd. 2: 12,5-	Taibai Shan	145
	1970	6: 003-	Thakgang	3150	*	1998	Bd. 3: 14-	Omei Shan	185
	1988	Bd.6: 13,5-	Dhopa Koha	2700		1998	Bd. 3: 17,5-	"	185
	1988	Bd. 9: 4,5-	Panporua	2800		1998	Bd. 3: 23-E	"	195
	2001	Bd. 6: 12-	Dingla	2750		1998	Bd. 4: 9-10	"	200
	2001	Bd. 7: 7,5-	"	2850		1998	Bd. 4: 13-	"	200
	2001	Bd. 7: 15-	"	2750		1998	Bd. 6: 7-	"	155
	2001	Bd. 13: 6,5-	Phedi	2750		1998	Bd.6: 14 -	"	170
	2001	Bd. 13: 11-	"	2750		1998	Bd. 6: 23-	"	175
	2001	Bd. 14: 23-	"	2280	*	1998	Bd. 13: 13,5-	"	233
	1985	CD Tropasia	India, Darjeeling	2350-2580		1998	Bd. 14: 9-	"	210
burkii (16)					*	1998	Bd. 14: 22-	"	210
	1970	rot1: 002-	Bobang	2500		1998	Bd. 15: 17,5-	"	210
	1970	grün16: 140-	Lethe	2480		2000	Bd. 3: 4-	Taibai Shan	200
	1970	grün5: 103-	Chadziou Chola	2650		2000	Bd. 3: 7-	"	200
	1988	Bd.4: 3-	Mai Pokhai	2100	*	2000	Bd. 6: 17,5	Qinchon Shan	125
	1988	Bd. 9: 3-	Paniporua	2300		2000	Bd. 7: 7-	"	125
	1988	Bd. 9: 5,5-	Paniporua	2300		2000	Bd. 8: 19-	"	125
	1988	Bd. 9: 8-	Paniporua	2300		2000	Bd. 8: 21-	"	125
	1988	Bd. 14: 6,5-	Yanputhin	2000		2000	Bd. 9: 25-	"	135
	1988	Bd. 14: 23-	Yanputhin	1900		2000	Bd.10: 4-	"	145
	1988	Bd. 16: 14-	Yanputhin	1900		2000	Bd. 15: 18-	Omei Shan	124
	1988	Bd. 23: 12-	Onje-Ane	2200		2000	Bd. 15: 21-	"	145
	1988	Bd. 36: 5,5-	Mure Hurure	2100		2000	Bd. 16: 9-	"	170
	1988	Bd. 37: 8-	Mure Hurure	2100		2000	Bd. 16: 24-	"	
*	2001	Bd. 15: 3-	Phedi	2220		2000	Bd. 17: 6-	"	175
	2001	Bd. 15: 6-	"	2140	*	2000	Bd. 17: 10-	"	178
	2001	Bd. 16: 11,5-	"	-		2000	Bd. 18: 10-	"	224
valentini (30)					*	2000	Bd. 22: 5,5-	Wawu Shan	148
	1997	Bd. 21: 0 - 2	Taibai Shan	2500		2000	Bd. 22: 8-	"	198
	1997	Bd. 21: 2 - 4	"	2500		2000	Bd. 22: 20-	"	198
	1997	Bd. 17: 15 - 17,5	"	2500	?	2000	Bd. 25: 4-	"	131
	1997	Bd. 17: 5 - 10	"	2500	?	2000	Bd. 25: 9-	"	131
	1998	Bd. 9: 13-	Omei Shan	2880		2002	Bd. 10: 11-	"	195
	1998	Bd. 9: 18-	"	3020		2002	Bd. 16: 9,5-	Longxi-Hongkou	185
	1998	Bd. 11: 4-	"	3050		2002	Bd. 19: 14-	Labahé	200
	1998	Bd. 11: 25-	"	2950		2002	Bd. 20: 8-	"	220
	1998	Bd. 12: 4-	"	2500		2202	Bd. 21: 5-	Yaoji	262

Tab. 11: *Seicercus burkii* - Komplex, Gesangsaufnahmen; Fortsetzung.

Taxon	Jahr	Tape	Fundort	Höhe/ müNN	Taxon	Jahr	Tape	Fundort	Höhe/ müN
valentini (30)					soror				
	1998	Bd. 12: 22,5-	"	2430	*	2000	Bd. 12: 18,5-	"	114
	1998	Bd. 13: 7-	"	2480			Bd. 13: 0-		
	1998	Bd. 13: 16,5	"	2320	Ruf	2000	Bd. 13: 16-	"	115
	1998	Bd. 19: 21,5-	"	3000	Ruf *		Bd. 14: 12,5-		109
*	1998	Bd. 19: 24,5	"	3000		2000	Bd. 14: 14-	"	109
	1998	Bd. 21: 15-	"	3000		2002	Bd. 15: 3,5-	Lonxi-Hongkou	97
	1998	Bd. 22: 14-	"	3000	*	2002	Bd. 15: 14,5-	"	130
*	1998	Bd. 23: 15-	"	2800	affinis (10)				
	1998	Bd. 23: 21-	"	2700		1998	Bd. 18: 9,5-	Omei Shan	127
	2000	Bd. 18: 5-	"	2200		1998	Bd. 18: 20-	"	127
(HG)	2000	Bd. 18: 10-	"	2240		1998	Bd. 18: 23,5-E	"	128
	2000	Bd. 18: 12-	"	2400	*	2000	Bd. 12: 21-	"	114
*	2000	Bd. 18: 13-	"	2380			Bd. 13: 0-		
	2000	Bd. 18: 23,5-	"	3000		2000	Bd. 13: 9-	"	123
	2000	Bd. 19: 5,5-	"	3100		2000	Bd. 13: 20-	"	125
(HG)	2000	Bd. 20: 14-	"	3000		2000	Bd. 14: 5-	"	120
*	2000	Bd. 23: 16,5-	Wawu Shan	2700	(HG)	2000	Bd. 14: 17,5-	"	125
	2000	Bd. 24: 20f	"	2700	(HG)	2000	Bd. 15: 3-	"	125
	2002	Bd. 2: 16-	Jizu Shan	2200		2000	Bd. 15: 8-	"	126
	2002	Bd. 13: 24-	Wawu Shan	2700	tephrocephalus (11)				
	2002	Bd. 18: 9,5-	Longxi-Hongkou	2700		2000	Bd. 1: 13-	Taibai Shan	130
	2002	Bd. 24: 0-	Yaoji	2900		2000	Bd.1: 18,5-	"	130
soror (25)						2000	Bd. 1: 20,5-	"	130
	1997	Bd. 2: 18-	Taibai Shan	1450		2000	Bd. 1: 22-	"	130
	1997	Bd. 3: 14-	Taibai Shan	1500		2000	Bd. 3: 20-	"	130
*	1998	Bd. 5: 14,5-	Omei Shan	1050			Bd. 4: 8,5-	"	130
	1998	Bd. 8: 23,5-	"	1180		2000	Bd. 4: 0-	"	130
*	1998	Bd. 12: 18-	"	1020		2000	Bd. 7: 9,5-	Qinchon Shan	125
*	1998	Bd. 17: 14-	"	1050		2002	Bd. 1: 11-	Jizu Shan	220
	1998	Bd. 17: 22-	"	850		2002	Bd. 1: 20,5-	"	220
	1998	Bd. 17: 25-E	"	850		2002	Bd. 15: 23,5-	Longxi-Hongkou	130
	1998	Bd. 18: 3-	"	1120		2002	Bd. 16: 4-	"	185
	1998	Bd. 18: 8,5-	"	1170	xanthoschistos (11)				
	2000	Bd. 2: 22-E	Houzenzhi	1560		1988	Bd. 3: 14,5-	Mai Pokhai	166
*	2000	Bd. 3:0-	"	2000		1988	Bd. 9: 20,5-	Paniporua	220
	2000	Bd. 4: 15-	Foping	900		1988	Bd. 10: 16,5-	Yelztin	150
*	2000	Bd. 5: 7-	Qinchon Shan	1200		1988	Bd. 17: 19-	Onje Kharka	240
	2000	Bd. 6: 7,5-	"	1300		1988	Bd. 23: 23-	Yanputhin	235
	2000	Bd 6: 9,5-	"	1300		1988	Bd. 38: 20,5-	Mure Hurure	210
	2000	Bd. 7: 19-	"	1250		1988	Bd. 42: 15-	Chichila	200
	2000	Bd. 8: 7,5-	"	1250		2001	Bd. 3: 19,5-		
	2000	Bd. 9: 0-	"	1250		2001	Bd. 4: 0-		
	2000	Bd. 12: 8-	Omei Shan	700		2001	Bd. 4: 5-		
						2001	Bd. 4: 15,5-		

2.2.5 Character Tracing

Liegt für eine bestimmte Gruppe von Taxa eine molekulare Phylogenie vor, kann anhand dieser mit unterschiedlichen phylogenetischen Rekonstruktionsverfahren die Verteilung von Merkmalskomplexen im molekularen Stammbaum untersucht werden. Mittels dieses „character tracings“ lassen sich Aussagen über die Evolution verschiedener Merkmale (morphologisch, akustisch, ethologisch) innerhalb der zu untersuchenden Taxa treffen. In meiner Arbeit, verwende ich das Programm McClade 3.0, das auf einem Maximum Parsimony-Auswertungsverfahren beruht. McClade hat für ein Character Tracing gegenüber anderen Programmen (z.B. „discrete“, Pagel 1999) folgende Vorteile: Erstens kann ein Merkmal in McClade mehr als zwei Merkmalszustände annehmen (in „discrete“ nur 1 und 0), was bei fast allen Gesangsmerkmalen innerhalb *Regulus* zum Tragen kam. Zweitens kann McClade im Gegensatz zu „discrete“ mit polymorphen Merkmalen arbeiten, was bei den Gesangsmerkmalen fast aller Inselformen von *Regulus* wichtig war.

Für das character tracing wird zunächst in McClade der molekulare Baum per Hand eingegeben, auf den verschiedene Gesangsmerkmale einer Matrix (Tab. 12) projiziert werden können. In die Datenmatrix werden danach für verschiedene Gesangsmerkmale die zuvor festgelegten Merkmalszustände (0, 1, 2... n) eingegeben. Das Merkmal „Position von unit 3 in der Strophe“ hat beispielsweise folgende Merkmalszustände (Tab. 12): 0 = nicht eingebaut, 1 = Einleitung, 2 = Schlußteil. Die Zustände des Merkmals „spezifische Qualität von U3“ sind: 0 = nicht vorhanden (nur bei *R. calendula*), 1 = einzelnes Motiv, 2 = Repertoire von vielen Motiven.

Mit McClade können neben der rein deskriptiven Darstellung der Merkmalsverteilung auf der molekularen Phylogenie auch Passungsindizes für jedes einzelne Merkmal berechnet werden. Diese geben Auskunft darüber, wie hoch die Deckung zwischen Merkmalsverteilung und molekularer Phylogenie sind, d.h. wie hoch letztendlich der Gehalt an phylogenetischer Information eines einzelnen Merkmals ist. Der Konsistenz-Index („consistency index“, CI, Kluge und Farris 1969) ist ein Maß für die Passung von Merkmalen auf eine – in diesem Fall molekulare Phylogenie. Ein informatives Merkmal muß hierbei mindestens einen Transformationsschritt im Dendrogramm durchlaufen (Rieppel 1999). Der Retentions-Index („retention index“, RI, Farris 1989) hingegen ist ein Maß für das Verhältnis von scheinbarer zu tatsächlicher Synapomorphie. Autapomorphien beispielsweise werden bei der Berechnung von RI nicht einbezogen. Ein Merkmal muss demnach nach seiner Transformation (0 ? 1) mindestens einmal erhalten geblieben sein, damit der Wert von RI größer Null ist. Der berichtigte Konsistenz-Index („rescaled consistency index“, RC, Farris 1989) schließlich

errechnet sich aus dem Produkt von CI und RI. Obere und untere Konfidenzintervalle (95% CI) für alle Passungsindizes der *Regulus*-Gesangsmerkmale wurden durch Jackknifing über alle Haplotypen berechnet.

Tab. 12: Akustische Datenmatrix für 12 Gesangsmerkmale der Gattung *Regulus* zur Auswertung mit McClade (character tracing, mittlere akustische Differenz); Zustände polymorpher Merkmale sind durch „&“ getrennt; Merkmale: A = Qualität von unit 3 (Subsongmotiv): 0 = fehlt, 1 = einzelner Ruf, 2 = individuelles Repertoire von Motiven; B = Position von unit 3: 0 = fehlt, 1 = Strophenanfang, 2 = Strophenende; C = Position von unit 1: 0 = fehlt, 1 = Strophe nanfang; D = Syntax von unit 1: 0 = fehlt, 1 = Phrase, 2 = Elementgruppen; E = Position von unit 2: 0 = fehlt, 1 = Teil der Strophe; F = Syntax von unit 2: 0 = fehlt, 1 = Phrase, 2 = Elementgruppen; G = Position der units 4 und 5: 0 = fehlt, 1 = Hauptteile der Strophe; H = Syntax von Elementgruppen: 0 = fehlen, 1 = Phrase, 2 = zwei Elemente, 3 = mehr als drei Elemente; Elementtypen: I = Hakenelemente, J = Rufelemente, K = „Sommergoldhähnchen“-Elemente, L = Piffelemente, Merkmalszustände aller Elementtypen: 0 = fehlt, 1 = vorhanden; FE = Russian Far East, Ho = Hokkaido, Japan.

Merkmal/ Taxon	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
<i>R. calendula</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>R. i. ignicapillus</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>R. i. balearicus</i>	1	0&2	0&1	0&1	1	1	0	0&1	0	0	1	0
<i>R. i. madeirensis</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>R. satrapa</i>	2	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>R. r. himalayensis</i>	2	2	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>R. r. yunnanensis</i>	2	2	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>R. r. japonensis</i> (FE)	2	2	1	2	1	1	0	2	1	0	0	1
<i>R. r. japonensis</i> (Ho)	2	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>R. r. tristis</i>	2	2	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>R. teneriffae</i>	2	2	1	1	1	1&2	0	1	1	0	0	0
<i>R. r. azoricus</i>	2	2	1	1&2	1	1&2	0	1&2	1	0	1	1
<i>R. r. sanctae-mariae</i>	2	2	1	1&2	1	1&2	0	1&2&3	1	0	1	1
<i>R. r. inermis</i>	2	2	1	1&2	1	1&2	0	1&2&3	1	1	0	1
<i>R. r. regulus</i>	2	2	1	2	0	0	0	3	1	0	0	0

Dieselbe Datenmatrix (Tab. 12) wurde benutzt, um einen Wert für die mittlere akustische Divergenz (D_{ac}) zwischen Taxon-Paaren der Gattung *Regulus* zu berechnen (PAUP 4.0.1, „mean character difference“). Die akustischen Merkmale blieben hierbei zunächst ungewichtet, danach wurde D_{ac} erneut mit gewichteten Merkmalen berechnet (Gewichtung nach CI, RI und RC, PAUP 4.0.1). Ein Test auf Korrelation zwischen akustischer Divergenz und genetischer Distanz wurde mit SPSS 8.0 durchgeführt.

Die Merkmalsklassifizierung für die Gattungen *Regulus* und *Seicercus* sowie für *Parus major* wurden anhand meines eigenen Datenmaterials vorgenommen. Für die Taxa der Gattung *Phylloscopus* habe ich für die Merkmalsklassifizierung auf die folgenden bioakustischen Arbeiten zurückgegriffen:

Phylloscopus proregulus-Komplex: Martens 1998

Phylloscopus collybita-Komplex: Martens 1980, Helbig et al. 1996

Phylloscopus reguloides-Komplex: Martens 1980

Zusätzlich haben ich Aufnahmen von folgenden Taxa in die Auswertung mit einbezogen: *P. davisoni*, *P. reguloides*, *P. occipitalis*, *P. trochiloides* (ssp. *plumbeitarsus*), *P. schwarzi*, *P. armandii* (Tab.13).

Der Merkmalsklassifizierung für Gesänge und Rufe innerhalb der Gattung *Parus* lagen folgende bioakustische Arbeiten zugrunde:

P. montanus: Martens et al. 1995, Salzburger et al. 2002, Quaisser und Eck 2002 – sowie zusätzliche Aufnahmen von allen Taxa zur Sonographie (Tab. 30, Anhang).

Ruftyphen und Gesangstypen der Gattung *Parus*: Hailman 1989, Thielcke 1968.

Zusätzlich standen mir von allen Taxa aus den für das Character Tracing verwendeten molekularen Phylogenien einige Gesangs- und Rufaufnahmen zur Verifizierung der Literaturangaben zur Verfügung (Tab. 30, Anhang).

Tab. 13: *Phylloscopus*, Gesangsaufnahmen. Taxon: Anzahl der untersuchten Individuen in Klammern,* = song specimen; Tape: Bandstelle aus Tonarchiv Prof. Martens, wenn nicht anders angezeigt; HG = Aufnahme im Hintergrund.

Taxon	Jahr	Tape	Fundort	Taxon	Jahr	Tape	Fundort			
armandii (6)	1996	Bd. 1: 6,5-	Qinling, Bei Shan	schwarzi (9)	1990	Bd. 2: 0-	Boitzovo, Bikin			
	1997	Bd. 2: 0-2,5	Sichuan, Taibai Shan		Bd. 3: 14-	"				
		Bd. 3: 0,5-7	"		Bd. 4: 24-	"				
		Bd. 3: 16,5-	"		Bd. 5: 5-	"				
		Bd. 11: 21-	"		Bd. 14:19,5-	"				
	2000	Bd. 1: 6,5-	"		Bd. 14:23-	"				
		Bd. 1: 12,5-	"		Bd. 20:10,5-	"				
		Bd. 1: 15-	"		1996	Bd. 4: 000-	Sikhote Alin			
Bd. 4: 4,5-	"	Bd.4: 292-	"							
davisoni (6)	1997	Bd. 13: 17,5-	Sichuan, Taibai Shan	occipitalis (10)	1976	252-	Kashmir, Pahalgam			
		Bd. 14: 0-	"			Bd.1 grün:	"			
	2002	Bd. 4:	Jizu Shan			432-	"			
		Bd. 4: 10,5-	"			Bd.1 rot: 11-	"			
		Bd. 4: 13,5-	"			Bd.1 rot: 124-	"			
Bd. 4: 14-	"	Bd.1 rot: 342-	"							
ricketti (7)	1998	Bd. 5: 0-3	Omei Shan	Bd.2 grün: 2-	"					
	*	1999	Bd. 9: 15-	Qingcheng Shan	Bd.2 grün:	"				
Bd. 10:18,5-					"	Bd.2 grün:	Kashmir,			
2000		Bd. 5: 0-3	Foping	294-	"	349-	Tangmarg			
cantator (4)	2001	Bd. 19:23,5-	Nepal		reguloides (10)	2000	Bd.3 rot: 240-	"		
							Bd. 7: 0-7	"	Bd.1: 14-	Sichuan, Taibai Shan
							Bd. 12: 12-	Omei Shan	Bd. 1: 25-	"
							Bd. 14:15,5-	"	Bd.2: 10-	"
							Bd. 20:15,5-	"	Bd. 3: 6-	"
Bd. 21: 2-	"	Bd. 15: 12-	Omei Shan							
Bd. 22:	"	Bd. 17: 19-	"							
				Bd. 17: 21,5-	"					
				Bd. 18: 13-	"					
				Bd. 20: 21,5-	"					
				Bd. 22: 15-	Wawu Shan					

3. Ergebnisse

3.1 Die Goldhähnchen (*Regulus*)

3.1.1 Molekulare Phylogenie

580 bp des Cytochrom b-Gens wurden für alle 14 Taxa analysiert. Davon sind 176 variable sites, von denen wiederum 144 informative sites sind. Alle 26 verschiedenen Haplotypen gingen in die Phylogenie ein, der ML-Baum ist in Abb.12 gezeigt. Er ist in allen Aufspaltungen zwischen Spezies bzw. Subspezies deckungsgleich mit der MP bzw. der NJ Phylogenie, die Bootstrap-Werte aller drei Rekonstruktionsverfahren weichen nur unwesentlich voneinander ab.

Die Monophylie der Reguliden ist gut gesichert. Ein tiefer Einschnitt trennt den Nearkten *R. calendula* von den übrigen Taxa. Diese bilden ebenfalls ein Monophylum, aus dem *R. ignicapillus*, *R. satrapa* und der gemeinsame Vorfahre von *R. regulus* und *R. teneriffae* hervorgegangen sind. Alle drei Auswertungsverfahren weisen *R. satrapa* als Schwestergruppe zu *R. regulus* (inclusive *R. teneriffae*) aus. Die Wintergoldhähnchen (*R. regulus*) verzweigen sich in drei Großgruppen, entsprechend ihrer zoogeographischen Verbreitung. Eine erste Aufspaltung trennt die Populationen der *himalayensis*-Gruppe (mit ssp. *himalayensis* und *yunnanensis*, nur 1 Haplotyp „*R. r. himalayensis* 1“, vgl. Tab 2) von den übrigen Subspezies. Diese wiederum zerfallen in zwei Großgruppen, einen ost- und einen westpaläarktischen Block. In der Ostpaläarktis bilden die sibirischen und japanischen Populationen von *R. r. japonensis* das Schwestertaxon zum zentralasiatischen *R. r. tristis*. Ein Haplotyp von *R. teneriffae* steht an der Basis der westpaläarktischen Subspezies-Gruppe. *Regulus teneriffae* bildet das Schwestertaxon zu einem Komplex aus den Populationen der mitteleuropäischen Nominatform *R. r. regulus* und denen der Azoren (ssp. *azoricus*, *sanctae-mariae* und *inermis*). Die Monophylie der Azoren-Populationen ist nur in der ML-Phylogenie gut gesichert, die der kontinentalen Haplotypen von *R. r. regulus* hingegen in allen drei Rekonstruktionsverfahren. Ein einzelner Haplotyp (*inermis* 1) wurde sowohl bei *R. r. azoricus* als auch *R. r. inermis* gefunden (vgl. Tab. 2).

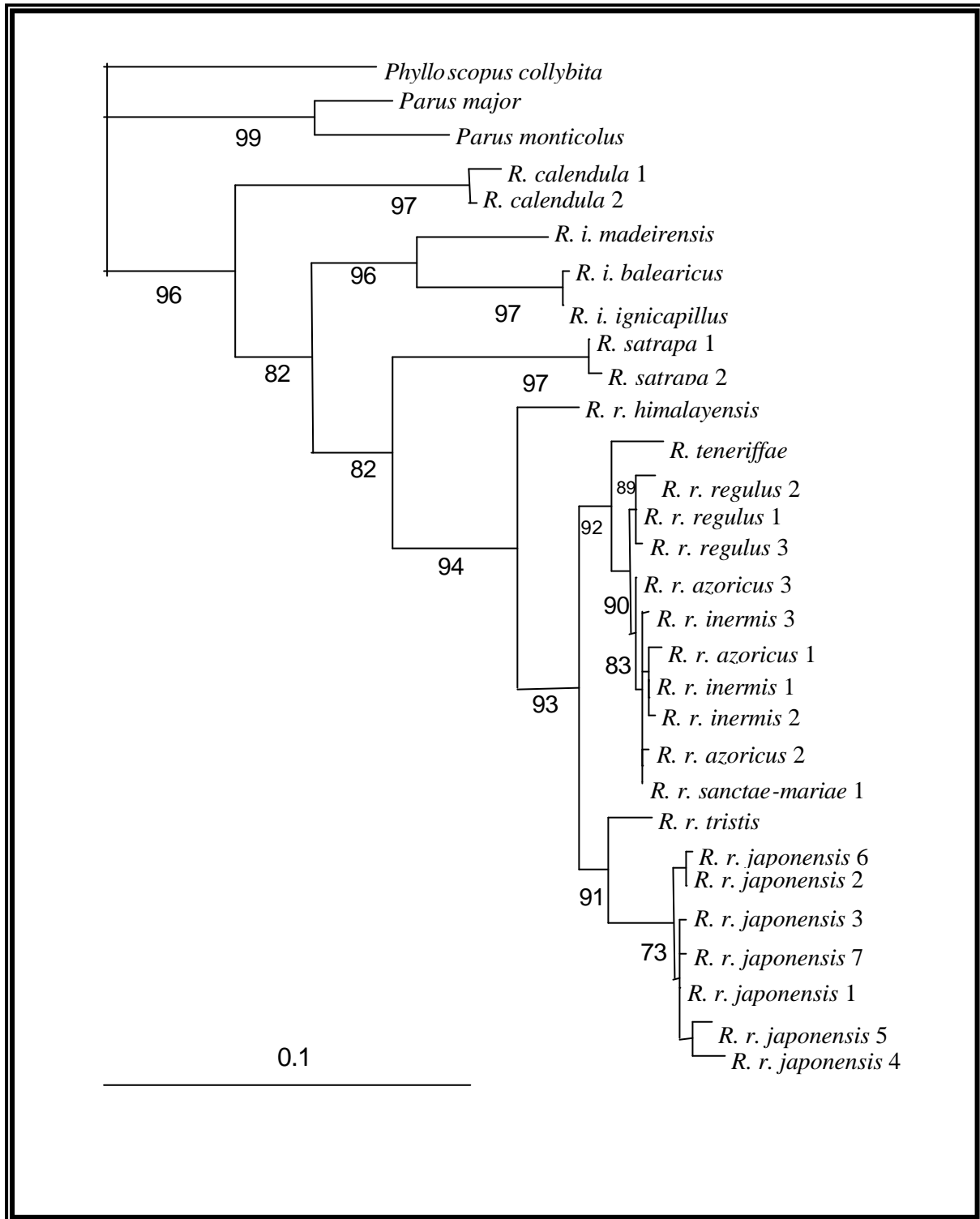


Abb.12: Molekulare Phylogenie der Gattung *Regulus*, Maximum Likelihood, quartet puzzling, 580 bp Cytochrom b, bootstrap: 1000 puzzling steps, bootstrap-Werte an entsprechenden Knoten angegeben.

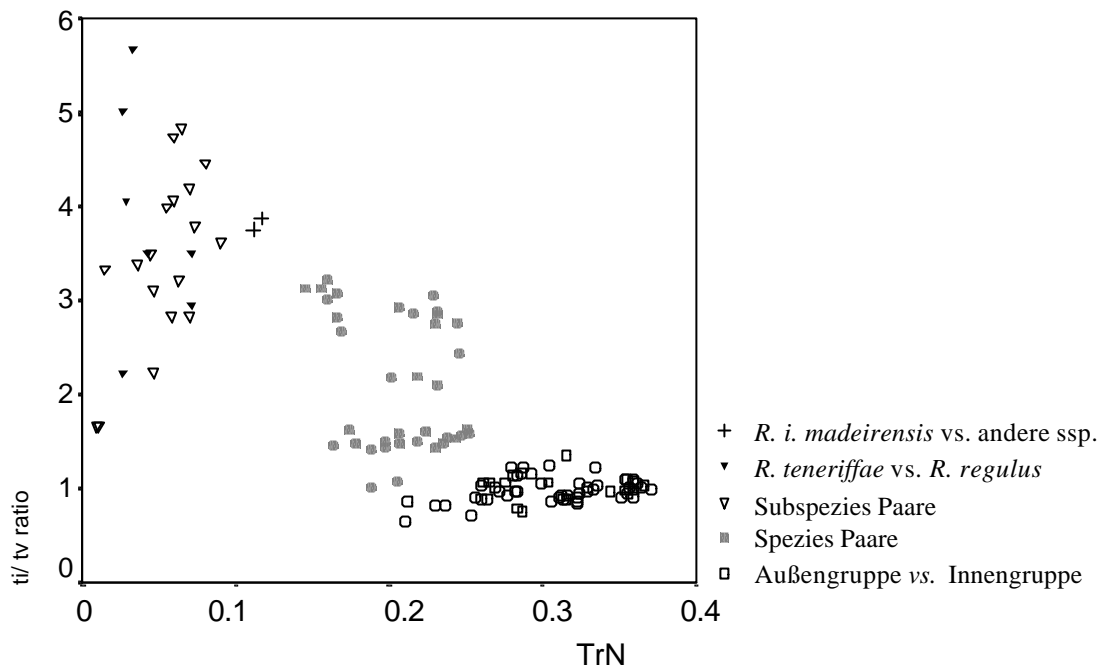


Abb. 13: Genetische Differenzierung innerhalb der Reguliden; Streudiagramm: ti/tv-ratio (Y-Achse) vs. Tamura-Nei-Distanzen (X-Achse) für Taxon-Paare.

Das Streudiagramm der Werte für die Transitions-Transversions-Rate (ti/tv ratio) gegen Tamura-Nei-Distanzen (TrN-Distanz) zeigt drei deutlich abgestufte Differenzierungsniveaus innerhalb der Gattung *Regulus* (Abb. 13). Für Sequenzpaare von Außen- und Innengruppen nähert sich bei hohen genetischen Distanzen ti/tv etwa dem Wert 1 an. Deutlich hebt sich von diesem Differenzierungsniveau ein Cluster von Sequenzpaaren ab, die das Artniveau innerhalb der Reguliden darstellen (Sequenzvergleich von Artenpaaren, ausgenommen *R. regulus* vs. *R. teneriffae*). Manche Sequenzpaare auf Spezies-Niveau liegen nahe dem Außengruppen-Cluster (*R. calendula* gegen die übrigen Reguliden). Bei niedrigen Distanzwerten und hoher ti/tv ratio liegt ein drittes Cluster von Subspezies-Sequenzpaaren. Die Datenpunkte für Sequenzvergleiche zwischen *R. teneriffae* und *R. regulus* liegen innerhalb dieses Subspezies-Clusters. Nicht erfasst wurden in dieser Darstellung Sequenzpaare, bei denen keine Transversionen vorkamen. Die ti/tv ratio ist für diese Paare nicht definiert (ti/0 = n.d.).

In Abb. 14 sind TrN-korrigierte gegen unkorrigierte Distanzwerte für alle drei Codon-Positionen getrennt aufgetragen. Sättigung von Substitutionen („multiple hits“) muß nur für die dritte Codon-Position in Betracht gezogen werden – für Position 1 und 2 liegen alle Datenpunkte etwa auf der Geraden $p = \text{TrN}$. Die Datenpunkte für die dritte Codon-Position verlaufen bereits für Sequenzvergleiche zwischen *R. calendula* und anderen *Regulus*-Spezies

nicht mehr linear sondern ähnlich einer Sättigungskurve. Unter Ausschluß der dritten Codon Position lassen sich die phylogenetischen Beziehungen zwischen *R. ignicapillus*, *R. satrapa*, und *R. regulus* (inclusive teneriffae) nicht mehr auflösen.

Die Cyt b-Sequenzen der Außen- und Innengruppen unterscheiden sich um 14 - 17% (TrN-Distanz: 0,21 - 0,37, Tab. 14). Innerhalb der Goldhähnchen schwanken die Sequenzunterschiede für Artenpaare zwischen 11 und 14% (TrN-Distanz: 0,15 - 0,25, Tab. 14). Die niedrigsten Werte auf Artniveau liegen zwischen *R. satrapa* und *R. regulus* bei 9,5 - 11% (TrN-Distanz: 0,15 - 0,23, Tab. 14). Auch Subspezies-Paare zeichnen sich teilweise durch relativ hohe genetische Distanzen aus. Innerhalb der Sommergoldhähnchen ist nur die Population auf Madeira deutlich von anderen Subspezies mit etwa 8% Sequenzunterschied differenziert (TrN-Distanz: 0,11, Tab. 14).

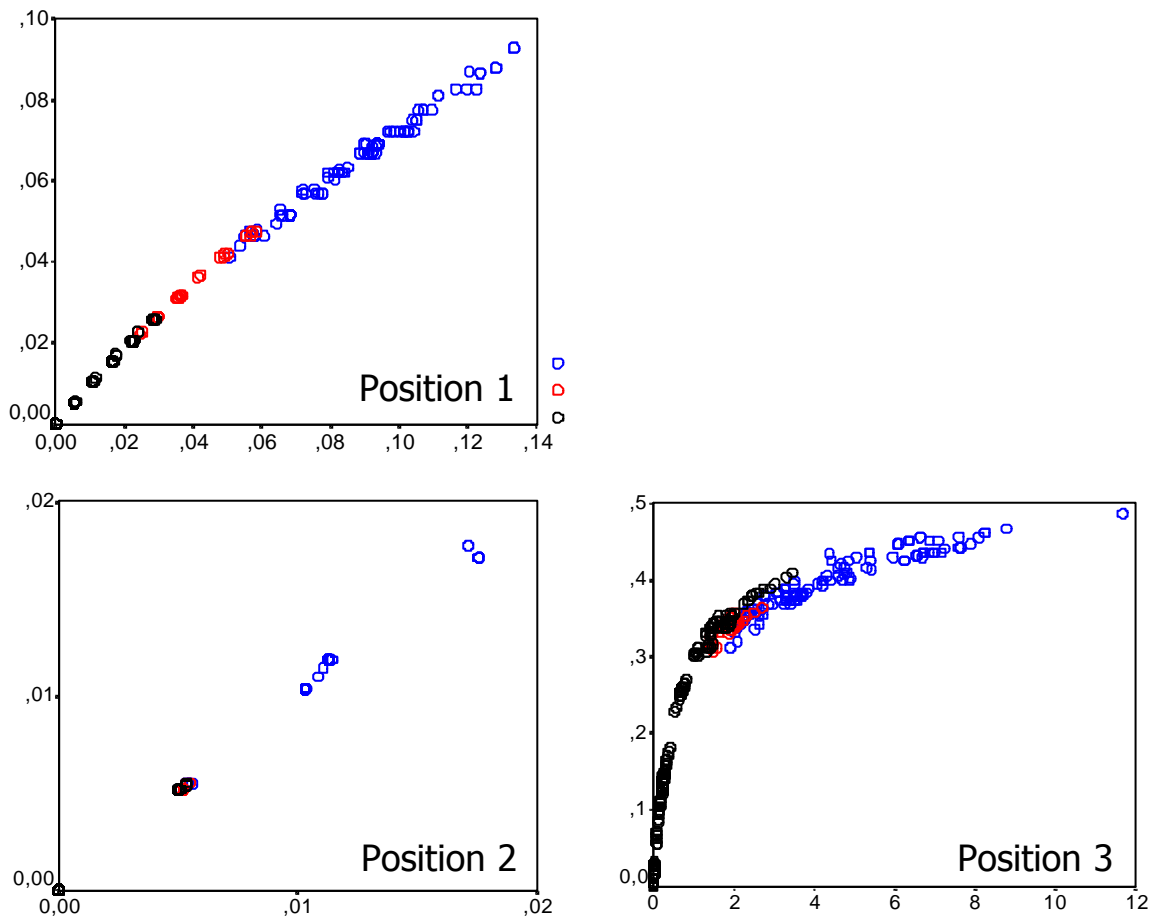


Abb. 14: Verhältnis von Tamura-Nei-korrigierten Distanzwerten (X-Achse) zu unkorrigierten genetischen p-Distanzen (Y-Achse) für Sequenzpaare der Gattung *Regulus*, für jede Codon-Position einzeln dargestellt; taxonomische Niveaus: schwarz = Artenpaare *Regulus* außer *R. calendula*, rot = *R. calendula* vs. andere *Regulus* sp., blau = Außengruppe gegen Innengruppe.

Die höchsten Distanzwerte innerhalb der Wintergoldhähnchen finden sich zwischen Subspezies der West- vs. Ostpaläarktis (3,5 - 6%, TN-distances: 0,04 - 0,07, Tab. 14). Die Sequenz von *R. teneriffae* ist nur um etwa 2,2 bis 2,7% von den Haplotypen der westpaläarktischen Wintergoldhähnchen (ssp. *regulus*, *azoricus*, *sanctae-mariae* und *inermis*) differenziert (TN-distance: 0,03, Tab. 14). Dies liegt sogar noch knapp unter dem Differenzierungsniveau der asiatischen Schwestergruppen *R. r. japonensis* vs. *R. r. tristis* (3,1 - 3,8%, TN-distances: 0,4, Tab. 14). Sequenzunterschiede von weniger als einem Prozent liegen meist auf Populationsniveau (beispielsweise innerhalb *R. r. regulus* oder *R. r. japonensis*). Ebenso niedrige Werte von ungefähr 1% bestehen auch zwischen Subspezies-Paaren (*R. i. ignicapillus* vs. *R. i. balearicus*, sowie zwischen Haplotypen von kontinentalen *R. r. regulus* und den Haplotypen der azoreanischen Subspezies). Auf Subspezies-Niveau kommen identische Haplotypen zwischen *R. r. himalayensis* vs. *yunnanensis* sowie zwischen *R. r. azoricus* vs. *inermis* vor.

Tab. 14: Genetische Differenzierung zwischen Cyt-B-Sequenzen von 14 *Regulus*-Taxa und 3 Außengruppen-Taxa. Oben rechts: Tamura-Nei-Distanzen (580 bp); unten links: ti/tv ratio; alle Werte stellen Mittelwerte für alle Haplotypen im Taxonvergleich dar.

Taxon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1. <i>S. xanthoschistos</i>		0,30	0,29	0,28	0,35	0,36	0,36	0,33	0,37	0,36	0,32	0,35	0,35	0,36	0,36	0,32
2. <i>P. collybita</i>	1,8		0,20	0,27	0,32	0,33	0,35	0,33	0,32	0,31	0,29	0,31	0,32	0,31	0,32	0,32
3. <i>P. major major</i>	1,3	0,9		0,23	0,23	0,23	0,20	0,21	0,21	0,28	0,21	0,24	0,26	0,26	0,28	0,26
4. <i>R. calendula</i>	1,3	1,3	0,9		0,22	0,23	0,23	0,25	0,21	0,21	0,19	0,23	0,24	0,24	0,25	0,25
5. <i>R. i. ignicapillus</i>	0,9	0,8	0,8	1,6		0,002	0,11	0,17	0,17	0,24	0,11	0,18	0,19	0,19	0,21	0,20
6. <i>R. i. balearicus</i>	1,0	0,9	0,8	1,6	--		0,12	0,17	0,18	0,25	0,18	0,19	0,20	0,20	0,22	0,21
7. <i>R. i. madeirensis</i>	1,1	1,0	1,2	2,1	3,8	3,9		0,22	0,21	0,22	0,20	0,25	0,23	0,23	0,24	0,23
8. <i>R. satrapa</i>	1,0	1,0	0,9	1,6	1,4	1,5	2,9		0,17	0,23	0,16	0,15	0,17	0,16	0,16	0,17
9. <i>R. r. himalayensis</i>	1,0	0,9	0,7	1,6	1,6	1,7	2,9	2,8		0,09	0,06	0,07	0,06	0,06	0,06	0,06
10. <i>R. r. japonensis</i>	0,9	0,9	0,8	1,1	1,5	1,6	2,2	3,1	3,6		0,04	0,07	0,07	0,07	0,08	0,07
11. <i>R. r. tristis</i>	0,8	0,8	0,7	1,0	1,5	1,5	2,2	3,2	2,8	3,4		0,04	0,05	0,04	0,06	0,05
12. <i>R. r. teneriffae</i>	1,1	0,9	0,8	1,4	1,4	1,4	2,4	3,1	3,5	3,0	3,5		0,03	0,03	0,03	0,03
13. <i>R. r. azoricus</i>	1,1	0,9	0,9	1,5	1,5	1,5	2,9	3,1	4,1	3,8	3,1	4,1		0,003	0,006	0,01
14. <i>R. r. sanctae-mariae</i>	1,1	0,9	0,9	1,5	1,4	1,5	2,8	3,1	4,8	4,2	3,5	5,0	--		0,005	0,01
15. <i>R. r. inermis</i>	1,1	0,9	0,9	1,6	1,5	1,5	2,8	3,0	4,8	4,5	4,0	5,7	--	--		0,01
16. <i>R. r. regulus</i>	1,1	0,9	0,9	1,6	1,5	1,5	2,9	2,7	3,2	2,8	2,3	2,2	1,7	1,7	3,3	

Eine konstante Substitutionsrate weist das Cyt b-Fragment innerhalb des Komplexes *R. satrapa* und *R. regulus*, inclusive *R. teneriffae*, auf (Außengruppe *R. ignicapillus*, ssp. *japonensis* ausgeschlossen, likelihood ratio test, Diff- $\ln L = 7,25$, $p < 0,05$). Dies gilt nur, wenn die *japonensis*-Haplotypen aus dem Datensatz ausgeschlossen sind. Der komplette Datensatz für die Wintergoldhähnchen inclusive ssp. *japonensis* weist keine Eigenschaften einer

molekularen Uhr auf (Außengruppe *R. satrapa*, likelihood ratio test, inclusive *japonensis*: Diff- $\ln L = 24,95$ - *japonensis* ausgeschlossen: Diff- $\ln L = 5,58$).

Abb. 15 zeigt die Kalibrierung der molekularen Uhr nach vier paläogeographischen Ereignissen für a) Kimura-2-Distanzen und b) Tamura-Nei-Distanzen. Die Substitutionsrate beträgt innerhalb des Komplexes *R. regulus*/*R. satrapa* (ausgenommen *R. r. japonensis*) für Kimura-2-Distanzen 0,016/ Millionen Jahre. Dieser Wert entspricht exakt der von Fleischer et al. (1997) berechneten Substitutionsrate für Kimura-2-korrigierte Distanzwerte. Die Substitutionsrate für TrN-korrigierte Distanzwerte liegt etwas höher bei 0,027/ Millionen Jahre. Die Korrelation zwischen unkorrigierten und TrN-Distanzen ist hochsignifikant (Mantel-Test, $p < 0,01$). Die Substitutionsrate für TrN-Distanzen des untersuchten Cyt-b-Fragments werde ich für die Altersberechnungen in allen drei von mir bearbeiteten Gruppen heranziehen (Auswertung für alle Gruppen nach Tamura-Nei-Modell, Modeltest, vgl. Tab. 7). Innerhalb der Gattung *Regulus* lassen sich diese Altersberechnungen nur für den Taxa-Komplex mit konstanter Substitutionsrate durchführen, s.o.. Die erste Trennung innerhalb dieser Gruppe erfolgte demnach vor 6 Millionen Jahren zwischen dem nearktischen Vorläufer von *R. satrapa* und dem paläarktischen Vorfahr von *R. regulus* und *R. teneriffae*. Die Trennung von *R. ignicapillus* und *R. calendula* von den übrigen *Regulus*-Spezies liegen noch länger zurück, lassen sich jedoch anhand der Cytochrom-b-Daten nicht exakt datieren (keine konstante Substitutionsrate für die gesamte Gattung). Innerhalb der Wintergoldhähnchen (*R. regulus*) spaltete sich zunächst die *himalayensis*-Gruppe vor etwa 2,3 Millionen Jahren von dem Vorläufer der übrigen Subspezies ab, danach trennten sich die Vorläufer der westpaläarktischen Subspezies (inclusive *teneriffae*) vor etwa 1,8 Millionen Jahren von den Ostpaläarkten (repräsentiert durch *R. r. tristis*). Die Besiedlung der Atlantischen Inseln durch Wintergoldhähnchen ist ein relativ rezentes Ereignis. Die Kanarischen Inseln erreichten Vorläufer von *R. teneriffae* vor etwa 1 Millionen Jahren, die Besiedlung der Azoren ist noch jünger (einige 100 000 Jahre alt).

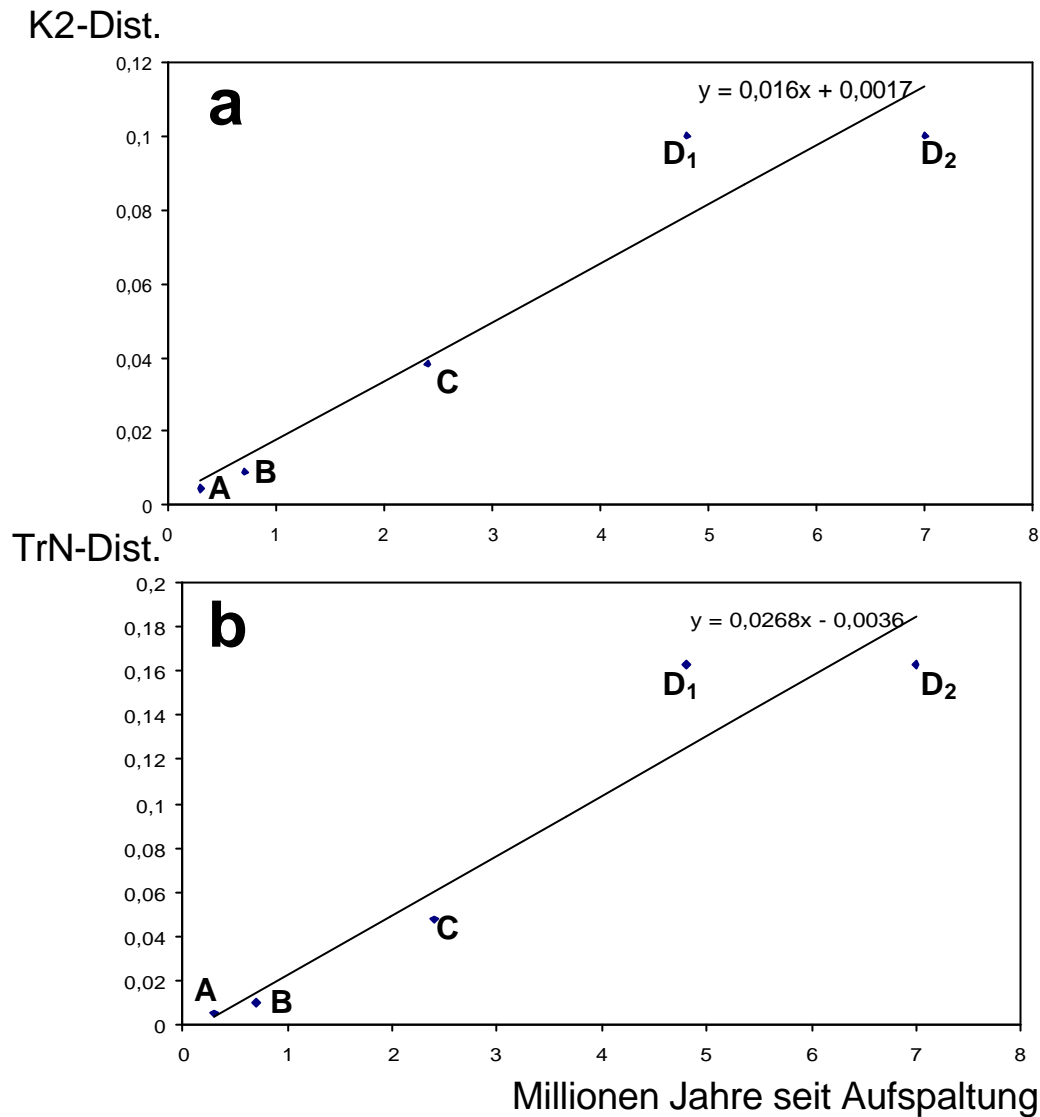


Abb. 15: Molekulare Uhr: Kalibrierung für 4 paläogeographische Ereignisse, X-Achse: Zeit seit der Aufspaltung (Millionen Jahre My), Y-Achse: a) Kimura -2-Distanzen (K2), b) Tamura-Nei-Distanzen (TrN); die Korrelation zwischen genetischen Distanzen und Zeitpunkten paläogeographischer Ereignisse ist hochsignifikant (Mantel-Test, $p < 0,01$); Aufspaltungsereignisse zwischen *Regulus regulus* ssp.: A = Trennung Ost- und Westgruppe Azoren, B = Besiedlung der Azoren von Westeuropa ausgehend, C = Trennung Ost- und Westpaläarktis, D = Trennung Paläarktis -Nearktis (D₁ = spät, D₂ = früh).

3.1.2 Bioakustik

3.1.2.1 Units (Gesangsbausteine)

3.1.2.1.1 Akustische Parameter

Anhand der sonographischen Analyse lassen sich fünf Grundeinheiten (units) des Reviergesangs von Goldhähnchen unterscheiden. Die Strophe setzt sich aus einer bis drei units in festgelegter, invariabler Reihenfolge zusammen. Keine der sechs Arten beherrscht alle fünf units.

Jede der fünf units zeichnet sich durch bestimmte akustische Eigenschaften aus, die sie von nachfolgenden oder vorangegangenen Gesangsabschnitten abgrenzen.

- Unit 1 (Abb. 16): im Zeitverlauf konstante oder abfallende Trägerfrequenz, Frequenzumfang zwischen 8,1 und 4,9 kHz (Tab. 15), enthält meist kurze Hakenelemente in Phrasen oder auch Gruppen
- Unit 2 (Abb. 16): in ihrer Trägerfrequenz deutlich aufsteigende Phrase meist aus Pfiff- oder rufähnlichen Elementen, Frequenzumfang zwischen 8,8 und 5,2 kHz (Tab. 15).
- Unit 3 (Abb. 17): enthält Subsongmotive mit breitem Frequenzumfang zwischen 9,5 und 2,8 kHz, oftmals Elemente mit Obertönen, keine regelmäßige Syntax, deutlich kürzer als die übrigen vier units (Tab. 15).
- Unit 4 (Abb. 18): extrem niederfrequente Einheit zwischen 5,8 und 1,3 kHz, mitunter Maximalfrequenz bis zu 7,9 kHz bedingt durch Obertöne einiger Elemente, eine oder mehrere schnelle Phrasen, z.T. ähnlich den Rufreihen von *R. calendula*.
- Unit 5 (Abb. 18): ebenfalls relativ niederfrequente Einheit zwischen 5,8 und 1,8 kHz, setzt sich aus Gruppen von je einem hochfrequenten und zwei bis drei niederfrequenten Elementen, zwischen diesen ein deutlicher Frequenzsprung.

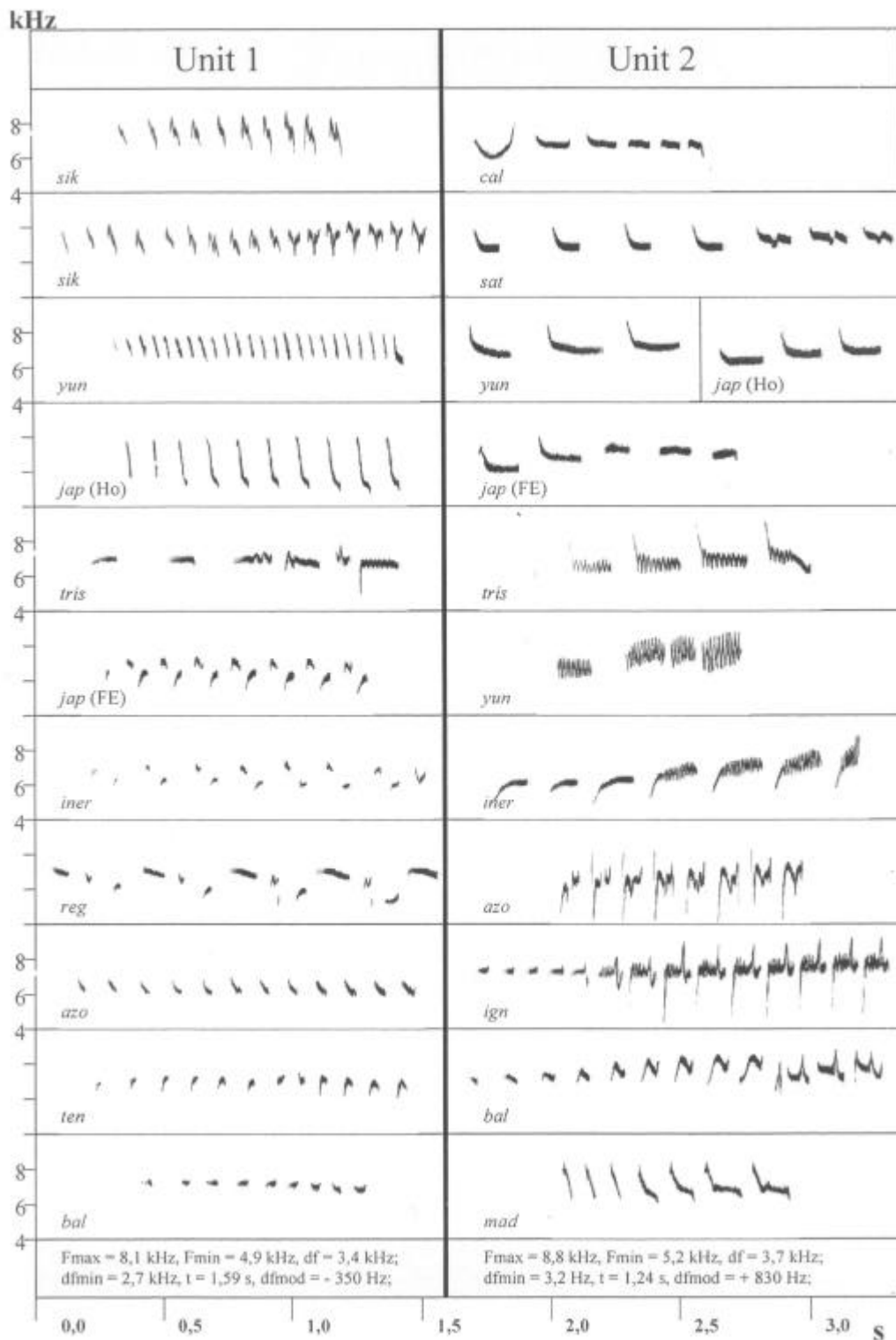


Abb. 16: Hauptteileinheiten des *Regulus*-Gesanges U1 und U2; linke Spalte unit 1, rechte Spalte unit 2; Taxa: cal = *R. calendula*, sat = *R. satrapa*, ign = *R. i. ignicapillus*, bal = *R. i. balearicus*, mad = *R. i. madeirensis*, yun = *R. r. yunnanensis*, sik = *R. r. sikkimensis*, tris = *R. r. tristis*, jap = *R. r. japonensis* (Ho = Hokkaido, FE = Russian Far East) reg = *R. r. regulus*, iner = *R. r. inermis*, azo = *R. r. azoricus*, ten = *R. teneriffae*; akustische Parameter beider units in unterer Box angegeben.

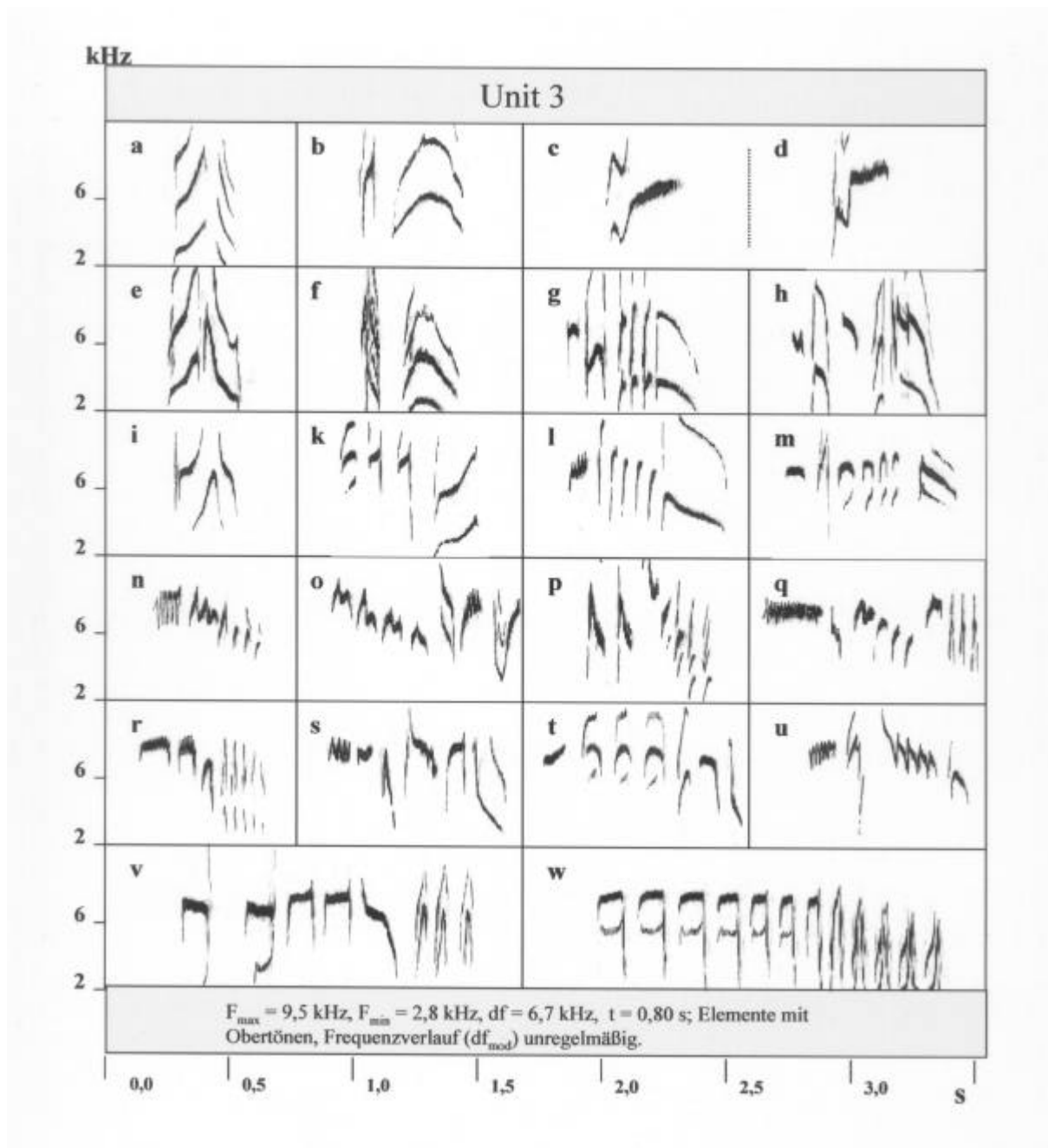


Abb. 17: Subsongmotive (U3) verschiedener *Regulus*-Spezies. a) – d) *R. ignicapillus*, **Weija-Motiv**, a) *R. i. ignicapillus*, Taunusstein 2002; b) *R. i. balearicus*, Mallorca 1998; c), d) *R. i. madeirensis*, Bis-Rufe, Madeira 1998; e) – h) *R. teneriffae*, **Schlußteile**, Teneriffa 1971; e) Män. 6, f) Män. 12, g) Män. 11, h) Män. 14; i) – m) *R. regulus*, **Schlußteile, Weija-ähnlich**, i) *R. r. tristis*, Tien Shan 1993; k) *R. r. regulus*, Tschechien 2001; l) *R. r. azoricus*, São Miguel, 2001; m) *R. r. japonensis*, Ost-Sibirien 1996; n) – q) **einzelnes Schlußteilmotiv, Variation** innerhalb *R. regulus*; n) *R. r. regulus*, Taunusstein 2001; o) *R. r. japonensis*, Hokkaido 1996; p) *R. r. azoricus*, São Miguel 2000; q) *R. r. anglorum*, Großbritannien; r) – u) 4 Schlußteilmotive eines einzelnen Män. von *R. r. regulus*, Taunusstein 2001; v) Schlußteil *R. r. yunnanensis*, China, Shaanxi Prov. 1997; w) Schlußteil, *R. satrapa*, Kanada 2001; Aufnahmen: a), c), d) k), l)–o), p), r)–u) M.P.; i), v) J. Martens; e)–h) G. Thielcke; b) T. Hofmeister; w) S. Schick.

Tab. 15: Frequenz- und Zeitparameter der units 1, 2 and 3, Mittelwerte für 7 akustische Parameter: Maximalfrequenz (F_{\max}), Minimalfrequenz (F_{\min}), Frequenzumfang (df, inclusive Aufstriche), minimaler Frequenzumfang (df_{\min} , ohne Aufstriche), Dauer der Unit (t), Dauer des längsten Elements (t_1), Frequenzverlauf (df_{mod}). Signifikante Unterschiede zwischen allen drei units nach dem entsprechenden Parameter angegeben (** = $p < 0,001$, * = $p < 0,05$, Kruskal-Wallis-Test und Mann-Whitney-U-Test), signifikante Unterschiede zwischen unit 3 und den anderen beiden units in Zeile 4 nach den Mittelwerten angegeben.

Unit	F_{\max} ** (kHz)	F_{\min} (kHz)	df (kHz)	df_{\min} (kHz)	T (s)	t_1 * (s)	df_{mod} ** (kHz)
1	8,11	4,89	3,36	2,67	1,59	0,11	-0,35
2	8,79	5,16	3,69	3,15	1,24	0,19	0,83
3	9,46	2,77 **	6,66 **	6,66 **	0,80 *	0,17	-

Unit 4 und 5 kommen nur bei *R. calendula* vor. Beide unterscheiden sich signifikant in allen vermessenen Parametern von den drei anderen units (Mann Whitney-U-Test, $p < 0,05$), insbesondere durch ihre tiefen Frequenzen (Abb. 18, Abb. 19) und durch ihre lange Dauer. Untereinander sind sich beide Einheiten sehr ähnlich, unit 4 ist lediglich etwas tiefer (Mann Whitney-U-Test, $p < 0,05$).

Die units 1, 2 und 3 lassen sich akustisch ebenfalls gut gegeneinander abgrenzen (Abb. 18, 20). Unit 3 unterscheidet sich in allen vermessenen Parametern signifikant von den beiden anderen Einheiten (Mann Whitney-U-Test, $p < 0,05$, vgl. Tab. 15). Auffällig ist der breite Frequenzumfang aufgrund der niedrigen Minimalfrequenz und die relativ kurze Zeitdauer. Unit 1 und 2 ähneln sich aufgrund ihrer hohen Lage im Frequenzspektrum, U2 erreicht jedoch signifikant höhere Maximalfrequenzen (Tab. 15, U-Test, $p < 0,001$). Der bezeichnende Unterschied zwischen den beiden Hauptteilabschnitten liegt im Frequenzverlauf. Während U2 immer einen aufsteigenden Frequenzverlauf besitzt, fällt U1 schwach bis deutlich in der Trägerfrequenz ab (negative Werte für df_{mod} , Tab 15, Mann Whitney-U-Test, $p < 0,001$). Mittels Diskriminanzanalyse lassen sich alle fünf units ebenfalls gut voneinander abgrenzen. Für den Vergleich aller fünf Einheiten wurden die Parameter F_{\max} , F_{\min} und t herangezogen. Einbezogen in die Analyse wurden die ersten 3 kanonischen Diskriminanzfunktionen, wobei F_{\max} am stärksten mit Funktion 1, F_{\min} am stärksten mit Funktion 2 und t mit Funktion 3 korreliert. Anhand dieser drei Parameter wurden 81,6% aller Fälle in der Diskriminanzanalyse korrekt klassifiziert, darunter alle Werte für unit 3 und unit 5 (Abb. 19). Für die übrigen drei units fällt die Klassifizierung undeutlicher aus. Korrekt zugeordnet wurden in die Klasse U1 70%, in die Klasse U2 61,5% und in die Klasse U4 87,5% aller entsprechenden Meßwerte.

Die Meßwerte für U1 und U2 wurden zu einem nicht unwesentlichen Prozentsatz der jeweils anderen unit zugeordnet, Werte für U4 wurden zu 12,5% der Gruppe U5 zugeordnet. Für die Diskriminanz von U1 gegen U2 wurde daher eine zweite Kombination akustischer Parameter gewählt: F_{\max} , t_1 und df_{mod} . Hier korrelieren am stärksten df_{mod} mit Funktion 1, F_{\max} und t_1 jeweils mit Funktion 2. Anhand dieser Parameter lassen sich in der Diskriminanzanalyse die Werte für U1 und U2 zu 100% korrekt zuordnen.

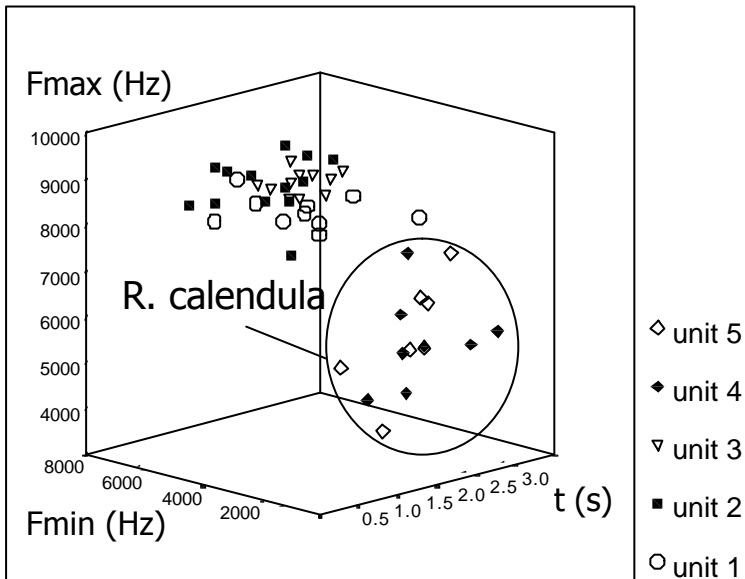


Abb. 18: Frequenz- und Zeitparameter von 5 units des *Regulus*-Gesanges; Streudiagramm: a) anhand der Parameter „Maximal“- und „Minimalfrequenz“ sowie „Dauer der unit“ (F_{\max} , F_{\min} , t).

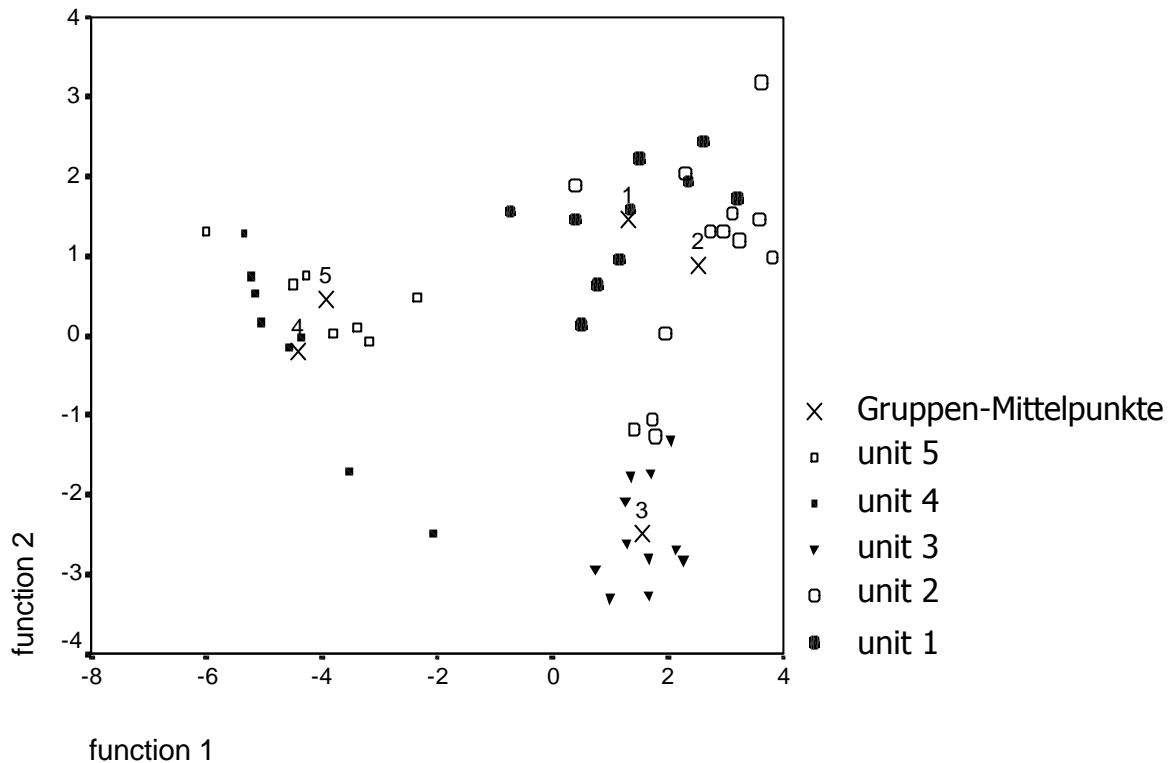


Abb. 19: Kanonische Diskriminanzanalyse für fünf units des *Regulus*-Gesanges anhand der Parameter „Maximal“- und „Minimalfrequenz“ sowie „Dauer der unit“ (F_{\max} , F_{\min} , t).

3.1.2.1.2 Feldversuche

In allen drei Versuchsserien (siehe Material und Methode) läßt sich bei den Versuchsvögeln – Sommer- wie Wintergoldhähnchen – eine deutliche Abhängigkeit der Reaktionshäufigkeit und Reaktionsstärke in Abhängigkeit vom Frequenzverlauf (df_{mod}) der Teststrophe erkennen. Ergebnisse sind in Abb. 20 dargestellt. Die Reaktionen von Sommergoldhähnchen auf die Kunststropfen (Abb. 20 a – d) fallen allesamt recht schwach aus und sind signifikant niedriger als die Reaktionen auf die Kontrollstrophe (Abb. 20 q, Mann-Whitney-U-Test, $p < 0,05$). Die veränderten Sommergoldhähnchenstropfen (Abb. 20 e – i) erzielen mit abfallendem Frequenzverlauf schwache, signifikant niedrigere Reaktionen als die Kontrollstrophe (Mann-Whitney-U-Test, $p < 0,05$). Auf die Attrappen-Strophe mit konstanter und jene mit ansteigender Trägerfrequenz reagierten die Testvögel nicht signifikant schlechter als auf die Kontrolle. Im Streudiagramm „Reaktionsintensität gegen Frequenzverlauf“ (Abb. 21 a) hat die Kurve für die Kunststrophe einen schwach ansteigenden Verlauf – die Abhängigkeit der beiden Parameter ist jedoch nicht signifikant. Im Gegensatz dazu verläuft die Kurve für die veränderte Sommergoldhähnchenstrophe ähnlich einer Sättigungskurve: Sie

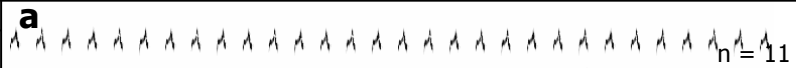


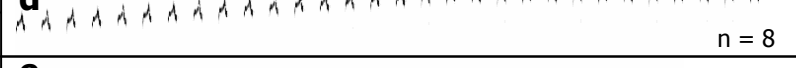




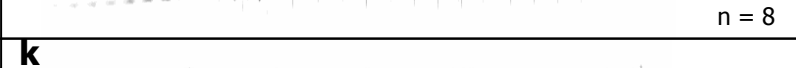
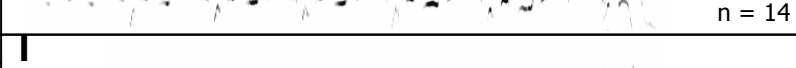
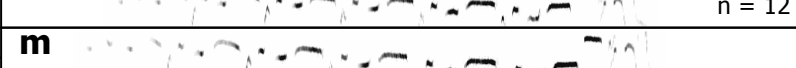
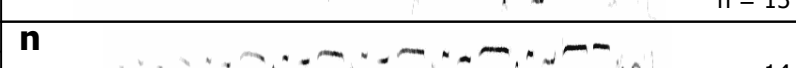
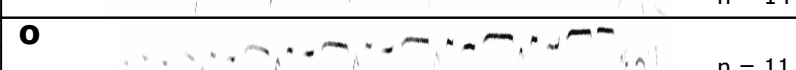

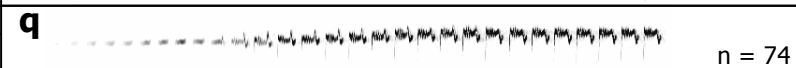

kHz		Attrappe (Sonagramm)	n = Anzahl der Versuche	df_{mod}	R_I
			n = 11	+ - 0,0	0,6 **
8	4		n = 9	- 1kHz/ 50Hz	1,3 *
			n = 14	+ 2kHz/	1,7 *
8	4		n = 8	+ 2,55 kHz/ 150	2,3
			n = 11	+ - 0,0	4,6
8	4		n = 12	- 0,25 kHz/ 10	2,1 *
			n = 9	- 0,5 kHz/ 20	0,6 **
8	4		n = 14	+ 1,5 kHz/ 75	4,5
			n = 8	+ 2,0 kHz/ 100	4,4
8	4		n = 14	+ - 0,0	4,4
6	2		n = 12	- 1,13 kHz/ 75	2,7 *
8	4		n = 13	- 2,1 kHz/ 150	1,0 *
			n = 14	+ 1,1 kHz/ 75	3,1
8	4		n = 11	+ 2,1 kHz/ 100	2,4
			n = 64	+ - 0,0	3,9
8	4		n = 74	+ 0,9 kHz	4,7

Abb. 20: Kunststrophen für Attrappenversuche an *R. regulus* und *R. ignicapillus*, Taunus 2002; d_{fmod} = Frequenzverlauf der Strophe, Gesamtdifferenz x kHz/ Frequenzsprung zwischen aufeinander folgenden Elementen y Hz; R_I = mittlere Reaktionsintensität der Testvögel; signifikante Unterschiede zu Kontrollstrophen, Mann Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,001$; a) – d) Kunststrophen aus einem gereihten Element von *R. teneriffae*; e) – i) verfremdete Sommergoldhähnchenstrophen (Original: q, Kontrolle); l) – o) verfremdete Wintergoldhähnchenstrophen (Original: k); p) Kontrolle Wintergoldhähnchen-Gesang, Mitteleuropa; q) Kontrolle Sommergoldhähnchen-Gesang, Mitteleuropa.

liegt bei negativen Werten für df_{mod} bei niedriger Reaktionsintensität, steigt in diesem Bereich jedoch steil an und erreicht bei $df_{\text{mod}} = 0$ ihr Maximum, das auch für Werte von $df_{\text{mod}} > 0$ in etwa konstant bleibt. Dieser Zusammenhang von Frequenzverlauf und Reaktionsintensität ist sowohl in einer linearen als auch in einer quadratischen Regression signifikant (Regression, Kurvenanpassung SPSS 8.0, $p < 0,01$). Ähnliche Ergebnisse liefert die veränderte Wintergoldhähnchenstrophe (Abb. 20 k – o): Maximale Reaktionsstärken werden nur durch die Attrappe mit konstanter Trägerfrequenz erreicht (Abb. 20 k), abfallende und ansteigende Strophen erzielen deutlich schwächere Reaktionen (signifikant gegen die Kontrolle, Abb. 20 p, nur für abfallende Strophen, Abb. 20 l und m, Mann Whitney-U-Test, $p < 0,05$). Die Abhängigkeit der beiden Parameter ist nur in einer quadratischen Regression signifikant (Regression, Kurvenanpassung SPSS 8.0, $p < 0,01$). Die Reaktionsintensität der Wintergoldhähnchen sinkt in Abhängigkeit vom Frequenzverlauf der Teststrophe sowohl im negativen als auch im positiven Bereich ab (Abb. 21 b).

