

Zur Bedeutung der „richtigen“ Syntax auditiver Muster für deren vokale Beantwortung durch Amseln *

On the Relevance of the “Right” Syntax of Auditory Patterns
to Vocal Responses of Blackbirds

Dietmar Todt

Biologisches Institut I, Universität Freiburg i. Br.

(Z. Naturforsch. **29 c**, 157–160 [1974]; eingegangen am 29., November 1973)

Bird Song, Vocal Communication, Neural Data Processing, Response Time, Individual Recognition

Male blackbirds (*Turdus merula*) were confronted with recordings of normal and experimentally modified song-phrases of their own repertoire. I tested the characteristics of the equivalent vocal responses (= stimulus A → vocalization A) of the birds. As I found the “right” (= the individually known) syntax (= sequential order) of the elements (= notes) of the phrases were an essential condition for these responses. The different elements (notes) of a phrase took part in the facilitation of the vocal responses particularly (Fig. 1A). — Phrases modified in their syntax proved to be ineffective in the above mentioned sense; even if the modification remained inside the conspecific range of individual differences between blackbirds. The onset of the ineffectiveness started at that point of the stimuli at which the syntactic modification began (Fig. 1B, C). However, after an experimental period of 20 days most of the modified phrases (presented to the birds about 100 times per day) began to become effective, that means: to facilitate equivalent vocal responses (Fig. 2). — I concluded that the birds possess a “syntactic filter” which interacts with the generation of specific vocal reactions on the auditory stimuli. The results show that this filter can be modified.

Rivalenbezogene Reaktionen, die territoriale Singvögel auf bestimmte auditive Muster hin zeigen, eignen sich als Indizien für deren vorausgehend erfolgte „Erkennung“. Die meisten der bisher zu diesem Problem vorliegenden Arbeiten zielen auf die Aufhellung der Mechanismen der *Arterkennung* ab^{1–13}. Im Unterschied dazu geht es bei unseren Untersuchungen vorrangig um einen Einblick in die Funktionscharakteristik der zwischen auditiven und vokalen Mustern vermittelnden *zentralen* Datenverarbeitungsinstanzen^{14–16}; und zwar ausdrücklich unter Einschluß der individuellen Grundlagen der gesanglichen Kommunikation. Die Drosselvögel, vor allem die Amseln, eignen sich für derartige Untersuchungen besonders gut: 1. Sie beantworten auditive Reize (z. B. Lautsprecher-Attrappen ihrer Eigenmuster) bei Einstellung definierter Versuchsbedingungen¹⁷ ausschließlich mit vokalen und daher präzis meß- und auswertbaren Reaktionen. 2. Diese Reaktionen zeigen nicht nur strengen zeitlichen, sondern auch deutlichen musterspezifischen Bezug zum Reiz; sie bestehen durchweg in äquivalenten gesanglichen Antworten (A ≡ A').

Methodik

Vor dem Hintergrund dieser Fakten habe ich fünf in Volieren gehaltene Amselhähne mit über Lautsprecher vorgespielten Lautmustern (Strophen) ihres eigenen vokalen Repertoires konfrontiert. Die Reizmuster waren dabei zuvor in verschiedener, nachstehend angegebener Weise abgewandelt worden. Als Kontrollmuster dienten experimentell nicht veränderte Tonband-Lautsprecherattrappen versuchstiereigener Strophen. Die Versuchsmethodik entsprach dabei in den Grundzügen jener, die bereits mehrfach publiziert wurde^{17, 18}. Alle Experimente fielen in die Phase des Haupt- bzw. Reviergesangs der Tiere (April/Mai).

Ergebnisse

1. Reizmuster, die gegenüber den Originalen oberhalb ihrer Basisfrequenzen durch Filterung abgewandelt waren, wurden während der gesamten vierwöchigen Versuchszeit – wie ihre Originale – mit ihnen äquivalenten Gesangsmustern beantwortet.
2. Dies traf *nicht* zu für Reizmuster, deren Elementsyntax gegenüber den Originalen verändert

* Mit Unterstützung durch den Sonderforschungsbereich „Hirnforschung und Sinnesphysiologie“ (SFB 70).

Sonderdruckanforderungen an Doz. Dr. D. Todt, D-7800 Freiburg, Katharinenstr. 20.



