

Der Singflug des Ortolans *Emberiza hortulana*

Manfred Lang

Lang, M. 2011: The song flight of Ortolan Bunting *Emberiza hortulana*. Vogelwelt 132: 17–33.

The song flight of Ortolan Bunting is characterised by the unusual combination of conspicuity, rareness and brevity (at maximum 15 s). For the first time, the behavioural pattern is described and the vocalization analysed sonographically. In the initiation phase, most song flights are preceded by a long sequence of loud alarm calls (“...-chip – jub – chip – jub - ...”). A gradual transition to series of low “dud”-calls (alarm calls for the close vicinity) suggests an upcoming song flight. In the escalation phase, the successive acceleration of these calls forms the introduction of the song given in flight. During the climb with skipping flight movements another acceleration of “dud”-calls is followed by a sudden burst of loud pulse beats (“rattling”), the main theme (strophe from the usual territorial song) and a second series of rattling as well as by a stuttering and little formalized sequence of calls commonly used (contact calls, alarm calls). In the relaxation phase the intervals between calls are increasing, and finally the bird is landing.

The syntactical structure of the flight vocalization follows a universal, supraregional pattern with a strongly formalized main part (rattling and strophe) and a less formalized second part. In paired males, song flights are most common during the egg-laying period of the female, whereas unmated males are most active in this way in the vicinity of completed broods.

The context of song flights points to a signal for predator avoidance: Just before the absence of the singer such vocalizations present the “last warning” for female and offspring regarding an enduring threat from a ground-dwelling predator – including the observer. Most song flights (76%) are conducted during the last hour of diurnal activity. No seasonal breaks are obvious in the song flight activity until late August.

The interspecific comparison suggests analogous song flights in other ground-nesting species of the open landscape. Similarity is especially striking to the song flights of the Common Yellowthroat *Geothlypis trichas* (Parulidae) in North America.

Key words: Ortolan Bunting *Emberiza hortulana*, song flight, sonograph, behavioural context.

1. Einleitung

Man sollte erwarten, dass Verhaltensweisen von Tieren umso besser bekannt und beschrieben, ihr Kontext umso besser aufgeklärt ist, je spektakulärer sie ablaufen. Der Singflug des Ortolans *Emberiza hortulana* ist ein Beispiel dafür, dass dies nicht so sein muss. Auch unter Feldornithologen mit guter Kenntnis der Vogelart haben nicht alle den von CONRADS (1969) als „territorialen Schauflug“ interpretierten Vorgang jemals gesehen.

Selbst CONRADS vermerkt nach sechs Jahren Ortolanforschung – auch mit intensiver bioakustischer Ausrichtung: „Aus dem Untersuchungszeitraum besitze ich nur 19 Daten.“ Er liefert aber die bislang einzige, wenn auch nur textlich-kursorische Beschreibung der den Singflug begleitenden Lautäußerungen. Auch sehr viel später (CONRADS 1997) verweist er im Wesentlichen auf seinen damaligen Aufsatz. HORTLING (1928) und HOMANN (1959) (beide zit. in CRAMP & PERRINS 1994) sehen in dem Flugmanöver keine territoriale Funktion, sondern bezeichnen es als „Balzflug“.

Hinweise auf Tondokumente oder gar sonografische Analysen sind bis heute nicht zu finden – kein Wunder bei einem Vorgang, der nicht alle Tage (und dann meist nur einmal) zu beobachten ist, völlig überraschend, fast explosiv einsetzt und maximal 15 Sekunden dauert. Dabei ist der „Schauflug“ des Ortolans eine durchaus spektakuläre Erscheinung und der dabei vorgetragene Gesang viel mehr als eine nur etwas auffälligere Präsentation des gewöhnlichen Reviergesangs. Umso rätselhafter erscheint die Seltenheit dieser Verhaltensweise.

In der vorliegenden Arbeit wird der Fluggesang verschiedener Ortolan-Männchen anhand von Sonogrammen beschrieben und auf gemeinsame Strukturmerkmale hin untersucht. Des Weiteren wird auf Regelmäßigkeiten des Singflugs im ökologischen und ethologischen Kontext dieser eigenartigen Verhaltensweise eingegangen und eine „funktionelle“ Deutung versucht.

2. Methoden

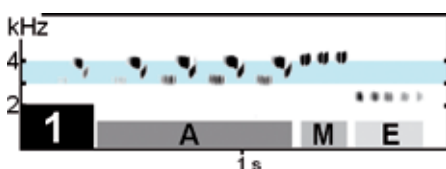
Soweit nicht anders vermerkt stammen die ausgewerteten Tonaufnahmen aus dem südlichen Landkreis Kitzingen (ca. 49°42' N, 10°11' E) und fallen in den Zeitraum von 1998-2007. Die meisten kamen mit dem Sony-Kassettenrekorder TC-D5M in Verbindung mit dem Sennheiser-Richtmikrofon ME80 zustande, die letzten mit einem Parabolreflektor. Zur Fertigung der Sonagramme diente das EDV-Programm von R. SPECHT (Avisoft-SaslabPro, Version 3.4, 1998). Die Sonagramme in der herkömmlichen Literatur weisen ein davon abweichendes Maßstab-Verhältnis zwischen Frequenz- und Zeitachse auf; durch Dehnung der Frequenzachse (Faktor 1,5) habe ich alle Sonagramme der vorliegenden Arbeit denen in der zitierten Literatur angeglichen. Knapp die Hälfte der insgesamt 280 Aufnahmen erfasst den kompletten Singflug und ist strukturell uneingeschränkt auswertbar. Bei den übrigen handelt es sich um Fragmente mit entsprechend begrenzter Verwertbarkeit. Kontext-Protokolle liegen zu insgesamt 487 Singflügen vor.

Methodische Einschränkungen: Die Vögel waren nicht beringt. Die Individualisierung (zum Teil erforderlich für die Längsschnittbeobachtung verpaarter bzw. lediger Männchen) war aber über die unverwechselbaren Strophentypen(-Kombinationen) zweifelsfrei möglich. Die Seltenheit, der schwer vorhersehbare Start, die kaum kalkulierbare Abflugrichtung sowie die Kürze der Singflüge begrenzen nicht nur die Anzahl, sondern auch die Qualität vieler Tonbandaufnahmen. Zudem unterscheiden sich die Abschnitte ein und derselben Singflug-Vokalisation ganz erheblich in ihrer Lautstärke: Die besonders leisen Elemente bzw. Passagen sind nur bei einer sehr niedrigen Schwellwert-Einstellung darstellbar, die aber andererseits bei den lautstarken Partien zu einer übermäßigen Schwärzung mit entsprechend verwaschenen Strukturen führen würde. Im Interesse einer strukturell vollständigen Darstellung habe ich deshalb auf eine korrekte Wiedergabe des relativen Lautstärke-Verlaufs verzichtet und die leisen Elemente mit empfindlicherem Pegel „nachgeschwärzt“. Bei niedrigem Pegel wiederum sind unerwünschte Schwärzungen durch Störgeräusche meist nicht vermeidbar. Da solche Bestandteile bis auf ganz wenige (nicht verwendete) Ausnahmen zweifelsfrei von den relevanten Schwärzungen unterscheidbar und abgrenzbar waren, habe ich sie wegen der ohnehin recht komplexen Lautmuster aus den Sonagrammen gelöscht.

3. Ergebnisse

3.1. Struktur

Eigentlich enthält der Fluggesang des Ortolans gar keine „typischen“ Lautäußerungen. Typisch ist vielmehr, dass fast alle Lautäußerungen aus den verschiedenen Verhaltensbereichen in einem äußerst komprimierten, hektisch vorgetragenen Schnelldurchgang aneinandergereiht werden, allerdings nach einem spezifischen syntaktischen



Sonagramm 1: Typische Ortolan-Strophe aus der süddeutschen Dialekt-Zone. – *Typical strophe of Ortolan Bunting in the dialect zone of southern Germany.*

Ordnungsprinzip. Deshalb setzt die Interpretation der Fluggesänge eine zunächst isolierte Betrachtung der einzelnen Bestandteile voraus, zumal es dialekttypische Besonderheiten gibt, die in der Literatur nicht beschrieben sind. Darüber hinaus ist der Verhaltenskontext von Interesse, in dem die jeweilige Einzel-Vokalisation außerhalb der Singflug-Situation steht.

3.1.1. In den Fluggesängen auftretende Lautformen

Strophe aus dem Reviergesang („Hauptmotiv“ des Fluggesangs)

Als kennzeichnend für die Strophen der süddeutschen Dialektzone des Ortolans gilt der Aufbau aus den drei „Phrasen“ A-M-E (Phrase = Folge von identischen Lauten oder Lautgruppen; Sonagramm 1) (vgl. HELB 1986; CONRADS 1994, BERGMANN *et al.*). M sowie E sind in der gesamten süddeutschen Population weitgehend uniform und damit dialektbildend.

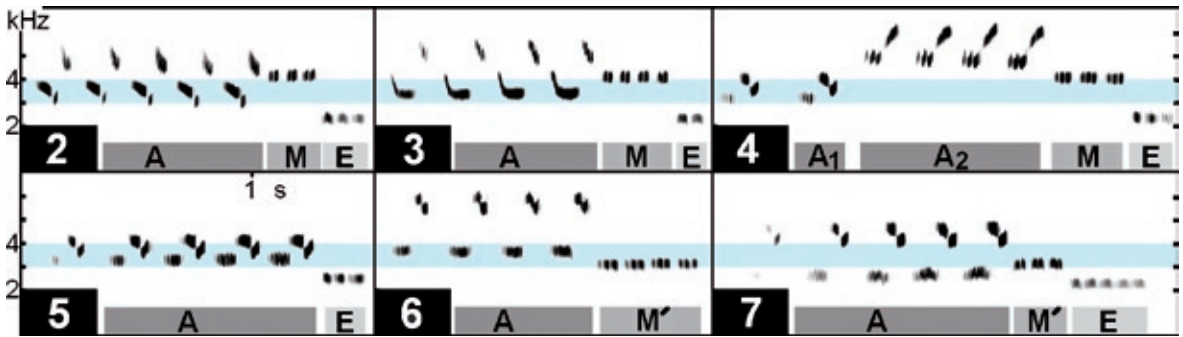
Die A-Phrasen sind interindividuell variabel, aber individuell formkonstant. Somit unterscheiden sich die verschiedenen Strophen („Strophentypen“) dieser Dialektzone in der Regel nur in der A-Phrase (Sonagramme 1-4). Jede der (3)4 - 5(6) gleichen „Silben“ einer A-Phrase ist selbst zusammengesetzt aus drei (Sonagramme 1 und 2), seltener zwei (Sonagramm 3) verschiedenen „Elementen“ (Element = kleinste zusammenhängende Schwärzung im Sonagramm). Mitunter werden zwei verschiedene A-Phrasen in ein und derselben Strophe aneinandergelagert (Sonagramm 4). Jedes Männchen hat zwei bis drei, selten vier verschiedene A-Phrasen und damit Strophentypen. Eine große Fülle möglicher A-Silben macht den Varianten-Reichtum des süddeutschen Ortolan-Dialekts aus. Er ist mit den 11 in der vorliegenden Arbeit vorkommenden Strophentypen nur zu einem Bruchteil abgedeckt und wird durch Abwandlungen in der Tonhöhe zusätzlich erweitert.

Die M-Phrase liegt knapp über 4 kHz und ist zusammengesetzt aus mehreren „Duolen“ (= Doppellauten, Sonagramme 1-3) oder „Triolen“ (Sonagramm 4).

Der leise vibrierende E-Triller liegt mit ca. 2,3 kHz an der unteren Grenze des Frequenzspektrums dieser Ammernart.

Bis zu 10% der süddeutschen Ortolane bringen Strophentypen, die vom klassischen Schema formkonstant abweichen und auch in Fluggesängen vorkommen:

- Ein Teil dieser Männchen lässt bei einem oder sogar zwei seiner Strophentypen konsequent die M-Phrase aus (A-E in Sonagramm 5).
- Bei einer zweiten Variante liegt die M-Phrase um 1 kHz niedriger als in der gewöhnlichen Form (A-M' in den Sonagrammen 6 und 21 sowie in den Singflug-Sonagrammen 25-4 bis 25-6), was diesen Gesängen einen besonders „melancholischen“ Klang verleiht. Zudem wird bei ihnen die E-Phrase weggelassen. Der einzige Fall eines Sängers mit vollständigen (dreitei-



Sonagramme 2-4: „Klassische“ Strophentypen süddeutscher Ortolane. – *Typical strophes of Ortolan Buntings in southern Germany.*
 Sonagramme 5-7: Vom klassischen Schema abweichende Sondertypen. – *Strophes deviating from typical pattern.*

ligen) Strophen A-M'-E (Sonagramm 7) sowie insbesondere der Aufbau der M'-Phrasen aus Triolen bzw. Duolen verraten die Traditions-Homologie der M'- mit der klassischen M-Phrase, obwohl M' am Strophenende steht.

