

Tierstimmenforschung

Eine Einführung in die Bioakustik

von Günter Tembrock,

ord. Professor der Tierphysiologie (Verhaltensphysiologie)

an der Humboldt-Universität zu Berlin

3., durchgesehene Auflage

Mit 126 Abbildungen



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg Lutherstadt 1982

Die Neue Brehm-Bücherei 250

© A. Ziemsen Verlag, DDR Wittenberg Lutherstadt, 1977
Lizenz-Nr. 251-510/138/82 · LSV 137 5
Herstellung: Elbe-Druckerei Wittenberg Lutherstadt
Printed in GDR
Bestellnummer 799 972 0 ISSN 0138 · 1423
DDR 15,40 M

Vorwort

Als 1958 das Manuskript zur ersten Auflage der „Tierstimmen“ geschrieben wurde, hatte die Bioakustik gerade erst Gestalt gewonnen, und es galt, dieses neue Forschungsgebiet erstmals klar zu umreißen und in seinen wesentlichen Befunden bekanntzumachen. Inzwischen sind 17 Jahre vergangen, und ein kaum mehr überschaubares Wissen wurde erarbeitet, das nur in einem mehrbändigen Handbuch noch zusammengefaßt werden könnte. So galt es, ohne Aufgabe des alten Anliegens, auf eine neue Weise in das inzwischen so kräftig gediehene Forschungsgebiet einzuführen. Da war es einfacher, das Ganze neu zu schreiben, als an dem alten Text herumzubasteln. So kann die erste Auflage auch für die neue Fassung noch als Quellenbuch für die Arbeiten bis 1958 herangezogen werden. Mit dem veränderten Titel „Tierstimmenforschung“ sollte dieser Wandlung Rechnung getragen werden, denn nun ist davon zu reden, wie und mit welchen Zielstellungen sich die moderne Forschung dieses uns immer wieder – und hoffentlich noch recht lange! – beeindruckenden vielstimmigen „Chores der Natur“ angenommen hat, und die Beispiele sind eine sicherlich „willkürliche“ Auswahl aus der Vielfalt von Ergebnissen, bestimmt zu belegen, was man heute weiß – oder auch noch nicht kennt.

Das Buch möchte auch zeigen, wie die Wissenschaft von heute an eine bestimmte Erscheinungsform der lebendigen Welt herangeht, Fragen stellt, Antworten sucht und die Beziehung zu den besonderen Anliegen des Menschen herstellt.

Zur Verwirklichung dieses Vorhabens habe ich allen Mitarbeitern zu danken, die durch ihre Forschungsarbeiten unseren eigenen Erfahrungsschatz bereichert haben, aber auch meiner Frau für die kritische Reinschrift und die leidige Registerarbeit (wie bei allen meinen Büchern), und nicht zuletzt dem Verlag, der sich in bewährter Umsicht dieses Manuskriptes und der zahlreichen Abbildungen angenommen hat.

Und noch immer gilt der Satz der ersten Auflage: „Tierstimmen gehören in das Landschaftsbild wie das Rauschen des Windes, das Klingen der Bäche oder das Rollen der Brandung. Wer noch ohne Kofferradio im Freien leben kann, wer noch offene Sinne für die hundertfachen Stimmen besitzt, der wird nicht nur beglückt sein, sondern auch bereichert heimkehren. Und er kann auch tausend Fragen mitnehmen, die ihm die Natur zugerufen hat durch ihren buntstimmigen Chor, Fragen die durch die Natur hindurch zu uns selbst führen. Ihre Beantwortung schenkt Wissen, das, zu seinem Nutzen anzuwenden, dann Sache des Menschen ist.“ Und der, wie ich hinzufügen möchte, dabei zeigen kann, ob er ein Homo humanus ist.

Berlin, im Mai 1975

G. Tembrock

Inhalt

| | |
|---|-----|
| 1. Einführung | 5 |
| 2. Methoden der Bioakustik | 9 |
| 2.1. Aufnahmeverfahren | 9 |
| 2.2. Die Tierstimmensammlung | 12 |
| 2.3. Die Analyse von Tierstimmen | 13 |
| 3. Laute als Nachricht | 16 |
| 3.1. Phonetischer Aspekt | 20 |
| 3.2. Syntaktischer Aspekt | 28 |
| 3.3. Semantischer Aspekt | 46 |
| 3.4. Pragmatischer Aspekt | 57 |
| 3.5. Metrischer Aspekt | 64 |
| 3.6. Sigmatischer Aspekt | 71 |
| 4. Das Hören | 73 |
| 5. Lauterzeugung | 94 |
| 6. Lautgebung und Umwelt | 111 |
| 6.1. Ökologische Faktoren | 115 |
| 6.1.1. Raumfaktoren | 115 |
| 6.1.2. Zeitfaktoren | 121 |
| 6.1.3. Nahrungsfaktoren | 124 |
| 6.1.4. Schutzfaktoren | 130 |
| 6.2. Populationsfaktoren | 137 |
| 6.2.1. Lautgebung und Territorium | 139 |
| 6.2.2. Lautgebung und Fortpflanzung | 152 |
| 6.2.3. Lautgebung und Jungenaufzucht | 176 |
| 6.2.4. Lautgebung und Soziologie | 185 |
| 7. Entwicklungs-Aspekt | 192 |
| 7.1. Ontogenese | 193 |
| 7.2. Phylogenese | 201 |
| 7.2.1. Zur Stammesgeschichte der Lautgebung | 202 |
| 7.2.2. Lautäußerungen als Evolutionsmechanismen | 206 |
| 8. Angewandte Bioakustik | 216 |
| 9. Literatur | 219 |
| 10. Sachregister | 232 |