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition “no derivative works”). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

wurde; und zwar selbst für solche nicht, deren vom Experimentator eingestellte Elementabfolge durch-

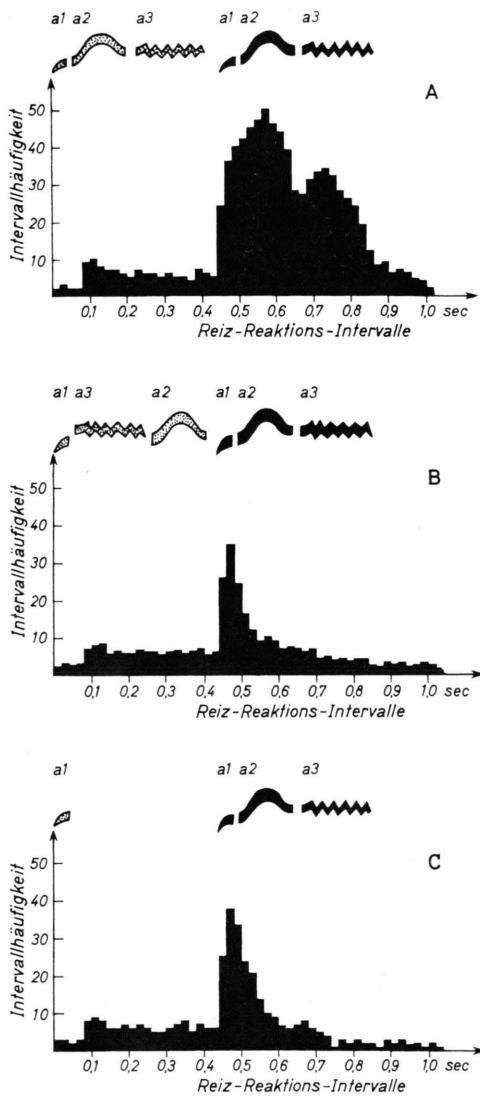


Abb. 1. Zeitabstände zwischen auditiven Reizmustern und nachfolgend registrierten äquivalenten Gesangsmustern (Strophen) einer Amsel (*Turdus merula*). Ordinate: Häufigkeit der Gesangsmuster (Strophen); Abszisse: Zeitintervall zwischen Beginn der Reizmuster (punktisierte Figuren) und Start der Lautmuster (schwarze Figuren). Die Figuren zeigen das sonagraphische Bild des Anfangsteils der Muster. Das Original des Reizmusters entspricht der häufigsten Gesangsstrophe des Versuchstieres (= VT). Alle Werte beziehen sich auf das gleiche VT. Die Werte für 4 andere Amseln zeigten entsprechende Verteilungen. A. Elementsyntax des Reizmusters entspricht der des Versuchstier-Lautmusters (Häufigkeit äquivalenter Antworten: 64%). B. Elementsyntax in Reizmustern nach erstem Element anders als im Lautmuster des VT. Häufigkeit startelement-äquivalenter Antworten: 11%. C. Reizmuster, nur aus Startelement-äquivalenter Antworten: 13%.

aus bei einzelnen ihrer Artgenossen vorkam (und folglich als durchaus artgemäß gelten mußte!), die die Versuchstiere jedoch vor Versuchsbeginn mit großer Wahrscheinlichkeit noch nicht gehört hatten (Abb. 1; 2).

3. Reizmuster, deren Elementsyntax nur zu einem Teil abgewandelt worden war, erwiesen sich während der ersten Versuchswoche nur bis zu jenem Element als reaktionsauslösend, bis zu dem die Elementabfolge mit dem Originalmuster übereinstimmte. Entsprechend wurden Muster, deren zweites und drittes Element gegenüber dem Original vertauscht waren, so beantwortet, wie Muster, die allein

