

# Die Veränderung der Gesangsmelodie der Kohlmeise *Parus major* in Finnland und Schweden

GÖRAN BERGMAN

BERGMAN, G. 1980: *Die Veränderung der Gesangsmelodie der Kohlmeise Parus major in Finnland und Schweden (The change of song pattern of the Great Tit Parus major in Finland and Sweden)*. — *Ornis Fennica* 57:97—111.

Before 1950, the territory song of the Great Tit in Finland and large parts of Sweden consisted mainly of a three-syllable phrase - - - (around 80 %), two-syllable phrases and other types of the song melody being far less common (around 20 %). Studies in 1976—79 show that most Great Tits in cities and urbanized areas nowadays sing two-syllable phrases and several variations, only 5—10 % using the old three-syllable melody. Even in rural areas two-syllable phrases are now commoner. From W Europe (incl. S England) no general predominance of the three-syllable phrase has ever been reported. In Finland and Sweden the virtual absence of other bird voices until April and the weak winds in winter and early spring make the environment during the period of territory establishment silent, and the audibility of the song good. In low-density populations every tit could hear the strophes of its neighbours clearly. A longer phrase could easily be learned and had the advantage that it differed distinctly from the other calls of the Great Tit and the song of the Coal Tit *Parus ater*. In W Europe the population is denser, many other birds start singing in early spring and the winds are stronger. In such a noisy environment the more rapid succession of two tones of different pitch make the two-syllable song easier to distinguish. Moreover, the two first tones of the three-syllable phrase may not be heard separately, and thus even the three-syllable phrase may sound two-syllable.

In parallel with the rapid technical advances made since 1950, tits have concentrated in urbanized areas. A greater proportion of the population now spends a longer time living close together in a noisier environment, where two-syllable phrases are more distinct and easier to learn, and where, besides, Coal Tits are almost completely absent. Conditions for a rapid change of the regional song pattern are: good ability to learn and imitate, and great innate voice variation.

The autumn movements tend to spread the two-syllable pattern to less urbanized areas, but its high proportion in the outermost archipelago of SW Finland is probably due to spring migrants returning from Sweden. In dense populations the three-syllable phrase varies much more than in rural areas. In one case immigration evidently caused a shift back to the three-syllable pattern.

Göran Bergman, Zoological Museum of the University, Norra Järnvägsgatan 13, SF-00100 Helsingfors 10, Finland

## Einleitung

Die Kohlmeise *Parus major* wiederholt bei typischem Reviergesang in Fenno-

skandinavien meistens Lautkombinationen, die entweder als zweisilbig oder als dreisilbig bezeichnet werden können. Die früher stark dominierende aber

zunehmend immer seltener vorkommende dreisilbige Melodie *titifü* (- - -) ist in Finnland und Schweden allbekannt. Ihre zwei ersten Silben sind etwa gleich lang und gleich stark betont, die letzte Silbe kann aber etwas länger sein als die ersten. Der zweisilbige Gesang kann meistens *titü* oder *tüti* (- - bzw. - -) geschrieben werden. Die individuelle Variation der Melodien ist aber gross und dazu kommt, dass der Gesang in Europa auch regionale Verschiedenheiten aufweist (erwähnt schon bei Naumann 1897—1905, vgl. auch Hortling 1917, 1929—31, GomPERTZ 1961, Haftorn 1971, Krebs 1976 und besonders Hunter & Krebs 1979). Es bereitet aber meistens keine Schwierigkeit, die Meisen nach ihrem Gesang in zwei Kategorien einzuteilen: die typischen *titifü*-Sänger und diejenigen, die in anderer Weise singen. Bei der vorliegenden Studie habe ich gerade diese Einteilung gebraucht.

Lemon (1975) hat eine Übersicht der Mechanismen der Gesangvariation und der Dialektbildung veröffentlicht. Aus dieser geht hervor, dass man dem eventuellen Zusammenhang zwischen Dialektbildung und Veränderungen der Umwelt wenig Aufmerksamkeit gewidmet hat. Hunter & Krebs (1979) behandeln aber den möglichen Zusammenhang zwischen verschiedenen Gesangsmelodien der Kohlmeise und den Landschaftstypen. Im folgenden wird die in Finnland und Schweden stattgefundenen und ganz deutlich von Milieuveränderungen verursachte Gesangveränderung der Kohlmeise behandelt, wobei die in Westeuropa gemachten umfassenden Kohlmeisenstudien einen unentbehrlichen Hintergrund bieten.

Die Wandlung des Kohlmeisengesanges besteht in erster Linie in einer Veränderung der relativen Frequenz

der verschiedenen Gesangsmelodien. Die typische *titifü*-Strophe ist seltener geworden, örtlich sogar verschwunden, die zweisilbigen Strophen und einigermaßen auch verschiedene stark abweichende Variationen der *titifü*-Strophe sind entsprechend häufiger geworden. In Finnland ist die Gesangveränderung in den südlichen und westlichen Städten und ihrer urbanisierten Umgebung am auffälligsten. Die *titifü*-Strophen machten dort früher mindestens 80 % des ganzen Reviergesanges aus. Nunmehr ist ihr Anteil meistens nur noch 5—10 %. Rund 10 % der Meisen singen dort als Hauptmelodie andersartige dreisilbige oder bisweilen viersilbige Strophen, und rund 80 % zweisilbige Strophen. Auch in denjenigen Teilen Finnlands, wo die *titifü*-Strophe noch heutzutage häufiger vorkommt, sind die zweisilbigen Strophen auf Kosten der typischen *titifü*-Strophen offenbar gewöhnlicher geworden.

### Material, Zuverlässigkeit älterer Angaben

Schon eingangs der 1950er Jahre fielen Prof. Dr. P. Palmgren die ersten deutlichen Gesangsmelodieveränderungen der Kohlmeise auf, und zwar in der Gegend von Helsingfors (mündl. Mitt.). Einige Jahre später bemerkte ich in verschiedenen Teilen S- und W-Finnlands die gleiche Erscheinung. Danach habe ich die Entwicklung des Kohlmeisengesanges in S Finnland sowie 1970—79 in Nacka bei Stockholm und bei der kleinen Stadt Malung in W Schweden verfolgt und bei Autofahrten im südlichen Mittelschweden die Gesangstypen der gehörten Kohlmeisen gebucht.

Als Antwort auf eine Rundfrage haben etwa 150 Fachornithologen und Liebhaber 1976—78 Notizen und mündliche Beschreibungen über die Melodie des Kohlmeisengesanges in verschiedenen Teilen von Finnland und Schweden geliefert. Ergänzendes Material bekam ich aus Norwegen (Gegend von Trondheim und Lillehammer; eigene Feststellungen in der Gegend von Oslo und Hamar 1975), Bundesrepublik Deutschland und aus Lettland.

Mehrere Beobachter haben genaue Aufzeichnungen der von ihnen gehörten Gesangmelodien geliefert. Ihr Material wird in dem Archiv des Zoologischen Museums der Universität Helsinki aufbewahrt.

Möglicherweise sind auch erfahrene Ornithologen geneigt, die Frequenz der *titifü*-Strophe in vergangenen Zeiten zu überschätzen. Man betrachtete vielleicht damals in Finnland und Schweden die zweisilbigen Strophen gern als unvollständigen Gesang. Auch bleibt die *titifü*-Strophe als Melodie vielleicht besser im Gedächtnis. Viele Umstände zeigen aber, dass die Gesangveränderung eine Realität ist. Die Veränderung kann auch nicht so erklärt werden, dass die Ornithologen früher möglicherweise nicht tageszeitliche oder jahreszeitliche Variationen beachtet hätten. Solche kommen beim Reviergesang nicht vor: Auf der Stadtinsel Drumsö in Helsingfors stellte ich fest, dass immer nur die Meisen ganz bestimmter Reviere hauptsächlich die *titifü*-Strophe sangen, die übrigen fast ausschliesslich zweisilbig. Die Beobachtungen stammen aus Februar—Mai 1976—79 und wurden in sehr verschiedenen Tageszeiten gemacht. Die Zahl der pro Tag gehörten Sänger betrug an die 30, aber nur 1—2 von ihnen sangen *titifü*. Im März 1980 fehlten die *titifü*-Sänger völlig.