Irrtümlich wird ein A-M'-E-Dreiteiler in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER (1997, S.1570) als repräsentativ für den süddeutschen Dialekt abgebildet. HELB (1997) präsentiert ein Sonagramm des A-M'-Typs aus einer inzwischen erloschenen Kleinstpopulation in Niederbayern. Auch aus Westpolen (OSIEJUK 2000) und Sachsen (FRAUENDORF 2006) gibt es auffallend ähnliche Sonagramme.

In den Singflügen vorkommende Rufe

Zur Bezeichnung der verschiedenen Ruf-Typen werden in der Literatur teils auditiv phonetische Umschreibungen, teils die „funktionelle“ Bedeutung oder die unterstellte „Motivation“ verwendet. Obwohl Aussagen zur Funktion und insbesondere Motivation meist spekulativ sind (ZUPANC & LAMPRECHT 2000), verwende ich aus pragmatischen Gründen weiter diese Bezeichnungen; sie sollten im Zweifel kontextuell und nur unter Vorbehalt funktionell bzw. motivationsbezogen verstanden werden (Sonagramme 8a-g).

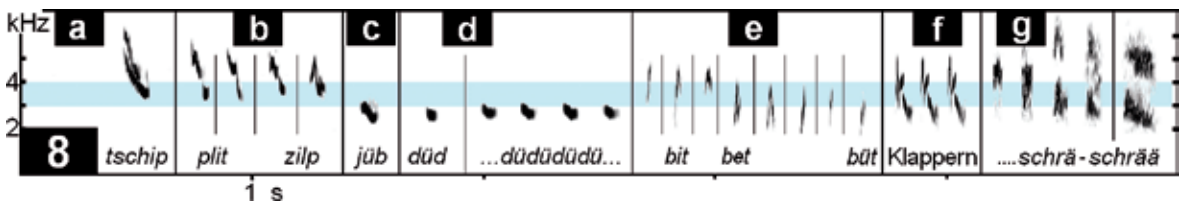
Ruftyp 8a („tschip“): Lautstärkster, scharf schilpender Ruftyp; bei Störungen in regelmäßigem Wechsel mit 8c vorgetragen; auch in gemischten Rufsequenzen bei aggressiven Auseinandersetzungen der Männchen (Sonagramm 29). „In allen Erregungs-Situationen“

(CONRADS 1997 für die nordrheinwestfälische Variante dieses Ruftyps).

Ruftyp 8b („zilp“, „plit“): Von diesem Ruftyp gibt es mehrere Varianten; sie treten gelegentlich in den „tschip - jüb“ - Rufreihen (s.u.) an die Stelle einzelner „tschip“-Rufe. Bedeutung unklar.

Ruftyp 8c („jüb“): Siehe bei 8a. Die oft endlosen 8a(b)-c-Rufreihen „...tschip - jüb - tschip - jüb...“ (besonders auffällig zur Zeit des Flüggewerdens der Jungen) sind wohl als „Alarm an alle“ zu verstehen. CONRADS (1997) versteht 8c als „Nest-Alarmruf“, was nach meiner Beobachtung aber erst auf die Variante 8d zutrifft.

Ruftyp 8d („düd“) ist leiser und weniger frequenzmoduliert, aber mit Übergängen zu 8c. Wegen seiner Bedeutung bei den Singflügen sowie für deren Interpretation erfordert der Ruftyp eine ausführlichere Darstellung. Ich habe diesen Kurzlaut – abgesehen von den Singflug-Situationen – nur von verpaarten Männchen gehört, als „Warnruf der höchsten Alarmstufe für Familienangehörige im Nahbereich“. Er verrät dem Beobachter die Anwesenheit eines – meist in der Bodenvegetation oder am Nest befindlichen – Weibchens oder noch nicht flüggen Jungvogels. Bei jeder Bewegung des Eindringlings werden die „düd“-Reihen stotternd beschleunigt (Sonagramm 8d rechts) und bei weiterer Annäherung oft kaum noch hörbar leise (letzteres gilt nicht für den Luftfeind-Alarm, s.u.). Jungvögel, die im Alter von ca. 10 Tagen (noch flugunfähig) durch stereotyp wiederholte Positionslaute auf sich aufmerksam machen,



Sonagramm 8a-g: Zusammenstellung der häufigsten Ruftypen aus der süddeutschen Dialektzone des Ortolans. – *Compilation of the most common call types of Ortolan Buntings in the dialect zone of southern Germany.*

lassen sich mit imitierten „düd“-Piffen schlagartig für ca. 10 Sekunden zum Schweigen zu bringen. Die Reaktion ist beliebig oft in Folge mit voller Wirksamkeit abrufbar (P. SCHUBERT & M. LANG unveröff.). Drei- bis viertägige Nestlinge (mit noch geschlossenen Augen), die auf Störung durch Nestkontrollen mit Sperren und Bettelrufen reagierten, sperren – einmal durch die „düd-Rufe“ eines Altvogels gewarnt – bei nachfolgenden Kontrollen nur noch schweigsam, selbst bei Abwesenheit der Alten (pers. Beob.).

Schnelle Sequenzen des „düd“-Rufs vermelden einen fliegenden Greifvogel (Sonagramm 9). Soweit mir die wenigen Luftalarm-Situationen in Erinnerung sind, repräsentiert dieses Sonagramm gut die typischen Eigenschaften: Der Zeit-Abstand zwischen den Rufen und die Lautstärke (Schwärzungsgrad im Sonagramm) korrespondieren mit der sich ändernden Distanz des vorbeifliegenden Greifvogels. Schon CONRADS (1997) deutet schnelle „düd“-Folgen als „Luftfeind-Alarm“.

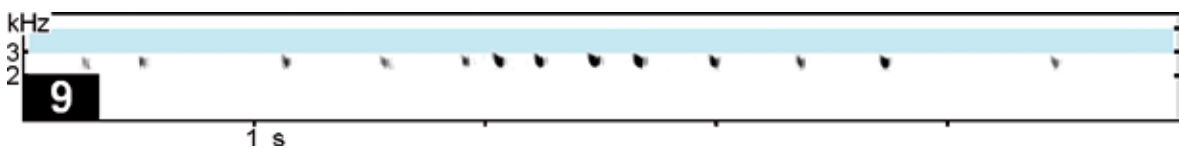
Ruftyp 8e („bit“, „bet“, „büt“): Ähnlich den Flugrufen vom Stieglitz, aber nicht so hastig gereiht; „Kontakt-rufe“ (vgl. CONRADS 1997).

Ruftyp 8f („Klappern“): Die herausragende Stellung dieser Vokalisation im Fluggesang kontrastiert mit deren Unauffälligkeit außerhalb der Singflug-Situation. Deshalb existieren von dieser an sich gar nicht so seltenen „Laut“-Äußerung bislang nur wenige Tondokumente (CONRADS in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1997). Die geringe Lautstärke (außer im Singflug!) deutet auf ein Signal für den Nahbereich hin. Der klappernde Eindruck (ähnlich Klappergrasmücke *Sylvia curruca*) entsteht dadurch, dass die gleichartigen, ge-

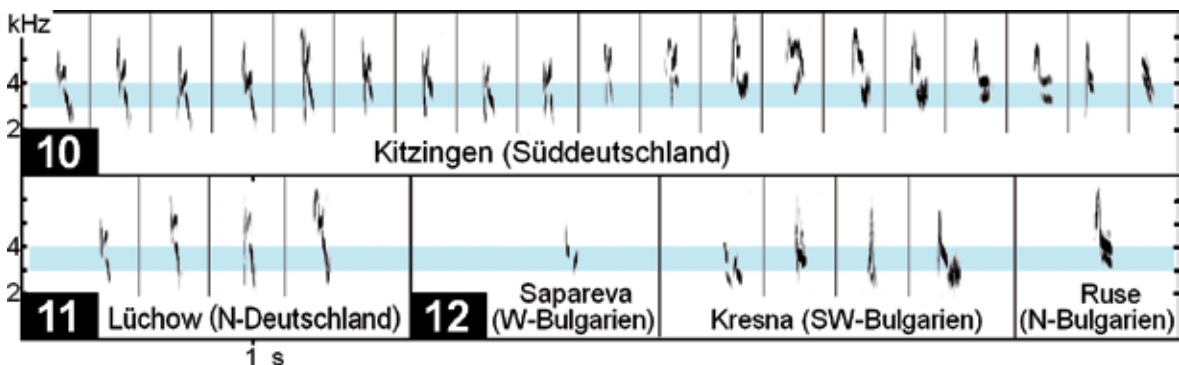
räuschhaften und im Sonagramm oft k-förmigen Silben zu kurzen Salven gereiht sind. Klappersalven sind nach meiner Beobachtung Ausdruck von „Überraschung“, „Erschrecken“ oder „Missbilligung“ gegenüber Artgenossen (auch Familienangehörigen) im Nahbereich. So kommentierten Männchen bei Bedrohungen – z. B. durch Passanten – die versuchten (und daraufhin abgebrochenen) Nestanflüge ihrer Weibchen mit Klappern. SPAEPEN (1952, zit. in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1997) beobachtete, dass gekäfigte Ortolane mittels Klappern die anderen Mitglieder einer Männchengruppe zum Schweigen brachten. „Äußerster Protest“ und „Angst“ werden aber nicht durch Klappern, sondern durch Streitrufe (Sonagramm 8g) signalisiert.

CONRADS sieht das Klappern im Zusammenhang mit „extremer Erregung, meist bei territorialen Auseinandersetzungen der Männchen“. Bei den von mir dokumentierten Männchen-Konflikten ging es nicht um Revierverteidigung, sondern um die Rivalität zweier Männchen beim gemeinsamen rasanten Hetzflug hinter einem Weibchen zur Zeit der Paarbildung (Sonagramm 29). Nach MORTON (1977) signalisieren geräuschhafte Laute grundsätzlich „aggressive Motivation“. Treffend bezeichnet CONRADS (1997) das Klappern als „obligatorischen Teil der den Schauflug begleitenden Vokalisationen“.

Von manchen Männchen werden zwei- bis vier-silbige Klappersalven gewohnheitsmäßig und ohne erkennbaren Anlass (eventuell bei Störung durch den Beobachter) in die Strophenpausen des Reviergesangs eingestreut und können ausnahmsweise sogar formkonstanter Bestandteil von Strophentypen sein (CONRADS in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1997; unveröff. Sonagramme von P. SCHUBERT).



Sonagramm 9: Luftalarm gegenüber einem vorbeifliegenden Sperber *Accipiter nisus*. – Aerial alarm against a Sparrowhawk passing by.



Sonagramme 10-12: Klapper-Silben von Ortolanen verschiedener Brutgebiete. – *Rattling syllables of Ortolan Buntings from different breeding areas.*

Wegen der Seltenheit von Ton-Dokumenten dieses Ruftyps und seiner besonderen Stellung im Fluggesang habe ich in der Sonagramm-Serie 10 die K-Typen aus dem fränkischen Untersuchungsgebiet einigen Aufnahmen aus anderen Regionen (Sonagramme 11 und 12) gegenübergestellt.

Nicht alle sind k-förmig, aber meist deutlich gegliedert in einen explosiv einsetzenden, geräuschhaften Puls laut (fast senkrechter Strich) und zwei angehängte, mehr oder weniger diplophone (gleichzeitige, aber tonhöhen-verschiedene) Elemente. Der dissonant-diplophone Charakter ist besonders deutlich bei den Silben weit rechts in der Sonagramm-Serie 10 zu erkennen; er verleiht diesen Silben-Typen einen auffallend blechschepfernden „Klang“.

Ruftyp 8g („schrää“): „Angst- und Streitruf“ (CONRADS 1997); Distress-Ruf; Ausdruck äußerster Missbilligung; häufig auch bei Männchen-Konflikten (Sonagramm 29, 11. Sekunde u. a.).