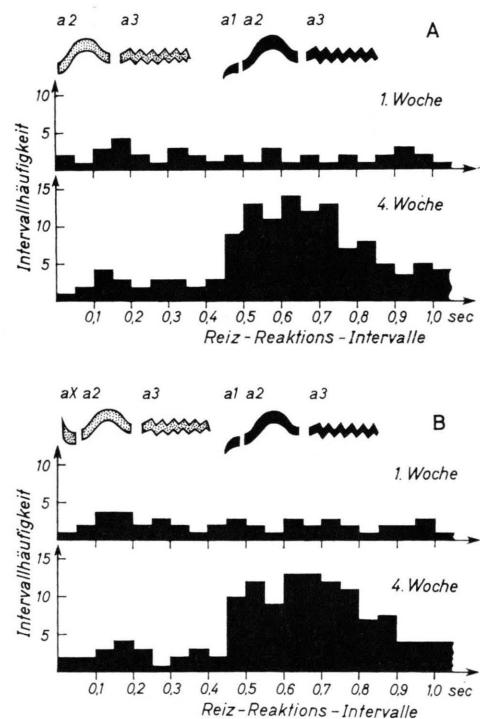


Abb. 2. Zeitabstände zwischen auditiven Reizmustern und nachfolgend registrierten äquivalenten Gesangsmustern bei einer Amsel (*Turdus merula*) innerhalb der 1. und der 4. Versuchswoche. Während der Versuchszeit war das Tier morgens und abends jeweils 60mal mit den Reizmustern konfrontiert worden. Ordinate: Häufigkeit der Gesangsmuster (Strophen); Abszisse: Zeitintervall zwischen Beginn der Reizmuster (punktisierte Figuren) und Start der Lautmuster (schwarze Figuren). Die Figuren zeigen das sonagraphische Bild des Anfangsteils der Muster. A. Reizmuster wie VT-Lautmuster, jedoch ohne dessen Startelement. Häufigkeit teilmuster-äquivalenter Antworten: 1. Versuchswache: <1% (ganz oben); 4. Versuchswache: 31% (darunter). B. Reizmuster wie VT-Lautmuster, jedoch mit anderem, nicht im Repertoire des Versuchstieres, wohl aber bei anderen, dem VT nicht bekannten Amseln vorkommendem Startelement. Häufigkeit teilmuster-äquivalenter Antworten: 1. Versuchswache <1% (untere Mitte); 4. Versuchswache: ca. 28% (ganz unten).

aus dem ersten Element (Startelement) bestanden (Abb. 1 B, C).

4. Während Attrappen von Eigenstrophen der Tiere, die im Startelement nicht mit den Originalmustern übereinstimmten, also in der *ersten* (sowie in der zweiten) Versuchswoche *keine* vokalen Reaktionen hervorriefen, erwiesen sie sich von der *dritten* Woche ab zunehmend als *antwortauslösend*, und zwar unter der Bedingung, daß sie den Tieren 20 Tage (morgens und abends; jeweils 60-mal) vorge- spielt worden waren. Die Antworten zeigten dabei, ohne daß sich das vokale Repertoire der Tiere änderte, äquivalenten Bezug zu jenem Reizmusterteil, der dem Originalmuster entsprach. (Bei den hier durchgeführten Versuchen wurden nur Reizmuster verwandt, deren Startelemente nicht in gleicher Weise im vokalen Repertoire der Vögel vorkamen (Abb. 2).)

5. Die Kontrollreizmuster wurden während der gesamten Versuchsdauer gleich häufig und gleich schnell beantwortet. Die Charakteristik der Reaktionszeitverteilung deutet darauf hin, daß neben dem Startelement auch die syntaktisch „richtig“ plazierten weiteren Elemente eines Reizmusters zum Auftreten der äquivalenten Antwort beitragen (Abb. 1 A).

Diskussion

Die Befunde zeigen, daß die Versuchstiere über ein „syntaktisches Filter“ verfügen, welches in die zentrale, zwischen auditivem Reiz und spezifischer vokaler Antwort ablaufende Datenverarbeitung eingreift. Es macht die antwort-begünstigende Wirkung der Elemente eines Reizmusters davon abhängig, ob ihnen das „richtige“ (= bekannte) Signal (= Laut oder Pause) vorausging. Diese, die „Abfolge von Lautelementen (Strophenelementen) abtastende und bewertende Instanz“, kann durch Lerneinflüsse verändert werden.

Solche „Änderungen“ führen, wie eine entsprechende Nachprüfung ergab, zu einer Erhöhung der Zahl verschiedener von den Versuchstieren beachter und beantworteter Reizmuster. Sie resultieren also in einer Bereicherung der im Dienste der gesanglichen Kommunikation stehenden Reiz-Reaktionsmuster-Bezüge. Diese Befunde ergänzen Beobachtungen an freilebenden Amselhänen, die sich – unter der Bedingung mehrwöchigen benachbarten Aufenthalts – durchaus mit im Startelement verschiedenen, in anderen Merkmalen aber ähn-

lichen (äquivalenten) Lautmustern antworten können.

Wie die Syntax der Elemente hat – das läßt sich inzwischen mit Sicherheit sagen – auch der Verlauf der Basisfrequenzen der einzelnen Elemente (Frequenzlage, Frequenzmodulation, Dauer) eine entscheidende Bedeutung für die Erkennung auditiver Muster. Eine Entscheidung darüber, welche Bedeutung die Klangfarbe hat, lassen die Befunde nicht zu.