Die Gesangveränderung kann in den Gesangbeschreibungen der in Schweden erschienenen Handbüchern gespürt werden, nicht aber in der finnischen ornithologischen Literatur. In drei alten Faunaübersichten (Nilsson 1835, Holmgren 1870, Hammargren 1889) wird nur die *titifü*-Strophe genannt. Aber auch ein so erfahrener Feldornithologe wie V. Olsson, der in SE Schweden beobachtet, hebt (1963) besonders diese Strophe hervor. In anderen neueren schwedischen Vogelbeschreibungen — z.B. Rosenberg (1953) — werden beide Strophentypen genannt. Erst in der von Staav (1976) gemachten schwedischen Bearbeitung eines dänischen Feldhandbuchs von Anthon wird die zweisilbige Strophe betont und die dreisilbigen als Variationen betrachtet. Aus Finnland sei genannt: Hortling (1917, 1929—31) bezeichnet die *titifü*-Strophe als Hauptmelodie, Kivirikko (1926) nennt beide Typen, Lehtonen (1955) und Hildén (1960) in erster Linie *titifü*. Aus Mitteleuropa seien angeführt die Angaben von Naumann (1897—1905: verschiedene Variationen, geographische Verschiedenheiten), Voigt (1933: betont die Variation) und O. & M. Heinroth (1926: nur "sisibe" genannt) sowie die Studien von Thielcke (besonders 1968).

Wenn man ältere Leute in Finnland oder Schweden fragt, wie die Kohlmeise singt, ist die Antwort immer noch meistens "*titifü*, wie

denn sonst?". Heutzutage würde wohl niemand nach Erfahrungen aus z.B. der Gegend von Helsingfors, Åbo oder Stockholm den Kohlmeisengesang in erster Linie dreisilbig schreiben. Manche Leute haben mich nicht nur in Finnland sondern auch in Norwegen (1970 in Hamar und Brumunddal) spontan gefragt, warum die Kohlmeise nicht mehr *titifü* singt wie regelmässig in vergangenen Zeiten. Auch in der Tagespresse wurde das Verschwinden der *titifü*-Strophe besprochen: Svenska Dagbladet (Stockholm) 9.5.1977 (Gunnar Brusewitz) und 27.5.1979 (Nils Castegren); Vasabladet (Wasa, Finnland) 28.4.1979 (Lars Huldén).

Auf der Karte (S. 100) ist das mir zugängliche Material über den Anteil der *titifü*-Strophe im Gesang der Kohlmeise in verschiedenen Gegenden zusammengefasst.

### Warum dominierte die *titifü*-Strophe in Fennoskandien aber nicht in Westeuropa?

*Resultate anderer Untersuchungen.* Angaben aus S England (Hinde 1952, Gompertz 1961, Krebs 1976) zeigen, dass die Kohlmeisen dort nur selten oder gar nicht die typische *titifü*-Melodie singen. Weiter stellen Hunter & Krebs (1979) fest: Forest birds from England, Poland, Sweden, Norway and Morocco had songs with . . . fewer notes per phrase than woodland birds from England, Iran, Greece, Spain and Morocco". Aus Holland meldete Dr. P. Waardenburg mir (in litt., 18.6.1976), dass obwohl fast jedes Kohlmeisenmännchen in (N und E) Holland auch die *titifü*-Strophe singen kann, diese Strophe dort hauptsächlich als Kontaktlaut des Paares oder des Familienschwarmes gebraucht wird, die übrigen Melodien dagegen viel eindeutiger als kräftig vorgetragenen Reviergesang. Aus S Deutschland (Gegend von Radolfzell und Schwarzwald) meldete mir Dr. H. Löhr (in litt., 11.5.1977), dass auch dort die zweisilbigen Strophen dominieren. Aber in einem Klosterpark in Mont Sainte Odile unweit Strassburg hörte Prof.

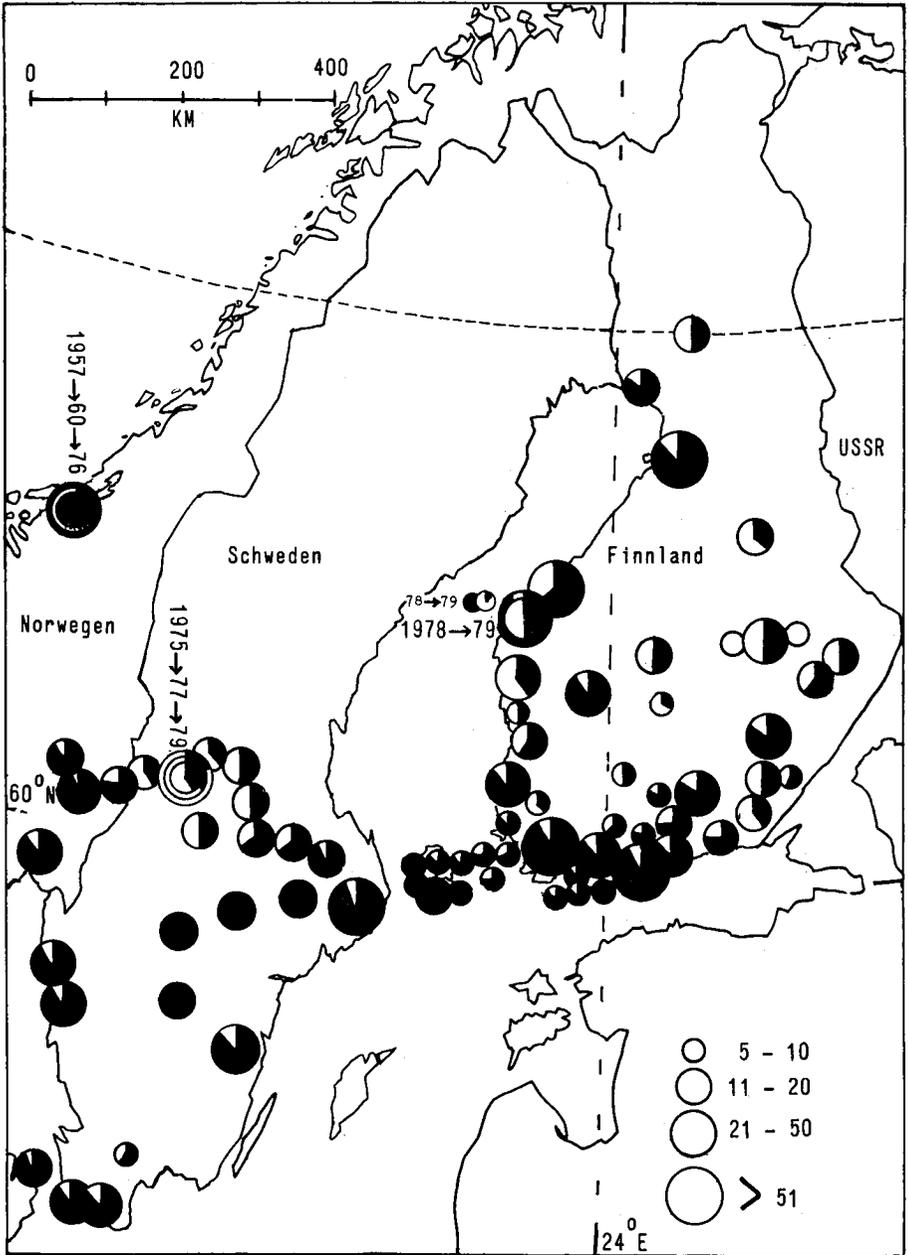


FIG. 1. Der Anteil der titiü-Melodie (weisser Teil der Kreise) im Reviergesang der Kohlmeise *Parus major* in verschiedenen Gegenden nach Anfragen und Studien 1976—1979. Doppelkreise + Jahre geben festgestellte schnelle Veränderungen an. Näheres im text S. 98—99 und 107—109.