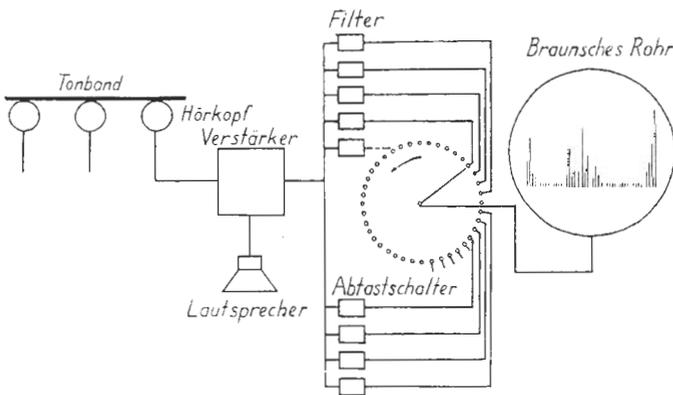


Abb. 6
Tonfrequenz-
spektrometer
(Heydecke
1958)

sprechenden Empfänger. Dadurch können über Vierspurtechnik mehrere Tiere gleichzeitig in ihrer Lautgebung aufgezeichnet werden, ohne daß sich die Lautäußerungen bei der Aufnahme wechselseitig überlagern. Elsner (1970) hat Stridulationsbewegungen einer Feldheuschrecke mit einem Hallgenerator aufgezeichnet. Er befestigte am Hinterschenkel der Heuschrecke einen kleinen Dauermagneten und vom Halsschild her mit einer Klammer einen winzigen Hallgenerator. Die Beinbewegung ändert das Magnetische Feld und damit die Hallspannung. Diese wurde über Draht registriert (oszillographisch); der Verlauf gab ein Abbild der Beinbewegungen.

3. Laute als Nachricht

Tiere leben in einer Umwelt, an die sie über die Evolution und die sich daraus ableitende Stammesgeschichte angepaßt sind. Wesentliche Anteile dieser Anpassung vollziehen sich über das Verhalten. Und Lautäußerungen wiederum sind ein Teil dieses Verhaltens. Um das Wesen dieser Laute als Nachricht kennzeichnen zu können, müssen wir demnach die Bedingungen kennen, unter denen sich Lautäußerungen entwickelt und differenziert haben, und ferner die Bedeutung dieser Lautäußerung für die Steuerungs- und Regelungsvorgänge untersuchen. Dabei wird deutlich werden, daß unsere Überschrift bereits eine Hypothese enthält, und daß wir mit der Kennzeichnung von Lauten als Nachricht nicht das ganze Gebiet der Bioakustik erfassen. Kurz: Es gibt auch Lautäußerungen, für die (bis jetzt oder überhaupt) eine Funktion als Nachricht nicht nachgewiesen werden kann. Hierbei ist allerdings zu berücksichtigen, daß der Begriff „Nachricht“ uneinheitlich verwendet wird, nicht selten aber auch einfach gleichgesetzt ist mit „Information“. Aber das zieht sofort die Feststellung nach sich, daß auch dieser Begriff sehr unterschiedlich gebraucht wird. Es ist für diesen Zusammenhang also notwendig, für beide Begriffe darzulegen, in welchem Sinn man sie benutzen möchte.

Nachricht: Wir wollen unter Nachricht eine Form der Informationsübertragung verstehen, bei der ein Signalfluß zwischen Sender und Adressat vorliegt, beide über ein gemeinsames Alphabet verfügen, und der Sender diese Signale mit einer bestimmten Bedeutung „belegt“ (semantischer Aspekt der Informationsübertragung), die vom Empfänger (Adressaten) im Sinne des Senders „verstanden“ wird. Eine Nachricht gilt also dann als übertragen, wenn der Sender nicht nur die Signale dekodiert hat, sondern auch deren Bedeutung entschlüsselt. In den meisten Fällen wird er entsprechend handeln, und dieses Verhalten ist dann die eigentliche Funktion der Nachrichtenübertragung (pragmatischer Aspekt). (Die „Funktion“ kann auch in einer Zustandsänderung bestehen, z. B. hormonale Umstimmung.) Die Signale werden nacheinander (sequentiell) und/oder gleichzeitig (Parallelsystem) über einen oder mehrere Kanäle (z. B. akustisch und optisch) übertragen. Ihre Ordnung in der Zeit liefert den syntaktischen Aspekt der Informationsübertragung. Im akustischen Kanal hat das einzelne Schallereignis bestimmte physikalische Eigenschaften, die seinen „Klangcharakter“ bestimmen; ihre Beschreibung kann als phonetischer Aspekt bezeichnet werden. Nachrichtenübertragung wollen wir als Kommunikation bezeichnen. Kommunikative Signale sind nach dieser Kennzeichnung sendeseitig semantisch belegte Signale (vgl. Lyons 1973).

Hier ist festzustellen, daß unsere Definition der „Nachricht“ diesen Begriff deutlich enger faßt als die allgemeine Nachrichtentheorie. Ashby (1957) hat einen Nachrichten-Kanal wie folgt gekennzeichnet: „Ein Kanal ist in der Kybernetik definiert nur in Begriffen gewisser Verhaltensbeziehungen zwischen zwei Punkten . . .“ Demnach wäre eine Nachricht etwas, was eben diese Verhaltensbeziehungen herstellt. Diese Beschreibung deckt sich mit Informationsfluß zwischen zwei Punkten schlechthin, und diese Kennzeichnung hängt damit zusammen, daß die klassische Informationstheorie (nach Shannon) ausschließlich den syntaktischen bzw. statistischen Prozeß der Informationsübertragung betrachtet hat, für den allein auch die zur Messung entwickelten Formeln gelten, die sich auf die Statistik der Zeichen beziehen. Die Grundfrage der klassischen Informationstheorie richtet sich auf die übertragbare Informationsmenge. Für diese Theorie sind die beiden folgenden Aussagen völlig gleichwertig:

- Hund beißt Mensch
- Mensch beißt Hund.