Die Attrappenversuche belegen: Unit 1 und unit 2 sind durch ihren Frequenzverlauf nicht nur eindeutig voneinander abzugrenzen, sondern er stellt zudem einen reaktionsauslösenden Parameter dar. Das gilt zumindest für zwei Taxa, deren Gesangshauptteil nur aus je einer der beiden units besteht (*R. ignicapillus*: unit 2; *R. regulus*: unit 1).

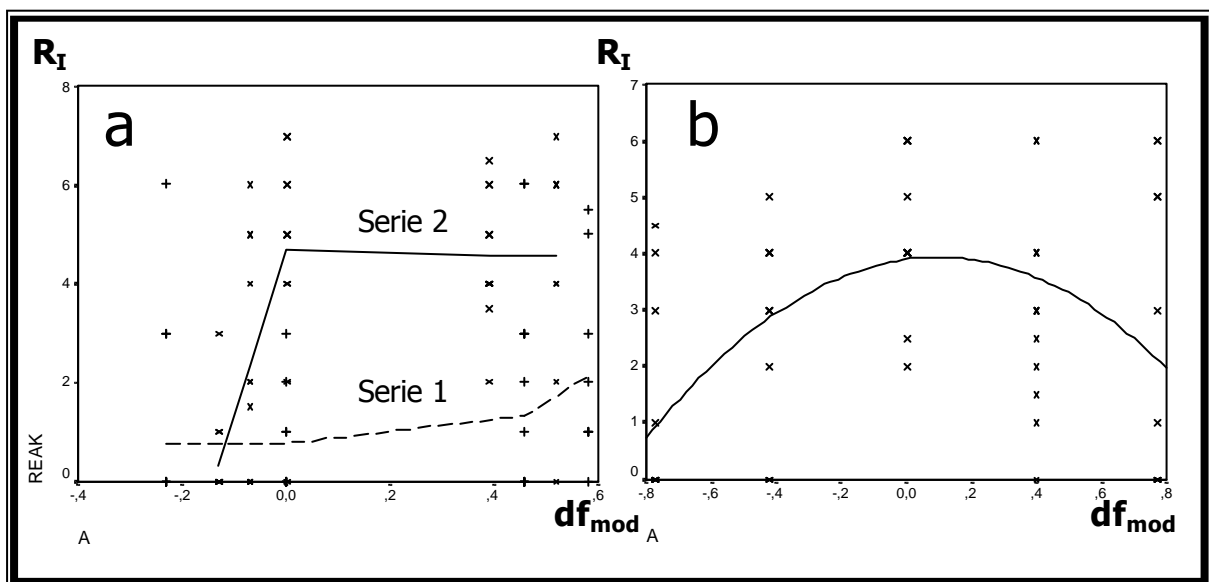


Abb. 21: Korrelation zwischen Frequenzverlauf (df_{mod} , X-Achse) und Reaktionsintensität (R_I , Y-Achse); a) Versuchsreihen Sommergoldhähnchen: Serie 1 = Kunststrophen, Serie 2 = verfremdete Sommergoldhähnchenstrophen; territoriale Reaktion von *R. ignicapillus* nimmt mit zunehmend abfallendem Frequenzverlauf ab, starke Reaktion nur bei $df_{\text{mod}} = 0$; b) Versuchsreihe Wintergoldhähnchen, starke territoriale Reaktion nur bei konstantem Frequenzverlauf ($df_{\text{mod}} = 0$).

3.1.2.2 Character Tracing

Insertionen bzw. Deletionen von units waren nach Maßgaben der molekularen Phylogenie relativ seltene Ergebnisse in der Gesangsevolution der Reguliden. Für jede Art ist eine Strophensyntax charakteristisch, selten ist diese bei einzelnen Subspezies modifiziert.

Häufiger sind Merkmalsverschiebungen in der Syntax einzelner units oder auch Veränderungen im Elementrepertoire.

U1 ist ein synapomorphes Merkmal des kompletten Wintergoldhähnchen-Astes (inclusive *R. teneriffae*). Innerhalb dieser Gruppe bildet U1 stets die Einleitung der Strophe (Abb. 22 a, b). Die Syntax von U1 kann phrasiert oder gruppiert sein. Elementgruppen kommen in zwei Linien von *R. regulus* vor: zum einen bei *R. r. japonensis* in Sibirien und auf Honshu, und zum anderen in der westpaläarktischen Subspezies-Gruppe mit der Nominatform *R. r. regulus* und den Populationen der Atlantischen Inseln (Abb. 22 b). Auf den Azoren kommen beide Merkmalszustände (sowohl phrasierte als auch gruppierte Stropheneinleitungen) nebeneinander vor. Gruppen können sich aus zwei (*ssp. japonensis, azoricus, inermis, sanctae-mariae*), vier bis fünf (*R. r. regulus*), oder maximal sechs Elementen (*R. r. sanctae-mariae*) zusammensetzen. Auffälligerweise wurden auch bei Sommergoldhähnchen auf Mallorca (*ssp. balearicus*) Strophentypen gefunden, die mit U1 eingeleitet werden (Abb. 22 b, polymorphes Merkmal bei fünf von 15 *balearicus*-Männ.).

U2 ist ein plesiomorphes und stark konservatives Merkmal innerhalb *Regulus*. Die ansteigende Phrase kommt bei allen untersuchten Taxa vor, eine Ausnahme bildet lediglich der westpaläarktische *R. r. regulus* (Abb. 23). Die Syntax von U2 ist fast ausschließlich phrasiert. Eine Ausnahme bilden lediglich die Populationen der Azoren und auf Teneriffa. Hier kommen neben aufsteigenden Phrasen auch solche vor, die mit wiederholten Elementgruppen beendet werden.

Die Subsongmotive U3 zeigen eine klare Merkmalsverteilung in der molekularen Phylogenie. Sommergoldhähnchen äußern im Subsong nur ein einziges Rufmotiv ("Weija-Motiv", Abb. 17 a - d). Auf Madeira ist dieses obertonreiche Motiv zu einem territorialen Ruf umgewandelt (Abb. 17 c, d). Der Subsong von *R. satrapa*, *R. regulus* und *R. teneriffae* stellt hingegen ein Repertoire von mehreren komplexen Motiven dar (Abb. 24 a). Einzelne von ihnen können dem Weija-Schnörkel der Sommergoldhähnchen auffällig ähneln (Abb. 17 e, f), jedoch beherrscht ein Männ. mehrere, bis zu 18 solcher Motive (Abb. 17 r-u). Es finden sich auch Motive, die über weite geographische Distanzen übereinstimmen (Abb. 17 n-q). Sogar im interspezifischen Vergleich zwischen *R. satrapa* und *R. r. yunnanensis* finden sich Übereinstimmungen in einzelnen Subsongmotiven (Abb. 17 v, w).

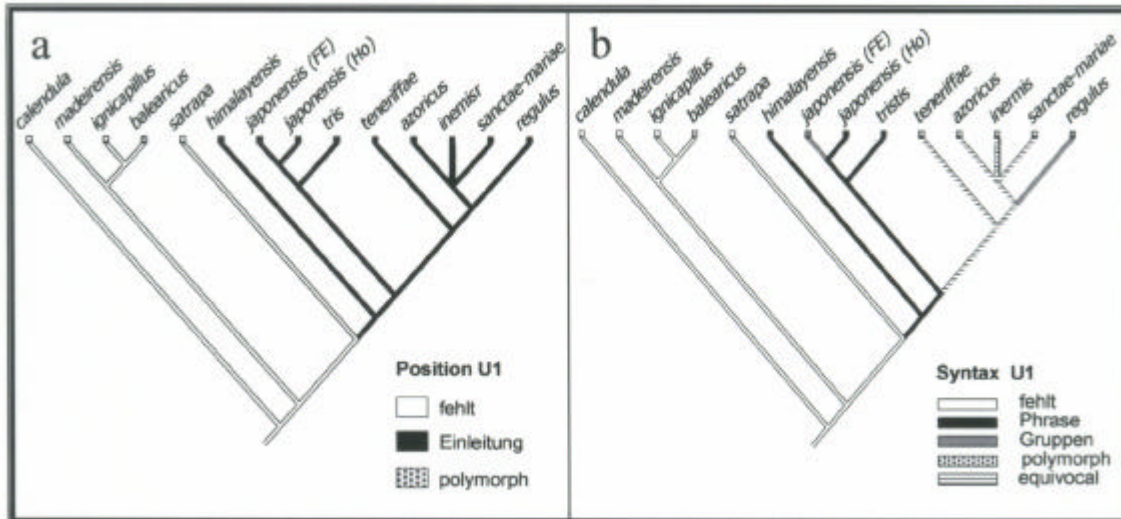


Abb. 22: Character Tracing für Gesangsmerkmale I; a) Position von unit 1 innerhalb der Strophe; b) Syntax von U1.; vgl. Tab 12.

Bei *R. calendula* wurden keine entsprechenden Lautäußerungen festgestellt, U3 fehlt hier gänzlich (Abb. 24). U3 ist in drei Linien der Reguliden Bestandteil der Strophe, i) als Einleitung bei *R. i. madeirensis*, ii) als Schlußteilrepertoire bei *R. satrapa* und *R. regulus* (inclusive *R. teneriffae*) und iii) bei *R. i. balearicus* als Schlußteil (Abb. 24 b). Strophentypen mit Schlußteil sind jedoch die Ausnahme bei *R. i. balearicus* und wurden nur bei 2 Männ. auf Mallorca gefunden. Der Schlußteil ist hier zudem invariabel und besteht nur aus einem kurzen Ruf und dem angehängten Weija-Motiv. Sehr selten finden sich solche Strophentypen auch bei *R. i. ignicapillus*, dann jedoch stets in Kombination mit typischen phrasierten Strophen ohne Schlußteil. Zur Häufigkeit solche Strophentypen ist anzumerken, dass in sieben Jahren Feldarbeit nur ein einziges Mal ein Sommergoldhähnchen beobachtet und aufgenommen wurde, das Strophentypen mit Weija-Schnörkel sang (Abb. 32 f). Trotzdem ist somit der Einbau von Subsongmotiven (U3) in die Strophe keine eindeutige Synapomorphie von *R. satrapa* und dem *R. regulus*-Komplex, wohl aber das Repertoire aus verschiedenen Schlußteilmotiven, das in dieser Form nie bei *R. ignicapillus* auftritt (Abb. 24 a). U4 und U5 schließlich kommen ausschließlich im Gesang von *R. calendula* vor. Vergleichbare Gesangspassagen auf solch niedrigen Frequenzen sind bei keiner anderen *Regulus*-Spezies gefunden worden.

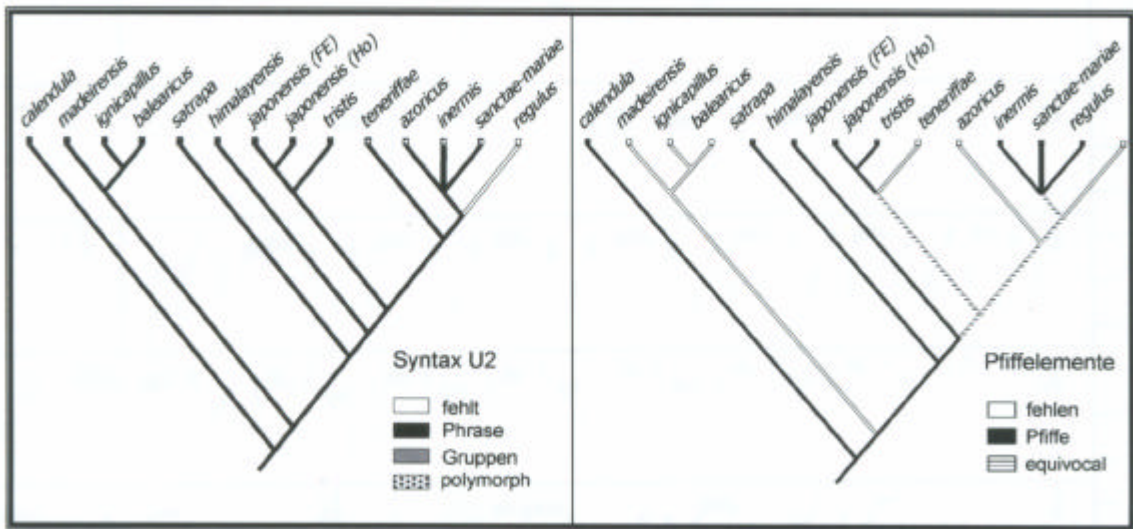


Abb. 23: Character Tracing für Gesangsmerkmale III; a) Syntax unit 2; b) Vorkommen von Pfffelementen; vgl. Tab. 12.

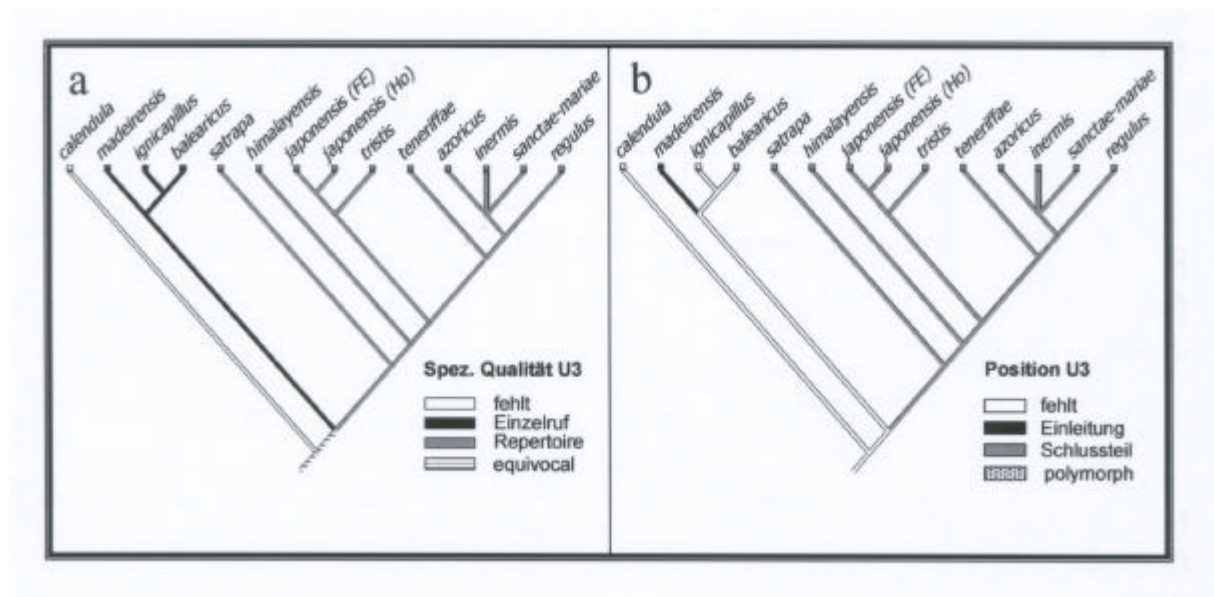


Abb. 24: Character Tracing für Gesangsmerkmale II; a) Position von unit 3 innerhalb der Strophe; b) Spezifische Qualität von U3; vgl. Tab. 12.

Für fast alle Syntaxmerkmale der Reguliden-Gesänge ergeben sich nach der Berechnung mit McClade 3.0 relativ hohe CI-, RI- und RC-Werte, die höchsten (1,00) für die Position von U1 und U3 in der Strophe und für die spezifische Qualität von U3 (Tab. 16). Diese fallen zudem in die Kategorie „angeborene Merkmale“ (vgl. Tab. 16).

Merkmale der units 2, 4 und 5 erreichen zwar hohe CI-Werte, RI und RC sind jedoch für alle drei units gleich 0. Dies ist bezeichnend für Autapomorphien terminaler Taxa wie unit 4 und 5 (*R. calendula*), die in die Berechnung des „retention index (RI)“ nicht einbezogen werden.

Ähnlich verhält sich der RI bei plesiomorphen Merkmalen wie unit 2.

Ebenfalls durchweg niedrige Werte in allen drei Kategorien (CI, RI, RC) erreichen sämtliche Element-Merkmale (4 Element-Typen, Tab. 16).

Tab. 16: Passungsindizes verschiedener akustischer Merkmale im Gesang der Gattung *Regulus*. CI = consistency index, RI = retention index, RC = rescaled consistency index, 95% Konfidenz-Intervalle in Klammern; Standardabweichung = 0 für alle Werte ohne Konfidenz-Intervall; Ontogenie (nach Thaler 1979, 1990, Glutz v. Blotzheim und Bauer 1992): 1 = angeboren, 2 = erlernt, - = unbekannt; Struktur: 1 = spezifische Qualität, 2 = Strophensyntax, 3 = Syntax einer unit, 4 = Element-Struktur.

Akustisches Merkmal	Ontogenie	Struktur	states	steps	CI	RI	RC
Spez. Qualität U3	1	1	3	2	1.00	1.00	1.00
Position U3	1	2	3	2	1.00 (-)	1.00 (0.79-1.07)	1.00 (0.65-1.07)
Position U1	-	2	2	2	1.00	1.00	1.00
Position U2	-	2	2	2	1.00	0.00	0.00
Position U4/ U5	-	2	2	1	1.00	0.00	0.00
Syntax U1	1	3	3	7	0.86 (0.84-0.9)	0.75 (0.71-0.82)	0.64 (0.59-0.75)
Syntax Element Gruppen (U1)	-	3	4	10	0.90 (0.89-0.92)	0.75 (0.71-0.79)	0.68 (0.62-0.73)
Syntax U2	1	2	3	5	1.00	0.00	0.00
Haken-Elemente (Typ A)	2	4	2	3	0.33 (0.32-0.52)	0.67 (0.61-0.71)	0.22 (0.18-0.31)
Ruf-Elemente (Typ B)	2	4	2	3	0.33 (0.33-0.41)	0.00 (-)	0.00 (0.02-0.05)
Sg-Elemente (Typ S)	2	4	2	3	0.33 (0.33-0.37)	0.50 (0.38-0.52)	0.17 (0.13-0.2)
Pfiff-Elemente (Typ c)	2	4	2	4	0.25 (0.25-0.29)	0.40 (0.34-0.44)	0.10 (0.08-0.13)

Eine MP-Phylogenie der Gattung *Regulus* basierend auf 12 akustischen Merkmalen ist in Abb. 25 dargestellt. Akustische und molekulare Phylogenie sind in ihren tiefen Einschnitten (zwischen Spezies) deckungsgleich (vgl. Abb.12). Die Verhältnisse innerhalb *R. regulus* sind im akustischen Baum nicht aufgelöst. Der consistency index für den MP-Baum mit 12 akustischen Merkmalen ist relativ hoch (CI = 0,88, RI = 85, RC = 0,74, Länge = 41). Klassen et al. (1991) geben für einen vergleichbaren Datensatz (15 Taxa, 14 Merkmale) mit zufällig

verteilten Merkmalen eine Spannweite für CI zwischen 0,259 und 0,311 an. Die akustische Phylogenie in Abb. 25 liegt in ihrem CI deutlich höher als der vergleichbare Zufallsdatensatz und stellt demnach eine phylogenetisch relativ robuste Hypothese dar.

Im Gegensatz zu den akustischen Merkmalen erreichen verschiedene morphologische Merkmale relativ niedrige CI, insbesondere RI und RC Werte. Lediglich das Merkmal „Gesichtszeichnung“ mit den Merkmalszuständen „unterbrochener Augenring“, „schwarzer Augenstreif“ und „weißer Augenring“ erweist sich hier als phylogenetisch informatives Merkmal (CI, RI und RC = 1,00). Abb. 26 zeigt die Verteilung des Merkmales auf der molekularen Phylogenie. Auffälligerweise wurde aufgrund der Kopfzeichnung die nearktische Art *R. satrapa* lange Zeit in die nächste Verwandtschaft von *R. ignicapillus* und *R. goodfellowi* gestellt. Das Character Tracing weist hier allerdings den gemeinsamen „schwarzen Augenstreif“ als symplesiomorphen Merkmalszustand der „Augenstreif-Goldhähnchen“ aus.

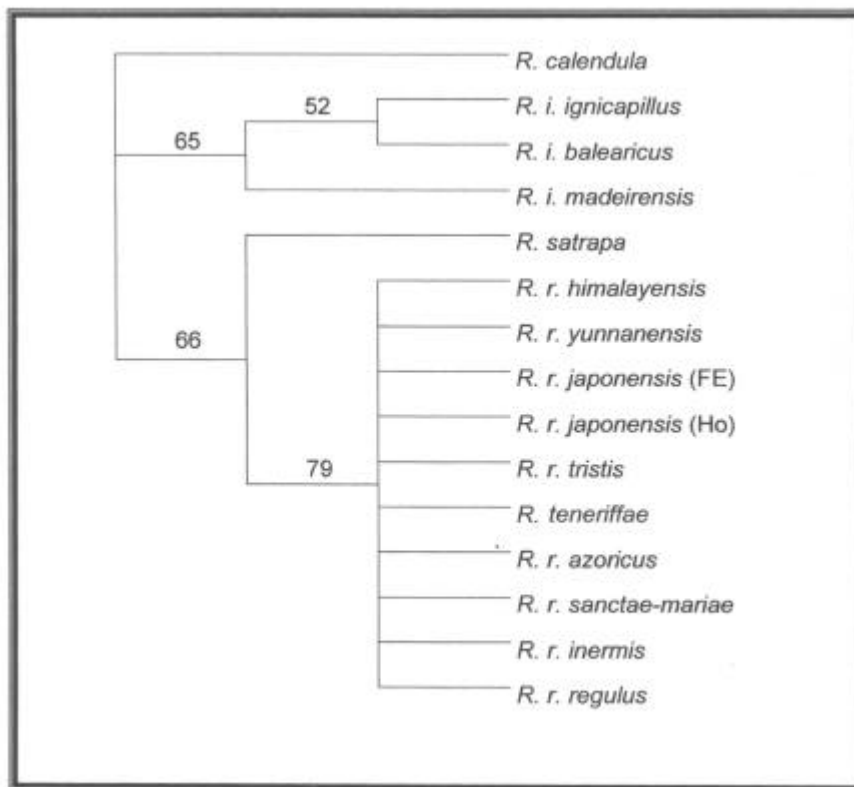


Abb. 25: MP-Phylogenie basierend auf 12 akustischen Merkmalen (vgl. Tab. 12) für die Gattung *Regulus*.

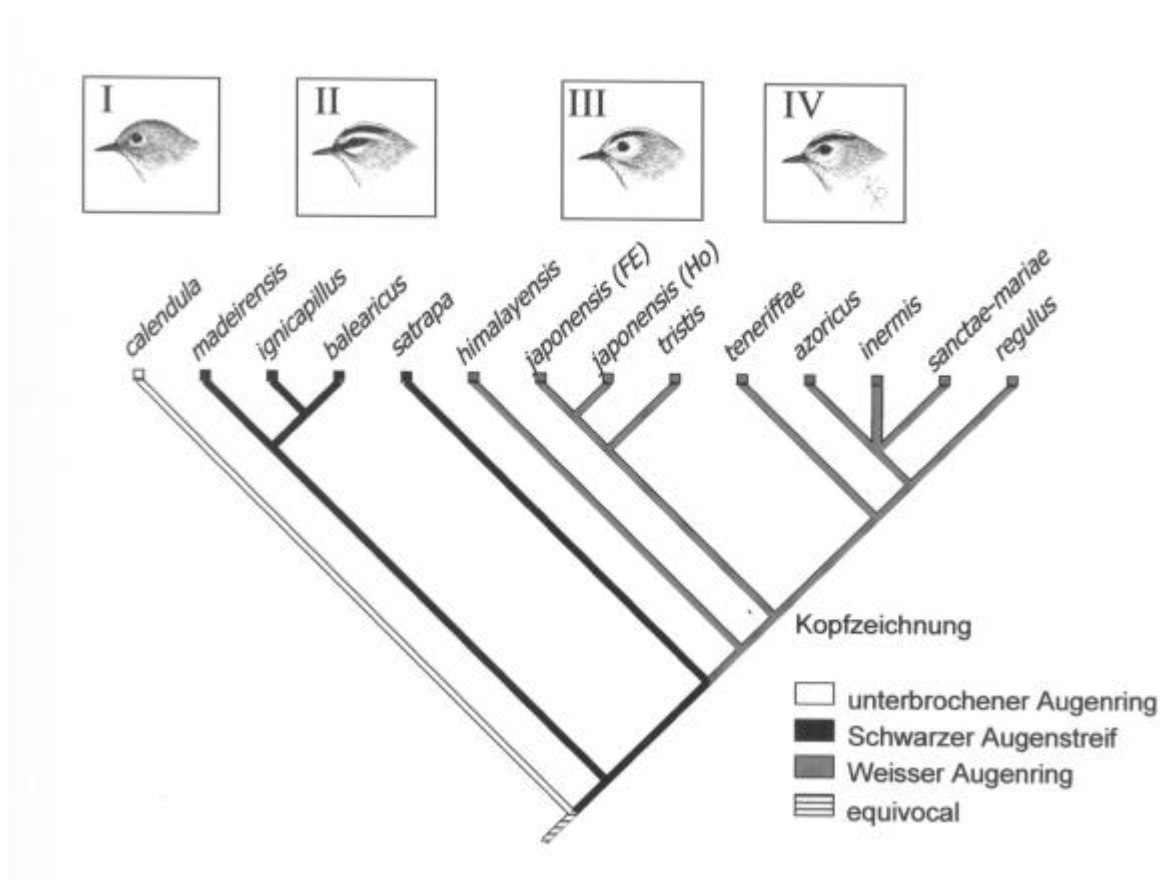


Abb. 26: Character Tracing für morphologisches Merkmal „Gesichtszeichnung“, I = *R. calendula*, II = *R. ignicapillus*, III = *R. r. regulus*, IV = *R. teneriffae*, Originalzeichnungen: K. Rehbinder.

Die mittlere akustische Differenz (D_{ac}) steigt mit zunehmender genetischer Distanz zwischen Taxon-Paaren an (Abb. 27). Diese lineare Korrelation ist sowohl für ungewichtete Merkmale, als auch für gewichtete nach CI, RI und RC signifikant ($r^2 = 0.437$, $F = 70.77$ für ungewichtete Merkmale, $p < 0,001$). Zwischen verschiedenen Subspeziespaaren ist D_{ac} gleich 0 (*himalayensis* vs. *yunnanensis*) oder nahe 0 (*inermis* vs. *azoricus* vs. *sanctae-mariae* und *ignicapillus* vs. *balearicus*), entsprechend gering ist deren genetische Differenzierung voneinander. Die höchste akustische wie genetische Divergenz tritt zwischen *R. calendula* und den übrigen Reguliden auf ($D_{ac} > 0,9$).

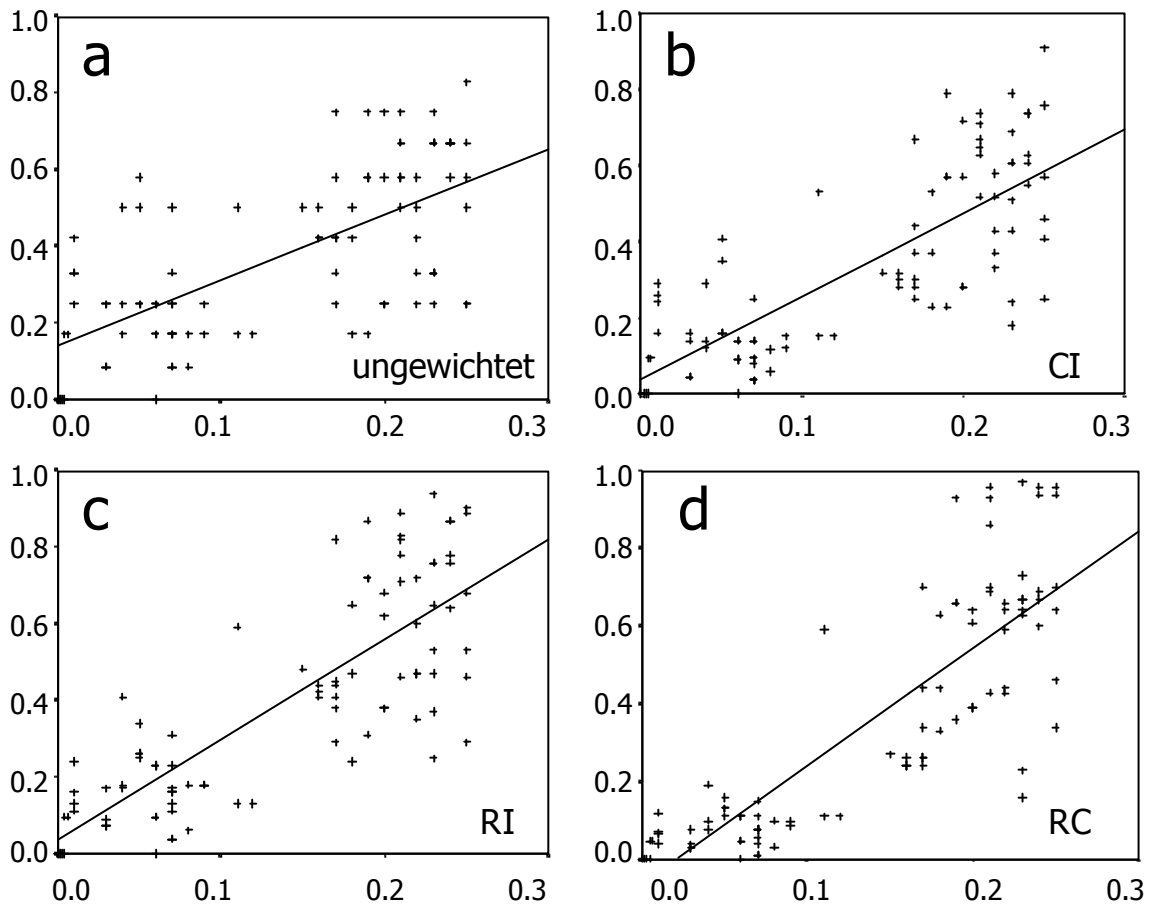


Abb. 27: Lineare Korrelation zwischen mittlerer akustischer Differenz (D_{ac} , Y-Achse) und genetischer Distanz (TrN-Distanz, X-Achse) für Taxon-Paare der Gattung *Regulus*; Korrelationen für ungewichtete Merkmale und für gewichtete nach Maximum von CI, RI und RC ($r^2_{CI} = 0,78$, $F = 141$, $p < 0,01$; $r^2_{RI} = 0,812$, $F = 176$, $p < 0,01$; $r^2_{RC} = 0,84$, $F = 211,99$, $p < 0,01$)

3.1.2.3 Makrogeographische Variation

R. calendula – Rubinkrönchen; Ruby-crowned Kinglet

Strophensyntax: U2 U4 U5 (Abb. 28)

Laute und tiefe Gesangsstrophe, mit schwätzenden (U4) und stark rhythmischen (U5) Passagen, die leisen einleitenden Pfeife (U2) oftmals kaum hörbar, offenbar konstante Strophensyntax innerhalb des Verbreitungsgebietes, einzelne units in Elementtypen

individuell und regional variabel (Abb. 28 c-g). Rufe kurz und zeternd, ähnlich denen verschiedener Vertreter der Gattung *Sylvia* (Abb. 28 a, b).

Nach morphometrischen Merkmalen werden drei Subspezies unterschieden: *R. c. grinnelli* in Alaska und British Columbia, der auf Guadalupe endemische *R. c. obscurus* und die Nominatform *R. c. calendula* im übrigen Nordamerika (Browning 1979). Die Strophensyntax sowie Elementformen von *R. c. calendula* unterscheiden sich zwischen östlichen (Abb. 28 e, g) und westlichen Populationen (*R. c. cinerascens*, Bent 1949, Abb. 28 c, f) nicht. Eine Strophe von *R. c. grinnelli* aus Alaska zeigt ebenfalls den typischen dreiteiligen Aufbau (Abb. 28 i). Aus Guadalupe lag mir kein Tonmaterial vor. Die Gesangsbeschreibung für *R. c. obscurus* bei Bent (1949) entspricht dem oben beschriebenen Gesangsschema. Die geographische Gesangsvariation innerhalb *R. calendula* ist nach dem vorliegenden Material somit vergleichsweise gering.

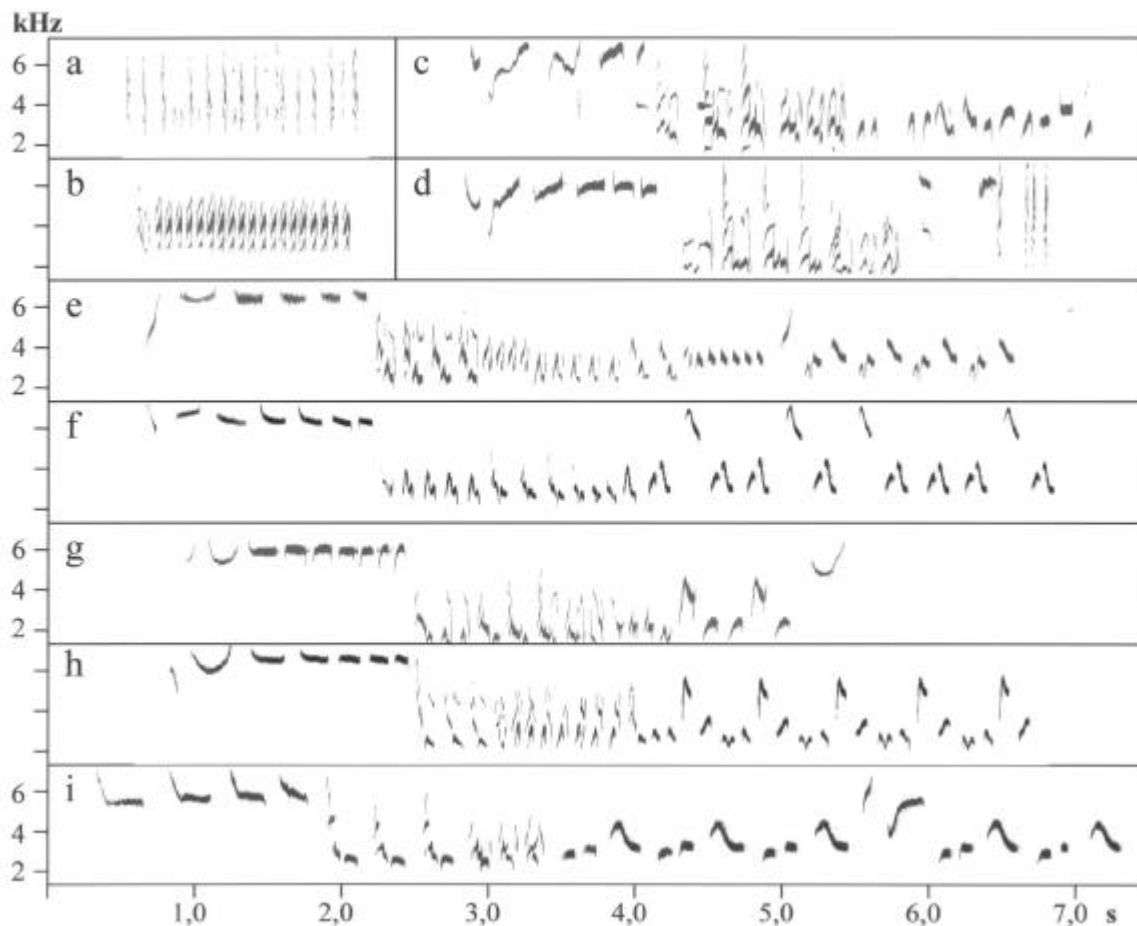


Abb. 28: Lautäußerungen von *R. calendula*, Nord-Amerika; *R. c. calendula*: Canada, Ontario, b, e, g; *R. c. cinerascens*: Arizona, a, c, d, f; *R. c. grinnelli*: Alaska, i; a), b) Erregungsrufreihen; c-i) Reviergesänge; Aufnahmen: b, e, g) T. Cosburn; a, c, d, f) D. van Gousing; h) Stein, R. C. & R. C. Little: Peterson Field Guide to Eastern/ Central Bird songs, CD; i) webpage: Alaska Bird Observatory, www.alaska.bird.org.

***R. satrapa* – Goldkrönchen; Golden-crowned Kinglet**

Strophensyntax: U2 U3 (Abb. 29)

Reintoniger, deutlich ansteigender Pfiffgesang (U2) mit schwätzendem Endschnörkel (U3), extrem konstantes Grundmuster des Gesanges bei allen untersuchten Männ., oftmals unterteilt in Pfeife mit deutlichem Abstrich und frequenzmodulierte, v-förmige Elemente (Abb. 29 c, d, h, i). Die Schlußteilmotive aller Männ. sind sich untereinander sehr ähnlich, das Repertoire von *R. satrapa* ist offenbar wenig variabel (Abb. 29 d-g). Ein einziges Männ. sang eine improvisierte Strophe, die mit einer kurzen Reihe von Zick-Rufen eingeleitet wurde (Abb. 29 i). Erregungsrufe sind schrill und hochfrequent mit vielen Frequenzmodulationen (Abb. 29 a) und ähneln somit denen von *R. ignicapillus*, *R. regulus* und *R. teneriffae*.

Bent (1949) unterscheidet drei Subspezies: die westliche Nominatform *R. s. satrapa*, den östlichen *R. s. olivaceus* (bei Demientev und Gladkov 1968 konspezifisch mit *R. regulus*), sowie *R. s. apache* in Arizona. Eine weitere geographisch isolierte Form, *R. s. aztecus*, ist in Mexiko verbreitet (Pleske 1892). Wie bei *R. calendula* ist die geographische Gesangsvariation bei *R. satrapa* gering. Die charakteristische Syntax U2U3 mit Pfeffelementen vom Typ C kommt sowohl bei *R. s. olivaceus* (Abb. 29 d-g), *R. s. apache* (Abb. 29 c) als auch bei *R. s. satrapa* (Sonagramme in Martens et al. 1998) vor.

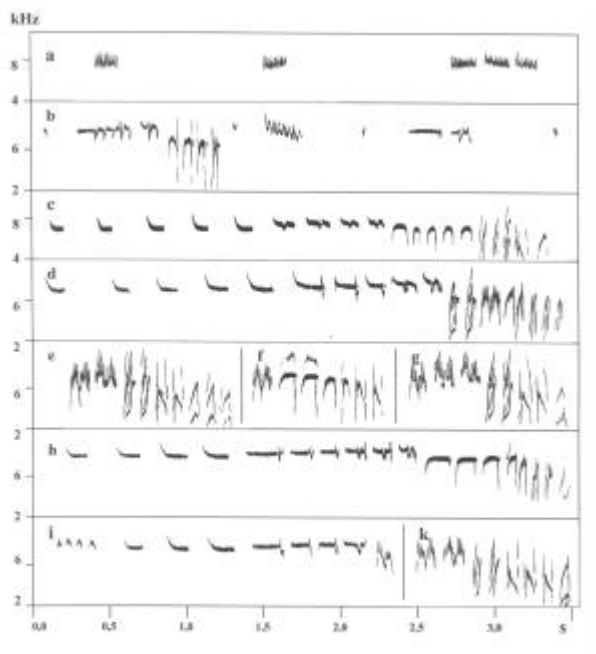


Abb. 29: Lautäußerungen von *R. satrapa*, Nord-Amerika; *R. s. olivaceus* a,b, d-g, *R. s. apache*: c; a: Rufe, Män. 14, Kanada, British Columbia, Lake Francoise; b: Subsong, Män. 13, Kanada, BC, Lake Francoise; c: Reviergesang, Män. 15, Arizona; d-g: Reviergesang (e-g: nur Schlußteile) Män. 9, Kanada, Alberta; i-k: Reviergesang Män. 2, Kanada, BC, Banff National Parc, h: Strophentyp, normal, i: Strophentyp mit Anfangstriller, K: Schlußteil; Aufnahmen: a), b), d – g) S. Schick; c) D. van Gousing.

***R. goodfellowi* – Taiwan-Goldhähnchen; Flamecrest, Taiwan Firecrest**

Von *R. goodfellowi* (Endemit Taiwans) gibt es bislang kaum veröffentlichtes Tonmaterial. Der Reviergesang von zwei Männ. auf Taiwan zeigt die simple Struktur einer hochfrequenten Phrase aus kurzen, klickartigen Elementen (Abb. 30 c, d). Da die Phrase leicht in ihrer Frequenz abfällt, sollte es sich hierbei um eine zu U1 homologe Gesangspassage handeln. Für vergleichend bioakustische Aussagen ist jedoch umfassenderes Tonmaterial vonnöten. Die hochfrequenten Rufe ähneln denen anderer *Regulus*-Arten (Abb. 30 a, b).

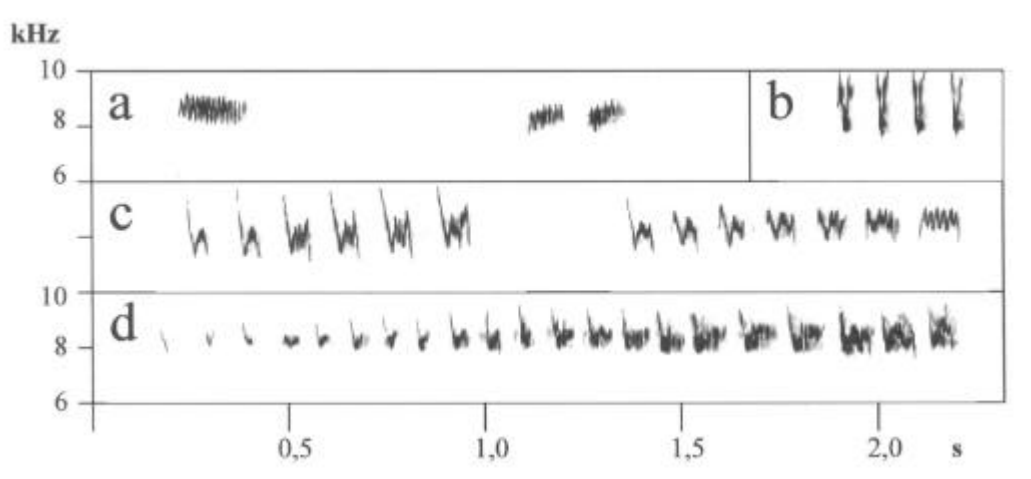


Abb. 30: Lautäußerungen von *R. goodfellowi*, Taiwan; a), b) Rufe, c), d) Reviergesang; Aufnahmen: a), b), d) Liou, Yih-Hwa, zur Verfügung gestellt von: National Sound Archive, London; c) webpage: Taiwans Ecological Conservation, www.gio.gov.tw.

***Regulus ignicapillus* – Sommergoldhähnchen; Firecrest**

R. i. ignicapillus

Strophensyntax: U2 (U2 U2) (Abb. 31 a-d)

Wispernder, aufsteigender und anschwellender Gesang, sowohl einphrasige (U2, Abb. 31 a) als auch mehrphrasige Strophentypen (U2U2U2, Abb. 31 b-d). Dieses Grundmuster der Strophe kommt im gesamten Verbreitungsgebiet des Sommergoldhähnchens bei den Unterarten *ignicapillus*, *caucasicus*, *balearicus* und *laeneni* vor (Abb. 31 a-i). Jedes Män. kann mehrere Strophentypen (1-5) besitzen, die sich in ihrer Elementzusammensetzung unterscheiden. Einzelne Männchen beenden ihre Strophen – meist allerdings nur bei starker Erregung im Nahverhalten - auch mit Weija-Schnörkel oder Rufen (Abb. 32 c, e, f).

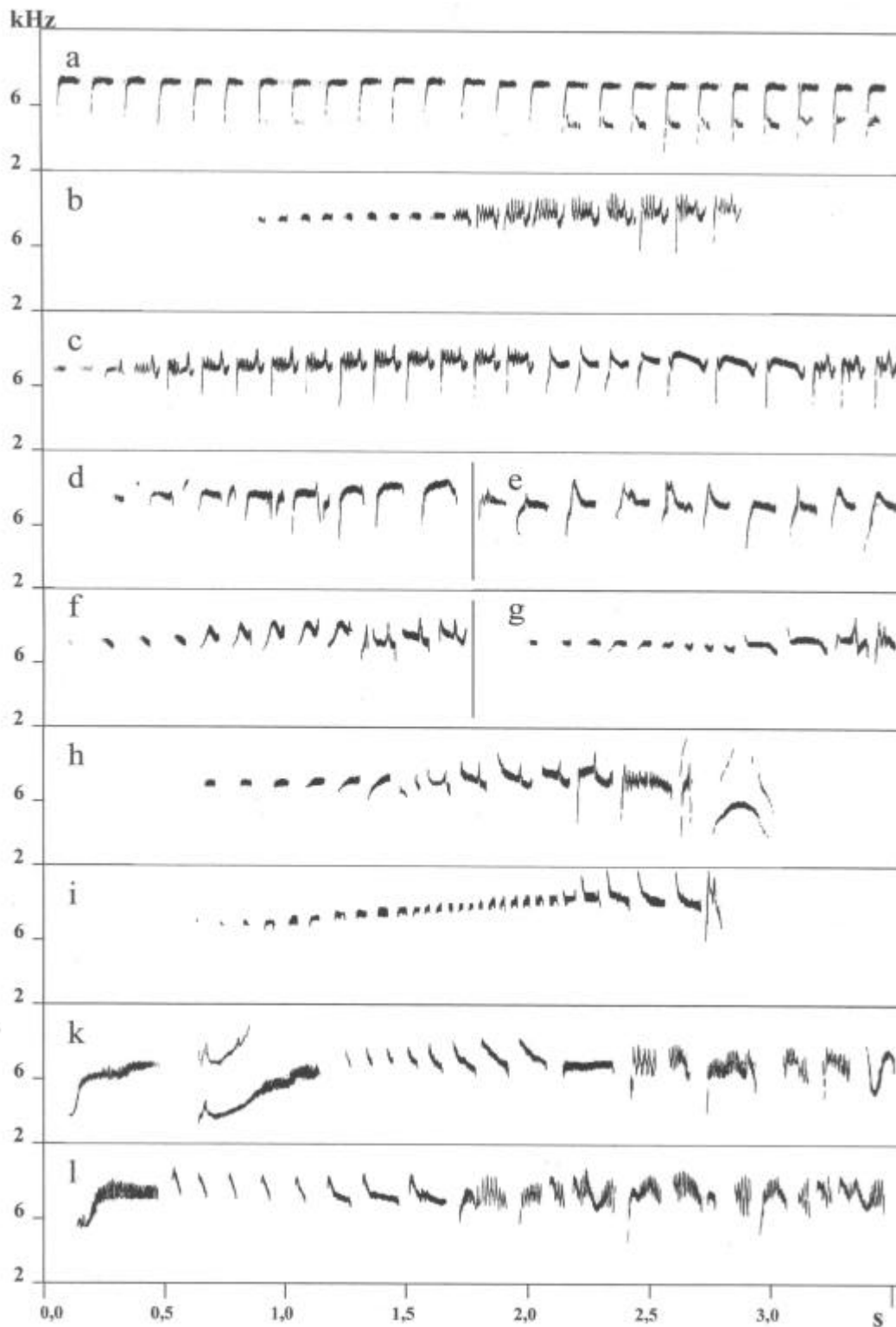


Abb. 31: Reviergesang von *R. ignicapillus*. a) – d) *R. ignicapillus*; a) einphrasig, Tschechien, M.P. 2001, b) zweiphrasig, Taunus, M.P. 2002; c) vierphrasig, Taunus, M.P. 2001; d) zweiphrasig; e) *R. i. laeneni*, Marokko, S. Eck; f) – h) *R. i. balearicus*, Mallorca, T. Hofmeister 1998, h) ein Strophentyp mit angehängtem Weija-Motiv; i) *R. i. caucasicus*, Georgien, J. Martens 1981; k), l) *R. i. madeirensis*, Madeira, M. P. 1998.

R. i. balearicus

Strophensyntax:	U2 (U2 U2)	(Abb. 31 f)
	U1 U2	(Abb. 31 g)
	U2 (U2)U3	(Abb. 31 h)

Auf Mallorca dominiert ebenfalls der phrasierte Festlandgesang, den alle Männ. beherrschen. Bei wenigen Männ. wurden allerdings Strophentypen mit abweichender Syntax (U1U2, U2U3) gefunden.

R. i. madeirensis – Madeira-Sommergoldhähnchen

Strophensyntax:	U3 U2 + Rufe	(Abb. 31 k, l)
-----------------	--------------	----------------

Der Gesang der auf Madeira endemischen Form weicht in Syntax und Elementzusammensetzung von dem sämtlicher anderer Sommergoldhähnchen stark ab. Die typische einfach oder mehrfach phrasierte Sommergoldhähnchenstrophe kommt auf Madeira nicht vor. Stattdessen setzt sich die Gesangsstrophe neben einer stark modifizierten unit 2 zum Großteil aus – wahrscheinlich angeborenen – Rufen zusammen. Auch U3 stellt bei *R. i. madeirensis* einen territorialen, obertonreichen Ruf dar, der aufgrund seiner akustischen Parameter mit Weija-Motiv und Schlußteilschnörkeln zu homologisieren ist (vgl. Päckert et al. 2001, Abb. 17 c, d).

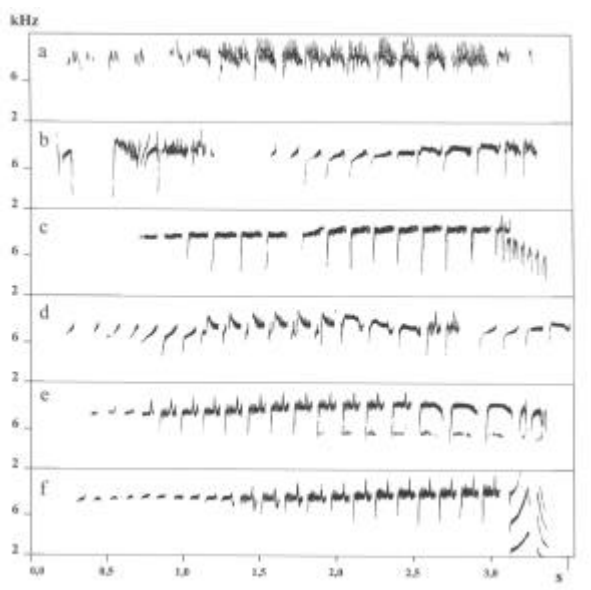


Abb. 32: Reviergesang von *R. i. ignicapillus* II. a) – d) Zwei Männ. im territorialem Streit, Taunus, M.P. 2002; a) Kampfrufe während Luftkampf und Verfolgungsflug; b) Rufe, und Kurzstrophe c) einphrasige Strophe mit angehängtem Schlußtriller; d) vierphrasige Strophe; e) einphrasige Strophe mit angehängtem Doppelruf, Tschechien, M.P. 2001; f) zweiphrasige Strophe mit angehängtem Weija-Motiv, Taunus, M.P. 2002.

***R. regulus* – Wintergoldhähnchen; Goldcrest**

Strophensyntax: U1 U2 U3 (Ausnahme: *R. r. regulus*, *R. r. anglorum* [*R. r. tristis*, s.u.])

R. r. himalayensis*, *R. r. sikkimensis*, *R. r. yunnanensis

Strophensyntax: U1 (Phrase) U2 (Phrase) U3 (Abb. 33 b)

Die drei Subspezies im Gebiet des Himalaya und der Zentralchinesischen Gebirge bilden eine akustisch völlig homogene Gruppe. Bei allen drei Taxa beginnt die Strophe mit einem Hakentriller (Typ A), dem eine Pfiffphrase (Typ C), eine Rufphrase (Typ B) oder direkt ein Schlußteil (U3) folgen. Die Trillerelemente sind interindividuell variabel und ebenfalls nicht zur Abgrenzung einzelner Subspezies geeignet.

R. r. japonensis

Strophensyntax: U1(Phrase) U2(Phrase) U3 – Japan/ Hokkaido (Abb. 33 c)

U1(Gruppen)U2(Phrase) U3 – Sibirien, Japan/ Honshu (Abb. 33 d)

Die Subspezies *japonensis* zeichnet sich im gesamten Verbreitungsgebiet durch lange aufsteigende Pfiffphrasen (Typ C) aus. Die Stropheneinleitung (U1) ist nur auf Hokkaido durchweg phrasiert, im übrigen Verbreitungsgebiet durch Silben aus zwei Haken-Elementen (Typ A, G) charakterisiert.

R. r. tristis

Strophensyntax U1(Phrase) U3 (Abb. 33 a)

U2(Phrase) U3

Der Gesang von *R. r. tristis* ist durch leise, bemerkenswert variable Rufelemente gekennzeichnet. Die Rufphrasen können gegen Ende unterbrochen sein oder fixe Elementgruppen angehängt werden, so dass in manchen Strophen nur durch genaue Kenntnis der Subsongmotive der Hauptteil gegen den Schlußteil abgegrenzt werden kann. Zwar besitzt *R. r. tristis* beide Hauptteileinheiten U1 und U2, jedoch wurden keine Strophen gefunden, in denen beide Einheiten kombiniert sind. Insofern weicht *R. r. tristis* tatsächlich in der Strophensyntax ein wenig vom Gesamtschema für *R. regulus* ab. Die Elemente der aufsteigenden Phrasen sind Mischelemente zwischen Typ B und C (Abstrich mit stark modulierter Trägerfrequenz).

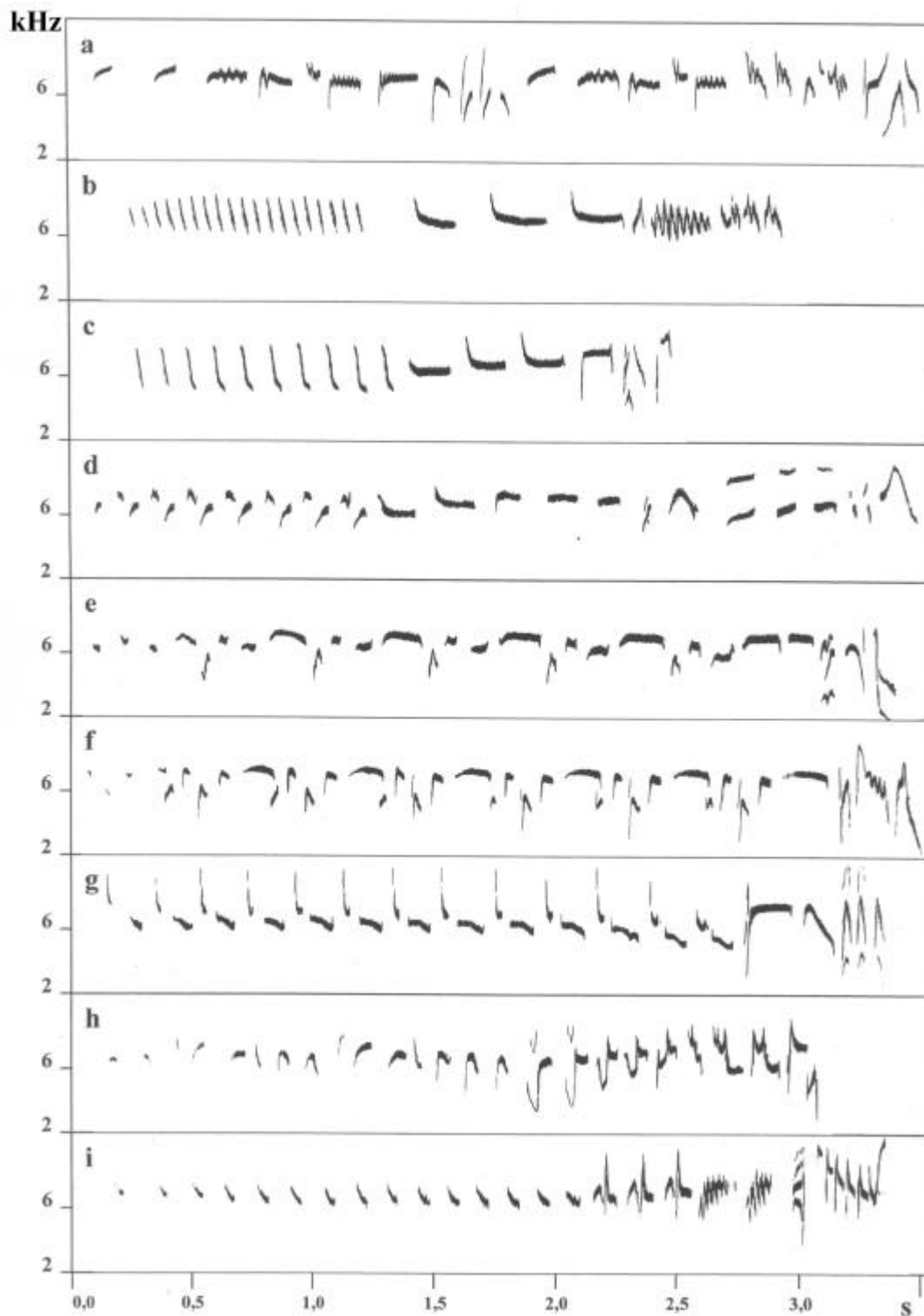


Abb. 33: Reviergesang von *R. regulus*. a) *R. r. tristis*, Kirgisien, Issyk-Kul, J. Martens 1993; b) *R. r. yunnanensis*, China, Shaanxi Prov., J. Martens 1997; c) *R. r. japonensis*, Hokkaido, M.P. 1996; d) *R. r. japonensis*, Sibirien, Sikhote Alin, M.P. 1996; e) *R. r. regulus*, Taunus, M.P. 2001; f) *R. r. anglorum*, England, Hampshire; g) *R. r. inermis*, Flores, M.P. 2001; *R. r. sanctae-mariae*, Santa Maria, M.P. 2000; *R. r. azoricus*, São Miguel, M.P. 2000.

R. r. regulus

Strophensyntax U1(Gruppen) U3 (Abb. 33 e)

Der Regiolekt des mitteleuropäischen *R. r. regulus* weist als einziger keine ansteigende Phrase (U2) auf. Der Hauptteil besteht aus gereihten Silben aus 4-5 Elementen, wobei in einer Silbe kurze Haken (Typ A) mit längeren Pfiffen (Typ D) alternieren. Dadurch kommt der typische leiernde Rhythmus des europäischen Wintergoldhähnchengesangs zustande.

Tatsächlich finden sich auch bei *R. r. regulus* nicht selten einzelne Strophen, in denen zwischen Haupt- und Schlußteil zwei Rufe (Typ B) eingeschoben sind, der zweite etwas höher als der erste. Auch einzene Strophen mit angehängten Rufphrasen wurden gefunden. Diese stellen möglicherweise eine stark reduzierte U2 dar.

R. r. anglorum

Strophensyntax U1(Gruppen) U3 (Abb. 33 f)

Wie *R. r. regulus*, die Elemente jedoch enger gereiht und die Pfiffe kürzer oder fehlend, dadurch schneller Rhythmus. Mitteleuropäische *R. r. regulus* reagieren auf Strophen von *R. r. anglorum* im allgemeinen gut - ein wenig, aber nicht signifikant schwächer als auf den eigenen Strophentyp (siehe „Feldversuche“).

R. r. interni

Strophensyntax U1(Gruppen) U2(Gruppe) U3 (Abb. 34)

Vom korsischen *R. r. interni* lag mir nur eine Aufnahme eines einzigen Män. vor. Die Strophe besteht aus einer langen Reihung von Zweier-Elementgruppen (U1) in schwach abfallender Frequenz. Dieser folgt eine stark modifizierte unit 2, eine fixe Gruppe aus vier, in aufsteigender Frequenz gereihten Elementtypen. Diese ist in jeder Strophe des einzelnen Män. dem Anfangs- und dem Schlußteil zwischengeschaltet. Diese Position und die aufsteigende Frequenz deuten darauf hin, dass es sich hierbei um eine stark umgebildete unit 2 handelt. Das Män. beherrschte mehrere Schlußteilmotive, eines davon wurde auch in anderen Populationen (Abb. 34 c, Abb. 17 n-q), ein weiteres bei *R. r. azoricus* und *R. r. sanctae-mariae* gefunden.

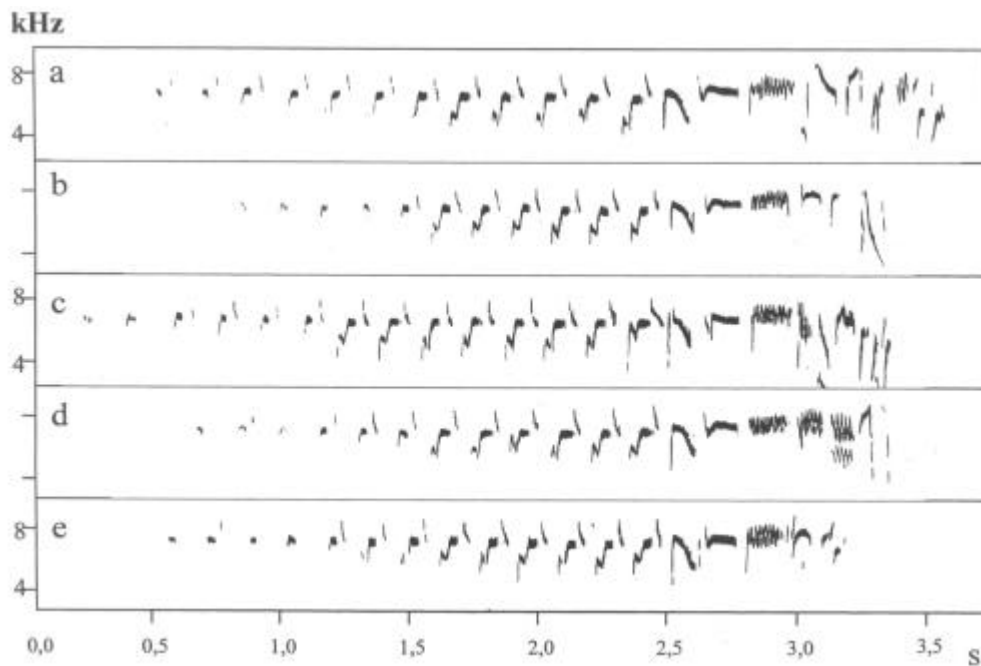


Abb. 34: Reviergesang von *R. r. interni*. a)– e) Strophen eines Män., J. Martens Korsika, Col de Vergio, 1300 m, 1982.

***R. teneriffae* – Teneriffa-Goldhähnchen; Tenerife-Goldcrest; Tenerife-Kinglet**

Strophensyntax U1(Phrase) U2(Phrase) U3 (Abb. 35 a-f)

 U1(Gruppe) U2(Phrase/Gruppe) U3 (Abb. 35 p-t)

Der Gesang von *R. teneriffae* entspricht dem typischen dreigeteilten

Wintergoldhähnchenschema. Die Strophe wird meist mit einem leisen Hakentriller eingeleitet.

Diesem kann eine aufsteigende Phrase (U2) angehängt werden. Da diese jedoch meist aus ähnlichen Elementen besteht wie unit 1, ist der Übergang zwischen beiden Hauptteileinheiten oftmals fließend. Beide Einheiten können ebenfalls gruppiert sein, meist durch Einschub eines zweiten Elementtyps gegen Ende der Phrase.

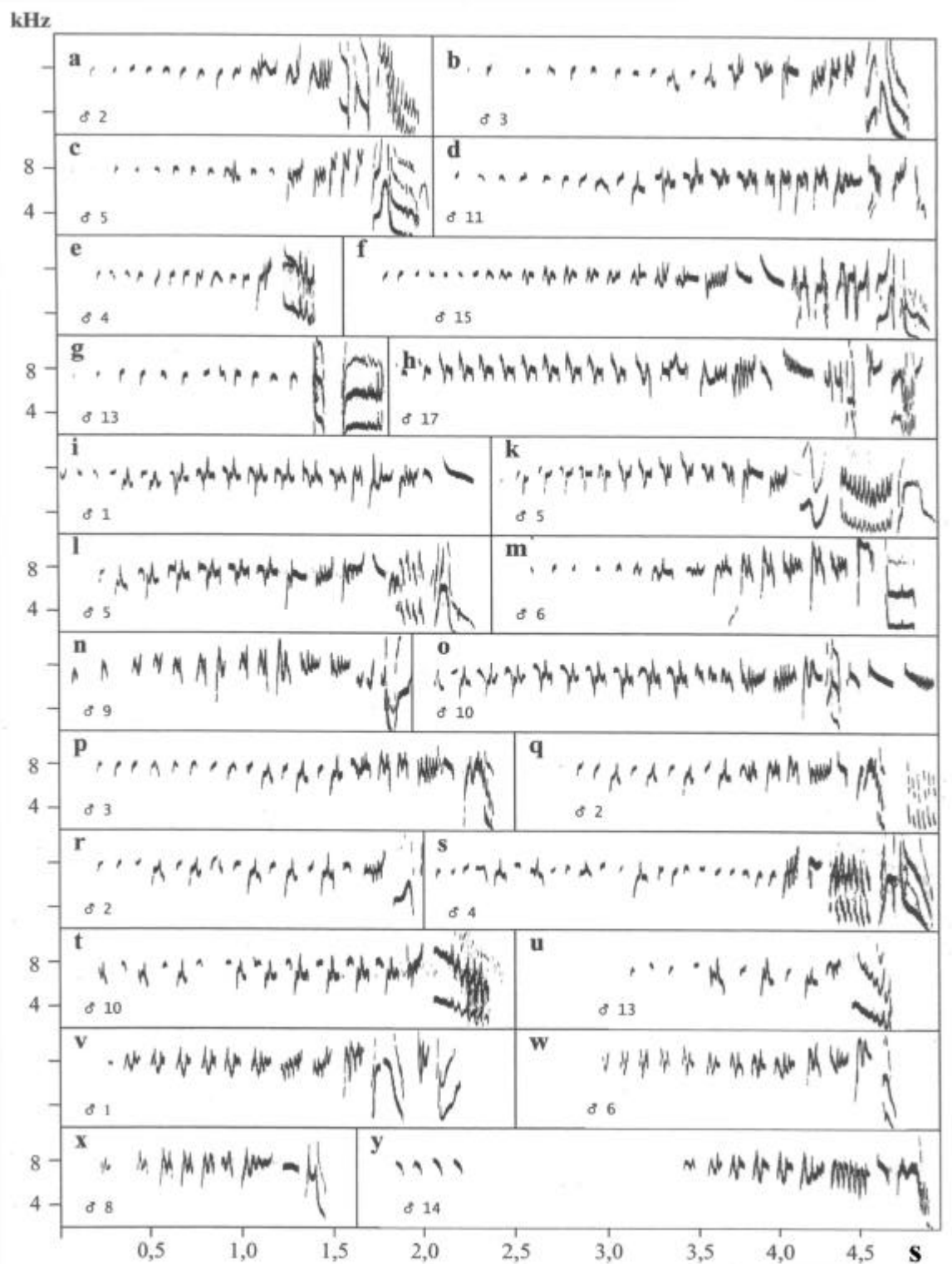


Abb. 35: Reviergesang von *R. teneriffae*, a) – y) Gesangsstrophen verschiedener Männ., alle G. Thielcke, Teneriffa 1971.

3.1.2.4 Mikrogeographische Variation – Die Populationen der Azoren

Auf allen sechs untersuchten Inseln ist *R. regulus* in den höheren Lagen des Inselinneren eine häufige Art (Abb. 36 a-c). Wintergoldhähnchen kommen dort sowohl in der Baumheide an den Randstreifen von Straßen und Weideflächen, auf den Hochebenen mit niedrigem Wachholder als auch in kleinen Waldgebieten mit hochstämmigen Nadelbäumen an den Hängen der Vulkankrater vor (Abb. 37).

Der Reviergesang ist auf jeder Insel im Gegensatz zu dem der Festlandpopulationen extrem variabel. Ein Män. besitzt bis zu drei verschiedene Strophentypen aus einem Repertoire von bis zu sechs Typen pro Inselpopulation. Auf jeder Insel dominiert ein charakteristischer Strophentyp, den etwa die Hälfte der Männ. beherrscht. Dieser ist meist auf einer der Nachbarinseln in geringerer Abundanz vorhanden.

Die Strophe setzt sich auf allen Inseln aus Hauptteil (unit 1 und unit 2) und Schlußteil (unit 3) zusammen - in der für Wintergoldhähnchen typischen Abfolge. Die Hauptteil-Syntax kann sowohl phrasiert als auch gruppiert sein. Elementgruppen bestehen häufig aus zwei Elementen, können aber bis zu fünf Elemente enthalten. Im Gegensatz zu allen anderen Subspezies auf dem Kontinent beenden die Wintergoldhähnchen auf den Inseln der Westgruppe (ssp. *azoricus* und *sanctae-mariae*) die ansteigende Hauptteilphrase (U2) mitunter auch mit Elementgruppen.

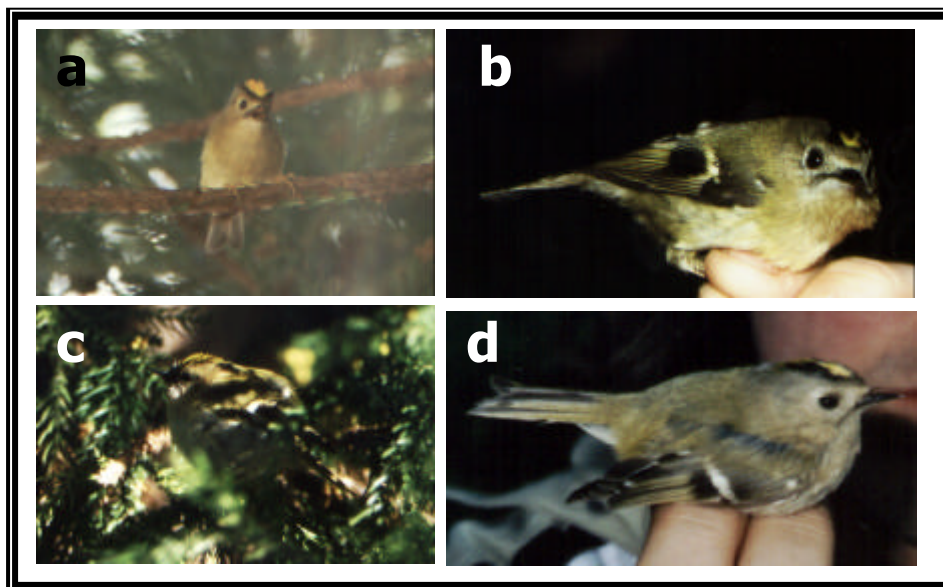


Abb. 36: Wintergoldhähnchen der West-Paläarkt: a) *R. r. azoricus*, singendes Män. auf São Miguel; b) *R. r. inermis*, Netzfang auf Faial; c) *R. r. sanctae-mariae*, juveniles ? auf Santa Maria; d) *R. r. regulus*, Netzfang in Tschechien; Fotos: a)-c) M.P.; d) S. Schick

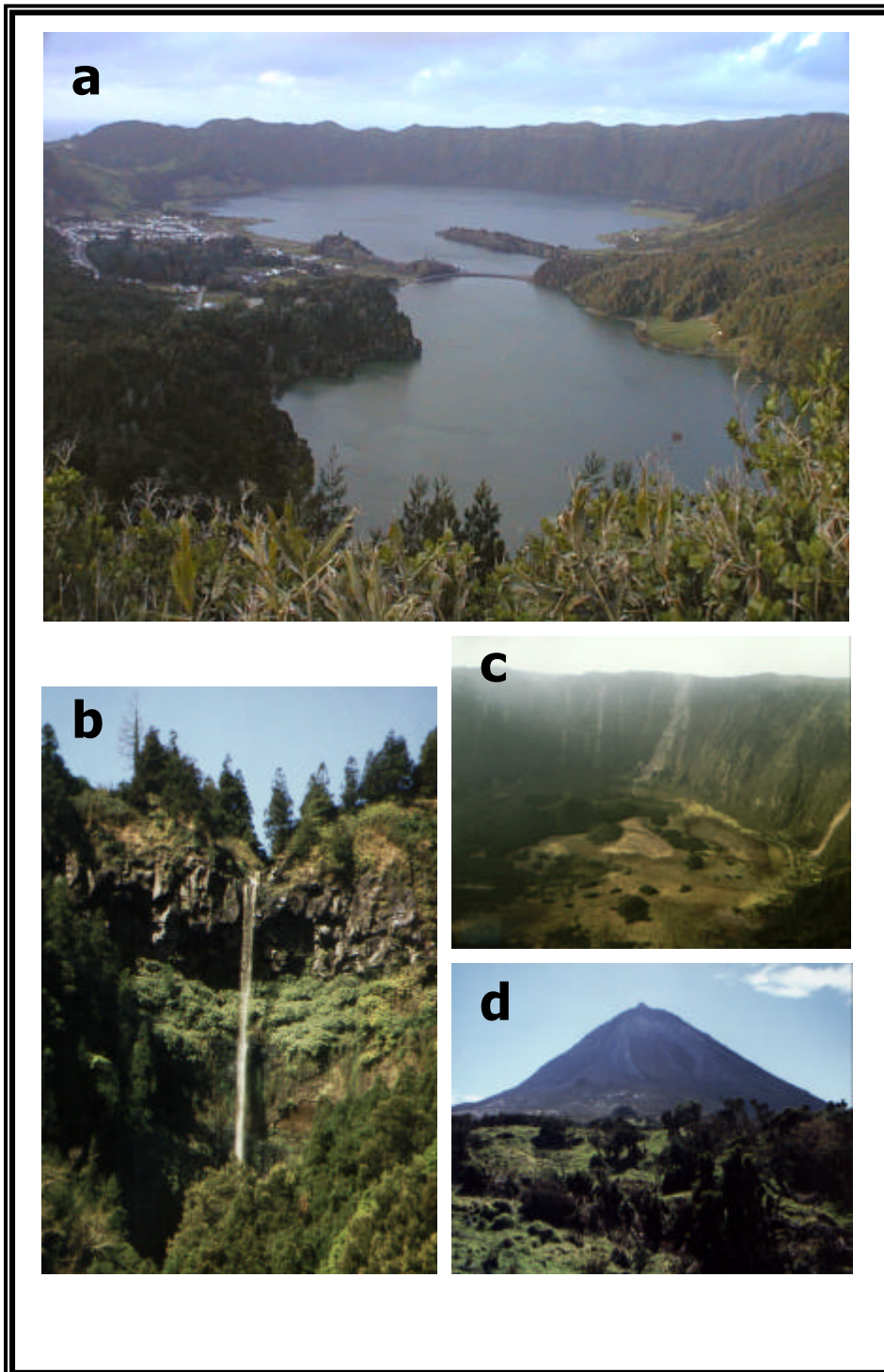


Abb. 37: Von Wintergoldhähnchen besiedelte Habitats auf den Azoren; Nadelwälder: a) in der Caldeira das Sete Cidades, São Miguel; b) an der Lagoa das Furnas, São Miguel; Baumheide und niedriger Wachholder: c) Caldeira auf Faial, d) Hochebene des Pico; Fotos: M.P..

Neben der vollständigen Reviergesangsstrophe singen stark erregte *R. regulus* auf allen Azoren-Inseln auch Kurzstrophen. Diese bestehen aus schnellen deutlich auf- oder absteigenden Trillern, an die ein Schlußteil angehängt wird.