3.1.2. Struktur des Fluggesangs und seine Einbindung in den Bewegungsablauf des Singflugs

Anbahnung und Ablauf an einem konkreten Beispiel

Das folgende Verlaufsprotokoll (vgl. Abb. 1) nebst sonografischer Dokumentation enthält schon entscheidende Hinweise auf Auslöse-Kriterien, die im Abschnitt 3.2. gesondert thematisiert und quantifiziert werden:

Willanzheim (S Kitzingen), 9. Mai 1999; Schönwetterlage. Zum Männchen gehörende Brut kurz vor Vollgelege; Nest außerhalb der damals dicht besiedelten Kernzone dieses Standorts. 19:40 Uhr (40 min. vor Sonnenuntergang) Reviergesang → 19:50 Uhr Männchen gemeinsam mit Weibchen auf Nahrungssuche am Wegrand → fliegen gemeinsam zum Brutplatz → Weibchen in die Bodenvegetation (zum Neststandort?), Männchen in benachbarte Obstbaumkrone → Annäherung des Beobachters → *Anbahnungsphase*: Männchen beginnt mit den bei Störungen

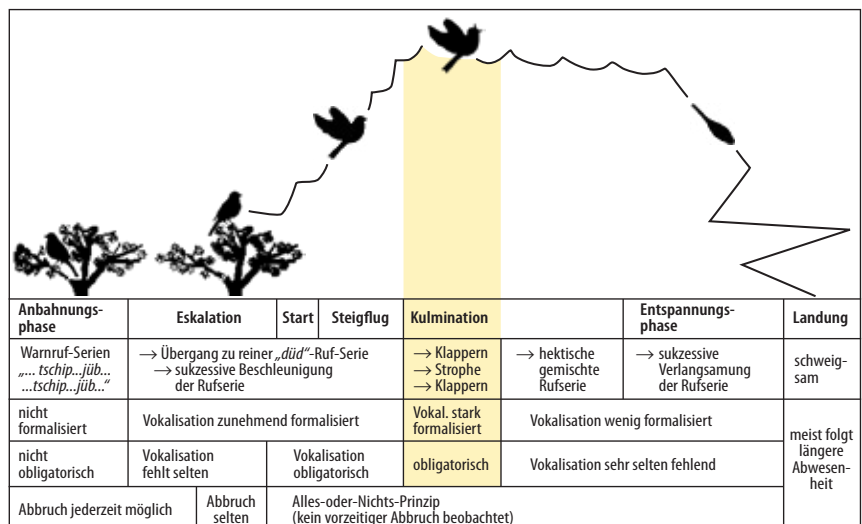
üblichen „tschip-jüb-tschip“-Ruf-Reihen (Sonagramm 13a) → weitere Annäherung des Beobachters → zunehmend eingestreute „düd“-Rufe bzw. Übergangsformen zwischen „jüb“ und „düd“, sowie einige leise Kontaktrufe (Sonagramm 13b) → Annäherung des Beobachters auf wenige Meter → Übergang zu fast reinen „düd“-Sequenzen, Männchen bewegt sich nach und nach zur Peripherie der Baumkrone → Rufabstände werden auffallend regelmäßig, Lautstärke und Tonhöhen-Frequenz fallen leicht ab → *Eskalationsphase*: Wieder ansteigende Lautstärke und beginnende Verkürzung der Rufabstände (Sonagramm 13c, 1. Zeile) → Abheben vom Startplatz → *Singflug*: hüpfend aufsteigende Flugbewegungen mit geringer Horizontalbewegung, bei weiterer Beschleunigung der „düd“-Sequenz → auf dem Scheitelpunkt schlagartig einsetzende lautstarke Klappersalve, gefolgt von einer vollständigen Strophe A-M-E („Hauptmotiv“) aus dem Repertoire des Reviergesangs sowie einer zweiten Klappersalve (Sonagramm 13c, 2. Zeile) → nach überschrittenem Höhepunkt der Flugbewegung (bei ca. 20 Meter) hektisch stotternde Aneinanderreihung sämtlicher Ruftypen aus dem sonstigen Repertoire des Vogels, mit Ausnahme von 8d und 8g (Sonagramm 13c, 3. + 4. Zeile) → fließender Übergang in die *Entspannungs-Phase* (Sonagramm 13c, ab 12. Sekunde) mit zunehmenden Ruf-Abständen → einige abrupte, seitlich weit ausgreifende Flugmanöver → *Landung* in mindestens 80 m Entfernung → bleibt bis auf weiteres (für den Rest des Abends?) verschwunden (Hinweis: Oft stellt der Singflug die letzte Aktivität des Tages dar und endet am Schlafplatz). Vom Start bis zur Landung sind ca. 15 Sekunden vergangen.

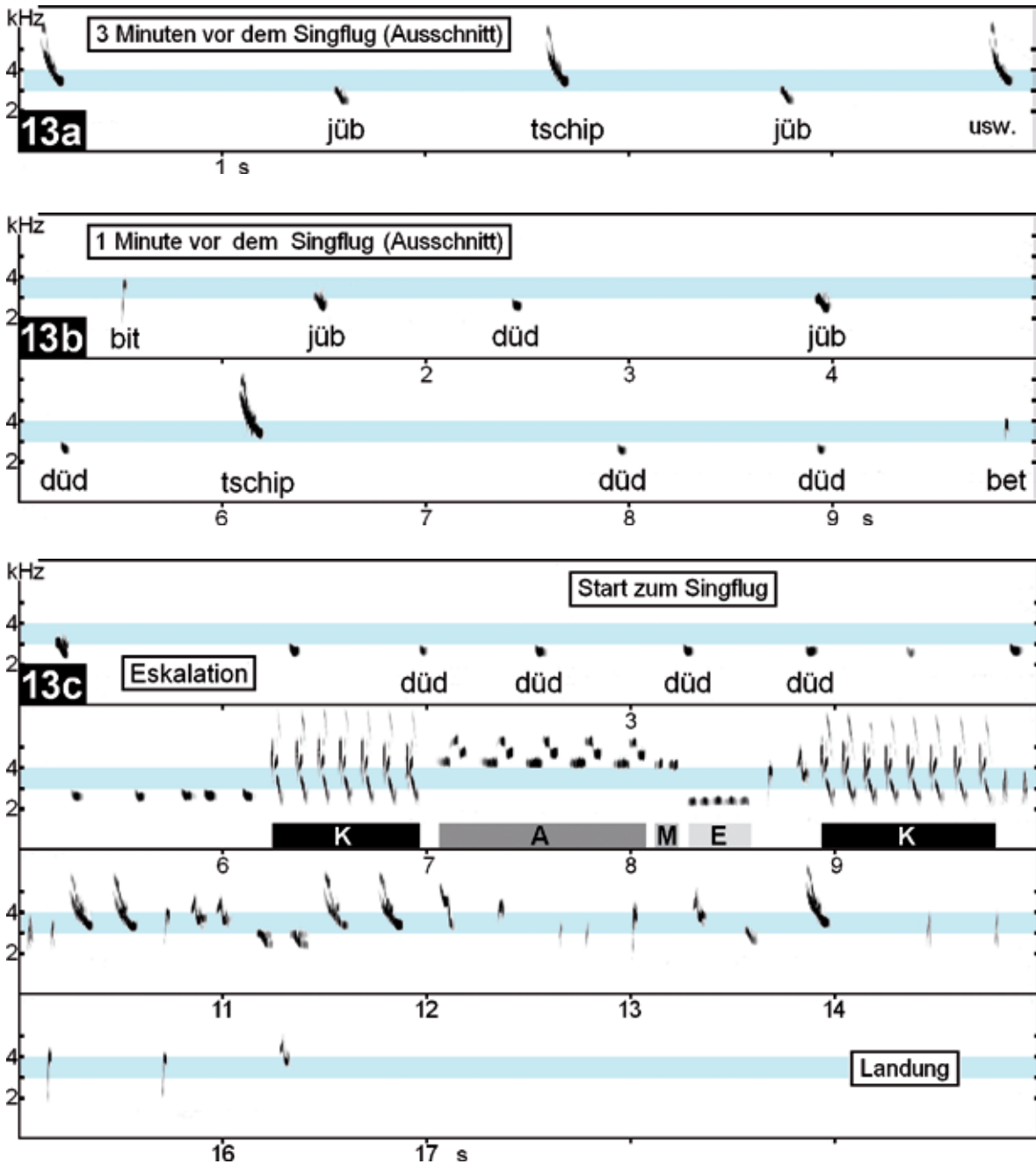
Inter-individuelle Regelmäßigkeiten des Fluggesangs

Die vollständigen Sonagramme 13c und 14-16 von vier verschiedenen Ortolanen verdeutlichen die gleiche, weitgehend stereotyp formalisierte Gliederung des Fluggesangs (vgl. Abb. 1):

- (1) Eskalationsphase mit sukzessiv beschleunigter „düd“-Serie, spätestens jetzt Abheben zum Singflug.
- (2) Erste Klappersalve auf dem Höhepunkt des Flugmanövers.

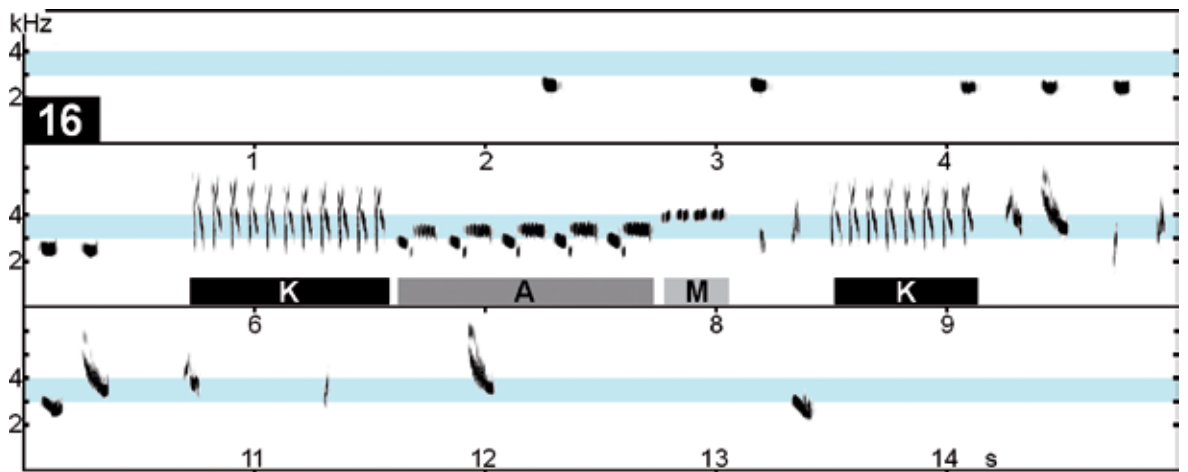
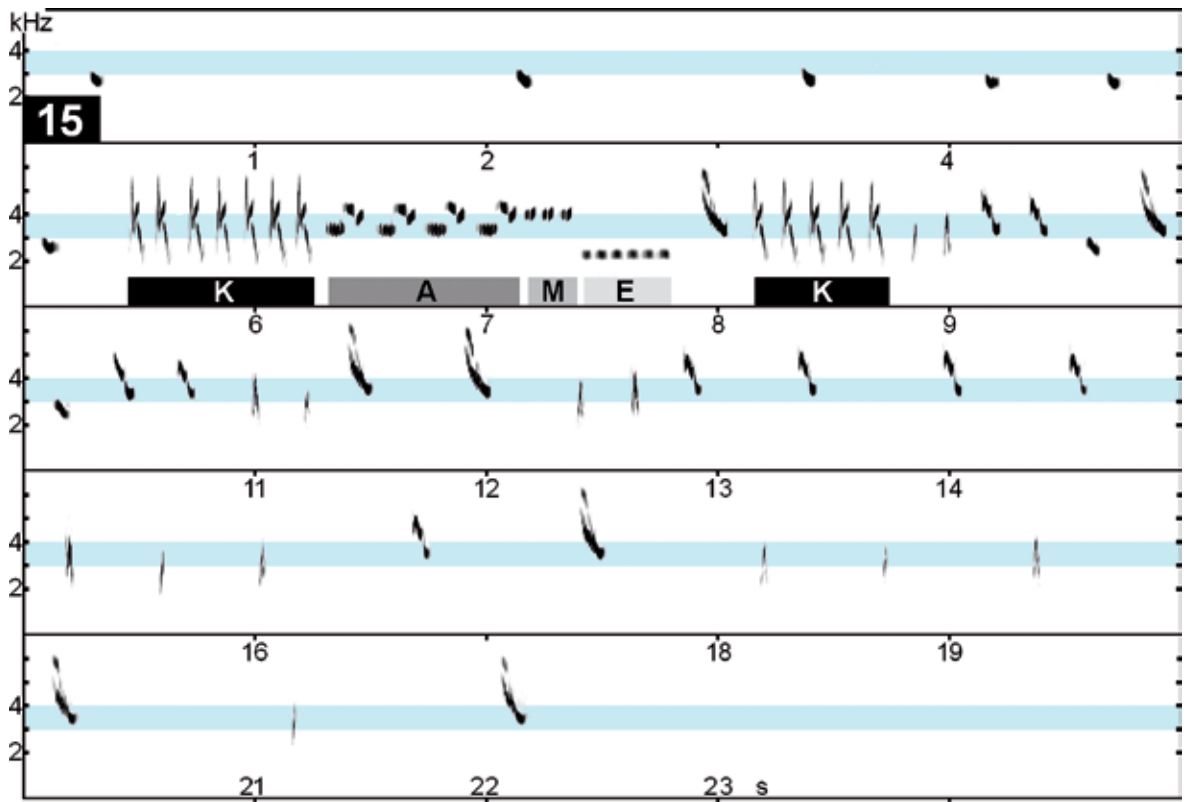
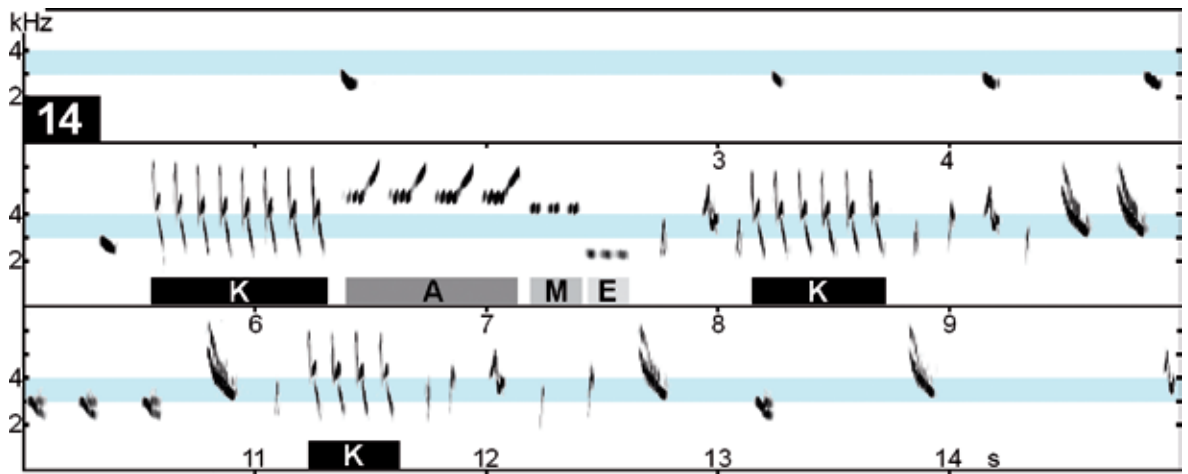
Abb. 1: Schematischer Überblick über die Phasen eines Singflugs. Beim „obligatorischen“ Teil der Vokalisation gab es bis zu 10% Abweichungen vom Schema (Auslassung der ersten oder zweiten, aber niemals beider Klappersalven). – *Sketch of the phases of a song flight. In the obligatory part of the vocalization up to 10% deviations from this pattern occurred (deletion of the first or second, but never of both rattling phases).*