Dr. K. O. Donner im April 1975 nur die typische *titifü*-Strophe. Bei Wilhelmshaven i NW Deutschland dominieren die kurzen Strophen vielleicht nicht so stark wie in Holland: Dr. F. Goethe hat mir Anzeichnungen über die Strophen von 79 singenden Individuen (1977) gesendet; von diesen sangen 8 die typische *titifü*-Strophe.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die *titifü*-Strophe in Westeuropa nur eine der mindestens 6 vorkommenden Reviergesangmelodien ist, und dass ihr Anteil am ganzen Reviergesang (mit wenigen örtlichen Ausnahmen) nicht grösser, meistens aber kleiner ist als es bei zufallsbedingter Verteilung der Fall sein müsste. In Finnland ist aber die *titifü*-Strophe bis etwa 1950 überall sehr viel häufiger gewesen — und nunmehr ist sie in S und W Finnland mit einigen örtlichen Ausnahmen seltener — als man bei solcher Verteilung erwarten könnte.

Hunter & Krebs (1979) fassen einige ihrer Resultate in folgender Weise zusammen: "Differences in song between habitats, and striking similarities from the same habitat type are at least in part related to differences in acoustic attenuation and territory size. Birds living in dense forests have to broadcast songs through more vegetation and over greater distances than do woodland birds". - - - "Differences between habitat in climate, body size, perch height and acoustic competition from other species are unimportant in accounting for the observed differences in song".

Auch das Lernen des Gesanges ist untersucht worden. Gompertz (1961) und Krebs (1976) in England sowie Dr. P. J. Drent (in litt., 18.3.1976) und Dr. R. Eyckerman (in litt., 28.6.1976) in Holland haben gezeigt, dass

die Kohlmeise wesentliche Teile des Gesanges schon im ersten Herbst und danach im Frühjahr, aber teilweise auch erst zweijährig lernt. Dr. Eyckerman betont, dass die Meisen eine neue Melodie so lernen und wiedergeben, wie sie die Melodie unter den vorhandenen Umständen hören. Ein schwächerer Laut, der aus grösserem Abstand nicht gehört werden konnte, verursachte bei Versuchsvögeln eine Pause zwischen den Tönen, die die Meise in einer vorgespielten Gesangmelodie hörte.

Mit Hinweis auf diese Resultate liegt die Vermutung nahe, dass Verschiedenheiten in dem Milieu die Ursache der genannten Gesangverschiedenheiten gewesen sind. Obwohl Landschaft, Klima und Vegetation in Westeuropa von denjenigen in Finnland (und im grössten Teil von Schweden) deutlich abweichen, sind die allgemeinen Landschaftszüge der meisten Kohlmeisenreviere in diesen Gebieten einander doch verhältnismässig gleich. In Finnland brüten die Kohlmeisen jedoch noch ausgeprägter als in Westeuropa in stark kulturbeeinflussten Biotopen, wie Gärten, Haine, lichte Mischwälder bei Gehöften, Siedlungen usw., aber nur in geringem Grade in geschlossenen Nadelwäldern. Die von Berndt & Henss (1967) in Deutschland untersuchten Populationen brüteten aber zu gut 40 % in Nadelwäldern, knapp 60 % in Laubwäldern u. dgl. Da aber der Gesang früher in den fraglichen Regionen hauptsächlich sehr verschieden war, nunmehr aber immer grössere Ähnlichkeit der Melodien aufweist, und das Klima zu der Zeit dieser Gesangveränderung sich nicht verändert hat, scheiden Verschiedenheiten des Klimas und der Vegetation als direkte Ursachen der stattgefundenen Gesangveränderung aus. In dem akustischen Milieu der

Kohlmeisen sind aber in Finnland und Schweden nach dem Kriege Veränderungen geschehen.

*Einwirkung der Dichte des Kohlmeisenbestandes.* In Spitzenjahren kann die durchschnittliche Dichte des Bestandes in Optimalbiotopen in Westeuropa auf 2.5—3.5 Paare/ha steigen (Kluyver 1951, Berndt & Henss 1967, Krebs 1971). In Finnland betrug die Dichte auch in den besten Biotopen bis in die Nachkriegszeit selten mehr als 1 Paar/ha. In den Land- und Forstwirtschaftsgebieten Finnlands sind die meisten Bauernhöfe klein, bieten aber in ihren kleinen Gärten und in der Umgebung der Viehweiden usw. Nistmöglichkeiten für die Kohlmeisen. Diese Kohlmeisenbiotope sind meistens durch Nadelwald, Äcker oder Gewässer voneinander getrennt. Die Bedingungen, den Gesang der verhältnismässig wenigen Nachbarmeisen zu hören und zu lernen, waren in solchen Gegenden sehr andersartig als in den dichten Meisebeständen der vogelreichen westeuropäischen Kohlmeisenbiotopen. Dort hört jede Kohlmeise viele Nachbarmeisen, in Finnland nur sehr wenige oder sogar gar keine. Die obenbeschriebenen Verhältnisse waren bis in die Nachkriegszeit in Finnland charakteristisch. Besonders in den letzten zwei Jahrzehnten hat der Bestand aber in den urbanisierten Gegenden zugenommen und erreicht nunmehr hier und da erheblich grössere Dichte als zuvor (O. Järvinen Mündl. Mitt.), in einigen Vorstadtgebieten in Südfinnland sogar gleich grosse wie in Westeuropa (eigene Feststellungen).

*Einwirkung anderer Vogelarten.* In den Revieren in Westeuropa leben, rufen und singen auch im Winter und Vorfrühjahr zahlreiche andere Vogel-

arten als nur die Kohlmeisen. In den meisten Gegenden Finnlands hört man in den Kohlmeisenrevieren im Winter und Vorfrühjahr (bis Anfang April) meistens fast keine anderen Vögel als die Kohlmeisen. Nennenswerte Ausnahmen von dieser Regel gibt es nur in einigen stark urbanisierten Gegenden Südfinnlands, wo die Fütterung die Zahl der überwinternden *Carduelis chloris* und *Turdus merula* nunmehr deutlich vermehrt hat und auch die Schwärme von *Passer domesticus* und ausserhalb der Städte *Emberiza citrinella* grösser als anderswo sind. Der Gesang der verschiedenen Arten fängt dort etwas früher an als in den Land- und Forstwirtschaftsgebieten, die Kohlmeisen sind zahlreicher und die *titifü*-Melodie ist am seltensten.

In Westeuropa hören jedenfalls sehr viele Kohlmeisen den Gesang ihrer Artgenossen gegen einen Hintergrund, der aus dem Lärmen und Singen vieler anderen Vogelarten besteht. Das Hören und Lernen der Strophen der Artgenossen muss dabei beeinträchtigt werden, dies um so mehr da jede Meise gleichzeitig die Melodien vieler anderen Kohlmeisen hört. In Finnland ist das ornitho-akustische Milieu der Kohlmeisen durchschnittlich bis Anfang April sehr arm. Und solange die meisten Kohlmeisen in nur wenig oder gar nicht urbanisierten Gebieten nisteten, war dies um so auffälliger.

Das ornitho-akustische Milieu der Kohlmeisen der Land- und Forstwirtschaftsgebiete Finnlands bis Anfang April kann in folgender Weise charakterisiert werden. Da und dort *Passer domesticus*, einige kleine Schwärme von *Pyrrhula pyrrhula*, im Süden ein kleiner Bestand von *Parus caeruleus*, *Carduelis chloris* und Schwärme von *Emberiza citrinella*. In geringer Zahl kommen *Corvus cornix* und *Pica pica* und in den Städten und Dörfern *Columba domestica* und seltener *Corvus monedula* vor. In Forstwirtschaftsgebieten sieht man im Süden einige *Garrulus glandarius*, im Norden *Perisoreus infaustus*. Erst von Ende März an

hört man Goldammerstrophen und etwas Blau-meisengesang und vielleicht das Singen oder Rufen vereinzelter *Certhia familiaris*, *Parus montanus*, *P. ater* sowie Spechte (*Dryocopus*, *Dendrocopos*). Diese Laute sind aber nur seltene Unterbrechungen in der Stille der Natur. Erst nach der Ankunft der Zugvögel im April verändert sich das Lautmilieu radikal.