Die Charakterisierung der verschiedenen Strophentypen auf den Azoren beschränkt sich auf die Hauptteilstrukturen (unit 1 und 2). Insgesamt wurden Gesänge von 164 Männ. auf den Azoren aufgenommen und analysiert.

3.1.2.4.1 Inseldialekte

3.1.2.4.1.1 *R. r. azoricus* auf São Miguel (Abb. 36 a)

Auf São Miguel, der mit 760 km² größten von neun Azorenseln, wurden zwei Populationen von *R. r. azoricus* untersucht: eine östliche im Tal um die Lagoa das Furnas und eine westliche im Krater von Sete Cidades. An beiden Orten ist *R. r. azoricus* häufig in den *Juniperus*-Wäldern am Seeufer (Abb. 37 a, b) und den angrenzenden Weideflächen anzutreffen.

Furnas: Reviergesang (Abb. 38, Abb. 39)

Der Gesang von *R. r. azoricus* im Tal von Furnas ist vergleichsweise einfach strukturiert, die Population ist in ihrem Repertoire relativ homogen. Der Strophenhauptteil besteht fast stets aus aufeinander folgenden Phrasen (U1U2), Elementgruppen sind extrem selten. Von 23 Männ. wurde der Gesang aufgenommen und analysiert.

Strophentyp 1: (Abb. 38 a-g) Die Einleitung ist stets ein Triller aus kurzen Hakenelementen (Abb. 38 a - h), diese können selten Ober- bzw. Untertöne aufweisen (Abb. 38 a, b). 68% der Männ. beherrschen diese Trillerstrophe. Der Triller kann von einer ansteigenden Phrase stark modulierter Elemente gefolgt werden, die denen des Sommergoldhähnchens stark ähneln (Typ S, Abb. 38 c, d). 64% der Männ. bauten diese Phrase in ihre Strophen ein. Triller und Phrase können von ein bis zwei Übergangselementen getrennt sein (Abb. 38 c, d). Manche Männ. lösen die Phrase gegen Ende durch Einschub von Pfiffelementen auf, sie endet dann mit wiederholten Elementgruppen (Abb. 38 e, Abb. 39 f).

Strophentyp 2: (Abb. 39 a, b) Der einleitende Triller ist kurz bzw. fehlt gänzlich. Die Strophe besteht aus einer aufsteigenden Phrase von stark frequenzmodulierten Elementen mit steilem Aufstrich (Typ E, (Abb. 39 a, b). 36% der Männ. beherrschen diese Strophe.

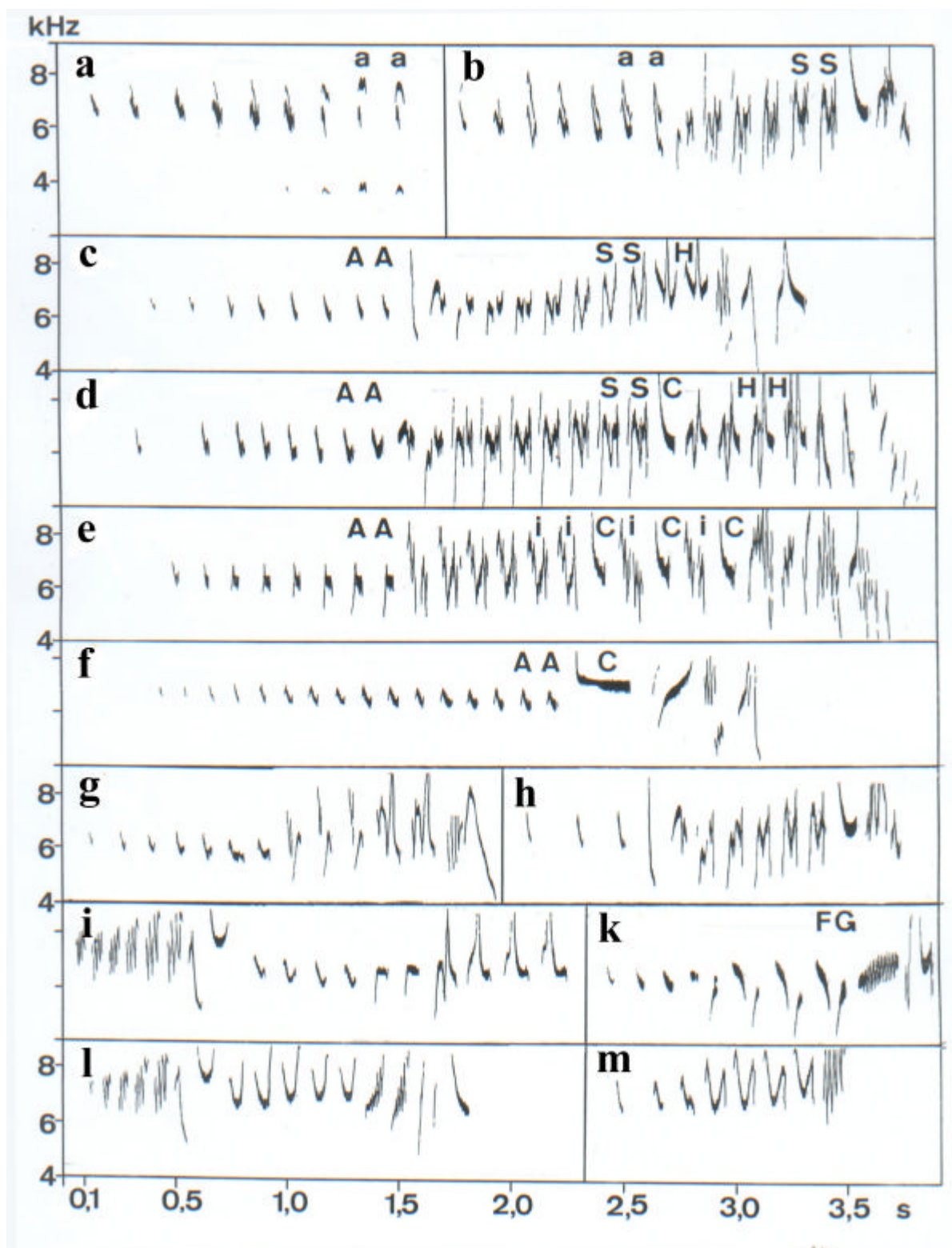


Abb. 38: Reviergesang von *R. r. azoricus* auf São Miguel I, Furnas 1. a) – h) Strophen Typ 1; a), b) Triller mit Obertönen, Män. C; b) – d), h) Typ 1 mit Phrase Typ S, d) zusätzlich mit Phrase H, Män. B; c) Män. D; h) Män. E; e) Typ 1 mit unterbrochener Phrase Typ i, am Schluß Pfeife (Typ C) eingeschoben, Män. F; f) Män. N; g) Typ 1 mit Phrase Typ i und H, Män. R; i), l), m) Kurzstrophen mit U-förmigen Elementen und Rufen, Män. C, Män. E; k) Typ 1 (var) mit angehängten Elementgruppen, Män. G.

Strophentyp 3: (Abb. 39 i, k, o, p) Ein einleitender Triller kann ausgeprägt sein oder auch fehlen. Geprägt ist die Strophe von einem deutlichen Frequenzsprung zwischen einem kurzen tiefen Hakenelement (Typ G), und ein bis zwei höheren Pfiffelementen (Typ C oder D). Diese können durch weitere Elemente (Typ F oder M) verbunden sein, der charakteristische Rhythmus der Strophe ist jedoch durch die Pfeife unterschiedlicher Frequenz bestimmt (Abb. 39 i, k, n, o). Dieser Strophentyp ist selten (nur bei 18% der Männ. gefunden).

Strophentyp 4: (Abb. 39 d) Der Anfangstriller ist vorhanden, kann auch fehlen. Die Strophe ist charakterisiert durch die Wiederholung einer Elementgruppe aus einem hohen Pfiff (Typ C) und einem tiefen Haken (Typ G). Nur 5 % der Männ. im Tal von Furnas sangen diese Strophe.

Strophentyp 5: (Abb. 39 e) Die Strophe besteht aus wiederholten Zweier-Elementgruppen mit einem steil abfallenden Element (Typ I) und einem tiefen Hakenelement (Typ G). Auch diese Strophe ist selten und wurde nur bei 22 % der singenden Männ. gefunden.

Des Weiteren kommen andere Strophentypen mit Elementgruppen vor (Abb. 38 k, Abb. 39 h, l), aufsteigenden Reihungen von Elementgruppen (U2 mit Typen F und a, Abb. 39 h) und trillerartige Kurzstrophen (Abb. 38 i, l, m).

Die Verteilung der einzelnen Strophentypen im Tal von Furnas ist einheitlich. Nur der ohnehin seltene Strophentyp 3 tritt lokal gehäuft an der Nordostflanke der Lagoa das Furnas auf, wurde aber auch am südlichen Ortsrand von Furnas gefunden.

Sete Cidades: Reviergesang

Der Krater von Sete Cidades (Abb. 37 a) liegt ungefähr 43 km Luftlinie von Furnas entfernt am äußersten westlichen Rand von São Miguel. Die Hänge des 12 km durchmessenden Kraters sind bewachsen mit lockeren *Juniperus*-Beständen, in denen *R. r. azoricus* häufig vorkommt. Von 12 Männ. wurde der Gesang aufgenommen und ausgewertet.

Strophentyp 1: (Abb. 40 b-e) Der in Furnas dominierende Strophentyp wurde auch in Sete Cidades häufig gefunden. Er ist hier jedoch nie kombiniert mit aufsteigenden Sommergoldhähnchen-Elementen (Typ S), sondern mit aufsteigenden Elementen vom Typ f (Abb. 40 a), oder rufähnlichen Elementen (Typ B, Abb. 40 c). Phrasen mit Elementtypen H und E, die auch in Furnas vorkommen, wurden ebenfalls hier gefunden (Abb. 40 b, g).

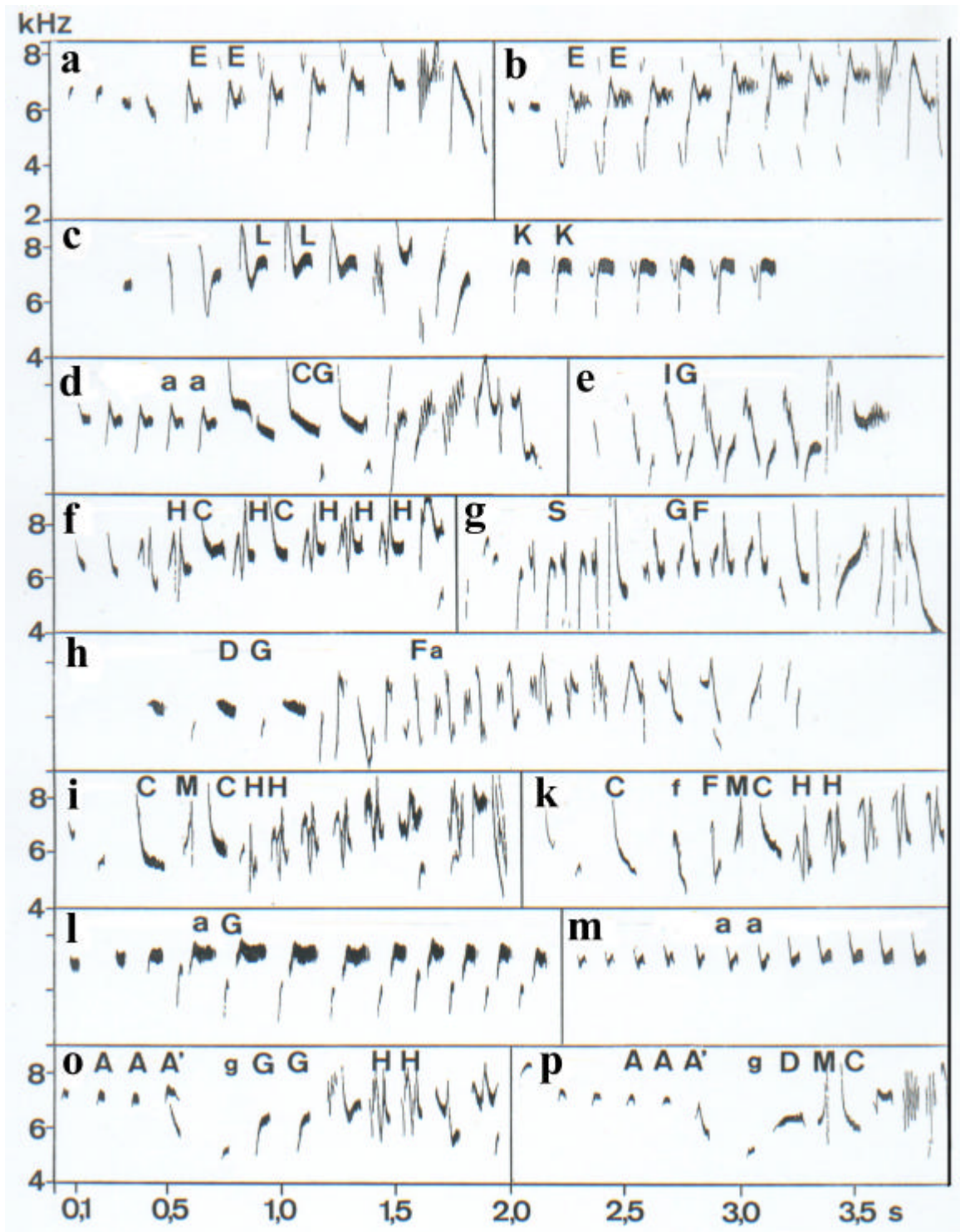


Abb. 39: Reviergesang von *R. r. azoricus* auf São Miguel II, Furnas 2: a), b) Typ 2 Män. A, Män. P; c) zweiphrasige Strophe mit Typ L und Typ K, nur bei Män. K; d) Mischtyp 1 und 4, Män. O; e) Typ 3, Män. H; f), g) ansteigende Phrasen Typ H, z.T. aufgelöst in Elementgruppen, Män. A, Män. T; h) gruppierte Strophe, Phrase ebenfalls zu Gruppen aufgelöst (Typ Fa), Män. V; i), k), n), o) Typ 3 ohne bzw. mit Triller und deutlichem Frequenzsprung, die ersten beiden mit Phrase Typ H, Män. C, Män. Q, Män. J; l), m) gruppierter bzw. phrasierter Strophenotyp von Män. K.

Der Anfangstriller kann jedoch auch aufgelöst werden, indem das kurze Hakenelement geteilt und zu einer Gruppe umgebaut wird. Bei manchen Männ. in Sete Cidades wurde dieser **Strophentyp 1a** gefunden. Er beginnt mit einer wiederholten Elementgruppe aus zwei kurzen Hakenelementen annähernd gleicher Frequenz (Abb. 40 f, g) oder getrennt durch einen deutlichen Frequenzsprung (Abb. 40 a). Dass die Strophentypen 1 und 1a auseinander hervorgegangen sind, zeigen Strophentypen mit Übergängen zwischen Triller und Elementgruppen (Abb. 40 e).

Strophentyp 6: (Abb. 40 h-k) Er beginnt mit einer komplexen Elementgruppe aus frequenzmodulierten Elementen mit steilem Auf- bzw. Abstrich (Abb. 40 h-k). Diese kann alleinstehen, oder auch wiederholt werden. An sie schließt sich eine Phrase aus sehr schwach ansteigenden rufähnlichen Elementen (Typ b, Abb. 40 h, i) an. Diese weisen im Gegensatz zu den typischen Rufelementen (Typ B) nicht deren viele deutliche Frequenzmodulationen auf und haben demnach fast Pfiffcharakter.

Die Anfangs-Elementgruppe kann auch gefolgt werden von Motiven aus **Strophentyp 3** (Haken und Pfiffe mit deutlichem Frequenzsprung, Abb. 40 k).

Eine Besonderheit des Gesangs von *R. r. azoricus* in Sete Cidades sind Strophentypen mit eingeschobenen Elementen von Typ w (Abb. 40 f, g). Diese sind langgezogen, besitzen Obertöne und ähneln damit stark dem Weija-Motiv aus dem Subsong des Sommergoldhähnchens. Diese können zwischen Triller und Phrase eingeschoben sein (Abb. 40 e), sie können auch mit einem anderen Element (Typ m) alternieren und als Zweier-Gruppe gereiht werden (Abb. 40 f).

Strophentyp 1 und 1a sind die häufigsten im Krater von Sete Cidades und kommen überall im Untersuchungsgebiet vor. Lokal gehäuft tritt lediglich Strophentyp 6 an der Westflanke der Lagoa Azul also am westlichen Kraterrand auf.

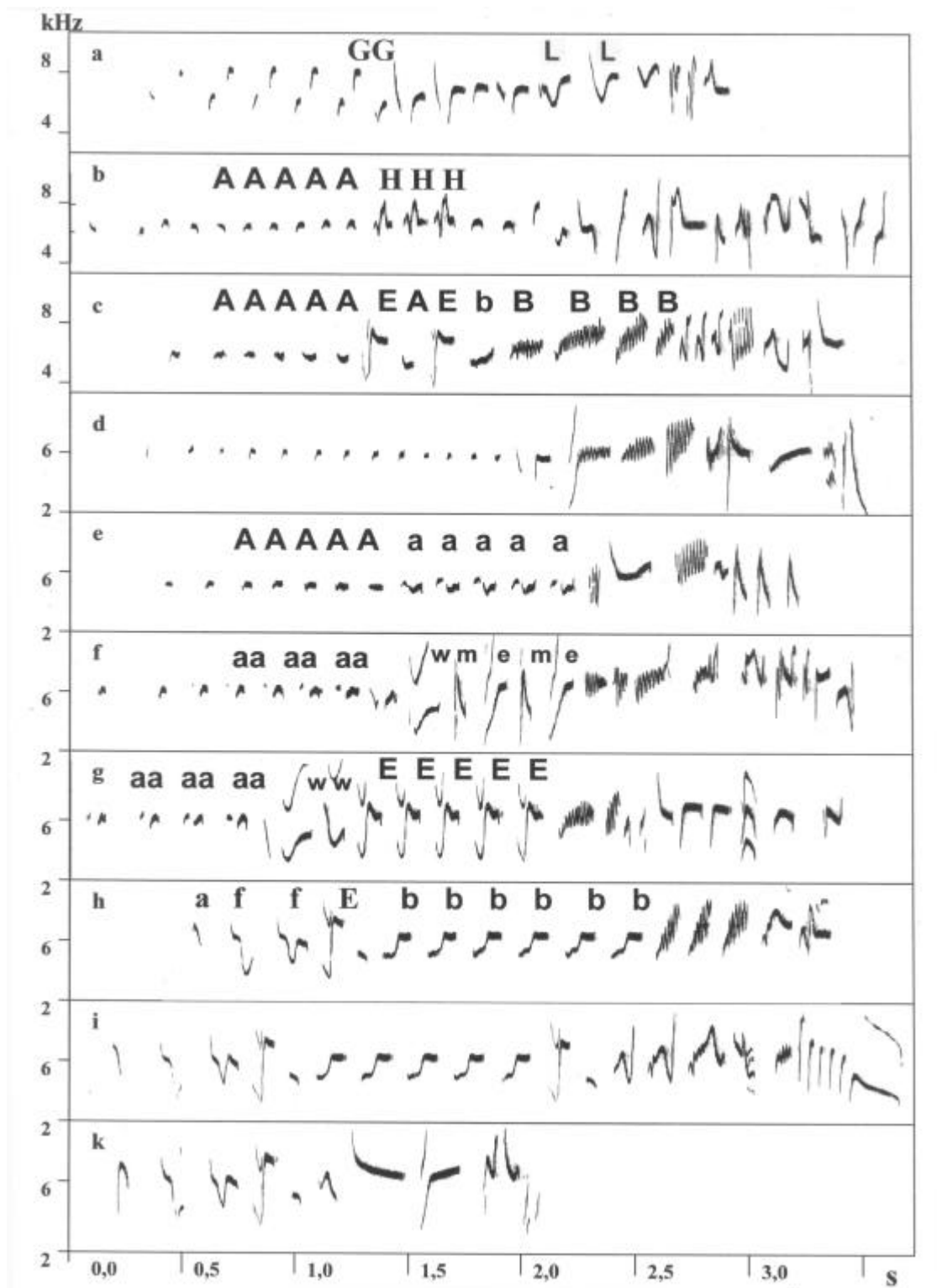


Abb. 40: Reviergesang von *R. r. azoricus* auf São Miguel III, Sete Cidades. a) gruppiertes Strophentyp mit Zweiergruppe (Typ GG) und Phrase Typ f, nur Män. B; b), d) Typ 1 mit Phrase Typ H, Män. A, oder Phrase Typ B, Män. D, Män. L; e) Typ 1 (var) Triller gegen Ende aufgelöst in Zweier-Elementgruppen, Män. D; f), g) Typ 1 (var) aufgelöster Triller mit anschließendem obertonreichen Abschnitt, dieser entweder f) eine Zweiergruppe,

oder g) ein weija-ähnlicher Schnörkel mit anschließendem Typ 2; h) – k) Typ 6, Män. H; k) Mischtyp 6 + 3, Män. H.

3.1.2.4.1.2 *R. r. sanctae-mariae* auf Santa Maria (Abb. 36 c)

Santa Maria ist mit 97 km² die drittkleinste und südlichste der neun Azoren-Inseln und bildet zusammen mit São Miguel die Ostgruppe der Azoren. Die beiden Inseln des östlichen Archipels liegen 85 km voneinander entfernt. Die Insel besitzt lediglich ein einziges zusammenhängendes Waldgebiet an den Hängen des zentralen Pico Alto.

Wintergoldhähnchen sind fast ausschließlich dort anzutreffen, mitunter auch in kleinen Baumheidebeständen im Saumbereich der Weideflächen. Auf Santa Maria wurde von 24 Männ. der Gesang aufgenommen und analysiert.

Santa-Maria: Reviergesang (Abb. 41)

Der Gesang von *R. r. sanctae-mariae* ähnelt dem von *R. r. azoricus* auf dem benachbarten São Miguel. Am häufigsten sind ansteigende Phrasen vom **Strophentyp 2**, der überall auf Santa Maria bei 72 % der Männ. gefunden wurde (Abb. 41 a, b, e). Die stark frequenzmodulierten Elemente vom Typ E können auch aufgelöst sein in drei Elemente, die dem Oberton (Typ F), dem Aufstrich (Typ K) und der Terminalfrequenz (Typ d) entsprechen (Abb. 41 c). Die Auflösung des Elementtyps E kann auch innerhalb einer Strophe mehr oder weniger stark ausgeprägt sein (Abb. 41 a).

Im Gegensatz zu *R. r. azoricus* verwendet *R. r. sanctae-mariae* häufig Strophentypen mit Elementgruppen. Gruppen mit zwei alternierenden Elementen traten bei 41 % der Männ. auf. **Strophentyp 7**: Die beiden alternierenden Elemente sind meist kurz, oft folgt ein deutlich aufsteigendes auf ein abfallendes oder ein Hakenelement (Abb. 41 d, f). Ein ähnlicher **Strophentyp 7 a** wurde nur bei einem einzigen Män. gefunden (Abb. 41 i). Hier folgt ein langgezogenes frequenzmoduliertes Element mit ausgeprägter Terminalfrequenz (Typ L) auf einen kurzen Abstrich (Typ F).

Strophentyp 8: Dieser Strophentyp ist charakteristisch für die Population auf Santa Maria. Er wurde auf keiner anderen Insel nachgewiesen. Die Strophe besteht aus einer gereihten komplexen Elementgruppe aus sechs Elementen (Abb. 41 b, e, g): drei aufsteigende (Typ G), ein Abstrich (Typ F) und zwei Hakenelemente (Typ A). Der Wechsel zwischen diesen drei Elementtypen verleiht der Strophe ihren ausgeprägten leiernden Rhythmus. Der Höreindruck erinnert daher stark an den Gesang des mitteleuropäischen *R. r. regulus*.

Strophentyp 1 wurde auf Santa Maria ebenfalls gefunden, jedoch ist er hier im Gegensatz zu den Populationen auf São Miguel nicht der dominierende. Die Hakentriller beherrschten nur 27 % der untersuchten *R. r. sanctae-mariae* (Abb. 41 l).

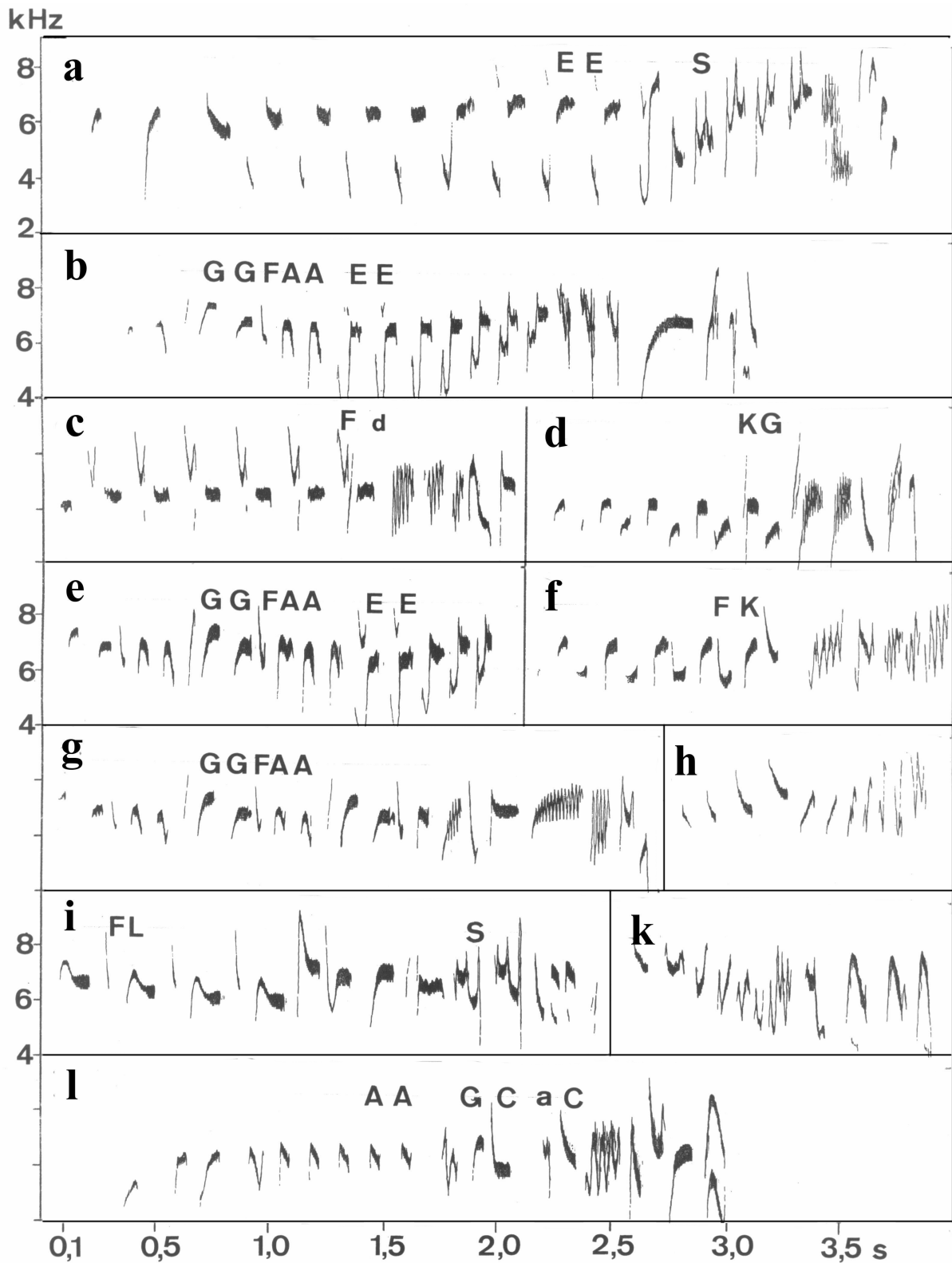


Abb. 41: Reviergesang von *R. r. sanctae-mariae* auf Santa Maria. a) Typ 2, Män. R; b) Mischtyp 8 + 2, Män. P; c) Typ 2 (var) einzelnes Element ist zu einer Dreiergruppe aufgelöst, ähnlich a), Män. J; d), f) Typ 7, Män. O,

Män. T; e), g) Typ 8, Män. W, Män. P; h), k) Kurzstrophen mit ab- bzw. aufsteigenden Trillern, Män. N, Män. J; i) Strophentyp mit Gruppe (Typ FL), nur bei Män. X; Typ 1, Män. O.

Trotz des ausgesprochen kleinen Verbreitungsgebietes von *R. r. sanctae-mariae* lassen sich zwei Populationen akustisch unterscheiden: Strophentyp 8 kommt ausschließlich in der nördlichen Population an den Hängen des Alto do Poente vor und tauchte in der Population um den zentralen Inselgipfel, den Pico Alto, nicht auf. Den Strophentyp 7a sang nur ein einziges Män., das abseits des Hauptverbreitungsgebietes in einem Baumheidebestand am Rande von Weideflächen südlich von Santa Barbara aufgenommen wurde.

3.1.2.4.1.3 *R. r. inermis* – Zentral- und Westgruppe (Abb. 36 b)

Im Gegensatz zu den Subspezies *azoricus* und *sanctae-mariae* ist *R. r. inermis* kein Endemit einer bestimmten Azoreninsel, sondern kommt auf fünf von sieben Inseln der Zentral- und der West-Gruppe vor. Da die beiden Inselgruppen immerhin mehrere 100 km voneinander entfernt sind, ist auch akustische Isolation der lokalen Populationen zu vermuten. Eine übergreifende Charakterisierung des Gesanges von *R. r. inermis* lässt sich daher erwartungsgemäß nur schwer erstellen. Häufig sind Reihungen von Pfiff-Elementen (Typ C), die oft jedoch mit kurzen Haken oder Abstrichen zu Gruppen kombiniert werden. Der Frequenzabfall der Hauptteileinleitung (unit 1) ist mitunter besonders ausgeprägt. Die ansteigende Hauptteilphrase enthält oft Rufelemente vom Typ B. Im folgenden wird für jede der untersuchten Inselpopulationen von *R. r. inermis* der Reviergesang ausführlich beschrieben.

Reviergesang auf Terceira

Das Hauptuntersuchungsgebiet auf Terceira, der drittgrößten Azoreninsel, liegt in der Caldeira do Guilherme Moniz, ein großer Vulkankrater im Süden der Insel auf 590 m. Die Caldeira ist ausschließlich mit dichtem Baumheidebestand bedeckt, in dem *R. r. inermis* häufig vorkommt. Auch die Baumheideflächen des höchsten Vulkankegels, Caldeira de Santa Barbara (1021 m), werden von Goldhähnchen besiedelt, ebenso wie die Nadelwälder der Hochebenen Serra de Santa Barbara und Mata do Serrata im Westen von Terceira. Auf Terceira wurde der Gesang von 25 Männ. aufgenommen und analysiert.

Der dominierende Strophentyp auf Terceira ist **Strophentyp 6** (Abb. 42 a, b e-g). Er ist hier häufiger und weiter verbreitet als im Krater von Sete Cidades auf São Miguel, 68 % der Männ. beherrschen ihn. Die einleitende Elementgruppe entspricht in ihrer Zusammensetzung und Abfolge an kurzen abfallenden und aufsteigenden Elementen dem Strophentyp 6 von Sete

Cidades. Ihr kann ein leiser Triller aus kurzen stark aufsteigenden Elementen (Typ k) mit oder ohne schwache Obertöne vorgeschaltet sein, der auf São Miguel fehlt (Abb. 42 a, b, e). Die ansteigende Hauptteilphrase besteht aus Rufelementen vom Typ B (Abb. 42 a-e), die wegen ihrer ausgeprägten und zahlreichen Frequenzmodulationen schriller klingen, als jene vom Typ b in den Strophen von Sete Cidades. Der Höreindruck ist bestimmt von dieser Rufphrase, da die leise Einleitung oftmals kaum und auf größere Entfernung gar nicht wahrzunehmen ist. Auf nahe Distanz fällt der unruhige, schwätzende Rhythmus der Stropheneinleitung auf, der sich deutlich vom regelmäßigen, leiernden Gesang der europäischen *R. r. regulus* unterscheidet.

Strophen mit regelmäßigen Elementgruppen kommen auf Terceira vor, sind aber weniger häufig und nur bei 26 % der Männ. Teil des Repertoirs. Sie entsprechen in ihrer Syntax und Elementzusammensetzung **Strophentyp 5** (Abb. 43 b) und Typ 7 (Abb. 43 c). Ein Män. sang eine Strophe mit Dreier-Elementgruppen (Abb. 43 a). Alle diese Strophentypen können ebenfalls ansteigende Rufphrasen (Typ B) enthalten (Abb. 42 c, d).

Strophentyp 9: selten auf Terceira, nur bei 2 Männ. gefunden worden. Einleitung der Strophe ist ein leiser Triller oder eine gereichte Elementgruppe aus kurzen Elementen, gefolgt von einer ansteigenden Phrase aus Elementen mit steilem Aufstrich und langezogener Terminalfrequenz (Typ K, Abb. 43 h, i).

Auch **Strophentyp 3** ist selten auf Terceira und wurde nur bei einem einzigen Män. gefunden (Abb. 43 d).

Ein Män. im zentralen Krater Guilherme Moniz sang einen deutlich aberranten, nicht reintonigen Strophentyp, der bereits durch seinen quäkenden Klangcharakter auffiel. Die Strophe besteht aus gereichten obertonreichen Rufen mit vielen Frequenzmodulationen (Abb. 42 h, i). Dass dies keine echte Rufreihe ist, zeigen die angehängten Schlußteile, die jedoch nicht völlig ausgeprägt erscheinen. Es handelt sich hierbei sehr wahrscheinlich um den Juvenilgesang eines Män. aus dem Vorjahr, aus dem sich unter Ausschluß der Obertöne und Anheben der Trägerfrequenz die ansteigende Rufphrase (Typ B) herausbilden wird.

Auf Terceira läßt sich ein lokales Verarbeitungsmuster bestimmter Strophentypen erkennen. Obwohl der Strophentyp 6 auf der Insel weit verbreitet ist, ist er in der Caldeira do Guilherme Moniz der einzige Gesangstyp. Strophentypen mit regelmäßiger Syntax (alternierende Elemente) kommen nur außerhalb der Caldeira in den nördlichen und westlichen Waldgebieten vor. Der seltene Strophentyp 9 schließlich ist nur im äußersten Westen der Insel an den Hängen der Caldeira de Santa Barbara und des Pico do Caneiro verbreitet.

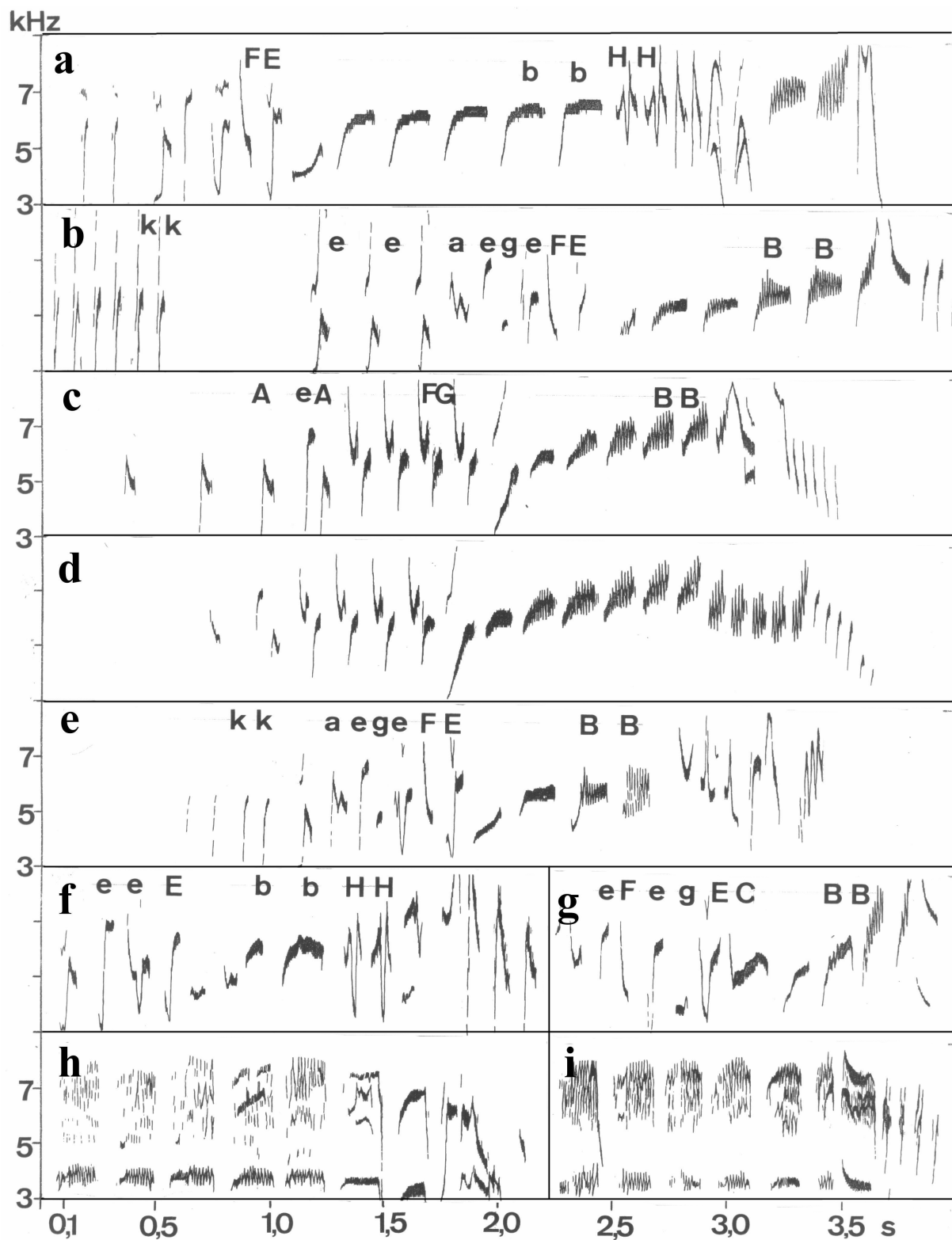


Abb. 42: Reviergesang von *R. r. inermis* auf Terceira I. a), b) Typ 6, Män. C, Män. R; c), d) Typ 7, Män. T; e)–g) Typ 6, Kurzstrophen, Rufphrase (Typ B) stark variiert, Män. K, Män. F; h), i) Juvenilgesang Män. I, Rufphrase (Typ B) mit Ober- und Untertönen, noch nicht fertig ausgeprägt.

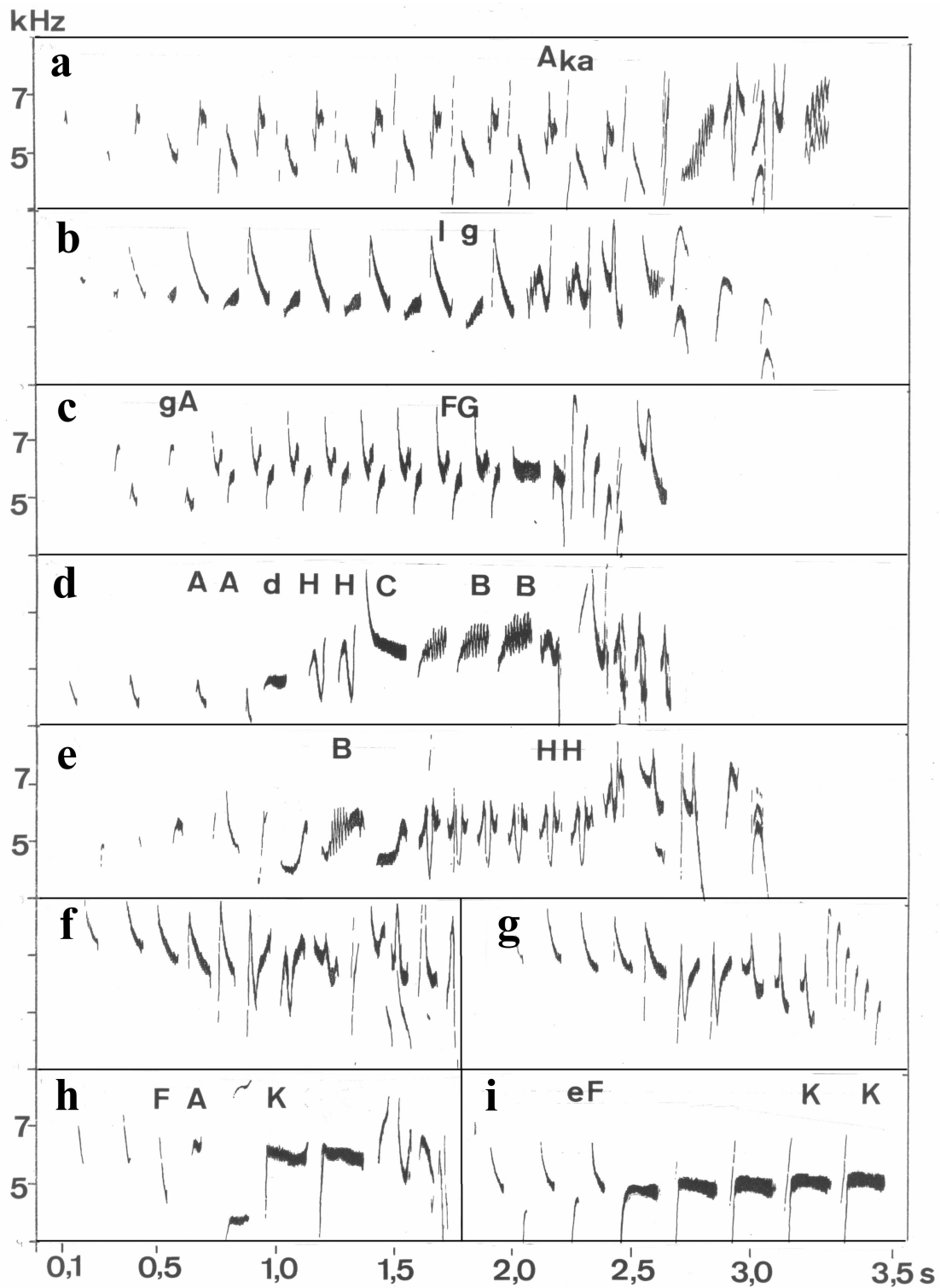


Abb. 43: Reviergesang von *R. r. inermis* auf Terceira II. a) Typ 7 (var), Dreier-Elementgruppe, Män. U; b) Typ 4, Män. T; c) Typ 7 Män. T; d) Typ 3 mit Rufphrase von Typ B; e) Typ 6 mit Rufphrase von Typ H, Män. O; f), g) Kurzstrophen mit abfallenden Trillern und Schlußteilen, Män. J; h), i) Typ 9, Män. w, Män. x.

Reviergesang auf Faial

Faial und das nur durch eine 10 km breite Meerenge getrennte, benachbarte Pico bilden die südlichsten Inseln der Zentralgruppe. Das Untersuchungsgebiet auf Faial beschränkte sich größtenteils auf die Südflanke des zentralen Vulkankegels - die Nordseite ist weniger gut erschlossen, das Inselinnere daher schlecht zugänglich. Zusammenhängende Waldflächen sind rar auf Faial. Neben einigen angelegten Parks finden sich lediglich im Westen der Insel in den Zonas dos Misterios Relikte von Lorbeerwald. Dort und in den Baumheidestreifen und Waldinseln zwischen den Weideflächen der Hochebene sind Wintergoldhähnchen relativ häufig zu finden.

Der Reviergesang auf Faial ist ähnlich wie auf Terceira geprägt von ansteigenden Rufphrasen (Abb. 44 d, e, h). Die Rufelemente können Frequenzmodulationen enthalten (Typ B) oder Pfiffcharakter haben (Typ b). Übergänge zwischen beiden Elementtypen innerhalb einer Strophe kommen vor (Abb. 44 d). 83 % der untersuchten Männ. auf Faial bauten diese Rufphrase in ihren Gesang ein.

Strophentyp 10 a: charakteristisch für die Population auf Faial, auf keiner anderen Insel nachgewiesen. Die Einleitung der Strophe (U1) bildet die Wiederholung einer Elementgruppe aus zwei kurzen, abfallenden Elementen (Typ c1, c2, Abb. 44 a-e). Diese können gegen Ende der Einleitung zu einem einzigen, abfallenden Piffelement verschmelzen (Typ C, Abb. 44 a), bzw. die komplette Einleitung kann eine Pfiffphrase sein (Abb. 44 h). Die einfache Pfiffphrase wird im Folgenden als Grundmuster für diesen Typ betrachtet und als **Strophentyp 10** bezeichnet. Diesem Abschnitt (U1) kann eine aufsteigende Phrase (U2) folgen, die immer aus Rufelementen besteht. Einleitung und Phrase sind meist durch eine Gruppe aus drei Elementen getrennt (Abb. 44 d, e). Die Elementgruppe kann auch schlicht die Einleitung beenden und vom Schlußteil trennen (Abb. 44 b, c). Diesen für Faial charakteristischen Strophentyp beherrschten 44 % der Männ..

Strophentypen mit Elementgruppen kommen vor auf Faial, Zweier-Elementgruppen bei 44 % der Männ.. Hierbei kann es sich um **Strophentyp 4** (Abb. 45 h, i), **Typ 5** (Abb. 45 g) oder **Typ 7 b** (Abb. 45 e, f) handeln.

Strophentyp 11: charakteristisch für Faial. Wiederholung einer Zweier-Elementgruppe aus einem modulierten Hakenelement (Typ A) und einem Abstrich mit kurzem, nach oben offenem Haken (Typ F, Abb. 45 a-c). In die Gruppe kann ein drittes, kurzes Hakenelement

eingefügt sein (Abb. 45 c). Manche Männ. sangen Strophen, in denen zwei verschiedene Blocks aus wiederholten Elementgruppen kombiniert wurden (Abb. 45 b, h).

Strophentyp 9 wurde nur von einem einzigen Män. im Untersuchungsgebiet gesungen.

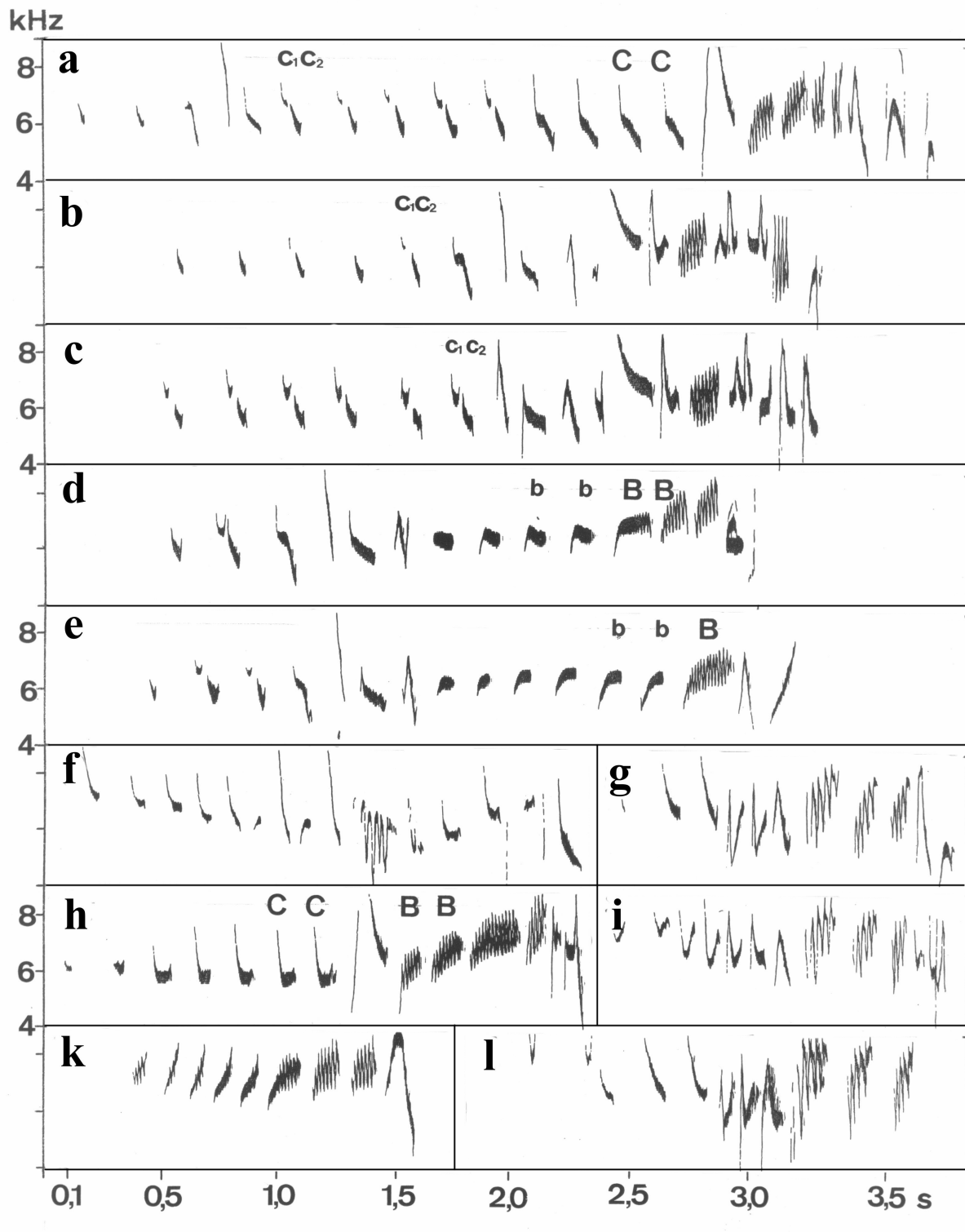


Abb. 44: Reviergesang von *R. r. inermis* auf Faial I. a) - e) Typ 10 a) Übergang in Typ 10, Pfiffphrase (CC), b) c) mit Typ 3, d), e) mit Rufphrase (bbBB); f) - l) Kurzstrophen, Triller bzw. Rufreihen.

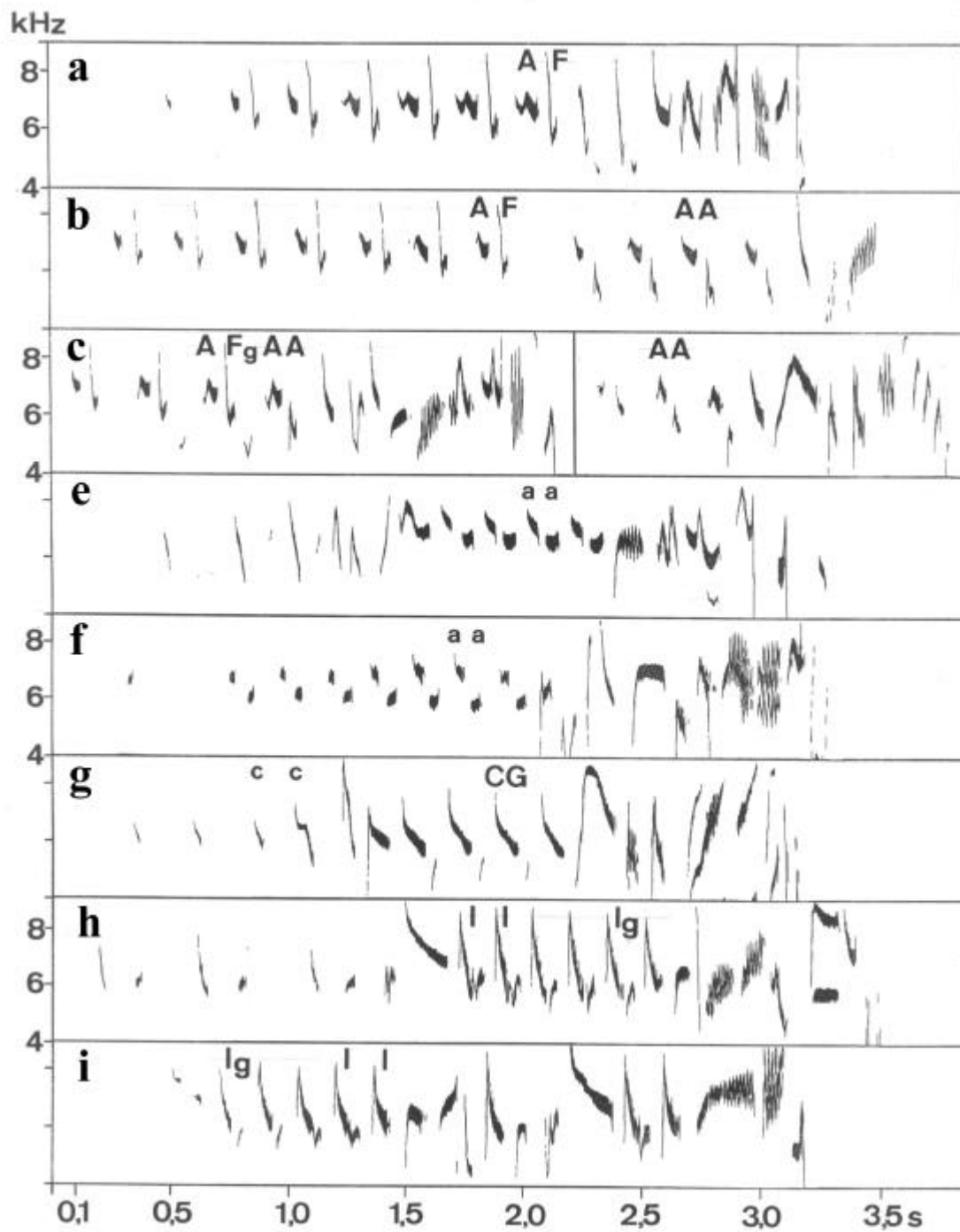


Abb. 45: Reviergesang von *R. r. inermis* auf Faial II. a) – d) Typ 11; e), f) Typ 7; g) Typ 4; h), i) Typ 5.

Reviergesang auf Pico

Der Faial unmittelbar benachbarte Pico bildet mit 2350 m die höchste Erhebung der Azoren. Die zentrale Hochebene von Pico verläuft über die gesamte Länge der Insel (etwa 45 km) fast einheitlich auf 1000 bis 1100 m. Überall dort im Hauptuntersuchungsgebiet kommen Goldhähnchen in Baumheidefeldern und niedrigem Wachholder vor (Abb. 37 d). An den Flanken des Pico in den Lagen über 1200 m sind sie jedoch aufgrund der spärlichen Vegetation nicht anzutreffen. Die Hänge von der Hochebene an die Nord- und Südküste von Pico sind an vielen Stellen mit ausgedehnten Nadelwäldern bewachsen, in denen *R. r. inermis* ebenfalls heimisch ist. Auf Pico wurden Gesänge von 22 Männ. aufgenommen und ausgewertet.

Das Repertoire an Strophentypen ist auf Pico relativ heterogen im Vergleich zum benachbarten Faial. Auf Pico kommen - ähnlich wie auf Faial - Strophen mit der Grundstruktur einer Pfiffreihe vor (**Strophentyp 10**, Abb. 46 a). Jedoch sind diese selten, nur drei Männ. von *R. r. inermis* sangen solche Strophen. Die Pfiffelemente (Typ C) können jedoch mit einem bzw. zwei kurzen Hakenelementen (Typ g) zu Gruppen kombiniert und wiederholt werden (**Strophentyp 10 b**, Abb. 46 b, c). Die Pfiffstrophen steigen in ihrer Trägerfrequenz schwach an.

Strophentypen mit Elementgruppen sind hingegen häufig auf Pico. Charakteristisch für die Population sind Strophen, die dem **Typ 7** von Santa Maria ähneln. Ein stark ansteigendes Element (Typ E) wird mit einem Abstrich (Typ F) kombiniert, die Gruppe als Ganzes gereiht (Strophentyp 7 c, Abb. 46 d-f). 45% der Männ. auf Pico beherrschten diesen Strophentyp. Die Einleitung wird meist kombiniert mit einem ansteigenden Haupteilabschnitt (U2). Dieser kann eine Phrase sein, die meist aus rufähnlichen Elementen (Typ B, bei 60% der Männ.) besteht. Selten wird an die Einleitung eine Phrase aus ansteigenden Elementen mit Oberton (Typ E) angehängt (Abb. 46 f), meist sind diese Elemente jedoch mit Pfiffen (Typ C) zu Gruppen kombiniert (Abb. 46 f, h). 40% der Population bauten diesen ansteigenden Abschnitt in die Strophe ein. Diese Gesangsstruktur wurde ausschließlich auf Pico gefunden.

Nur ein Män. auf Pico beherrschte **Strophentyp 11** von der Nachbarinsel Faial. **Strophentyp 4** sangen 20% der Population (Abb. 47 c). Ebenfalls selten sind folgende Strophentypen:

Strophentyp 12: Die Einleitung ist ein leiser Triller aus kurzen, steil abfallenden Elementen (Typ F). An diese wird meist eine Rufphrase angehängt (Typ B, Abb. 47 a, b), mitunter auch die endemische Reihung der Elementgruppen von Typ eC (Abb. 47 h).

Strophentyp 13: Die Einleitung enthält gereimte Gruppen aus einem langgezogenen Hakenelement (Typ a) und einem tieferfrequenten Haken (Typ G), denen sich eine Rufreihe

anschließen kann (Abb. 47 i). Ähnlich ist ein anderer Strophentyp, der gereimte Gruppen aus zwei Hakenelementen enthält (Abb. 47 d)

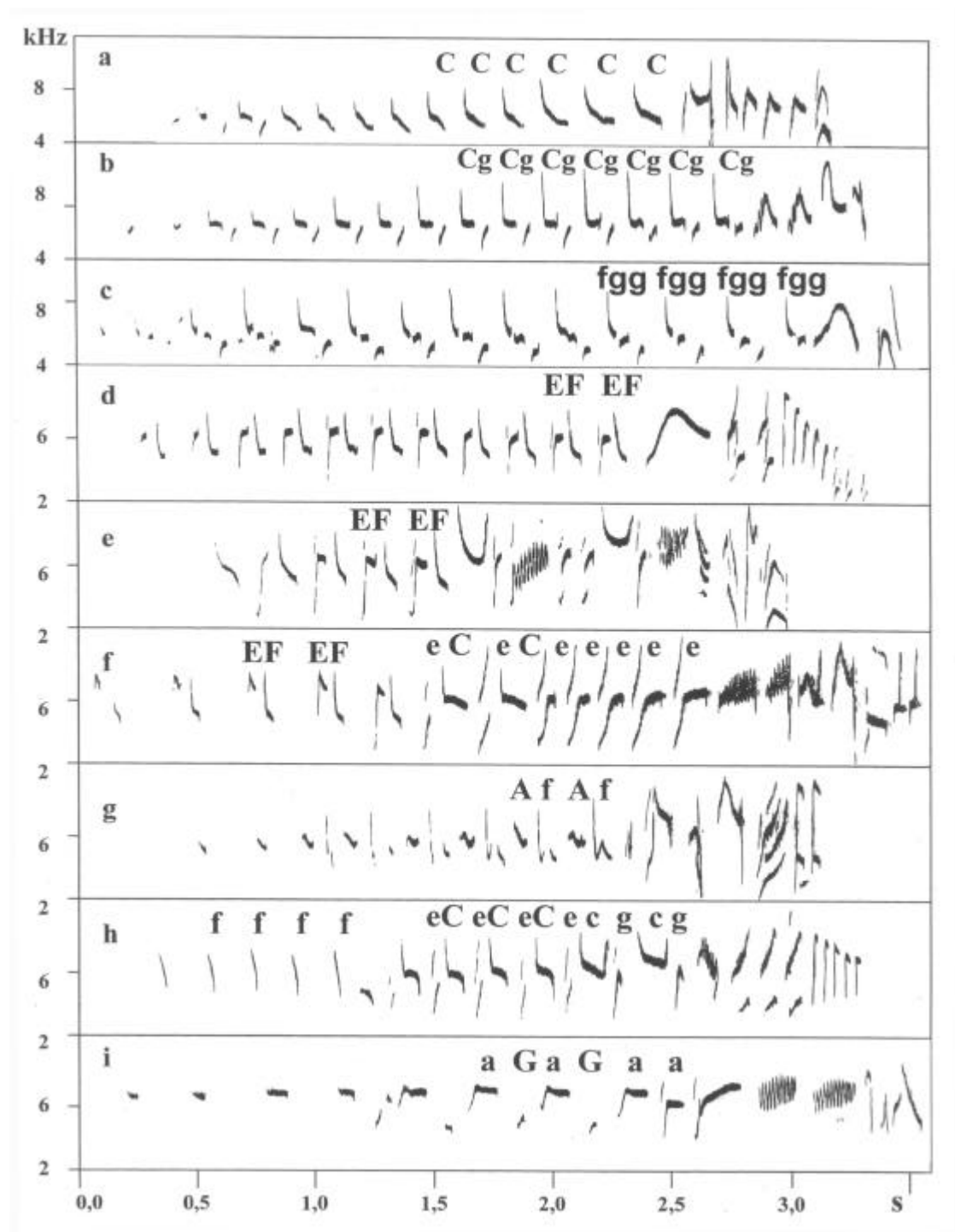


Abb. 46: Reviergesang von *R. r. inermis* auf Pico I. a) Typ 10; b) Typ 10 b; d) – f) Typ 7; g) Typ 11; h) Typ 12 mit aufsteigenden Elementgruppen (eC); i) Typ 13.

Strophentyp 14: Reihung eines stark frequenzmodulierten, v-förmigen Elements mit Oberton (Abb. 47 f). Die Phrase kann durch Einschub eines weiteren Elements vom Typ K aufgelöst werden (Abb. 47 g).

Trillerartige Kurzstrophen wurden ebenfalls auf Pico gesungen (Abb. 47 h, i). Ein einzelnes Män. sang eine solche Kurzstrophe als Einleitung mit Übergang in die auf Pico endemische gereimte Elementgruppe vom Typ eC (Abb. 47 i).

kHz

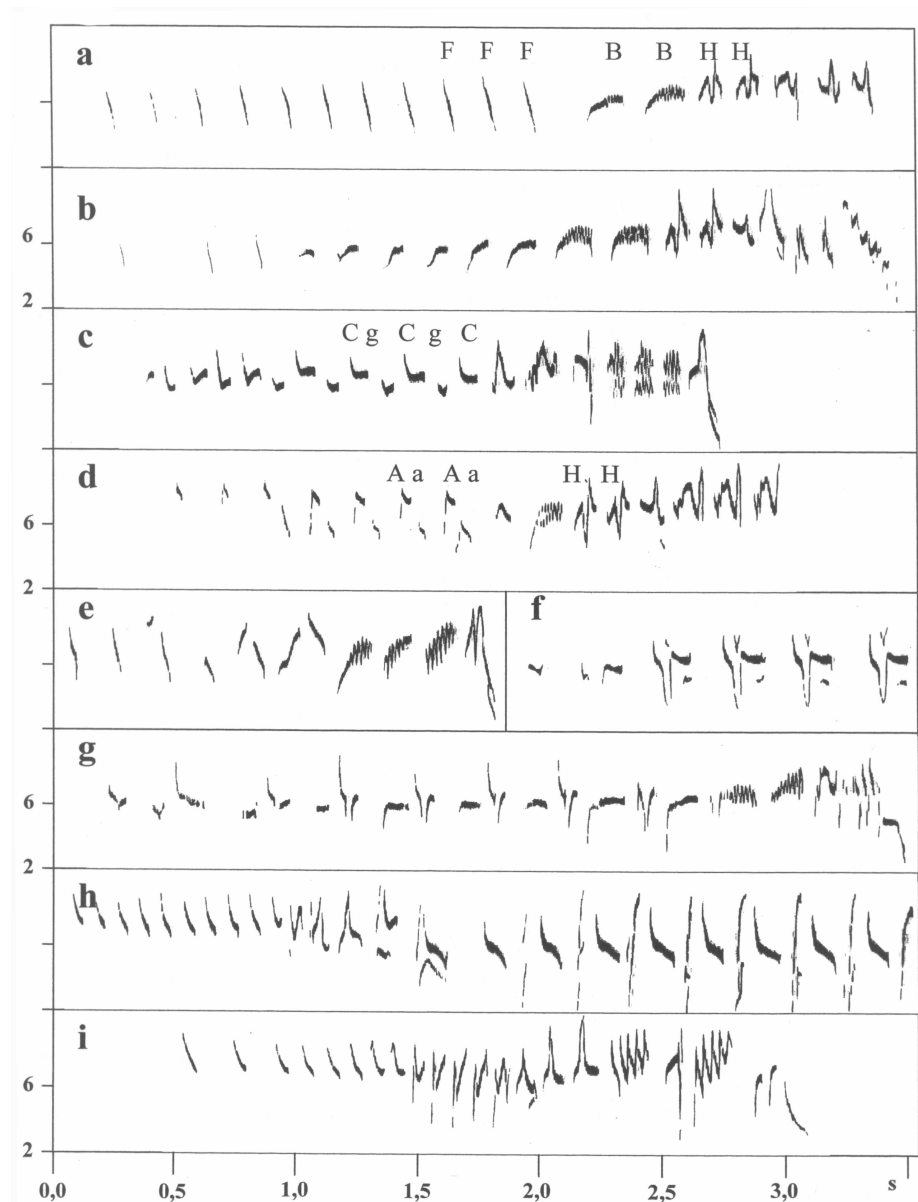


Abb. 47: Reviergesang von *R. r. inermis* auf Pico II. a), b) Typ 12 mit Rufphrase (BB); c) Typ 5; d) Typ 7; e) seltener gruppierter Strophentyp, ; f), g) Typ 14, phrasiert (f) bzw. gruppiert (g); h), i) Kurztriller mit angehängten Strophenteilen: h) Triller + Schlußteil + U2 (Gruppen); i) abfallender Kurztriller + 3 aufsteigende Elemente(U2) + Schlußteil mit Rufelementen.

Reviergesang auf Flores

Flores bildet zusammen mit der kleinsten Insel Corvo die Westgruppe der Azoren und liegt über 200 km entfernt von der Zentralgruppe (240 km bis Faial, 580 km bis São Miguel). Die Vegetation auf der Hochebene von Flores setzt sich überwiegend aus Baumheide und niedrigem Wachholder zusammen, einzelne Nadelwaldflecken sind in der Umgebung der verschiedenen Kraterseen vorhanden. Überall dort ist *R. r. inermis* relativ häufig anzutreffen. Auf Flores wurden von 16 Männ. Gesänge aufgenommen und ausgewertet.

Der Reviergesang der Population auf Flores ist bemerkenswert homogen. Fast alle dort gefundenen Strophentypen lassen sich auf eine einfache Piffreihe zurückführen (**Strophentyp 10**, Abb. 48 a). Die Piffe fallen in ihrer Frequenz gegen Ende der Phrase deutlich ab. Das einzelne Piff-Element kann aufgelöst werden in Abstrich (Typ F) und Terminalfrequenz (Typ D, **Strophentyp 10 c**, Abb. 48 d, e) oder mit Hakenelementen (Typ g) zu einer Gruppe kombiniert werden (**Strophentyp 10 b**, Abb. 48 b, c, e, f, g, h). Übergänge zwischen Strophentyp 10 b und 10 c innerhalb einer Strophe kommen vor (Abb. 48 e). Das erste, stark abfallende Element der Gruppe kann überdies eine deutliche Frequenzmodulation erfahren, so dass im Sonagramm ein nach oben offener Haken zustande kommt (**Strophentyp 10 d**, Abb. 48 g, h.). Der Stropheneinleitung kann eine Phrase aus Elementen mit langgezogener Terminalfrequenz mit oder ohne Aufstrich (Typ K bzw. D) und eine Rufphrase (Typ B) folgen (Abb. 48 b, c, h). Zwei seltene Strophentypen auf Flores leiten sich von diesen beiden Phrasen ab.

Strophentyp 15: nur bei einem einzigen Män. gefunden. Die Strophe beginnt mit der unregelmäßigen Wiederholung einer Gruppe von zwei kurzen Haken- (Typ A) und einem Piffelement (Typ D), diese gehen in eine Phrase von modifizierten Rufelementen über (Typ b, Abb. 48 i).

Strophentyp 9: entspricht der Variante auf Terceira. Die Strophe beginnt mit einem Hakentriller (Typ A) und geht über in eine Phrase von langgezogenen Elementen vom Typ K. Diese sind zu Anfang der Phrase geteilt in zwei kürzere Elemente, so dass ein kurzer, gruppierter Strophenschnitt entsteht (Abb. 48 k).

Alle Strophen, die sich von Typ 10 ableiten, kommen im gesamten Untersuchungsgebiet auf Flores vor. Lediglich Typ 10 d wurde nur bei zwei benachbarten Männ. gefunden. Der seltene Strophentyp 15 liegt an der Peripherie des Untersuchungsgebietes.

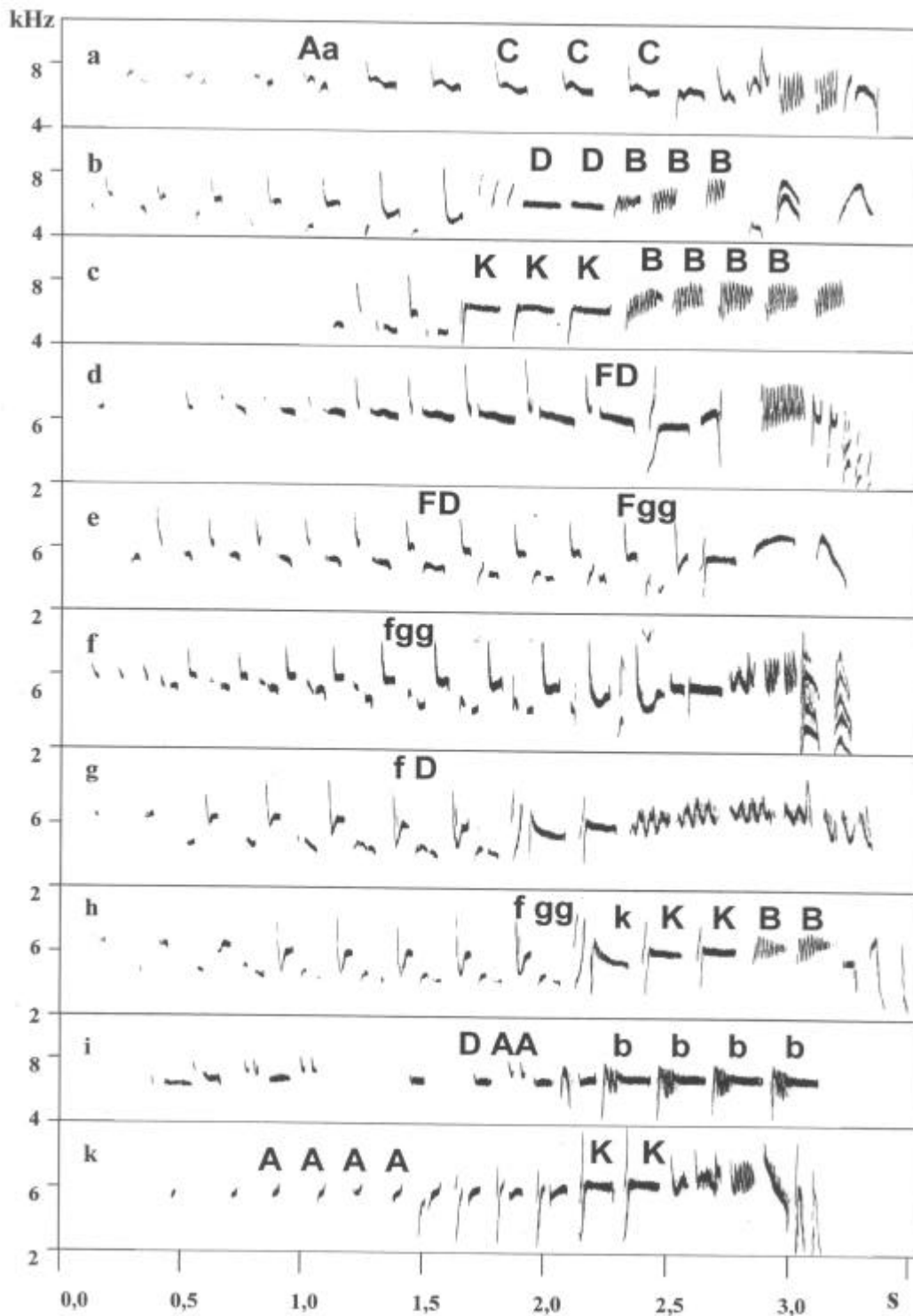


Abb. 48: Reviergesang von *R. r. inermis* auf Flores. a) h) Strophentyp 10 in allen Variationen: a) Typ 10, Pfiffphrase, zu Anfang der Strophe Pfiffe noch aufgelöst in Doppelemente; b), c) f) Typ 10 b, Gruppen aus kurzem Pfiff (F) und zwei tieferen Haken (gg); d) Typ 10 c, Gruppen aus kurzem Abstrich (F) und langem Pfiff (D); e) Übergang von Typ 10 c zu Typ 10 b innerhalb einer Strophe; g), h) Typ 10 d, Gruppen aus nach oben offenem Haken (f) und zwei tieferen Haken (gg) mit anschließender Phrase (KK); i) Typ 15; k) Variation Typ 9, aufsteigende Phrase (KK) gegen Anfang aufgelöst in zwei Elemente mit Übergang in Triller (AA).

Tab. 17: Verteilung von Dialektstrophentypen auf 7 Wintergoldhähnchen-Populationen von 6 Azoren-Inseln; Strophentypen siehe Text, vgl. Abb. 49.