Sonogramme 13a und 13b: Lautmuster in der Anbahnungsphase des Singflugs. – *Pattern of tones in the initiation phase of the song flight.* **Sonogramm 13c:** Einleitung und vollständiger Fluggesang. K = Klappersalve, A-M-E = Hauptmotiv. Stark formalisierter Hauptteil (6. bis 10. Sekunde), variabler zweiter Teil mit zunehmenden Ruf-Abständen in der Entspannungsphase. Vergleiche die Stereotypien in der Sonogramm-Serie 26 vom selben Männchen. – *Introduction and complete flight song. K = rattling, A-M-E = main theme. Strongly formalized main part (seconds 6 to 10), variable second part with increasing intervals between calls in the relaxation phase. Compare the stereotype in the sonograph series 26 of the same male.*

Sonogramme 14-16: Vollständige Fluggesänge von drei verschiedenen Ortolanen, zur Verdeutlichung der gemeinsamen Strukturmerkmale. – *Complete flight songs of three different individuals, underlining the common characteristics in structure.*



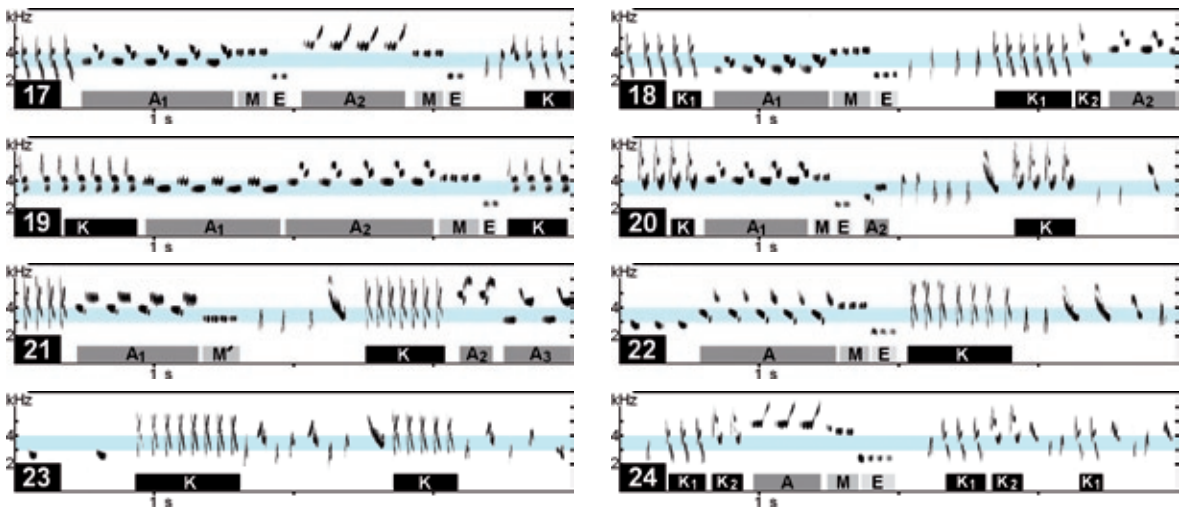
- (3) Hauptmotiv (= Strophe aus dem Reviergesangs-Repertoire) und 1-4(-7) angehängte Elemente, vorwiegend Kontaktrufe.
- (4) Zweite Klappersalve.
- (5) Hastige, variable Laut-Folge aus dem Rufrepertoire des Vogels und gleitender Übergang in die Entspannungsphase mit zunehmenden Rufabständen bis zur Landung.

Inter-individuelle Variabilität der Fluggesänge

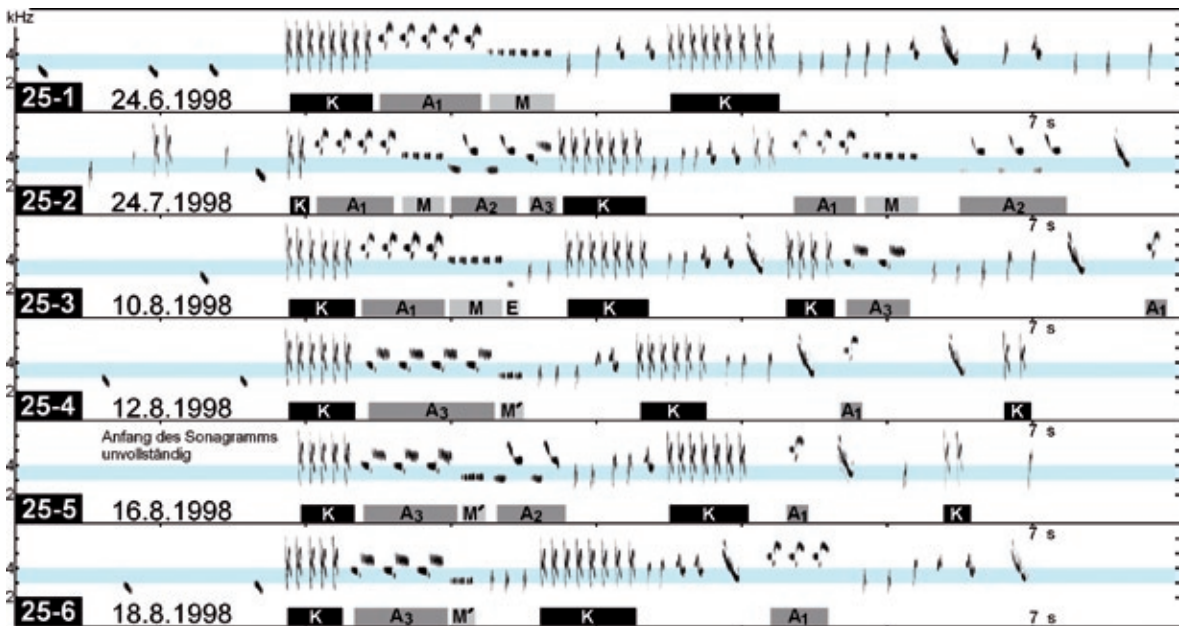
125 Sonagramme waren vollständig (also einschließlich der einleitenden „düd“-Ruf-Serie) auswertbar, 155 weitere ab der ersten Klappersalve.

Mit dem Schema konforme Variabilität:

Variabilität im stark formalisierten Hauptteil (bis einschließlich zweiter Klapper-Salve): 90 % der Sonagramme (n = 125) entsprechen vollständig dem beschriebenen stereotypen Schema. Etwa 30 % enthalten in der Einleitung, eingestreut zwischen die „düd“-Serie, einzelne „tschip“- und/oder Kontaktrufe und/oder Klappersalven (Sonagramm 25-2). Selten werden in einer Klappersalve zwei verschiedene K-Silbentypen kombiniert (Sonagramme 18, 24, 27). Im Hauptmotiv besteht gestalterischer Spielraum in Form von Erweiterungen, z. B. Kombination von zwei kompletten Strophentypen (Sonagramm 17) oder Bestandteilen



Sonagramme 17-24: Zentraler Teil der Fluggesänge von acht verschiedenen Ortolanen, mit strukturellen Besonderheiten, auf die im Text Bezug genommen wird. – *Central part of flight songs of eight different individuals, with structural anomalies outlined in the text.*



Sonagramm 25: Fluggesänge ein und desselben Ortolans innerhalb einer Brutsaison, mit geringer Formstabilität, aber Regel-Konformität im Grundbauplan. – *Flight songs of one individual within one breeding season, with low stability in style, but conformance regarding general pattern.*

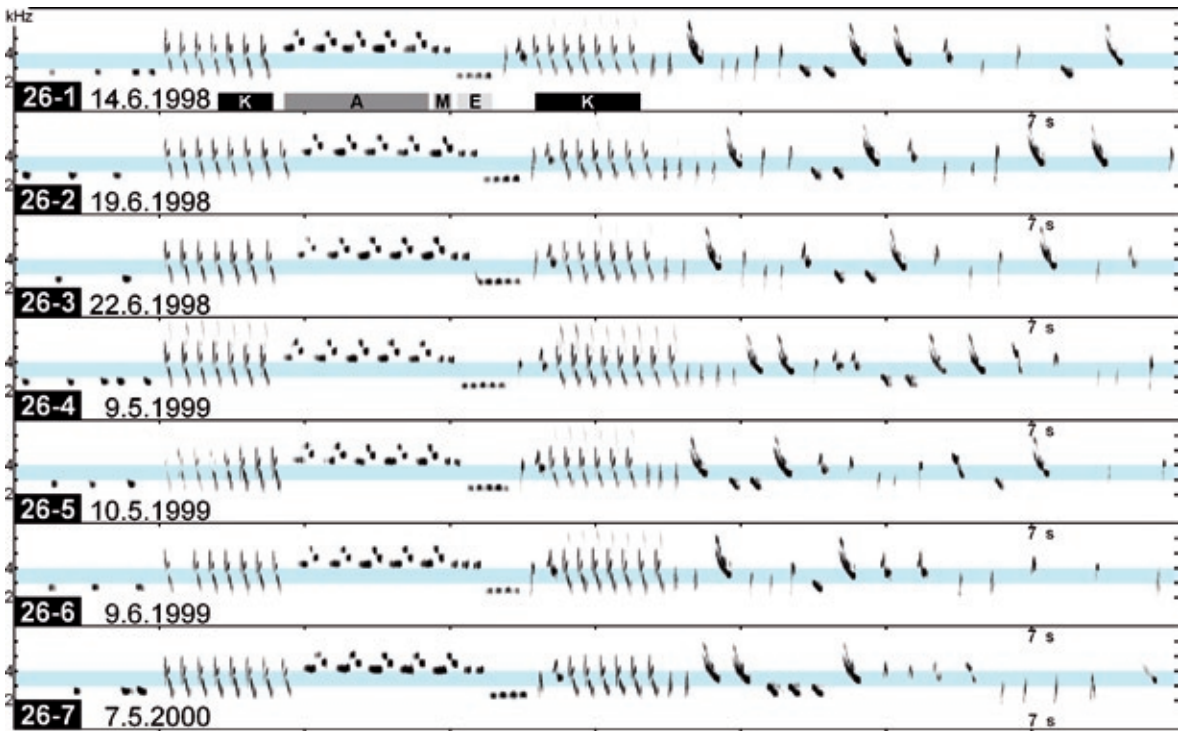
aus bis zu drei Strophentypen (Sonogramme 19, 20, 25-2, 25-5), teils in der Weglassung der E-Phrase (Sonogramm 16).