Ganz anders in Westeuropa. Dort fängt der Gesang vieler Standvögel schon im Februar an. Auch wirklicher Wintergesang kommt vor. Arten, die in Finnland nur in Wäldern brüten, singen in Westeuropa häufig und früh auch in Kulturgelände (*Erithacus rubecula*, *Troglodytes troglodytes*, *Turdus philomelos*, *Columba palumbus*). *Fringilla coelebs* und *Emberiza citrinella* fangen meistens schon im März zu singen an, *Carduelis chloris* schon im Februar. Die zahlreichen überwinterten Zugvögel und Schwärme von Krähenvögeln tragen örtlich stark zum akustischen Milieu bei. Die Insektenfresser kommen 2—3 Wochen früher an als in Südfinnland. In Finnland geschieht also die Reviergründung der Kohlmeisen und die Stabilisierung der Reviere durch Gesang in einer sehr vogelarmen Umgebung und deutlich vor der Ankunft der allermeisten Zugvögel, in Westeuropa dagegen in einer Umgebung, wo zahlreiche Individuen vieler anderer Vogelarten lebhaft singen und lärmen.

*Einwirkung der Windstärke.* Besonders im Februar-März, also in der entscheidenden Reviergründungsperiode der Kohlmeise, ist die Windstärke in Finnland und dem grössten Teil von Schweden wesentlich geringer als in Westeuropa. Im Binnenlande Finnlands herrscht im Vorfrühjahr morgens sehr oft Windstille. Sogar in küstennahen Gegenden Finnlands und Schwedens ist die durchschnittliche Windstärke im März (2—4 m/sek) kleiner als im Binnenlande Hollands und Belgiens (etwa 4.5 m/sek) (Angaben nach Wallén 1970). Da das Geräusch des Windes die Hörbarkeit von Vogellauten stark beeinträchtigt, ist anzunehmen, dass der Wind ein genaues Hören und folglich auch das Lernen des Gesanges anderer Individuen in Westeuropa mehr erschwert als in Finnland und Schweden.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass die meisten Kohlmeisen in Finnland, jedenfalls solange das Land wenig urbanisiert war, den Gesang viel weniger Artgenossen hörten als die Kohlmeisen in Westeuropa.

*Vorteile der titifü-Strophe.* In einem wenig dichten Meisenbestand, der teils aus vereinzelt nistenden Paaren besteht und in einem Milieu lebt, wo es im Winter und Vorfrühjahr nur wenig andere Vögel gibt und die Stille der Natur bezeichnend ist, können die Meisen die Einzelheiten längerer Strophen gut unterscheiden. In einer solchen Umgebung tritt die etwas längere und ausgeprägter melodienartige *titifü*-Strophe jedenfalls für das menschliche Ohr besser als die zweisilbigen Gesangstypen hervor. Weiter weicht die *titifü*-Melodie mehr als alle andere Kohlmeisenstrophen von den Schwarm- und Kontaktlauten der Art ab. In einem Milieu, wo die Melodie klar hervortritt, ist deshalb für den Revierbesitzer die *titifü*-Melodie wahrscheinlich etwas vorteilhafter als die anderen Gesangsmelodien. Schliesslich sei erwähnt, dass der Gesang der Tannenmeise *Parus ater* viel an den *titifü*-Gesang der Kohlmeise erinnert (vgl. auch Thielcke 1968). Es ist somit theoretisch möglich, dass in den Forstwirtschaftsgebieten Süd- und Mittelfinnlands der Gesang der Tannenmeise einen Druck auf die Gesangwahl der Kohlmeise in der Richtung von vermehrter Verwendung der *titifü*-Melodie ausgeübt hat, solange die Tannenmeise zahlreich war. Als Folge der modernen Forstwirtschaftsmassnahmen nimmt nunmehr der Bestand der Tannenmeise in Finnland ab. Weil die Kohlmeise und die Tannenmeise auch früher jedoch nur verhältnismässig selten miteinander in akustischen Kontakt gerieten — in den

Städten und in reiner Kulturlandschaft ist ein solcher ja ausgeschlossen — kann die Einwirkung des Tannenmeisengesanges — und des Seltenerwerdens dieses Gesanges — auf die Gesangswahl der Kohlmeise aber nur peripher gewesen sein.

In einem Milieu mit solchen Eigenschaften, die für die finnische Natur lange charakteristisch waren, wird also von denjenigen Melodien, die jede Kohlmeise als Folge von Erbfaktoren und Lernvermögen singen kann, die *titifü*-Strophe vorherrschend sein.

*Vorteile des zweisilbigen Gesanges.* In einer Umgebung, wo die akustischen Störungen — auch der Gesang der Nachbarmeisen, falls sie zahlreich sind — das Lernen von Strophen stärker beeinflusst, sind wie die vorliegende und die in Westeuropa ausgeführten Studien zeigen, zweisilbige Strophen die wichtigsten Elemente des Reviergesanges. Dies beruht offenbar in erster Linie auf folgenden Umständen: Die auffälligste Melodiekonfiguration der Kohlmeisenstrophen ist ausser dem Rhythmus das Wechseln zwischen Lauten von verschiedener Tonhöhe. Dieses Wechseln kommt in schnellerer Folge und ist damit auffälliger, wenn die Strophe zweisilbig aufgebaut ist und nicht dreisilbig. (Vgl. auch die zwischen zwei Tönen wechselnden Warnsignale der Alarmfahrzeuge in den Städten!) Ferner ist die kurze Pause zwischen den zwei gleich hohen Tönen der dreisilbigen Gesangsmelodien in einer akustisch gestörten Umgebung wenig auffallend. Dies kann die Übertragung des dreisilbigen Gesanges auf Jungvögel und Neuankommlinge in akustisch gestörter Umgebung erschweren, weil *titifü* und *titü* dann fast den gleichen akustischen Eindruck machen.

## Die Milieuwandlungen als Ursache der Gesangveränderung

*Finnland.* Nach dem Kriege setzte in Finnland eine schnelle technische Entwicklung und eine durchgreifende Veränderung der geographischen Bevölkerungsstruktur ein. Die Urbanisierung nahm besonders im Süden und Westen stark zu. Der Anfang der Veränderung des Gesanges fiel zeitmässig sowie geographisch auffallend genau mit dieser Entwicklung zusammen. Es ist also wohlbegründet, die Gesangveränderung mit den Wandlungen der Umwelt in Zusammenhang zu setzen. Das ehemalige Gesangleichgewicht mit erheblich mehr *titifü*- als *titü*- oder *titi*-Gesang wurde in den veränderten Umweltbedingungen zugunsten des zweisilbigen Gesanges verschoben. Da im Bestande jedoch in vergangenen Zeiten auch zweisilbiger Gesang regelmässig vorkam, haben offenbar schon verhältnismässig geringe Veränderungen der Umweltbedingungen genügt, die jetzige Gesangssituation hervorzurufen. Sobald das Gleichgewicht in den wachsenden urbanisierten Gegenden zugunsten der *titü*-Strophe verschoben wurde, ging die Entwicklung sozusagen von selber weiter. Die Meisen der urbanisierten Gegenden machen einen immer grösseren Anteil des gesamten Meisenbestand in Finnland aus. Auswanderung von Individuen in die umliegenden Land- und Forstwirtschaftsgebiete vermehrt den Anteil der zweisilbig singenden Individuen in immer grösseren Gebieten. Dabei genügen immer kleinere Umweltveränderungen, um den Gesang auch dort überwiegend zweisilbig zu machen. Falls die Einwanderung im Verhältnis zum ursprünglichem Bestand fortlaufend gross ist, geschieht die Gesangveränderung sogar von dem Milieu unabhängig. Die Einwir-

kung der Meisen, die aus Land- und Forstwirtschaftsgebieten in urbanisierte Gebiete einwandern, wird dagegen durch die vorherrschenden Milieubedingungen und die durchschnittlich viel grössere Dichte des örtlichen Meisenbestandes schnell aufgehoben.

Schon 1976, als ich über das eventuelle Seltenerwerden oder Verschwinden der *titifü*-Strophe Erkundigungen einleitete, erschien mir irgendeine Veränderung der akustischen Milieus, in dem die Kohlmeisen leben, als eine mögliche Ursache der Melodieveränderung in Finnland. Hunter's & Krebs' (1979) Feststellung, dass ein Zusammenhang zwischen verschiedenen — auch akustischen — Eigenschaften der Reviere und manchen Sonderzügen des Gesanges besteht, stimmt mit dieser Theorie überein, die übrigens schon in meinen Anfragen angedeutet wurde.