Strophentyp	Syntax	Furnas	Sete Cidades	Santa Maria	Terceira	Faial	Pico	Flores
1	AAAA +	0,68	0,77	0,27	0	0	0	0,12
2 = U2 Typ E	EEEE	0,36	0,17	0,72	0	0,06	0	0
3	CmmC	0,18	0,08	0	0,04	0,33	0	0
4	CgCg	0,05	0	0	0	0,06	0,20	0
5	IgIgIg	0,22	0	0	0,09	0,28	0	0
6	efa + BB	0	0,31	0	0,68	0	0	0
8	GGGFAA	0	0	0,27	0	0	0	0
9	AkakKKK	0	0	0	0,09	0,05	0	0,69
10	CCCCCC	0	0	0	0	0	0,17	0,13
10 a	CcCcCc	0	0	0	0	0,44	0	0
10 b	FDFFD	0	0	0	0	0	0,09	0,5
10 c	FggFgg	0	0	0	0	0	0,04	0,38
11	FAFAFA	0	0	0	0	0	0,22	0,06
12	FFFFF +	0	0	0	0	0	0,17	0
13	aGaGaG	0	0	0	0	0	0,09	0
14	vvvvkvk	0	0	0	0	0,05	0,09	0
15	aaDaaD	0	0	0	0	0	0	0,06
U2: Typ S	SSSSS	0,64	0	0,36	0	0	0	0
U2: Typ B	BBBBB	0	0,31	0	0,78	0,83	0,70	0,75
U2: Typ H	HHHHH	0,84	0,17	0,05	0,65	0	0,26	0,19

3.1.2.4.2 Geographische Verbreitung der Inseldialekte

Das Verteilungsmuster der Inseldialekte auf den Azoren zeigt zwei relativ deutlich getrennte Dialektgruppen. Einzelne Strophentypen treten auf verschiedenen Inseln meist in unterschiedlicher Häufigkeit auf (Tab. 17). Auf den Inseln der Ostgruppe dominieren im Repertoire von *R. r. azoricus* und *R. r. sanctae-mariae* die Strophentypen 1 und 2 sowie aufsteigende Phrasen aus Elementen vom Typ S (Abb. 49, rot, orange und hellgelb). Westlich dieser Dialektgruppe finden sich diese Gesangstypen nicht mehr (zwei Männ. auf Faial und Pico mit Strophentyp 2 bilden die Ausnahme, Abb. 49, orange). Im Westkrater von São Miguel finden sich sowohl östliche als auch westliche Dialektstrophentypen. Hier tritt neben den Strophentypen 1 und 2 auch der Strophentyp 6 auf, der auf der Nachbarinsel Terceira der häufigste ist (Abb. 49 dunkelgrün). Die Population von *R. r. inermis* auf Terceira steht akustisch demnach den benachbarten östlichen Populationen von *R. r. azoricus* in Sete Cidades näher als allen anderen *R. r. inermis* der Zentral- und Westgruppe. Diese verbindet mit der Terceira-Population nur noch die aufsteigende Phrase auf Rufelementen (Typ B, Abb. 49 hellgrün). Dieser Dialekttyp von unit 2 ist kennzeichnend für sämtliche Populationen der West- und Zentralgruppe. Ein weiterer ausschließlich im Westen verbreiteter Dialekt ist

Strophentyp 10 in allen seinen Varianten. Abgewandelte Pfiffreihen verbinden die Populationen von Faial, Pico und Flores (Abb. 49 blau). Auf Flores tritt zudem ein sonst nur im Westen von Faial und Terceira vorkommender Strophentyp 9 auf (Abb. 49 violett). Auf den eng benachbarten südlichen Inseln Faial und Pico kommen ausserdem zwei weitere seltene Strophentypen vor.

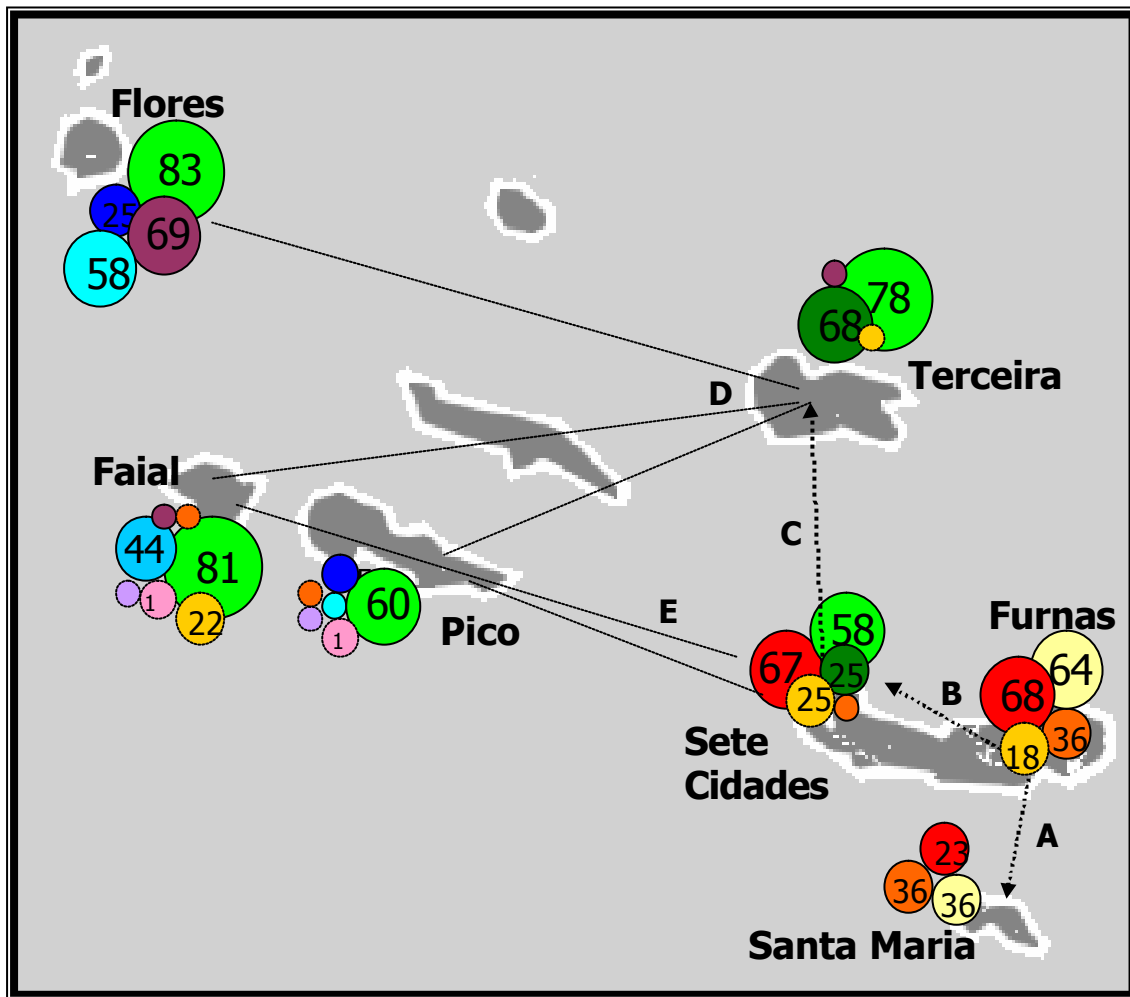


Abb. 49: Geographische Verteilung verschiedener Dialektstrophen von *R. regulus* auf sechs Azoren-Inseln. Strophentypen: farbige Kreise; Häufigkeit in Prozent in Kreisen angegeben (nur Werte > 10%); hypothetische Ausbreitungswege ausgehend von São Miguel mit Pfeilen und Buchstaben gekennzeichnet.

3.1.2.4.3 Feldversuche

Im Untersuchungsgebiet Taunus und National-Park Šumava (Tschechische Republik) wurden 19 Strophentypen von Azoreanischen Wintergoldhähnchen getestet (Abb. 50). Keine der vorgespielten Inseldialektstrophen löste bei den einheimischen *R. r. regulus* eine nennenswerte territoriale Reaktion aus. Tab. 18 zeigt die Mittelwerte der Reaktionsintensität auf Attrappen und Kontrollen in den Vorspielversuchen. Eine einzige Attrappe, eine Serie von Zeter- und Erregungsrufen, (01 E, Abb. 50 EE) erzielte ebenso starke Reaktionen wie die Kontrollstrophen. Das entsprechende Män. (*R. r. inermis* von Flores) war extrem erregt und aggressiv, und flog auch während der Anlockversuche ins Netz (MAR2552). Die Intensität der Reaktionen von mitteleuropäischen Wintergoldhähnchen auf Dialektstrophen von den Azoren liegt zwischen 0 und 1,6, Reaktionen auf Vorspiel von mitteleuropäischen Kontrollstrophen (Abb. 51) erreichen höhere Werte zwischen 2,4 und 4,6. Dieser Unterschied ist signifikant (Mann Whitney-U-Test, $p < 0,001$), selbst dann noch, wenn Attrappe 01E in die statistische Berechnung miteinbezogen wird. Klammert man diese Rufattrappe aus, liegen zwischen den Reaktionen auf die verschiedenen Attrappen, ebenso wie zwischen Reaktionen auf die einzelnen Kontrollen keine signifikanten Unterschiede vor. Der Gesang der drei Subspezies von den Azoren (*azoricus*, *sanctae-mariae* und *inermis*) wird demnach von mitteleuropäischen Wintergoldhähnchen (ssp. *regulus*) signifikant schlechter beantwortet als kontinentale Dialektstrophen vom mitteleuropäischen Festland.

Tab. 18: Ergebnisse der Feldversuche mit Azoren-Dialekten von *R. regulus* (ssp. *azoricus*, *sanctae-mariae* und *inermis*). Strophentypen, siehe 3.1.2.4.1. „Inseldialekte“. Spalte „Reaktion“ = Mittlere Reaktionsintensität der Testvögel (Maximum = 7, n = Anzahl der Testindividuen).

Attrappe	Strophentyp	Herkunft	Abb. 50	Reaktion	Kontrolle	Herkunft	Abb. 51	Reaktion
00 A	Typ 1	Furnas	A	0,91 (n = 12)	A	Federsee	a	3,67 (n = 12)
00 B	Typ 1 + S	Furnas	B	0,77 (n = 11)	B	Tschechien	b	3,88 (n = 20)
00 C	Typ 8 + E	Santa Maria	C	0,65 (n = 10)	C	Taunus	d	3,42 (n = 19)
00 D	Typ 8	Santa Maria	D	1,05 (n = 10)	D	Taunus	c	3,27 (n = 11)
00 E	Typ 2 (var)	Santa Maria	E	0,90 (n = 10)	E	Tschechien	e	3,90 (n = 19)
00 F	Typ 6	Terceira	F	0,50 (n = 11)	F	Taunus	-	4,55 (n = 19)
00 G	Typ 7 + B	Terceira	G	1,56 (n = 10)	G		-	-
00 H	Typ 7	Terceira	H	0,00 (n = 10)	H	GB, Hampshire	f	3,80 (n = 10)
00 I	Typ 7 (var)	Terceira	I	0,40 (n = 10)	I	GB, Wales	g	2,39 (n = 18)
00 K	Typ 10 a	Faial	K	0,36 (n = 11)	J	Finland	l	4,03 (n = 18)
00 L	Typ FA	Faial	L	0,94 (n = 11)	K	GB, Sommerset	h	3,08 (n = 20)
01 A	Typ 1 (var)	Sete Cidades	AA	0,92 (n = 11)	L	Türkei	i	-
01 B	Typ 10 c	Flores	BB	0,27 (n = 10)	M	Türkei	k	3,00 (n = 19)
01 C	Typ 1	Sete Cidades	CC	0,00 (n = 10)	N	Norwegen	m	3,83 (n = 9)
01 D	Typ 10 b	Flores	DD	0,50 (n = 10)	O	Estland	n	3,36 (n = 11)
01 E	Rufe	Flores	EE	4,80 (n = 10)				
01 F	Typ 7 (var)	Pico	FF	0,20 (n = 10)				
01 G	Typ 7 (var)	Pico	GG	0,00 (n = 10)				
01 H	Typ 7 (var) + B	Pico	HH	0,40 (n = 10)				

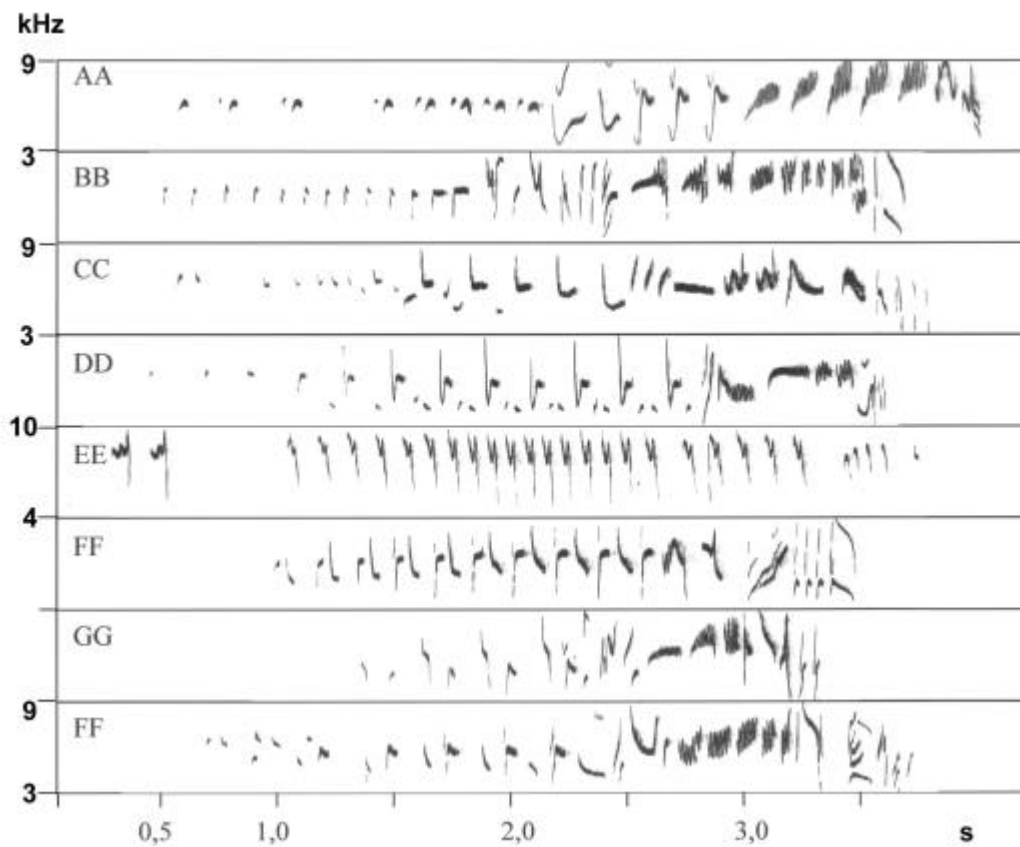
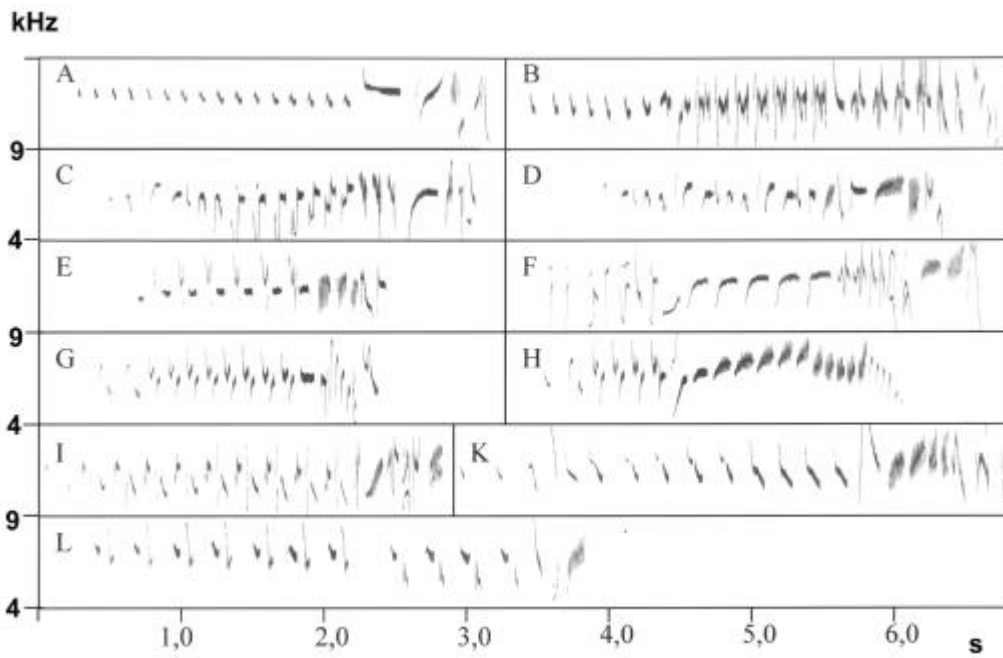


Abb. 50: Dialektstrophen azoreanischer Wintergoldhähnchen für Freilandversuche in Deutschland und Tschechien; A – L: Serie Freiland 2000; AA – HH: Serie Freiland 2001; *R. r. azoricus*, São Miguel: A, B, AA, BB; *R. r. sanctae-mariae*, Santa Maria: C, D, E; *R. r. inermis*: Terceira: F, G, H, I; Faial: K, L; Pico: FF, GG, HH; Flores: CC, DD, EE; Reaktionen der Testvögel, vgl. Tab. 18.

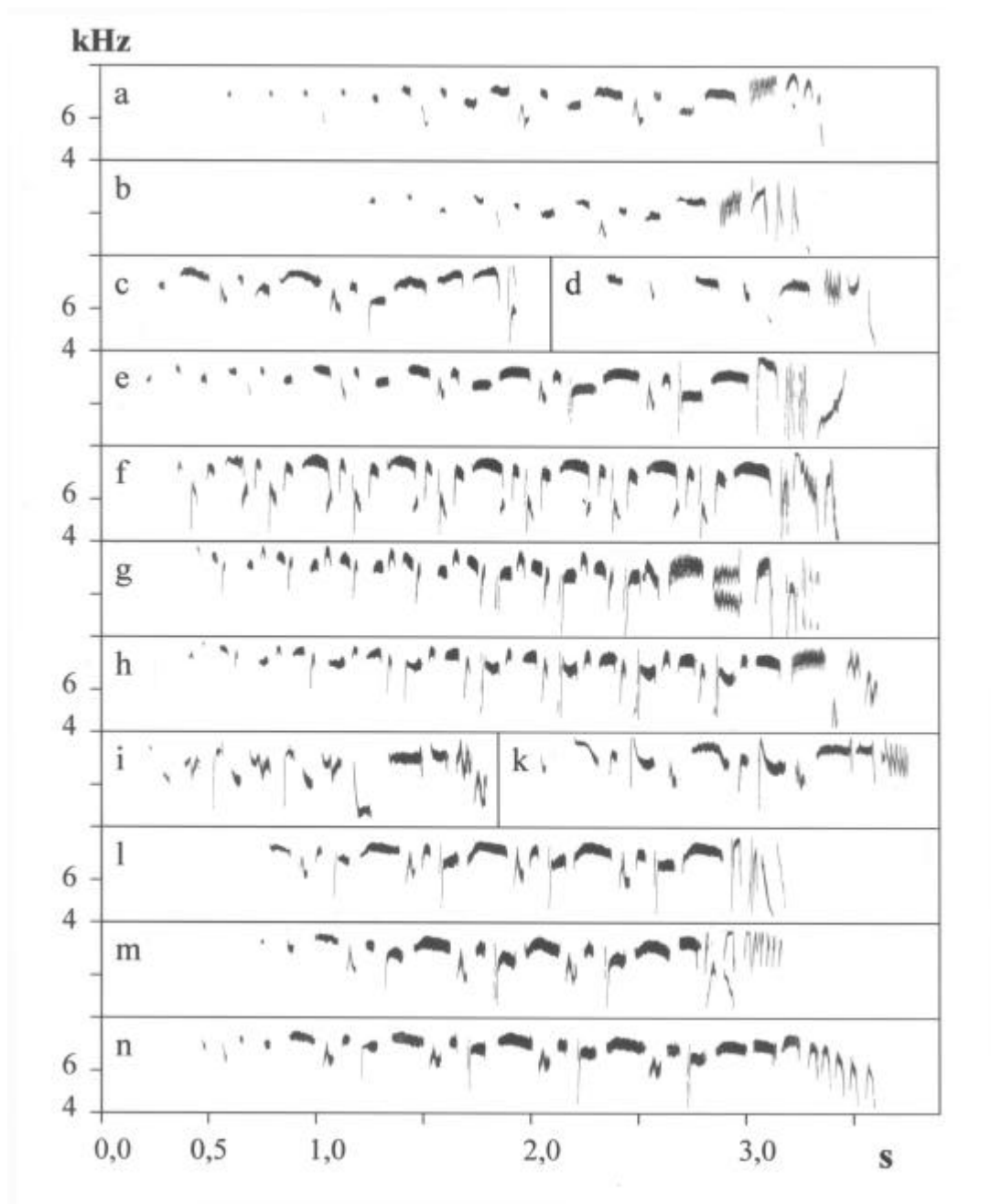


Abb. 51: Kontrollstrophen für Freilandversuche in Deutschland und Tschechien, Regiolekt von *R. regulus* (kontinentales Europa) bzw. *R. r. anglorum* (Britische Inseln); Herkunft der Strophen: a) Federsee, b), e) Tschechische Republik, c), d) Taunus, f), g), h) Großbritannien, i), k) Türkei, Olu Dag, l) Finnland, m) Norwegen, n) Estland.

3.2 Die Kohlmeisen (*Parus major*)

3.2.1 Molekulare Phylogenie

580 bp des amplifizierten Cytochrom-b-Fragments konnten für sämtliche 27 Haplotypen aus dem *P. major*/*P. monticolus*-Komplex analysiert werden (Tab. 3). Der häufigste Haplotyp aus dem *major* Sektor kommt im gesamten Verbreitungsgebiet von Westeuropa über Zentralasien bis Ost-Sibirien vor. 29 *major* Männ. waren Träger dieses Haplotyps (maj 1, Tab. 3). Für sämtliche Proben entsprechen die Cyt-b-Haplotypen den Phänotypen ihrer Träger bis auf eine Ausnahme: Aus der Probe MAR2888 einer phänotypischen *bokharensis*-Kohlmeise aus Kirgisien wurde ein *major*-Haplotyp sequenziert.

Der Bayesian-Baum für alle Haplotypen ist in Abb. 52 dargestellt. Die molekularen Phylogenien aus anderen Rekonstruktionsverfahren sind mit diesem weitgehend kongruent und zeigen ähnliche bootstrap-Werte. Die Kohlmeisengruppe bildet einen monophyletischen Komplex, dem die Bergkohlmeise *P. monticolus* als Schwestergruppe gegenüber steht (Abb. 52). Zwei tiefe Einschnitte in der molekularen Phylogenie trennen die *P. major*/*P. monticolus*-Gruppe von dem monophyletischen Komplex der Graumeisen des Subgenus *Poecile* (*P. atricapillus*, *P. carolinensis*, *P. montanus*, *P. palustris*) und der Blaumeise *P. caeruleus*. Die Monophylie sämtlicher Vertreter der Gattung *Parus* ist gut gesichert.

Die Kohlmeisen, *P. major*, sind deutlich in einen westlichen und einen östlichen Subspezies-Komplex getrennt (Abb. 52). Das Schwestergruppenverhältnis der ostasiatischen *cinereus* und *minor*-Sektoren ist nur im Bayes-Verfahren gut gesichert (95%, Abb. 52), die Monophylie des *minor*-Clusters ist aufgrund der unisicheren Stellung eines Haplotyps aus Thailand (min5) schlecht gesichert. Die Monophylie des westpaläarktischen Subspeziesblocks ist ebenfalls gut gesichert, jedoch lassen sich die Verhältnisse zwischen *major*- und *bokharensis*-Sektor nicht eindeutig auflösen. Lediglich die *bokharensis*-Haplotypen bilden in dieser Gruppe eine gut gesicherte monophyletische Einheit (nur im Bayes- und NJ-Verfahren).

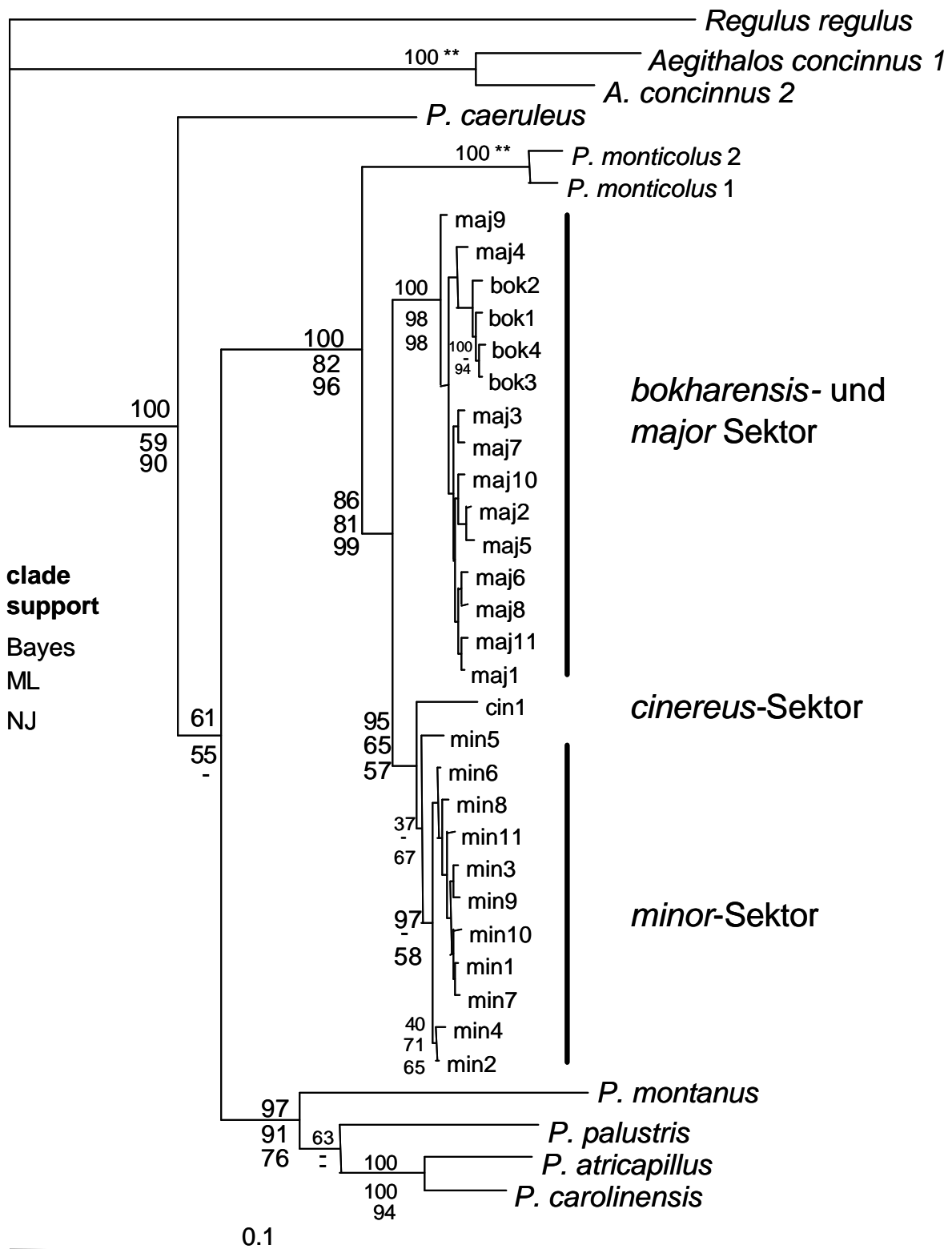


Abb. 52: Molekulare Phylogenie der *Parus major/Parus monticolus* Gruppe, 580 bp, Maximum Likelihood, quartet puzzling, bootstrap: 1000 puzzle steps.

Tab. 19: Tamura-Nei-Distanzen (580 bp Cytochrom-b) zwischen Sektoren der Kohlmeise sowie zwischen *P. major* und *P. monticolus*.

	<i>major</i>	<i>bokharensis</i>	<i>minor</i>	<i>cinereus</i>	<i>monticolus</i>
<i>major</i>	0,0037				
<i>bokharensis</i>	0,0081	0,0074			
<i>minor</i>	0,0232	0,0257	0,0082		
<i>cinereus</i>	0,0295	0,0287	0,0210	0,0035	
<i>monticolus</i>	0,0583	0,0570	0,0512	0,0571	0,0074

Tamura-Nei Distanzen zwischen Sektoren des *P. major*-Komplexes liegen zwischen 0,021 und 0,029 (Tab. 19). Einzige Ausnahme sind die sehr niedrigen Distanzwerte zwischen Sequenzen der Sektoren *major*- und *bokharensis* (0,008, Tab. 19). Damit liegt die genetische Divergenz zwischen diesen beiden Sektoren etwa auf dem Niveau der Haplotypendivergenz innerhalb jedes der vier Sektoren (0,004 – 0,007, Tab. 19). Die Cyt-b-Sequenzunterschiede zwischen den Schwestergruppen *P. major* und *P. monticolus* liegen bei etwa 0,05, zu allen anderen *Parus*-Spezies sind die genetischen Distanzen deutlich höher (0,07 für *major* vs. *caeruleus*, 0,10 für *major* vs. *montanus*). Die Transversions-Transitions-Rate (ti/tv-ratio) für alle Sequenzpaare weist vier Differenzierungsniveaus für den Datensatz auf (Abb. 53). Für Sequenzpaare innerhalb *P. major* streut die ti/tv-ratio von extrem niedrigen bis zu extrem hohen Werten (ti/tv = 1 bis 17, Abb. 53, cluster 1). Haplotypen innerhalb einer Subspezies unterscheiden sich meist nicht durch Transversionen (ti/tv-ratio ist für diese Fälle nicht definiert), oder nur durch eine Transversion und wenige Transitionen (niedrige ti/tv-ratio, Abb. 53: schwarze Quadrate). Dies gilt ebenso für den Vergleich von *major*- mit *bokharensis*-Haplotypen. Sequenzen von *P. major* und *P. monticolus* unterscheiden sich durch einen deutlich höheren Anteil an Transversionen als Sequenzpaare innerhalb der *P. major*-Gruppe (ti/tv = 7 bis 8, Abb. 53). Von allen anderen *Parus*-Vertretern ist die *major/monticolus*-Gruppe deutlich getrennt (Abb. 53, cluster 3 und 4). Bereits auf intragenerischem Niveau nähert sich die ti/tv-ratio einem Grenzwert an, der auf Außengruppeniveau bei 0,8 erreicht ist (Abb. 53 b). Dies kann ein Hinweis auf „multiple Hits“ sein. Von allen drei Codon-Positionen zeigt nur die dritte im Streudiagramm p-Distanzen gegen TrN-Distanzen (Abb. 54) den Verlauf einer schwachen Sättigungskurve mit Plateau auf Außengruppeniveau. Für die Codon-Positionen 1 und 2 kann Substitutionssättigung ausgeschlossen werden (Abb. 54).

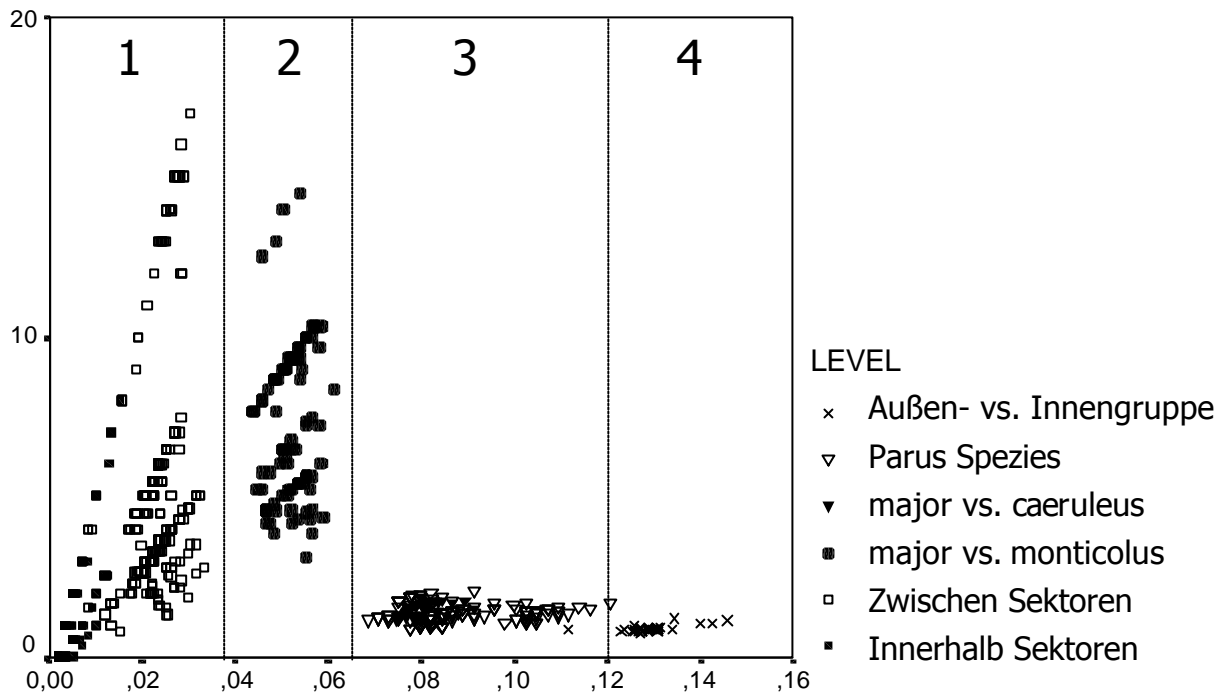


Abb. 53: Genetische Differenzierungsniveaus für *Parus major*. Streudiagramm: ti/tv-ratio (Y-Achse) vs. genetische Distanz (uncorrected, X-Achse); Sequenzpaare: 1 = innerhalb *P. major* (einschließlich *bokharensis*), sowohl zwischen Haplotypen innerhalb eines Sektors als auch zwischen Haplotypen verschiedener Sektoren; 2 = *P. major* vs. *P. monticolus*; 3 = Artenpaare innerhalb *Parus*; 4 = *Parus* gegen Außengruppen.

Das untersuchte Cytochrom-b-Fragment weist für sämtliche Haplotypen von *Parus major* und *P. monticolus* eine konstante Substitutionsrate auf (likelihood ratio test, $p < 0,05$). Die Aufspaltung der beiden Arten liegt nach der Kalibrierung anhand des *Regulus*-Datensatzes (0,016/ My, Kapitel 3.1.1, S. 52) 2,1 Millionen Jahre zurück. Sämtliche Aufspaltungen zwischen Sektoren der Kohlmeise sind jüngeren Datums. Die Aufspaltung der Kohlmeisen in einen östlichen (Sektoren *minor* und *cinereus*) und einen westlichen Subspezies-Block (Sektoren *major* und *bokharensis*) fand vor etwa 1 Millionen während des Pleistozäns statt. Die Trennung des zentralasiatischen *bokharensis*-Sektors vom westlichen *major*- Sektor ist ein relativ rezentes Ereignis, das wenige 100 000 Jahre zurück liegt.

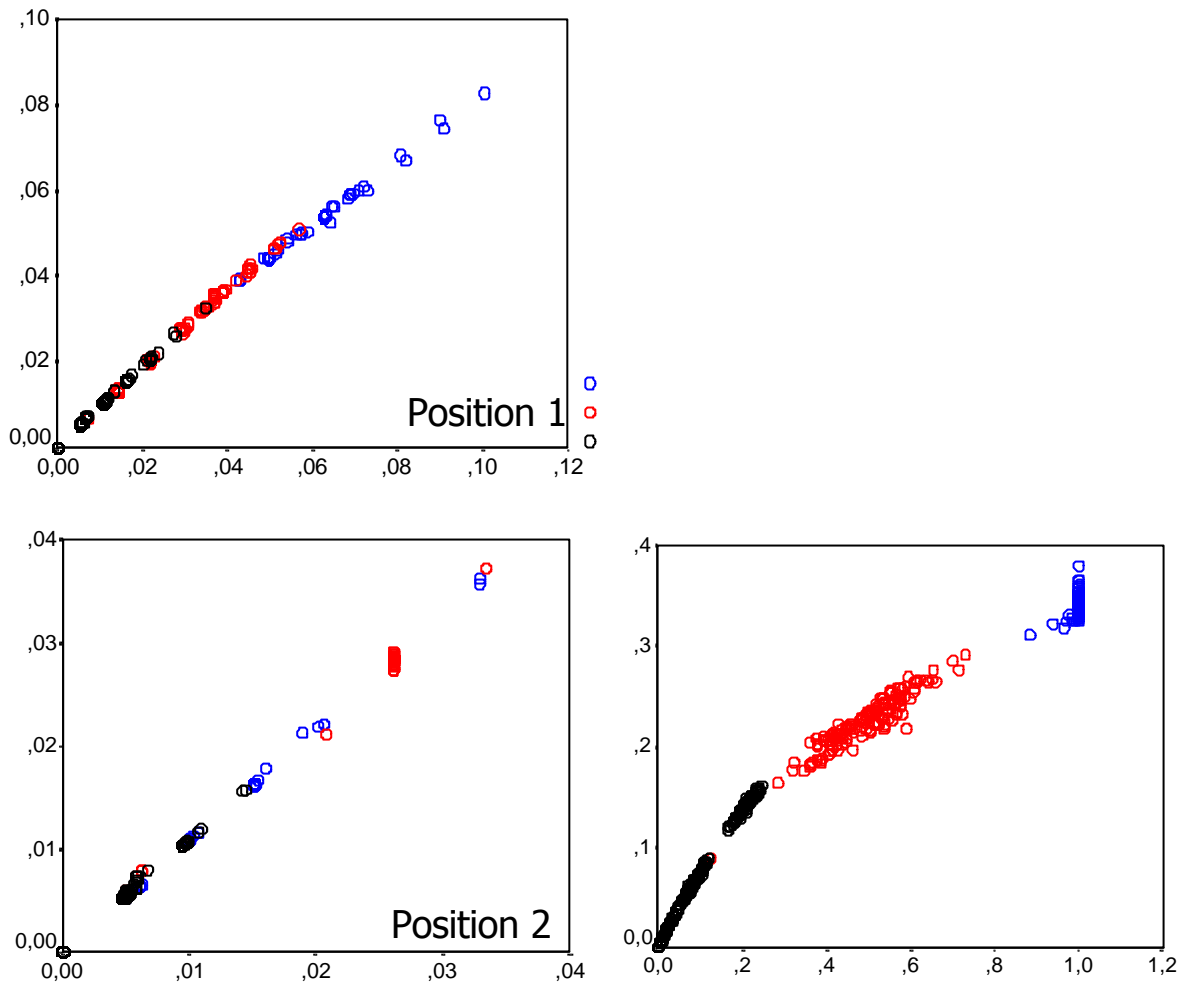


Abb. 54: Verhältnis von Tamura-Nei-korrigierten Distanzwerten (X-Achse) zu unkorrigierten genetischen p-Distanzen (X-Achse) für Sequenzpaare der Gattung *Parus*; taxonomisches Niveau: schwarz = innerhalb *P. major* rot = *P. major* vs. *P. monticolus*, blau = Artenpaare *Parus*.

3.2.2 Bioakustik

3.2.2.1 Frequenz- und Zeitparameter

Die Reviergesänge der Kohlmeisen, *P. major*, zerfallen nach ihren Frequenz- und Zeitparametern in zwei Großgruppen: Einen nord- und zentralpaläarktischen Subspezieskomplex der *major*- und *bokharensis*-Sektoren, und einen ostpaläarktischen und indomalayischen Subspezieskomplex der *minor*- und *cinereus*-Sektoren. Tab. 20 stellt die Mittelwerte für acht Frequenz- und Zeitparameter der *P. major*-Strophe aus neun verschiedenen Untersuchungsgebieten gegenüber.

Tab. 20: Frequenz- und Zeitparameter von Kohlmeisenstrophen aus den vier Sektoren *major*, *minor*, *bokharensis* und *cinereus* und von *monticolus*-Strophen; Mittelwerte für verschiedene Populationen, Parameter: Maximalfrequenz (F_{\max}), Minimalfrequenz (F_{\min}), Frequenzumfang (df), maximaler Elementumfang (df_{\max}), minimaler Elementumfang (df_{\min}), Strophenlänge (t), Länge der Elementgruppe (t_{eg}), Pulsfrequenz Elementtyp 5 ($F_{\text{mod}} = \text{Frequenzmodulationen}/0,1 \text{ s}$)

Taxon	F_{\max}	F_{\min}	df	df_{\max}	df_{\min}	df_1	t	t_{eg}	F_{mod}
<i>P. monticolus</i>	5,2	2,6	2,6	2,7	1,4	1,9	2,09	0,46	2,6
<i>P. major</i>									
<i>bokharensis</i>-Sektor	5,2	2,4	3,3	2,4	1,4	2,4	1,44	0,33	
<i>major</i>-Sektor	6,2	3,1	3,1	1,8	0,8	-	2,79	0,36	13,9
Europa	6,1	3,1	3,1	1,6	0,6	-	2,73	0,36	13,8
Kirgisien	6,3	3,0	3,3	2,3	1,3	4,4	2,9	0,35	
Amur	7,0	3,2	3,8	2,5	1,0	-	1,8	0,38	16,5
<i>minor</i>-Sektor	7,4	2,7	4,7	3,4	2,1	3,4	1,78	0,39	3,8
Amur	7,5	3,0	4,5	2,1	1,2	-	3,2	0,29	4,4
Japan	7,9	3,2	4,7	3,0	1,5	-	1,65	0,43	4,6
China	7,6	2,6	4,9	3,8	2,5	3,6	1,80	0,34	2,6
Thailand	6,5	2,3	4,3	3,2	2,1	3,2	1,92	0,42	4,7
<i>cinereus</i>-Sektor	7,4	2,6	4,8	3,3	2,1	-	2,20	0,56	
<i>P.m.major</i> x <i>minor</i> (Amur)	7,2	3,0	4,1	2,4	0,9	-	1,97	0,42	12,7

Die Gesänge der O- und SO-asiatischen Populationen (Sektoren *minor* und *cinereus*) zeichnen sich durch hohe Maximalfrequenzen von 6,5 bis 7,9 kHz und dementsprechend höheren Frequenzumfang bis zu 4,9 kHz aus (Abb. 55). Frequenzmodulierte Elementtypen weisen nur wenige Modulationen pro Zeiteinheit auf (2,6 - 4,7 Impulse pro 0,1 s). Die einzelnen Elementtypen, sowohl das breitest- als auch das schmalstbandige Element der Strophe, haben einen relativ großen Frequenzumfang (1,9 – 3,8 kHz, Abb. 55). Diesem O/SO-asiatischen Komplex stehen die nord- und zentralpaläarktischen Sektoren *major* und *bokharensis* gegenüber. Deren Strophen liegen deutlich niedriger im Frequenzspektrum mit Maximalfrequenzen zwischen 5,5 und 6,3 kHz (Abb. 55). Der Frequenzumfang sowohl der Gesamtstrophe (3,1 – 3,2 kHz) als auch einzelner Elementtypen ist geringer (0,6 – 2,8 kHz) als bei der *minor/ cinereus*-Gruppe (Abb. 55). Die Rate der Frequenzmodulationen ist bei einzelnen Elementen deutlich höher (13,9 – 16,5 Impulse pro 0,1 s). Im Sympatriegebiet der Sektoren *bokharensis* und *major* in Kirgisien wurden solche frequenzmodulierten Elemente

nicht gefunden. Die Unterschiede zwischen den O/SO-stasiatischen und den N/C-paläarktischen Sektoren (Werte für beide Gruppen gepoolt) sind für alle Frequenzparameter signifikant bis hochsignifikant (Man Whitney-U-Test, $p < 0,001$, außer F_{\min} , $p < 0,05$). In der Strophenlänge unterscheiden sich die beiden Gruppen nicht, die Vertreter der Sektoren *minor* und *cinereus* verwenden jedoch durchschnittlich längere Elementgruppen (t_{eg} , Man Whitney-U-Test, $p < 0,05$).

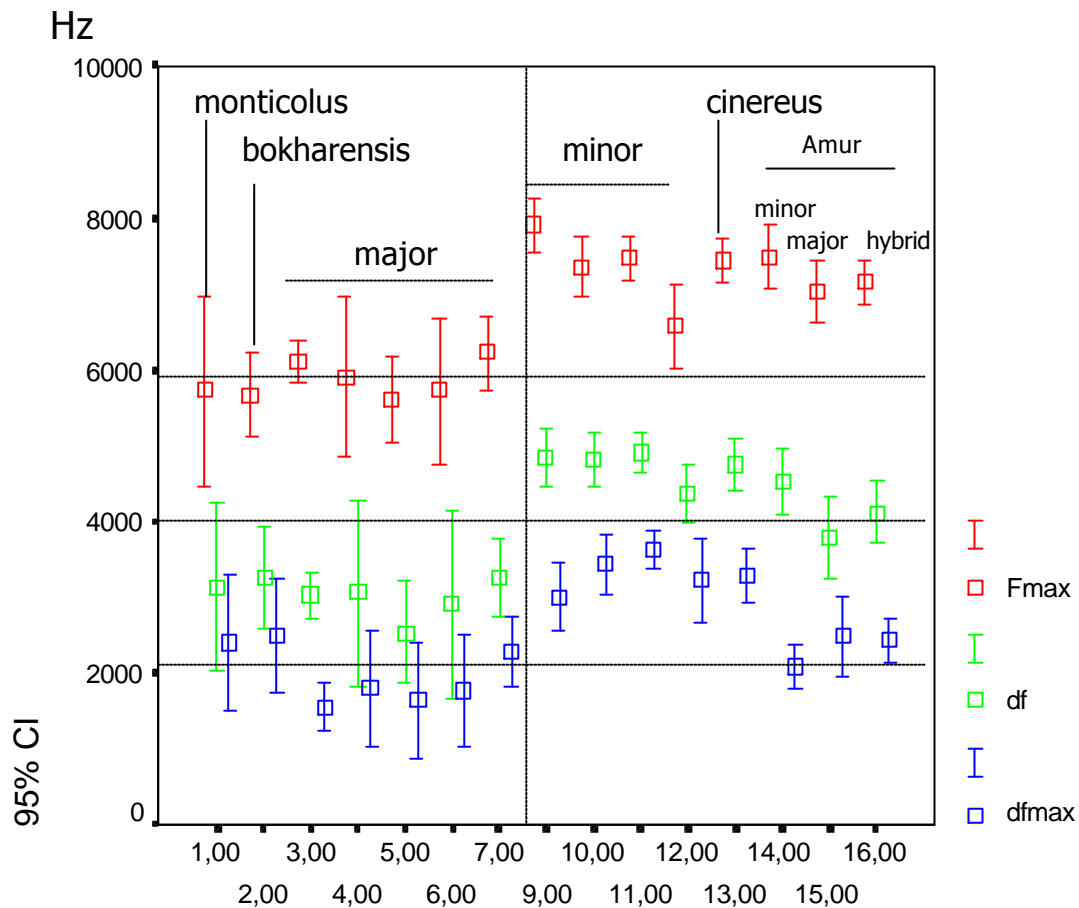


Abb. 55: Akustische Differenzierung zwischen Sektoren der Kohlmeise, *Parus major*, und *Parus monticolus* anhand der Strophenparameter „Maximalfrequenz“ F_{\max} , „Frequenzumfang“ df und „maximaler Frequenzumfang Element“ df_{\max} ; Fehlerbalken: 95% CI, Y-Achse: Frequenz in Hz, X-Achse: Populationen, 1 = *P. monticolus*, 2 = *P. bokharensis*, 3-7 = *major*-Sektor: 3 = W Europa, 4 = S Europa/ Afrika, 5 = Kaukasus/ Iran, 6 = Kirgisien, 7 = W Russland, 9-12 *minor*-Sektor, 9 = Japan, 10 = O Sibirien, 11 = China, 12 = Thailand, 13 = *cinereus*-Sektor, Nepal, 14-16 = Mittlerer Amur.

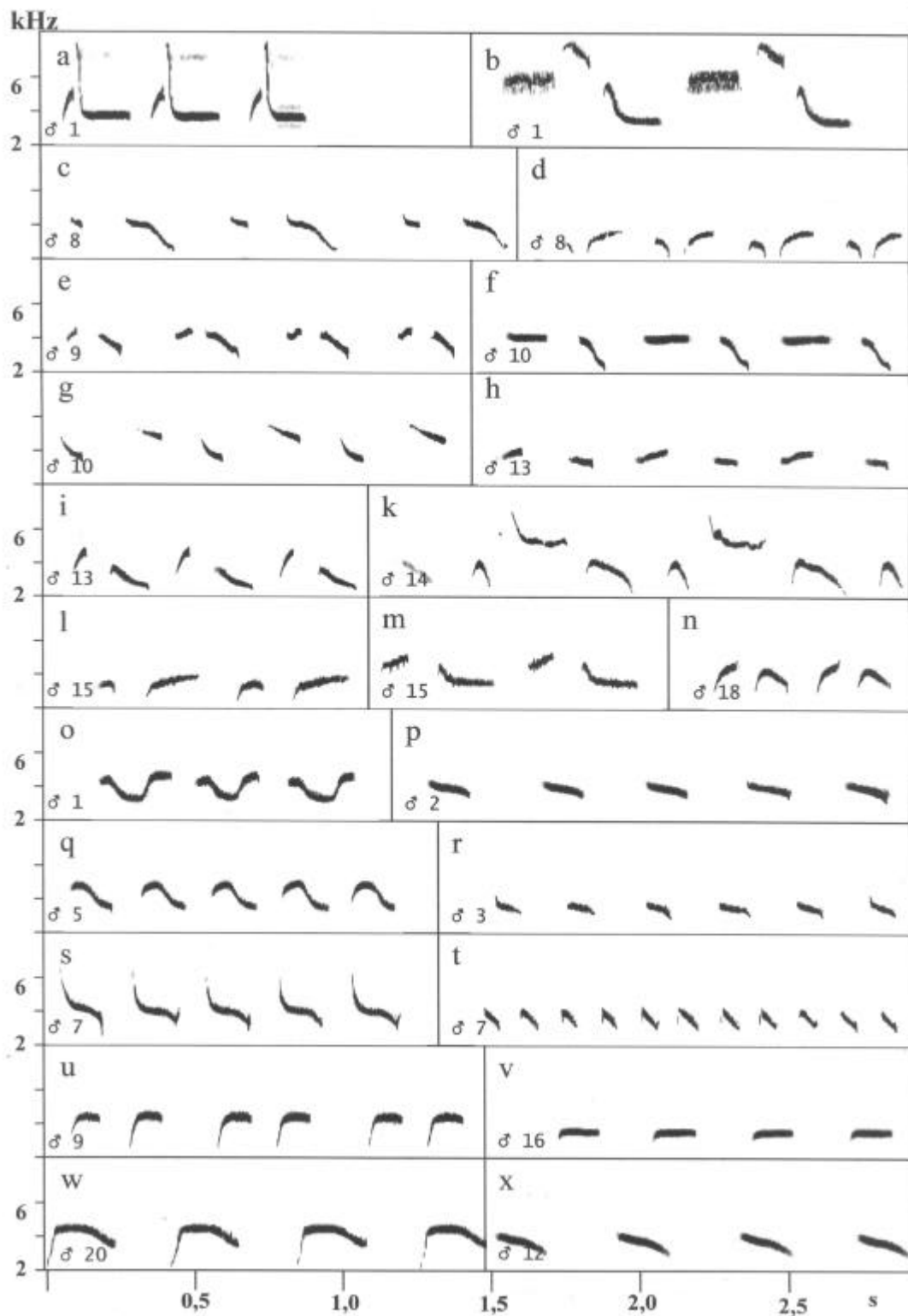


Abb. 56: Reviergesang von *Parus monticolus*, China, Nepal. a, b), o) China, Taibai Shan, J.M. 7. 5. 2000; q), s), t) China, Omei Shan, J.M. r) China, Qingchon Shan, J.M. 12. 5. 2000; w) Nepal, Tumlingtar, J.M. 2001; Nepal, J.Martens 1988: c – e), s) – u) Mai Pokhai, 9. – 10. 4. 1988; f), g) Gitany Khola, 13. 4. 1988; h), i) Worchy Paß, 21. 4. 1988; h) - k) Yanputhin, 27. – 30. 4. 1988; l) - n), v) Onje Karha; w) Chichela, 19. 6. 1988; x) Worchy Paß, 21. 4. 1988.

Im Vergleich mit allen Formen der *P. major*-Gruppe liegen die Gesänge von *P. monticolus* (Abb. 56) im Frequenzspektrum bei tieferen Maximalfrequenzen von 5,2 kHz und einem besonders engen Frequenzumfang von nur 2,6 kHz (Tab. 20). Einen Großteil der schmalbandig-niederfrequenten Strophen machen einfache Triller aus (Abb. 56 o-x).

Die Unterschiede zwischen *P. monticolus* und der Sektoren *major* und *bokharensis* sind in sieben Strophenparametern signifikant (Man Whitney-U-Test, $p < 0,001$ für F_{\max} und F_{mod} , $p < 0,05$ für F_{\min} , df , t_{eg} und df_{\min}). Trotz dieser signifikanten Differenzierung ist der Gesang von *P. monticolus* durch seine tiefen Frequenzen und seinen niedrigen Frequenzumfang dem Gesang der Kohlmeisen aus dem *major/ bokharensis*-Sektor ähnlicher als dem der Kohlmeisen des *minor/ cinereus*-Sektors. Von letzteren unterscheidet sich *P. monticolus* jedoch nur in vier Gesangsparametern signifikant (Man Whitney-U-Test, $p < 0,001$ für F_{\max} und df , $p < 0,05$ für F_{mod} und df_1).

3.2.2.2 Element repertoire

Die beiden Großgruppen der Kohlmeisen W/ C-Paläarktis vs. Ostpaläarktis/ Indomalayische Region) unterscheiden sich neben den Gesangsparametern auch im Elementrepertoire. Abb. 57 zeigt die Verteilung diagnostischer Elementtypen in den untersuchten Populationen der *P. major*-Gruppe. Die Subspezies der Sektoren *minor* und *bokharensis* bauen ihren Gesang überwiegend aus reintonigen Pfiffen auf (Typen 1, 2 und 4, Abb. 57), die z.T. schwach ansteigen bzw. abfallen können, und nur geringfügig frequenzmoduliert sind. Kurze Hakenelemente gehören ebenso dazu (Typ 3, Abb. 57). In der Elementzusammensetzung ähneln die Gesänge der *major* und *bokharensis*-Sektoren denen von *P. monticolus* (Abb. 57; vgl. Abb. 56). In Gesängen der *minor*- und *cinereus*-Sektoren tauchen diese reintonigen Elemente nur selten auf. Hier dominieren stark frequenzmodulierte Elemente mit mindestens zwei Frequenzmaxima, gedehnte, nach unten offene Haken (Typ 6), v-förmige Elemente (Typ 7) oder hochfrequente, mehrfach modulierte Elemente mit oder ohne Aufstrich (Typ 10 bzw. 11, vgl. Abb. 57).

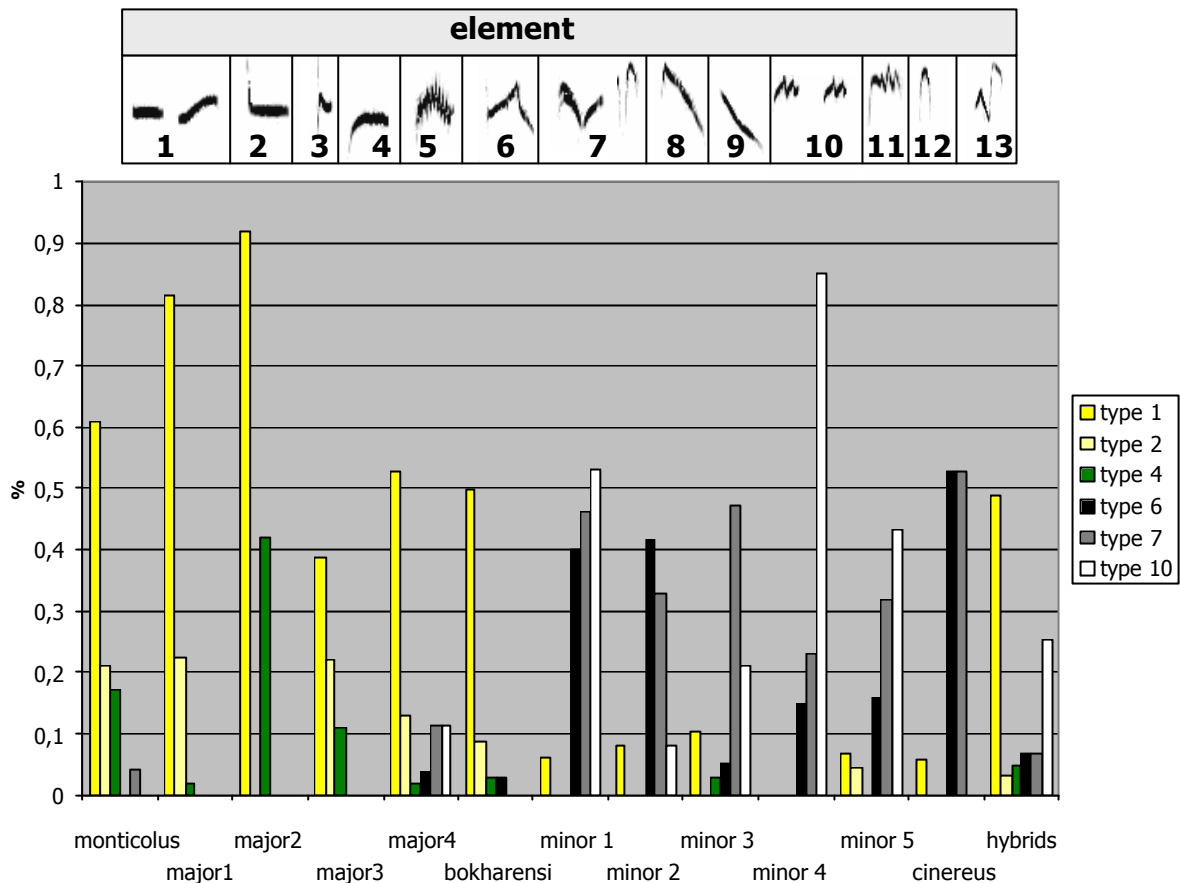


Abb. 57: Elementtypen von *P. major* und *P. monticolus*, sonagraphisches Bild oberhalb des Diagramms; Säulendiagramm: Vorkommen von sechs diagnostischen Elementtypen (gelb-grün: *major*-typisch, schwarz-weiß: *minor*-typisch) in verschiedenen Populationen von *P. major*: *major 1* = W-Europa, *major 2* = W-Sibirien, *major 3* = Kirgisien, Kazachstan, *major 4* = Mittlerer Amur, *minor 1* = Japan/ Hokkaido, *minor 2* = China (Shaanxi, Sichuan, Qinghai), *minor 3* = N-Thailand, *minor 4* = O-Sibirien, *minor 5* = Mittlerer Amur, hybrids = Hybriden, Mittlerer Amur.

3.2.2.3 Strophensyntax

Die Strophensyntax in allen *P. major*-Sektoren ist recht einheitlich und entspricht dem typischen Meisenschema: zwei bis drei unterschiedliche Elemente bilden eine Gruppe, diese wird zu einer Strophe gereiht. Die am weitesten verbreitete und in fast allen Populationen häufigste Syntax sind Zweier-Elementgruppen. Einen auffallend hohen Anteil an Silben mit drei oder mehr Elementen weisen nur die *major*-Population aus W Russland sowie die *cinereus*-Gruppe auf (74% aller Strophen der *cinereus*-Gruppe mit drei oder vier Elementen, vgl. Abb. 58). Phrasierte Strophen aus einem einzigen gereihten Element sind nur im Gesang von *P. monticolus* und im *bokharensis*-Sektor häufig. Die Repertoirs beider Taxa bestehen zu je 50% aus phrasierten Strophen und zu 50% aus Strophen mit Zweier-Elementgruppen (Abb. 58).

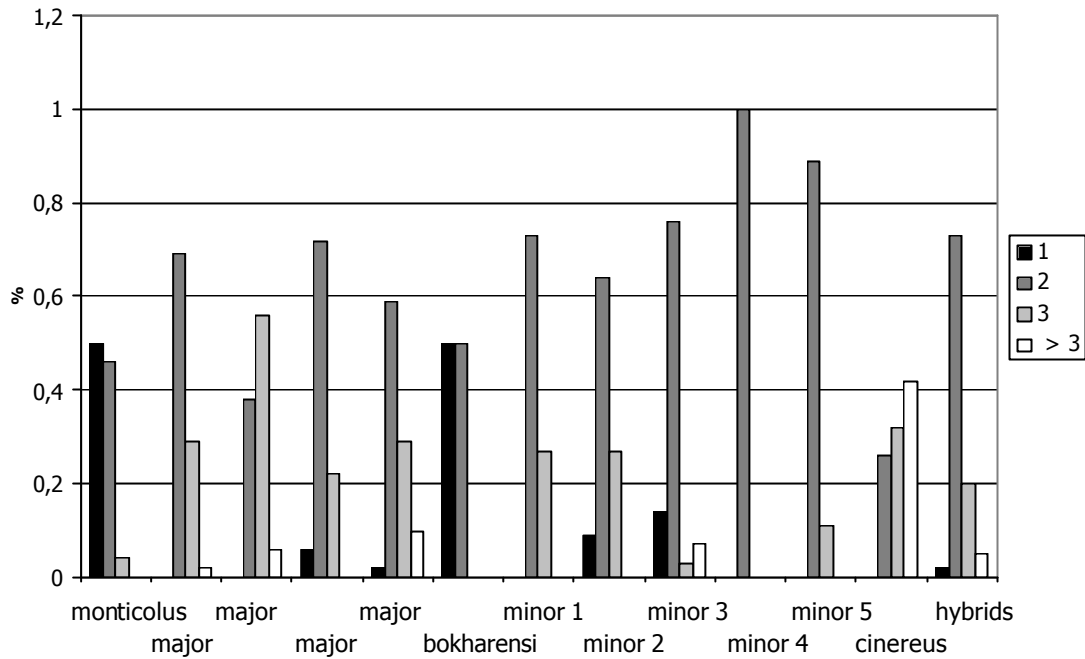


Abb. 58: Syntaxformen der Gesänge von *P. major* und *P. monticolus*, unterteilt nach Anzahl der Elemente in repetitiven Einheiten (= Elementgruppen der Strophen, 1 bis > 3 Elemente); Populationen: *major* 1 = W-Europa, *major* 2 = W-Sibirien, *major* 3 = Kirgisien, Kazachstan, *major* 4 = Mittlerer Amur, *minor* 1 = Japan/ Hokkaido, *minor* 2 = China (Shaanxi, Sichuan, Qinghai), *minor* 3 = N-Thailand, *minor* 4 = O-Sibirien, *minor* 5 = Mittlerer Amur, hybrids = Hybriden, Mittlerer Amur.

3.2.2.4 Vergleich der Sektoren

Frequenz- und Zeitparameter der Gesangsstrophe weisen zwei homogene, akustisch definierbare Subspezieskomplexe von *P. major* aus. In sich zeigen beide Komplexe jedoch zwischen manchen Populationen subtile akustische Differenzierung. Beispielsweise sind die Frequenzunterschiede der Strophen fast aller ostasiatischen Populationen (auch innerhalb des *minor*-Sektors) signifikant.

3.2.2.4.1 Sektoren *minor* und *cinereus*

Alle Kohlmeisen des *minor*-Sektors haben breitbandige Gesangsstrophen mit stark frequenzmodulierten Elementen. Selbst in geographisch weit getrennten Populationen können mitunter sogar gleiche Strophen typen gefunden werden (vgl. Abb. 59 b und t).

P. m. nubicolus in Thailand (Abb. 59 o-x) hat innerhalb des *minor*-Komplexes die signifikant niedrigste Maximal- und Minimalfrequenz (Mann Whitney-U-Test, $p < 0,05$, Abb. 57: *minor* 12). Von chinesischen Kohlmeisen des *minor*-Komplexes (Prov. Shaanxi, Sichuan, Yunnan,

Qinghai, Abb. 60) unterscheidet sie sich außerdem signifikant in den Parametern df und t_{eg} (U-Test, $p < 0,05$), von *P. m. nipalensis* (cinereus-Sektor) nur in der Länge der Elementgruppen, t_{eg} (U-Test, $p < 0,05$).



Abb. 59: Reviergesang von Kohlmeisen des *minor*-Sektors, Japan/ Thailand. a) – n) *Parus major minor*, Japan, Hokkaido, Sapporo, M.P. Juni 1996; o) – x) *Parus major nubicolus*, Thailand, Chaing Mai, Mae Hong Song Prov., J.M. 1998;

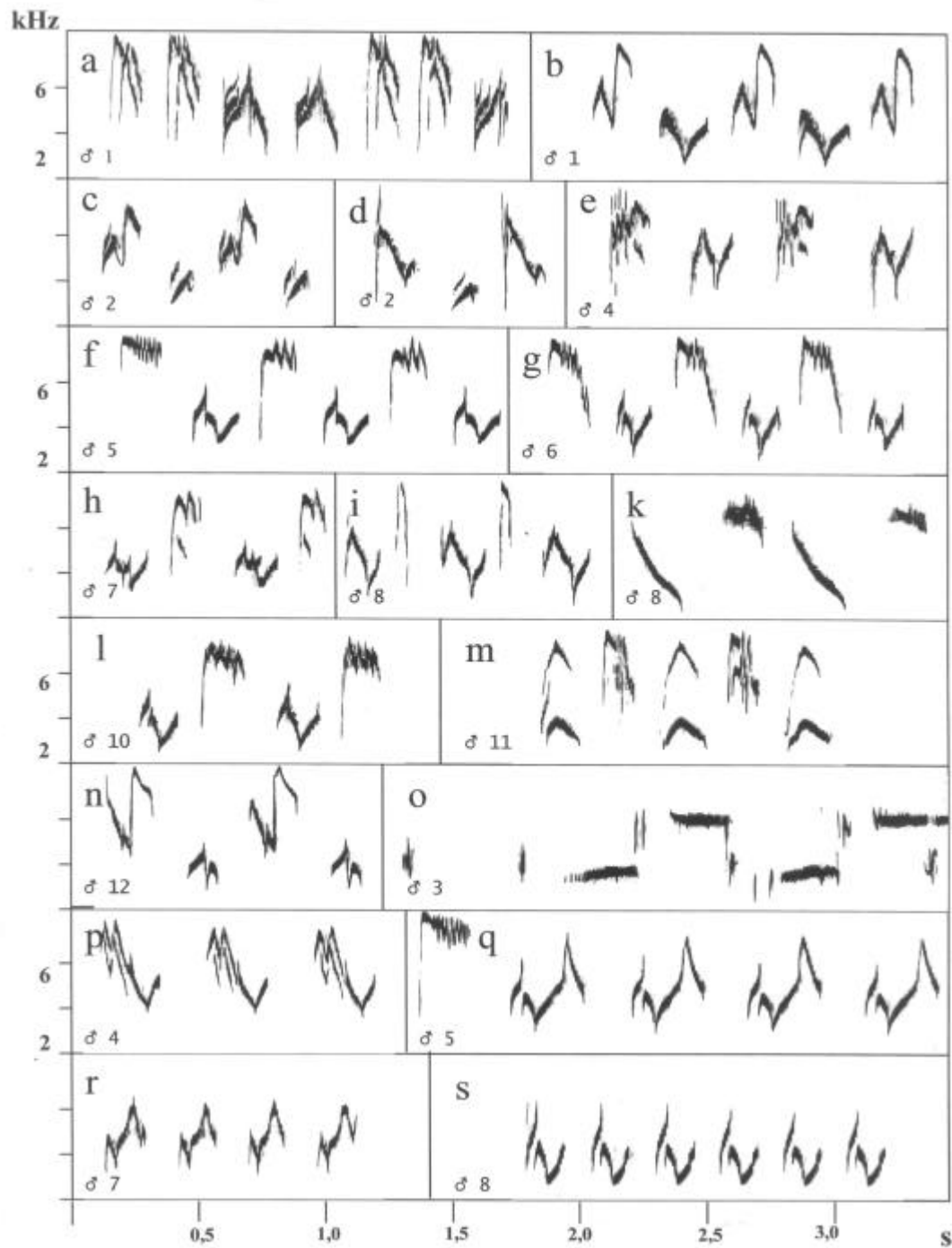


Abb. 60: Reviergesang von Kohlmeisen des *minor*-Sektors, China (alle J. Martens 1996 – 2000). a), b) Shaanxi, Ning Qiang (ssp. *wladiwostokensis*), J.M. 10. 5. 2000; c), d) o) Sichuan, Chengdu (ssp. *subtibetanus*), J.M. 18. 5. 2000; e), p) Sichuan, Luo Cheng (ssp. *subtibetanus*), J.M. 27. 5. 2000; f- m), q-s) Qinghai, Bei Shan (ssp. *tibetanus*), 1996; n) Qinghai, Khumbum (ssp. *tibetanus*), 22. 6. 1996.



Abb. 61: Reviergesang von Kohlmeisen des *cinereus*-Sektors: a) – o) *Parus major nipalensis*: a) – c) Nepal, J.M. 1988; d) – o) Nepal, Tumlingtar, J.M. 2001; p) – q) *Parus major cashmirensis*, Kashmir, Tangmarg, J.M. 1976; r) *Parus major cinereus*, Indonesien, Java, CD “Birds of Tropical Asia”; s) – u) *Parus major nipalensis*, Nepal, Kathmandu-Tal, J.M. 1973.

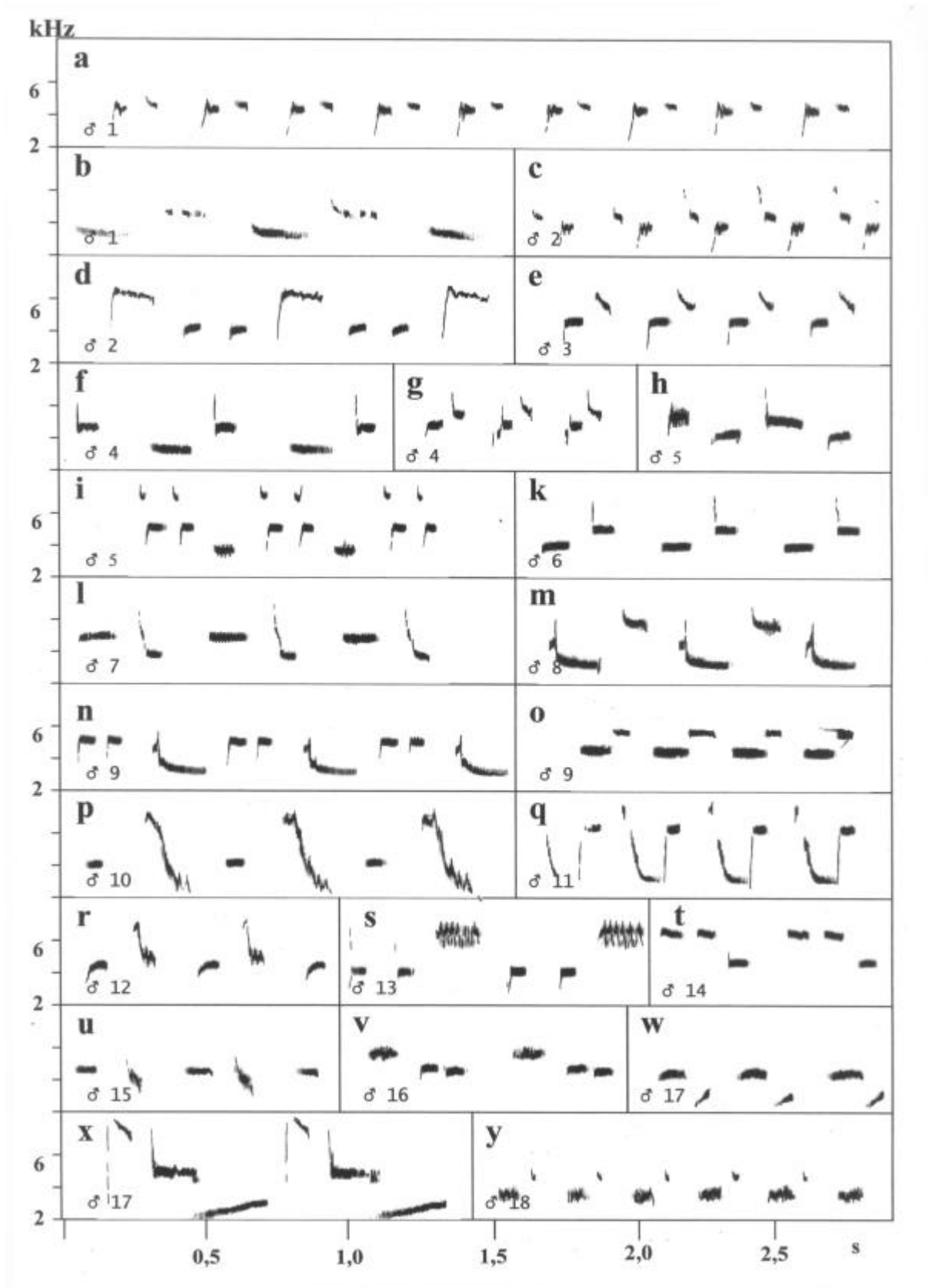


Abb. 62: Reviergesänge von Kohlmeisen des *major*-Sektors, Europa; a) – v) *Parus major major*: a) - d) Deutschland, Federsee; e) Deutschland, Niederelbe; f), g) Deutschland, Bergen; h) - k) Österreich, Marchegg; l - o) Tschechische Republik, Böhmen; p) – s) Frankreich, Cévennen; t - v) Spanien, Gibraltar; w) – y) *Parus major excelsus*, Nord-Afrika, Marokko; Aufnahmen: a)-s) J. Martens; t)-v) G. Thielcke; w)-y) S. Eck.

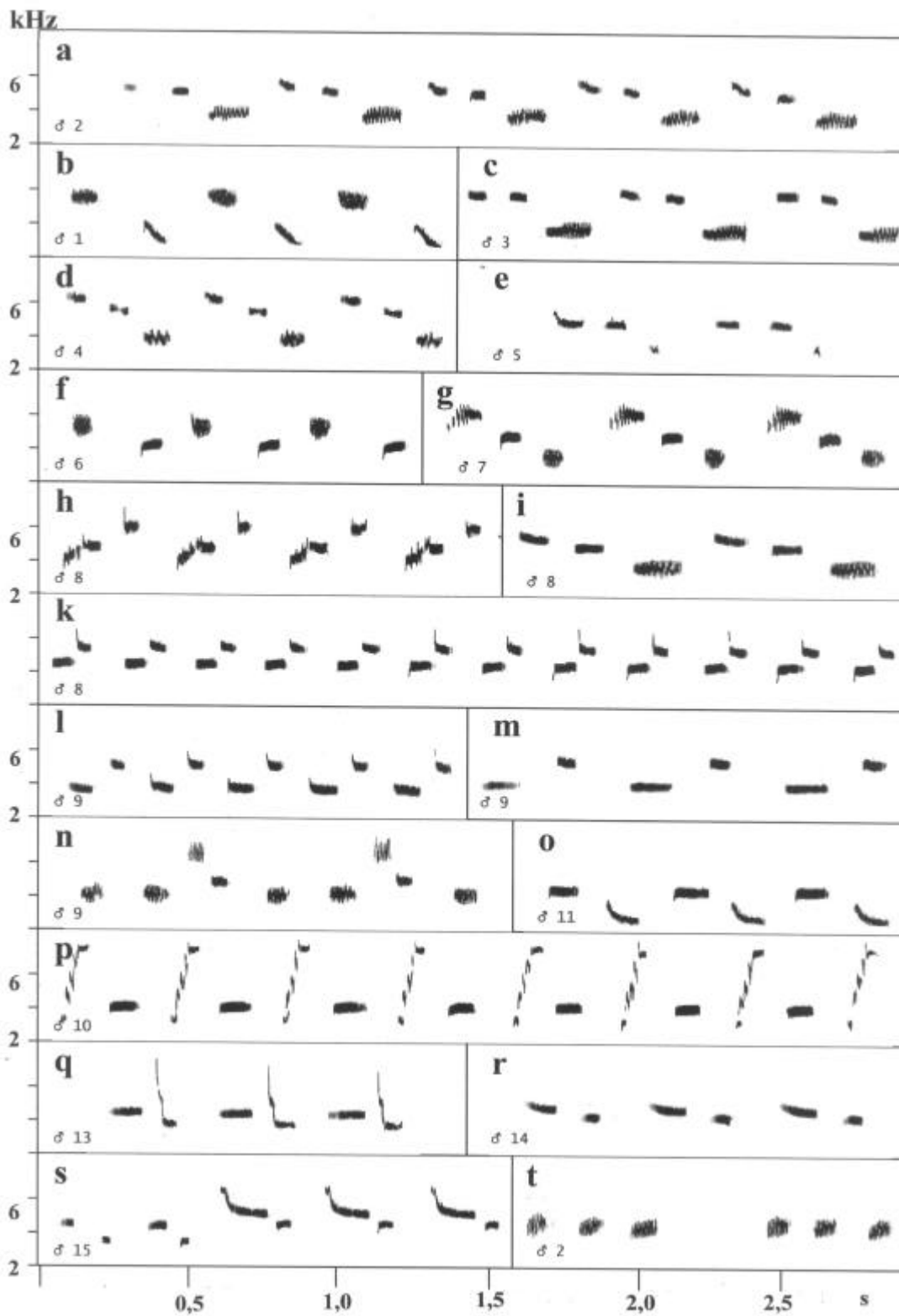


Abb. 63: Reviergesang von *Parus major major*, Deutschland. a) – n), p) Mainz-Gonsenheim, M.P. 2002; o), q) – t) Neustadt/ Weinstr., M.P. 2002.