Variabilität im variablen zweiten Abschnitt (nach der zweiten Klappersalve): Hier können in die regellos scheinende Rufsequenz nochmals Bestandteile aus Strophen des Reviergesangs und/oder Klappersalven eingeschoben sein (Sonogramme 18, 21, 27, insbesondere in 25-2 bis 6).

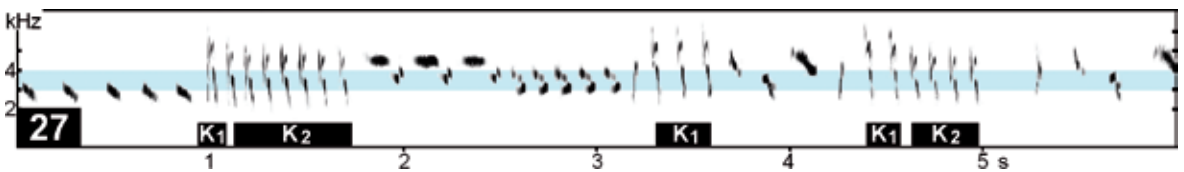
Der Kontrast zwischen stereotyper Formalisierung im Hauptteil (a) und der Variabilität im zweiten Teil (b) wird besonders deutlich in der Sonogramm-Serie

26-1 bis 26-7, weil bei diesem Vogel der Hauptteil nicht nur regelkonform mit dem Grundbauplan ist, sondern darüber hinaus eine besonders ausgeprägte Formstabilität im Detail aufweist.

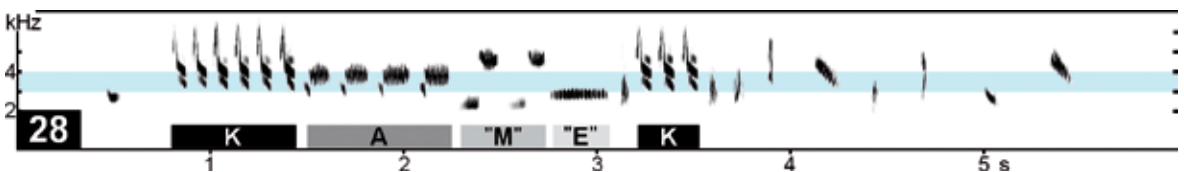
Vom Schema abweichende Variabilität (Ausnahmen): Die (10 %) Abweichungen vom Schema bestehen teils im Fehlen der ersten (z. B. Sonogramm 22), teils der zweiten Klappersalve. Bei einem Individuum endete die Vokalisation jedesmal nach dem Hauptmotiv (nicht abgebildet). Ein einziges Mal fehlte bei einem Singflug das Hauptmotiv (Sonogramm 23). In keinem einzigen Fall fehlten beide Klapperphrasen.



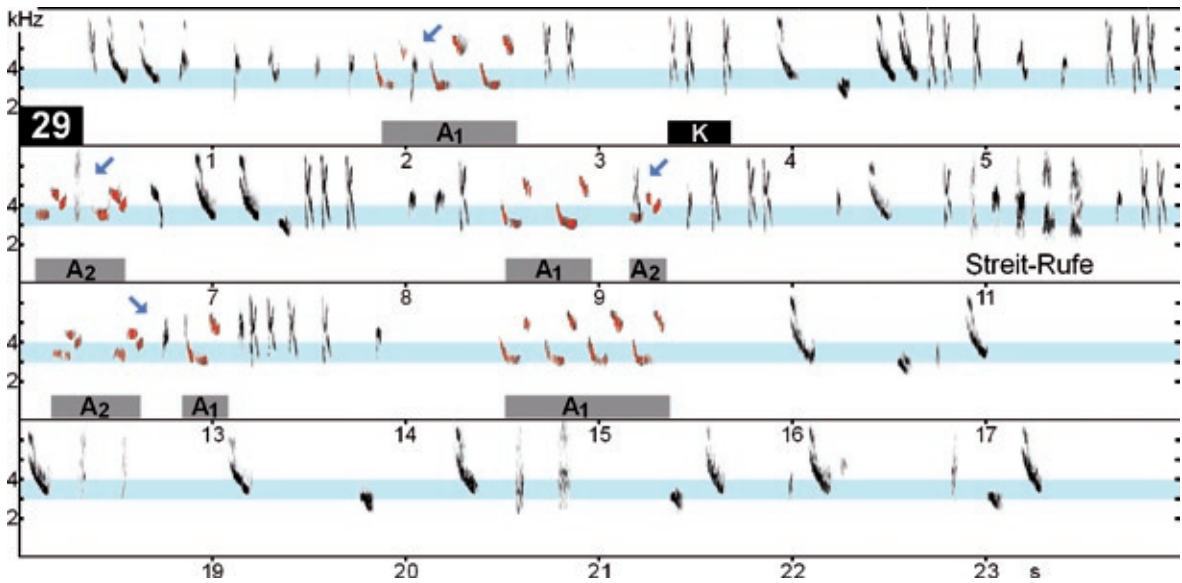
Sonogramm 26: Fluggesänge von ein- und demselben Standort mit mehrjähriger besonders ausgeprägter Formstabilität. – *Flight songs at one site with distinct stability of style.*



Sonogramm 27: Fluggesang aus Norddeutschland (Uelzen, Mai 2005). Das Hauptmotiv entspricht dem „Wendland“-Dialekt. – *Flight song from northern Germany (Uelzen, May 2005). The main theme corresponds to the „Wendland“ dialect.*



Sonogramm 28: Fluggesang aus Bulgarien (Ruse, Mai 2008). – *Flight song from Bulgaria (Ruse, May 2008).*



Sonagramm 29 (stark retuschiert): Streit-Vokalisation beim Konflikt zweier rivalisierender Ortolan-Männchen in Gegenwart eines Weibchens zur Zeit der Paarbildung. – *Fight vocalization of two rivaling males during presence of a female in the period of pair-formation.*

Individuelle Formstabilität der Fluggesänge

Die Sonagramm-Serie 25 verdeutlicht die Abwandlungsmöglichkeiten des Fluggesangs, auch im Hauptteil, bei ein- und demselben Vogel schon innerhalb einer Brutsaison, ohne dass es zu Regelverletzungen im formalisierten Grundbauplan kommt. Im Kontrast zu dieser Variabilität steht die über Jahre besonders ausgeprägte Formkonstanz in der Sonagramm-Serie 26 (26-4 ist identisch mit 13c) von einem anderen, immer gleichen Standort. Die in diesem Revier über fünf Jahre dokumentierten Lautäußerungen zeigten eine stets nur dort und jeweils nur von einem (demselben?) Männchen beobachtete Merkmalskombination (Strophentypen-Kombination der Reviergesänge, Form und Frequenz-Verlauf der A-Silben, Klappersilbenform u. a.).

Überregional universeller Grundbauplan des Fluggesangs

Die Sonagramme 27 und 28 aus zwei fremden Ortolan-Populationen haben den gleichen formalisierten Grundbauplan wie diejenigen von süddeutschen Ortolanen (die Hauptmotive zwischen den Klappersalven verraten die Zugehörigkeit zum jeweils fremden Dialektgebiet).

Dem Fluggesang ähnliche, nicht formalisierte Vokalisationen

Bei flüchtiger Beobachtung besteht Verwechslungsmöglichkeit der Singflug-Vokalisation mit dem „zänkisch“ stotternden Gezeter von rivalisierenden Ortolan-Männchen bei gemeinsamen Hetzjagden hinter einem Weibchen (Sonagramm 29). Hier sind zwar die glei-

chen Lautformen enthalten wie in den Fluggesängen, sie lassen aber im Gegensatz zu letzteren keine formalisierte Anordnung erkennen und enthalten überdies auch Streitrufe. Auch der völlig andersartige Kontext und die fehlende Formalisierung im Bewegungsablauf stehen im Kontrast zum Singflug.

Im Sonagramm sind die aus dem Reviergesang entlehnten Bruchstücke rot markiert, wobei beide Typen A1 und A2 vom selben Vogel stammten (bekannt aus den Reviergesängen). Alle (durchweg formgleichen) Klapper-Silben und vermutlich alle Streitrufe sind vom Gegner. Man beachte die durch blaue Pfeile markierten Überschneidungen.

3.2. Kontext

3.2.1. Zeitliches Verteilungsmuster der Singflüge

Tageszeit: Die hierfür ausgewerteten Singflüge aus zwei Jahren (1998-99; Abb. 2) zeigen eine auffällige Häufung in den Abendstunden. Zur genaueren Kalkulation der Singflugfrequenzen zu den verschiedenen Tageszeiten wären neben den jeweiligen Präsenzzeiten des Beobachters auch die Anzahl der jeweils präsent territorialen Männchen zu berücksichtigen. Letztere Forderung war schon wegen der parallel laufenden Bestandskontrollen nicht zu erfüllen. In den beiden dargestellten Kontrolljahren fand der Großteil der Kartierungsarbeiten sowie brutbiologischen Untersuchungen in der zweiten Tageshälfte statt, an den Wochenenden teils auch am Vormittag, nur stichprobenweise in den frühen Morgenstunden. Innerhalb des Zeitfensters 30 min vor bis 30 min nach Sonnenuntergang (Abb. 2, dunkelgraue Fläche) entfielen auf eine Gesamtpräsenz-

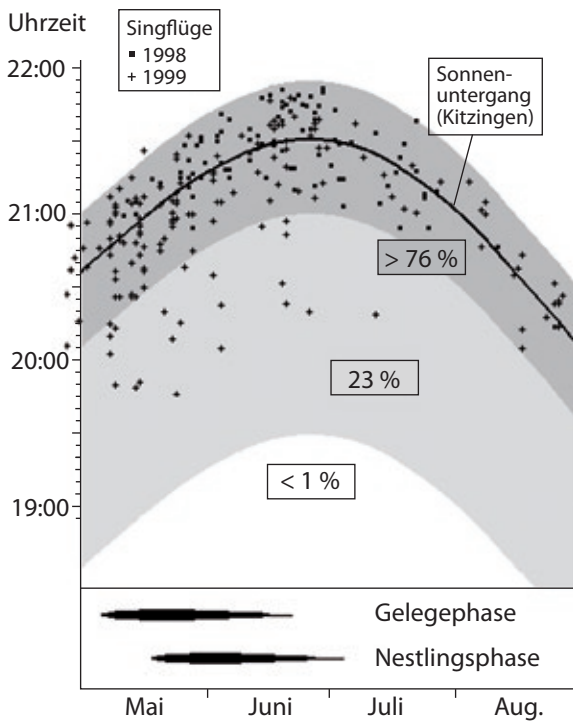


Abb. 2: Jahres- und tageszeitliche Verteilung der Singflüge. Gelegephase und Nestlingsphase im langjährigen Durchschnitt (lokale Sommerzeit = 2 h nach GMT). – Seasonal and diurnal distribution of song flights. Breeding and nestling periods shown as long-year averages (local summer time = 2 h after GMT).

zeit des Beobachters von ca. 70,5 Stunden 129 Singflüge. Im Zeitbereich zwischen 90 und 30 min vor SU (hellgrau) kamen auf ca. 42 Stunden Präsenz 23 Singflüge. In den davor liegenden Nachmittagsstunden waren in den beiden Bezugsjahren keine Singflüge aufgefallen, in früheren sowie späteren Jahren eine verschwindend geringe Anzahl. Deshalb wird für diese Tageszeit (Abb. 2, weiße Fläche) der Anteil auf unter 1 % geschätzt. Nach dieser Kalkulation entfielen also innerhalb der zweiten Tageshälfte mehr als 76 % der Singflüge auf die letzte Stunde vor dem abendlichen Aktivitätensende, davon die letzten in die fortgeschrittene Dämmerung. Regelmäßig waren Singflüge dann noch zu hören, wenn die sonstige Singaktivität am Standort längst erloschen war; sie endeten meist weit abseits von den Singwarten, soweit erkennbar am Boden beim Schlafplatz. Manchmal zielten sie mehrere Abende nacheinander in die gleiche Richtung. Auch sonst leitete der Großteil der Singflüge eine längere Abwesenheit des Vogels ein.

Die wenigen Frühexkursionen ab Morgendämmerung deuten für Mai und Juni auf vergleichsweise seltene Singflüge am frühen Vormittag hin, ebenfalls meist verbunden mit jeweils anschließender Abwesenheit. Ab Ende Juli verschob sich jedoch der Schwerpunkt der Singflüge wie auch der sonstigen Aktivität zunehmend in die frühen Morgenstunden, insbesondere

bei schwülwarmer Witterung. Zwischen dem 7. und 20. Aug. 1998 entfielen so – bei gleicher Anzahl von Früh- und Abendkontrollen – 15 Singflüge auf die Zeit bis drei Stunden nach Sonnenaufgang, aber nur ein einziger auf den Abend.