Für jeden, der nicht nur als Empfänger dieser Nachricht sie messen, sondern auch verstehen kann, haben die beiden Nachrichten jedoch eine prinzipiell verschiedene Bedeutung, die ihm durch den Satzbau vom Sender übermittelt wird. Jede Nachricht ist aber zugleich auch Information. Demnach ist „Information“ der allgemeinere Begriff. Man könnte nun sagen, Information ist, was mit den Methoden der Informationstheorie meßbar ist. Setzt man „Nachricht“ und „Information“ gleich, wie es die allgemeine Nachrichtentheorie tut, dann kann man die Nachrichten, bei denen der Sender die Bedeutung festlegt, „motivierte Mitteilungen“ (Klix 1973) nennen. Wie verworren die ganze Nomenklatur hier ist, zeigt die Tatsache, daß Shannon die von ihm mathematisch beschriebene Nachrichtenübertragung ausdrücklich als Kommu-

nikation bezeichnet hat, er wollte nicht die Information schlechthin, sondern die Nachrichtenübertragung zwischen Sender und Empfänger meßbar machen. Daher ergab sich in diesem Zusammenhang die Feststellung, Information als „Beseitigung von Nichtwissen“ („Ungewißheit“) zu bezeichnen, etwa im Sinn der Erwartungswahrscheinlichkeit für ein bestimmtes Signal auf der Empfängerseite. Da wir im Zusammenhang mit der Bioakustik diesen spezielleren Informations-Aspekt betrachten, können wir von dieser Voraussetzung ausgehen. Allerdings müssen wir, wenn wir von Organismen sprechen, stets den Bewertungsaspekt der Nachricht einbeziehen und ihre Funktion berücksichtigen.

Die biologischen Gesichtspunkte sind die Ursache, daß wir aus Gründen der praktischen Anwendung der Begriffe diese einengen, wie es bereits ausgeführt wurde. Danach ist „Information“ der allgemeine Begriff für einen Vorgang, der zwei von dem Informationsfluß unabhängige Ereignisse in einen statistischen Zusammenhang bringt unter der Voraussetzung, daß dieser Zusammenhang durch Signale und nicht andere (physikalische) Ereignisse hergestellt wird. Wir bezeichnen den Informationsaustausch zwischen Organismus und Umwelt als Informationswechsel.

Information: Statistische Kopplung im Verhalten von zwei Systemen mit Hilfe von Signalen, die von einer Quelle (Sender, Expedient) auf eine Senke (Empfänger, Perzipient) übertragen werden.

In Anlehnung an die Semiotik (hier als „Zoosemiotik“ angewandt) kann ein Informationsprozeß unter folgenden Aspekten betrachtet werden. Dem syntaktischen, dem metrischen (Metrik der Zeichen, gewöhnlich gemessen in „bit“), dem sigmatischen (Beziehung zwischen Zeichen und Bezeichnetem), dem semantischen (Bedeutung des Zeichens oder der Zeichen) und dem pragmatischen (Ursache und Wirkung des Zeichens oder der Zeichen). Die Reihenfolge ist keine Rangfolge und kann auch anders gewählt werden, da es sich um

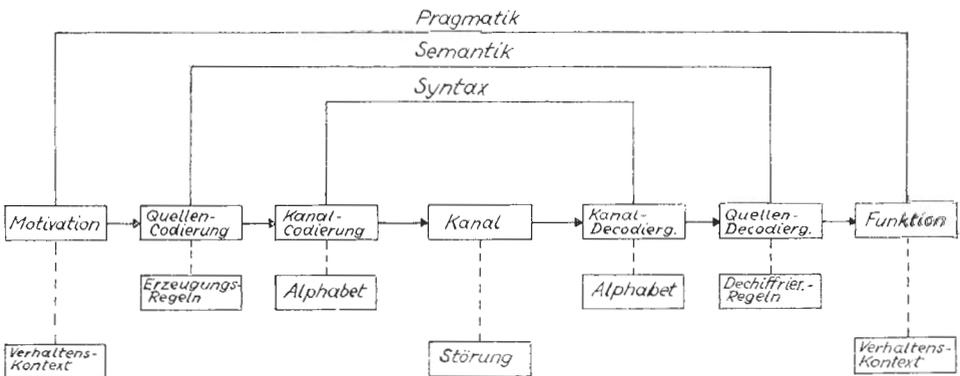


Abb. 7. Schema eines Nachrichtenkanals

einen Prozeß handelt, der durch die Betrachtung unter verschiedenen Aspekten möglichst angemessen beschrieben werden soll.

Wir wollen den aktiven Prozeß als „Informationsübertragung“ bezeichnen; im Organismus können sich ihm anschließen: Informationsleitung, Informationsspeicherung, Informationswandlung (insgesamt: Informationsverarbeitung). Schließlich kann mit der Informationsabgabe der Organismus wieder in Beziehung zu seiner Umwelt treten. In diesem Sinn kann es kein Verhalten ohne Informationswechsel geben.