Sogar ähnliche Strophentypen kommen in den Populationen von Thailand und Nepal vor (Abb. 59 u und Abb. 61 e, g). Die signifikant höchste Maximal- und Minimalfrequenz weisen Gesänge von *P. m. minor* aus Japan auf (Abb. 55, *minor* 9, Abb. 59 a-n, Mann Whitney-U-Test, $p < 0,05$, kein Unterschied in F_{\max} gegen ssp. *tibetanus*, *subtibetanus*, *wladiwostokensis*/China, alle Populationen gepoolt). Von Gesängen chinesischer *minor*-Kohlmeisen unterscheiden sich japanische *minor*-Gesänge zudem signifikant in den Parametern df_{\max} , df_{\min} und t_{eg} (U-Test, $p < 0,05$), von der *cinereus*-Gruppe in beiden Zeitparametern t und t_{eg} (U-Test, $p < 0,05$).

Sehr ähnlich sind sich hingegen die Strophen aller Männ. des *cinereus*-Sektors und des *minor*-Sektors aus China. Signifikante Unterschiede bestehen zwischen ihnen zwar in beiden Zeitparametern (Mann Whitney-U-Test, $p < 0,05$), jedoch in keinem der Frequenzparameter. Auffällig häufig sind Strophentypen mit langen Elementgruppen aus drei und mehr Elementen im *cinereus*-Sektor (Abb. 58, Abb. 61 a, b, d-k, m, o, p, s, t).

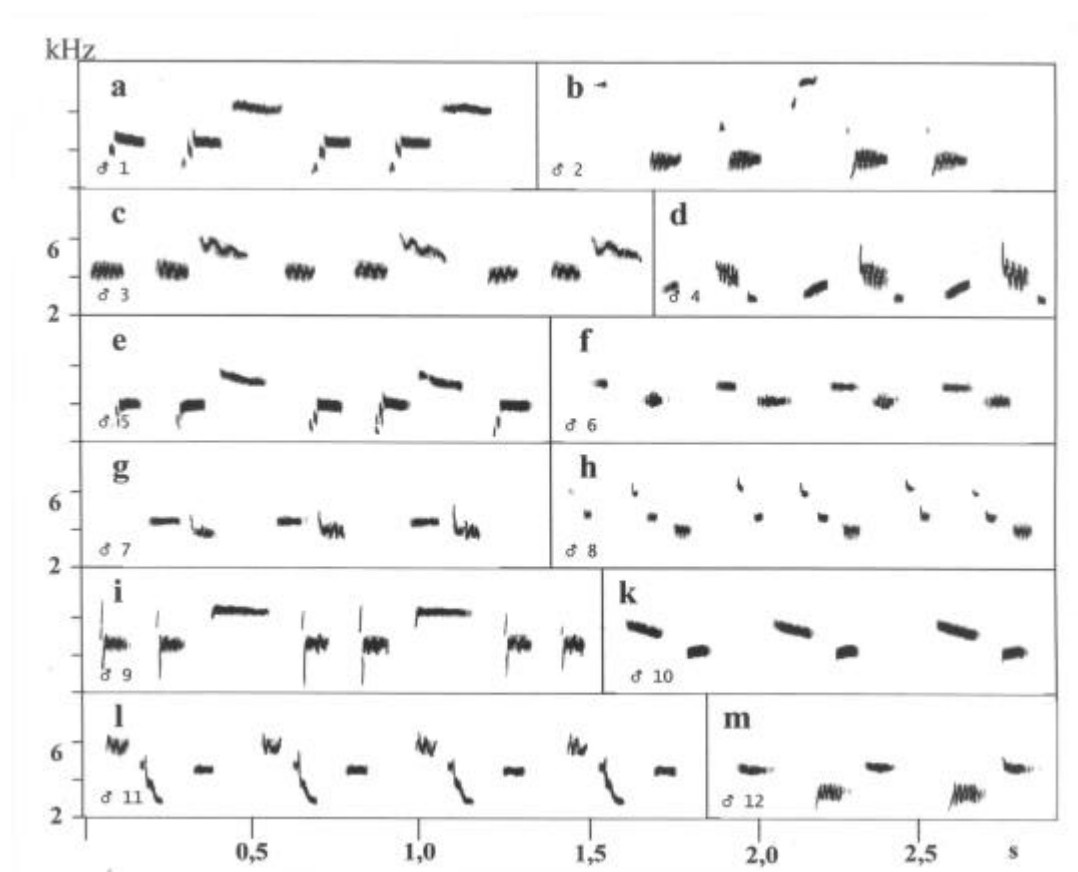


Abb. 64: Reviergesang von *Parus major major*, Russland, Iran. a) – e) Russland, Novosibirsk, J.M. 1986; f), g) Russland, Moskau/ Uskoje, J.M. 19. 6. 1991; h), i) Dagestan, Kaukasus, Kislovodsk, J.M.24., 27. 6. 1991; k) – m) *Parus major blanfordi*, Iran, Masandaran, Elbursgebirge, J.M. 24., 26. 5. 1978.

3.2.2.4.2 Sektoren *major* und *bokharensis*

Innerhalb des gesamten *major*-Sektors sind Kohlmeisengesänge in ihren Strophenparametern extrem homogen (Abb. 62 - 64). In Westeuropa verwendet *P. m. major* lediglich signifikant schmalbandigere Elementtypen als *major*-Kohlmeisen aus Kirgisien (Tab. 20; Unterschied in df_{\max} und df_{\min} , U-Test $p < 0,05$). Gesänge in den Sektoren *bokharensis* und *major* unterscheiden sich in 5 von 8 Parametern signifikant. Die Strophen von *bokharensis* sind signifikant tiefer (f_{\max} , f_{\min} , U-Test, $p < 0,05$), kürzer (U-Test, $p < 0,05$) und weisen Elemente mit höheren Frequenzumfang auf (df_{\max} , df_{\min} , U-Test, $p < 0,05$).

3.2.2.4.3 Sympatriegebiete

Kontaktzone der Sektoren *major* und *bokharensis*, Kirgisien und Kazachstan

In dem gemeinsamen Areal der Sektoren *major* und *bokharensis* in Kirgisien und Kazachstan lassen sich zwei Strophentypen abgrenzen, die syntaktisch verschieden sind: Strophen mit zwei bis drei alternierenden Elementen einerseits und phrasierte Klapperstrophen andererseits. Letztere sind häufig im Repertoire von *bokharensis* (Abb. 65 n-t, v), aber nur ein einziges von 12 *major* Män. sang dort einen Klapperstrophentyp (Abb. 66 o). Im gesamten übrigen *major*-Sektor wurden solche phrasierten Strophen hingegen nie gefunden. Die typischen gruppierten Kohlmeisenstrophen von *major* und *bokharensis* unterscheiden sich im Kontaktgebiet kaum, z.T. finden sich sogar identische Strophentypen (Abb. 66 g und Abb. 65 w, sowie Abb. 66 e und Abb. 65 k). Strophen von *major*-Meisen enthalten häufig frequenzmodulierte Elemente (Typ 5, Abb. 66 a, b, c, h, k, l, m), bei *bokharensis*-Meisen wurde nur ein solcher Strophentyp gefunden (Abb. 65 d). Die Elementgruppen im *bokharensis*-Sektor setzten sich zudem ausschließlich aus zwei Elementen zusammen, Meisen des *major*-Sektors beherrschen auch Strophentypen mit drei oder mehr Elementen pro Gruppe (Abb. 66 c, h, k; vgl. Abb. 58). Außerdem wurde bei zwei *bokharensis* Männ. von *P. bokharensis* je ein Strophentyp mit aberrantem Frequenzverlauf gefunden: Ein Strophentyp von Män. 17 fällt in der Frequenz schwach ab (Abb. 65 w), ein anderer von Män. 19 steigt deutlich an (Abb. 65 u). Die Stimmen der *major*-Meisen sind im Kontaktgebiet signifikant höher als die der *bokharensis*-Meisen (F_{\max} , F_{\min} , U-Test, $p < 0,05$). In allen anderen sechs Parametern unterscheiden sich die beiden Taxa im Kontaktgebiet nicht.

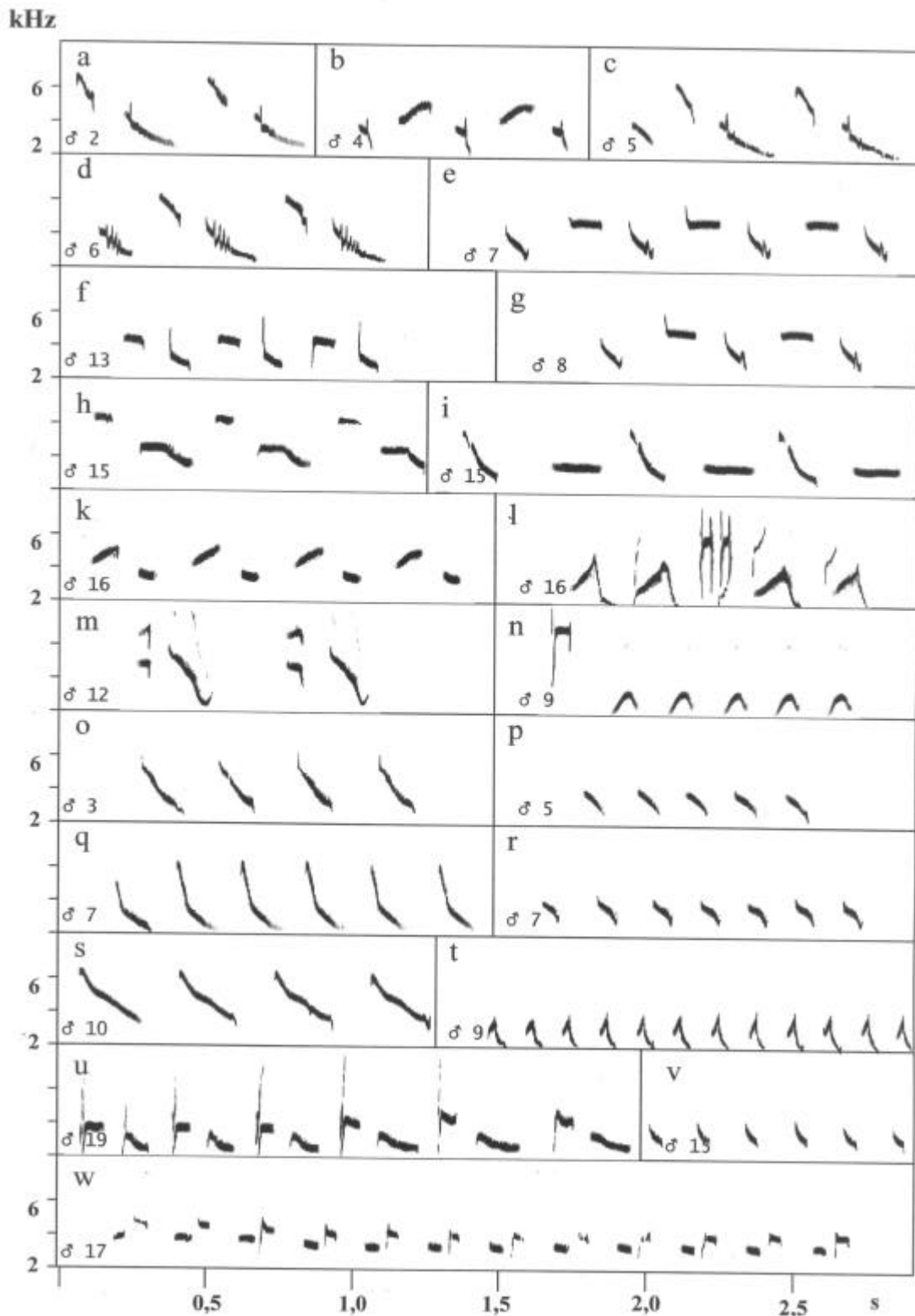


Abb. 65: Reviergesang von Kohlmeisen des *bokharensis*-Sektors, Kirgisien, Kasachstan. a) – d), o) p) Yarodar Ferganskij Alatau (*ssp. ferghanensis*); e), g), n) q) – t) Elterek, SW Alash (*ssp. ferghanensis*); f), m) Sari-Tshelek, Nationalpark, bei Arkit (*ssp. ferghanensis*); h) – l), u) – w) Tscharyn-Tal, W Tschundscha (*ssp. iliensis*); alle Aufnahmen J.M. 1993.

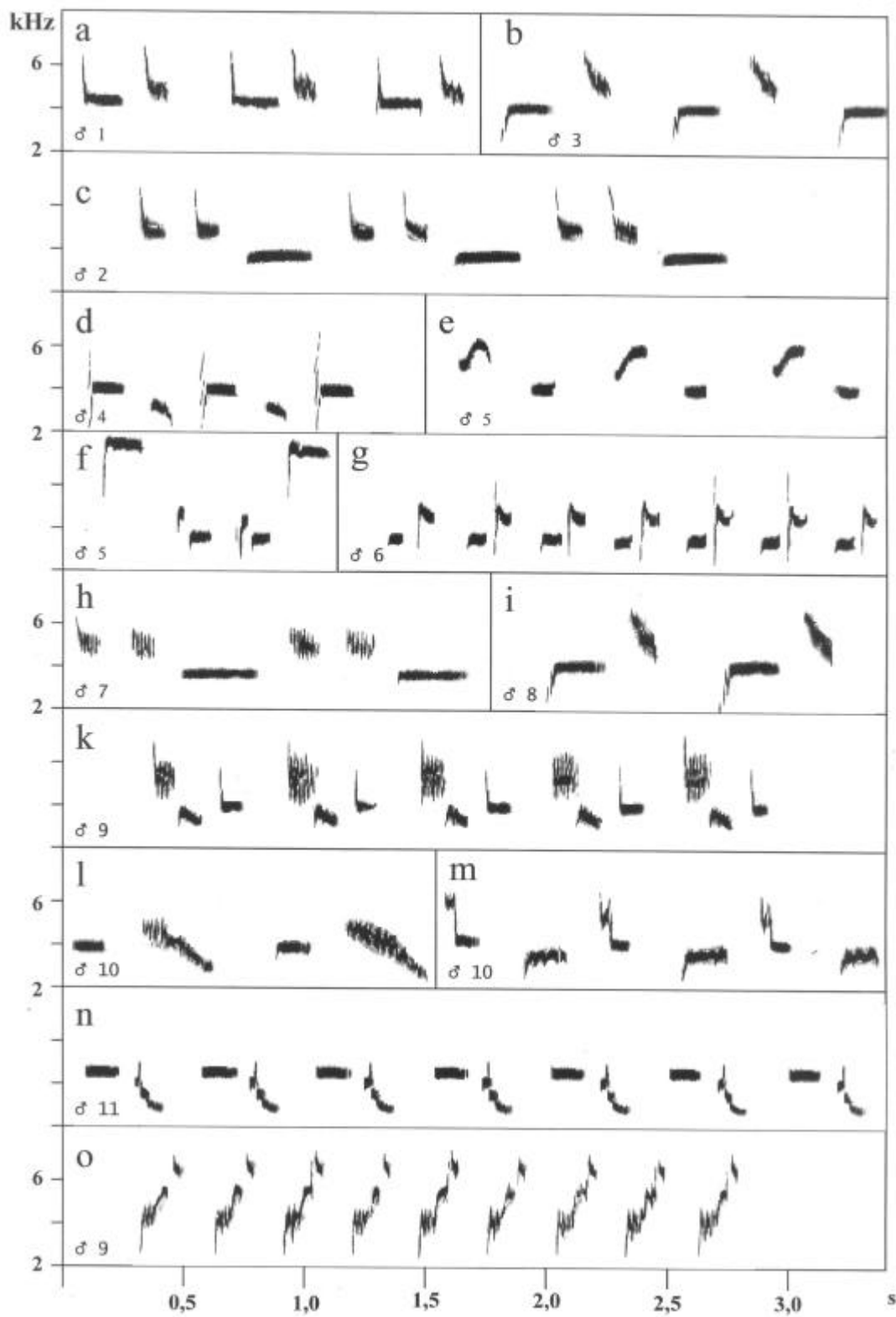


Abb. 66: Reviergesang von Kohlmeisen des *major*-Sektors (*ssp. major*), Kirgisien, Kontaktzone. a) – i) Tscharyn-Tal, W Tschundscha, J.M. 11. – 14. 6. 1993; k) – o) SO-Kazachstan, Issyk-Kul-Becken, Forststation bei Achsu, J.M. 17. – 19. 6. 1993.

Hybridgebiet der Sektoren *major* und *minor*, Mittlerer Amur

In der Kontaktzone am Mittleren Amur können im Feld neben phänotypisch reinen *minor*- (weißer Bauch) und reinen *major*-Individuen (tief gelber Bauch) auch Hybriden (alle Mischfärbungen) bestimmt werden. Nur wenige 100 km östlich der Kontaktzone kommen im Ussuri-Tal (Karte: Abb. 5) ausschließlich phänotypische *minor*-Meisen (ssp. *wladiwostokensis*) mit reinem *minor*-Gesang vor (Abb. 67). Die Gesänge von phänotypisch reinen *minor*-Männ. aus dem Hybridgebiet, Mittlerer Amur (Abb. 68), unterscheiden sich nicht von denen ostsibirischer *minor*-Meisen (ssp. *wladiwostokensis*) noch von denen aus anderen Gebieten des *minor*-Sektors. Lediglich ein *minor*-Män. im Untersuchungsgebiet sang zusätzlich zu zwei *minor*-Strophentypen einen reinen *major*-Typ (Abb. 68 a-c, o). Dagegen besitzen die meisten *major*-Männchen im Hybridgebiet Mischrepertoirs aus typischen *major*-Strophen (Abb. 69 a-g) und *minor*-Strophen (Abb. 69 h-q). Auch Hybrid-Männ. besitzen diese Mischrepertoirs (Abb. 70). Für jeden der drei Phänotypen können die Gesänge auch anhand ihrer Strophenparameter beschrieben werden. Während sich Gesänge von allopatrischen *major*- und *minor*-Männchen in allen 8 untersuchten Parametern signifikant unterscheiden, lassen sich in der Kontaktzone zwischen sympatrischen Individuen beider Subspezies nur noch in beiden Zeitparametern signifikante Unterschiede feststellen (t , t_{eg} , U-Test, $p < 0,05$; vgl. Tab. 20).

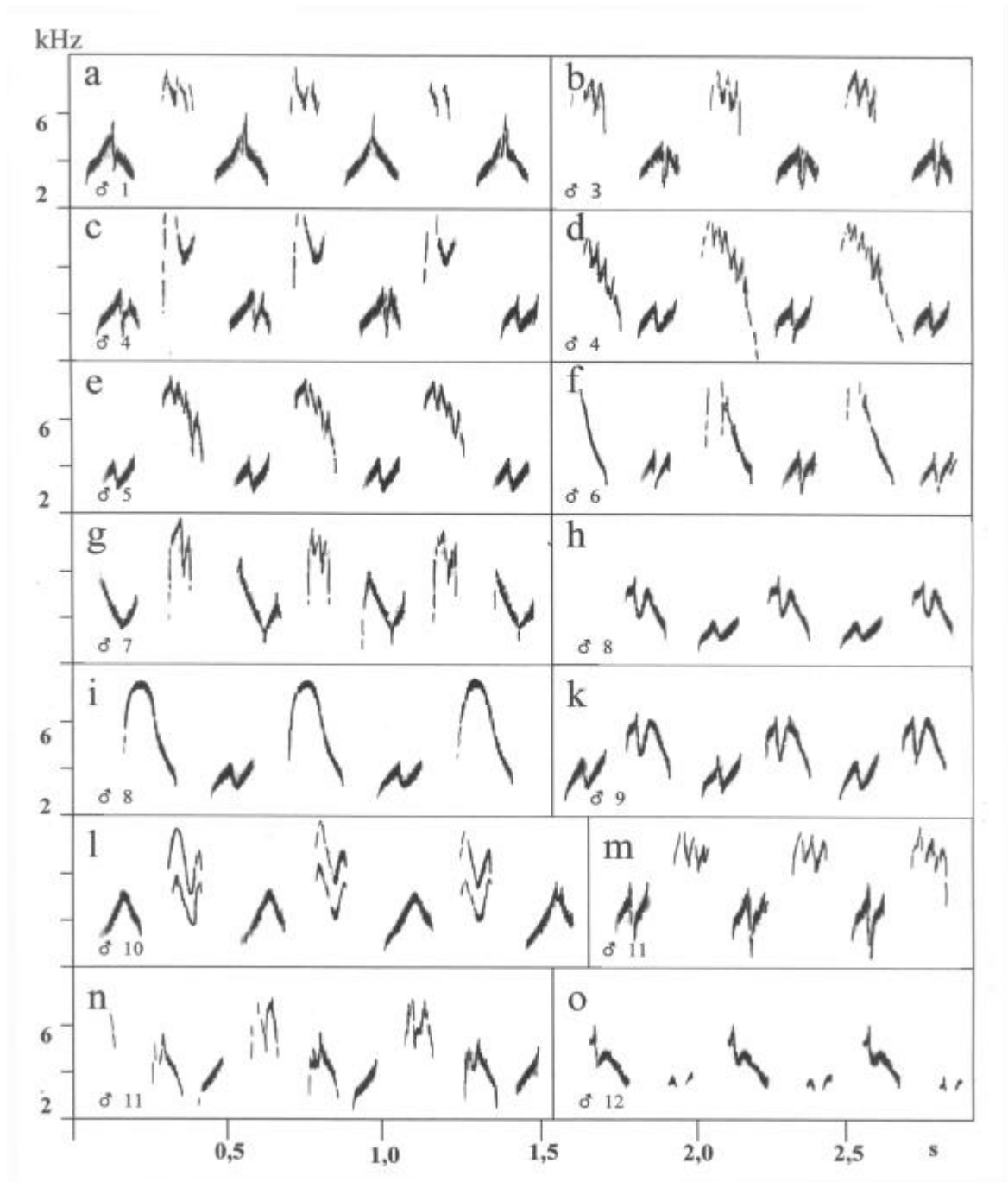


Abb. 67: Reviergesang von *Parus major wladiwostokensis* (minor-Sektor), O-Sibirien. a) – g) Boitzovo, Bikin; h), i) Bychika, Ussuri-Tal, S Khabarovsk; k) – o) Slavianka, Unterer Amur; Aufnahmen: J. Martens 1990.

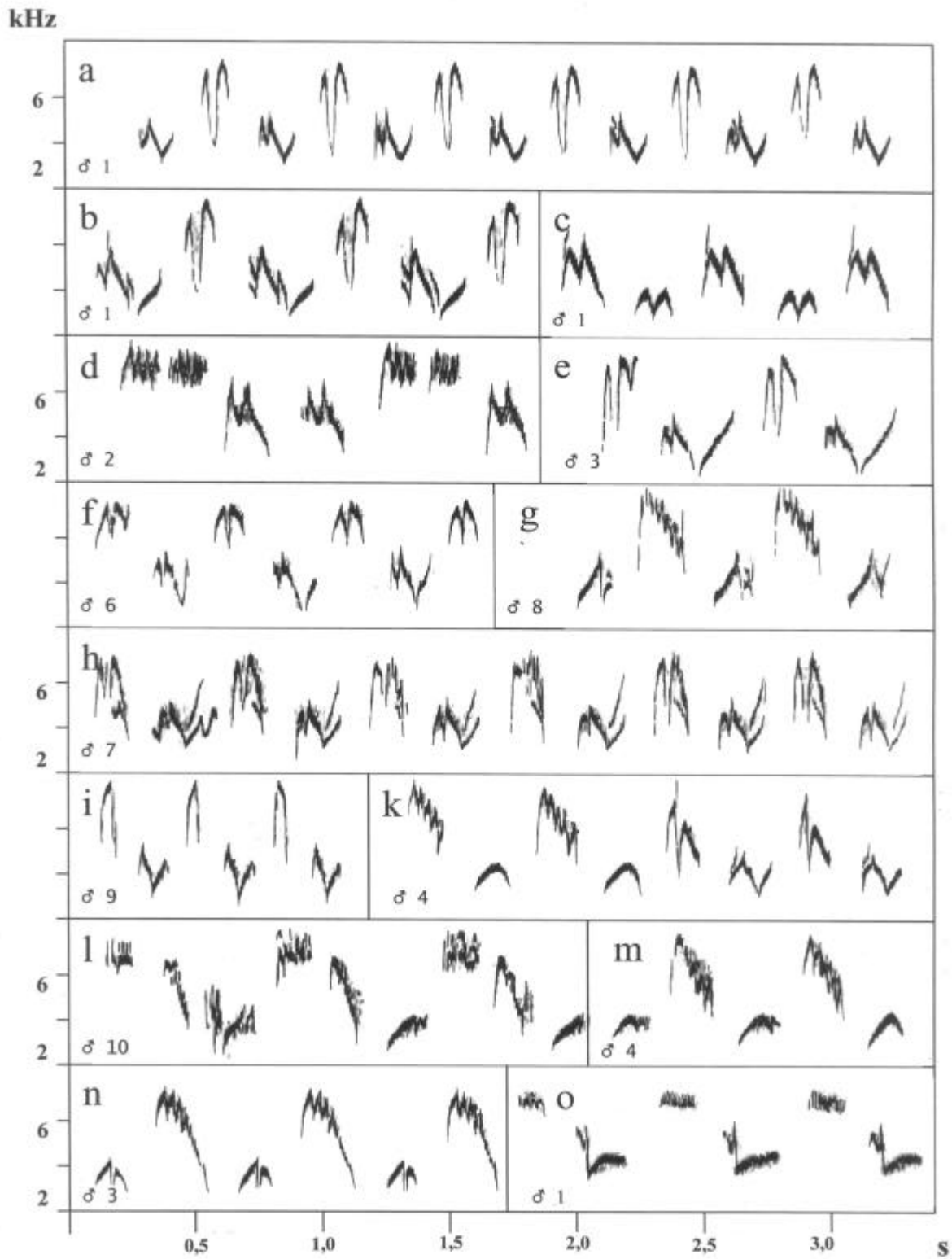


Abb. 68: Reviergesang von phänotypischen *minor*-Vögeln (ssp. *wladiwostokensis*), Kontaktzone Mittlerer Amur. a) – e), k), m) – o) Birobidschan; f), h) Birakan; g), i) Radde; l) Buluga Fadeyevo; alle M.P. 1996.

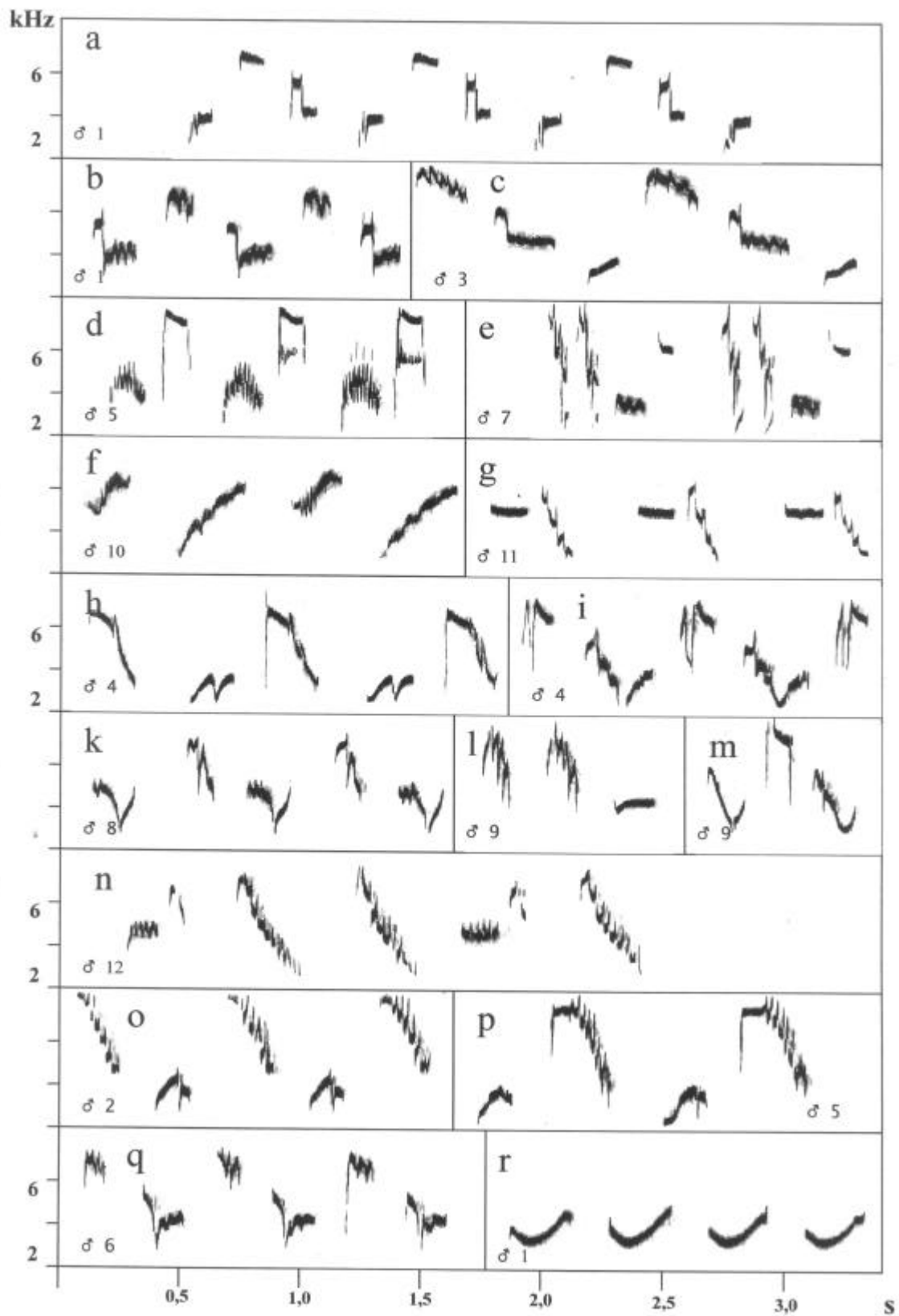


Abb. 69: Reviergesang von phänotypischen *major*-Vögeln (ssp. *kapustini*), Kontaktzone Mittlerer Amur. a) – e), h)– m), o) – r) Birobidschan; f), g), n) Birkan, alle M. P. 1996.

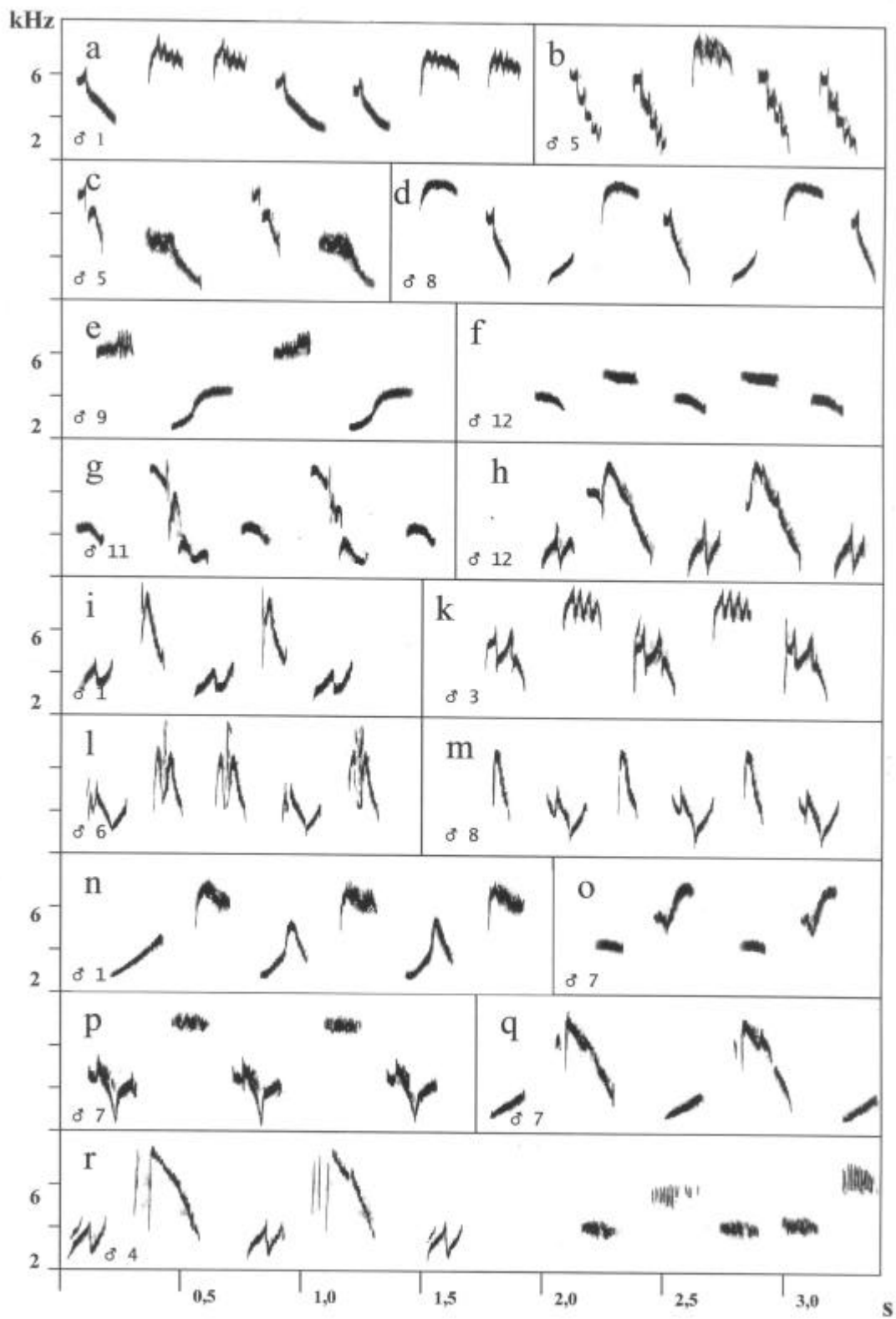


Abb. 70: Reviergesang von phänotypischen Hybrid-Vögeln, Kontaktzone Mittlerer Amur (*Parus m. kapustini* x *Parus m. wladivostokensis*). a) – d), i) – r) Birobidzhan; e), g) Birakan; f), h) Radde; alle M.P. 1996.

Die Mittelwerte der Strophenparameter sowohl von Hybriden als auch von reinen *major*-Männ. liegen in einem intermediären Frequenzbereich zwischen den Extremwerten von Gesängen aus den Sektoren *major*- (bis 6,3 kHz) und *minor* (bis 7,9 kHz, Abb. 55, Tab. 20). Europäische *major*-Kohlmeisen unterscheiden sich von phänotypischen *major*-Vögeln im Hybridgebiet in 4 von 8 Strophenparametern signifikant. *Major*-Gesänge liegen in der Kontaktzone ähnlich wie die *minor*-Gesänge bei signifikant höheren Maximalfrequenzen und haben einen breiteren Frequenzumfang sowie breitbandigere Elementtypen als *major*-Gesänge aus Westeuropa (f_{\max} , df , df_{\max} und t ; U-Test, $p < 0,05$). Gesänge von phänotypisch reinen *minor*-Vögeln aus der Kontaktzone unterscheiden sich von denen aus den übrigen Populationen des *minor*-Sektors nicht in den Frequenzparametern der Strophe sondern nur in der Strophenlänge und den Elementparametern signifikant (df_{\max} , df_{\min} , t ; U-Test, $p < 0,05$). In der Kontaktzone verwenden *minor*-Männ. signifikant schmalbandigere Elementtypen als in anderen Gebieten des *minor*-Sektors (vgl. df_{\max} , df_{\min} , Tab. 20). Phänotypische Hybriden schließlich fallen durch deutlich intermediäre Merkmale zwischen *major*- und *minor*-Gesängen auf. Abb. 71 zeigt dies im Streudiagramm für die Strophenparameter Frequenzumfang (df), Dauer der Elementgruppe (t_{eg}) und minimaler Elementumfang (df_{\min}).

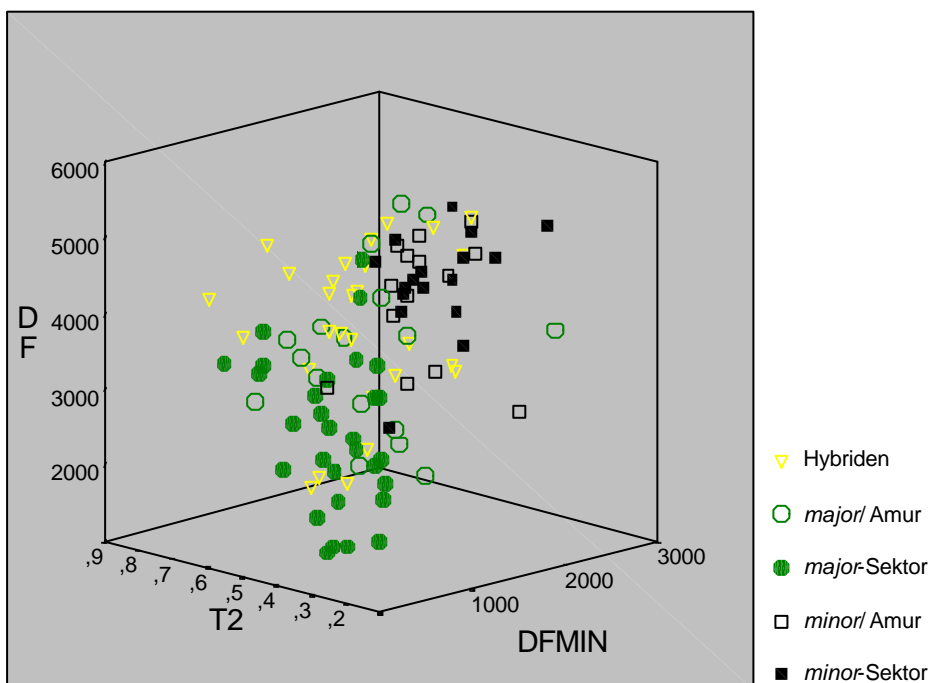


Abb. 71: Akustische Differenzierung zwischen den Sektoren *major* und *minor*; Streudiagramm anhand der Parameter f_{\max} , df und t_{eg} ; Datenpunkte für Gesänge von *major*- und Hybrid-Individuen vom Mittleren Amur liegen intermediär zwischen den Clustern von Gesängen aus den *major*- und *minor*-Sektoren.

Die Datenpunkte der Strophen von Hybriden und von *major*-Männ. im Hybridgebiet liegen zwischen den beiden Clustern aller *minor*-Strophen und der Strophen aus den westlichen, allopatrischen Teilen des *major*-Sektors (Abb. 71). Von letzteren unterscheiden sich die Hybridgesänge in 3 Parametern (f_{\max} , df , df_{\max} ; U-Test, $p < 0,05$), im Hybridgebiet lassen sich zwischen Gesängen von phänotypischen Hybriden und von reinen *major*-Männ. keine signifikanten Unterschiede feststellen. Hybridgesänge vom Mittleren Amur unterscheiden sich von Gesängen aus allopatrischen Gebieten des *minor*-Sektors in 3 Gesangsparametern (df_{\max} , df_{\min} , f_{mod} ; U-Test, $p < 0,05$), von Gesängen sympatrischer *minor*-Individuen in 3 anderen Parametern (df_{\max} , t , t_{eg} ; U-Test, $p < 0,05$).

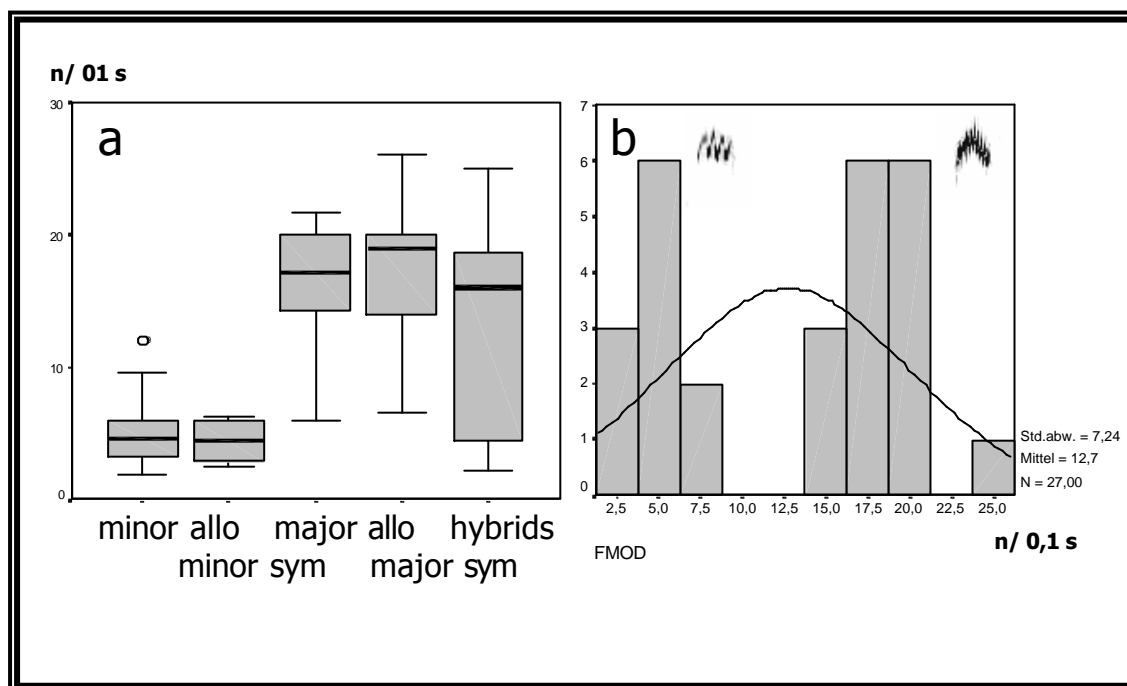


Abb. 72: Akustische Differenzierung zwischen Kohlmeisen des (europäischen) *major*- und des *minor*-Sektors anhand des Parameters Pulsfrequenz, df_{mod} , (Elementtyp 5, vgl. Abb. 57); a) Boxplot für allopatrische (allo) und sympatrische Populationen (sym) von *major*- und *minor*-Kohlmeisen sowie deren Hybriden; b) Histogramm für Messwerte von df_{mod} in Hybridgesängen.

Die intermediären Gesangsmerkmale im Hybridgebiet stellen keine absoluten Werte dar, sondern lediglich Mittelwerte aus allen erfassten lokalen Strophentypen. Insbesondere bei den Hybriden und bei *major*-Männ. in der Kontaktzone resultieren diese Mittelwerte aus einem Mischrepertoire, das sich aus typischen *minor*- und *major*-Strophen sowie echten Mischstrophen zusammensetzt. Für die Pulsfrequenz eines Elements seien diese Verhältnisse kurz erklärt. Der Boxplot in Abb. 72 a zeigt die extrem differierenden Werte für f_{mod} , bei *major* bis zu 20 Modulationen/ 0,1 s und bei *minor* nur bis zu 4 Modulationen/ 0,1 s. Die Werte für Hybridgesänge liegen intermediär zwischen beiden Extremen (Abb. 72 a). Das Histogramm in Abb. 72 b veranschaulicht jedoch, dass die Hybridstrophen keine Elemente mit intermediärer Pulsfrequenz aufweisen, sondern vielmehr ein Mischelementrepertoire aus reinen *minor*-Elementtypen (Abb. 72 b, links) und reinen *major*-Elementtypen darstellen (Abb. 72 b, rechts). Auf den eigentlichen Mittelwert 12,7 entfällt im Histogramm kein einziger Strophentyp.

3.2.2.5 Character Tracing

Da die Meisen eine der bestuntersuchten Vogelgattungen sind – mittlerweile auch nach molekulargenetischen Methoden – stelle ich die Kohlmeisengruppe im Character Tracing zunächst zwei weiteren akustisch und genetisch deutlich differenzierten Arten bzw. Artkomplexen gegenüber und setze diese Ergebnisse schließlich mit einer Untersuchung des gesamten Genus *Parus* in Bezug. Das Hauptaugenmerk liegt hierbei auf der Evolution von Syntaxmerkmalen, Elementtypen und charakteristischen Ruftypen.

3.2.2.5.1 Die Kohlmeisen (*P. major*) und die Bergkohlmeise (*P. monticolus*)

In der nur fünf terminale Taxa umfassenden Gruppe der Kohl- und Bergmeisen erreichen CI, RI und RC für alle Merkmale (13 Elementtypen, 1 Syntaxmerkmal, 2 morphologische) ausschließlich Extremwerte. Auffällig ist die hohe Anzahl der Merkmale mit einem CI von 1 aber RI und RC von 0 und somit geringer phylogenetischer Information. Zu diesen gehört u.a. die Strophensyntax (Abb. 73 a). Nur die Elementtypen 7, 8 und 12 – alle charakteristisch für die Sektoren *minor* und *cinereus* – erreichen Maximalwerte von 1,00 für CI, RI und RC. Die Elementtypen 2 und 4 – typisch für die Sektoren *bokharensis* und *major* erreichen mittlere Werte (CI = 0,5, RI = 0,5, RC = 0,5). Dieser Unterschied rührt daher, dass diese im Gegensatz zu den Typen 7, 8 und 12 keine Neuerwerbung in den jeweiligen Sektoren darstellen, sondern auch in der Schwestergruppe *P. monticolus* vorkommen. In den

Kohlmeisen-Gesängen sind einzelne Elementtypen folglich phylogenetisch informativere Merkmale als Syntax-Parameter.

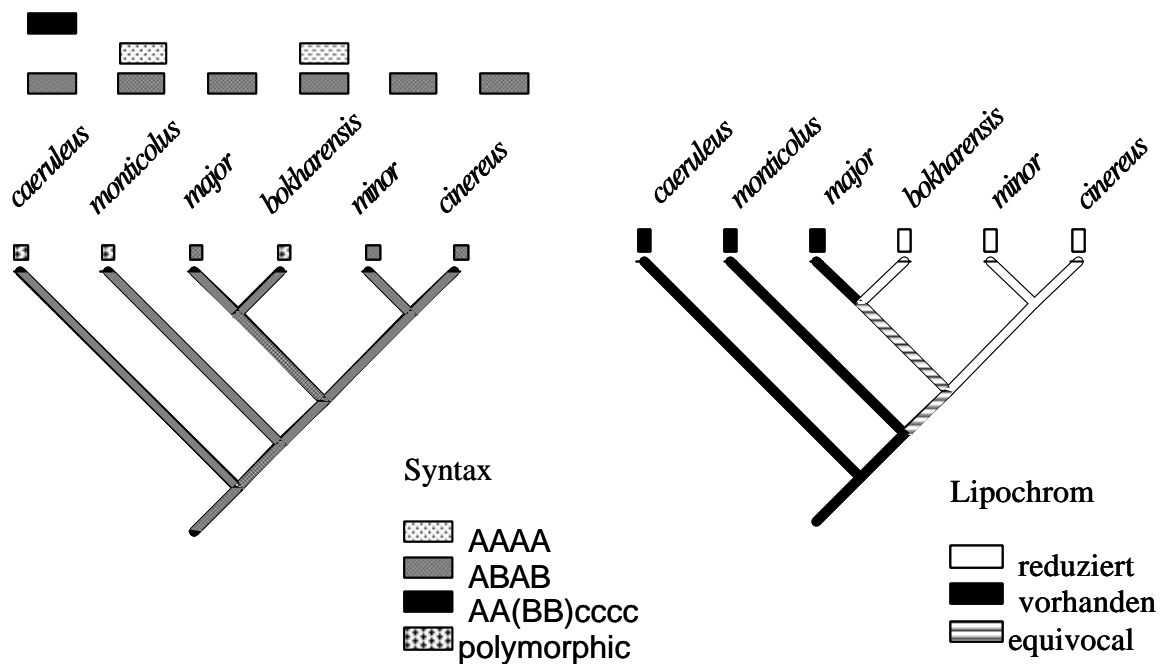


Abb. 73: Character Tracing für die Merkmale Syntax (a) und Lipochromfärbung Ventralseite (b) für die *P. major*/*P. monticolus*-Gruppe.

3.2.2.5.2 Die Blau- und Lasurmeisen (*P. caeruleus*, *P. teneriffae* und *P. cyanus*)

Europäische Blau- und Lasurmeisen werden als geographische Vikarianten betrachtet (Eck 1988), ihre Verbreitungsgebiete überlappen jedoch in einem Gebiet östlich des Urals, wo beide Taxa auch miteinander hybridisieren (Martens und Schottler 1991). Für das Character Tracing akustischer Merkmale verwende ich hier eine molekulare Phylogenie von Salzburger et al. (2002a). Die Blaumeisen der Kanarischen Inseln, *P. teneriffae*, sind nach ihren Cytochrom-b-Sequenzen das Schwestertaxon zu den übrigen Blau- und Lasurmeisen. Abb. 74 zeigt die Verteilung des akustischen Merkmals „Syntax“ auf der molekularen Phylogenie. Das typische alternierende „Meisenschema“ ABAB kommt bei allen Blaumeisen sowie den Außengruppen vor, europäische Blaumeisen (*P. caeruleus*) und Lasurmeisen (*P. cyanus cyanus* und *P. c. flavipectus*) besitzen jedoch ein gemeinsames apomorphes Syntaxschema AA(BB)CCCC (Abb. 74), das sie von dem Kanarischen Schwestertaxon (*P. teneriffae*) unterscheidet. CI, RI und RC für das Merkmal „Syntax“ erreichen in dieser Gruppe den Höchstwert 1,00.

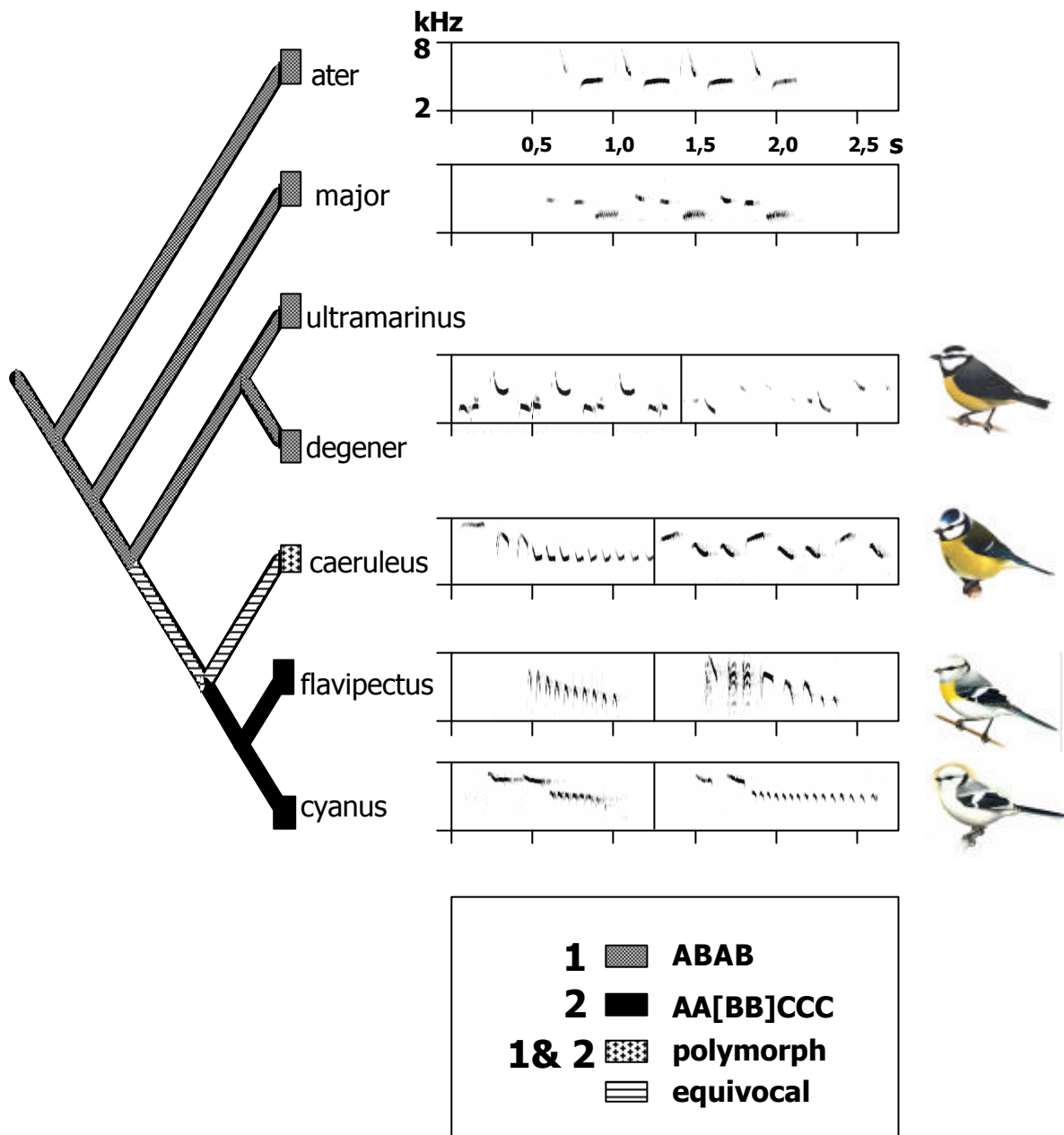


Abb. 74: Character Tracing für das Merkmal „Strophensyntax“ der Blau- und Lasurmeisen-Gruppe (*P. caeruleus*/ *P. cyanus*) nach einer molekularen Phylogenie von Salzburger et al. (2002a); Sonogramme (Skalierung für alle gleich): *P. ater*: M.P. O Sibirien, Sikhote Alin, Mai 1996; *P. major*: M.P., Mainz 2002; *P. teneriffae ultramarinus*: J.M. Lanzarote 1992; *P. caeruleus*: C. Uhle, Mainz 1995; M.P. Neustadt/ W. 2002; *P. cyanus flavipectus*: J. Martens, Kirgisien 1993; *P. cyanus cyanus*: M.P. O Sibirien, Amurland 1996; Habituszeichnungen aus Harrap und Quinn (1996).

3.2.2.5.3 Die Weidenmeise (*P. montanus*) und verwandte Graumeisen des Subgenus

Poecile

Die Weidenmeise (*P. montanus*) gehört zu den Graumeisen (Subgenus *Poecile*) und ist innerartlich morphologisch wie akustisch extrem diversifiziert. Innerhalb der Weidenmeisen werden vier Gesangstypen unterschieden (Thönen, Martens et al.). „Alpingsang“ besteht aus einer Folge langer, tiefer Pfiffe (Abb. 75: Sonagramme a, b), „Flachlandgesang“ hingegen aus einer Folge modulierter Elemente (Abb. 75: Sonagramme c, d). Der „Sibiriengesang“ vereint beide Gesangstypen zu einem gemischten Repertoire, Mischstrophen kommen nicht vor. Im „Sino-japanischen Gesang“ alternieren Pfiffe unterschiedlicher Frequenz (Abb. 75: Sonagramme e, f).

Das Beispiel der Weidenmeisen macht deutlich, wie sehr die Klassifizierung von Gesängen die Merkmalsverteilung beim Character Tracing beeinflusst. Nach der oben beschriebenen Klassifizierung gibt es innerhalb der Weidenmeise vier Gesangstypen, inklusive Sibiriengesang als eigenständigen Typus. Der Sibiriengesang kann jedoch ebenso als ein Mischrepertoire aus Alpin- und Flachlandgesang betrachtet werden. Nach dieser Klassifizierung gibt es nur drei Gesangstypen innerhalb *P. montanus*, Populationen mit Sibiriengesang sind lediglich polymorph bezüglich ihres Gesangstyps (Repertoire aus Typ „Alpin“ und Typ „Flachland“). Für das Character Tracing verwende ich eine molekulare Phylogenie von Salzburger et al. (2002b), die den von Harrap und Quinn (1996) als eigene Art geführten *P. songarus* (mit den Subspezies *songarus*, *affinis* und *weigoldicus*) einschließt. Abb. 75 zeigt die Gegenüberstellung zweier Character Tracings: Links die klassische Einteilung mit vier Gesangstypen von *P. montanus* (der „Fee-bee“-Gesang der amerikanischen *Poecile*-Arten gilt als fünfter Gesangstyp, Abb. 75 g-i), rechts die alternative Einteilung mit nur drei Gesangstypen. Der „Fee-bee“-Gesang wird hier konsequenterweise mit dem sino-japanischen Gesangstyp homologisiert, beide bestehen aus alternierenden Pfiffen unterschiedlicher Frequenz. Fee-Bee und sino-japanischer Gesang können sowohl rein absteigende Pfiffphrasen (Abb. 75 e, g, h) als auch alternierende Pfiffe beinhalten (Abb. 75 f, i). Trotz dieser unterschiedlichen Klassifizierung unterscheiden sich die Passungsindizes (CI, RI und RC) des Merkmals „Gesangstyp“ in beiden Tracings kaum voneinander (Tab 21). Die höchsten Werte ergeben sich jedoch für eine Klassifizierung nach reinen Syntax-Merkmalen: 1 = Triller/ Phrasen (AAAA – gleiche Frequenz), 2 = Gruppen (ABAB) 3 = Fee-bee (AAA – abfallende Frequenz). Eine Klassifizierung nach Elementmerkmalen (1 = Pfiffe, 2 = moduliert, abfallend) erzielt zwar einen relativ hohen CI (= 0,83), RI und RC liegen jedoch bei 0. Dies erklärt auch, warum die Klassifizierungen 1 und 2 zwar hohe CI, jedoch ebenfalls

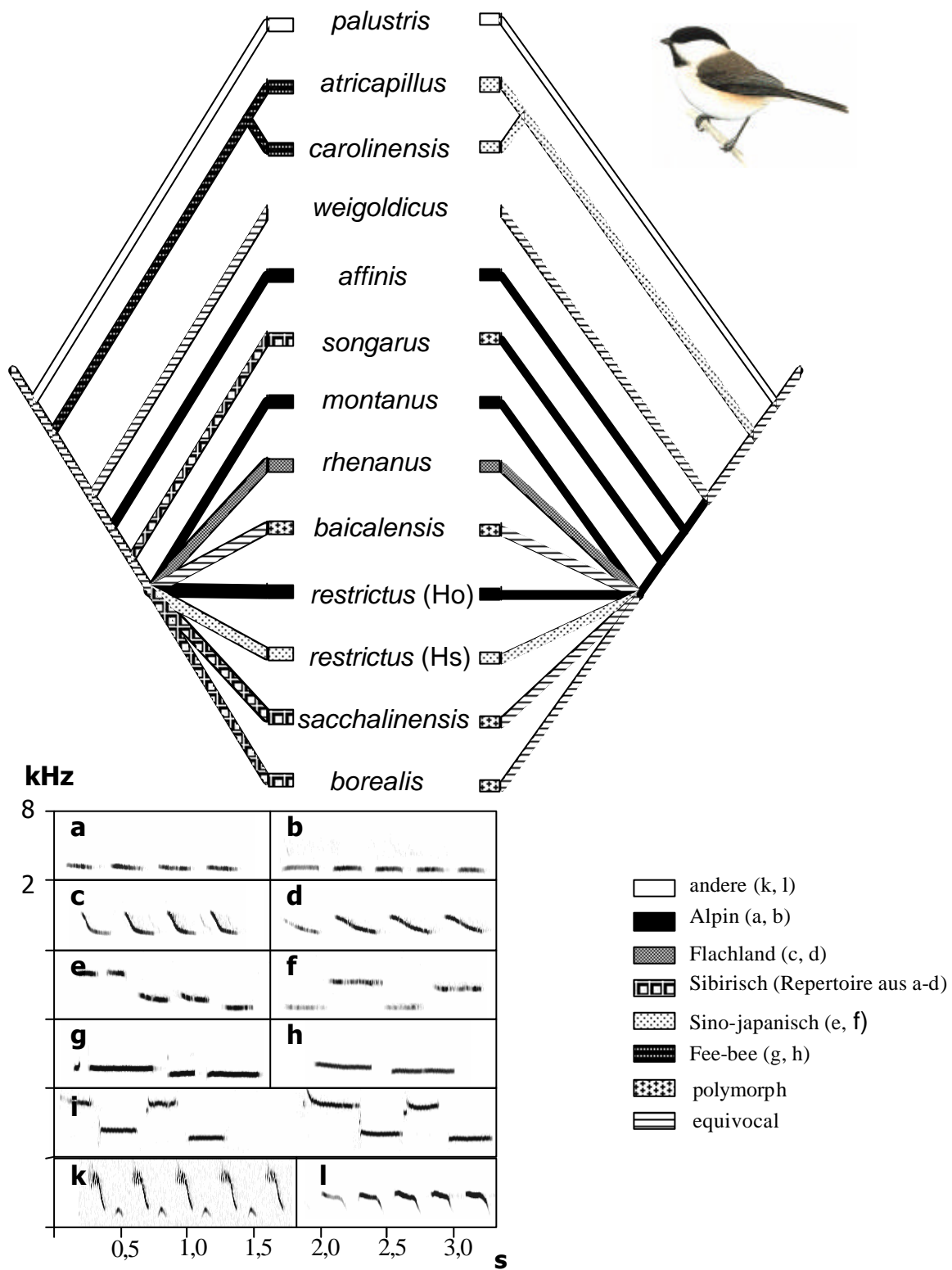


Abb. 75: Character tracing für das Merkmal „Gesangstypen“ der Weidenmeisen-Gruppe (*P. montanus*/ *P. songarus*) nach einer molekularen Phylogenie von Salzburger et al (2002b); links) konservative Klassifizierung, 5 Typen (Alpin, Flachland, Sibirien, Sino-japanisch und Fee-Bee), rechts) alternative Klassifizierung, 3 Typen (Alpin, Flachland, Sino-Japanisch; vgl. Text); Sonagramme: Alpin-Typ: a) *P. m. montanus*, Kärnten; b) *P. s. affinis*, Kasachstan; Flachland-Typ: c) *P. m. baicalensis*, O Sibirien; d) *P. m. rhenanus*, Bayr. Wald; sino-japanischer Typ: e), f) *P. m. restrictus*, Honshu; Fee-Bee-Typ: g) *P. atricapillus*, N-Amerika, h) *P. gambeli*, N-Amerika, i) *P. carolinensis*, N-Amerika, k), l) *P. palustris*, Frankreich/ O-Sibirien; Herkunft der Aufnahmen: siehe Tab. 30, Anhang; Habituszeichnung aus Harrap und Quinn (1996).

relativ niedrige RI und RC erzielen (Tab. 21). Beide Klassifizierungen teilen die Gesänge der Weidenmeisen nämlich sowohl nach Syntax als auch nach Elementtypen ein (Unterscheidung Alpin- und Flachlandgesang beruht ausschließlich auf Elementmerkmalen, Unterscheidung Sino-japanischer Gesang und Alpin-Gesang beruht auf Syntax-Merkmalen). Deshalb liegen alle Passungsindizes erwartungsgemäß zwischen den Maximalwerten (errechnet für Syntaxmerkmale) und den niedrigeren Werten für Elementmerkmale.

Tab. 21: Passungs-Indizes für 4 Gesangsmerkmale von *Parus montanus*; Syntax 1 = verschiedene Gesangstypen unterschieden, inclusive Sibirien-Gesang (vgl. Abb. 75 a), Syntax 2 = nur Strophentypen unterschieden (Sibiriengesang kein gesondertes Merkmal sondern Repertoire aus Flachland und Alpin-Strophen, vgl. Abb. 75 b), Syntax 3 = nur Syntaxformen unterschieden (1 = Triller, 2 = Gruppen, 3 = Fee-Bee); Elemente: 1 = Pfiffe, 2 = moduliert, abfallend; Elemente: unterschieden in i) Pfiffe, ii) moduliert und iii) andere; vgl. Tab. 31, Anhang).

Merkmal	CI	RI	RC
Syntax 1	0,89	0,50	0,44
Syntax 2	0,86	0,67	0,57
Syntax 3	1,00	1,00	1,00
Elemente	0,83	0	0

3.2.2.5.4 Die Gattung *Parus*

Gill et al. (eingereicht) erarbeiteten eine molekulare Phylogenie für 28 Vertreter der Gattung *Parus*, die Vertreter jeder der oben erwähnten Spezies einschließt. Die Verteilung zweier akustischer Merkmale auf dieser Phylogenie wurde überprüft. Abb. 75 zeigt die Verteilung eines charakteristischen Ruftyps, den „chick-a-dee“ Rufen, auf der molekularen Phylogenie. Diese Rufe sind charakteristisch für Graumeisen des Subgenus *Poecile*. Sie sind sogenannte „combinatorial calls“ (Hailman 1998) und bestehen aus ein bis drei verschiedenen hochfrequenten Klick-Elementen und breitbandigen, obertonreichen Elementen. Die Zuweisung dieser Ruftypen zu den einzelnen Taxa beruht weitgehend auf der akustischen Klassifizierung von Hailman (1998). Die typischen „chick-a-dee“ Rufe bilden ein synapomorphes Merkmal eines Clusters, der alle Nordamerikanischen Graumeisen (*atricapillus*, *gambeli*, *carolinensis*, *sclateri*, *rufescens* und *hudsonicus*, Abb. 76 a - f) sowie die Paläarktischen *palustris*, *montanus*, *davidi*, *cinctus* und *lugubris* einschließt (Abb. 76 g – k). Der mit dieser Gruppe nah verwandte asiatische *P. superciliosus* besitzt diesen Ruftyp nicht. Eine weitere Gruppe nearktischer Meisen (Titmice: *P. wollweberi*, *P. inornatus*, *P. bicolor*)

besitzt laut Hailman (1998) ähnliche Rufe („chick-a-dee-like calls“). Diese besitzen zwar ebenfalls kombinatorischen Charakter zwischen hoch- und niederfrequenten Elementen,

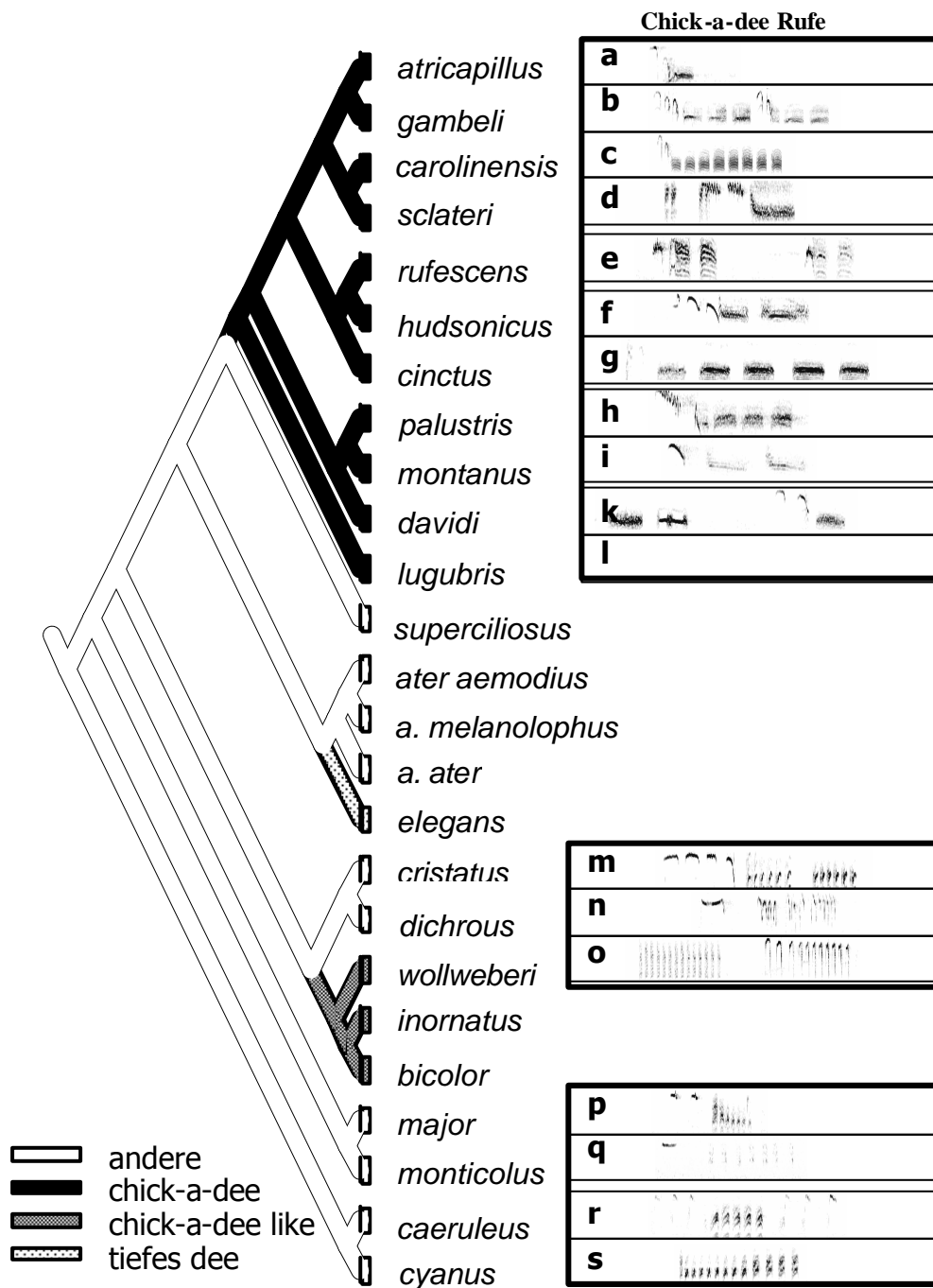


Abb. 76: Character Tracing für das Merkmal „Chick-a-dee“-Rufe innerhalb der Gattung *Parus* nach einer molekularen Phylogenie von Gill et al. (unpublished); Sonagramme, rechts: Chick-a-dee Rufe, Subgenus *Poecile* (a-l), Rufe und Rufgesänge von Haubenmeisen und Titmice (m-o), Rufe von Kohl- und Blaumeisen (Subgenera *Parus* und *Cyanistes*, q-s).

weisen aber nicht die typischen, gedehnten Schnarrlaute des Subgenus *Poecile* auf und werden deshalb im Character Tracing als eigene Kategorie behandelt (Tab. 31 Anhang). Zudem besitzen die nearktischen Titmice hochfrequente Rufserien, die denen der ihnen nahe verwandten paläarktischen Haubenmeisen ähneln. Der philippinische *P. elegans* schließlich besitzt zwar die typischen Schnarrlaute, aber nicht in Kombination mit hochfrequenten Elementen (Sonagramm bei Hailman 1998). CI, RI und RC weisen dem Merkmal „chick-a-dee“-Rufe hohe phylogenetische Information zu (Maximalwerte 1,00). Syntaxmerkmale hingegen, denen in den einzelnen Untergruppen der Meisen hoher Gehalt an phylogenetischer Information zukommt (Ausnahme: Kohlmeisen, *P. major*), schneiden beim Vergleich innerhalb der Gesamtgruppe *Parus* schlechter ab (CI = 0,81, RI = 0,40, RC = 0,33). Dies liegt vor allem daran, dass verschiedene charakteristische Syntaxformen entweder mehrfach entstanden sein können (AA[BB]CCCC einerseits bei den Blau- und Lasurmeisen, (*P. caeruleus* und *P. cyanus*, Abb. 74), und andererseits in sehr ähnlicher Form bei *P. superciliosus* oder verloren gegangen sein können („Fee-bee“-Gesang fehlt bei *P. sclateri*, Abb. 77 n-o). Auch wenig ausgeprägte Rufgesänge treten mehrfach unabhängig innerhalb *Parus* auf, so bei *P. cristatus* und *P. dichrous* sowie bei *P. hudsonicus*, *P. cinctus* und *P. davidii*.

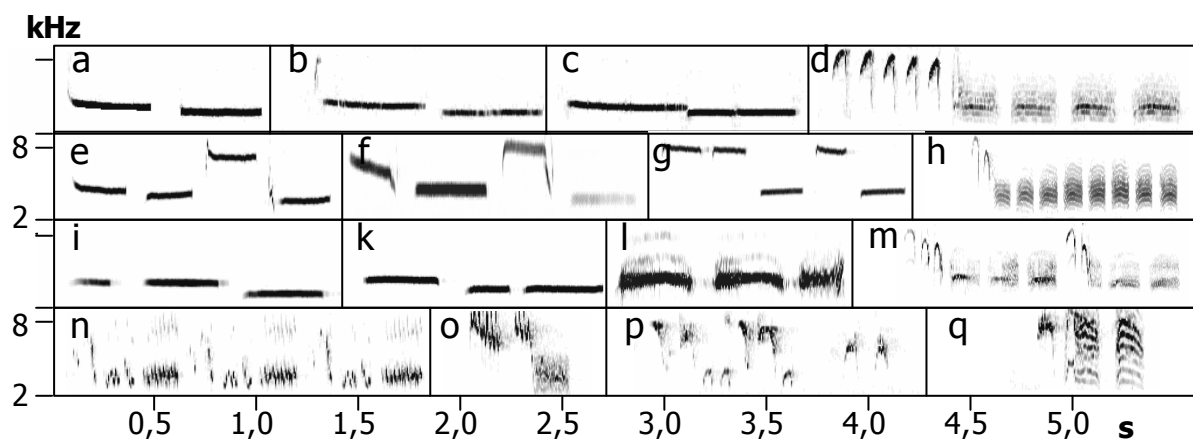


Abb. 77: Gesänge und Rufe von nordamerikanischen Meisen des Subgenus *Poecile*. a)-d): *P. atricapillus*; „fee-bee“: a)3; b) T. Phillips, Long Island NY 1996, c) Wisconsin, J. Feith5, Rufe: d) Kanada, Alberta, S. Schick 2001; e)-h): *P. carolinensis*; „fee-bee“: e)3; f) Florida, J.W. Hardy6, g)1, Rufe: h)1; i)-m): *P. gambeli*; „fee-bee“: i) R. Specht, Grand Canyon8, k)1, Rufe: l)4, m) C Arizona, D. van Gousig2; *P. sclateri*: k)1 Gesang, l) Rufe, F. González-García7; *P. rufescens*: m)2 Gesang, n)2 Rufe.