Jahreszeit: Die ersten Singflüge starten aus den Resten der sich auflösenden Zugtrupps (Extremdatum: 24. April 2000), und in den letzten August-Tagen verraten fast nur noch Singflüge die Anwesenheit der Ortolane (Extremdatum: 27. Aug. 1999). Die in Abb. 2 dargestellte jahreszeitliche Verteilung verdeutlicht das Fehlen von ausgeprägten Pausen. Auffällig ist ab Juli die zunehmende Einengung auf das Zeitfenster um Sonnenuntergang. Man beachte aber bei der zweiten Saisonhälfte die oben erwähnte tageszeitliche Verschiebung der Aktivität in die Morgenstunden.

3.2.2. Witterung

Singflug-Aktivität und allgemeine Aktivität decken sich weitgehend in ihrer Witterungsabhängigkeit. Bei stürmischem Wind und stärkerem Regen sowie insbesondere bei schwülheißer Witterung herrscht Ruhe. Dagegen sind niedrige Temperaturen kein Hinderungsgrund. So brachten am zugig kalten Abend des 16. Mai 1999 sechs von neun in Hörweite befindlichen Männchen bei 7°C ihren Singflug.

3.2.3. Sozialer Kontext

Brutstatus

55 der Singflug-Protokolle von Männchen mit bekannter Erstbrut fallen in die Zeitspanne 15 Tage vor Volllege bis 15 Tage nach Verlassen des Nests (Abb. 3). Die Singflug-Häufigkeit erreichte bei diesen Vögeln ihr Maximum im Zeitraum der Eiablage der zugehörigen Weibchen, wurde vom Schlüpfstag der Jungen bis zum Verlassen des Nests völlig eingestellt (auch wenn das Männchen sich nur sporadisch an der Fütterung beteiligte) und anschließend mit geringerer Intensität wieder aufgenommen.

Überraschend zeigten die 48 Singflüge von unverpaarten Nachbar-Männchen der selben Brutplätze (Abb. 3) ebenfalls einen zeitlichen Bezug zur Phänologie der jeweiligen Brut. Sie setzten aber erst in den letzten Tagen der Nestlingszeit ein, also in der Singflug-Pause der Brutmännchen, und häuften sich dramatisch in der „Auslauf“-Phase der noch flugunfähigen Jungen aus dem Nest. Einer der benachbarten Singflieger war zwar auch schon vorher (in der Legephase der Fremdbrut) mit vier Singflügen aufgefallen, hatte aber zu dieser Zeit selbst noch eine Brut, die vermutlich noch in der Legephase ausgemäht wurde.

Die singfliegenden Nachbarn hatten teils schon während der Nestlingsphase ihre Singwarten näher zum Brutplatz hin verlagert. Gelegentlich suchten sie sogar das Nest auf, allerdings (stets?) ohne Futter. Darüber hinaus hatten ihre Singflug-Manöver fast immer

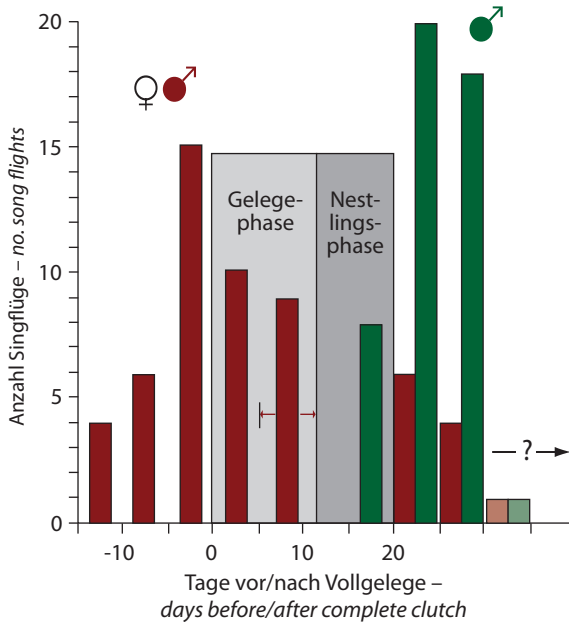


Abb. 3: Zeitliche Lage der Singflüge relativ zur jeweiligen Brut (nur Erstbruten berücksichtigt). Rot: Zu den Bruten gehörende Männchen. Grün: Unverpaarte Nachbar-Männchen. – *Temporal distribution of song flights with respect to the sections of the breeding season (only first broods considered). Red: males belonging to the broods. Green: unmated males from neighbourhood.*

einen auffallenden Bezug zur angrenzenden Fremdbrut: Sie erfolgten bei Störungen am Brutplatz, etwa bei Nestkontrollen, und bewegten sich in Richtung oder gar kreisfliegend um den Neststandort. In einem Fall startete das Nachbarmännchen – während der Annäherung des Beobachters – unmittelbar vom Nestrand zum Singflug.

Mit beginnender Flugfähigkeit der Jungen (ca. eine Woche nach Verlassen des Nests) ist eine sichere Zuordnung von Singflügen zu bestimmten Bruten nicht mehr möglich.

Den Singflug begleitende Interaktionen

Wegen der sich ändernden sozialen Konstellation im Verlauf der Saison sind für die Interpretation der Protokolle die folgenden drei Etappen zu unterscheiden, wobei die Einordnung in dieses Zeitschema nicht starr kalendermäßig, sondern unter Berücksichtigung der konkreten Situation im Einzelfall erfolgte:

(1) Territoriale Phase (Paarbildung bis Ende der Nestlings-Zeit; $n = 106$): In 32 Fällen gelang hier die Beobachtung der letzten Interaktion unmittelbar vor dem Singflug: 31-mal war es die Vergesellschaftung mit dem Weibchen, einmal der Kontakt mit den Nestlingen. Mit einer einzigen Ausnahme befand sich das Weibchen beim Start des Singflugs in der Bodenvegetation. Eine zeitnah vorausgegangene Begegnung mit anderen Männchen war bei

104 von den 106 dafür auswertbaren Singflügen mit Sicherheit auszuschließen!

- (2) Umverteilung und Lockerung der Familienverbände in der Nach-Nestlingszeit ($n = 65$): Die beobachteten Kontakte der Männchen im Vorfeld von 29 Singflügen galten jetzt ausnahmslos den mehr oder weniger flüggen Jungvögeln.
- (3) Konzentration in größeren Gruppen bis zum Wegzug Ende August ($n = 52$): Ab Mitte Juli versammeln sich die Ortolane in gemischten Gruppen aus Altvögeln und flüggen Jungen in Hackfrucht-Feldern und (vorzugsweise) Sonnenblumen (LANG 2007). Wie alle anderen Aktivitäten konzentrieren sich jetzt die Singflüge zunehmend auf die Zeit um Sonnenuntergang sowie auf die frühen Morgenstunden. In den letzten Wochen vor dem Wegzug beschränkt sich die Singaktivität weitgehend auf die wenigen Singflüge. Diese erfolgen jetzt direkt aus solchen Gesellschaften heraus, in denen auch die Männchen ohne die geringsten Anzeichen von Aggressivität in enger Nachbarschaft (zeitweise unter 1 m Distanz) sitzen. Den Singflügen vorausgehende „Kontakte“ sind unter diesen Umständen schwer zu definieren. Jedenfalls beschränkten sich die beobachtbaren Auseinandersetzungen an den Sammelplätzen auf Streitereien zwischen Jungvögeln, die von den Alten gelegentlich mit „missbilligendem“ Klappern kommentiert wurden. Bei drei Singflügen wurde das jeweilige Männchen von 1-3 Jungen eskortiert, in zwei Fällen versammelten sich am Landeplatz des Singfliegers unverzüglich an die zehn nicht näher identifizierte Ortolane.

Singflug und Feindvermeidung

Flugesänge sind mehr als 100 m weit zu hören, aber mindestens 188 der 487 registrierten Fälle wurden in meinem Nahbereich (unter 30 m) gestartet oder schon bei der Annäherung. Zudem ist bei weiter entfernten Singflügen mit einem Anteil zu rechnen, der im Nahbereich gestartet wurde, denn die verräterische „düd“-Vokalisation ist sehr leicht zu überhören oder wird teils erst in der Steigflugphase begonnen. Von 208 rechtzeitig bemerkten Singflügen wurden mindestens 103 mit oft minutenlangen „düd“-Warnruf-Reihen eingeleitet. Diesen wiederum ging meist eine lange Sequenz lautstarker „tschip“- und „jüb“-Rufe voraus. Beide Warnruf-Typen ließen sich zweifelsfrei auf den Störfaktor (Beobachter) beziehen.

Nur zehnmal waren in die Einleitung einzelne unvollständige Strophen aus dem Reviergesang eingestreut, und 66-mal schien der Vogel vor dem Start schweigsam. Insbesondere in der fortgeschrittenen Abenddämmerung, wenn ansonsten überhaupt nichts mehr auf die Anwesenheit der Ortolane hindeutet, sowie generell im August, kommen die Singflüge ganz unvermittelt und explosiv.

In 35 Fällen war das Männchen am Boden bei unterschrittener Fluchtdistanz überrascht worden und verlängerte seine Fluchtbewegung unmittelbar in einen Singflug. Elfmal startete ein Singflug bei Nestkontrollen oder bei der gezielten Annäherung des Beobachters an Jungvögel bzw. das in der Bodenvegetation verborgene Weibchen. 46 Singflüge zielten in die Richtung, 11 führten sogar im engen Kreis um den Beobachter. Zwei Ortolane stiegen fast gleichzeitig über einem Rübenfeld zum Singflug auf, als sich dort ein Marder *Martes spec.* in einer locker verteilten Gruppe von Jungvögeln bewegte.

Bei ca. 70 Singflügen gelang der Nachweis des im Nahbereich des Beobachters befindlichen Weibchens oder von Jungvögeln, die stets beim Start des Flugmanövers in der Deckung der Bodenvegetation saßen und teilweise vorher mit dem Männchen vergesellschaftet waren.

4. Diskussion

Vollständige Tonaufnahmen von Fluggesängen des Ortolans sind in ausreichender Zahl nur bei Vorerfahrung im Verhaltenskontext möglich, der andererseits erst zum Gegenstand der Untersuchung gehören sollte. Der Verdacht eines damit verbundenen methodisch-systematischen Fehlers ist unbegründet, weil es lediglich um die rechtzeitige Aufnahmebereitschaft des Tonbandgerätes ging. Insofern spricht die erfolgreiche Anwendung der Vorkenntnisse im Gegenteil für die Stimmigkeit des unterstellten Kausalzusammenhangs.

Nach den Maßstäben der modernen Verhaltensforschung sind sinnvolle Aussagen über die Motivation eines Tieres ohne sorgfältige Laboranalysen der neurophysiologischen und hormonellen Begleitvorgänge des Verhaltens nicht möglich (ZUPANC & LAMPRECHT 2000). Diesem Anspruch wird man bei den Singflügen des Ortolans wohl kaum jemals gerecht werden. Sinnvoll erscheint immerhin die Frage nach der auslösenden Reizkonstellation und dem Anpassungswert einer so seltenen, dabei aber auffälligen Verhaltensweise.

CONRADS (1997) berichtet, dass die 19 von ihm beobachteten Singflüge mindestens zur Hälfte „in eindeutigen Zusammenhang mit Revierkonflikten der Männchen“ standen und sie sich „mehrfach“ unmittelbar an Rivalenkämpfe anschlossen. Nach meinen Protokollen waren Kontakte oder gar Streitereien mit Reviernachbarn im Vorfeld von Singflügen auszuschließen. Zudem gibt es auch in isoliert gelegenen Revieren Singflüge. Verständlicherweise findet CONRADS auf der Grundlage der „territorialen“ Hypothese „die relative Seltenheit des Schauflugs schwer zu deuten“. Dagegen lässt sich die „Balzflug“-Vermutung von HORTLING (1928) bzw. HOMANN (1959) nicht ganz so leicht widerlegen, sind doch Begegnungen mit dem eigenen Weibchen von vornherein häufiger als solche mit Rivalen.

Indes liefern die Protokolle aus dem Untersuchungsgebiet weder das Bild eines Territorialverhaltens noch das einer Balzhandlung, sondern das einer feindbezogenen Reaktion: Darauf weisen schon ganz massiv die lauten Warnrufe in der Anbahnungsphase der meisten Singflüge hin, noch deutlicher die das Manöver einleitenden „düd“-Rufe, die sogar noch im Steigflug fortgesetzt werden. Gerade bei letzterem Ruftyp ist der Feindbezug („Warnen eines Partners im Nahbereich“) gut zu belegen (Abschnitt 3.1.1.). Bis zur Eskalationsphase, also der sukzessiven Ruf-Beschleunigung vor dem Start, ist noch gar nicht einmal sicher, ob die „düd“-Ruf-Serie zum Singflug führt oder als bloßes Warnverhalten fortgesetzt wird.