Des weiteren wollen wir nach den vorstehenden Ausführungen unterscheiden:

1. Informationsaggregation (aktive Informationsbildung): Ein Organismus stellt aktiv eine informationelle Beziehung zu seiner Umwelt her und bildet über bestimmte „Ereignisfelder“ Informationen. Die Auswahl wird durch die Bedeutung bestimmt, die Bedeutungsbelegung der Signale erfolgt demnach auf der Empfänger-Seite. (Ein Mensch wird über eine Rosen-Blüte andere Informationen bilden als ein Schmetterling.) Im Gegensatz zu dem vom Sender mit Bedeutung belegten Signalen wollen wir solche Signale auch „nicht-kommunikative Informationen“ bzw. „informationelle Signale“ nennen.

2. Kommunikation (= Nachrichtenübertragung): Es besteht ein Signalfluß zwischen zwei Organismen, bei denen der Sender die Bedeutung festlegt, der Empfänger sie entsprechend entschlüsselt. Die Signale können als „kommunikative Signale“ bezeichnet werden, Grundlage der Kommunikation ist die „Nachricht“ (s. o.).

Die Untersuchung biologischer Schaller Ereignisse kann sich auf den informationellen Ansatz freilich nicht beschränken. Sie muß davon ausgehen, daß es sich um Eigenschaften biologischer Systeme handelt, und daher sollten für eine Untersuchung und Analyse folgende Gesichtspunkte berücksichtigt werden:

1. Der strukturelle Aspekt: Beschreibung der an den Übertragungs- und Verarbeitungsvorgängen beteiligten Strukturen (Organe der Lauterzeugung, Hörorgane mit den nachgeordneten Nervenzentren).

2. Funktioneller Aspekt: Beschreibung der Funktionen, (a) auf der Ebene des Organismus, (b) auf der Ebene der Organismus-Umwelt-Beziehungen.

3. Informationeller Aspekt: Beschreibung der Informationsprozesse unter Berücksichtigung folgender Teilaspekte (s. o.):

- phonetischer Aspekt
- syntaktischer Aspekt
- semantischer Aspekt
- pragmatischer Aspekt
- metrischer Aspekt
- sigmatischer Aspekt.

4. Entwicklungs-Aspekt: Beschreibung der Veränderungen in der Zeit (Individuum, Gruppe, Generationenfolge).

Dabei stellt die Reihenfolge keine Hierarchie oder Rangordnung dar, sie ist vielmehr von der Art des methodischen Vorgehens bestimmt, da es sich ja

letztlich um Aspekte eines System-Ganzen handelt, das weder als Struktur, noch als Funktion, Information oder Entwicklung für sich besteht, sondern erst durch diese vier Eigenschaften angemessen beschrieben werden kann. Man kann daher durchaus je nach dem Anliegen, das man verfolgt, Schwerpunkte setzen, wenn nur erkennbar bleibt, daß dabei das Ganze nicht aus den Augen verloren geht. Wir wollen hierbei ebenso verfahren und setzen, gemäß den gegenwärtigen Forschungstendenzen und dem praktischen Wert der dabei gewonnenen Kenntnisse und Erkenntnisse den Schwerpunkt auf den informationellen Aspekt. Den strukturell-funktionellen auf der Organismus-Ebene fassen wir dann in den beiden folgenden Abschnitten zusammen, dem funktionellen Organismus-Umwelt-Zusammenhang ist der daran anschließende Abschnitt gewidmet, und der Entwicklungs-Aspekt wird ebenfalls gesondert behandelt.

3.1. P h o n e t i s c h e r A s p e k t

Wir wollen eine akustische Grundeinheit als Laut bezeichnen. Ein Laut ist ein zeitlich begrenztes Schallereignis, das im Repertoire einer Tierart und im Verlauf wiederholter Stimmäußerungen stets als eine Einheit auftritt. Laute sind durch Intervalle voneinander getrennt, das grundlegende Merkmal für die Unterscheidbarkeit zwischen verschiedenen Lauten liefert ihre anatomisch-physiologische Bildung (die „Organogenese“). Dadurch erhalten sie einen unterschiedlichen „Klangcharakter“. Geht man von einer durch Laute übermittelten Bedeutung aus, dann muß man den Begriff „Phonem“ einsetzen. Er steht für die elementare (ohne Bedeutungsverlust nicht weiter reduzierbare) kleinste Bedeutung tragende Einheit einer akustischen Nachricht. Phonem und Laut können identisch sein, aber es ist auch möglich, daß mehrere Laute dieselbe Bedeutung aufweisen, weil sie bestimmte für das Phonem charakteristische Invarianten enthalten. Ein Phonem kann nur über die Bedeutungsbestimmung definiert werden, wie es vor allem in der Untersuchung lautsprachlicher Zeichen beim Menschen geschieht.

Nehmen wir an, die Invariante (für die Bedeutung) wäre das Vorliegen einer Terz; der Organismus könnte zahlreiche Laute bilden, die sich durch ihre Tonhöhe unterscheiden, aber stets aus zwei Frequenzen zusammengesetzt sind, die eine Terz als Frequenzintervall aufweisen. Da in der biologischen Akustik die Bedeutungsbestimmung erhebliche Schwierigkeiten bereitet, wird im allgemeinen der Laut als Grundeinheit untersucht, er kann unmittelbar durch eine Klanganalyse (die in vielen Fällen bereits das Ohr leistet) ermittelt werden. Aber auch dann kann man – ohne zunächst die Bedeutung zu kennen – im nächsten Schritt Laute vergleichen und nach Invarianten suchen, sie können uns Hinweise auf echte Phoneme liefern.