Die Gleichartigkeit des Verhaltens der Tiere auf akustische Attrappen, die einmal gegenüber ihren Originale nicht, einanderthalb durch Herausfiltern der Frequenzen oberhalb 6 kHz erheblich verändert worden waren, gestattet keinen Schluß auf mangelhaftes Dikriminationsvermögen frequenzspektraler Parameter. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß diese Verhaltenseigentümlichkeit auf eine im Dienste der Kommunikation stehende funktionelle Anpassung zurückgeht: Sie erhöht die Zahl der nach dem „Äquivalenz-Prinzip“ (Kontergesang: $A \not\sim A'$) antwortrelevanten Muster. Dadurch erweitert sie zugleich die gesanglichen Bezüge bei der gesanglichen Auseinandersetzung mit Rivalen in freier Natur (vgl. Diskussion, Abs. 2).

Die besondere Rolle, die dem ersten (und als solchem bekannten!) Element eines Reizmusters (Strophe) bei der Auslösung äquivalenter vokaler Reaktionen von Amseln zufällt (Abb. 1 B, C) wurde nachgewiesen für die Kommunikationsform „Kontergesang“ (gesangliche Korrespondenz mit Rivalen); ihre Verwirklichung in anderen Kommunikationsformen muß ebenso überprüft werden wie ihr Auftreten im Kontergesang anderer Drosselvögel. Bei Nachtigallen (*Luscinia megarhynchos*) beispielsweise tritt die kommunikative Bedeutung der ersten Elemente (α -Abschnitt einer Strophe) gegenüber denjenigen der Elemente der β -Abschnitte in den Hintergrund¹⁸.

Der Befund, daß neben dem Startelement auch die syntaktisch richtig plazierten weiteren Elemente eines Reizmusters die nachfolgende Äußerung eines äquivalenten Antwortmusters begünstigen, bestätigt unser Funktionsmodell zur Determination von Strophenabfolgen und erweitert dabei seine Gültigkeit¹⁹.

Für die Formulierung eines detaillierten Funktionsschaltbildes zur Arbeitsweise des „syntaktischen Filters“ bei Amseln ist es gegenwärtig allerdings noch zu früh. Seiner Aufhellung dienen weitere Reiz-Experimente mit syntaktisch abgewandel-

ten Eigenmustern der Tiere. Sie schließen die Präsentation von Reizmustern ein, in denen einzelne Elemente oder Elementteile ausgeblendet sowie bestimmte Elementabstände graduell verändert wurden.

¹ J. C. Brémond, Behaviour **30**, 66–75 [1968].

² W. C. Dilger, Auk **73**, 313–353 [1956].

³ S. T. Emlen, Behaviour **41**, 130–172 [1972].

⁴ H. W. Helb, J. Orn. **114**, 145–206 [1973].

⁵ R. A. Hinde, (Hrsg.) Bird Vocalizations, Univ. Press Cambridge [1969].

- ⁶ P. Marler, in Lanyon, W. E. u. Tavolga, W. (Eds.), p. 348–367, A. I. B. S. Washington D.C. 1967.
- ⁷ G. Schubert, Behaviour **38**, 289–314 [1971].
- ⁸ M. Schubert, Behaviour **38**, 250–288 [1971].
- ⁹ E. Tretzel, Verh. dtsch. zool. Ges. Jena, 367–380 [1965].
- ¹⁰ G. Thielcke, J. Orn. **110**, 148–157 [1969].
- ¹¹ W. L. Thompson, Animal Behaviour **17**, 656–663 [1969].
- ¹² W. H. Thorpe, Bird song, Univ. Press, Cambridge 1961.
- ¹³ J. S. Weeden u. J. B. Falls, Auk **76**, 343–351 [1959].
- ¹⁴ D. Todt, Naturwissenschaften **57**, 61–66 [1970].
- ¹⁵ F. Thimm, J. comparat. Physiol. **84**, 311–334 [1973].
- ¹⁶ J. Wolffgramm, J. comparat. Physiol. **85**, 65–88 [1973].
- ¹⁷ D. Todt, Z. vergleich. Physiol. **66**, 294–317 [1970].
- ¹⁸ D. Todt, Z. vergleich. Physiol. **71**, 262–285 [1971].
- ¹⁹ D. Todt u. J. Wolffgramm, Kybernetik 1974 (im Druck).