Mit dem Abheben von der Warte erfolgt die Umschaltung auf einen stark formalisierten (formkonstanten) Vorgang nach dem Alles-oder-Nichts-Prinzip, zumindest war von da an nie ein vorzeitiger Abbruch zu beobachten. Die Formalisierung betrifft (1) die obligatorische Grobgliederung in Einleitung–Hauptteil–Entspannungsphase, (2) die obligatorischen Lautformen bzw. Lautmuster in jeder der drei Phasen, insbesondere die stark formalisierte Kombination aus Klappern und Strophe im Hauptteil sowie (3) die motorische Koordination zwischen Vokalisation und Flugbewegung. Die stereotype, zudem überregional gültige Struktur macht das Manöver zu einem unmissverständlichen Signal und lässt eine genetische Verankerung vermuten.

HAILMANN & FICKEN (1996) weisen auf die Schwierigkeit der Deutung komplex zusammengesetzter Lautäußerungen bei Singvögeln hin: „We cannot say whether combinations of note types in a call encode something more than the simple concatenation of their separate meanings.“ Bei den Ortolan-Fluggesängen indes ist der Kontext (auslösende Reizkonstellation) offensichtlich: Sie verraten dem Beobachter (1) eine (meist unmittelbar) bevorstehende Abwesenheit des Männchens oder das Ende seiner abendlichen Aktivitätszeit, (2) die gleichzeitig fortdauernde Bedrohung des zurückbleibenden Weibchens oder eines Jungvogels durch einen Bodenfeind, der sich außerhalb des Sichtkontaktes des Partners befindet, (3) die Identität und Abflugrichtung des Singfliegers. Das nicht allzu häufige Zusammentreffen der beiden erstgenannten Voraussetzungen macht die Seltenheit der Singflüge im Vergleich zu territorialem Verhalten bzw. Balzverhalten verständlich.

Die geräuschhaften Pulslaute der Klapperphrasen bilden eine markante Einfassung des Hauptmotivs (Strophe aus dem Reviergesang). Ihr weiter Frequenzbereich begünstigt die Lokalisierbarkeit des Vogels (MARLER & SLABBEKOORN 2004). Im Singflug sind die Klappersalven zwei- bis dreimal so lang wie beim sonstigen Gebrauch; die erhöhte Silbenzahl (Redundanz) macht die akustische Übertragung bei der zunehmenden Distanz weniger störanfällig, und die (nur im

Singflug) auffallend erhöhte Lautstärke dieser Salven verstärkt den Signalcharakter zusätzlich: Der Singflug als „starker Abgang“, als letzte Warnung angesichts der meist bevorstehenden Abwesenheit des Singfliegers bei fortdauernder Bedrohung des zurückbleibenden Partners. Anschließend ist nämlich in der Regel nicht mehr mit seiner Wachsamkeit zu rechnen, und ein bloßer Abbruch des vorausgegangenen Warnverhaltens könnte sogar als Entwarnung missverstanden werden.

Das Signal ist nicht nur für das Weibchen und Jungvögel als vermutliche Hauptadressaten bedeutsam, sondern potenziell für eine Reihe weiterer „Mithörer“: für den Bodenfeind, die Nachbar-Männchen sowie Greifvögel. Auch wenn die Botschaft von den Empfängern nicht im Sinne einer „Information“ verstanden wird, ist doch bei jedem von ihnen mit einer angepassten Reaktion zum jeweils eigenen Vorteil zu rechnen. Für den Singflieger ist ein Teil dieser Reaktionen sicherlich nachteilig, aber in der Bilanz muss der Vorteil für seinen Bruterfolg überwiegen – andernfalls hätte ein dermaßen auffälliges, aufwendiges und überregional stereotypes Verhalten keinen Bestand.

Denkbare vorteilhafte Effekte:

- Der gewarnte Partner antwortet mit Feindvermeidungs-Reaktion.
- Ablenkung des Prädators von der Brut, vom Weibchen bzw. vom Jungvogel („predator-distraction-Hypothese“, z. B. PEREYRA & MORTON 2010).
- Die Wachsamkeit (*Vigilanz*) des Männchens erhöht seine Attraktivität beim Weibchen.
- Die Zurschaustellung eines übertrieben auffälligen und damit riskanten Verhaltens verspricht ein hohes Maß an Fitness und erhöht damit die Attraktivität beim Weibchen („Handicap-Prinzip“, ZAHAVI 1975; ZAHAVI & ZAHAVI 1997; GRAFEN 1990; MATHER & ROBERTSON 1992).
- Die auffällig demonstrierte Wachsamkeit lässt den Prädator auf einen Angriff verzichten („pursuit-deterrence-Hypothese“ (WOODLAND *et al.* 1980; HASSON 1991; CRESSWELL 1994; BERGSTROM & LACHMANN 2001; CARO 2005; PEREYRA & MORTON 2010).
- Die demonstrierte physische Fitness schüchtert Nachbar-Männchen ein und wird damit im Nebeneffekt auch territorial wirksam, zumal kaum ein Singflug ohne die Verletzung von Reviergrenzen möglich ist.

Denkbare nachteilige Effekte:

- Erhöhtes Risiko des Singfliegers gegenüber Greifvögeln.
- Information von Rivalen über eine bevorstehende Abwesenheit des Singfliegers.

Bei aller Plausibilität sind diese Effekte empirisch kaum zu messen, wenn doch die Reaktion des gewarnten

Weibchens darin besteht, sich unauffällig in der Deckung zu halten, die es vielleicht ohnehin nicht verlassen hätte, und die des Räubers darin, einen Angriff bleiben zu lassen, den er vielleicht gar nicht vor hatte.

So kritisiert CRAIG (1982) schon beim klassischen Beispiel der „Alarm“-Signale des Ppuruhhns *Porphyrio porphyrio* (WOODLAND *et al.* 1980) die „pursuit-deterrence“-Erklärung als nicht schlüssig begründet; er hält sie sogar für eine Fehlinterpretation. Und CARO (1995) stellt heraus, dass die Schwierigkeiten bei der Überprüfung der Hypothese ganz grundsätzlicher Natur sind. Machbar wäre, wenn auch mit enormem Zeitaufwand, der Versuch einer Korrelation der Verpaarungschancen von Ortolan-Männchen mit deren Singflughäufigkeit vor der Paarbildung bzw. des durchschnittlichen Bruterfolgs mit der Singflugbereitschaft während der Brutzeit.

Einen Einfluss der Singflüge (sowie der sporadisch eingesetzten Klangattrappen mit Fluggesängen) auf das Singverhalten von Reviernachbarn habe ich nie bemerkt, insbesondere keine Provokation von zeitnahen Singflügen. Einschränkend ist hier auf die zeitliche Häufung der Singflüge insbesondere nach Sonnenuntergang (Abb. 1) hinzuweisen, bei denen eine gegenseitige Stimulierung nicht auszuschließen ist.

Die Singflugpause der Brutmännchen während der Nestlingsphase fällt in ein Zeitfenster, in dem der Nutzeffekt von Singflügen ohnehin als gering vermutet werden kann: Das Weibchen ist jetzt nicht mehr an das Nest gebunden, für die Jungvögel im Nestlingsstadium ist eine sinnvolle Reaktion auf Singflüge begrenzt, und das Männchen selbst ist in der Regel durch die Fütterungsaktivität ausgelastet. Ausgerechnet in diesem Zeitfenster beginnt aber die Singflugaktivität der unverpaarten Nachbarmännchen. Der Aufenthalt lediger Männchen in Brutrevieren mit Jungen war auch CONRADS (1969) sowie DURANGO (1948) und GÉROUDET (1951) (beide zit. in CRAMP & PERRINS 1994) aufgefallen. Einige meiner Beobachtungen deuten indes darauf hin, dass das Interesse der Nachbarn gar nicht der fremden Brut galt, sondern dem „frei“ werdenden Weibchen.

Es fällt schwer, die Fluggesänge des Ortolans in die „strukturelle Hierarchie“ des Vogelgesangs (Strophenserie – Strophe – Strophenabschnitt – Silbe – Element; TODT 2005) einzuordnen. Der geringe Formalisierungsgrad der Vokalisation im letzten Abschnitt sowie die nicht exakt determinierte Länge lassen die Klassifizierung im Sinne einer „Strophe“ gezwungen erscheinen. NANKINOV (1997) erwähnt aus Westbulgarien sogar Ortolan-Singflüge mit einer Dauer von mehr als einer Minute. Ich habe dort, wie auch sonst im Land, allerdings nur Singflüge in normaler Länge gehört. Die dreiphasige Gliederung in Eskalationsphase, Hauptteil und Entspannungsphase erinnert an die von HELB (1985) beschriebene „progressive und regressive Aktualgenese“ in der Strophenserie einer Goldammer

Emberiza citrinella. Der Begriff „Aktualgenese“ wird bei BERGMANN *et al.* (1984) am Beispiel der Rohammer *Emberiza schoeniclus* als „kurzfristige gerichtete und reversible Verhaltensänderung“ definiert, „die von einer Vorstufe über Zwischenformen zum endgültigen Verhalten führt oder auch in umgekehrter Richtung verläuft.“ Unglücklicherweise wird der schwer ersetzbare Terminus in der Humanpsychologie mit ganz anderer Definition verwendet, und das Phänomen selbst scheint in der Tierethologie kaum Beachtung zu finden.

Die außergewöhnliche Kombination aus riskanter Auffälligkeit, Kürze und Seltenheit der Ortolan-Singflüge verlangt nach einem Vergleich mit ähnlichen Verhaltensweisen bei anderen Singvögeln (analoge oder homologe). Dies könnte dabei helfen, allgemeingültige Voraussetzungen für dieses Phänomen herauszufinden. Bedenkt man, dass beim ansonsten vergleichsweise gut erforschten Ortolan die bisherigen Kenntnisse über seinen Singflug recht spärlich sind, dann erscheint die Suche nach ähnlichen Verhaltensweisen bei weniger gründlich untersuchten Arten vielversprechend. Es ist damit zu rechnen, dass bei der Interpretation mancher „kurzen Singflüge“ zu wenig an einen möglichen Prädatorenbezug (Beobachter als Störfaktor) gedacht wurde. Deshalb sind auch kursorische und indirekte Hinweise aus der Literatur von Interesse.

Beim gut untersuchten nordamerikanischen Weidengelbkehlchen *Geothlypis trichas* (Parulidae) sind die kontextuellen und strukturellen Übereinstimmungen der Singflüge mit denen des Ortolans so weitgehend, dass man in entscheidenden Textpassagen (RITCHISON 1991, 2010) den Artnamen streckenweise austauschen könnte, ohne die Gültigkeit der Aussagen zu beschädigen: „Flight songs were always given singly“...“a series of short duration notes that extended over a wide range of frequencies, continued with phrases from the male’s perch song, and terminated with a complex series of longer notes and phrases“...“more frequently during the late afternoon“...“uttered at a significantly higher rate when I was in their territory“...“play little or no role in territorial interactions“...“play little or no role in mate attraction“...“given in response to the presence of potential predators“...“may serve as a distraction display, directing the attention of the predator to the male“...“most flight songs were directed away from territory boundaries“...“may be particularly important when a female is on the nest and, perhaps, more vulnerable...may explain the decline in use of flight songs noted after fledging of the young“. Hier drängt sich der Gedanke an eine konvergente, unter ähnlichen ökolo-

gischen Voraussetzungen entstandene Verhaltensweise auf. Eine ebenfalls denkbare Homologie scheint trotz der verwandtschaftlichen Nähe der Parulidae zu den Emberizidae eher spekulativ. Das Gelbkehlchen ist wie der Ortolan Bodenbrüter in halboffener Landschaft mit ca. 12-tägiger Brutdauer und achttägiger Nestlingsphase. Bei beiden Arten sind die Jungvögel beim Verlassen des Nests noch nicht flugfähig.

Für eine Reihe weiterer Arten aus der nordamerikanischen Avifauna gibt es Literaturhinweise auf strukturell und kontextuell ähnliche Singflüge, insbesondere für den Buschland-Schnäppertyrann *Empidonax oberholseri* (PEREYRA & MORTON 2010), den Pieperwaldsänger *Seiurus aurocapillus* (LEIN 1981; ELLIOT 2000) und die Hainammer *Aimophila aestivalis* (MENGEL 1951).