Quellen: 1 = www.e-nature.com; 2 = www.naturesongs.com; 3 = Cornell Laboratory; 4 = Patuxent Wildlife Center; 5 = Wisconsin Breeding Bird Atlas, www.uwgb.edu; 6 = Tape „Sounds of Florida’s Birds“ 1998; 7 = sonidos de aves mexicanas, www.ecologia.edu.mx; 8 = www.avisoft-saslab.com.

3.3 *Seicercus burkii*-Komplex

3.3.1 Molekulare Phylogenie

650 bp des Cytochrom b-Gens konnten für sämtliche Proben analysiert werden. Die Proben-Charge des gesamten *S. burkii*-Komplexes weist eine relativ hohe Haplotypen-Diversität auf: 40 verschiedene Cyt b-Haplotypen wurden in 75 Proben gefunden, auf ein Taxon entfallen bis zu 9 Haplotypen (Tab. 5). Alle angewandten phylogenetischen Rekonstruktionen (MP, NJ und ML) weisen für den Artenschwarm sieben klar differenzierte monophyletische Taxa aus. Die Monophylie des gesamten Komplexes ist ebenfalls gut gesichert. Die ML- und die NJ-Phylogenie sind weitgehend deckungsgleich, unterscheiden sich jedoch in der Stellung von *S. omeiensis* und *S. soror*. MP- und NJ-Phylogenie sind weitgehend kongruent. Gezeigt ist die ML-Phylogenie in Abb. 78.

Die basale Aufspaltung in der molekularen Phylogenie teilt den *S. burkii*-Komplex in zwei monophyletische Großgruppen. Ein Ast umfasst drei Taxa der niedrigen Höhenlagen mit tropischer bis subtropischer Verbreitung: *S. affinis*, *S. burkii s. str.* und *S. tephrocephalus*. Das Schwestergruppenverhältnis der letzten beiden Taxa ist gut gesichert (Abb. 78). Der zweite Ast umfasst die übrigen vier Taxa *S. omeiensis*, *S. soror*, *S. whistleri* und *S. valentini*. In der ML-Phylogenie bilden diese vier eine Trichotomie, in der nur das Schwestergruppenverhältnis *S. whistleri* und *S. valentini* gesichert ist (60% bootstrap, Abb. 78). In der NJ-Phylogenie trennt die erste Aufspaltung *S. soror* von den übrigen Taxa, *S. whistleri* und *S. valentini* sind auch hier Schwestertaxa. Die phylogenetischen Beziehungen innerhalb des zweiten Astes sind in allen Phylogenien nur mäßig gesichert. Die beiden Taxa der Hochgebirgsregionen *S. whistleri* und *S. valentini* weisen beide Auswertungsverfahren als Schwestertaxa aus, der bootstrap-support ist allerdings auch hier gering (etwa 50%). Werden nur Transversionen in die Auswertung einbezogen, bildet *S. soror* auch in der NJ-Phylogenie die Schwestergruppe zu *S. valentini* und *S. whistleri* (Baum nicht gezeigt, bootstrap = 84%). Die Beziehungen zwischen letzteren lassen sich unter Ausschluss der Transitionen nicht auflösen. Die Haplotypen von *S. whistleri* erscheinen hier als ein monophyletischer Abzweig aus mehreren *S. valentini*-Haplotypen. Die tieferen Einschnitte des Cladogramms stellen sich wie in der ML-Phylogenie dar.

Die Artengruppe des *burkii*-Komplexes bildet mit den übrigen Vertretern der Gattung *Seicercus* kein Monophylum. Abb. 79 zeigt die NJ und die ML Phylogenie für 10 *Seicercus*-Taxa und 14 Vertretern der Gattung *Phylloscopus*. In diese Auswertung ging von den Haplotypen des *S. burkii*-Komplexes jeweils nur ein Haplotyp (der häufigste) pro Taxon ein.

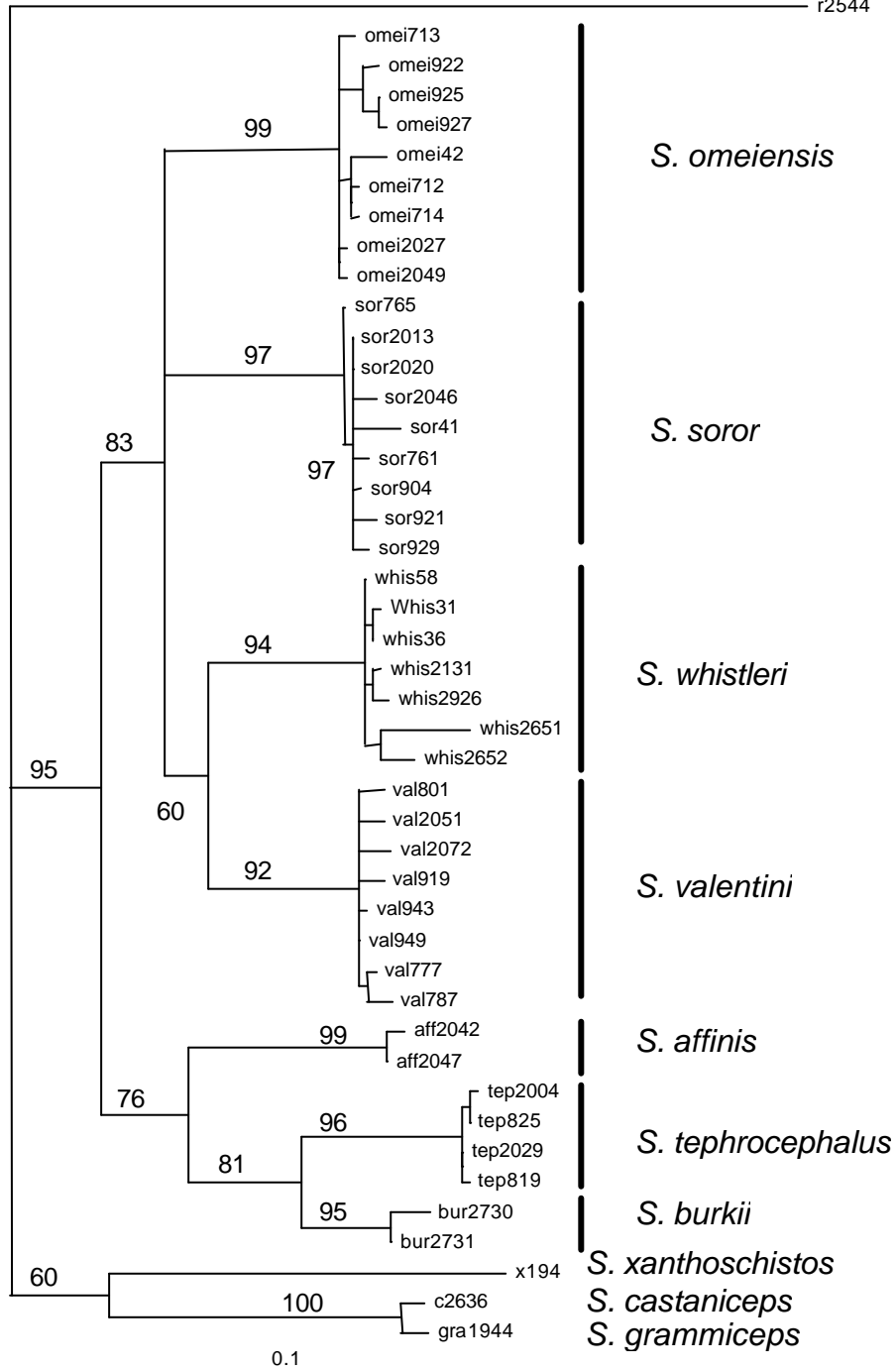


Abb. 78: Molekulare Phylogenie für alle Cyt-b-Haplotypen des *Seicercus burkii*-Komplexes, 680 bp Cytochrom-b; Maximum-Likelihood, quartet puzzling, bootstrap: 1000 puzzling steps. Außengruppen: *S. grammiceps*, *S. castaniceps*, *S. xanthoschistos* und *R. regulus*.

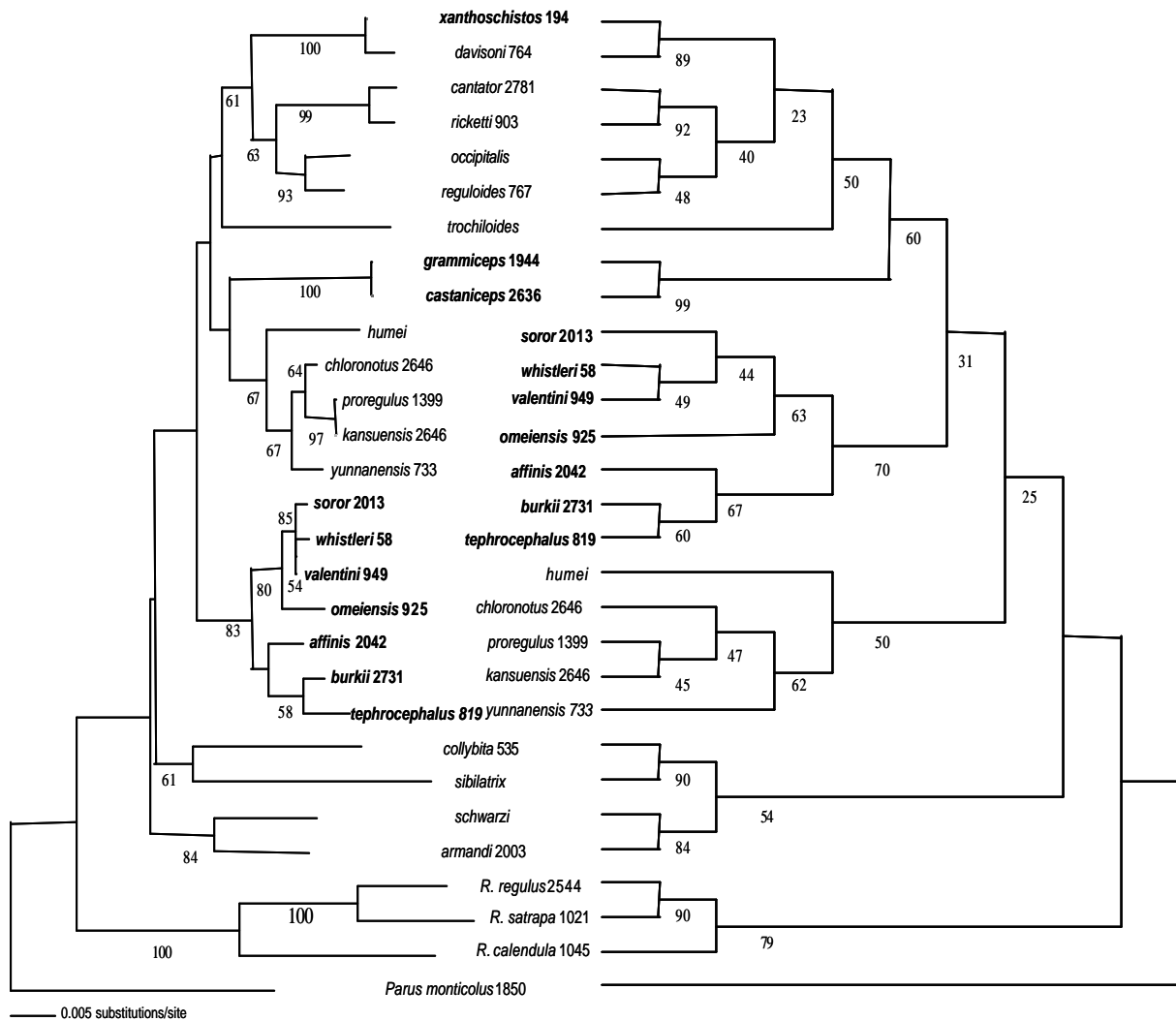


Abb. 79: Molekulare Phylogenie der Gattung *Seicercus* (jedes Taxon nur mit einem, dem häufigsten, Haplotypen vertreten) und 15 weiterer Arten der Gattung *Phylloscopus*, 680 bp Cytochrom-b, links: NJ-Phylogenie, nur Transversionen einbezogen, rechts: ML-Phylogenie, bootstrap: 1000 puzzling steps.

Alle *Seicercus*- und *Phylloscopus*-Taxa wurden der Innengruppe zugeordnet, drei Vertreter der Reguliden sowie *Parus monticolus* fungieren als Außengruppe. Der *S. burkii*-Komplex erscheint isoliert innerhalb *Phylloscopus* als gut gesichertes Monophylum. Deutlich davon getrennt stehen die Schwestertaxa *S. grammiceps* und *S. castaniceps*. Diese stehen in der NJ-Phylogenie dem *Phylloscopus proregulus*-Komplex nahe, in der ML dem *P. reguloides*-Komplex (Abb. 79). Letzteres Verhältnis ist besser gesichert. *Seicercus xanthoschistos* schließlich erscheint in beiden Rekonstruktionsverfahren als Mitglied des *P. reguloides*-Astes. Seine enge Verwandtschaft zu *P. davisoni* ist gut gesichert (Abb. 79).

Die genetische Differenzierung innerhalb des *S. burkii*-Komplexes ist markant. TrN-Distanzen für die einzelnen Taxon-Paare sind in Tab. 22 wiedergegeben, die Zahlen stellen Mittelwerte der Sequenzunterschiede aller Haplotypenpaare dar. Niedrigste Werte liegen innerhalb der jeweiligen Taxa vor ($< 0,001$, Tab. 22: hellgrau). Bereits innerhalb der beiden Großgruppen differieren die genetischen Distanzwerte beträchtlich. Die geringste Distanz (0,047) weist die Schwestergruppe *S. burkii* und *S. tephrocephalus* auf. Beide sind von ihrem gemeinsamen Schwestertaxon *S. affinis* deutlich differenziert (0,099 – 0,112). TrN-Distanzen zwischen den vier Taxa des zweiten Astes liegen zwischen 0,072 (6,7%, *whistleri/valentini*) und 0,1 (6,6%, *omeiensis/soror*). Zwischen beiden Großgruppen (Tab. 22: dunkelgrau) sind sie entsprechend höher zwischen 0,123 (6,8%, *omeiensis/burkii*) und 0,146 (7,6%, *tephrocephalus/whistleri*). TrN-Distanzen zwischen Taxa der drei *Seicercus*-Linien (*burkii*-Komplex/ *grammiceps-castaniceps/xanthoschistos*) betragen zwischen 0,24 und 0,34 (im Mittel 10,4%). Sehr eng miteinander verwandt scheinen hingegen die Schwesterarten *S. grammiceps* und *S. castaniceps* (TrN-Distanz 0,009, etwa 1%). Cyt-b-Sequenzen von *S. xanthoschistos* und dem ihm nächstverwandten *P. davisoni* unterscheiden sich um etwa 3%. Maximalwerte für TrN-Distanzen zwischen der Außengruppe, *Phylloscopus collybita*, und den untersuchten *Seicercus*-Arten liegen zwischen 0,33 und 0,48 (15 - 17%).

Tab. 22: TrN-Distanzen zwischen Artenpaaren der Gattung *Seicercus* sowie einem Außengruppentaxon (*Phylloscopus collybita*); hellgrau = innerhalb eines Taxons (Haplotypen), dunkelgrau = zwischen Taxa des *S. burkii*-Komplexes, rot = Taxa des *S. burkii*-Komplexes gegen andere *Seicercus*-Arten, roter Rahmen = *S. castaniceps* vs. *S. grammiceps*, weiß = Außengruppe (*P. collybita*) gegen *Seicercus*.

	whis	val	sor	omei	bur	teph	Aff	gram	cast	xanth	coll
<i>whistleri</i>	0,0055										
<i>valentini</i>	0,0719	0,0056									
<i>soror</i>	0,0827	0,0980	0,0041								
<i>omei</i>	0,0877	0,0884	0,1008	0,0037							
<i>burkii</i>	0,1385	0,1293	0,1312	0,1234	0,0078						
<i>tephrocephalus</i>	0,1455	0,1349	0,1426	0,1306	0,0474	0,0026					
<i>affinis</i>	0,1341	0,1374	0,1339	0,1401	0,0990	0,1118	0,0030				
<i>grammiceps</i>	0,2994	0,2953	0,3033	0,3181	0,2855	0,2404	0,3236	-			
<i>castaniceps</i>	0,2917	0,2886	0,2982	0,3130	0,2901	0,2446	0,3120	0,0094	-		
<i>xanthoschistos</i>	0,3188	0,3275	0,2985	0,3223	0,3067	0,2413	0,3391	0,3329	0,3359	0,0015	
<i>P. collybita</i>	0,3954	0,3675	0,3366	0,3255	0,3991	0,3528	0,3899	0,4765	0,4706	0,4482	-

Vergleich der ti/tv-Raten: Höchstwerte von 15,8 bis 31 sind innerhalb der Gruppe *S. whistleri*, *S. valentini* und *S. soror* erreicht. Viele Sequenzpaare unterscheiden sich in nur einer einzigen Transversion aber bis zu 42 Transitionen, maximal sind zwischen Haplotypen dieser Gruppe nur 3 Transversionen vorhanden. Niedrigere ti/tv-Raten liegen zwischen den übrigen Taxa des *S. burkii*-Komplexes vor (8,7 – 2,7). Auf Außengruppen-Niveau nähert sich die ti/tv-Rate dem Wert 1 an (Abb. 80). Dieser Grenzwert ist jedoch erst auf dem Level von Outgroup 2 (*Regulus/ Parus*) erreicht, für den Sequenzvergleich mit der Outgroup 1 (*Phylloscopus/ Seicercus*) liegen die Werte etwa bei 2.

Im Streudiagramm Abb. 80 lassen sich die einzelnen Outgroup-Cluster bei hohen Distanzwerten und niedriger ti/tv-Rate gut erkennen. Haplotypen desselben Taxons unterscheiden sich meist ausschließlich in Transitionen (ti/tv-Rate in diesem Fall nicht definiert). Eine Ausnahme bilden hier *S. soror* und *S. valentini*, bei denen einzelne Individuen sich auch in Transversionen unterscheiden. Im Streudiagramm entsprechen diese beiden Taxa den beiden Datenpunkten am linken Rand bei geringen Distanzwerten und geringer ts/tv-Rate (Abb. 80). Ebenfalls isoliert liegen die Datenpunkte für den Vergleich von *S. affinis* mit seinen beiden Schwestertaxa *S. burkii* und *S. tephrocephalus*. Trotz relativ geringen Sequenzunterschieden (etwa 3%) liegt zwischen den Taxa dieses Astes ein höherer Anteil an Transversionen im untersuchten Cyt-b-Fragment vor (ti/tv-Rate: 3,9 – 5,8) als zwischen den

Taxa der zweiten Großgruppe bei höheren Distanzwerten (etwa 6 – 7% bei einer ti/tv-Rate von 7 - 32; Abb. 80, Tab. 22). Eine stetige Abnahme der ti/tv-Rate bei steigenden genetischen Distanzen lässt sich demnach nur für Sequenzpaare ab etwa 5% Unterschied im *S. burkii*-Komplex feststellen.

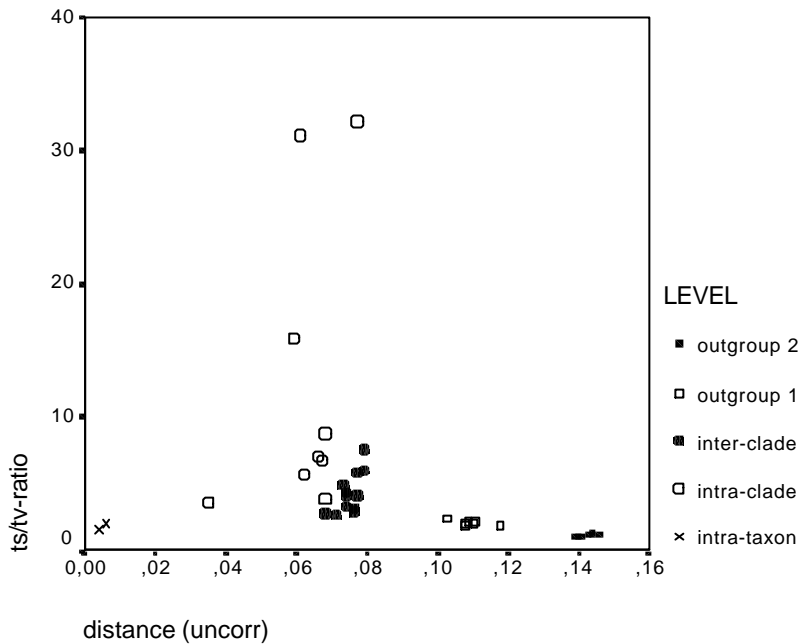


Abb. 80: Genetische Differenzierungsniveaus, für Sequenzunterschiede (650 bp Cyt-b) innerhalb des *S. burkii*-Komplexes und Außengruppenvergleiche. Streudiagramm: x-Achse: Transitions-Transversions-Rate, y-Achse: genetische Distanz (uncorrected); levels: intrataxon = innerhalb eines Taxons, intra-clade = zwischen Taxa innerhalb eines Astes, inter-clade = zwischen Taxa beider Äste, outgroup 1 = zwischen Innengruppe und Außengruppe 1 (*Phylloscopus*, *Seicercus*), outgroup 2 = zwischen Innengruppe und Außengruppe 2 (*Regulus* und *Parus*).

Die Streudiagramme p-Distanzen gegen TrN-korrigierte Distanzen zeigen für alle drei Codon-Positionen einen mehr oder weniger linearen Verlauf (Abb. 81). Sättigung von Substitutionen kann demnach für alle drei Positionen ausgeschlossen werden. Die Datenpunkte für die dritte Codon-Position liegen in drei Clustern vor: i) Haplotypen des *S. burkii*-Komplexes (Abb. 81, schwarz), ii) Sequenzvergleiche zwischen drei *Seicercus*-Linien (*burkii*-Komplex, *grammiceps*/ *castaniceps* und *xanthoschistos*, Abb. 81, rot) und Vergleiche zwischen Außengruppe (*Phylloscopus collybita*) und *Seicercus* (Abb. 81, blau).

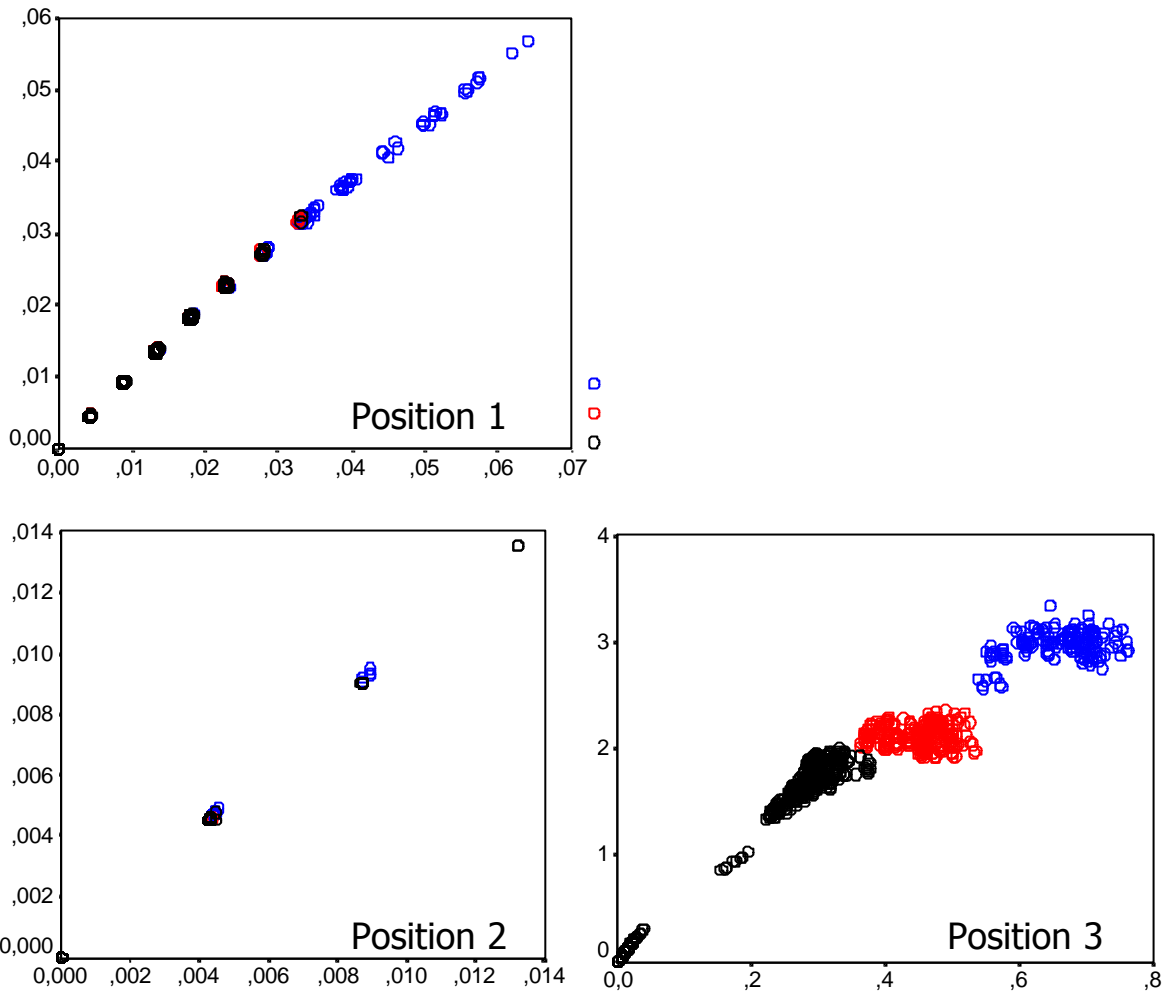


Abb. 81: Verhältnis von Tamura-Nei-korrigierten Distanzwerten (X-Achse) zu unkorrigierten genetischen p-Distanzen (Y-Achse) für Sequenzpaare der Gattung *Seicercus*; taxonomisches Niveau: schwarz = innerhalb *S. burkii*-Komplex, blau = *burkii*-Komplex vs andere *Seicercus*, blau = *Seicercus* vs. *Phylloscopus collybita*.

Für den vollständigen Haplotypen-Datensatz wurden mehrere likelihood-ratio-tests durchgeführt. Das untersuchte Cyt-b-Fragment weist für die gesamte Gattung *Seicercus* eine konstante Substitutionsrate auf, wenn ein einzelner Haplotyp (whis 2651) aus dem Datensatz entfernt wird (likelihood ratio test). Unter Einschluss dieses Haplotyps muss eine konstante molekulare Uhr sowohl für die gesamte Gattung als auch für den *S. burkii*-Komplex verworfen werden. Alle Aufspaltungen zwischen Arten der Gattung *Seicercus* sind nach der Kalibrierung für das untersuchte Cytochrom-b-Fragment (0,0268 TrN-Distanz/ Millionen Jahre; 3.1.1, S. 52) relativ bis sehr alt. Das einzige relativ rezente Ereignis ist die Trennung der Schwesterarten *S. grammiceps* und *S. castaniceps* wahrscheinlich während des späten Pleistozäns. Nur die Trennung zwischen *S. burkii s. str.* und *S. tephrocephalus* ist mit einem Alter von etwa 1,8 Millionen Jahren noch zu Beginn des Pleistozäns anzusiedeln. Alle anderen Linientrennungen sind z. T. wesentlich älter zu datieren. Die meisten Arten des *S. burkii*-Komplexes gehen auf Trennungen vor 2,7 bis 5 Millionen Jahren zurück. Vorläufer des gesamten *S. burkii*-

Komplex dürften sich bereits vor etwa 11 Millionen Jahren von den Vorläufern der beiden anderen Linien (*xanthoschistos* sowie *grammiceps/ castaniceps*) abgespalten haben.

Mehrere MP Analysen mit unterschiedlicher Anzahl einbezogener Taxa wurden durchgeführt, um die Abhängigkeit zwischen CI und der Anzahl der Taxa zu untersuchen. Die kleinste Phylogenie enthält nur 11 Taxa, sämtliche *Seicerus*-Vertreter plus eine Außengruppe, die umfangreichste Phylogenie umfasst 44 Taxa. CI und RI verhalten sich umgekehrt proportional zur Anzahl der Taxa (Abb. 82). Diese Korrelation ist nur für CI signifikant ($r = 0,954$, $p < 0,01$).

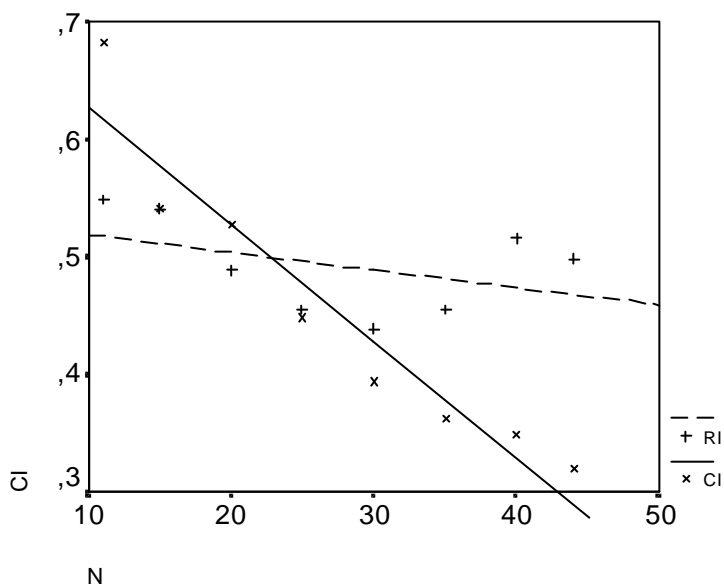


Abb. 82: Korrelation von consistency index (CI, Y-Achse) und Anzahl der Taxa (n, X-Achse) in Maximum Parsimony-Rekonstruktionen; $r_{CI} = 0,954$, $p < 0,01$; $r_{RI} = 0,427$, nicht signifikant.

3.3.2 Bioakustik

3.3.2.1 Akustische Parameter

Anhand ihrer Frequenz- und Zeitparameter lassen sich die Gesänge aller untersuchten Taxa in zwei Großgruppen unterteilen: Gesänge mit niedrigen Frequenzen und engem Frequenzumfang und solche mit höheren Frequenzen und breitem Frequenzumfang. Im Streudiagramm lassen sich die beiden Gruppen als deutlich getrennte Cluster erkennen (Abb. 83 cluster 1, 2). Die Gesänge der beiden Hochlandspezies *S. whistleri* und *S. valentini* liegen in einem engen Frequenzspektrum zwischen 2 und 5 kHz (Abb. 84 a-g), während die Gesänge

von vier Spezies der mittleren und Tieflagen ein breites Spektrum zwischen 2,3 und 7 kHz abdecken. Zu letzterer Gruppe mit Frequenzumfängen bis 4,5 kHz gehören *S. burkii* (Abb. 84 q-t), *S. omeiensis* (Abb. 84 m-p), *S. soror* (Abb. 84 h-l) und *S. tephrocephalus* (Abb. 84 u-w). Eine isolierte Gruppe (cluster 3, Abb. 83) bilden die Gesänge von *S. affinis* (Abb. 84 x-z). Diese zeichnen sich durch ihren extrem niedrigen Frequenzumfang von 2,3 kHz und verhältnismäßig lange Strophen (bis 1,4 s) aus.

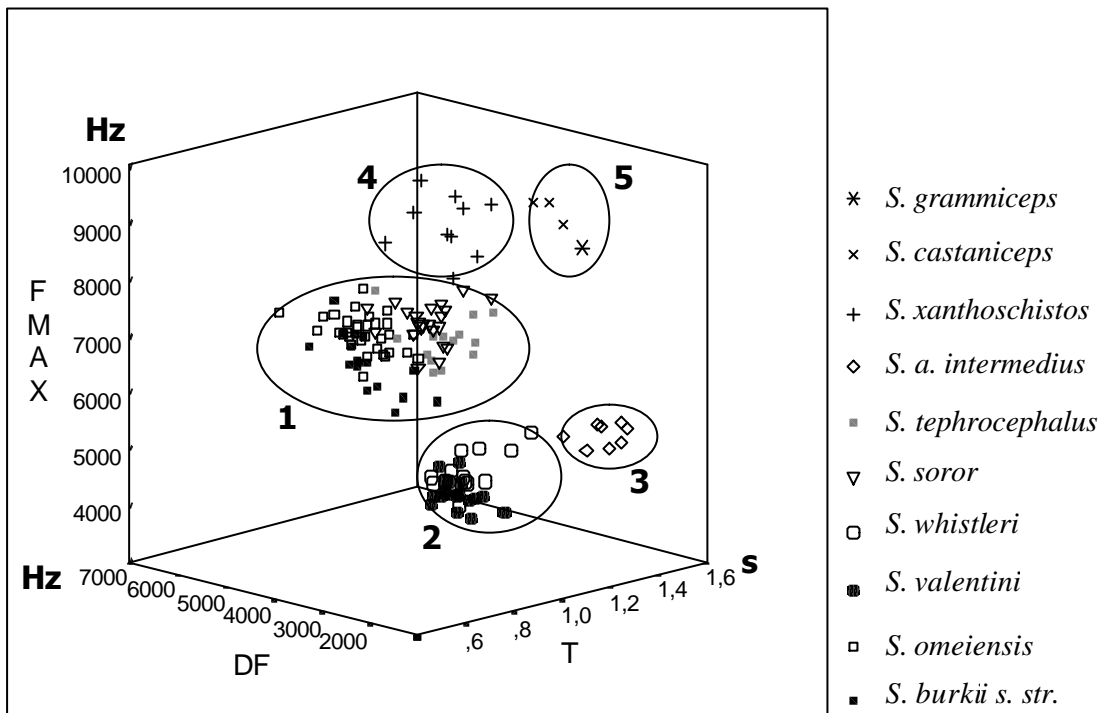


Abb. 83: Akustische Differenzierung innerhalb der Gattung *Seicercus*; Streudiagramm für drei Strophenparameter: Y-Achse: „Maximalfrequenz“ (F_{max}), X-Achse: „Frequenzumfang“ (df), Z-Achse: „Strophenlänge“ (t); Fünf akustische Cluster sind durch Ziffern gekennzeichnet: 1 = *S. burkii*-Komplex, Taxa der Tieflagen und mittleren Höhenstufen, 2 = *S. burkii*-Komplex, Taxa der Gipfelregionen, 3 = *S. affinis intermedius*, 4 = *S. xanthoschistos*, 5 = *S. grammiceps* und *S. castaniceps*.

Tab. 23: Meßwerte verschiedener Frequenz- und Zeitparameter der Reviergesangsstrophe von 7 *Seicercus* Taxa. Parameter: F_{\max} = Maximalfrequenz, F_{\min} = Minimalfrequenz, D_f = Frequenzumfang, t = Dauer.

Taxon	F_{\max} (kHz)	F_{\min} (kHz)	D_f (kHz)	t (s)
<i>S. whistleri</i>	5,05	2,59	2,46	0,89
<i>S. valentini</i>	4,63	2,14	2,44	0,86
<i>S. soror</i>	6,97	2,58	4,38	1,12
<i>S. omeiensis</i>	6,97	2,33	4,65	0,91
<i>S. burkii</i>	6,75	2,73	4,01	0,79
<i>S. tephrocephalus</i>	6,57	2,40	4,17	1,15
<i>S. affinis</i>	5,16	2,94	2,25	1,42

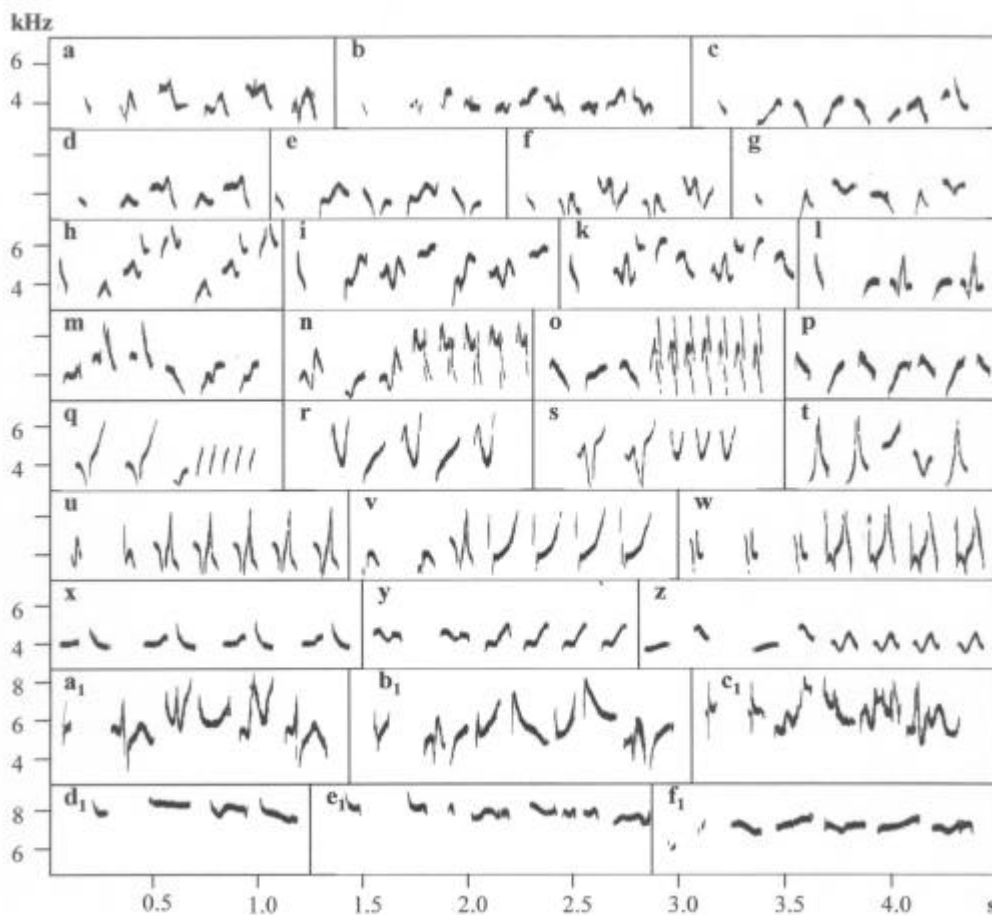


Abb. 84: Reviergesänge der Gattung *Seicercus*. a) - c) *S. whistleri*, 3 Strophen eines Män., J. Martens, Nepal 2001; d) - g) *S. valentini*, China, Jizu Shan, J. Martens 2002, d) - f) 3 Strophen Män. 1, g) Män. 2; h) - l) *S. soror*, China, Longxi-Hongkou Reservat, J. Martens 2002, 4 Strophen eines Män.; m) - p) *S. omeiensis*, J. Martens, China 2002, 4 Strophen eines Män.; r) - u) *S. burkii*, J. Martens, Nepal 2001: r) Män. 1, s), t) Män. 2, t) Män. 3; u) - w) *S. tephrocephalus*, J. Martens, China Omei Shan 2000; x) - z) *S. affinis intermedius*, China, Omei Shan, J. Martens 2000, 3 Strophen eines Män.; a1), b1) *S. xanthoschistos*, J. Martens, Nepal 1988, 3 Strophen eines

Män.; d1), e1) *S. castaniceps*, China, Omei Shan, J. Martens 1998, Män. 1; f1) *S. grammiceps*, J. Scharringa, CD „Birds of Tropical Asia“.

Jedes Speziespaar ist in mindestens zwei der vier Parameter signifikant differenziert, die meisten (11 von 21) in allen vier Parametern (Man-Whitney-U-Test $p < 0,05$; vgl. Tab. 23, Tab. 24). Demnach lassen sich selbst innerhalb der hochfrequenten, breitbandigen Gesänge subtile Unterschiede bezeichnen. So erreichen *S. omeiensis* und *S. soror* signifikant höhere Maximalfrequenzen (7 kHz) als *S. tephrocephalus* (6,6 kHz, Man Whitney-U-Test, $p < 0,001$; vgl. Tab. 23, Tab. 24). Die Strophen von *S. omeiensis* haben zudem einen signifikant niedrigeren Frequenzumfang (4 kHz) und sind kürzer (0,79 s) als die der drei übrigen Spezies mit hochfrequenten Gesängen (Man Whitney-U-Test, $p < 0,05$; vgl. Tab. 23, Tab. 24). Sehr ähnlich sind sich die Gesänge von *S. valentini* und *S. whistleri*, letztere liegen durchschnittlich bei höheren Frequenzen (0,4 kHz höhere Maximal- und Minimalfrequenz, Mann Whitney-U-Test, $p < 0,05$; vgl. Tab. 23, Tab. 24). In Frequenzumfang und Dauer unterscheiden sie sich nicht. Ebenfalls relativ ähnlich sind sich die Gesänge von *S. burkii* und *S. tephrocephalus*. *Seicercus burkii s. str.* hat im Vergleich deutlich kürzere Strophen bei etwas niedrigeren Minimalfrequenzen (Man Whitney-U-Test, $p < 0,001$; vgl. Tab. 23, Tab. 24). Der Unterschied in der Strophenlänge ist durch das Fehlen eines Eingangselementes bei *S. burkii* bedingt. Zwei andere *Seicercus*-Gruppen lassen sich anhand ihrer Gesangsparameter vom *S. burkii*-Komplex abgrenzen. Extrem hohe Frequenzen bei niedrigem Umfang erreichen die Gesänge von *S. grammiceps* und *S. castaniceps* (Abb. 83, cluster 5). Die Gesangsstrophe setzt sich in beiden Arten aus gereihten variablen Pfiffelementen zusammen und fällt bei *S. castaniceps* leicht ab (Abb. 84 d₁ – f₁). Die Gesänge von *S. xanthoschistos* (Abb. 84 a₁-c₁) liegen im Frequenzspektrum zwischen denen des *S. burkii*-Komplexes und den hochfrequenten Pfiffreihen von *S. grammiceps* und *S. castaniceps* (Abb. 83, cluster 4).

Tab. 24: Ergebnisse Mann Whitney-U-Test, verschiedene Strophenparameter von *Seicercus*-Gesängen. Fett gedruckt: hochsignifikanter Unterschied ($p < 0,001$); normal gedruckt: signifikanter Unterschied ($p < 0,05$).

Taxon	<i>Whistleri</i>	<i>valentini</i>	<i>soror</i>	<i>omeiensis</i>	<i>burkii</i>	<i>tephrocephalus</i>
<i>valentini</i>	Fmax, Fmin					
<i>soror</i>	Fmax, df, t	Fmax, Fmin Df, t				
<i>omeiensis</i>	Fmax, Fmin Df	Fmax, df Fmin, t	Fmin, t Df			
<i>burkii</i>	Fmax, df Fmin, t	Fmax, Fmin df, t	t Fmin, df	Fmin, df, t		
<i>tephrocephalus</i>	Fmax, Fmin df, t	Fmax, Fmin df, t	Fmax Fmin	Fmax, df, t	Fmin, t	
<i>affinis</i>	Fmin, t df	Fmax, Fmin t, df	Fmax, Fmin df, t	Fmax, Fmin df, t	Fmax, df, t Fmin	Fmax, Fmin df, t

Mittels Diskriminanzanalyse lassen sich diese fünf akustischen Cluster ebenfalls feststellen (Abb. 85). Herangezogen wurden hierfür ebenfalls die Parameter F_{\max} , df und t, in der Analyse verwendet wurden die ersten 3 kanonischen Diskriminanzfunktionen. F_{\max} korreliert am stärksten mit Funktion 1, df mit Funktion 2 und t mit Funktion 3. In der Diskriminanzanalyse wurden 89,2% aller Fälle korrekt klassifiziert. Die genaueste Klassifizierung (100% korrekt für alle Werte) erreichen die Meßwerte der Strophen von *S. whistleri*, *S. valentini*, *S. affinis*, *S. xanthoschistos* und *S. castaniceps* (der einzige Datenpunkt für *S. grammiceps* wurde hierfür mit denen für *S. castaniceps* gepoolt). Ungenauer fällt die Klassifizierung innerhalb Cluster 1 aus. Die Taxa der Mittel- und Hochlagen mit breitbandigen Gesängen lassen sich gegeneinander weniger genau abgrenzen (75% korrekte Zuordnung für *S. omeiensis* bis 94% korrekte Zuordnung für *S. burkii*). Eine genauere Auflösung dieses Clusters mittels akustischer Parameter wurde daher für Trillerstrophen versucht (s.u. „Trillerstrophen“)

Kanonische Diskriminanzfunktion

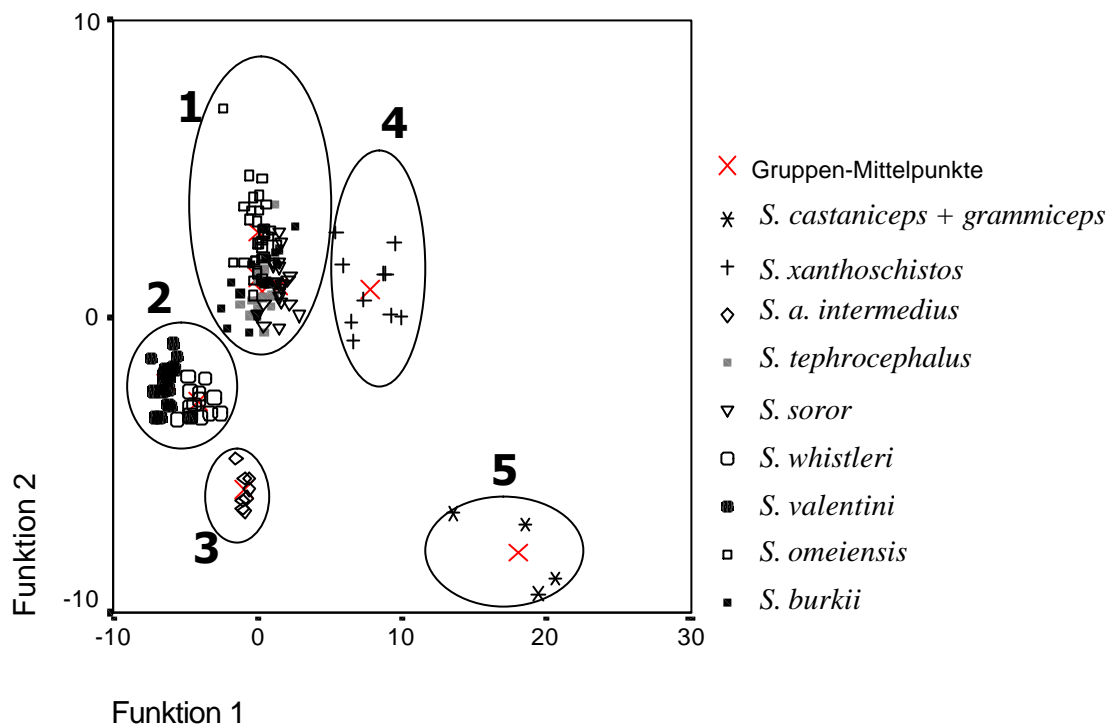


Abb. 85: Akustische Differenzierung innerhalb der Gattung *Seicercus*; Diskriminanzanalyse anhand der Strophenparameter „Maximalfrequenz“ (F_{\max}), „Frequenzumfang“ (df), „Strophenlänge“ (t); akustische Cluster: siehe Abb. 83.

3.3.2.2 Strophenyntax

3.3.2.2.1 Eingangelement

Manche *Seicercus*-Spezies beginnen ihre Strophen mit einem spezifischen Eingangelement (*S. whistleri*, *S. valentini* und *S. soror*). Deren Strophen beginnen stets mit einem kurzen, klickähnlichen Element, das in seiner Frequenz mehr oder weniger steil abfällt (Abb. 86 a-d). *Seicercus soror* leitet die Strophe mitunter mit arttypischen Rufen ein (Abb. 86 e). Die Männ. von *S. tephrocephalus* besitzen ein Repertoire an zwei bis drei einleitenden Elementen, kombiniert oder gereiht (Abb. 86 f). Diese Elemente liegen bei niedrigen Frequenzen im Vergleich zur Gesamtstrophe, sind deutlich frequenzmoduliert (oft enge, nach oben offene Haken). Häufig werden Strophen auch mit Doppelklick-Rufen eingeleitet (Abb. 86 g). Diese Rufe können modifiziert sein, so dass sie einen charakteristischen Eingangelementtyp bilden (Abb. 86 w). Manche Männ. von *S. omeiensis* singen ebenfalls Strophen mit vorgeschalteten

Rufen (Abb. 86 i). Ausdrücklich sei betont, dass diese Rufe einleitender Bestandteil der Strophe sind, und dass es sich hier nicht um in Rufreihen eingestreute Strophen handelt. Dies zeigt der stets gleiche geringe zeitliche Abstand zwischen einleitendem Ruf und nachfolgendem Strophenteil - die Pausen zwischen Rufen in Rufreihen sind deutlich länger. Die Strophen von *S. affinis* und *S. burkii s. str.* weisen keine Eingangselemente auf (Abb. 86 k, l).

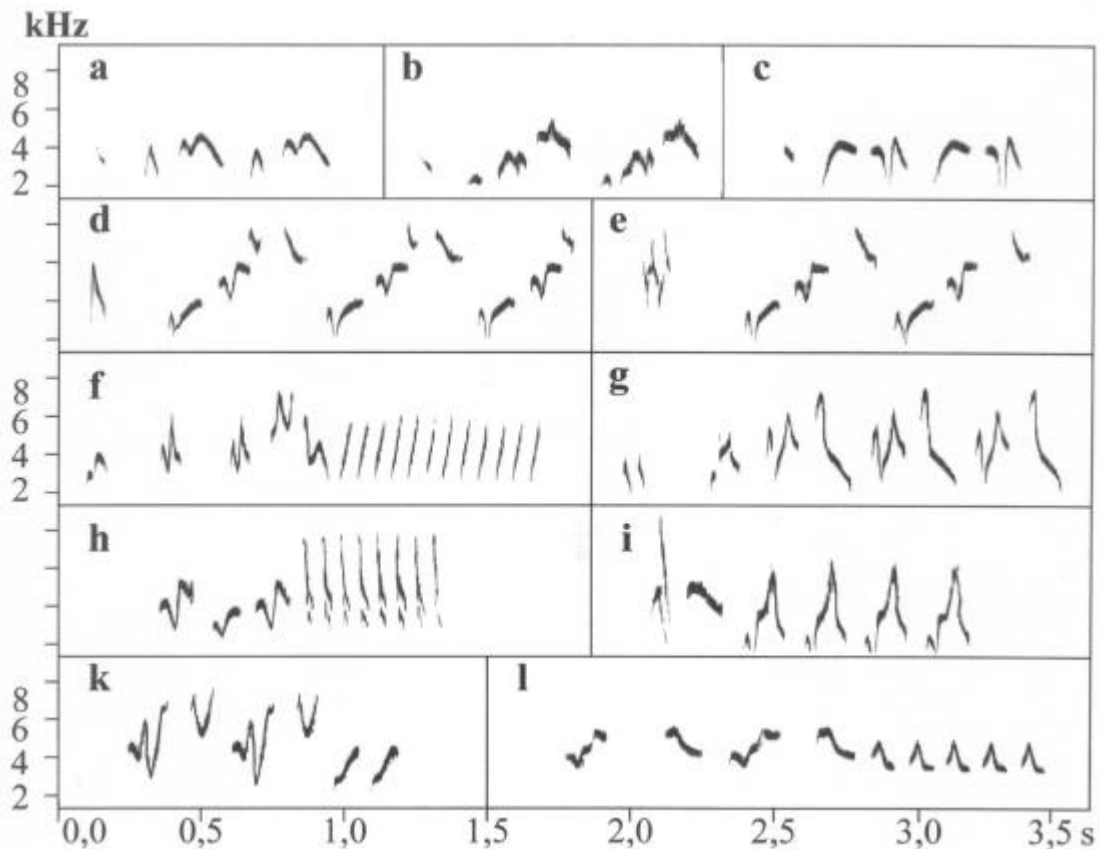


Abb. 86: Eingangselemente der Reviergesangsstrophe im *S. burkii*-Komplex; a)-c) kurzer Klick, abfallend, enger Frequenzumfang: *S. whistleri* (a, b), *S. valentini* (c); d) kurzer Klick, Haken, breiter Frequenzumfang, *S. soror*; e) Ruf, *S. soror*; f) mehrfach moduliert, Repertoire, *S. tephrocephalus*; g) Ruf, *S. tephrocephalus*; kein Eingangselement: h) *S. omeiensis*, k) *S. burkii*, l) *S. affinis*; i) Ruf, *S. omeiensis*.

3.3.2.2 Syntaxtypen

Die Syntaxkategorien für die Strophen der sieben *Seicercus*-Taxa beziehen das Eingangselement nicht ein. Strophentypen innerhalb des *S. burkii*-Komplexes weisen zwei grundlegende Syntaxmuster auf: Wiederholung von Elementgruppen und Triller. Eine Strophe kann aus beiden Komponenten oder auch aus verschiedenen Trillern bzw. Gruppen

zusammengesetzt sein. Die Syntaxstrukturen der Strophe können folglich wesentlich komplexer sein als die zwei Grundmuster „Gruppen“ und „Triller“.

Innerhalb *S. burkii* können mindestens 11 Syntaxstrukturen der Gesangstrophe unterschieden werden.

1. Gruppe, 2 Elemente: AB AB (Abb. 87 a)

Eine Gruppe aus zwei Elementen wird wiederholt

2. Gruppe, 3 und mehr Elemente: ABC(D) ABC(D) (Abb. 87 b)

Eine Gruppe aus drei (oder mehr) Elementen wird wiederholt

3. aufsteigend: ABC ABC (Abb. 87 c)

Mindestens drei Elemente bilden eine Gruppe, die nachfolgenden Elemente liegen bei höheren Frequenzen als die vorangegangenen ($F_{\max} A < F_{\max} B < F_{\max} C$). Diese Gruppe wird wiederholt.

4. Doppelgruppe: AB AB CD CD (Abb. 87 d)

Die Strophe setzt sich aus zwei Abschnitten wiederholter Gruppen zusammen

5. Gruppe BB (Doppelement): AB AB CC (Abb. 87 h)

Ein gruppierter Abschnitt ist kombiniert mit einem einmal wiederholten Element. Das Doppelement kann die Strophe auch einleiten (AA Gruppe).

6. Gruppe + Triller: AB AB cccccc (Abb. 87 e)

Die Strophe setzt sich zusammen aus einem gruppierten Abschnitt und einem Triller. Die Gruppe setzt sich meist (nicht immer) aus zwei Elementen zusammen, der Triller steht immer am Schluss der Strophe.

7. Triller: A A A A A (Abb. 87 f)

Ein einzelnes Element wird wiederholt.

8. Doppeltriller: AAAA BBBB (Abb. 87 g)

Die Strophe setzt sich aus zwei Trillern zusammen. Meist besteht einer der beiden Triller nur aus zwei Elementen (AA + Triller).

9. zentraler Triller: Gruppe TTTT Gruppe (Abb. 87 h)

10. AA B CCCCC (Abb. 87 i)

Kombination aus einem Doppelement, einem Übergangselement und einem Triller.

11. komplex

Die Strophe setzt sich aus mehreren unterschiedlichen Elementen in nicht regelmäßiger Syntax zusammen.

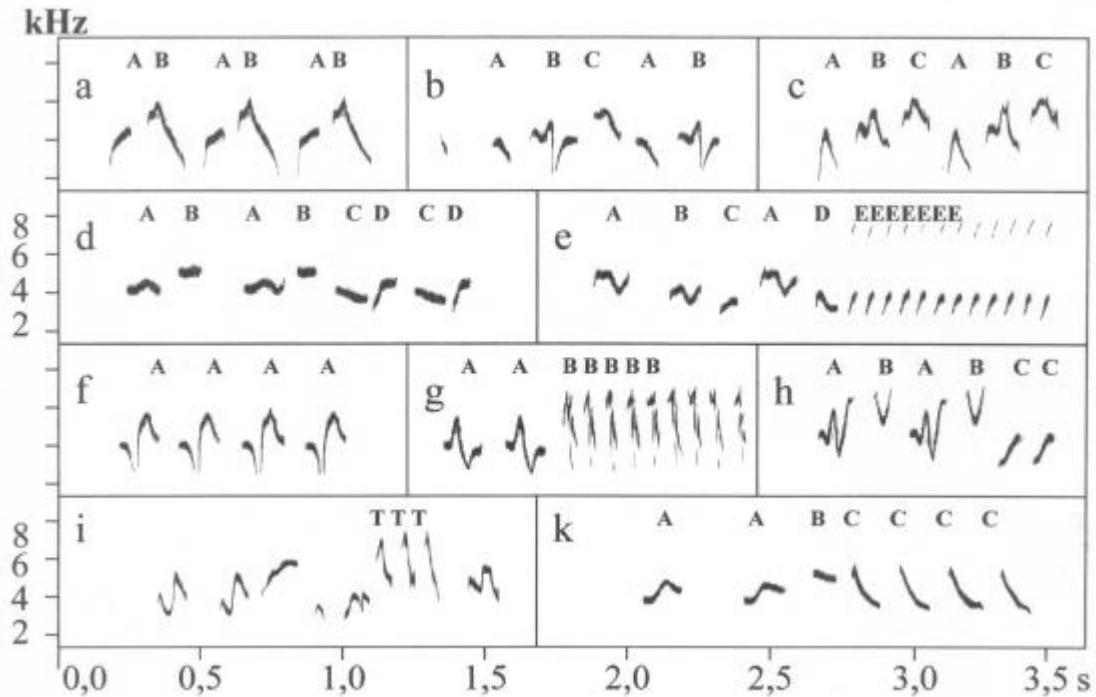


Abb. 87: Syntaxformen im *S. burkii*-komplex; a) Zweier-Elementgruppen; b) Dreier-Elementgruppen; c) aufsteigende Gruppen; d) Doppelgruppen; e) Gruppe + Triller; f) einfacher Triller; g) Doppeltriller; h) Gruppe + Doppelelement; i) Mittel-Triller; k) AABCCCC.

3.3.2.2.3 Trillerstrophen

Ein Triller im engeren Sinne zeichnet sich durch die schnelle und mehrfache Wiederholung eines kurzen Elementes aus, wie z.B. in Syntax 6, 7, 8, 9 und 10. Ich beziehe in die Kategorie "Trillerstrophen" sämtliche phrasierten Strophen ein, wie z.B. in Syntax 5, weil selbst die einfache Wiederholung eines langen Elements bezeichnend für die Gruppe der "Trillersänger" im *Seicercus burkii*-Komplex ist. Bei *S. whistleri*, *S. valentini* und *S. soror* kommen auch solche Strophen i.d.R. nicht vor. Diese Syntax wurde nur bei je einem Männchen von *S. valentini*, bzw. *S. whistleri* gefunden (Abb. 88).

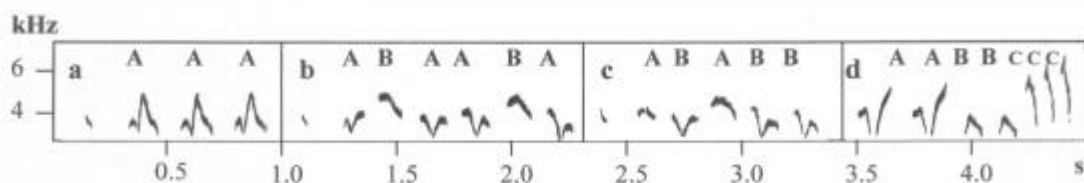


Abb. 88: Seltene Strophentypen zweier Arten der Hochlagen, *S. whistleri* und *S. valentini*, und von *S. omeiensis*; a) einfacher Triller von *S. valentini*, China, Omei Shan Golden Summit, J. Martens 25. 5. 2000; b), c) 2 Strophen von *S. whistleri* mit Doppelelementen, Nepal, J. Martens 13. 4. 2001; d) dreifacher Triller von *S. omeiensis*, China, Labahe Schutzgebiet, J. Martens 2002, Män. 4.

Das Repertoire an Trillerelementen ist für jedes Taxon relativ übersichtlich und läßt verschiedene Elementtypen erkennen (siehe Abb. 89).

- **Typ A:** Steil abfallende, kurze Elemente mit breitem Frequenzumfang.
- **Typ B:** Abfallende Elemente mit mehr oder weniger deutlich nach unten offenem Haken.
- **Typ C:** aufsteigende Elemente mit breitem Frequenzumfang, oft mit Haken oder Modulation.
- **Typ D:** gedehnte, v-förmige Elemente.
- **Typ E:** kurze aufsteigende Elemente, niedriger Frequenzumfang.

Die Typen F - I lassen sich in keine der Kategorien einordnen und kommen nur vereinzelt vor. Die Elementtypen A - B kommen in den Trillerstropfen aller vier Taxa der zweiten Gruppe vor. Es lassen sich zwar in Feinheiten Unterschiede erkennen, z.B. beginnen die Elemente vom Typ D bei *S. tephrocephalus* oft mit einem steilen Abstrich, bei *S. affinis* wirken die einzelnen Elemente durch den geringen Frequenzumfang der Strophe etwas gestaucht. Die Repertoires an Trillerelementen der betreffenden Arten unterscheiden sich nicht grundlegend, die Elementformen stimmen im Gegenteil sogar überraschend gut überein.

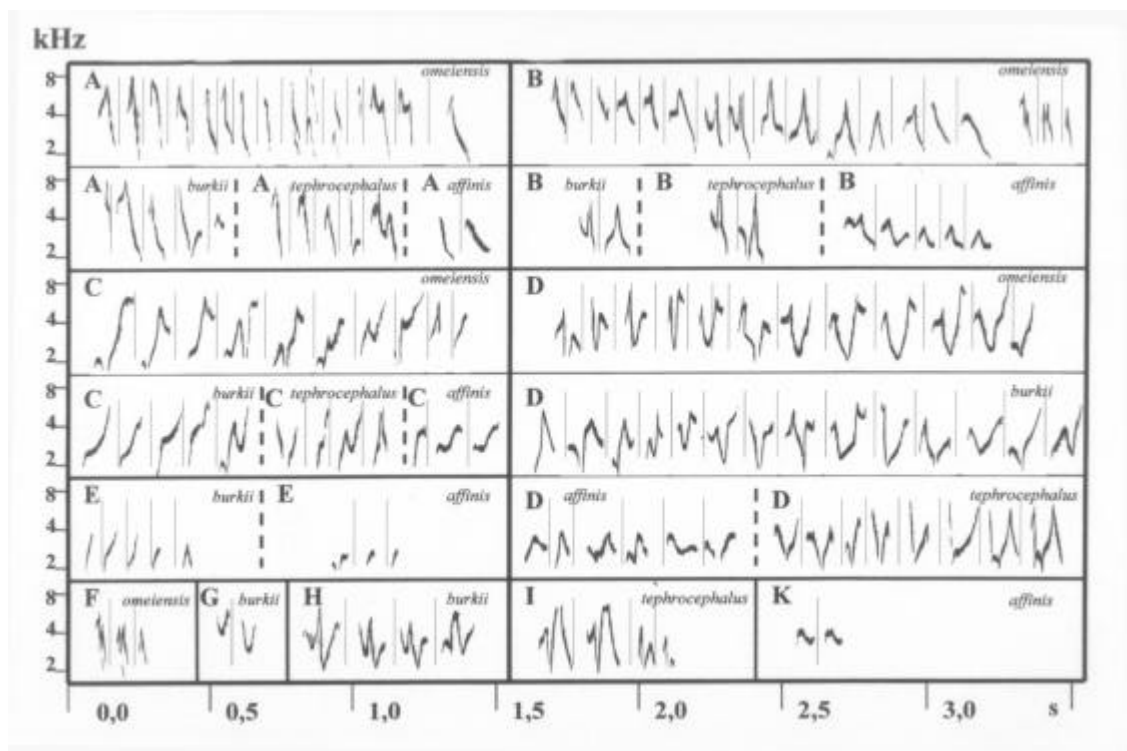


Abb. 89: Trillerelemente in Reviergesängen des *S. burkii*-Komplexes.

Auch in Frequenz- und Zeitparametern lassen sich die Triller nicht gut unterscheiden. Die Unterschiede in Maximal- und Minimalfrequenz entsprechen den Unterschieden in der Gesamtstrophe. *Seicercus tephrocephalus* hat relativ lange Triller, *S. burkii* und *S. omeiensis* die kürzesten (Tab. 25). Die mittlere Dauer des einzelnen Elements liegt zwischen 0,10 und 0,13 s. Die mittlere Trillerfrequenz liegt zwischen 7,8 und 10 Elementen pro Sekunde (*S. burkii s. str.* vs. *S. tephrocephalus*, Tab. 25). Extremwerte liegen zwischen maximal 19 und minimal 4 El./ s, die Trillerfrequenz f_{mod} nimmt erwartungsgemäß mit ansteigender Elementdauer ab. Auffällig sind die extrem langen und schnellen Triller von *S. tephrocephalus*, gut abzugrenzen von den langsameren Trillern anderer Taxa (Abb. 90). Mittels Diskriminanzanalyse lassen sich die 4 Trillersänger nicht gegeneinander abgrenzen. Verwendet wurden hierfür die ersten 3 kanonischen Diskriminanzfunktionen mit den Parametern F_{max} , t und F_{mod} , wobei die stärksten Korrelationen zwischen F_{max} und Funktion 1, sowie zwischen t bzw. F_{mod} und Funktion 2 vorliegen. Nur 54,5% aller Fälle wurden in der Diskriminanzanalyse korrekt klassifiziert.

Tab. 25: Meßwerte verschiedener Frequenz- und Zeitparameter von Trillerparts der Reviergesangstrophe von 4 *Seicercus* Taxa. Parameter: F_{max} = Maximalfrequenz, F_{min} = Minimalfrequenz, D_f = Frequenzumfang, t = Dauer, t_e = Dauer eines Elements, F_{mod} = Trillerfrequenz (in Elemente pro Sekunde).

Taxon	F_{max} (kHz)	F_{min} (kHz)	D_f (kHz)	t (s)	t_e (s)	F_{mod} (el./s)
<i>S. omeiensis</i>	7,02	2,75	4,27	0,55	0,121	7,9
<i>S. burkii</i>	6,33	2,84	3,50	0,54	0,107	9,2
<i>S. tephrocephalus</i>	6,40	2,56	3,84	0,70	0,131	9,9
<i>S. affinis</i>	4,92	2,88	2,04	0,63	0,115	9,0

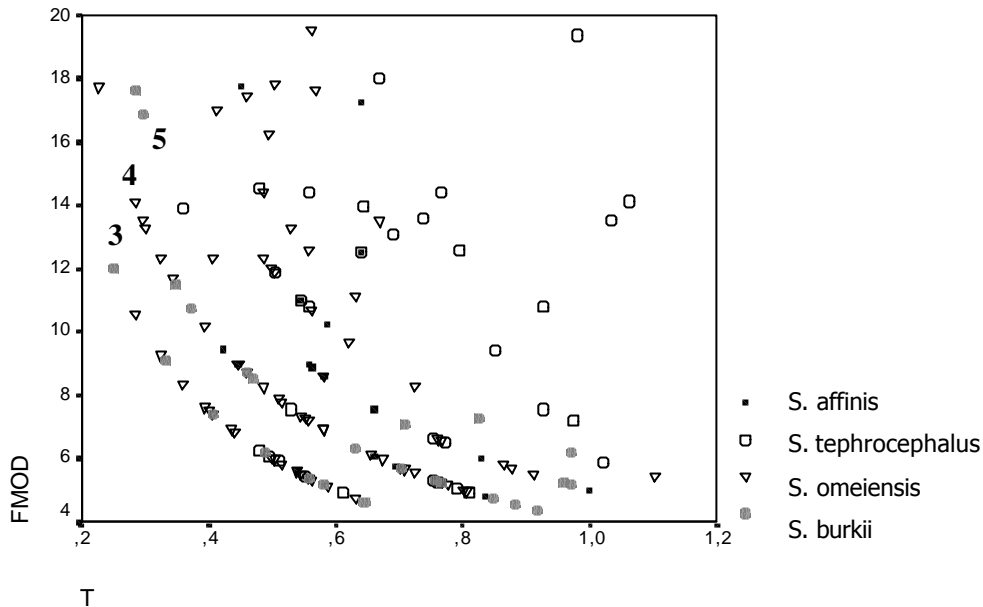


Abb. 90: Differenzierung von Trillerstrophen im *S. burkii*-Komplex. Streudiagramm anhand der Parameter „Trillerfrequenz“ ($F_{\text{mod}} = \text{Elemente/ Sekunde}$, Y-Achse) und „Dauer des Trillers“ (t); Datenpunkte verlaufen in konzentrischen Kurven, Punkte auf einer Kurve besitzen den gleichen Wert für $z = \text{Anzahl der Trillerelemente}$ (für 3-5 Elemente im Diagramm angegeben).

3.3.2.3 Repertoirs

Die Gesänge innerhalb des *burkii*-Komplexes sind Repertoire gesänge. Jedes Män. beherrscht viele Strophentypen, ein Män. bis zu 27 (*S. omeiensis*). Diese werden oft in einer mehr oder weniger fixen Reihenfolge vorgetragen, also mehrere Strophentypen zu einer Folge kombiniert. Abb. 91 zeigt das komplette Repertoire eines Män. von *S. burkii s. str.*. Ein Großteil dieses Repertoirs besteht aus Strophen mit zwei alternierenden Elementen, Syntax 1 (11 von 19 Strophentypen). Die Reihenfolge der Strophentypen entspricht der Abfolge im Repertoire. Während einer Gesangspassage von etwa 15 Minuten sang das Män. die Strophentypen in folgender Reihenfolge: (vgl. Abb. 91)

abbcdeffghhiklmnopqrst-abcdeffghhiklmnopqrst-

ababcdeffghhiklmnopppqrstt-abbccdefef ... (Abbruch der Aufnahme) ...

nopopqrst-abbcddefghiklmnopqrst-aabc ... (Ende der Aufnahme)

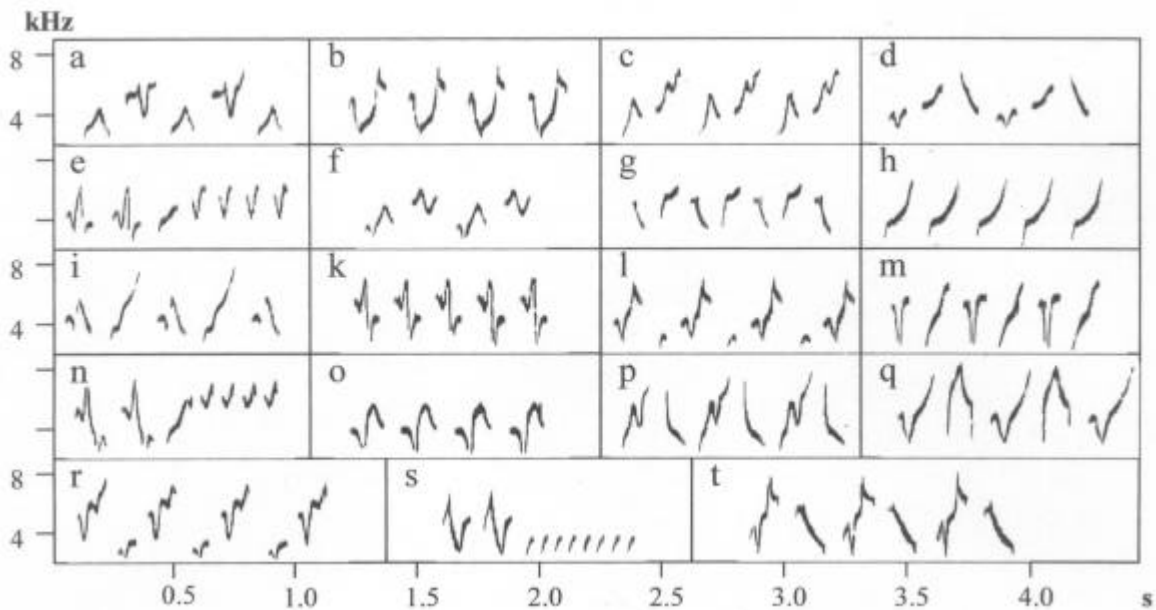


Abb. 91: Reviergesang von *S. burkii s. str.*, Repertoire eines Män., Nepal, Mure Hurure 2100 m, J. Martens 1988; Reihenfolge der Strophentypen entspricht ihrer Abfolge in der aufgenommenen Gesangspassage.

Wenn auch in der vortragenen Folge manche Strophen oder Strophenkombinationen zweimal hintereinander gesungen werden (z.B. bb oder bcbc) bleibt die Leserichtung und Reihenfolge der Strophentypen während der gesamten 15 Minuten Gesang exakt die gleiche. In entsprechend langen Tonaufnahmen findet man auch bei den anderen Taxa fixe Abfolgen von Strophentypen im Repertoire.

3.3.2.3.1 Zusammensetzung des Repertoirs

Die verschiedenen Taxa des *burkii*-Komplexes lassen sich aufgrund ihres Repertoirs an Strophentypen mit unterschiedlicher Syntax in zwei Großgruppen aufteilen. In der ersten fehlen Trillerstrophen im Repertoire. Hierzu gehören *S. whistleri*, *S. valentini* und *S. soror*. Triller bzw. Doppелеlemente singen diese fast nie oder nur in Einzelfällen (Abb. 92). Das Repertoire aller drei Arten bestehen zu über 95% aus gruppierten Strophentypen. Im gesamten untersuchten Tonmaterial fand sich eine einzige Trillerstrophe von *S. valentini* (Abb. 88 a), zwei bei *S. whistleri* (Abb. 88 b, c) und bei *S. soror* gar keine. Auffällig ist, dass *S. soror* häufig aufsteigende Gruppen verwendet (Abb. 84 h, i). Fast die Hälfte des untersuchten Repertoirs von *S. soror* setzt sich aus Strophen dieser Syntax zusammen (Abb. 92, Syntax 3).

Die Gesänge der zweiten Gruppen sind durch Triller bzw. Doppelemente charakterisiert. Solche beherrschen *S. omeiensis*, *S. burkii s. str.*, *S. tephrocephalus* und *S. affinis*. Sind sich diese vier Taxa im Grundmuster des Gesanges sehr ähnlich, so finden sich in der Zusammensetzung ihrer Repertoires durchaus Unterschiede. Je etwa 50% des Repertoires von *S. burkii s. str.* und *S. tephrocephalus* machen gruppierte Strophen ohne Trillerstrukturen aus (Abb. 92). Dies ist deutlich mehr als bei *S. omeiensis* und *S. affinis* (nur etwa 20% gruppierte Strophen, Abb. 92). Das Repertoire an Syntaxformen von *S. tephrocephalus* ist gegenüber den anderen Taxa der zweiten Gruppe reduziert (Abb. 92). Gänzlich fehlen die charakteristischen Strophentypen 8, 9 und 11.