Eine Lautuntersuchung muß nach diesen Überlegungen von einer Analyse der phonetischen Eigenschaften ausgehen. Schallereignisse lassen sich als Schwingungen und Wellen betrachten. Als Schwingungen beschreiben wir die Bewegung eines Massenpunktes um seine Ruhelage, bezogen auf die Zeit. Man spricht auch von der „Schallschnelle“, und es gibt Hörorgane, die diesen Para-

meter für die Schallwahrnehmung verwerten (vgl. 4.). Der Wellenaspekt berücksichtigt die Schallausbreitung im Raum, bei welcher nacheinander Massepunkte in Bewegung gesetzt werden. Diese Wellen breiten sich in einem freien Schallfeld gleichmäßig nach allen Richtungen aus. Dabei wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit allein von dem übertragenden Medium beeinflusst; sie beträgt in der Luft etwa 340 m/s. Luftdruck, Feuchtigkeit und Temperatur können in gewissen Grenzen diese Geschwindigkeit beeinflussen. Im Wasser liegt die „Schallgeschwindigkeit“ bei 1486 m/s, in Holz bei 3380 m/s. Aus der allgemeinen Schwingungslehre lassen sich für Schallereignisse folgende Parameter ableiten:

Schwingungsdauer T

Anzahl der je Sekunde vollführten Schwingungen = Frequenz

$$v = \frac{1}{T}$$

Einheit der Frequenz = Hertz (Hz) = 1 Schwingung s (engl. cps.)

Amplitude = maximale Entfernung der Masse von der Mittellage

Wellenlänge = λ .

Fortpflanzungsgeschwindigkeit = c

Daraus kann abgeleitet werden: $v \cdot \lambda = c$.

Bei genügend kleiner Amplitude laufen mechanische Schwingungen in Sinusform ab. Diese werden hier als Ton bezeichnet. Entstehen mehrere Schwingungen gleichzeitig, ergibt sich ein Schwingungsablauf, dessen Form von Amplitude, Phase und Frequenz der beteiligten Töne abhängt. Es entsteht ein Tongemisch; dieses wollen wir Klang nennen, sofern es sich um ein Gemisch harmonischer Töne handelt. Sind in dem Schall auch nicht-harmonische Anteile enthalten, entsteht ein Geräusch. „Weißes Rauschen“ liegt vor, wenn der gesamte Hörbereich zu gleichen Anteilen mit Frequenzen besetzt ist, und „farbiges Rauschen“ entsteht, wenn dabei bestimmte Frequenzen stärker vertreten sind.

Die Schallintensität wird meist als Schalldruck gemessen, und zwar über die Amplitude der durch die Schallschwingung entstehenden Luftdruckschwankung (gegenüber normal), wobei in „Mikrobar“ (μbar) = $\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}$ gemessen wird. Dabei steigt die Schallintensität mit dem Quadrat des Schalldrucks. Als Schallstärkenskala wird ein logarithmisches Vergleichssystem benutzt mit der Einheit „Bel“ (nach A. G. Bell), wobei ein Zehntel dieser Größe verwendet wird = Dezibel (dB.). Heute wird meist als Nullpunkt dieser Skala der Schalldruck von $2 \cdot 10^{-4} \mu\text{bar}$, bzw. die Schallintensität von $10^{-16} \text{Watt} \cdot \text{cm}^{-2}$ gewählt. In diesem Bereich liegt beim Menschen etwa die Hörschwelle für 1000 Hz. Aus diesen Zusammenhängen ergibt sich: Steigerung von 20 db = 10facher Schalldruck = 100fache Schallintensität; Steigerung von 40 dB = 100facher Schalldruck = 10 000fache Schallintensität.

Unter diesen Voraussetzungen können wir nun den phonetischen Aspekt eines tierischen Lautes genauer betrachten. Zunächst wollen wir aus einem „idealisierten“ Sonogramm einige Parameter ableiten (Abb. 8): Mit f bestimmen wir den Frequenzbereich in kHz, mit f_0 die Periodizitätsfrequenz in kHz

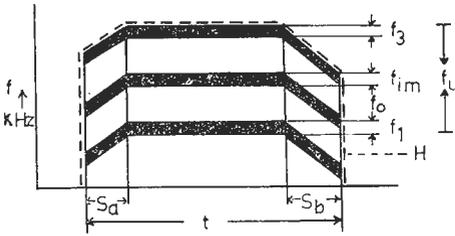


Abb. 8. Physikalische Parameter eines Sonogramms. S_a Frequenzänderung der Einschwingphase, S_b Frequenzänderung der Ausschwingphase, t Dauer des Lautes, f_1 Frequenzbereich der Grundfrequenz (Fundamentale) in kHz, f_0 Periodizitätsfrequenz (kHz). Verändert nach Härtel und Rux, unveröff. (Der Frequenzumfang kann unterteilt

werden in den hier dargestellten des eigentlichen Lautes (f_{u1}) und den totalen (f_{u2} ; der Ein- und Ausschwingphase mit einschließt)

(periodischer Frequenzabstand zwischen mehreren Frequenzbändern eines Lautes vom Charakter eines Klages), mit f_1 die Grundfrequenz in kHz, mit f_2, f_3 usw. die Oberwellen (bzw. Harmonischen), wobei mit f_{im} die Frequenz der maximalen Intensität angegeben werden kann; mit H kennzeichnen wir die „Hüllkurve“, S_a gibt die Frequenzänderungen in der Anstiegsphase in kHz/0,1 s an, S_b entsprechend für die Abstiegsphase (beide Phasen können auch fehlen), und t schließlich bezeichnet die Lautdauer in Sekunden.

Theoretisch könnten wir in bezug auf die Frequenzreinheit die Laute in die drei Gruppen unterteilen: Töne, Klänge, Geräusche, wobei Töne nur eine Sinusschwingung aufweisen, Klänge einen periodischen Frequenzverlauf (die Periodizitätsfrequenz ist meßbar) und Geräusche einen unperiodischen Frequenzverlauf aufweisen. Ferner können Frequenzmuster untersucht werden über die Anzahl und die Lage der Oberschwingungen, über die An- und Abstiegsphasen, auch bezogen auf die verschiedenen „Frequenzbänder“, sowie auch hinsichtlich des Auftretens mehrerer Frequenzmuster innerhalb eines Lautes.