Im Lichte der jetzigen Kenntnisse der Abhängigkeit des Kohlmeisengesanges vom Lernen und von äusseren Faktoren darf man mit gutem Grund annehmen, dass die Veränderung des akustischen Milieus eines immer grösseren Anteils des Kohlmeisenbestandes die Ursache der obenbeschriebenen Gesangveränderung ist. In Schweden ist die technische und landwirtschaftliche Entwicklung noch etwas schneller als in Finnland gewesen und die Veränderung des Kohlmeisengesanges ist dementsprechend wenigstens gleich gross wie in Finnland.

Die Fähigkeit, verschiedenartige Melodien als Kohlmeisengesang zu erkennen und zu lernen, ermöglicht eine schnelle Veränderung der häufigsten Gesangmelodie einer ganzen Population. Dies geschieht falls die Milieumwandlung und eine teilweise darauf beruhende Veränderung der Bestandsdichte die alte Hauptmelodie weniger vorteilhaft macht. Arten mit wenig

Gesangvariation und wenig Neigung zu Nachahmung können nur langsam neue Gesangmelodien entwickeln.

Kurz zusammengefasst sind in Finnland nach dem Kriege folgende Veränderungen geschehen, die auf die von Kohlmeisen benutzten Milieutypen einwirken. Der Verkehr hat sehr stark zugenommen. Die Zahl der Kraftwagen ist mehr als das Zehnfache von 1939. Das Strassennetz ist stark ausgebaut worden. Die Maschinen haben die Land- und Forstwirtschaft völlig erobert. In fast jedem Bauernhof haben die jungen Burschen Motorräder. Transistorradios werden viel auch im Freien gehört. In manchen Gegenden tragen die Düsenflugzeuge zur akustischen Verschmutzung bei, von Mai bis September die immer zahlreicheren Motorboote auf den Gewässern. Die Ansiedlung der rund 400.000 Personen aus den an die Sowjetunion abgetretenen Gebieten wurde zum grossen Teil durch Aufspaltung von grösseren Gütern und Gründung von zahlreichen neuen kleinen Bauernhöfen erreicht. Gleichzeitig setzte eine noch gewaltigere Abwanderung der Land- und Forstwirtschaftsgebiete ein, wobei tausende von kleinen Gehöften in erster Linie im Norden und Osten verlassen wurden. Die Haine, in denen kein Vieh mehr weidet, werden von Fichtenwald überwachsen. Die leerstehenden Bauernhöfe werden auch von den Kohlmeisen verlassen, weil sie dort im Winter nur wenig Futter finden. Auch als Brutvögel nehmen sie bei ödeliegenden Menschenwohnungen ab oder verschwinden (Bergman 1957). Besonders in S- und W-Finnland sind die Städte auch flächenmässig stark angewachsen, und ihre Umgebung ist immer stärker urbanisiert worden, besonders durch neue Industrieanlagen. Als Folge dieser Veränderungen nistet nunmehr ein grösserer Teil des Kohlmeisenbestandes als früher in immer stärker verstädterten Gegenden. In der gleichen Richtung wirkt auch, dass alle hohlen Bäume gefällt werden, dafür werden besonders in der Nähe menschlicher Behausungen und in Vorstadtgebieten immer mehr Nistkästen aufgehängt. Auch das fast vollständige Verschwinden des Pferdes in der Land- und Forstwirtschaft, sowie das nunmehr fast ausnahmslose Fehlen von Körnern und Saat bei Scheunen und Getreidedarren bewirkt, dass im Winter kulturabhängige Kleinvögel sich enger als früher an die menschlichen Siedlungen halten, wo sie auch viel mehr als früher gefüttert werden. Alle diese Umstände zusammen haben zur Folge, dass seit den 1950er Jahren immer mehr Kohlmeisen in einer akustischen Umge-

bung leben, die stärker gestört oder jedenfalls andersartig ist als zuvor.

*Südschweden und Westeuropa.* In dem südlichen Drittel Schwedens ist die *titifü*-Strophe schon sogar in mehreren weiten Land- und Forstwirtschaftsgebieten selten oder fehlt. Die Veränderung des Gesanges ist somit dort etwas schneller gewesen als in S Finnland. Grössere Städte und Industriegebiete, ein wegen des häufigeren Vorkommens von Misch- und Laubwäldern und alten Parken etwas dichter Meisenbestand und ein etwas schnelleres Tempo der technischen Entwicklung können diese Verschiedenheit erklären. Mein eigenes Material aus der Nähe der Landstrassen Karlstad-Örebro, Eskilstuna-Mariefred, Strängnäs-Sigtuna und Lindesberg-Ludvika (insgesamt 55 Sänger) umfasst keinen einzigen *titifü*-Sänger. Erst westlich Uppsala und NW von Ludvika kam die *titifü*-Melodie vor, in der Gegend des Sees Siljan und bei Malung sogar bei der Mehrzahl der Meisen. In SE Schweden (Småland), wo die Urbanisierung noch nicht so ausgeprägt ist, und in den bewaldeten Teilen von Schonen kommt die *titifü*-Strophe möglicherweise auch häufiger vor als in den Gegenden zwischen Stockholm und Göteborg.

In Belgien, Holland und S England hat man keine Veränderung des Kohlmeisengesanges bemerkt. Nur aus NW Deutschland meldet Dr. Goethe (in litt.), dass dort die *titifü*-Melodie früher möglicherweise etwas häufiger gewesen ist als heutzutage (vgl. auch die Gesangsbeschreibung von O. & M. Heinroth 1926). Falls die eventuelle Veränderung nicht auch dort auf Milieuveränderungen beruht, kann sie damit in Zusammenhang stehen, dass Einwanderer aus Skandinavien nunmehr wohl meistens aus Gegenden

stammen, wo fast alle Meisen zweisilbig singen.

*Vereinzelte nistende Paare variieren ihren Gesang nur wenig.* Mein obwohl kleines Material deutet darauf hin, dass ganz vereinzelt nistende Kohlmeisenpaare ihren Gesang viel weniger variieren als die Meisen der dichten Stadtpopulationen. Vgl. auch die grosse Variation der kurzen Strophen in dem Material von Gompertz (1961), Krebs (1976) und Järvi et al. (1978). Auch Dr. Goethes Material aus Wilhelmshaven und T. Hurmes aus Kokkola und Oulu in Finnland geben Anhaltspunkte einer solchen Deutung: Die Variation des Gesanges ist sehr gross und alle Beobachtungen betreffen verhältnismässig dichte Bestände in urbanisierten Umgebungen.

Mein eigenes Material über vereinzelt nistende Meisen umfasst 4 in Schäreninselbiotopen nistende Paare. Sie sangen ihre *titifü*-Strophe immer nur ohne Variation (wochenlange tägliche Beobachtungen, 1967—77). Das Vergleichsmaterial stammt aus der Stadtinsel Drumsö bei Helsingfors 1976—79 und umfasst Feststellungen über den Gesang von insgesamt 11 Individuen, die als typische *titifü*-Sänger betrachtet werden müssen. Alle diese Meisen sangen auf allen von mir gemachten etwa 300 Beobachtungsrunden innerhalb weniger als etwa 6 Minuten nach dem Beginn der zu beliebiger Tageszeit angefangenen Beobachtungen einige von der *titifü*-Melodie abweichende Strophen, meistens zweisilbige, in manchen Fällen dreisilbige mit abweichender Betonung oder anderem Rhythmus, in wenigen Fällen auch viersilbige Strophen. (Gruppengrösse 4 und 11 geben  $P < 0.001$ ).