Von den Gesängen aller Taxa des *burkii*-Komplexes unterscheiden sich jene der anderen *Seicercus*-Spezies deutlich. Bei *S. xanthoschistos* überwiegen Strophentypen mit komplexem Aufbau, die keine reguläre Struktur, Wiederholungen jedwelcher Art, erkennen lassen (Abb. 92). Ein Män. beherrscht bis zu 18 Strophentypen, ein komplettes Repertoire eines *S. xanthoschistos* zeigt Abb. 93. Alle Männ. begannen nahezu jede Strophe mit einem kurzen Eingangselement, ähnlich denen von *S. soror*. Die individuelle Gesangsvariation von *S. castaniceps* ist deutlich geringer ausgeprägt, verschiedene Syntaxtypen sind nicht erkennbar. Die Strophen zeigen stets die Struktur einer abfallenden Pfiffreihe (Abb. 84 d₁-e₁). Von *S. grammiceps* lagen nur wenige Strophen eines einzigen Män. vor, die denen von *S. castaniceps* in Syntax, Frequenzwerten und Elementtypen ähneln (Abb. 84 f₁).

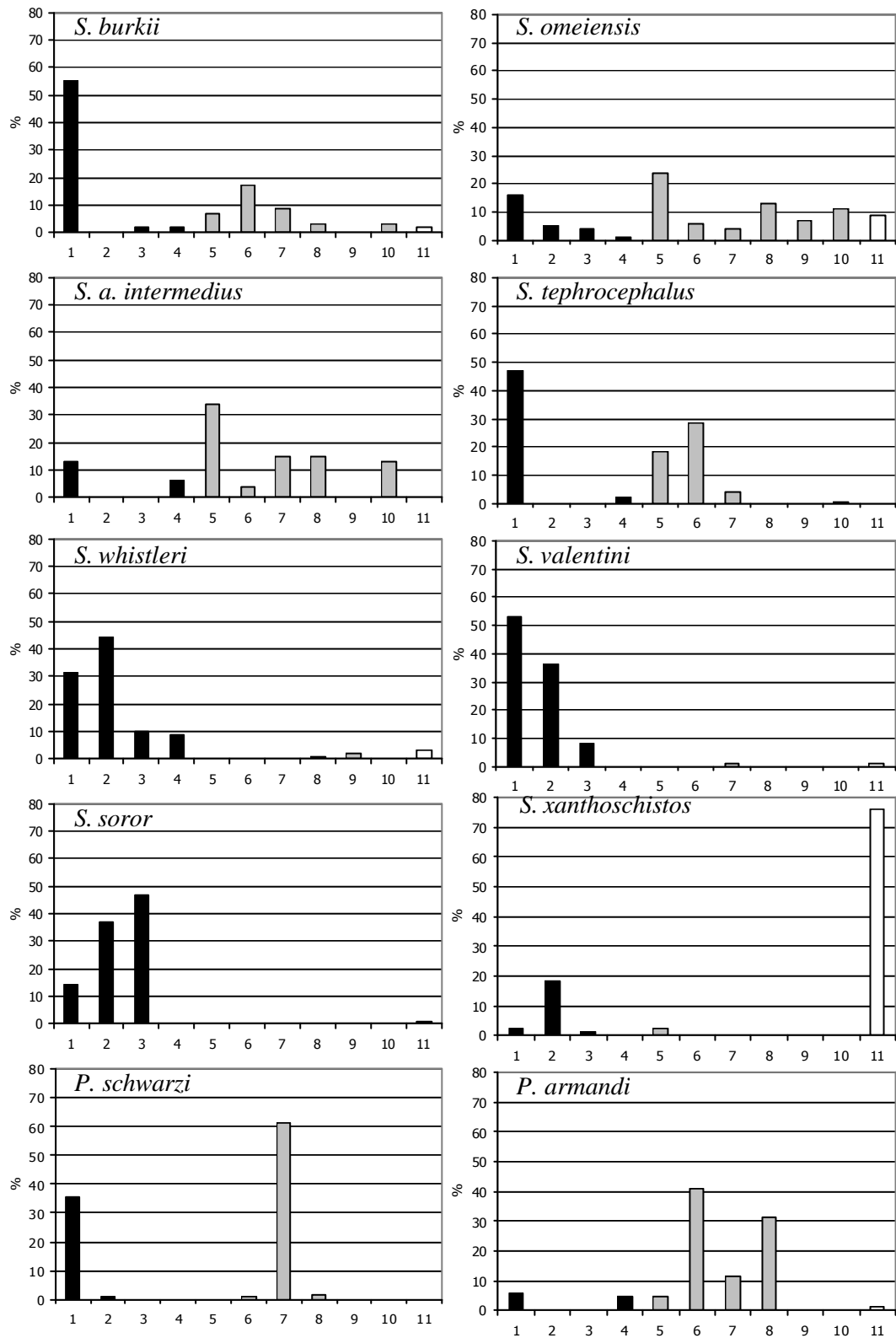


Abb. 92: Zusammensetzung des Repertoirs verschiedener *Seicercus*- und *Phylloscopus*-Taxa bezüglich 11 Typen der Strophensyntax; Balken: schwarz = nur Elementgruppen; grau: Syntax mit Trillerstrukturen; 11 (weiß) = komplexe, nicht regelmäßige Syntax.

3.3.2.3.2 Vergleich mit Repertoirs von Vertretern der Gattung *Phylloscopus*

Übereinstimmungen in Gesangsrepertoirs innerhalb des *burkii*-Komplexes und *Phylloscopus*-Spezies finden sich zunächst im häufigen Vorkommen von Trillerstrukturen, meist einfache, aber auch doppelte und mehrfache Triller. Große Ähnlichkeiten in Syntaxtypen und Elementtypen zu *Seicercus*-Gesängen finden sich bei *Phylloscopus schwarzi* und *P. armandii*. Die Repertoirs von *P. schwarzi* setzen sich überwiegend aus einfachen Trillerstrophen sowie Strophen mit Zweier-Elementgruppen zusammen (Typ 7 und, Typ 1, Abb. 92). Das individuelle Repertoire eines Män. ist in Abb. 94 gezeigt. Im Gegensatz zu diesen reduzierten Repertoirs kommen bei *P. armandii* fast sämtliche Trillerstrophentypen, sowie seltener Strophen mit ausschließlich Elementgruppen vor (Abb. 92). Besonders häufig sind Kombinationen von Gruppen und Trillern (Typ 6, Abb. 92) sowie Doppeltriller (Typ 8, Abb. 92). Das Repertoire eines *armandii*-Män. zeigt Abb. 95. Beide Arten (*P. schwarzi* und *P. armandii*) leiten ihre Strophen stets mit zwei bis drei Rufen ein (Abb. 94, Abb. 95).

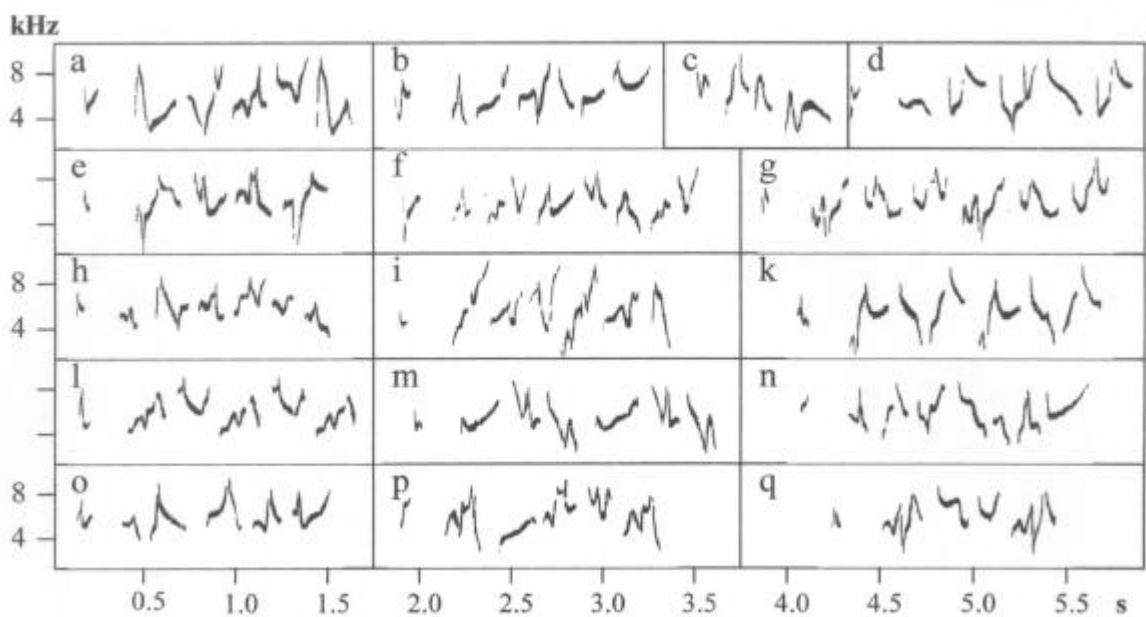


Abb. 93: Reviervesang von *S. xanthoschistos*, Repertoire eines Män., Nepal, Chichila 2000 m, J. Martens 1988 (siehe Text).

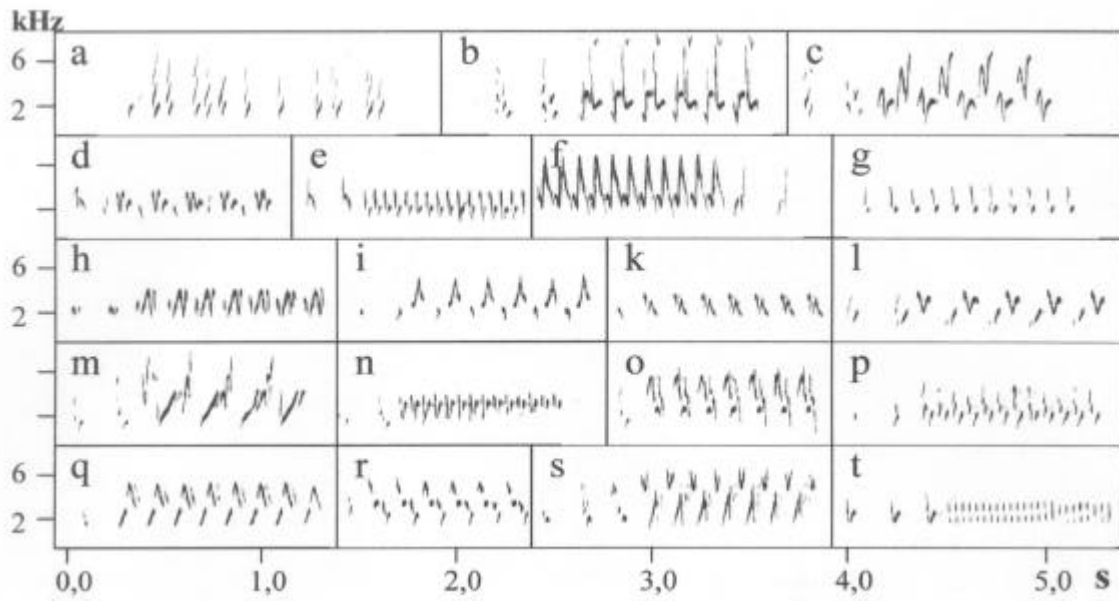


Abb. 94: Lautäußerungen von *P. schwarzi*, a) Rufserie, Chechzir Reservat, 25 km S Chabarovsk, J. Martens, 1990; b) – t) Repertoire eines Män., Ost-Sibirien, Sikohte Alin, Oblatschnaja Region, M.P. 1996.

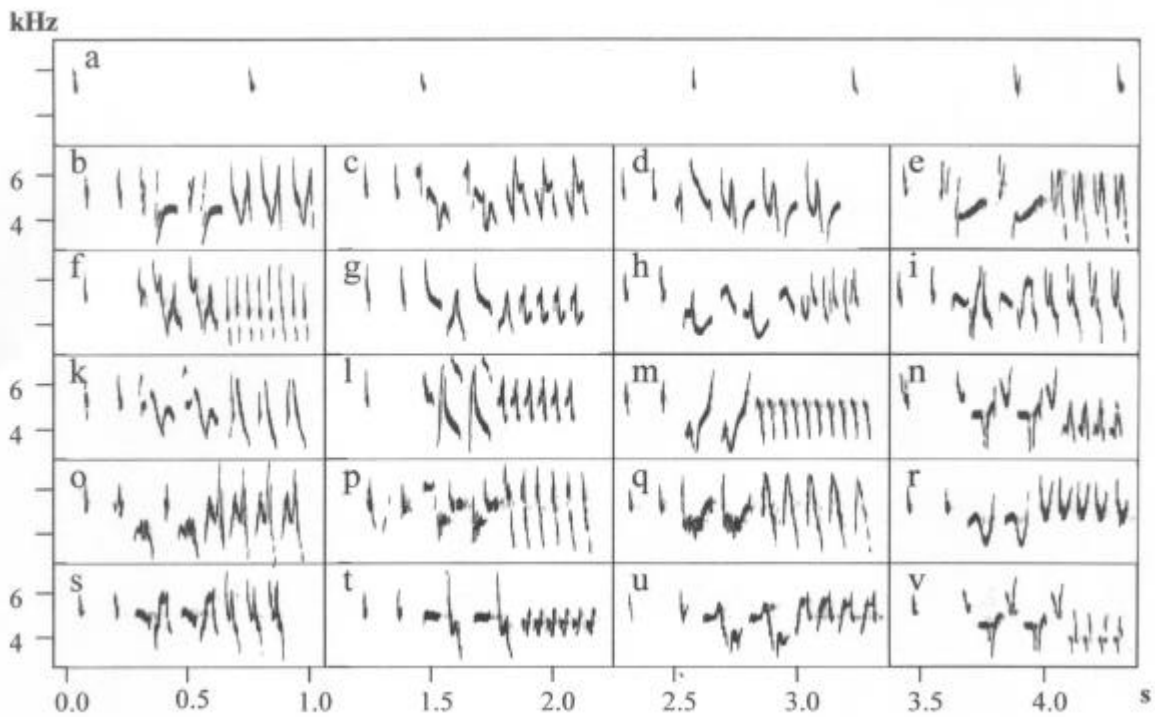


Abb. 95: Lautäußerungen von *P. armandi*, a) Rufserie, China, Qinling, Houzhenzhi, J. Martens 18. 6. 1997; b) – v) Repertoire eines Män., China, Qinling, Houzhenzhi, J. Martens 6. 5. 2002.

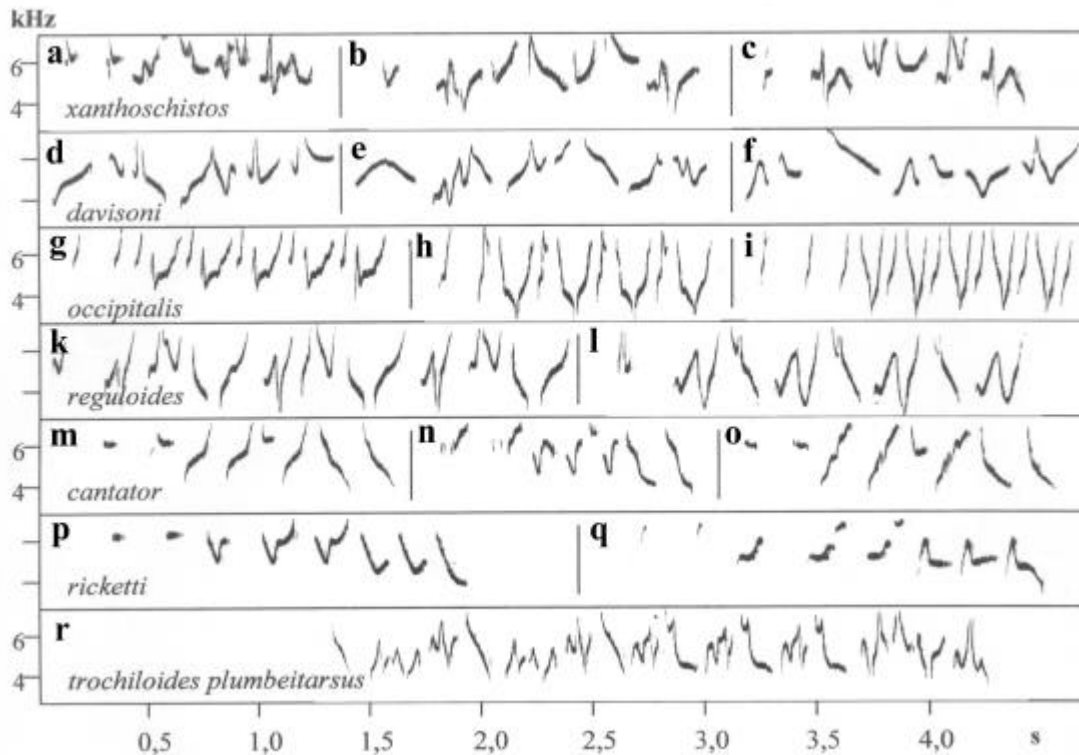


Abb. 96: Reviergesänge innerhalb der *Phylloscopus reguloides*-Gruppe; a-c) *Seicercus xanthoschistos*, Nepal; d-f) *Phylloscopus davisoni*, China; g-i) *P. occipitalis*, Nepal; h, l) *P. reguloides*, China; m-o) *P. cantator*, China; p, q) *P. ricketti*, China; r) *P. trochiloides plumbeitarsus*, Ost-Sibirien; alle Aufnahmen J. Martens außer r) M.P. 1996.

Der Gesang von *S. xanthoschistos* hingegen ähnelt dem von *P. davisoni* aus der *reguloides*-Gruppe (Abb. 96 a-c, d-f). Im Gegensatz zu *S. xanthoschistos* weisen die Repertoirs von *P. davisoni* einen geringen Anteil an Trillerstrophen auf. Ein Eingangselement fehlt den Strophen von *P. davisoni*. Im Gegensatz zu den komplexen Strophen der letztgenannten Taxa ist die regelmäßige Gesangsstruktur von *P. occipitalis* und *P. reguloides* gekennzeichnet durch wiederholte Elementgruppen von zwei oder drei breitbandigen Elementen (Abb. 96 g-l). Eingangselemente sind in beiden Taxa vorhanden, bei *P. occipitalis* bildet das kurze, oft mehrfach gereichte Eingangselement fast stets das zweite Element der Gruppe (Syntax AAABABABA, Abb. 96 g-i). Die Gesänge von *P. cantator* und *P. ricketti* fallen in ihrer Maximalfrequenz mehr oder weniger deutlich ab (Abb. 96 m-q). Beide leiten die Strophe mit je zwei kurzen Pfiffen oder Klicks ein. *Phylloscopus ricketti* singt ausnahmslos Trillerstrophen, während bei *P. cantator* auch Strophen mit Syntax „AABCCC“ vorkommen (Typ 10, Abb. 96 m). Der dem *P. reguloides*-Komplex nahestehende *P. trochiloides* singt lange Strophen, die sich aus mehreren Abschnitten aus unterschiedlichen wiederholten

Elementgruppen zusammensetzen (Abb. 96 r). Gesänge aller Taxa der *P. reguloides*-Gruppe (inclusive *S. xanthoschistos*) sind in ihren Frequenzspektren homogen. Sie sind breitbandig mit hohen Maximalfrequenzen bis zu 9 kHz und von 1,2 bis 2,5 s Länge. Anhand dieser Strophenparameter lassen sich im Streudiagramm keine Cluster voneinander abgrenzen (Abb. 97).

Auf eine Beschreibung der Gesänge aus der *P. proregulus*-Gruppe sowie des *P. collybita*-Komplexes wird hier aufgrund der detaillierten Charakterisierung bei Martens (1998) sowie Martens (1980) und Helbig et al. (1996) verzichtet.

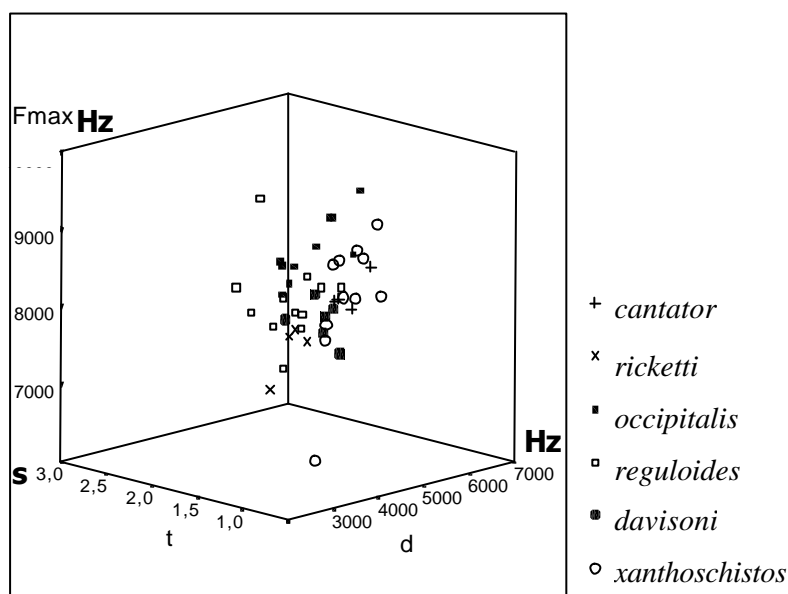


Abb. 97: Akustische Differenzierung innerhalb der *P. reguloides*-Gruppe;

3.3.2.4 Character tracing

Für das Character Tracing wurde eine Datenmatrix von 6 Gesangsmerkmalen (Tab. 32, Anhang) zunächst i) auf eine molekulare Phylogenie aller zehn untersuchten *Seicercus*-Arten (Abb. 78) und ii) auf die molekulare Phylogenie für 25 *Seicercus* und *Phylloscopus*-Taxa (Abb. 79) projiziert. Da die tiefen Aufspaltungen zwischen den einzelnen Großgruppen in beiden Rekonstruktionsverfahren nur schlecht gesichert sind, wurden sie im zweiten Character Tracing als Polytomien behandelt (Funktion „collaps branch“, McClade 3.0). Ebenso wurde im ersten Tracing entsprechend der ML-Phylogenie die Gruppe *S. whistleri*, *S. valentini*, *S. soror* und *S. omeiensis* als Polytomie mit *S. whistleri* und *S. valentini* als Schwestertaxa dargestellt (vgl. Abb. 78). CI, RI und RC für die sechs Gesangsmerkmale sind

in Tab. 26 aufgelistet. Die höchsten Werte (1,00) auf der *Seicercus*-Phylogenie mit 10 Taxa erreichen die Merkmale „Syntax“, „Gruppen“ und „spezifisches Ruf-Intro“. Abb. 98 a zeigt die Verteilung des Merkmals „Syntax“ auf dem *Seicercus*-Baum. Demnach sind gruppierte Strophentypen ursprünglich und durchgehend bei fast allen Taxa außer *castaniceps* und *grammiceps* vorhanden. Trillerstrophen und die Kombination von Gruppen und Trillern in einer Strophe können demnach auch mehrfach unabhängig bei *omeiensis* und auf dem *burkii*-Ast entstanden. CI, RI und RC nehmen aufgrund dieser möglichen Konvergenz relativ niedrige Werte für die Merkmale „Triller“ und „Gruppe+Triller“ an (Tab. 26). *Seicercus castaniceps* und *S. grammiceps* schließlich weisen als einzige Arten hochfrequente, in ihrer Frequenz abfallende Strophen auf (Abb. 98 a). Das Merkmal „Einleitungselement“ wurde auf verschiedene Weise kategorisiert. Zunächst die Kategorien 0 = fehlend, 1 = Ruf, 2 = spezifisches Element (Tab. 32, Anhang). In der zweiten Kategorisierung (Tab. 32, Anhang, Zeile „Ruf-Intro spez.“) wurden die verschiedenen Eingangselemente nochmals nach ihrem sonographischen Bild klassifiziert. Das Tracing für die spezifischen Eingangselemente in Abb. 98 b zeigt, dass die Taxa *whistleri*, *valentini* und *soror* denselben Elementtyp besitzen (steiler Abstrich, siehe Legende Abb. 98). Den Gesängen von *burkii s. str.*, *affinis*, *castaniceps* und *grammiceps* fehlt das einleitende Element. I.d.R. kommt es auch in Gesängen von *S. omeiensis* nicht vor, manche Männ. beginnen die Strophe jedoch mit einem Ruf; das Merkmal ist deshalb für *S. omeiensis* polymorph. CI, RI und RC nehmen für die grobe Klassifizierung relativ niedrige Werte ein, Maximalwerte (1,00) jedoch für die Klassifizierung nach spezifischen Elementtypen (Tab. 26).

Tab. 26: Passungs-Indizes für sechs akustische Merkmale von Reviergesängen in der Gattung *Seicercus* bzw. *Phylloscopus*; Character Tracing anhand einer molekularen Phylogenie für sieben *Seicercus*-Taxa (Spalte *Seicercus*, vgl. Abb. 98) bzw. 29 *Seicercus*- und *Phylloscopus*-Taxa (Spalte *Phylloscopus*, vgl. Abb. 99; Merkmalsmatrix: Tab. 32, Anhang).

Merkmal	<i>Seicercus</i> n = 10			<i>Phylloscopus</i> n= 29		
	CI	RI	RC	CI	RI	RC
Syntax	1,00	1,00	1,00	0,96	0,86	0,82
Triller	0,50	0,67	0,33	0,20	0,64	0,13
Gruppen	0,50	0,50	0,25	0,25	0,70	0,17
Triller+Gruppen	0,50	0,67	0,33	0,17	0,29	0,05
Aabcccc	0,50	0,67	0,33	0,33	0,50	0,17
Ruf-Intro	0,50	0,50	0,25	0,33	0,60	0,20
Ruf-Intro(spez.)	1,00	1,00	1,00	-	-	-

a)

b)

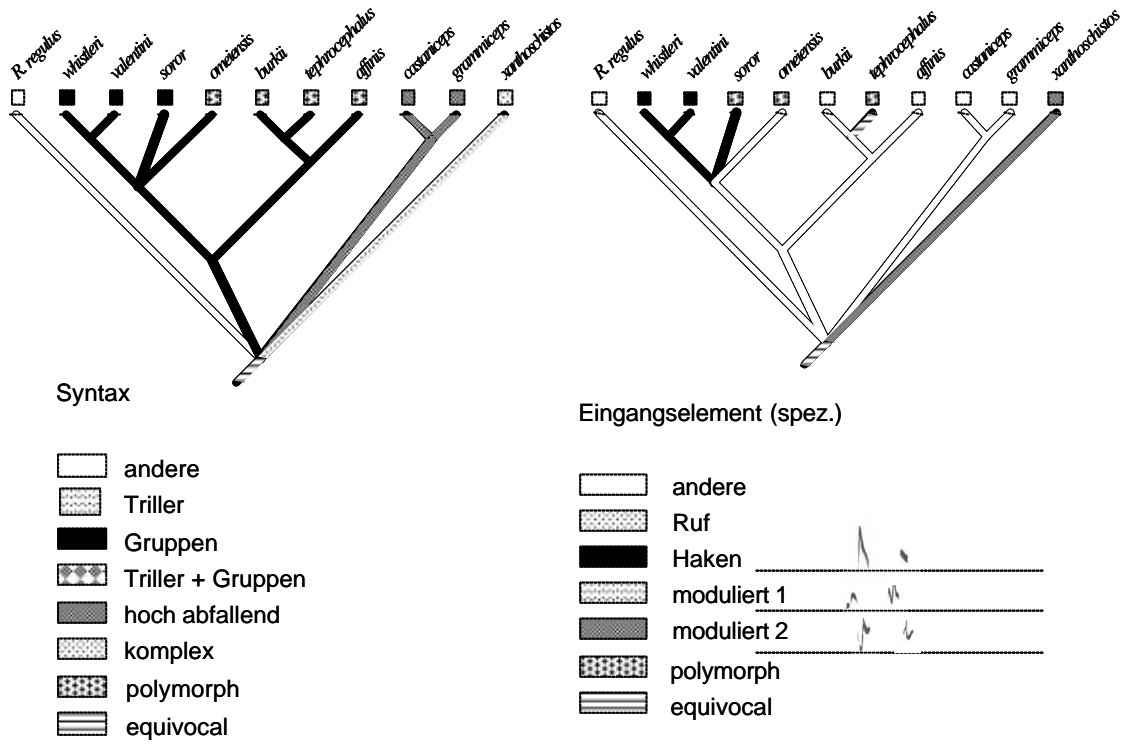


Abb. 98: Character Tracing für die Merkmale a) „Syntaxform“ und b) „Eingangselemente“ auf der molekularen Phylogenie für 10 *Seicercus*-Arten und eine Außengruppe (*Regulus regulus*).

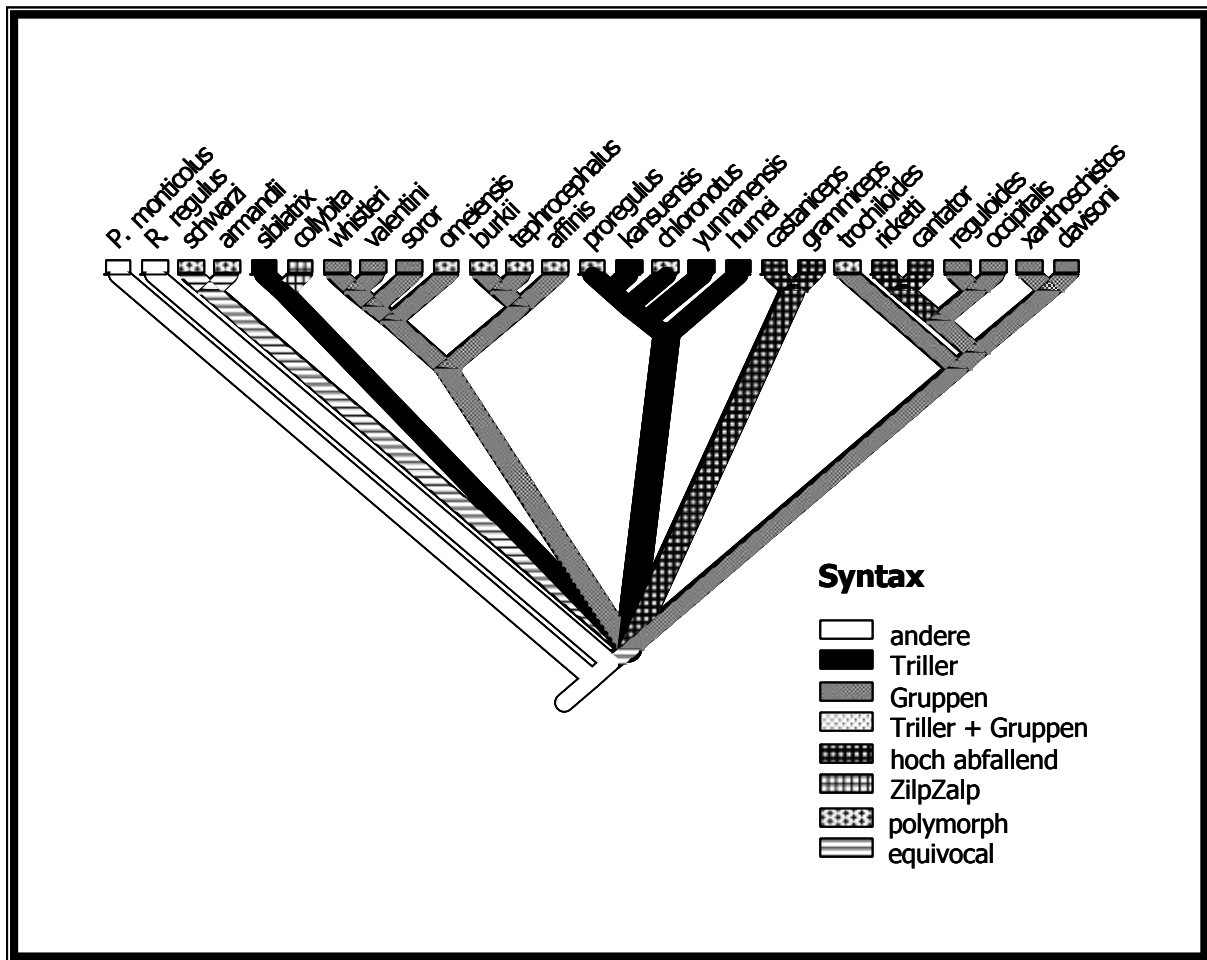


Abb. 99: Character Tracing für das Merkmal „Syntaxform“ auf der molekularen Phylogenie für 10 *Seicercus*- und 15 *Phylloscopus*-Taxa.

Aus dem Tracing auf der *Phylloscopus*-Phylogenie mit 25 Taxa ergeben sich zunächst erwartungsgemäß niedrigere Werte für CI (negative Korrelation von CI und n, Abb. 82). Alle sechs Merkmale erzielen jedoch höhere Werte für RI als für CI, d.h. die phylogenetische Information in Form von tatsächlichen synapomorphen Merkmalszuständen ist für manche Merkmale noch relativ hoch (Tab. 26, Syntax, Triller, Gruppen). Abb. 99 zeigt die Verteilung des Merkmals „Syntax“ auf der *Phylloscopus*-Phylogenie. Ausschließlich gruppierte Gesänge weist die *reguloides*-Gruppe inclusive *S. xanthoschistos* auf, überwiegend Trillergesänge finden sich hingegen in der *proregulus*-Gruppe, wobei die Nominatform *proregulus* mit einem umfangreichen Repertoire aus Trillern, gruppierten Strophen und kombinatorischen Strophentypen sowie die ebenfalls polymorphen Repertoires von *chloronotus* die Ausnahme bilden. Repertoires verschiedener Syntaxtypen weisen ebenso der *S. burkii*-Komplex sowie die Schwestertaxa *armandii* und *schwarzi* auf, wobei das ursprüngliche Merkmal auf dem *S. burkii*-Ast gruppierte Strophen sind. Für *P. armandii* und *P. schwarzi* ist die ursprüngliche

Gesangsform nicht eindeutig. Der charakteristische „Zilp-Zalp“ Gesangstyp von *P. collybita* wurde hier als eigene Sonderform der Syntax klassifiziert (vgl. auch Martens 1980), weil er im Gegensatz zu allen übrigen gruppierten Strophentypen innerhalb *Phylloscopus/ Seicercus* eine unregelmäßige Syntax, also keine regelmäßige Alternierung unterschiedlicher Elementtypen aufweist (Abb. 99, *collybita*).

4. Diskussion

4.1 Molekulare Systematik

4.1.1 Phylogeographie

Eine molekulare Phylogenie vermag mitunter zoogeographische Muster zu reflektieren und Aufschluss über Besiedlungsgeschichte und Radiation innerhalb einer gegebenen Tiergruppe zu geben. Sie bestätigt oder widerlegt gegebenenfalls auch phylogenetische Hypothesen. Das Verbreitungsmuster der Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*) und auch der Kohlmeisen (*Parus major*) läßt vermuten, dass Allopatrie der Auslöser für die extreme intraspezifische Differenzierung gewesen ist. Die disjunkt verbreiteten Subspezies des Wintergoldhähnchens (*R. regulus*) repräsentieren nicht nur akustisch markant differenzierte sondern auch genetisch lange voneinander isolierte Einheiten (Abb.12). Die Trennung in einen ost- und einen westpaläarktischen Subspeziesblock wird von morphometrischen Daten gestützt (Eck 1996). Die molekulare Phylogenie bestätigt zudem die nach zoogeographischen Aspekten naheliegende enge Verwandtschaft des kanarischen *R. teneriffae* mit den Wintergoldhähnchen der Azoren (ssp. *azoricus*, *sanctae-mariae* und *inermis*) und der westpaläarktischen Nominatform *R. r. regulus*.

Ein ähnliches Muster zeichnet sich auch bei den Kohlmeisen (*Parus major*) ab. Auch hier weist die genetische Aufspaltung zwischen nord-westlichen und zentralasiatischen Populationen (Sektoren *major* und *bokharensis*) einerseits sowie ostasiatischen und indomalayischen Populationen (Sektoren *minor* und *cinereus*) andererseits auf zwei divergente zoogeographische Subspezieskomplexe hin (Abb. 52). Die akustische Differenzierung zwischen den beiden Gruppen stützt diese Sichtweise. Die Aufspaltung der östlichen von den westlichen und zentralasiatischen Sektoren der Kohlmeise ist jedoch jünger (vor etwa 1 Millionen Jahren) als die Trennung von östlichen und westlichen Wintergoldhähnchen (früheste Abspaltung der *himalayensis*-Gruppe vor etwa 5 Millionen Jahren). Die weite Verbreitung eines *major*-Haplotyps von Westeuropa bis Ost-Sibirien bestätigt zudem eine geringe genetische Differenzierung innerhalb des *major*-Sektors und rezente Ost-Ausbreitung der *major*-Kohlmeisen. Kvist et al. (1999) vermuten für den *major*-Sektor ein einzelnes, möglicherweise aber fragmentiertes pleistozänes Refugialgebiet in Südosteuropa als Ausgangspunkt für die nacheiszeitliche Radiation. Das Ringspezies-Konzept ist mit diesem phylogeographischen Muster nicht vereinbar, da die molekulare Phylogenie keinen Hinweis auf eine gemeinsame Ausgangspopulation für die beiden Subspezies-Blocks

der Kohlmeise gibt. Irwin et al. (2001) wiesen beim Grünlaubsänger (*Phylloscopus trochiloides*) ein gemeinsames Ausbreitungszentrum in Mittelchina nach, von dem aus sich westlich und östlich des Tibetanischen Plateaus zwei genetische Linien verbreitet haben. In beiden tief getrennten Blöcken der molekularen Phylogenien fanden sich Haplotypen aus diesem chinesischen „area of origin“. Bei den Kohlmeisen konnte hingegen außer dem Hybridgebiet am Mittleren Amur keine Region nachgewiesen werden, aus der Haplotypen sowohl des *minor-cinereus*-Astes als auch des *major-bokharensis*-Astes stammen. Diese könnten zwar in den relativ kleinen Probenchargen aus den einzelnen Populationen schlicht nicht gefunden worden sein. Sowohl akustische und morphologische Merkmale weisen jedoch keine kontinuierliche Variation sondern im Gegenteil extreme Diskontinuitäten zwischen den vier Sektoren auf, was ebenfalls eindeutig gegen das Ringspezies-Konzept spricht. Dies alles deutet darauf hin, dass die beiden Subspezies-Blocks der Kohlmeise (Abb. 52) nicht auf zwei unterschiedlichen Ausbreitungswegen aus ein- und derselben Ausgangspopulation hervorgegangen sind (Ringspezies), sondern sich in zwei getrennten pleistozänen Refugialgebieten isoliert voneinander entwickelt haben.

Die phylogeographischen Verhältnisse im *Seicercus/ Phylloscopus*-Komplex sind schwerer interpretierbar. Innerhalb des *S. burkii*-Komplexes lässt sich zwar eine deutlich genetische Trennung von subtropisch-tropischen Arten bzw. Taxa unterer Höhenstufen der Bergwälder (*S. burkii*, *S. affinis*, *S. tephrocephalus*) von Arten der gemäßigten Breiten bzw. der oberen Höhenstufen feststellen (*S. omeiensis*, *S. soror*, *S. valentini*, *S. whistleri*). Für die gesamte Großgruppe *Seicercus/ Phylloscopus* weist die molekulare Phylogenie jedoch viele tief getrennte und gegeneinander nur schwach bzw. gar nicht abgesicherte phylogenetische Linien auf. Ein ähnliches Muster fanden Lovette und Bermingham (1999) innerhalb der amerikanischen Gattung *Dendroica*, den nearktischen ökologischen Vertretern der Gattung *Phylloscopus*. Die Autoren interpretieren dies als eine explosive, annähernd zeitgleiche Aufspaltung der Gattung in viele über lange Zeit voneinander isolierte phylogenetische Linien. Sequenzunterschiede zwischen Artenpaaren innerhalb *Dendroica* bzw. *Phylloscopus* liegen in ähnlichen Dimensionen bei 9 - 10%. Ähnlich hoch liegen die Werte für verschiedene paläarktisch-nearktische Artenpaare, z.B. *R. regulus* vs. *R. satrapa* (Tab. 14) oder *P. atricapillus* vs. *P. montanus* (Tab. 27, Tab. 28). Eine annähernd gleiche Substitutionsrate des mitochondrialen Genoms in diesen Gruppen vorausgesetzt, lässt sich folgern, dass zu diesem Zeitpunkt der Trennung paläarktischer und nearktischer Avifauna die intensive Radiation unter rascher Artaufspaltung etwa zeitgleich in beiden Gruppen (*Phylloscopus* und *Dendroica*) stattgefunden hat. Diese Parallelentwicklung ist insofern augenfällig, als beide

Gattungen auch ökologisch vikariieren. Mit äußerster Vorsicht bezüglich der Alterseinschätzung evolutionärer Zeiträume darf dennoch vermutet werden, dass in diesem Fall eine Fülle vergleichbarer ökologischer Nischen auf dem amerikanischen und auf dem eurasiatischen Kontinent zeitgleich zur Verfügung standen und in einer intensiven Radiation von Vorläufern heutiger *Dendrocia*- bzw. *Phylloscopus*-Arten besetzt wurden.

4.1.2 Molekulare Uhren

Die molekulare Alterseinschätzung von Art- oder Linientrennungen fordert zwangsläufig brauchbare Richtwerte für die Substitutionsrate des analysierten Gens. Selbst innerhalb kleiner Artengruppen ist ein universeller Wert für bestimmter Gene bzw. das gesamte mitochondriale Genom jedoch kaum festzulegen. Trotz konstanter Substitutionsrate des Cytochrom-b innerhalb der Gattung *Seicercus* bzw. den Goldhähnchen *R. regulus* und *R. satrapa*, fallen einzelne Haplotypenlinien durch abweichendes Substitutionsverhalten auf (*R. r. japonensis*: schnellere Rate, vgl. S. 51 f.; *S. burkii s. str.* und *S. tephrocephalus*: Höherer Anteil an Transversionen, vgl. S. 146 f.).

In der Fülle molekulargenetischer Arbeiten zur Systematik einzelner Vogelgruppen finden sich nur wenige Kalibrierungen für eine „molekulare Uhr“ des untersuchten Gens. Dennoch wurde für die Einschätzungen des Alters von Arten bzw. der Trennung phylogenetischer Linien fast ausnahmslos der Richtwert „2% Divergenz mitochondrialer DNA pro Millionen Jahre“, bzw. 0,02 TrN-Distanz/ My (Helm-Bychowski 1984, Moore und DeFilipis 1997) herangezogen. Seltener wird auf die Kalibrierung von Fleischer et al (1997) verwiesen, die mit 0,016 K2-Distanz/ My etwas niedriger liegt - mitunter wird aber selbst diese Arbeit mit den gängigen 2%/ My zitiert (Lovette und Bermingham 1999). Häufig wird zudem vernachlässigt, dass in allen drei Arbeiten die Kalibrierung für das selbe Gen, Cytochrom-b, aufgestellt worden ist, die nicht generell für andere mitochondriale Gene bzw. das gesamte mitochondriale Genom übernommen werden darf. Nicht codierende Gene wie die control region, weisen oft höhere Substitutionsraten auf. Im menschlichen Genom können diese das 2,8-fache (Cann et al. 1984) bis 5.fache (Aquadro und Greenberg 1983) der Substitutionsrate des gesamten mitochondrialen Genoms ausmachen. Irwin et al. (2001) berechneten eine Substitutionsrate für control region-Sequenzen verschiedener *Phylloscopus*-Arten von 5%/ Millionen Jahre. Andere konservative Strukturgene wie die 16 SrNA können deutlich geringere Substitutionsraten als Cytochrom-b aufweisen. Die 16S rRNA-Sequenzen von *R. teneriffae* unterscheiden sich von denen von *R. regulus* bzw. *R. ignicapillus* um 0,26% bzw. 2,86% (Sturmbauer et al. 1997). Die entsprechenden Distanzwerte für Cytochrom-b aus

meiner Arbeit sind mit 3% bzw. 18% um ein Vielfaches höher und lassen auf eine deutlich höhere Substitutionsrate dieses Genes gegenüber der 16S rRNA schließen. Lovette et al (1999) gelangten zu unterschiedlichen Divergenzzeiträumen zwischen *Dendroica*-Arten aus Berechnungen anhand von Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus-Daten (RFLP, gesamtes mitochondriales Genom) und Sequenzdaten (Cytochrom-Oxidase I und ATPase 6 und 8).

Zwei Beispiele aus der Gattung *Parus* zeigen eine typische Fehleinschätzung evolutionärer Zeiträume anhand molekularer Uhren. Kvist et al. übernahmen den Wert von 2%/ My als Substitutionsrate für Sequenzen der control region W Europäischer Kohlmeisen (*Parus major*, Kvist et al eingereicht) und Weidenmeisen (*P. montanus*, Kvist et al. 2001). Die Autoren begründen dies mit einem Vergleich der genetischen Distanzen ihres eigenen Datensatzes und Werten aus einer mtc RFLP-Längen-Analyse von Tegelström et al. (1987). Mit übereinstimmenden Distanzwerten zwischen entsprechenden Kohlmeisen-Populationen aus beiden Studien begründeten Kvist et al (1999) ihre Annahme, die control region substituere nicht schneller als das gesamte mitochondriale Genom, und rechtfertigten damit die Anwendung der Substitutionsrate 2%/ MY auf ihre eigenen Sequenzen der control region. In Tab. 27 sind die genetischen Distanzwerte aus beiden Arbeiten von Kvist et al. (2001, eingereicht) den entsprechenden Distanzwerten für Cytochrom-b gegenübergestellt (diese Arbeit, Salzburger et al. 2002). Für alle nah verwandten *Parus*-Taxa (Innengruppen der Untersuchungen) sind die Distanzwerte der control region mehr als doppelt so hoch wie diejenigen für Cytochrom b (Tab. 27). Die Distanzwerte zwischen Weidenmeisen, den nearktischen „Chick-a-dees“ (*atricapillus*, *carolinensis*) und der Sumpfmeise (*P. palustris*) sind wiederum ähnlich z.T. sogar etwas niedriger für die control region als für Cytochrom b. Sehr wahrscheinlich ist dies auf „multiple hits“ („Substitutionssättigung“) auf Gattungsebene in der schneller substituierenden control region zurück zu führen. Die Cytochrom-b-Sequenzen in meiner Arbeit bestätigen zwar für keine der drei Codon-Positionen innerhalb der Gattung *Parus* einen deutlichen Sättigungseffekt, dieser dürfte jedoch in der schneller substituierenden control bereits auf niedrigerem taxonomischen Niveau eintreten als im Cytochrom b. Trägt man die Sequenzunterschiede von Meisen-Arten im Cytochrom-b und der control region gegeneinander auf, erhält man eine deutliche Sättigungskurve (Abb. 100). Die Substitutionsrate 2%/ My kann folglich auch in diesen beiden Meisen-Studien nicht für die control region übernommen werden, da diese offensichtlich schneller substituiert als das mit 2%/ My kalibrierte Cytochrom b.

Auch die Wahl eines bestimmten Substitutionsmodelles hat Auswirkungen auf die Vergleichbarkeit verschiedener Studien. Die von mir für *Regulus*-Cyt-b-Sequenzen errechneten Substitutionsraten schwanken je nach Substitutionsmodell zwischen 0,016 (K2-Distanz) und 0,026 (TrN-Distanz)/ Millionen Jahre. Man darf also davon ausgehen, dass unkorrigierte genetische Distanzwerte nicht gleichzusetzen sind mit beispielsweise Tamura-Nei-Distanzwerten. Dennoch stimmen die von mir errechneten Substitutionsraten mit den Literaturwerten bei entsprechenden Substitutionsmodellen gut überein (z.B. ebenfalls 0,016/ My bei Fleischer et al. 1997).

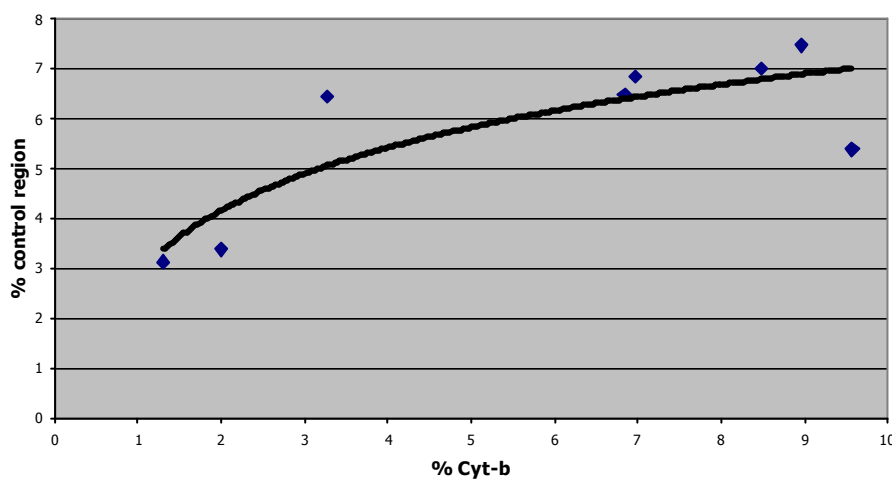


Abb. 100: Verhältnis von Sequenzunterschieden des Cytochrom b und der control region für Artenpaare der Gattung *Parus*.

4.1.3 Altersberechnung phylogenetischer Linien

Die lange favorisierte Sicht intensiver Artbildung bei Vögeln durch pleistozäne Prozesse (Late Pleistocene Origin Model, LPO Model) ist mittlerweile mehrfach angezweifelt bzw. widerlegt worden. Die Ergebnisse molekularer Studien bestätigen einen pliozänen Ursprung verschiedener Carduelinen-Arten (Arnaiz-Villena et al. 1998), nearktisch-paläarktischen Artenpaaren (Zink et al. 1995, Zink und Klicka 2000), nearktischen *Dendroica*-Arten (Lovette und Bermingham 1999, Lovette et al. 1999) und Artenpaaren der Gattung *Parus* (Gill et al. eingereicht). Nach den molekularen Daten meiner Arbeit ist die Aufspaltung von Spezies-Paaren aller drei untersuchten Gattungen z.T. lange vor Beginn der Eiszeiten anzusiedeln. Innerhalb *Regulus* liegt die Trennung von *R. satrapa* und *R. regulus* etwa 6 Millionen Jahre zurück, die übrigen Aufspaltungsereignisse zwischen *Regulus*-Arten sind

sogar älter. Auch die Aufspaltung des *S. burkii*-Komplexes in verschiedene Biospezies begann vor etwa 5 Millionen Jahren, die Trennung der drei tief getrennten *Seicercus*-Linien (*burkii*-Komplex, *grammiceps/castaniceps* und *xanthoschistos*) liegt noch länger zurück. Letzte größere Vereisungen vor dem Pleistozän vor 2,4 Millionen Jahren dürften ausschlaggebend gewesen sein für die Trennung von *P. major* und *P. monticolus* sowie der *himalayensis*-Gruppe von den übrigen Subspezies von *R. regulus*. Mit dem Beginn des Pleistozäns fallen die Trennung west- und ostpaläarktischer Wintergoldhähnchen sowie die Trennung der Schwesterarten *S. burkii* und *S. tephrocephalus* zusammen. Die weiteren Aufspaltungen von Wintergoldhähnchen-Subspezies und der vier Sektoren der Kohlmeise (*P. major*) sind nach meinen Daten auf pleistozäne Prozesse zurückzuführen.

Tab. 27: Gegenüberstellung genetischer Distanzwerte für Cytochrom-b- und control region-Sequenzen bei Graumeisen (Subgenus *Poecile*) und Kohlmeisen (*Parus major*)

	Taxon-Paare	Control region (Kvist et al. 2001; Kvist et al. eingereicht)	Cytochrom b (Salzburger et al. 2002; diese Arbeit)
P O E C I L E	<i>songarus/ montanus</i>	3,15	1,3
	<i>affinis/ montanus</i>	3,39	2
	<i>atricapillus/ carolinensis</i>	6,44	3,27
	<i>atricapillus/ palustris</i>	6,48	6,84
	<i>carolinensis/ palustris</i>	6,85	6,97
	<i>atricapillus/ montanus</i>	7,48	8,97
	<i>carolinensis/ montanus</i>	7,01	8,48
	<i>palustris/ montanus</i>	5,39	9,57
P A R U S	<i>major/ bokharensis</i>	2,81	0,81
	<i>major/ minor</i>	5,94	2,32
	<i>major/ cinereus</i>	5,52	2,95
	<i>minor/ bokahrens</i>	5,31	2,57
	<i>minor/ cinereus</i>	4,37	2,10
	<i>cinereus/ bokharensis</i>	5,13	2,87

Tab. 28: Genetische Differenzierung zwischen Sektoren der Kohlmeise (*Parus major*) sowie Arten- bzw. Unterartenpaaren der Gattung *Parus*; Sequenzunterschiede (proportional Difference) in %, Vergleich diese Arbeit mit Literaturwerten.

Taxon-Paar	p. Diff. (%)	Sympatrie	Hybridisierung	Quelle
<i>major/ bokharensis</i>	0,9	Kirgisien	ja	diese Arbeit, Formosov et al. 1993. Eck und Piechocki 197
<i>songarus/ montanus</i>	1,3 - 2,0	nein	-	Salzburger et al. 2002a; Harrap und Quinn 1996
<i>caeruleus/ cyanus</i>	1,6 - 1,9	W des Ural	ja	Salzburger et al. 2002b; Martens 1996; Martens und Schottler (1991).
<i>major/ minor</i>	2,2	Mittlerer Amur	(~30%)	diese Arbeit
<i>minor/ cinereus</i>	2,1	S China	ja (<i>conmixtus</i>)	diese Arbeit, Eck 1992; Harrap und Quinn 1996
<i>minor/ cinereus</i>	3	W-China	ja (<i>intermedius</i>)	diese Arbeit, Eck 1992; Harrap und Quinn 1996
<i>atricapillus/ carolinensis</i>	3,3	S USA	(5 - 23%)	Kvist et al. 1996; Harrap und Quinn 1996
<i>cinctus/ carolinensis</i>	3,5	nein	-	Kvist et al. 1996
<i>P. montanus weigoldicus/ P. m. montanus</i>	4,6 - 5,9	nein	-	Salzburger et al. 2002a; Harrap und Quinn 1996
<i>caeruleus/ teneriffae</i>	4,9	nein	-	Salzburger et al. 2002b
<i>major/ monticolus</i>	5,4	nein	-	diese Arbeit
<i>minor/ monticolus</i>	4,8	China	nein	diese Arbeit
<i>cinereus/ monticolus</i>	5,3	Nepal	nein	diese Arbeit, Martens und Eck 1995
<i>cinctus/ atricapillus</i>	5,7	nein	-	Kvist et al. 1996
<i>atricapillus/ palustris</i>	7	nein	-	Kvist et al. 1996
<i>carolinensis/ palustris</i>	7	nein	-	Kvist et al. 1996
<i>major/caeruleus</i>	7,8	Europa	nein	diese Arbeit
<i>carolinensis/ montanus</i>	8,5	nein	-	Kvist et al. 1996
<i>atricapillus/ montanus</i>	9	nein	-	Kvist et al. 1996
<i>montanus/ palustris</i>	9,6	ja (nicht syntop)	nein	Kvist et al. 1996
<i>montanus/ cristatus</i>	12,7	ja (nicht syntop)	nein	Kvist et al. 1996
<i>montanus/ inornatus</i>	13,1	nein	-	Kvist et al. 1996

4.1.4 Genetische Distanzen als Indikator für Artgrenzen

Ein bestimmtes Maß genetischer Divergenz als Argument für Artverschiedenheit zwischen Taxa anzuwenden mag zunächst naheliegen. Die Frage nach ausreichend hoher genetischer Distanz als Richtwert für eine „genetische Artgrenze“ muß sich notwendigerweise anschließen. Die Diskussion in dieser Frage hat sich bisher fast ausschließlich am mitochondrialen Genom orientiert, speziell an Cytochrom-b-Distanzwerten. Mit dieser Problematik haben sich zwei Autorengruppen anhand zweier gut vergleichbarer Taxa auseinandergesetzt. Helbig et al. (1995) stellten mitochondriale genetische Distanzwerte verschiedener Passeriformes und Non-Passeriformes denen einiger von ihnen untersuchten *Phylloscopus*-Spezies (Old World Warblers) gegenüber. Cytochrom-b-Divergenz zwischen validen Artenpaaren streuten zwischen 1 und mehr als 10%, während die meisten Werte für Subspezies-Paare deutlich unter 2,5% lagen (Helbig et al. 1995). Lovette und Bermingham (1999) stellten die genetischen Distanzen zwischen 24 Arten der Gattung *Dendroica* (New World Warblers, inclusive verschiedener Subspezies) gegenüber. Subspezies-Paare erreichten

maximal 4% genetische Distanz, während Artenpaare der Gattung *Dendroica* bis zu 10% divergierten. Diese beiden Arbeiten sind zwar zum einen nicht unmittelbar vergleichbar, da ihre Datensätze auf unterschiedlichen Fragmenten des mitochondrialen Genoms beruhen (Helbig et al. 1995: Cytochrom-b für eigene Daten, verschiedene Gene für empirische Werte; Lovette und Bermingham 1999: NADH-Dehydrogenase, ATPase 6 und 8, Cytochrom-Oxidase). Beide Autorengruppen berücksichtigen andererseits Sympatrieverhältnisse, Hybridisierung oder Genfluss in sekundären Kontaktzonen in der Diskussion um potenzielle biologische Artgrenzen. Helbig et al. (1995) begründeten durch das Ausbleiben von Genfluß in sekundären Kontaktgebiet den Artstatus von *Phylloscopus bonelli* und *P. orientalis*, sowie den Artstatus verschiedener lokal sympatrischer Vertreter des *P. collybita*-Komplexes (Helbig et al. 1996).

Neuere molekulare Arbeiten ziehen zum einen genetische Distanzwerte als Argument für Speziesstatus für ausreichend voneinander differenzierte Taxa heran. Mangels einem verlässlichen Richtwert, der Arttrennung auf genetischem Niveau festlegen könnte, werden die taxonomischen Hypothesen aufgrund von Distanzwerten andererseits stets mit zusätzlichen Argumenten untermauert: Ausmaß akustischer und morphologischer Differenzierung (Irwin et al. 2001, Salzburger et al. 2002), Fehlen von Hybridisierung bzw. Genfluß im sekundären Kontakt im Sinne von Biospezies (Alström und Olsson 1999, Martens et al. 1999) oder Monophylie aufgrund genetischer Merkmale im Sinne des PSC (Zink et al. 2002a, 2002b). Artverschiedenheit nach dem PSC kann aufgrund genetischer Distanzwerte allein nicht konstatiert werden, denn diese stellen kein eigentliches diagnostisches Merkmal dar. So werden in taxonomischen Arbeiten Distanzwerte mittlerweile nur als Hinweis auf die Dauer von durch Linientrennung einsetzenden Speziationsprozessen herangezogen, nicht jedoch als Argument für Artstatus einzelner Taxa.

Im Biologischen Artkonzept stellt sich zunächst die Frage, ob sich arttrennende Isolationsmechanismen erst nach einer genügend langen separaten Evolution zweier Linien herausbilden, und ob genetische Distanzwerte Hinweise auf diese Zeiträume liefern. Sangster et al. (1999) begründeten ihre Ablehnung des BSC für taxonomische Fragestellung u.a. folgendermaßen: „Interbreeding taxa are not necessarily more closely related to each other than they are to other taxa from which they are reproductively isolated“ (Sangster et al. 1999). Abgesehen von der ausbleibenden Begründung bzw. eines Belegs für diese Behauptung der Autoren belegen die molekularen Daten insbesondere für die Gattung *Parus* eher das Gegenteil (Tab. 28). So ist Hybridisierung zwischen Vertretern der Sektoren von *Parus major* bei Distanzen von 2-3% die Regel, die sympatrischen Taxa *P. monticolus* und *P. major*

(Sektoren *minor* und *cinereus*) sind hingegen reproduktiv isoliert (5% Cyt-b-Distanz, Tab. 27). Regelmäßige Hybridisierung wurde in den Kontaktzonen von *P. caeruleus* und *P. cyanus* (Meise 1987) sowie von *P. atricapillus* und *P. carolinensis* beschrieben (Harrap und Quinn 1996). Die Arten beider Paare trennen relativ niedrige genetische Distanzen (1,3 – 3,3%, Tab. 27). Für sympatrische Artenpaare der Gattung *Parus* wurde bei höheren genetischen Distanzwerten keine Hybridisierung nachgewiesen (Tab. 28). Die Hinweise auf Hybridisierung von sympatrischen *Phylloscopus*-Taxa sind selten und als lokales Phänomen bzw. als Einzelfälle, allesamt nur für relativ nahe verwandte Taxa, beschrieben (vgl. Tab. 29). Mit äußerster Vorsicht interpretiert zeigt sich in diesen Daten die Tendenz, dass sich Isolationsmechanismen nach dem BSC (Ausbleiben von Hybridisierung) erst nach lang andauernder Separation (somit meist hohe genetische Distanzwerte) vorliegen. Ein eindeutiger Grenzwert genetischer Distanz zwischen Bio- oder Phylospesies bei Vögeln läßt sich – zumindest für Cytochrom-b aber sehr wahrscheinlich auch für kein anderes bislang untersuchtes Gen – dennoch nicht festlegen.

Tab. 29: Genetische Differenzierung zwischen Artenpaaren der Genera *Seicercus* und *Phylloscopus*; Sequenzunterschiede (proportional Difference) in %, Vergleich diese Arbeit mit Literaturwerten.

Taxon-Paare	p-Diff. (%)	Sympatrie	Hybridisierung	Quelle
<i>grammiceps/ castaniceps</i>	0,9	nein	-	
<i>collybita abietinus/ c. tristis</i>	1	W des Ural	Mischsänger, Hybriden(?)	Helbig et al. 1996
<i>collybita/ brevirostris</i>	1,5	nein	nicht bekannt	Helbig et al. 1996
<i>proregulus/ kansuensis</i>	2,8	nein	-	eigene Daten
<i>nitidus/ trochiloides</i>	2,5-3,1		-	Helbig et al. 1995
<i>collybita/ canariensis</i>	3,7	nein	-	Helbig et al. 1996
<i>xanthoschistos/ davisoni</i>	3,9	nein	-	eigene Daten
<i>burkii/ tephrocephalus</i>	3,8	nein	-	eigene Daten
<i>caucasicus/ lorenzi</i>	3,9	Kaukasus	Einzelfälle	Helbig et al. 1996
<i>collybita/ brehmii</i>	4,6	N und S der Pyrenäen	eingeschränkt: 11% Mischpaare, Mischsänger, kein mt. Genfluß	Helbig et al. 1996
<i>valentini/ whistleri</i>	6,7	nein	-	eigene Daten
<i>valentini/ omeiensis</i>	6,8	China	nein	eigene Daten
<i>soror/ omeiensis</i>	6,6	China	nein	eigene Daten
<i>soror/ tephrocephalus</i>	7,6	China	nein	eigene Daten
<i>omeiensis/ tephrocephalus</i>	7,1	China	nein	eigene Daten
<i>chlaronotus/ yunnanensis</i>	8	Mittel- China	nein	eigene Daten

4.2 Gesangsevolution

4.2.1 Frequenz- und Zeitparameter

Frequenz- und Zeitcharakteristika von Reviergesängen haben oft adaptiven Charakter, d.h. sie werden von Umweltbedingungen (z.B. Habitatstruktur) beeinflusst. Hohe Frequenzen verhalten schneller und werden stärker gestreut, während tiefe Frequenzen insbesondere in Bodennähe durch Interferenzen mit am Substrat reflektierten Frequenzanteilen stark verzerrt werden können (Catchpole und Slater 1995). Tatsächlich fand Morton (1995) ein „akustisches Fenster (sound window)“ für mittlere Frequenzen von 1,6 bis 2,5 kHz bei Vogelgesängen in Waldhabitaten. Nemeth et al. (2001) ermittelten in drei von fünf Arten tropischer Ameisenvögel der Gattungen *Myrmothera*, *Thamnophilus* und *Herpsilochmus* einen signifikanten Einfluss der Singwartenhöhe auf den Reviergesang. Gesänge auf niedrigen, bodennahen Singwarten liegen niedriger im Frequenzspektrum, haben einen geringeren Frequenzumfang und eine langsamere zeitliche Auflösung (Nemeth et al. 2001). Schnelle Triller werden in dichter Vegetation insbesondere in Bodennähe nicht gut aufgelöst, schnell aufeinanderfolgende Einzelelemente gehen ineinander über und der Höreindruck des Trillers wird verzerrt (Catchpole und Slater 1995). An asiatischen Gebirgsbächen brütende Vögel und Frösche nutzen ein „akustisches Fenster“ für Rufe und Reviergesänge (Dubois und Martens 1984, Martens und Geduldig 1988). Diese liegen in einem höheren Frequenzbereich als das Hintergrundrauschen der Bäche.

Die Gesänge der Goldhähnchen sind – klammert man *R. calendula* aus – relativ hochfrequent (6-10 kHz). Da alle Arten im gesamten Verbreitungsgebiet den selben Habitattyp (Nadelwälder) bevorzugen und dort z.T. auch syntop vorkommen, lassen sich auch eventuelle spezifische Unterschiede – z.B. die tieffrequenten und breitbandigen Schlußteile von *R. regulus*, die bei *R. ignicapillus* fehlen – nicht durch unterschiedliche akustische Umwelten erklären. Wo Goldhähnchen in anderen Habitaten als Nadelwäldern vorkommen wie in den niedrigstämmigen Baumheidewäldern der Atlantischen Inseln, sind die akustischen Grundparameter ihrer Gesänge nicht verschieden von denen der Nadelwaldbewohner. Und wo Goldhähnchen sowohl die Baumheide als auch Nadelwälder besiedeln wie auf Madeira und manchen Azoreninseln weisen sie in beiden Habitaten die selben Strophentypen auf. Einzig der Gesang von *R. calendula* weicht durch extrem tiefe Frequenzen von dem aller anderen Goldhähnchen-Arten ab. Dies mag darin begründet sein, dass *R. calendula* von allen Arten das größte Goldhähnchen ist (Thaler 1990). Kleine Vögel produzieren i.d.R. eher höhere Laute als größere Vögel, da zur Erzeugung tieffrequenter Laute erstens ein

entsprechend großer Stimmapparat nötig ist, und da zweitens solche Laute sehr energieaufwendig sind (Ryan und Brenowitz 1985, Roberts et al. 1985).

Bei Mitteleuropäischen Kohlmeisen (*major*-Sektor) fanden Hunter und Krebs (1979) einen Einfluss der Vegetationsdichte auf die Frequenzeigenschaften des Reviergesanges. Männchen aus dichtbewaldeten Gebieten hatten gegenüber Bewohnern aus lichten Wäldern und Parks niedrigere Maximalfrequenzen, geringeren Frequenzumfang und weniger Elemente pro Strophe. Das Gesangsrepertoire einer *major*-Population in Finnland veränderte sich über einen Zeitraum von 34 Jahren folgendermaßen: In Gebieten mit hoher Populationsdichte, hoher Vegetationsdichte und hohem Lärmpegel in urbanen Gebieten stieg der Anteil von Strophentypen mit Zweierelementgruppen und sogar Trillern an, während Elementgruppen mit drei Elementgruppen seltener wurden (Bergman 1980, Lehtonen 1983).

Lassen sich durch unterschiedliche Habitatpräferenzen auch akustische Unterschiede zwischen den vier Sektoren von *P. major* erklären? Kohlmeisen des *minor*-Sektors bevorzugen gegenüber denen des *major*-Sektors dichte Waldgebiete und treffen auch im Kontaktgebiet eher am Randbereich von Städten und Dörfern auf *major*-Vögel, die Siedlungsbereiche bevorzugen und Primärwald meiden. Entgegen den Erwartungen besitzen die waldbewohnenden *minor*-Männ. jedoch die höherfrequenten, breitbandigen Gesänge. Die Kohlmeisen des *bokharensis*-Sektors hingegen siedeln auch in halboffenen Habitaten, z.B. in Flussauen. Ihre Gesänge liegen dem Habitattyp entsprechend bei den tiefsten Frequenzen von allen vier Sektoren und enthalten - anders als Gesänge aus anderen Sektoren - auch Triller mit nur einem Elementtyp pro Strophe. Die Kohlmeisen des *bokharensis*-Sektors sind außerdem morphometrisch die größten des *P. major*-Komplexes, wodurch sich ihre tieffrequenten Gesänge - analog zu den Goldhähnchen - ebenfalls begründen lassen.

4.2.2 Regiolekte

4.2.2.1 Grundvoraussetzung: akustische Variation

Voraussetzung für die Entstehung neuer Gesangstypen (Dialekte, Regiolekte) ist Variation des Gesangsmusters innerhalb einer Population. Davon können alle akustischen Merkmale betroffen sein (Syntaxformen, Elementtypen, Repertoiregrößen etc.). Lynch (1996) testete die Variation des Gesangsmusters von neun Singvogel-Arten (u.a. *Parus major*) auf Neutralität, indem er die tatsächliche Verteilung von Gesangsmustern mit Erwartungswerten unter einem neutralen Modell (Gesangsmuster sind selektionsneutral) verglich. Tatsächlich verhielt sich die Gesangsdiversität innerhalb einer Population jeder der neun Arten neutral, d.h. sämtliche

Variationen eines Gesangstyps waren funktionell äquivalent. Einfluss auf die Gesangsdiversität einer Population haben nach Lynch (1996) drei Faktoren: i) Migration (Input fremder Variationen, Dialekte), ii) „mutational input“ (individuelle Variationen durch Improvisation oder „Kopierfehler“), iii) Zufallsschwankungen im Gesamtrepertoire der Population (Drifteffekte s.u.). Die ersten zwei Faktoren werden meist für die Entstehung neuer Gesangstypen, Drifteffekte eher für das Verschwinden von Gesangstypen aus dem populationseigenen Repertoire als Ursache betrachtet. Am Ende einer elfjährigen Freilandstudie N Amerikanischer Indigofinken (*Passerina cyanea*) waren nur etwa 10% aller Gesangstypen der ursprünglichen Population erhalten geblieben, pro Jahr kamen dem Populationsrepertoire etwa 60% neuer Gesangstypen hinzu (Payne 1996). Diese neuen Strophen wurden nachweislich von Jungvögeln in benachbarten, einige km entfernten Gebieten erlernt und in die Heimat-Population eingebracht (Payne 1996).

4.2.2.2 Gesangsdiversität

In jeder der drei in vorliegender Arbeit untersuchten Vogelgruppen finden sich Populationen, deren Gesangsrepertoire das gesamte Spektrum an Syntaxstrukturen der Gruppe einschließt, während in anderen Populationen das Repertoire auf einen einzigen Syntaxtyp reduziert ist. So kommen in jeder der sechs untersuchten Inselpopulationen von *R. regulus* auf den Azoren alle auf dem Festland nur als isolierte Regiolekte verbreitete Syntaxschemata vor, ferner alle kontinentalen Elementtypen neben zahlreichen inselspezifischen. Dabei sind die Übergänge sowohl zwischen Syntax- als auch Elementtypen oft fließend, mitunter sogar in einer einzigen Strophe zu erkennen. Triller oder Phrasen können hierbei durch Auflösung eines Elements in Elementgruppen übergehen, sehr deutlich ausgeprägt beim Strophentyp 1 a auf São Miguel (Abb. 40 e, f), Typ 2 auf Santa Maria (Abb. 41 a, c), bzw. Typ 10 auf Flores (Abb. 48 a-h). Gesangsrepertoires in der *Seicercus burkii*-Gruppe umfassen bei machen Arten bis zu 11 verschiedene Syntaxmuster (*burkii*, *omeiensis*, *tephrocephalus*, *affinis*) bei anderen nur ein einziges Muster (*whistleri*, *valentini*, *soror*). Die trotz einheitlicher Strophensyntax großen individuellen Strophenrepertoires der drei letzten Arten kommen durch die vielfältigen Kombinationsmöglichkeiten zahlreicher Elementtypen zustande. Auch bei den Kohlmeisen können trotz der offenbar wenig variablen Syntaxstruktur des typischen Meisenschemas „ABAB“ Mischrepertoires aus Trillern und gruppierten Strophen auftreten, so im *bokharensis*-Sektor und beim *P. major* nahe verwandten *P. monticolus* (Abb. 58).

4.2.2.3 „Mutational input“ (Lynch 1996)

Individuelle Variation des spezifischen Gesangsschemas – von Lynch (1996) als „mutational input“ bezeichnet – kann als Hauptursache für die Entstehung „neuer“ Gesangsvarianten betrachtet werden. Oftmals wird dies auch als „Tradierfehler“ oder „Kopierfehler“ („copying errors“ Thielcke 1972, Martens 1996) bezeichnet.

Finden wir also seltene individuelle Gesangsvariationen, die häufig bei nahe verwandten Taxa oder in benachbarten Populationen vorkommen? Allein vom Strophentyp 10 von *R. r. inermis* finden sich auf Flores verschiedene individuelle Varianten der Pfiffstrophe mit unterschiedlicher Syntax (Triller und Gruppen, Abb. 48 a-h). Einige von ihnen sind auch auf dem benachbarten Inseln Pico und Faial verbreitet. Von einem Män. von *R. satrapa* wurde eine Strophe mit leisem Anfangstriller aus Klick-Rufen aufgezeichnet, die prinzipiell dem dreiteiligen Strophenschema „U1U2U3“ von *R. regulus* entspricht (Abb. 29 i). Innerhalb der Sommergoldhähnchen ist die Balearen-Population (*R. i. balearicus*) die einzige, in der einzelne Männ. Strophen mit typischer Wintergoldhähnchensyntax (*R. regulus*) singen (Abb. 31 g, h). Ein extrem seltener Trillerstrophentyp innerhalb *S. whistleri* ist eine Variation der charakteristischen gruppierten Syntax, nämlich einer wiederholten Dreierelementgruppe, ABA ABA (Abb. 88 b, c). Dadurch ist im Repertoire eines einzelnen *whistleri*-Män. ein Strophentyp mit einem Doppelement entstanden, der bei anderen *S. whistleri* nie gefunden wurde (vgl. auch Alström und Olsson 1999), dafür jedoch bei *S. omeiensis*, *S. burkii*, *S. tephrocephalus* und *S. affinis*.