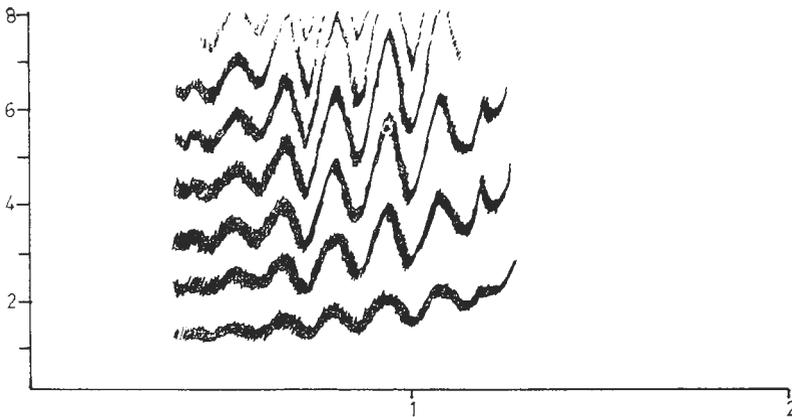


Abb. 9. Langlaut mit stark ausgeprägtem Vibrato: Hulman-Weibchen (*Presbytes entellus*). Aufnahme im Zoo Dresden

Ein weiterer phonetischer Aspekt kann sich aus dem Amplitudenverlauf für den Laut als Ganzes, aber auch (gefiltert) für die einzelnen Frequenzanteile ergeben. Bondesen u. Davis (1966) haben in Hinblick auf die Frequenz folgende Unterscheidungen vorgeschlagen (hier etwas modifiziert):

Geräusch (extrem: „Weißes Rauschen“)

Tonhöhe: subjektive Frequenzinterpretation

Ton: Lautwahrnehmung in Tonhöhe

Reiner Ton: objektive reine Frequenz

Komplexer Ton: Lautwahrnehmung mit mehr als einer Frequenz

Grundton: Komponente eines komplexen Tones mit der tiefsten Frequenz

Oberton: Komponente eines komplexen Tones, die eine Frequenz aufweist, die über dem Grundton liegt

Harmonische: Eine Komponente eines Komplextones, die im Verhältnis ganzer Zahlen zum Grundton steht

Glissando: Kontinuierliche Tonhöheänderung

Koloratur: Alternierende, kontinuierliche Frequenzänderung

Vibrato: Periodische Frequenz-Intensitäts-Fluktuation

(In bezug auf einander folgende Laute wird noch der Begriff „Motion“ für melodische Progression, die sich auf die Frequenzqualität bezieht, vorgeschlagen.)

In Hinblick auf die Amplitude wird unterschieden:

Lautheit: Subjektive Interpretation der Amplitude

Crescendo: Zunehmende Lautheit

Decrescendo: Abnehmende Lautheit

Tremolo: Amplituden-Modulation (in regelmäßigem Wechsel)

Formant: Ein Resonanzmuster mit einem Spektrum mit einem Amplituden-Maximum.

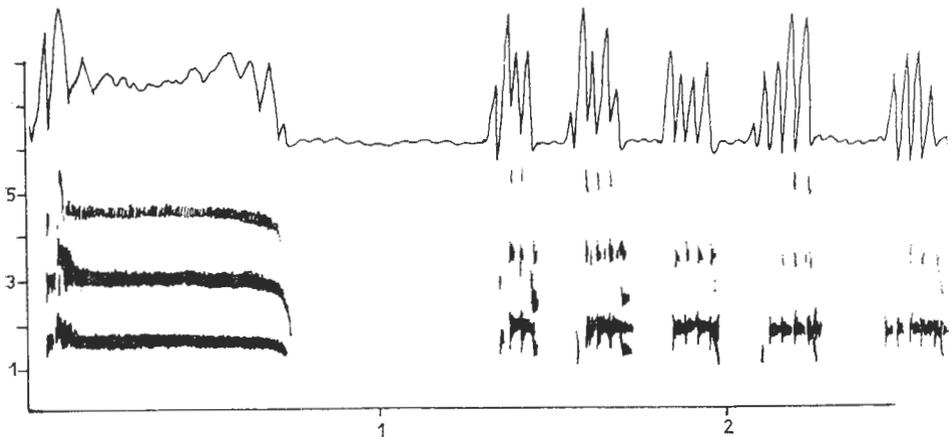


Abb. 10. Langlaut mit Tremolo beim Schwarzspecht (*Dryocopus martius*); Aufnahme bei Worbis/Eichsfeld