Diese Verschiedenheit stelle ich in erster Linie damit in Zusammenhang, dass die Meisen der dichten Bestände den Gesang vieler anderen Meisen hören und dabei oft ihre Nachbarn nachahmen. Falls ein *titifü*-Sänger plötzlich einige zweisilbige Strophen singt ist die wahrscheinliche Nachahmung einfach zu entdecken. Auf Drumsö handelte es sich um die letzten *titifü*-Sänger eines etwa 30 Sänger umfassenden hauptsächlich zweisilbig singenden Bestandes. Sie waren offenbar schon alle stark

von andersartig singenden Individuen beeinflusst.

*Auftreten einer sehr schnellen zweisilbigen Gesangsmelodie.* Auf Drumsö kam im März 1980 eine viel schnellere zweisilbige Strophe vor als ich früher überhaupt gehört hatte: 15—16 *titü*/5 sek. Der normale Rhythmus ist 8—12 *titü*/5 sek. Die sehr schnelle Melodie wurde von 4 Meisen sehr häufig benutzt, die sich innerhalb einer Fläche von etwa 15 ha aufhielten und somit einander gegenseitig hören konnten. Alle vier brauchten aber auch andere Lautkombinationen, auch bisweilen viersilbige. Der schnelle Gesang fing aber immer mit dem hohen Ton an.

Das Entstehen eines sehr schnellen Rhythmus gerade in einem dichten und stark kulturbeeinflusstem Bestande passt gut mit der Theorie überein, dass schnelle zweisilbige Strophen unter derartigen Bedingungen besonders vorteilhaft sind. Die Frage des Erkennens der Nachbarindividuen an ihrem Gesang (Järvi et al. 1978) und die von Krebs (1976, vgl. auch 1977) festgestellte grössere abschreckende Wirkung des Gesanges derjenigen Individuen, die ihre Strophe stark variieren, gehören nicht zum Bereich meiner Untersuchungen. Die fraglichen Studien haben aber solche Eigenschaften der Kohlmeisen erläutert, die mit der Variation des Gesanges und somit auch mit den Gesangsveränderungen in Zusammenhang stehen.

### Zug und Invasionen als Verbreiter von Gesangstypen

Wanderungen und Bestandsverschiebungen wirken natürlich auf die Verbreitung von Gesangstypen ein. Schon 1930 fand Promptoff einen klaren Zusammenhang zwischen Zugveränderung und Gesangsveränderung bei *Fringilla coelebs*. Auch bei der Kohlmeise spielen Zug und Wanderungen eine Rolle. Besonders bei hoher Populationsdichte kommen Kohlmeisenwanderungen vor. Diese Invasionen sind an allen Vogelstationen der Ostseeküsten und im südlichen Nordseegebiet gut bekannt und sind in zahlreichen Studien behandelt worden. Die meisten Wanderer sind Jungvögel (nach Feststellungen beim Beringungs-

fang auf den Aussenschären in SW Finnland meistens 85—95 %, z.B. auf Jurmo 1979 rund 90 %). Aus Polen gibt es jedoch Beispiele von Zugwellen, die einen hohen Anteil von Altvögeln enthielten (Jablonski 1965). Die Hauptrichtung der Invasionen ist südlich bis westlich. Finnische Kohlmeisen sind nie weiter entfernt gefunden worden als in Norwegen und Dänemark, polnische jedoch vereinzelt sogar in Holland und Belgien (Jablonski 1965). Kontinentale Kohlmeisen erreichen nur sehr selten England (Cramp 1963). Ein nicht ganz kleiner Teil der aus Finnland weggezogenen Kohlmeisen kehrt im April zurück, was sowohl durch Feldbeobachtungen wie Ringfunde bestätigt worden ist (Hildén 1974).

*Verteilung der Gesangstypen in den Schären SW-Finnlands.* In den äussersten Schären SW-Finnlands (besonders S- und SW-Åland) fehlte nach den mir eingegangenen Meldungen (45 singende Individuen, 1970—78) die *titifü*-Strophe völlig, obwohl die nächsten stark urbanisierten Gebiete in Finnland ziemlich weit entfernt von diesen Schärengebieten liegen. Auf den Inseln der mittleren und inneren Schären SW-Finnlands, ganz wie in den meisten anderen wenig urbanisierten, weit von grösseren Städten gelegenen Gegenden, kommen die *titifü*-Strophe und die zweisilbigen Melodien nebeneinander vor (vgl. die Karte S. 100). Diese Verteilung der Gesangstypen in den Schären SW-Finnlands und Ålands kann wahrscheinlich in folgender Weise erklärt werden.

In denjenigen Teilen Schwedens, welche die über SW-Finnland, das Schärenmeer und Åland im Herbst ziehenden Meisen zuerst erreichen (Stockholmer Region und die stark urbanisierten Teile des südlichen Mittelschwe-

dens und die umliegenden Landwirtschaftsgebiete) dominiert der zweisilbige Gesang sehr stark. Junge Meisen, die hauptsächlich Anfang Oktober Finnland verlassen, haben nur wenig Reviergesang gehört, hauptsächlich schwache Kontaktstrophen meistens inmitten andersartiger Lautäusserungen. Falls sie dann in der Stockholmer Gegend oder im südlichen Mittelschweden überwintern, hören sie dort im Januar-April fast nur zweisilbige Reviergesangstrophen und lernen diese Gesangmelodien. Auch an der Westküste Schwedens und in Südnorwegen dominieren — örtlich sogar sehr stark — die zweisilbigen Strophen. Finnische Meisen, die über Åland nach SW bis Schweden und Norwegen ziehen, lernen also in erster Linie zweisilbige Strophen. Wenn sie dann nach NE zurückkehren, verschiebt ihr Gesang das Gleichgewicht der Gesangstypen zugunsten des zweisilbigen Singens besonders dort, wo andere Kohlmeisen fehlen oder nur spärlich vorkommen. Da die äusseren Schären im Winter nunmehr nur in wenigen Fällen von Menschen bewohnt sind, fehlen dort im Winter und Vorfrühjahr auch meistens die Kohlmeisen. Die im April aus Schweden zurückkehrenden Meisen finden also auf den Aussen-schären freie Reviere und besetzen diese. Diejenigen Zurückkehrer, die zu den inneren Schären und dem Festlande weiterziehen, geraten aber sofort in Gebiete, wo zahlreiche Meisen bei den bewohnten Höfern überwintern haben. Verhältnismässig viele dieser Überwinterer stammen aus anderen Gegenden. Wahrscheinlich wirkt das Schärenlabyrinth SW-Finnlands im Herbst wie ein Sieb, das nur Individuen mit starkem Zugtrieb durchlässt. Da die Altvogel viel weniger als die Jungvögel ihre Heimat verlassen, darf man annehmen, dass sie meistens, auch falls sie doch wegziehen, durchschnittlich einen schwächeren Zugtrieb haben als die ziehenden Jungvögel. Demnach sollten verhältnismässig viele Altvögel ihren Zug schon an der Küste oder im inneren Schärenhof SW-Finnlands aufgeben, während die Jungvögel, von Insel zu Insel fliegend, die äusseren Schären erreichen und meistens von dort über das Meer hinaus weiterziehen. Der in den inneren Schären überwinterte Bestand besteht folglich sowohl aus örtlichen Brutvögeln und ihren Jungen wie aus Herbst-einwanderern verschiedener Alterskategorien und verschiedener Heimat. In ihrem Gesang kommen deshalb alle Gesangstypen vor. Der Anteil solcher Individuen, die aus Schweden im April zurückgekehrt sind, kann dort nie so gross werden wie in den Aussen-schären. So wird der Gesang in den äusseren Schären viel stärker von zweisilbig singenden Meisen dominiert als in den inneren Schären.

Die verhältnismässig grosse Umwandlung des Gesanges in den wenig urbanisierten Teilen Ostfinnlands ist sicherlich auch zum Teil eine Folge des Abziehens von Jungvögeln; sie geraten in die urbanisierten Gegende Südfinnlands, lernen die dort häufigsten Strophen und kehren im April zurück.