4.2.2.4 Drifteffekte

In der Populationsgenetik sind die Auswirkungen von Populationsgrößenschwankungen auf genetische Merkmale wie Allelfrequenzen hinreichend bekannt. Für Singvögel wird zudem auch angenommen, dass drastische Verringerung der Populationsgröße ebenso die Häufigkeitsverteilung von variablen Gesangsmustern beeinflusst. Auch in diesem Zusammenhang werden die Begriffe „Drift“ und „Flaschenhals-Effekt“ in der Bioakustik benutzt (Thielcke 1970a, 1972; Martens 1996; Lynch 1996). Abb. 101 zeigt ein Modell zur Regiolektentstehung durch Drift. In der Ausgangspopulation (Abb. 101 I) liegt das akustische Merkmal A in den zwei Zuständen A und A´ vor, wobei A´ der deutlich seltenere ist. Von dieser spaltet sich eine kleine Gründerpopulation von wenigen Individuen ab und besiedelt ein neues Gebiet (roter Kreis, Abb. 101). Merkmal A´ ist in dieser Gründerpopulation überdurchschnittlich häufig repräsentiert, so dass es sich in den Folgegenerationen durchsetzen kann und zum dominierenden Gesangsmuster wird (Abb. 101 II).

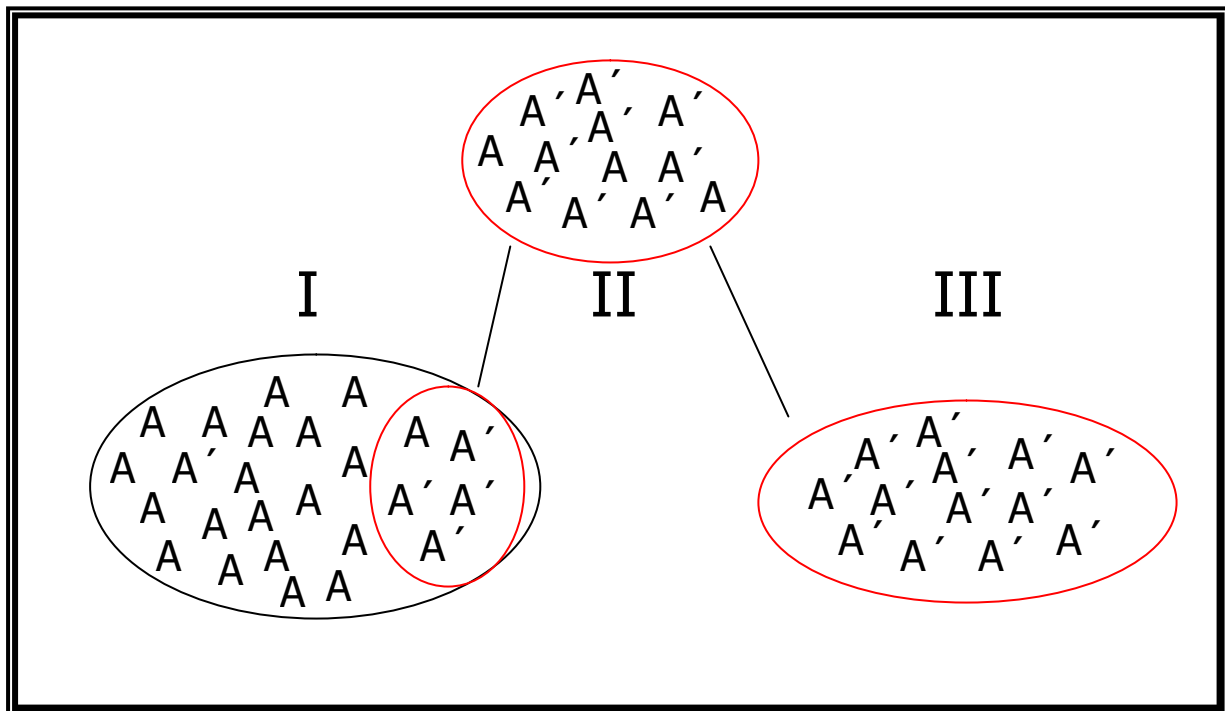


Abb. 101: Modell zur Regiolektentstehung durch Drift. I: Ausgangspopulation, ein akustisches Merkmal liegt polymorph in den Zuständen A und A' vor, wobei einer der beiden der deutlich seltenere Zustand ist (A'). Eine kleine Gründerpopulation (roter Kreis), in der A' überdurchschnittlich häufig ist, besiedelt ein neues Gebiet (Pfeil). II: Übergangszustand; in der angewachsenen Gründerpopulation. III: Endzustand; nach mehrfachen Schwankungen der Populationsgröße ist das in II seltene Merkmal A aus der Population eliminiert; der Regiolekt hat sich etabliert.

Die Evolution der Inseldialekte von **Wintergoldhähnchen** (*R. regulus*) während der Besiedlung der Azoren bestätigt dieses Modell auch im Freiland. Die Ostgruppe des Archipels kann aufgrund ihres höheren Alters (Johnson et al. 1998), der ursprünglichen Cyt-b-Haplotypen und ihrer hohen Haplotypendiversität als Ausgangspunkt der Radiation betrachtet werden. Im erdgeschichtlich älteren Ostteil von São Miguel kommt als häufigster Dialekt „Strophentyp 1“ neben einigen selteneren Typen vor (68%, Abb. 49). Im jüngeren und dementsprechend wahrscheinlich später besiedelten Westkrater von Sete Cidades ist Strophentyp 1 ebenso häufig (67%), es findet sich dort im Gegensatz zur Ostpopulation in Furnas aber auch Typ 6 (25%, Abb. 49). Im unmittelbar benachbarten nordwestlichen Terceira haben sich die Häufigkeiten der Strophentypen im Vergleich zur östlichsten Population genau umgekehrt: Typ A ist aus dem Regiolektrepertoire der Population auf Terceira verschwunden, Typ 6 ist das dominierende Gesangsmuster (68%, Abb. 49). Auch das Schlußteilrepertoire (Variation der unit 3) von *R. regulus* ist offenbar stetigen Driftphänomenen unterworfen. Becker (1977) fand in mehreren mitteleuropäischen

Populationen von *R. r. regulus*, dass einzelne Schlussteilmotive nach mehreren Jahren aus der Population verschwanden, während neue Motive hinzukamen.

Driftphänomene sind i.d.R. auf lokale, kleine Populationen beschränkt bzw. haben dort ihre größte Auswirkung (z.B. Inselformationen). In den zwischen 10 und 20 Brutpaaren umfassenden Brutkolonien des **Karmingimpels** (*Carpodacus erythrinus*) ist das gemeinsame Gesangsrepertoire der Männchen (Mikrolokt) ebenfalls zeitlichen Schwankungen unterworfen (Martens und Kessler 2000). Einzelne Männchen, die in eine Brutkolonie einwandern, passen ihren Gesang an den ortseigenen Mikrolokt der Kolonie an. Neue Mikrolokte entstehen dort, wo ein oder wenige Männchen eine neue Brutkolonie gründen und ihren individuellen Strophentyp beibehalten.

4.2.2.5 Lernentzug

Interindividuelle Gesangsvariation – so ausgeprägt sie auch sein mag – beeinträchtigt i.d.R. nicht die interindividuelle Kommunikation, d.h. reaktionsauslösende („spezifische“)

Parameter des Gesanges bleiben von ihr zunächst unberührt. Folglich sollte eine ausschließlich durch Drifteffekte dirigierte akustische Evolution lange Prozesse mit dem Ergebnis deutlich divergierender Regiolekte voraussetzen. Drifteffekte in der Bioakustik entsprechen somit im Prinzip einem gradualistischen Evolutionsmodell.

Tiefgreifende und innerhalb einer einzigen Generation wirksame Veränderungen im Gesangsmuster hingegen werden Lernentzug zugeschrieben (Thielcke 1970a, 1972; Martens 1996). Das Modell der Gesangsentwicklung durch Lernentzug zeigt Abb. 102. Das Gesangsmuster der Ausgangspopulation sei AB, wobei A ein angeborenes, B dagegen ein erlerntes Gesangsmuster darstellen (Abb. 102 I). Zudem besitzt jedes Individuum der Population die angeborenen Laute c, d, und e, beispielsweise angeborene Rufe. Wiederum besiedelt eine kleine Gründerpopulation ein neues Areal, es handelt sich hierbei jedoch ausschließlich (oder überwiegend) um Jungvögel mit noch nicht vollständig ausgeprägtem Adultgesang. Von vielen Vogelarten ist bekannt, dass sie ihren spezifischen Reviergesang zumindest teilweise noch in ihrem ersten Lebensjahr von Artgenossen im Brutgebiet lernen. Da den ungeprägten Jungvögeln im neu besiedelten Gebiet die artspezifischen Gesangsvorbilder fehlen, oder diese nur in sehr geringer Dichte vorhanden sind, kann zweierlei geschehen: Die Gründerindividuen entwickeln einen ausschließlich aus angeborenen Rufen zusammengesetzten Gesangstyp mit dennoch artspezifischer Syntax (Abb. 102 II), oder sie kombinieren ein angeborenes Gesangsmuster mit anderen angeborenen

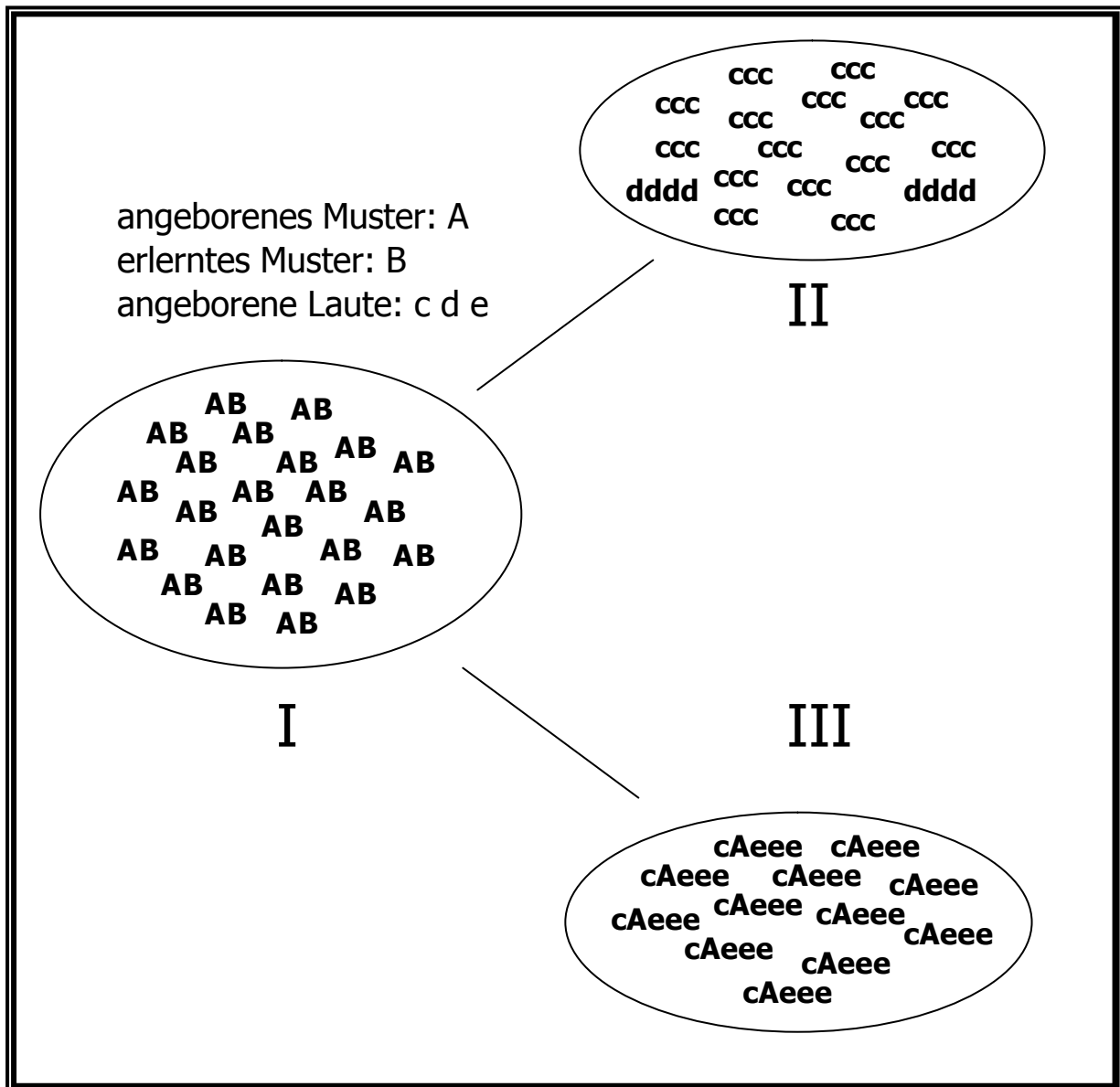


Abb. 102: Modell zur Regiolektentstehung durch Lernenzug. I: Ausgangspopulation. Der Gesang setzt sich aus einem angeborenem (A) und einem erlerntem Muster (B) zusammen; c, d, und e sind angeborene Laute, z.B. Rufe. Eine kleine Gruppe ungeprägter Jungvögel besiedelt ein neues Gebiet (Pfeile). II: Die Gründerpopulation entwickelt einen komplett aus angeborenem Lauten zusammengesetzten Gesang. III: Die Gründerpopulation kombiniert ihr angeborenes Gesangsmuster mit weiteren angeborenem Lauten.

Lauten zu einem neuen Gesangstyp (Abb. 102 III). In beiden Fällen werden die neuen Regiolekte durch Tradition an die Folgegenerationen weitergegeben.

Der Effekt von Lernenzug lässt sich zunächst nur im Experiment gut nachweisen. Viele Vogelarten entwickelten beispielsweise in Abwesenheit artspezifischer Vorbilder reine Rufstrophen, z.B. **Sumpfmeisen** (*Parus palustris*, Becker), **Wald- und Gartenbaumläufer**

(*Certhia familiaris*, *C. brachydactyla*, Thielcke 1970a, 1972) oder **Karmingimpel** (*Carpodacus erythrinus*, Kessler, mündl.). **Kohlmeisen** aus dem *cinereus*-Sektor, die in Gefangenschaft in Abwesenheit des Vaters aufgezogen wurden, entwickelten Strophentypen, die sich aus verschiedenen Ruftypen ihrer Mutter zusammensetzen, jedoch die charakteristische Meisensyntax (ABAB) behielten (Gompertz 1968). Später lernten diese Testvögel zusätzlich *major*-Strophentypen von freilebenden Individuen außerhalb ihrer Voliere. In solchen Kleingruppen von Testvögeln lässt sich zudem oft ein Gruppeneffekt beobachten. Unter Lernentzug entwickelt jedes Individuum zunächst einen eigenen improvisierten Strophentyp, von denen sich später ein dominierender Strophentyp durchsetzt, den alle Männchen der Gruppe übernehmen (Thielcke 1970a, Becker 1978b).

Lernentzug im Freiland ist schwerer nachzuweisen, in Einzelfällen jedoch bestätigt worden. In kleinen isolierten Waldarealen Nordspaniens leben **Sommer- und Wintergoldhähnchen** (*R. regulus* und *R. ignicapillus*) in geringer Populationsdichte sympatrisch. Dort, und nirgendwo sonst im Sympatriegebiet, singen einzelne Männchen beider Arten Mischrepertoirs aus *regulus*- und *ignicapillus*-Strophentypen sowie Mischstrophentypen (Becker 1977). Auch im Volierenexperiment lernten Männchen beider Arten den Gesang der Zwillingart vom Tonband (Thaler 1979, 1990). Der Inselregiolekt des **Madeira-Sommergoldhähnchens** (*R. i. madeirensis*) setzt sich neben dem gattungswelt verbreiteten Grundmuster unit 2 aus verschiedenen angeborenen Rufen zusammen (Abb. 31 k, l) und dürfte ebenso durch Lernentzug entstanden sein (vgl. Päckert et al 2001).

Auch das Verbreitungsmuster von Gesangstypen der Weidenmeisen (*Parus montanus*) kann durch Lernentzug erklärt werden. Von Artgenossen isoliert aufgezogene Weidenmeisen der Subspezies *rhenanus* (normalerweise „Flachlandsänger“, Abb. 75 c, d) sangen als Adulte ausschließlich Alpingesang, mitunter mit geringen Frequenzsprüngen, die auch im sino-japanischen Gesang vorkommen (Martens et al. 1995; vgl. Abb. 75 a, b, e, f). Alpin wie sino-japanischer Gesang dürften somit – zumindest in seinem Grundmuster – angeboren sein im Gegensatz zu den starken Frequenzmodulationen des Flachlandgesanges. Dass die überwiegend in isolierten, relativ kleinen Arealen vorkommenden Subspezies ein auf ausschließlich Alpinstrophen bzw. sino-japanische Strophen reduziertes Repertoire aufweisen, lässt sich durch Lernentzug befriedigend erklären (*montanus* in Südeuropa, *restrictus* in Japan, *kamtschatkensis* auf Kamtschatka, *affinis*, *stoetzneri* und *weigoldicus* in S China; Verbreitungskarte in Quaisser und Eck 2002). Auch für die Repertoirs der **Kanarischen Blaumeisen** (*P. teneriffae*), die sich gegenüber denen der kontinentalen Blaumeisen durch Elementgruppen nach dem Schema ABAB auszeichnen, wurde die Entstehung durch

Lernentzug in Betracht gezogen (Schottler 1995). Dies ist schlüssig nach der klassischen Systematik, die alle Blaumeisen als Monophylum betrachtet. Der gemeinsame Gesangstyp (AA[BB]CCC) von europäischen Blaumeisen und Lasurmeisen (*P. caeruleus*, *P. cyanus*), wäre demnach auf den Kanaren durch Lernentzug verlorengegangen. Diese Interpretation wird jedoch durch die molekulare Phylogenie von Salzburger et al. (2002) nicht bestätigt. Die typische Blaumeisen-Trillerstrophe ist demnach eine echte Synapomorphie europäischer Blau- und Lasurmeisen und erst von gemeinsamen Vorfahren entwickelt worden (Abb. 74). In der Hybridzone von **Kohlmeisen** des *major*- und des *minor*-Sektors im Mittleren Amur haben Lernvorgänge eine deutlich andere Situation verursacht: Nicht Lernentzug sondern das sympatrische Vorkommen von Gesangstutoren mit unterschiedlichen Regiolekten verursachten den Zusammenbruch von Regiolektgrenzen. Neben den individuellen Mischrepertoirs ist jedoch auch ein völlig neuer „Hybridregiolekt“ entstanden, der sich durch Mischstrophen mit sowohl *minor*- als auch *major*-Elementen auszeichnet und sonst bisher nirgendwo nachgewiesen wurde. Zudem gibt es offenbar bei Kohlmeisen der Sektoren *major* und *minor* unterschiedliche Prädispositionen, den fremden Regiolekt zu erlernen. *Minor*-Kohlmeisen sind im Untersuchungsgebiet zwar relativ seltener als *major*-Vögel – wären demnach auch anfälliger für Lernentzug –, trotzdem sangen alle untersuchten *minor*-Männchen ausnahmslos reine *minor*-Strophen (mit einem Mischsänger als Ausnahme, Abb. 68). Die meisten *major*- und Hybrid-Männchen hingegen besitzen Mischrepertoirs aus beiden Regiolekten, haben also offenbar eine bessere Lerndisposition für fremde Gesänge. Dass *minor*-Kohlmeisen im Hybridgebiet trotz ihres reduzierten Repertoirs auch *major*-Strophen als arteigen verstehen, zeigten Freilandversuche von Petri (1998).

4.2.2.6 Regiolekte als Indikator für Artgrenzen

Für alle drei Artengruppen bestätigen meine Untersuchungen: Ähnlichkeiten in Gesangsmustern lassen auf nahe genetische Verwandtschaft, hohe akustische Differenzierung im Gegenzug auch auf genetische Divergenz schließen. Morphologische Differenzierung kann im Gegensatz zur akustischen und genetischen wenig ausgeprägt sein wie im *Seicercus burkii*-Komplex, oder aber stärker als Akustik und Genetik vermuten lassen, wie zwischen Kohlmeisen aus den Sektoren *major* und *bokharensis* oder zwischen Unterarten der Weidenmeise, *P. montanus* (Salzburger et al. 2002). Innerhalb der Gattung *Regulus* ließ sich die akustische Differenzierung sogar quantitativ darstellen und eine positive Korrelation zwischen akustischer und genetischer Divergenz bestätigen (Abb. 27).

Im Phylospesies-Konzept sind Regiolekte eins von vielen diagnostischen Merkmalen, in der Taxonomie speziell von Singvögeln. Dialekte sind aufgrund ihrer geographischen Überlappung nicht eindeutig diagnostische Merkmale. Vertreter verschiedener Regiolektgebiete sind nach dem PSC eindeutig trennbare Arten. Das Biospezies-Konzept hingegen muss zunächst den Regiolekt als Isolationsmechanismus identifizieren. Selbst im Falle hoher akustischer Differenzierung sind die Verhältnisse hier oftmals nicht eindeutig. Mitteleuropäische *major*-Kohlmeisen reagieren auf fremde Regiolekte der *cinereus* und *minor* Sektoren nicht territorial (Thielcke 1969a, 1969b; Sasvári 1980, Martens 1996). Dennoch wirken die Regiolekte in der Kontaktzone am Mittleren Amur nicht als arttrennender Mechanismus. Ebenso ließen sich Teneriffa-Goldhähnchen (*R. teneriffae*) und Wintergoldhähnchen (*R. regulus*) in der Voliere problemlos verpaaren (Löhrl et al. 1996) – im Gegensatz zu Winter und Sommergoldhähnchen (*R. regulus*, *R. ignicapillus*, Thaler 1981) – obwohl europäische *R. r. regulus* den Gesang von *R. teneriffae* nicht als arteigen erkennen (Becker 1978a). Nach dem BSC können selbst Regiolekte somit nicht ohne anderweitige Untermauerung als Indikatoren für Artverschiedenheit herangezogen werden.

4.2.2.7 Phylogenetische Information von Regiolekten

Zusammenhänge zwischen der Ähnlichkeit von Gesangsmustern einerseits und engen phylogenetischen Beziehungen ihrer Träger andererseits werden seit langem befürwortet. So fließen vergleichend-bioakustische Analysen fast stets in taxonomische Arbeiten ein (*Phylloscopus*, Helbig et al 1995, 1996; Irwin et al. 2000a; *Motacilla*, Alström 2002; *Certhia*, Baptista und Krebs 2000, Martens et al. 2002).

Die Ergebnisse des Character Tracings meiner Arbeit lassen zudem Schlüsse über den Gehalt an phylogenetischer Information verschiedener Gesangsstrukturen zu. So sind bei Goldhähnchen (*Regulus*), *Seicercus*, Blau- und Lasurmeisen (*Parus caeruleus*, *P. cyanus*), sowie bei Weidenmeisen (*P. montanus*) Syntaxstrukturen der Gesamtstrophe als auch von Untereinheiten der Strophe phylogenetisch hoch informativ. Eine Ausnahme bilden hier die Kohlmeisen und Bergmeisen (*Parus major*, *P. monticolus*), die bei relativ homogener und wenig variabler Syntax nur Elementmerkmale als Träger phylogenetischer Information aufweisen. Bei Goldhähnchen sind Elementmerkmale kaum phylogenetisch informativ. Hinzu kommt, dass einige der informativen Syntaxmerkmale bei Goldhähnchen (*Regulus*) aber auch bei Weidenmeisen (*P. montanus*) im Gegensatz zu Elementmerkmalen nachgewiesenermaßen angeboren sind. Andere ebenso angeborene Merkmale wie die Subsongmotive der Gattung *Regulus* sind ebenfalls phylogenetisch informativ. Eine vergleichend molekulargenetisch-

akustische Untersuchung an Reihern weist ebenfalls auf hohen phylogenetischen Informationsgehalt von Syntaxstrukturen hin (MacCracken und Sheldon 1997). Nahe verwandte Taxa des Zilpzalp-Komplexes (*Phylloscopus collybita*) unterscheiden sich in ihren Elementparametern (abfallende oder aufsteigende Haken), während der Iberische *P. brehmii*, das Schwestertaxon zu allen übrigen Vertretern des Komplexes, auch eine abweichende Strophensyntax aufweist (Helbig et al. 1996).

Auf höherem taxonomischem Niveau nimmt der Grad an Homoplasie erwartungsgemäß sowohl für molekulare als auch für akustische Merkmale zu (Abnahme von CI mit steigender Anzahl der Taxa, Abb. 82). Die mehrfach unabhängige Entstehung derselben Syntaxstrukturen kann sowohl innerhalb der Gattung *Parus* als auch innerhalb des Artenkomplexes *Phylloscopus/Seicercus* nachvollzogen werden. Innerhalb der umfangreichen und hoch diversen Gattung *Parus* kann phylogenetische Information verlässlich von angeborenen Rufen abgeleitet werden (Abb. 76).

4.3 Taxonomische Konsequenzen

4.3.1 Die Gattung *Regulus*

Den systematischen Rang der einzelnen *Regulus*-Formen zu bestimmen, insbesondere die Festlegung von Artgrenzen, gestaltet sich nach beiden gängigen Artkonzepten schwierig. Die Grundproblematik besteht in der momentan validen taxonomischen Gegenüberstellung zweier Arten *R. regulus* und *R. teneriffae*, die nach den hier untersuchten molekularen und akustischen Merkmalen so nicht mehr zu rechtfertigen ist. *Regulus teneriffae* ist nach meinen Cytochrom-b-Sequenzen nicht die Schwesterart aller *R. regulus* (Sturmbauer et al. 1997) sondern das Schwestertaxon zu allen westpaläarktischen Subspezies von *R. regulus* (ssp. *regulus*, *azoricus*, *sanctae-mariae* und *inermis*) und somit ein echtes Wintergoldhähnchen (Abb.12). Die Grenzen zwischen potenziellen Phylospesies innerhalb des hochdifferenzierten *R. regulus*-Komplexes sind anhand der stark variierenden genetischen Distanzwerte nur willkürlich zu ziehen. Grenzen zwischen potenziellen Biospezies sind aufgrund der allopatrischen Verbreitung und des Fehlens von Kontaktzonen streng genommen gar nicht festzulegen. Nichtsdestotrotz muss der z.T. erheblichen intraspezifischen Differenzierung bei *R. regulus* (auch bei *R. i. madeirensis*) und der eindeutigen Eingliederung von *R. teneriffae* in *R. regulus* nach molekularen und akustischen Merkmalen Rechnung getragen werden. Die strikte Anwendung des Phylospesies-Konzepts erhöht die Artenzahl paläarktischer Goldhähnchen von zwei auf mindestens acht.

<i>R. regulus</i>	ssp. <i>regulus, anglorum, interni</i>
<i>R. azoricus</i>	ssp. <i>azoricus, sanctae-mariae, inermis</i>
<i>R. teneriffae</i>	
<i>R. tristis</i>	
<i>R. japonensis</i>	
<i>R. himalayensis</i>	ssp. <i>himalayensis, sikkimensis, yunnanensis</i>
<i>R. ignicapillus</i>	ssp. <i>ignicapillus, balearicus, laeneni, caucasicus</i>
<i>R. madeirensis</i>	

Das Madeira-Sommergoldhähnchen wurde neuerdings unter Berufung auf Untersuchungen von Päckert et al. (2001) und Svensson et al. (2000) vom Dutch committee for avian systematics (CSNA) als eigenständige Art *R. madeirensis* eingestuft (Redactie Dutch birding 2002). Die extreme genetische Differenzierung zwischen Sommergoldhähnchen von Madeira (ssp. *madeirensis*) und den Subspezies *ignicapillus* und *balearicus* im Vergleich mit andere Subspezies-Paaren von *R. regulus* und *R. ignicapillus* (Abb. 13) stützt den Artstatus von *R. madeirensis*.

Die Formen der Azoren fasse ich zu einer einzigen Art *R. azoricus* zusammen. Keine der drei Subspezies bildet nach molekularen Merkmalen ein echtes Monophylum. Auch rezenter Genfluss zwischen den Inselpopulationen kann nach den Daten aus dieser Arbeit nicht ausgeschlossen werden. Zudem ist keine der Inselrassen eindeutig nach diagnostischen akustischen Merkmalen (Dialektstrophen wie Haplotypen) zu bestimmen (Dialektüberschneidungen zwischen Subspezies, Abb. 49). Die Form *interni* auf Korsika habe ich hier aufgrund der fehlenden molekularen und sehr spärlichen akustischen Daten zunächst *R. regulus* zugeordnet, dem es auch traditionell nahe gestellt wird (Vaurie 1959). Aufgrund des abweichenden Gesangstypes (im Gegensatz zu *R. r. anglorum*) könnte nach

entsprechenden molekularen Ergebnissen jedoch auch Phylospesiesstatus für *interni* in Frage kommen. Ohnehin ist die weitere Unterteilung von Phylospesies in weitere Subspesies streng genommen nicht zulässig und müsste bei konsequenter Anwendung des phylogenetischen Artkonzeptes entfallen. Die weitere Unterteilung erübrigt sich beispielsweise für solch akustisch wie genetisch fast gar nicht differenzierte Taxa wie die *himalayensis*-Gruppe (Martens et al. 1998), oder das Subspesies-Paar *regulus/ anglorum*.

Nach dem Biospesies-Konzept stellt sich *R. regulus* zunächst als polytypische Art mit mehreren allopatrischen Subspesies dar, zu denen nach den genetischen Befunden auch *R. r. teneriffae* zu zählen ist. Dennoch stellt sich auch bei der Anwendung des Biospesies-Konzepts aufgrund der erheblichen genetischen und bioakustischen Differenzierung die Frage nach möglichen biologischen, bislang kryptischen Artgrenzen innerhalb des Wintergoldhähnchens (*R. regulus*). Auch hier wären solche Grenzen nur willkürlich festzulegen.

Eine Lösung für solche polytypischen Spesies bieten die Begriffe „Superspesies“ und „Allospesies“ (Eck 1997). Einzelne vikariierende allopatrische Vertreter einer Biospesies werden hierbei als Allospesies einer gemeinsamen Superspesies betrachtet. Die Einteilung von Allospesies innerhalb einer Superspesies *Regulus regulus* entspricht prinzipiell der oben getroffenen taxonomischen Klassifizierung nach dem Phylospesies-Konzept (sechs Allospesies: *R. regulus*, *R. azoricus*, *R. teneriffae*, *R. tristis*, *R. japonensis*, *R. himalayensis*), wobei im Gegensatz zu diesem die weitere Auflösung von Allospesies in verschiedene Subspesies kein Problem darstellt. Auf diese Weise wurde taxonomisch bereits bei verschiedenen Vertretern der Passeriformes verfahren, so z. B. beim Zilpzalp, *Phylloscopus collybita*-Komplex (Helbig et al. 1996). Berücksichtigt wurde hierbei allerdings auch das Vorkommen oder Ausbleiben von Hybridisierung in sekundären Kontaktgebieten. Die disjunkten Subspesies von *R. regulus* treffen bis auf eine Ausnahme (*R. r. coatsi* und *R. r. regulus*, keine Daten) nirgendwo aufeinander, so dass potenzielle Isolationsmechanismen im Freiland nicht untersucht werden können.

Anhaltspunkte für reproduktive Isolation innerhalb *Regulus* bieten zunächst nur die sympatrischen Zwillingsarten *R. regulus* und *R. ignicapillus* in der Alten sowie *R. satrapa* und *R. calendula* in der Neuen Welt. Die zwischenartliche Differenzierung ist für beide Artenpaare jedoch genetisch wie akustisch so hoch, dass sämtliche anderen Taxon-Paare z.T. weit darunter liegen (Abb. 13). Weitere Hinweise auf das Vorhandensein bzw. Fehlen reproduktiver Isolation innerhalb *Regulus* ergaben Kreuzungsversuche von Thaler (1990) sowie Löhrl et al. (1996). Zwischen Winter- und Sommergoldhähnchen (*R. regulus*, *R. ignicapillus*) bestehen offenbar erhebliche prägame Isolationsmechanismen aufgrund

unterschiedlichen Aggressions- und Balzverhaltens, sowie der unterschiedlichen Gesichtszeichnung, so dass erst nach zehnjähriger Gewöhnung des Mischpaares in der Voliere ein erfolgreicher Paarungsversuch und erfolgreiche Jungenaufzucht gelang (Thaler 1981). Solche Isolationsmechanismen bestehen hingegen nicht bei Winter- und Teneriffa-Goldhähnchen (*R. regulus*, *R. teneriffae*), bei denen Hybridisierung bereits im ersten Jahr der Volierenhaltung gelang (Löhrl et al. 1996). Trotz der angemessenen Vorsicht bei der Übertragung solcher Volierenexperimente auf Freilandbedingungen sprechen diese Ergebnisse aus der Sicht des Biospezies-Konzeptes eher für die Konspezifität von *R. regulus* und *R. teneriffae*.

Für die Beurteilung der verschiedenen taxonomischen Sichtweisen sei vermerkt, dass die meisten potenziellen Phylspezies der Gattung früher schon als eigenständige Spezies beschrieben oder eingestuft wurden (Pleske 1892). Insofern stellt die taxonomische Aufgliederung insbesondere des Wintergoldhähnchens (*R. regulus*) in verschiedene Spezies kein Novum sondern vielmehr eine Rückkehr zu einer typologischen Sichtweise von Arten dar. Nach molekularen, morphologischen und z.T. auch nach akustischen Merkmalen sind alle Wintergoldhähnchen (*R. regulus ssp.*) inklusive *R. teneriffae* jedoch eindeutig eine sogenannte „evolutionary significant unit (Ryder 1986)“. Dem trägt die typologische Sichtweise des PSC nicht Rechnung.

Offen bleibt nach beiden Artkonzepten die taxonomisch-systematische Stellung folgender Taxa aufgrund fehlender Daten: *R. r. hyrcanus* und *R. r. buturlini* im Kaukasus, *R. r. coatsi* in Transbaikalien und *R. goodfellowi* auf Taiwan.

4.3.2 Die Kohlmeisen, *Parus major*

Die Grundproblematik taxonomischer Fragestellungen in der Kohlmeisen-Gruppe ähnelt der Situation in der Gattung *Regulus*: Auch hier werden nach der gängigen Taxonomie zwei Artenpaare gegenübergestellt (*Parus major* und *Parus bokharensis*). Nach meinen molekularen und akustischen Merkmalen sind die Kohlmeisen des *bokharensis*-Sektors jedoch nur mit denen des *major*-Sektors nächstverwandt, somit echte Vertreter der *Parus major*-Gruppe. Nach dem Biospezies-Konzept sind diese beiden ebenso wie die Vertreter sämtlicher anderer Sektoren eindeutig konspezifisch, da Hybridisierung zwischen ihnen mehrfach in sekundären Kontaktzonen nachgewiesen worden ist. Die Unterteilung in vier Subspezies-Sektoren einer gemeinsamen Biospezies *P. major* (Eck 1988) trägt ihrer z.T. markanten morphologischen, akustischen und auch genetischen innerartlichen Differenzierung Rechnung.

Nach dem Phylospesies-Konzept werden diese vier Sektoren dennoch sehr wohl aufgrund ihrer diagnostischen Merkmale als vier (Stepanyan 1990) bzw. zwei (Vaurie 1957, 1959; Sibley und Monroe 1990; Harrap und Quinn 1996) getrennte Spezies aufgefasst. Diese sind jedoch, wie die Verhältnisse in den Kontaktzonen gezeigt haben, keine vollständig reproduktiv isolierten Einheiten. In dieser Frage schließen Phylospesies- und Biospezies-Konzept einander aus. Die schlichte Diagnostizierbarkeit einzelner Taxa lässt zudem auch bei der Anwendung des PSC auf die Kohlmeisen Spielraum bezüglich der Anzahl distinkter Phylospesies. Die momentan am weitesten akzeptierte Auffassung zweier Spezies *P. bokharensis* und *P. major* beruht beispielsweise, wie die Daten aus meiner Arbeit zeigen, auf einer eindeutigen Missinterpretation diagnostischer Merkmale.

4.3.3 Die Goldbrillenlaubsänger, Gattung *Seicercus*

Die Artgrenzen in der Gattung *Seicercus* lassen sich im Gegensatz zu den beiden anderen Beispielen nach beiden Artkonzepten zunächst widerspruchlos und eindeutig festlegen. Diagnostizierbar sind im Material dieser Arbeit zunächst im *S. burkii*-Komplex anhand akustischer und genetischer Merkmale sieben Phylospesies:

<i>S. burkii</i> s. str.	Himalaya
<i>S. whistleri</i>	Himalaya
<i>S. valentini</i>	China
<i>S. soror</i>	China
<i>S. omeiensis</i>	China, Burma
<i>S. tephrocephalus</i>	China, Burma, Vietnam
<i>S. affinis</i>	China, Himalaya, Vietnam

Diese sind zudem durch morphologische Feinmerkmale der Scheitelfärbung und Begrenzungstreifen, Großgefiederproportionen etc. bis auf *S. omeiensis* und *S. valentini* deutlich voneinander zu unterscheiden (Martens et al. 1999). Wo einzelne dieser Taxa in extrem schmalen Kontaktzonen sympatrisch vorkommen gibt es keinerlei Hinweise auf Hybridisierung. Inkongruenz von Phänotyp und Haplotyp (sowie Gesangsform bei Song specimens) treten im von mir bearbeiteten Material nicht auf. Dies bestätigen auch die Untersuchungen von Alstöm und Olsson (1999, 2000). Somit können diese Taxa auch nach dem BSC als sieben getrennte Biospezies betrachtet werden.

Die Validität der beiden neu beschriebenen Spezies *S. soror* [Alström und Olsson] und *S. omeiensis* [Martens, Eck, Päckert und Sun] wurde wechselseitig bestätigt (Martens et al. 1999, Alström 2000). Der durch Alström und Olsson (1999) festgelegte Neotypus für *S. tephrocephalus* wurde später als *S. distinctus* sensu Martens et al. (1999) zugehörig befunden (Martens et al. im Druck). Dieser ist molekulargenetisch markant von *S. omeiensis* nov. spec. differenziert, beide stellen separate valide Spezies dar (Martens et al. 1999, Alström 2000). Die von Martens et al. (1999) nicht eindeutig bestimmte Spezies *S. spec.* wurde von Alström (2000) als *S. affinis intermedius* bestimmt. Alström und Olsson (1999) bearbeiteten diese Spezies nicht, da sie diese als nicht dem *S. burkii*-Komplex zugehörig betrachteten (Alström 2000).

Die z.T. erheblichen Sequenzunterschiede (5-9%) und hohe genetische Distanzwerte weisen zudem auf ihre lange eigenständige Evolution hin und sind ein zusätzliches Indiz für bereits abgeschlossene Speziation. Drei weitere *Seicercus*-Arten können im Material dieser Arbeit unterschieden werden, die mit denen des *S. burkii*-Komplex und auch z.T. miteinander nicht nahe verwandt sind.

S. xanthoschistos

S. grammiceps

S. castaniceps

Von diesen dreien stehen sich nur *S. grammiceps* und *S. castaniceps* nahe.

Mit zwei weiteren Taxa, *S. poliogenys* und *S. montis*, von denen mir zur Untersuchung kein Material vorlag, umfasst die Gattung *Seicercus* insgesamt zwölf Arten (Alström 2002).

Molekulargenetische Untersuchungen von Alström (2002) stellen *S. poliogenys* als Schwestertaxon nahe *S. affinis* und *S. montis* als Schwestertaxon zu den Arten *S. grammiceps* und *S. castaniceps*. Die Ähnlichkeiten im Gesang stützen die nahe Verwandtschaft der drei letzten Taxa (Abb. 83, Abb. 84).

So wenig Probleme die Abgrenzung einzelner Arten innerhalb *Seicercus* bereitet, umso problematischer ist die höhere Taxonomie dieser Gruppe. Die Gattung *Seicercus* gliedert sich nach molekulargenetischen Merkmalen in drei nicht näher miteinander verwandte Linien: den monophyletischen *S. burkii*-Komplex, den der *Phylloscopus reguloides*-Gruppe zugehörigen und *P. davisoni* nahestehenden *S. xanthoschistos* und die keiner der beiden anderen Linien nahestehenden Schwestertaxa *S. grammiceps* und *S. castaniceps*. Diese Dreiteilung der Gattung findet sich auch in den molekulargenetischen Daten von Alström (2002).

5. Zusammenfassung

Lautäußerungen von Singvögeln (Passeriformes) insbesondere Reviergesänge werden gemeinhin als Träger phylogenetischer Information betrachtet, obwohl direkte Nachweise in vergleichend bioakustischen Studien bislang rar sind.

Dieser Thematik widmet sich meine Dissertation am Beispiel von drei Singvogelgruppen: Goldhähnchen (*Regulus*), Goldbrillenlaubsänger (*Seicercus*) sowie verwandter Laubsänger (*Phylloscopus*) und Kohlmeisen (*Parus major*). Neben der Erhebung bioakustischer Daten wurde für jede Gruppe eine molekulare Phylogenie basierend auf Cytochrom-b-Sequenzen erstellt und für verschiedene akustische Merkmale Homoplasie-Indizes berechnet (CI, RI und RC). Die phylogenetisch informativen Gesangsstrukturen innerhalb der Gattungen *Regulus* und *Seicercus/ Phylloscopus* sind sämtlich Syntaxmerkmale zumeist der Gesamtstrophe, seltener von Strophenabschnitten. Bei den Goldhähnchen (*Regulus*) sind solche Syntaxmerkmale angeboren, Elementmerkmale hingegen sind erlernt und nicht phylogenetisch informativ. Die innerhalb der Kohlmeisen homogene Gesangssyntax ist erst auf höherer taxonomischer Ebene (Gattung *Parus*) ein informatives Merkmal. Der mittels einer Merkmalsmatrix berechnete akustische Divergenzindex zwischen Taxonpaaren steigt signifikant proportional zur genetischen Distanz. Damit ist erstmalig der Zusammenhang zwischen genetischer und bioakustischer Differenzierung quantifiziert. Die molekulare Phylogenie erhellt zudem bislang ungeklärte phylogenetische Beziehungen für alle drei Taxa. Diese werden im Hinblick auf das biologische und das phylogenetische Artkonzept diskutiert. Der Artstatus des Teneriffa-Goldhähnchens (*Regulus teneriffae*) sowie der *bokharensis*-Kohlmeisen ist fragwürdig aufgrund ihrer engen Verwandtschaft zu einzelnen Subspezies der Wintergoldhähnchen bzw. Kohlmeisen.

5.1. Abstract

Vocalizations of passerine birds are considered to carry phylogenetic information, but direct evidence from comparative or quantitative studies is lacking hitherto. In my PhD thesis I have investigated three passerine taxa with respect to this subject: Crests and kinglets (*Regulus*), golden-spectacled warblers (*Seicercus*) and relatives (*Phylloscopus*) and great tits (*Parus major*). Intraspecific/ -generic differentiation was inferred from bioacoustic analyses and molecular phylogenies (based on cytochrome *b* sequences), homoplasy indices CI, RI and RC were calculated for acoustic characters. Within *Regulus* and *Seicercus/ Phylloscopus* phylogenetically informative song structures are syntax characters. These are innate song characters in crests, while element types must be learnt and do not carry phylogenetic

information. The homogenic song syntax of great tits is informative only on a higher taxonomic level (entire genus *Parus*). An acoustic divergence index between taxa (based on a character matrix with 12 acoustic characters) increases significantly with increasing genetic distance. The molecular phylogeny also resolves uncertain phylogenetic relations within all investigated groups. Species status of the Tenerife goldcrest (*Regulus teneriffae*) and the Turkestan Tit (*Parus bokharensis*) is questionable because of their close relation to the goldcrests (*R. regulus*) and great tits (*P. major*) on the subspecies level.

Literatur

- Alström, P. 2002: Species limits and Systematics in some passerine birds. Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala.
- Alström, P. und U. Olsson 1999: The Golden-spectacled Warbler: a complex of sibling species, including a previously undescribed species. Ibis 141:545-568.
- 2000: Golden-spectacled Warbler systematics. Ibis 142:495-500.
- Alström, P., U. Olsson und P. Colston 1992: A new species of *Phylloscopus* warbler from central China. Ibis 134:329-334.
- Arbogast, B. S. und J. B. Slowinski. 1998: Pleistocene Speciation and the mitochondrial DNA clock. Science 282. Technical comments.
- Ax, 1984: Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. Stuttgart.
- Bannerman, D. A. 1922: The Canary Islands. London.
- Baptista, L. F. und R. Krebs 2000: Vocalizations and relationships of Brown Creepers *Certhia americana*: a taxonomic mystery. Ibis 142:457–465.
- Becker, P. H. 1974: Der Gesang von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *Regulus ignicapillus*) am westlichen Bodensee. Vogelwarte 27:233-243.
- 1976: Artkennzeichnende Gesangsmerkmale bei Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Z. Tierpsychol. 42:411-437.
- 1977: Geographische Variation des Gesanges von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Vogelwarte 29:1-37.

- 1978a: Vergleich von Lautäußerungen der Gattung *Regulus* (Goldhähnchen) als Beitrag zur Systematik. Bonn. Zool. Beitr. 29:101-121.
- 1978 b: Der Einfluß des Lernens auf einfache und komplexe Gesangstrophen der Sumpfmeise (*Parus palustris*). J. Ornithol. 119: 388 - 411.
- Becker, P. H., Thielcke, G. und Wüstenberg, H. (1980): Versuche zum angenommenen Kontrastverlust im Gesang der Blaumeise (*Parus caeruleus*) auf Teneriffa. J. Ornithol. 121: 81 - 95.
- Bent, A. C. 1949: Life histories of North American thrushes, kinglets and their allies. Smithson. Inst. US Nat. Mus. Bull. 116:382-439.
- Bergman, G. 1980: Die Verwandlung der Gesangsmelodie der Kohlmeise *Parus major* in Finnland und Schweden. Ornis Fenn. 57:97-111.
- Bergmann, H.-H. 1993: Der Buchfink. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Borges, P. A. V. und Brown, V. K. 1999: Effect of island geological age on the arthropod species richness of Azorean pastures. Biol. J. Linn. Soc. 66: 373 – 410.
- Browning, R. M. 1979: A Review of Geographic Variation in Continental Populations of the Ruby-Crowned Kinglet (*Regulus calendula*), *Nemouria* 21: pp. 9.
- Cain 1959: Die Tierarten und ihre Entwicklung, G. Fischer, Jena
- Cracraft, J. 1983: Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithol.* 3:159-187.
- Catchpole, C. K. und P. J. B. Slater 1995. Bird Song. Biological themes and variations. Cambridge Univ. Press.
- Corti, V. A. 1927: Beiträge zur Systematik der Goldhähnchen. *Ornithol. Beob.* 25:6-8.

- Cramp, S. und Perrins 1992: Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic VI. Oxford University Press.
- Davis, J. J. und K. C. Nixon 1992: Populations, genetic variation and the delimitation of phylogenetic species. *Syst. Biol.* 41:421-435.
- De Queiroz, K. und M. J. Donoghue 1988: Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* 4:317-338.
- De Queiroz, K. und M. J. Donoghue 1990: Phylogenetic systematic and species revisited. *Cladistics* 6:83-90.
- Dementiev, G. B. und N. A. Gladkov 1968: Birds of the Soviet Union 6. Israel Program for Sci. translation, Jerusalem.
- Desfayes, M. 1965. Biosystematic note on the genus *Regulus*. *Ardea* 53:82.
- Donoghue, M. J. 1985: A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88:172-181.
- Dubois, A. und J. Martens 1984: A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. *J. Ornithol.* 125:455-463.
- Duckworth, J.W., P. Alström, P. Davidson, T. D. Evans, C. M. Poole, T. Seta und R. J. Timmins 2001: A new species of wagtail from the lower Mekong basin. *Bull. B.O.C.* 121:152-182.
- Eck, S. 1980: *Parus major* – ein Paradebeispiel der Systematik. *Falke* 27: 385-392, 1 table.
- 1988: Gesichtspunkte zur Art-Systematik der Meisen (Paridae). *Zool. Abh. Dresden* 43:
- 1996. Die paläarktischen Vögel – Geospezies und Biospezies. *Zool. Abh. Dresden* 49, Suppl. 104.

- 2001: Die neuen Vogelarten der Paläarktis. Zool. Abh. Mus. Tierkde. Dresden 51:105-118.
- Eck, S. und R. Piechocki. 1977: Eine Kontaktzone zwischen den *bokharensis*-Subspezies und den *major*-Subspezies der Kohlmeise, *Parus major*, in der Südwest-Mongolei. Ann. Orn. 1:127-136.
- Edwards, S. V., P. Arctander und A. C. Wilson 1991. Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for perching birds. Proc. R. Soc. London B 243:99-107.
- Felsenstein, J. 1985: Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39:783-791.
- Fleischer, R. C., McIntosh, C. E. und C. Tarr. 1998: Evolution on a volcanic conveyor belt: using phylogeographic reconstructions and K-Ar-based ages of the Hawaiian Islands to estimate molecular evolutionary rates. Molecular Ecology 7:533-545.
- Formosov, H. A., A. B. Kerimov, und V. V. Lopatin 1993: New hybridisation zone of the great titmouse and *Parus bokharensis* in Kazakhstan and relationships in forms or *Parus major* superspecies. . In: Hybridisation and the problem of species in vertebrates (ed. O.L. Rossomolino), Arch. Zool. Mus. Moscow State Univ. 30: 118-146 (Russisch, Englische Zusammenfassung).
- Gill, F. B., B. Slikas und F. H. Sheldon (eingereicht): Phylogeny of Titmice (Paridae): II. Species relationships based on sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. Auk
- Glutz v. Blotzheim, U. N. und K. M. Bauer 1992: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 12. Aula, Wiesbaden.
- Gompertz, T. 1968: Results of bringing individuals of two geographically isolated forms of *Parus major* into contact. Vogelwelt. Beiheft 1.
- Haffer, J. 1982: General Aspects of the Refuge Theory. In: Prance, G. T. (Hrsg.): Biological Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press:6-24.

- Haffer, J. 1998: Artkonzepte in der heutigen Zoologie. Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 50/ Suppl.:9-19.
- Hailman, J. 1898: The organization of major vocalizations in the Paridae. Wilson Bull. 101:305-343.
- Harrap, S. und D. Quinn 1996: Tits, nuthatches & treecreepers., Christopher Helm, London.
- Hartert, E. 1903–10: Die Vögel der paläarktischen Fauna 1. Berlin.
- 1932-38: Die Vögel der paläarktischen Fauna. Ergänzungsband. Berlin.
- Helbig, A. J., I. Seibold, J. Martens und M. Wink 1995: Genetic differentiation and phylogenetic relationships of Bonelli's Warbler *Phylloscopus bonelli* and Green Warbler *P. nitidus*. J. Avian Biol. 26:139–153.
- Helbig, A. J., J. Martens, I. Seibold, F. Henning, B. Schottler und M. Wink 1996: Phylogeny and species limits in the palearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. Ibis 138:650–666.
- Hellmayer, C. E. 1903: Das Tierreich Vol. 18, Aves: Paridae, Sittidae und Certhiidae. Berlin.
- Helm-Bychowski, K. 1984: Evolution of nuclear and mitochondrial DNA in gallinaceous birds. Ph. D. Diss. Univ. California, Berkeley.
- Howard, R. und A. Moore 1980: A complete checklist of the Birds of the World. Oxford.
- Hunter, M. L. und J. R. Krebs 1979: Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. J. Anim. Ecol. 48:759-785.
- Irwin, D. E. 2000a: Song variation in an avian ring species. Evolution 54:998–1010.
- Irwin, D. E., S. Bensch und T. Price 2000b: Speciation in a ring. Nature 409:333–337.u

- Irwin, D.E., J. H. Irwin und T. D. Price 2001a: Ring species as bridges between microevolution and speciation. *Genetica* 112-113: 223-243.
- Irwin, D. E., P. Alström, U. Olsson und Z. M. Benowitz-Fredericks. 2001b: Cryptic species in the genus *Phylloscopus* (Old World leaf warblers). *Ibis* 143:233-247.
- Johnson C.L., J. R. Wijbrans, C. G. Constable, J. Gee, H. Staudigel, L. Tauxe, V. H. Forjaz, und M. Salgueiro 1998: $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages and paleomagnetism of Sao Miguel Lavas, Azores. *Earth Plan. Science Lett.* 160: 637-649.
- Knecht, S. und U. Scheer 1971: Die Vögel der Azoren. *Bonn. Zool. Beitr.* 22:275-296.
- Kocher, T. D., W. K. Thomas, A. Meyer, S. V. Edwards, S. Pääbo, F. X. Villablanca und A. C. Wilson 1989: Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86:6196–6200.
- Krebs, J. R. 1971: Territory and breeding density in the great tit. *Ecology* 52:2-22.
- Kuzjmina M. A. 1972: Paridae. In: Korelew und Kowshar (Hrsg.). *The birds of Kazakhstann.* Alma-Ata (Russisch).
- Kvist, L., M. Ruokonen, J. Lumme und M. Orell. 1999: The colonization history and present-day population structure of the European great tit (*Parus major major*). *Heredity* 82:495-502.
- Kvist, L., J. Martens, A. Ahola und M. Orell 2001: Phylogeography of a Palearctic sedentary passerine, the willow tit (*Parus montanus*). *J. Evol. Biol.* 14:930-941.
- Kvist, L., J. Martens, M. Orell und H. Higuchi. (submitted): Evolution and genetic structure of the great tit complex.
- Lehtonen, L. 1983: The changing of song patterns in the great tit *Parus major*. *Ornis Fenn.* 60:16-21.

- Löhrl, H. und E. Thaler 1980: Das Teneriffa-Goldhähnchen *Regulus regulus teneriffae* – Zur Biologie, Ethologie und Systematik. Bonn. Zool. Beitr. 31:78–96.
- 1992: Behavioural traits as an aid to solving taxonomic problems. Bull. BOC Centenary Suppl. 112A:199–208.
- Löhrl, H., E. Thaler und A. D. Christie 1996: Status and behaviour of the Tenerife Goldcrest. Brit. Birds 89:379–386.
- Lönnig, W.-E. 1993: Artbegriff, Evolution und Schöpfung. Naturwissenschaftlicher Verlag Köln.
- Lovette, I. J. and E. Bermingham 1999: Explosive speciation in the New World *Dendroica* warblers. Proc. R. Soc. Lond. B 266:1629-1636.
- Lovette, I. J., E. Bermingham, S. Rohwer und C. Wood 1999: Mitochondrial restriction fragment length polymorphism (RFLP) and sequence variation among closely related avian species and the genetic characterization of hybrid *Dendroica* warblers. Mol. Ecol. 8:1431-1441.
- Lynch, A. 1996: The population memetics of bird song. In: Kroodsma, D. E. und E. H. Miller (Eds.): Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. Cornell University Press:181–197.
- McCracken, K. G. und F. H. Sheldon 1997: Avian vocalizations and phylogenetic signal. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94:3833–3836.
- Mc Gregor, P. K. und J. R. Krebs 1982: Mating and song types in the great tit. Nature 297:60-61.
- McGregor, P. K., J. R. Krebs und L. M. Ratcliffe. 1983: The reaction of great tits to playback of degraded and undegraded songs: the effect of familiarity with the stimulus song type. Auk 100:898-906.

- Maddison, W. P. und D. R. Maddison 1992: Mac Clade – Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachusetts, USA.
- Marincovich, L. und Gladenkov, A. Y. 1999: Evidence for an early opening of the Bering Strait. *Nature* 14:149.
- Martens, J. 1980: Lautäußerungen, verwandtschaftliche Beziehungen und Verbreitungsgeschichte asiatischer Laubsänger (*Phylloscopus*). *Advances in Ethology* 22. Parey, Berlin and Hamburg.
- 1993: Lautäußerungen von Singvögeln und die Entstehung neuer Arten. *Forschungsmagazin der Johannes Gutenberg-Universität Mainz* 2:34-45.
- 1996: Vocalization and Speciation of Palearctic Birds. In: Kroodsma, D. E., and E. H. Miller (Eds.): *Ecology and Evolution of acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press:221–240.
- 1998: Geographische Variabilität der Lautäußerungen von Sperlingsvögeln – Auswirkungen auf Artbildung und Artkonzept (Aves: Passeriformes: Oscines). *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* 50/ Suppl.:35-50.
- Martens, J. und S. Eck 1991: *Pnoepyga immaculata* n. sp., eine neue bodenbewohnende Timalie aus dem Nepal-Himalaya. *J. Ornithol.* 132:179-198.
- 1995: Towards an ornithology of the Himalayas.
- 2000: Der *Seicercus burkii*-Komplex im Himalaya und China oder: Schätzen wir die Diversität der Singvögel falsch ein? *Ornithol. Anz.* 39:1-14.
- Martens J. und G. Geduldig 1988: Acoustic adaptations of birds living close to Himalayan torrents. *Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Bonn*:123-131.
- Martens, J. und B. Schottler 1991: Akustische Barrieren zwischen Blaumeise (*Parus caeruleus*) und Lasurmeise (*P. cyanus*)? *J. Ornithol.* 132:61-80.

- Martens, J., M. Päckert, A. A. Nazarenko, O. Valchuk und N. Kawaji 1998: Comparative bioacoustics of territorial song in the Goldcrest (*Regulus regulus*) and its implications for the intrageneric phylogeny of the genus *Regulus*. *Zool. Abh. Dresden* 50:99–128.
- Martens, J., S. Eck, M. Päckert, and Y.-H. Sun 1999. The Golden-spectacled Warbler *Seicercus burkii* – a species swarm (Aves: Passeriformes: Sylviidae) Part 1. *Zool. Abh. Dresden* 50:282–327.
- Martens, J. und P. Kessler 2000: Territorial song and song neighbourhoods in the Scarlet Rosefinch *Carpodacus erythrinus*. *J. Avian Biol.* 31:399–411.
- Martens, J., S. Eck und Y.-H. Sun 2002: *Certhia tianquanensis* Li, a treecreeper with relict distribution in Sichuan, China. *J. Ornithol.* 143:440-455.
- Mayden, R. L. 1997: A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge et al. (Eds.) 1997: *Species. The Units of Biodiversity.* Chapman & Hall, London.
- Mayr, E. 1942: *Systematics and the origin of species.* New York, Columbia Univ. Press.
- 1956: *Gesang und Systematik.* *Beitr. Vogelkunde* 5:112-117.
- 1967: *Artbegriff und Evolution.* Parey, Hamburg and Berlin.
- Mayr, E. und D. Amadon 1951: A classification of recent birds. *Am. Mus. Novit.* 1496:1-42.
- Mayr, E. und L. L. Short 1970: Species taxa of North American birds. A contribution to comparative systematics. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 9.
- Meise 1975: Natürliche Bastardpopulationen und Speziationsprobleme bei Vögeln. *Abh. Varh. Naturwiss. Ver. Hamburg.* 18/19:187-254.

- Moore, W. S. und V. R. DeFilipis. 1997: The Window of taxonomic resolution für Phylogenies Based on mitochondrial Cytochrome b. in: Mindell, D. P. (1997): Avian Molecular Evolution and Systematics. Academic Press: 83 – 113.
- Morton, E. S. 1975: Ecological sources of selection on avian sounds. Am. Nat 109:17-34.
- Nazarenko, A. A. 1990: Recent history of the east palearctic avifauna: Transzonal interchange of the forests elements between N and S Asia since the last 35 000 years. Proc. Int. 100 DO-G meeting, Current topics Avian Biol., Bonn 1988:81–87.
- Nazarenko, A. A., O. P. Valchuk und J. Martens 1999: Secondary contact and overlap of *Parus major* and *Parus minor* populations in the middle Amur river basin. Zoologic. J. 78: 372-381 (in Russian, English summary)
- Nemeth, E., H. Winkler und T. dabelsteen 2001: Differential degradation of antbird songs in a Neotropical rainforest: Adaption to perch height? J. Acoust. Soc. Am. 110:3263-3274.
- Nicolai, J. 1959: Familientradition in der Gesangentwicklung des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula*). J. Ornithol. 100:39-46
- Nicolai, J. und H. Wolters 1971: Vögel in Käfig und Voliere 2. Aachen.
- Nixon K. C. und Q. D. Wheeler 1990: An amplification of the phylogenetic species concept. Cladistics 6:211-233.
- Nottebohm, F. 1970: Ontogeny of bird song. Science 167:950-956.
- Päckert, M., J. Martens und T. Hofmeister 2001: Lautäußerungen der Sommergoldhähnchen von den Inseln Madeira und Mallorca (*Regulus ignicapillus madeirensis*, *R. i. balearicus*). J. Ornithol. 142:16–29.
- Pagel, M. 1999: The Maximum Likelihood Approach to Reconstructing Ancestral Character States of Discrete Characters on Phylogenies. Syst. Biol. 48: 612 – 622.

- Payne, R. B. 1986: Bird song and Avian systematics. In: Johnston, R. J. (Ed.): Current ornithology 3. Plenum Press New York:87-126.
- Payne, R. B. und L. L. Payne 1996: Demography, dispersal and song dialects and the persistence of partnerships in Indigo Buntings. In: Black, J. M. (Ed.): Partnerships in birds: the study of monogamy. Oxford Univ. Press:305-320.
- Petri, B. 1998: Die Kohlmeisen (*Parus major*) – Kontaktzone am mittleren Amur – existieren akustische Isolationsmechanismen? Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz.
- Pleske, T. 1982: Übersicht der Gattung *Regulus*, Cuv., nebst Beschreibung einer neuen Art derselben. Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg. Tome XIII :303-307.
- Posada, D. und K. A. Crandall 1998: MODELTEST: testing the model of DNA substitution. Bioinformatics 14:817-818.
- Portenko, L.A. 1955: New subspecies of passerine birds (Aves, Passeriformes). Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR 18: 493-507 (Russisch)
- Quaisser, C. und S. Eck 2002: *Parus montanus* Conrad, 1827, Weidenmeise. In: Atlas der Verbreitung Paläarktischer Vögel 20:1-12.
- Redactie Dutch Birding 2002. Naamgeving van taxa in Dutch Birding. Dutch Birding 24: 22-24.
- Rensch, B. 1933: Zoologische Systematik und Artbildungsprobleme. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Suppl. Zool. Anz. (Band, Seiten?)
- Roberts, J., Moreno, A., Kacelnik, A. and Hunter, M. 1983: Physical considerations in the frequency limits of birdsong. Acoustics Lett. 6:100-105

- Ryan, M. J. and E. A. Brenowitz 1985: The role of bodysize, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird song. *Am. Nat.* 126:87-100.
- Ryder, O. A. 1986: Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution* 1:9-10.
- Saitou, N. und M. Nei 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4:406-425.
- Salzburger, W., J. Martens, und C. Sturmbauer 2002a: Paraphyly of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) suggested from cytochrome b sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 24:19-25.
- Salzburger, W., J. Martens, A. A. Nazarenko, Y.-H. Sun, R. Dallinger und C. Sturmbauer 2002b: Phylogeography of Eurasian Willow Tits (*Parus montanus*) based on mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 24:26-34.
- Sanger, F., S. Nicken und A. R. Clouson 1977: DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 74:5463–5467.
- Sangster, G., C. J. Hazevoet, A. B. van den Berg, C. S. (K.) Roselaar und R. Sluys 1999: Dutch avifauna list: species concepts, taxonomic instability and taxonomic changes in 1977-1998. *Ardea* 87:139-166.
- Schmidt, H. A., K. Strimmer, M. Vingron und A. von Haeseler 2000: TREE-PUZZLE, version 5.0. München.
- Schottler, B. 1995: Songs of Blue Tits *Parus caeruleus palmensis* from La Palma (Canary Islands) - A test of hypothesis. *Bioacoustics* 6:135-152.
- Seebohm, H. 1883: *History of British Birds*, 1. London.
- Shimodaira, H. und M. Hasegawa 1999: Multiple comparison of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. *Mol. Biol. Evol.* 16:1114-1116.

- Shields, G. F. und A. C. Wilson. 1987: Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. J. Mol. Evol. 24: 212 b- 217.
- Sibley, C. G. und B. L. Monroe 1990: Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale Univ. Press, New Haven & London.
- Snow, D. W. 1997: Should the biological be superceded by the phylogenetic species concept? Bull. Brit. Ornithologist's Club 117:100-121.
- Stegmann, B. 1928: Vorläufige Mitteilung über eine Zoologische Forschungsreise an den mittleren und oberen Amur, sowie in das westliche Stonowoi-Gebirge. Compt. Rend. Ac. Sc. URSS 1928: 509-514.
- Stegmann, B. 1929: Die Vögel Südost-Transbaikaliens. Ann. Mus. Zool. Ac. Sc. URSS, 1928: 83-242.
- Stepanyan, L. S. 1990: Conspectus of the ornithological fauna of the USSR:. Nauka, Moscow (Russisch)
- Strimmer, K. und A. von Haeseler 1996: Quartet puzzling: a quartet maximum likelihood method for reconstructing tree topologies. Mol. Biol. Evol. 13:964-969.
- Sturmbauer, C., B. Berger, R. Dallinger und M. Föger 1997: Mitochondrial phylogeny of the genus *Regulus* and implications on the evolution of breeding behaviour in sylvioid songbirds. Mol. Phyl. Evol. 10:144-149.
- Swofford, D. L. 2001: "Paup*: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods)", version 4.06b, Sinauer Associates, Sunderland/Massachusetts.
- Tamura, K. und M. Nei 1993: Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzee. Mol. Biol. Evol. 10:512-526.

- Thaler, E. 1979: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. Bonn. Zool. Monogr. 12.
- 1981: Nachruf auf zwei Goldhähnchen. Die gefiederte Welt 10:187-189.
- 1990. Die Goldhähnchen. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt.
- Thielcke, G. 1964 : Zur Phylogenese einiger Lautäußerungen der europäischen Baumläufer (*Certhia brachydactyla* und *C. familiaris*). Z. zool. Syst. Evolutionsforschung 2:383-413.
- 1965: Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) im Hinblick auf das Artbildungsproblem. Z. Tierpsychol. 22:542-566.
- 1966: Die Auswertung von Vogelstimmen nach Tonbandaufnahmen. Die Vogelwelt 87:1-14.
- 1968: Gemeinsames der Gattung *Parus*. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. Beihefte der Vogelwelt 1:147-164.
- 1969a: Die Reaktion von Tannen- und Kohlmeisen (*Parus ater*, *P. major*) auf den Gesang nahverwandter Formen. J. Orn. 110: 148-157.
- 1969b: Geographic variation in bird vocalizations. In: Hide, R. A. (Hrsg.): Bird vocalizations: Their relations to current problems in biology and psychology. Cambridge Univ. Press.
- 1970a: Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. Z. zool. Syst. Evolutionsforschung 8:309-320.
- 1970b: Vogelstimmen. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- 1972: On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations. Ibis 115 511-516.

- 1984: Lebenslange Stabilität des Gesanges handaufgezogener Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*). J. Ornithol. 125:447–454.
- Thorpe, W. H. 1954: The process of song-learning in the Chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. Nature 173:465-469.
- Thorpe, W. H. 1958: The learning of song patterns by birds with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. Ibis 100:535-570.
- Tuinen van, M. und S. B. Hedges 2001: Calibration of avian molecular clocks. Mol. Biol. Evol 18:206-213.
- Vaurie 1954: Systematic notes on Palearctic birds. N° 8. Sylviinae: the genus *Regulus*. Amer. Mus. Novit. 1684:9.
- 1957: Systematic notes on palearctic birds. No. 27 Paridae: the genera *Parus* and *Sylviparus*. Amer. Mus. Novit. 1852.
- 1959a: The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes. Witherby, London.
- 1959b: The birds of the Palearctic fauna. A systematic reference. Order Passeriformes. Witherby, London.
- Volsoe, H. 1951: The breeding birds of the Canary Islands. I. Introduction and synopsis of the species. Videnskab. Meddelelser 113:1-153.
- Voous, K. H. 1962 : Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg and Berlin.
- Wehner, R. und W. Gehring 1990: Zoologie. 22. Aufl. Thieme, Stuttgart, New York:578.
- Wiley 1981: Phylogenetics, the theory and practice of phylogenetic systematics. J. Wiley & Sons, New York.

- Zink, R. M., S. Rohwer, A. V. Andreev und D. L. Dittmann. 1997: Trans-Beringia comparisons of mitochondrial DNA differentiation in birds. *The Condor*. 97:639-649.
- Zink, R. M. und J. Klicka. 2000: Avian Evolution during the Pleistocene in North America. In: Kato, M. (ed.). *The Biology of Biodiversity*. Springer Tokyo.
- Zink, R. M., S. Rohwer, S. Drovetski, R. C. Blackwell-Rago und S. L. Farrell 2002 a: Holarctic phylogeography and species limits of three-toed woodpeckers. *The Condor* 104:167-170.
- Zink, R. M., S. V. Drovetski und S. Rohwer 2002 b: Phylogeographic patterns in the great spotted woodpecker *Dendrocopus major* across Eurasia. *J. Avian Biol.* 33:175-178.

Anhang

Tab. 30: Gesangsaufnahmen, Weidenmeisen (*Parus montanus*) und andere Meisen (*Parus* sp.) für Character Tracing.

Taxon	n	Herkunft	Datum	aufgenommen von
<i>P. montanus baicalensis</i>	3	Monoglei, Tereldsh	02.06.1983	D. Wallschläger
<i>P. m. stoetznieri</i>	1	China Deutschland, Bayr.	-	P. Alström
<i>P. m. rhenanus</i>	1	Wald	2001	S. Eck
<i>P. m. montanus</i>	1	Österreich, Kärnten	1999	S. Eck
<i>P. m. sacchalinesis</i>	4	Rußland, Sacchalin	1995	A. A. Nazarenko & O. Valchuck
<i>P. m. affinis</i>	2	China	-	P. Holt
<i>P. m. restrictus</i>	3	Japan, Hokkaido	1996	eigene Aufnahmen
<i>P. m. restrictus</i>	2	Japan, Honshu		bird songs in Japan, www14.xdsl.ne.jp
<i>P. m. borealis</i>	3	Ost-Sibirien	1996	eigene Aufnahmen
<i>P. m. songarus</i>	3	Kirgisien, Kasachstan	1993	J. Martens
<i>Parus atricapillus</i>	2	USA, New York	1996	T Philipps, www.math.sunysb.edu
"	1	USA, Wisconsin	-	J. Feith
"	1	Kanada, Alberta	2001	S. Schick
"	1	USA, Colorado	1997	D. van Gousig, www.naturesongs.com
<i>P. carolinensis</i>	1	USA, Florida	1998	J. W. Hardy, Tape "Sounds of Florida Birds"
"	1	USA	-	www.e-nature.com
"	2	USA	-	www.e-nature.com
"	1	USA	-	Cornell Laboratory, www.birds.cornell.edu
<i>P. gambeli</i>	1	USA Grand Canyon	-	R. Specht, www.avisoft-saslab.com
"	2	USA, Arizona	-	D. van Gousig, www.naturesongs.com
"	1	USA	-	Patuxent Wildlife Center, www.pwrc.usgs.gov
"	1	Kanada, Alberta	2001	S. Schick
<i>P. sclateri</i>	1	USA	-	www.e-nature.com
"	1	Mexico	-	F. Gonzalez-García, sonidos de aves mexicanas, www.ecologia.edu.mx
<i>P. rufescens</i>	2	USA, Arizona	-	D. van Gousig, www.naturesongs.com
<i>P. lugubris</i>	1	-	-	mcssz-hungarnet.cserkesz.hu
<i>P. cinctus</i>	1	-	-	mcssz-hungarnet.cserkesz.hu
"	1	Rußland, Kondomys	1991	U. Lindner
<i>P. davidi</i>	2	-	-	P. Alström
<i>P. elegans</i>	3	Luzon, Philippinen	1985	J. Scharringa, CD "Birds of Tropical Asia"

Tab. 31: Akustische Datenmatrix für Character Tracing, Meisen des Subgenus *Poecile*;

Literaturdaten für *P. m. weigoldicus* nicht ausreichend für eine Bewertung. Merkmale:

Syntax 1: 0 = andere, 1 = Alpin, 2 = Flachland, 3 = Sibirisch, 4 = sino-japanisch, 5 =

Fee-Bee; Syntax 2: 0 = andere, 1 = Alpin, 2 = Flachland, 3 = sino-japanisch; Syntax 3:

1 = Triller/ Phrase, 2 = Gruppen; Elemente: 1 = Pfiffe, 2 = modulierte.

	Syntax 1	Syntax 2	Syntax 3	Elemente
<i>P. m. montanus</i>	1	1	1	1
<i>P. m. rhenanus</i>	2	2	1	2
<i>P. m. baicalensis</i>	3&4	1&2&3	1&2	1&2
<i>P. m. sachalinensis</i>	3	1&2	1	1&2
<i>P. m. restrictus</i> (Honshu)	4	3	2	1
<i>P. m. restrictus</i> (Hokkaido)	1	1	1	1
<i>P. m. borealis</i>	3	1&2	1	1&2
<i>P. m. songarus</i>	3	1&2	1	1&2
<i>P. m. affinis</i>	1	1	1	1
<i>P. m. weigoldicus</i>	?	?	?	?
<i>P. carolinensis</i>	5	3	1&2	1
<i>P. atricapillus</i>	5	3	1	1
<i>P. palustris</i>	0	0	1&2	2

Tab. 32: Datenmatrix für Character Tracing, *Seicercus* und *Phylloscopus*. Merkmale: Syntax:

1 = Triller, 2 = Gruppen, 3 = Gruppe+Triller, 4 = hoch abfallend, 5 = Zilp-Zalp, 6 = komplex; andere Merkmale: 0 = fehlt, 1 = vorhanden; Ruf-Intro (spez.): 0 = kein einleitendes Element, 1 = Ruf, 2 = einfacher Klick, Haken, 3 = Repertoire aus modulierten Elementen, 4 = Haken, nach oben offen.

	Syntax	Triller	Gruppen	Gruppen+Triller	AABCCCC	Ruf-Intro	Ruf-Intro (spez.)
xanthoschistos	6	0	1	0	0	1	4
davisoni	1&2&6	1	1	1	1	0	-
occipitalis	2	0	1	0	0	1	-
reguloides	1,2	0&1	1	0&1	0	1	-
trochiloides	2,3	0&1	1	0&1	0	0	-
Ricketti	4	1	0	0	0	1	-
cantator	4	1	0	0	1	1	-
whistleri	2	0	1	0	0	1	2
valentini	2	0	1	0	0	1	2
Soror	2	0	1	0	0	1	1&2
omeiensis	1&2&3	1	1	1	1	0&1	0&1
burkii	1&2&3	1	1	1	1	0	0
tephrocephalus	1&2&3	1	1	1	1	1	1&3
affinis	1&2&3	1	1	1	1	0	0
grammiceps	4	0	0	0	0	0	0
castaniceps	4	0	0	0	0	0	0
chloronotus	1&2&3	1	1	0	0	0	-
yunnanensis	1	1	0	0	0	0	-
kansuensis	1	1	0	0	0	0	-
proregulus	1&2&3	1	1	1	0	0	-
humei	1	1	0	0	0	0	-
schwarzi	1&2	1	1	0	0	1	-
armandii	1&2&3	1	1	1	0	1	-
sibilatrix	4	1	0	0	0	0&1	-
collybita	5	0	0	0	0	0	-