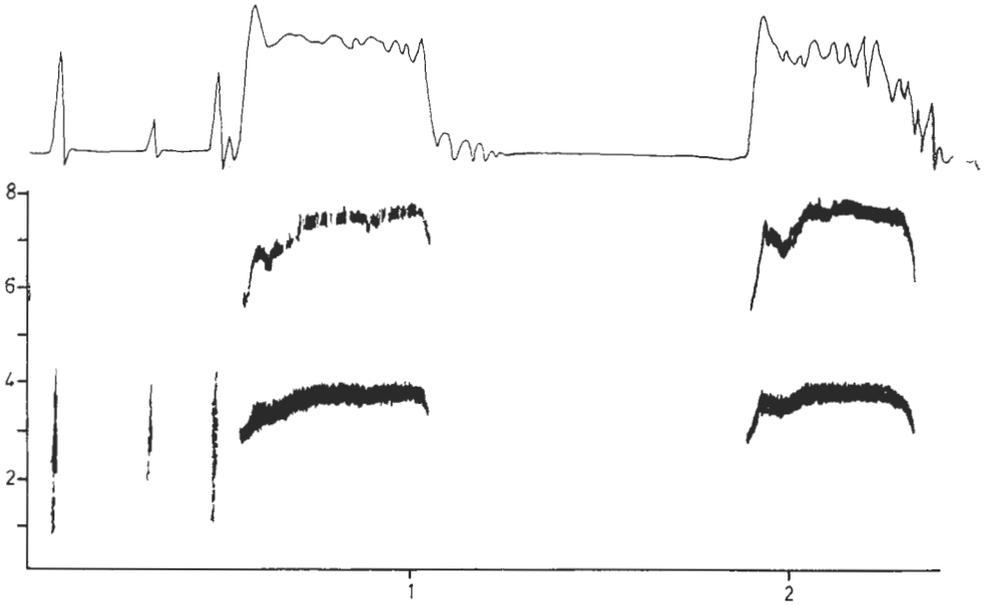


Abb. 11. Lautpulse, geräuschhaft und Langlaute mit Klangcharakter (Harmonische eine Oktave über dem Grundton): Wollaffe, Weibchen (*Lagothrix lagotricha*). Aufnahme im Zoo Dresden

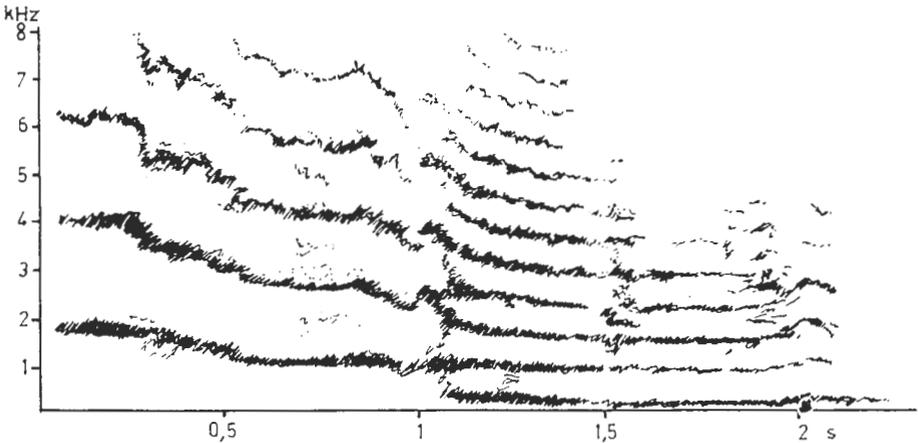
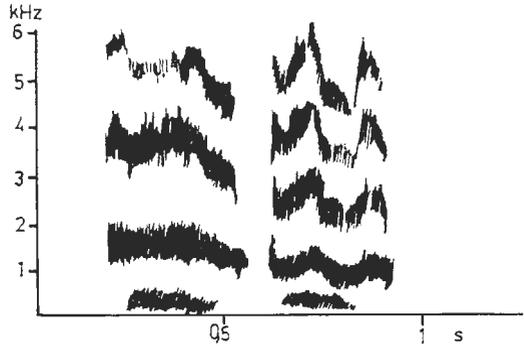


Abb. 12. Dehnungslaut („Winseln“) mit Veränderung der Periodizitätsfrequenz (Verdopplung in der zweiten Lauthälfte), der Laut wird dadurch „infantil“, weil Jungtiere eine höhere Periodizitätsfrequenz haben: Hyänenhund-Fähe (*Lycan pictus*). Aufnahme im Tierpark Berlin

Abb. 13. Kurzlaute mit Veränderung der Periodizitätsfrequenz. Fähe in Subdominanz gegenüber dem Rüden (wie Abb. 12): Korsak (*Vulpes corsac*). Aufnahme an Versuchstieren. Leihgabe vom Tierpark Berlin



Damit ist die Vielfalt möglicher Ansatzpunkte für eine phonetische Lautanalyse angedeutet, wir wollen versuchen, eine gewisse Ordnung vorzunehmen:

- 1.0. Geräusche
 - 1.1. breitbandig > 3 kHz
 - 1.2. schmalbandig < 3 kHz
- 2.0. Klänge
 - 2.1. mit niedriger Periodizitätsfrequenz > 2 kHz
 - 2.2. mit mittlerer Periodizitätsfrequenz 1–2 kHz
 - 2.3. mit hoher Periodizitätsfrequenz < 1 kHz
- 3.0. Töne
 - 3.1. hoch > 6 kHz
 - 3.2. mittel 1–6 kHz
 - 3.3. tief < 1 kHz.

(Diese Einteilung ist durchaus „willkürlich“, trägt aber den tatsächlich auftretenden Lauten dieser Art bei Tieren Rechnung. In jedem Fall sollte die Frequenz der Töne angegeben werden, die hier ja leicht zu bestimmen ist, wobei absolut „reine“ Sinustöne kaum erzeugt werden.)