*Andere Beispiele der Einwirkung von Wanderungen.* Der Umstand, dass *titifü*-Gesang in Holland nur wenig vorkommt und auch in NW-Deutschland schwach vertreten ist, steht im Einklang damit, dass nur wenige alte Kohlmeisen aus den Teilen Nord- und wohl auch Osteuropas, wo die *titifü*-Strophe noch zur Zeit vorkommt, diese westlichen Gegenden auf ihren Wanderungen erreichen. In einem Milieu, wo die kurzen Strophen offenbar vorteilhafter sind als längere, hat der *titifü*-Gesang eventueller einzelner adulter Einwanderer keine beständige Einwirkung auf den Gesangstyp der Gegend. Wo aber Herbst- oder Wintereinwanderer aus anderen Gegenden einen grösseren Teil des Nistbestandes ausmachen, kann eine langfristige Einwirkung auf den Gesangstyp des Einwanderungsgebietes zustande kommen.

Haftorn (1971) stellte fest, dass die Kohlmeisen in der Nähe von Trondheim (in der Mitte der norwegischen Westküste) schon 1953—67 hauptsächlich zweisilbig sangen, danach in manchen Jahren von 1960 an zum grossen Teil dreisilbig. Im Jahre 1976 gab es aber dort auf 16 gebuchte Individuen keine *titifü*-Sänger. Östlich der skandinavischen Gebirgskette herrscht in den ausgeprägten Forstwirtschaftsregionen von Mittelschweden noch die *titifü*-Strophe vor, wie meine Feststellungen bei Malung, Sälen und anderen Orten in dem westlichen Teil der Region Dalarna zeigen. Der Anteil der zweisilbig singenden Individuen hat aber dort von Jahr zu Jahr zugenommen.

Ein anderer Fall von Gesangmelodieveränderung wurde in der Stadt Wasa (in der Mitte der Westküste Finnlands) festgestellt. Die *titifü*-Strophe, die schon mehrere Jahre verhältnismässig selten gewesen war, trat im Winter und Frühjahr 1979 bei etwa

der Hälfte des Stadtbestandes wieder auf (mehrere Mitteilungen, besonders T. Hurme). Die Einwanderung von alten Meisen aus anderen Gegenden wurde durch T. Hurmes Nistkartenstudien bestätigt (in. litt. 2.12.1979). Die normalerweise vorkommenden alten ortstreuen Weibchen fehlten, obwohl der Bestand zugenommen hatte (die Männchen wurden nicht kontrolliert). Auch auf der Inselgruppe Valsörarna (Valassaaret) ausserhalb Wasa war die Rückkehr zu der *tiitii*-Strophe 1979 auffällig (T. Hurme). Der Winter war von Dezember an kalt und verursachte grosse Sterblichkeit und Abwanderung. Diese Verluste wurden später von Meisen ersetzt, die aus Gegenden stammten, wo die *tiitii*-Strophe noch häufig ist.

Auch andere Laute als der Gesang können bisweilen Anhaltspunkte für die Beurteilung der Rolle der Wanderungen liefern. Auf der Vogelstation Lågskär SW von Åland lenkten abweichende Locklaute 30.9.—2.10.1975 die Aufmerksamkeit der Beobachter auf baltische und westrussische Kohlmeisen, schon ehe deren Heimat durch Ablesen von Ringnummern festgestellt wurde (Hildén 1976).

\*

Folgende ausländische Kollegen haben entweder persönlich oder durch das Organisieren von Gesangbeobachtungen, mit Material oder Gesichtspunkten beigetragen: Dr. J. P. Drent (Arnhem), Dr. C. Edelstam (Stockholm), Prof. Dr. A. Enemar (Göteborg), Dr. R. Eykerman (Gent), Dr. F. Goethe (Wilhelmshaven), Prof. Dr. S. Haftorn (Trondheim), Dr. J. R. Krebs (Oxford), Herrn B. Lewander (Västervik), Dr. H. Löhl (Schwarzwald), Prof. Dr. S. Ulfstrand (Lund, Uppsala), Dr. J. Viksne (Salaspils) und Dr. A. P. Waardenburg (Enschede). Ich danke bestens für das wertvolle Mitwirken. Einen herzlichen Dank auch an die zahlreichen Zoologen, Freunde und Vogeliebhaber, die mit Material über den Gesang der Kohlmeise in Finnland beigetragen haben. Besonderen Dank spreche ich Herrn Prof. Dr. Pontus Palmgren aus. Ohne unsere anregenden Diskussionen über den Verlauf der Gesangveränderung hätte ich diesen Aufsatz kaum geschrieben.

### Selostus: Talitiaisen laulusäkeen muuttuminen Suomessa ja Ruotsissa

Ennen vuotta 1950 talitiaiset lauloivat yleisesti kolmitavuisia, *tiitii*-tyyppisiä säkeitä. Suomessa arviolta 80 % kaikista säkeistä oli tällaisia. Vuoden 1950 jälkeen talitiaisen laulu etenkin kaupungeissa ja niiden ympäristössä, mutta Etelä-Suomessa myös maaseudulla, on vähitel-

len yhä suuremmassa määrin muuttunut kaksitavuisiksi, useimmiten *tity*- tai *tyti*-tyyppiseiksi, ja lisäksi kuulee entistä runsaammin erilaisia säkeiden välimuotoja ja muunnelmia. Urbani-soiduilla alueilla nykyään yleensä vain 5—10 % lauluista on tyyppillistä vanhaa *tiitii*-säettä. Helsingin Lauttasaarella oli vielä 1976—79 muutama *tiitii*-laulaja, maaliskuussa 1980 kuultiin siellä vain muunlaisia säkeitä. Syrjäseuduilla ja erässä sisämaan kaupungeissa *tiitii*-säe on säilynyt paremmin. Osittain kyselyihin (1976—78), osittain kirjoittajan omiin tutkimuksiin perustuva aineisto *tiitii*-säkeen esiintymisestä viime vuosina eri alueilla esitetään kaavamaisesti sivun 100 kartalla (ympyröiden valkoiset sektorit).

Länsi-Euroopassa talitiaiset eivät tiettävästi koskaan ole laulaneet *tiitii*-säettä pääsäkeenään. Syyt siihen, että tämä laulutyyppi oli aikaisemmin meillä niin yleinen, lienevät etupäässä seuraavat. Talitiaiskanta oli yleensä verrattain harva, ja jokainen tiainen pystyi kuulemaan naapuritiaisien säkeiden yksityiskohdat. Tähän myötävaikuttivat myös kevätalven heikkotuulisuus ja muiden lintulajien vähäinen ääntely; vasta huhtikuussa muuttolintujen saapuessa tilanne muuttui. *Tiitii*-säe eroaa muita säkeitä selvemmin talitiaisen muista äänistä sekä kuusitiaisen laulusta, mistä syystä juuri tämä säetyyppi kehittyi vallitsevaksi Suomessa ja Ruotsissa. Länsi-Euroopassa talitiaiskanta on "aina" ollut tiheä, kevättalvella siellä esiintyy runsaasti muita vilkkaasti ääniteleviä lintuja, ja muuttolinut saapuvat sinne kuukautta aikaisemmin kuin meille. Lisäksi tuuli on selvästi voimakkaampaa kuin Suomessa. Tällaisissa oloissa tiaiset eivät yhtä helposti kuin meillä pysty erottamaan, oppimaan ja matkimaan lajikumppaniensa säkeitä. Kaksi- ja kolmitavuiset säkeet kuulostavat helposti lähes samantapaisilta. Selvemmin erottuu taustäänistä kaksi peräkkäistä erikorkuista ääntä, ja siksi kaksitavuisen säetyyppi on meluisassa ympäristössä edullisempi kuin kolmitavuisen.

Suomessa sodan jälkeen tapahtunut valtava tekninen, maataloudellinen ja metsätaloudellinen kehitys sivuvaikutuksineen sekä tuhansien pientilojen autioituminen ovat saaneet aikaan sen, että yhä useammat talitiaiset nykyään elävät suuren osan vuotta yhä "luonnottomamassa" ympäristössä. Samanaikaisesti talitiaiskantamme on huomattavasti runsastunut, etenkin asutuksen liepeillä valtavasti lisääntyneen talviruokinnan ja pöntötyksen ansiosta. Tästä syystä nykyisin mitä erilaisimmat tekniset äänet sekä oman lajin äänen yleisyys vaikeuttavat laulun yksityiskohtien oppimista, mikä johtaa *tiitii*-säkeen harvinaistumiseen. Talitiaisella on aina esiintynyt sekä *tiitii*-laulua että muunlaisia laulusäkeitä. Siksi jo suhteellisen

pieni ympäristön muutos riittää muuttamaan eri laulutyyppien runsaussuhteita. Kun tasapaino kerran häiriintyy, muuttuminen jatkuu siksi kunnes syntyy uusi tasapainotila. Näin näyttää nyt tapahtuneen laajoilla alueilla sekä Suomessa että Ruotsissa.