Auch für zahlreiche Vertreter der Grasmücken (Sylviidae) und Steinschmätzer (*Oenanthe*-Arten) sind kurze Singflüge beschrieben, die durch den störenden Beobachter provoziert sein könnten, des weiteren für den Schilfrohrsänger *Acrocephalus schoenobaenus* (BERGMANN *et al.* 2008; eig. Beob.), den Seggenrohrsänger *Acrocephalus paludicola* (SCHULZE-HAGEN *et al.* 1999; BERGMANN *et al.* 2008) und das Blaukehlchen *Luscinia svecica* (ARMSTRONG & WESTALL 1953; MERILÄ & SORJONEN 1994; SORJONEN & MERILÄ 2000).

Bei den näheren Verwandten des Ortolans (Altweltammern Emberizinae) ist an mögliche Homologien zu denken. Die wären aber durch Anwendung der strukturellen Homologiekriterien kaum zu belegen, wenn allein schon die konvergente Evolution zu weitgehenden Übereinstimmungen führen kann. Die deutlichsten Hinweise finden sich bislang für die Kappenammer *Emberiza melanocephala* (FRANK 1943; ALMOND 1946; HOLLOM 1959; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1997; eigene Beob.), weniger deutliche für die Zwergammer *Emberiza pusilla* (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1997), die Braunkopffammer *Emberiza bruniceps* (CRAMP & PERRINS 1994) sowie die Spornammer *Calcarius lapponicus* (DRURY 1961).

Der Singflug des Ortolans – ein starker Abgang? Bei der desolaten Verfassung der fränkischen Ortolan-Population (LANG 2007) könnte diese lakonische Charakterisierung bald einen sarkastischen Beigeschmack bekommen.

Dank. Für kritische Anmerkungen zum Manuskript bedanke ich mich bei H.-G. BAUER, V. DIERSCHKE, H.-W. HELB, P. SCHUBERT und D. WALLSCHLÄGER, für Literaturhinweise bei W. DORNBERGER.

5. Zusammenfassung

Lang, M. 2011: Der Singflug des Ortolans *Emberiza hortulana*. Vogelwelt 132: 17–33.

Kennzeichnend für den Singflug des Ortolans ist die ungewöhnliche Kombination aus Auffälligkeit, Seltenheit und Kürze (maximal 15 s). Erstmals wird der Ablauf der Verhaltensweise ausführlich beschrieben und der Fluggesang sonografisch analysiert. In der Anbahnungsphase geht den meisten Singflügen eine längere Sequenz aus lauten Alarmrufen voraus („...- tship - jüb - tship - jüb -...“). Ein gleitender Übergang zu Serien aus leisen „düd“-Rufen (Warnrufe für den Nahbereich) deutet auf den möglicherweise bevorstehenden Singflug hin. In der Eskalationsphase bildet die sukzessive Beschleunigung dieser Rufe die obligatorische Einleitung zum Fluggesang. Spätestens jetzt startet der Singflug. Im Steigflug mit hüpfenden Flugbewegungen folgen auf eine weitere Beschleunigung der „düd“-Sequenz eine schlagartig einsetzende Salve aus identischen, geräuschhaften Pulslauten („Klappern“), dann das Hauptmotiv (Strophe aus dem gewöhnlichen Reviergesang) und eine zweite Klappersalve sowie eine hektisch stotternde, wenig formalisierte Lautfolge aus dem Ruf-Repertoire des Vogels (Kontaktrufe und Warnrufe). In der Entspannungsphase nehmen die Rufabstände zu, schließlich erfolgt die Landung.

Die syntaktische Struktur der Singflug-Vokalisation folgt einem universellen (überregional gültigen) Schema mit dem stark formalisierten Hauptteil (Klappern und Strophe) und dem wenig formalisierten zweiten Teil. Bei den verpaarten Männchen liegt die maximale Häufigkeit der Singflüge in der Legephase des Weibchens. Ledige Männchen bringen auffallend viele Singflüge in der Nachbarschaft von abgeschlossenen Brutten.

Der Kontext der Singflüge deutet auf ein Signal zur Feindvermeidung hin: Sie bilden bei bevorstehender Abwesenheit des Singfliegers die „letzte Warnung“ an das in der Bodenbedeckung zurückbleibende Weibchen oder einen Jungvogel vor einer fortdauernden Bedrohung durch einen Bodenprädator – oder durch den Beobachter. Die meisten Singflüge (76 %) finden in der letzten Stunde der tageszeitlichen Aktivität statt. Es gibt keine ausgeprägten saisonalen Pausen der Singflug-Aktivität bis Ende August.

Der zwischenartliche Vergleich lässt analoge Singflüge bei anderen Bodenbrütern der offenen Landschaft vermuten. Besonders auffallend sind die Übereinstimmungen mit den Singflügen des nordamerikanischen Gelbkehlchens *Geothlypis trichas* (Fam. Parulidae).

6. Literatur

- ALMOND, W.E. 1946: Notes on the song of the Black-headed Bunting. Brit. Birds 39: 315.
- ARMSTRONG, E. A. & P. R. WESTALL 1953: The song-flights of some northern birds. Ibis 95: 143-145.
- BERGMANN, H.-H., H.-W. HELB & S. BAUMANN 2008: Die Stimmen der Vögel Europas. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BERGMANN, H.-H., S. ZIETLOW & H.-W. HELB 1984: Aktualgenese des Gesangs am Beispiel der Rohrammer *Emberiza schoeniclus*. J. Ornithol. 125: 59-67.
- BERGSTROM, C. T. & M. LACHMANN 2001: Alarm calls as costly signals of antipredator vigilance: the watchful babbler game. Anim. Behav. 61: 535-543.
- CARO, T. M. 1995: Pursuit-deterrence revisited. Trends Ecol. Evol. 10: 500-503.
- CARO, T. M. 2005: Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago.
- CONRADS, K. 1969: Beobachtungen am Ortolan (*Emberiza hortulana* L.) in der Brutzeit. J. Ornithol. 110: 379-420.
- CONRADS, K. 1994: Dialektklassen des Ortolans, *Emberiza hortulana*, im mittleren Europa – eine Übersicht. In: STEINER, H. M. (Hrsg.): I. Ortolan-Symp. Wien 1992: S. 5-30.
- CONRADS, K. 1997: Subsong, „Klappern“ und Rufe des Ortolans (*Emberiza hortulana*). In: VON BÜLOW, B. (Hrsg.): II. Ortolan-Symp. Haltern 1996: S. 15-22.
- CRAIG, J. L. 1982: On the evidence for a „pursuit deterrent“ function of alarm signals of swamphens. Am. Nat. 119: 753-755.
- CRAMP, S. & C. M. PERRINS 1994: The Birds of the Western Palearctic. Vol. 9. Oxford University Press, Oxford.
- CRESSWELL, W. 1994: Song as a pursuit deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predator behaviours of skylark (*Alauda arvensis*) on attack by merlins (*Falco columbarius*). Behav. Ecol. Sociobiol. 34: 217-223.
- DRURY, W. H. 1961: Studies of the breeding biology of Horned Lark, Water Pipit, Lapland Longspur, and Snow Bunting on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. Bird Banding 32: 1-46.
- DURANGO, S. 1948: Notes sur la reproduction de Bruant ortolan en Suède. Alauda 16: 1-20.
- ELLIOT, L. 1999: Music of the Birds. A Celebration of Bird Song. Flight Songs and Night Songs. Houghton Mifflin Company, New York.
- FRANK, F. 1943: Der Gesang von *Emberiza melanocephala*. Ornithol. Mber. 51: 138-139.
- FRAUENDORF, E. 2006: Analyse der Gesänge des Ortolans *Emberiza hortulana* 2006 in der Moritzburger Kleinkuppenlandschaft. Actitis 41: 63-83.
- GÉROUDET, P. 1951: Le Bruant ortolan autour de Genève. Nos Oiseaux 21: 23-31.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER 1997: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 14. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- GRAFEN, A. 1990: Biological signals as handicaps. J. Theor. Biol. 144: 517-546.
- HAILMANN, J. P. & M. S. FICKEN 1996: Comparative analysis of vocal repertoires, with reference to chickadees. In: KROODSMA, D. E. & E. H. MILLER (Hrsg.): Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds: S. 136-159. Cornell University Press, Ithaca.
- HASSON, O. 1991: Pursuit deterrent signals: communication between prey and predator. Trends Ecol. Evol. 6: 325-329.

- HELB, H.-W. 1985: Ethometrie des Vogelgesangs: Progressive und regressive Aktualgenese bei der Goldammer (*Emberiza citrinella*). Behaviour 94: 279-323.
- HELB, H.-W. 1986: Ortolan. In: Wüst, W. (Hrsg.): Avifauna Bavariae. Bd. II. Ornithologische Gesellschaft in Bayern, München.
- HELB, H.-W. 1997: Gesangsdialekte des Ortolans, *Emberiza hortulana*, in Südeuropa. In: VON BÜLOW, B. (Hrsg.): II. Ortolan-Symp. Haltern 1996: S. 23-49.
- HOLLOM, P. A. D. 1959: Notes from Jordan, Lebanon, Syria and Antioch. Ibis 101: 183-200.
- HOMANN, J. 1959: Über den Ortolan (*Emberiza hortulana* L.) in der Umgebung von Walsrode. Beitr. Naturkd. Niedersachs. 12: 58-62.
- HORTLING, I. 1928: Ornithologische Studien am Oulujärvi-See (Uleäträsk) im Sommer 1927. Ornis Fennica 5, Sonderheft.
- LANG, M. 2007: Niedergang der süddeutschen Ortolan-Population *Emberiza hortulana* – liegen die Ursachen außerhalb des Brutgebiets? Vogelwelt 128: 179-196.
- LEIN, M. R. 1981: Display behavior of Ovenbirds (*Seiurus aurocapillus*) II. Song variation and singing behavior. Wilson Bull. 93: 21-41.
- MARLER, P. & H. SLABBEKOORN 2004: Nature's Music – The Science of Birdsong. Elsevier Academic Press, San Diego.
- MENGEL, R. M. 1951: A flight-song of Bachman's Sparrow. Wilson Bull. 63: 208-209.
- MERILÄ, J. & J. SORJONEN 1994: Seasonal and diurnal patterns of singing and song-flight activity in Bluethroats (*Luscinia svecica*). Auk 111: 556-562.
- MORTON, E. S. 1977: On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. Am. Nat. 111: 855-869.
- NANKINOV, D. N. 1997: Die Situation des Ortolans in Bulgarien. In: VON BÜLOW, B. (Hrsg.): II. Ortolan-Symp. Haltern 1996: S. 73-87.
- OSIEJUK, T. S. 2000: Recognition of individuals by song, using cross-correlation of sonagrams of Ortolan Buntings *Emberiza hortulana*. Biol. Bull. Poznań 37: 95-106.
- PEREYRA, M. E. & M. L. MORTON 2010: Flight songs of Dusky Flycatchers: a response to bird-hunting raptors? J. Field Ornithol. 81: 42-48.
- RTITCHISON, G. 1991: The flight songs of Common Yellowthroats: description and causation. Condor 93: 12-18.
- RTITCHISON, G. 2010: Ornithology, Vocal Communication. The functions of bird song. BIO 554/754. Cornell Laboratory of Ornithology. <http://people.eku.edu/ritchison/birdcommunication.html> (letzter Zugriff am 12.8.2010)
- SCHULZE-HAGEN, K., B. LEISLER, H. M. SCHÄFER & V. SCHMIDT 1999: The breeding system of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* – a review of new results. Vogelwelt 120: 87-96.
- SORJONEN, J. & J. MERILÄ 2000: Response of male Bluethroats *Luscinia svecica* to song playback: evidence of territorial function of song and song flights. Ornis Fennica 77: 43-47.
- SPAEPEN, J. 1952: De Ortolaan (*Emberiza hortulana* L.) als Trek- en als Kooivogel. Gerfaut 42: 1-51.
- TODT, D. 2005: Akustische Kommunikation: Interaktives Problemlösen oder Schritte auf dem Weg zur Sprache? http://web.fu-berlin.de/behavioral-biology/themen/g_team/dietmar_todt_g002/dietmar_todt_g002.htm#oben (letzter Zugriff am 2.10.2010)
- WOODLAND, D., J. JAAFAR, Z. KNIGHT & M.-L. KNIGHT 1980: The "pursuit deterrent" function of alarm signals. Am. Nat. 115: 748-753.
- ZAHAVI, A. 1975: Mate selection – a selection for a handicap. J. Theor. Biol. 53: 205-214.
- ZAHAVI, A. & A. ZAHAVI 1997: The Handicap Principle. A Missing Piece of Darwin's Puzzle. Oxford University Press, Oxford.
- ZUPANC, G. K. H. & J. LAMPRECHT 2000: Towards a cellular understanding of motivation: structural reorganization and biochemical switching as key mechanisms of behavioral plasticity. Ethology 106: 467-477.