Laulutyyppien nopean muuttumisen edellytyksenä on, että lajin yksilöt pystyvät melko mielivaltaisesti omaksumaan jonkin niistä säkeistä, jonka ne synnynnäisesti osaavat tai pystyvät oppimaan. Matkimalla tapahtuva oppiminen ja eri säkeiden ympäristön mukaan vaihteleva edullisuus ratkaisevat, mikä säetyyppi milläkin alueella kehittyy yleisimmäksi. Tiheissä tiaiskannoissa ainakin *titityy*-säkeen muunnelmia esiintyy runsaammin kuin harvoissa kannoissa; syynä ilmeisesti on se, että toisten yksilöiden poikkeavien säkeiden kuuleminen vaikuttaa omaan lauluun. Helsingin Lauttasaassa kehittyi maaliskuussa 1980 poikkeuksellisen nopea kaksitavuinen säe.

Syysvaellukset voivat aiheuttaa nuorten yksilöiden siirtymistä Suomesta Ruotsiin, missä useimmat oppivat siellä vallitsevan kaksitavuisen säkeen. Palatessaan keväällä Suomeen ne tuovat mukanaan tämän säkeen. Näin selittyy se, että Ahvenanmaan lounaisosan saaristosta on ilmoitettu vain lyhyitä säkeitä laulavia yksilöitä. Lounais-Suomen saaristoon Suomen sisäosista saapuvat vanhat linnut näyttävät sen sijaan keskeyttävän vaelluksensa jo ennen Ahvenanmaata, koska *titityy*-laulun osuus sisäsaariston saarilla on suurempi kuin ulkosaaristossa ja Ahvenanmaalla. Vaasassa ja Valasaarilla muuttui 1979 *titityy*-laulajien osuus yhtäkkiä hyvin suureksi. Pönttclintutkimukset osoittivatkin, että vanha tiaiskanta oli hävinnyt ja korvautunut muilla vanhoilla tiaisilla, jotka laulusta päätellen olivat kotoisin seuduilta, missä vielä esiintyy runsaasti *titityy*-säettä. Vastaavanlainen *titityy*-laulajien invaasio tapahtui 1960-luvulla Trondheimissa, mutta nykyään seudun kaikki tiaiset jälleen laulavat lyhyttä säettä.

## Literatur

- ANTHON, H. & R. STAAV, 1976: Fåglar från skog, snår och trädgård. — Stockholm.
- BERGMAN, G. 1957: Das Porkalagebiet als biologisches Experimentalfeld. — Acta Soc. Fauna Flora Fennica 74:3:1—52.
- BERNDT, R. & M. HENSS, 1967: Die Kohlmeise, Parus major, als Invasionsvogel. — Vogelwarte 24:17—37.
- CRAMP, S. 1963: Movements of tits in Europe in 1959 and after. — Brit. Birds 56: 237—263.
- GOMPERTZ, T. 1961: The vocabulary of the Great Tit. — Brit Birds 54:369—394, 409—422.
- HAFTORN, S. 1971: Norges fugler. — Oslo.
- HAMMARGREN, T. 1889: Våra svenska sångfåglar, ornithologiska utkast. — Stockholm.
- HEINROTH, O. & M. 1926: Die Vögel Mitteleuropas. Bd. I — Berlin.
- HILDÉN, O. 1960: Retkeilijän lintuopas. — Helsinki.
- HILDÉN, O. 1974: Finnish Bird Stations, their activities and aims. — Orn. Fennica 51: 10—35.
- HILDÉN, O. 1976: Vaelluslintujen esiintyminen lintuasemilla 1975 (Summary: Occurrence of irregular migrants at Finnish bird stations in 1975). — Lintumies 11:33—40.
- HINDE, R. A. 1952: The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. — Behaviour, Suppl. 2:1—201.
- HOLMGREN, E. 1870: Skandnaviens Foglar. Band 1. — Stockholm.
- HORTLING, I. 1917: Ur fåglarnas värld. — Helsingfors.
- HORTLING, I. 1929—1931: Ornitologisk handbok. — Helsingfors.
- HUNTER, M. L. & KREBS, J. R. Jr. 1979: Geographical variation in the song of the Great Tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. — J. Anim. Ecol. 48: 759—785.
- JABLONSKI, B. 1965: Studies on the autumn migration of *Parus caeruleus* L. and *P. major* L. on the Baltic coast during the period 1961—1962. — Ekol. Polska, Seria A Tom. 13:171—193.
- JÄRVI, T., T. RADESÄTER & S. JAKOBSSON 1978: Individual recognition and variation in Great Tit (*Parus major*) two-syllable song. — Biophon 5:4—9.
- KIVIRIKKO, K. E. 1926: Suomen linnut. Bd. I. — Porvoo.
- KLUYVER, H. N. 1951: The population ecology of the Great Tit, *Parus major* L. — Ardea 39:1—135.
- KREBS, J. R. 1971: Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major*. — Ecology 52:2—22.
- KREBS, J. R. 1976: Habituation and song repertoires in the Great Tit. — Behav. Ecol. Sociobiol. 1:215—227.
- KREBS, J. R. 1977: The significance of song repertoires: The Beau Geste hypothesis. — Anim. Behav. 25:475—478.
- LEHTONEN, L. 1955: Jokamiehen lintukirja. — Helsinki.
- LEMON, R. E. 1975: How birds develop song dialects. — Condor 77:385—406.

- NAUMANN, 1897—1905: Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd. III. — Jena.
- NILSSON, S. 1835: Skandinavisk Fauna, Faglarna. — Lund.
- OLSSON, V. 1963: Året om i fågelmarkerna. — Stockholm.
- PROMPTOFF, A. 1930: Die geographische Variabilität des Buchfinken-schlags (*Fringilla coelebs* L.) in Zusammenhang mit etlichen allgemeinen Fragen der Saisonvögelzüge. — Biol. Zbl. 51:478—503.
- ROSENBERG, E. 1953: Fåglar i Sverige. — Stockholm.
- THIELCKE, L. 1968: Gemeinsames der Gattung *Parus*. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. — 1 Beiheft der 'Vogelwelt', 147—163.
- VAUK, G. 1959: Invasionsartige Wanderbewegungen von Kohlmeise und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*) in der Deutschen Bucht, besonders auf Helgoland, im Herbst 1957 und Frühjahr 1958. — Vogelwarte 20:124—127.
- VOIGT, A. 1963: Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. 10 Auflage. — Leipzig.
- WALLÉN, C. C. (ed.) 1970: Climates of Northern and Western Europe. Vol. 5. — In LANDSBERG, H. E. (ed.): World Survey of Climatology. Amsterdam — London — New York.

*Eingegangen März 1980*

## VETOOMUS

Lapintiaisesta on syksyllä 1980 tullut tietoon useita havaintoja aina maan eteläosia myöten. Vaellusta osattiin ennustaa jo loppukesällä, sillä ainakin Tunturi-Lapissa kanta oli tavallista runsaampi ja lajin poikastuotto erittäin hyvä. Vaelluksen selvittämiseksi pyydämme lukijoita ystävällisesti lähettämään lapintiaishavaintonsa osoitteella: Olavi Hildén, Eläintieteen laitos, P. Rautatiekatu 13, 00100 Helsinki 10. Kaikki lisätiedot pesinnästä, kannan runsaudesta yms. ovat myös tervetulleita. Vuoden 1972 vaellusaineisto tullaan käsittelemään 1980 aineiston yhteydessä.

Olavi Hildén  
Eläintieteen laitos  
P. Rautatiekatu 13  
00100 Helsinki 10

Antero Järvinen  
Kilpisjärven biologinen asema  
P. Rautatiekatu 13  
00100 Helsinki 10