Man sollte zusätzlich bei der phonetischen Kennzeichnung tierischer Laute noch ermitteln, ob Frequenz- und/oder Amplitudenmodulationen vorliegen

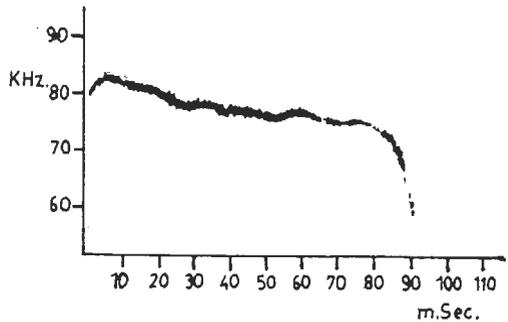


Abb. 14. Kurzlaut einer Hausmaus (*Mus musculus*) am ersten Lebenstag; der Laut liegt im sogenannten Ultraschall-Bereich. Nach Noirot 1966

und diese dann doch in periodisch und aperiodisch unterteilen (Decrescendo und Crescendo wären aperiodische Amplituden-Modulationen). Man kann das Ganze in eine Matrix eintragen, deren eine Zeile man für die oben aufgeführten Klassen wählt, die andere für die Frequenz und Amplitudenmodulationen (vorhanden, fehlend, aperiodisch, periodisch).

Um der Vielfalt möglicher Lautformen Rechnung zu tragen, sollten noch drei weitere (abgeleitete) Lautgruppen unterschieden werden:

4. Kombinationslaute. Laute, bei denen phonetische Eigenschaften der drei vorgenannten Klassen in Kombinationen auftreten.

5. Mischlaute (Superpositionslaute). Laute mit Überlagerung von zwei Lauteinheiten mit verschiedenen phonetischen Eigenschaften, die zumeist auch gesondert im Repertoire der Art vorkommen (z. B. Winselanteile im Bellen des Hundes = „Bellwinseln“).

6. Modulationslaute. Laute einer Klasse, die phonetisch und / oder syntaktisch moduliert werden (z. B. von niedriger zu hoher Periodizitätsfrequenz, von aperiodischem Frequenzwechsel zu periodischem usw.). Diese Modulation vollzieht sich im Verlauf von Lautwiederholungen.

Greenewalt (1968) hat für die Untersuchung der Lautäußerungen bei Vögeln die Unterscheidung von zwei phonetischen Grundklassen vorgeschlagen, die er „Pfeiflaute“ und „harmonische Laute“ nennt. Als Beispiel für Pfeiflaute wären etwa die Amsel (*Turdus merula*) zu nennen oder die amerikanische Walddrossel (*Hylocichla mustelina*), als Beispiel für die harmonischen Laute die Krähen (*Corvus*). Dabei entsprechen die Pfeiflaute in etwa den von uns als Töne bezeichneten Lauten, während die harmonischen eher den Klängen zuzuordnen wären. Entscheidend ist bei den Vögeln hierfür natürlich auch die Art der Lauterzeugung (vgl. 5), wobei nur der für sie kennzeichnende Stimmapparat, die Syrinx, Pfeiflaute bilden kann, während die harmonischen Laute durch mechanisch beeinträchtigte freie Schwingungen zustandekommen (sowohl in der Syrinx als auch im Larynx, der bei Vögeln wohl überhaupt keine Pfeiflaute bilden kann). Ein sinusförmiger Schall entsteht, wenn die Paukenmembranen in der Syrinx frei schwingen können.

Eine Untersuchung der phonetischen Eigenschaften tierischer Laute möchte nicht bei der Beschreibung stehen bleiben. Vielmehr stellt sich die Frage nach den Bedingungen, die Einfluß auf diese Lauteigenschaften ausüben. Da die Zusammenhänge zwischen Lautgebung und Umwelt noch gesondert (s. Kapitel 6.) behandelt werden, wollen wir hier nur den Einfluß innerer Zustände im Organismus prüfen. Nach dem bisherigen Wissen deutet sich an, daß vor allem emotionale Zustände die phonetischen Eigenschaften von Lauten beeinflussen, aber auch die Vigilanz kann Einfluß nehmen. Unter Vigilanz verstehen wir den „Wachheitsgrad“ (Arousal) eines Organismus (heute meist in 4 Stufen unterteilt). Emotionen und Vigilanz sind unspezifische innere Zustände, so daß die verschiedensten Phonationsergebnisse durch sie beeinflußt werden können. Wir wissen aus Erfahrung an uns selber, daß beispielsweise „Erregung“ unsere Stimme verändert. Damit kann eine solche Veränderung auch für einen Empfänger als Anzeige für einen bestimmten Erregungszustand dienen.

Wir fanden bei 210 Versuchspersonen (Brenner 1968, Tembrock 1971) unabhängig vom Alter (ab 13 Jahre) und von den persönlichen Erfahrungen Reaktionen auf Laute, die mit bestimmten Frequenzeigenschaften ausgestattet waren und über 1000 Hz lagen, und zwar im Sinn einer Einschätzung als „jung“. Wenn die Hauptfrequenzen bei 1700 Hz lagen, traten emotionale Äußerungen auf in Verbindung mit der Einschätzung der Lautquellen als menschliche Kinder. Schustermann und Mitarbeiter (1966) konnten (bei Robben) nachweisen, daß der Vigilanzzustand tatsächlich einen Einfluß auf das Phonationsergebnis hat. Kombinationen mit dem emotionalen Status könnten an der Entstehung von Modulationslauten Anteil haben (Tembrock 1974), wie sie besonders bei höheren Primaten weit verbreitet sind. Hier treten (neben zeitlicher Dehnung) kontinuierliche Frequenzverschiebungen auf (Abb. 15), wobei damit auch bestimmte Intensitätsänderungen verbunden sind. Entsprechende Zusammenhänge hat Stein (1968) auch bei Vögeln nachgewiesen, und Friedhoff und Mitarbeiter (1962) fanden beim Menschen eine Korrelation zwischen emotionalen Reizen und der Schallstärke der Lautäußerungen, auch hier traten Frequenzverschiebungen auf.

In diesem Zusammenhang kann auch an die „Schon- und Kraftstimme“ erinnert werden, auf die besonders Trojan (1959, 1962, 1967) aufmerksam gemacht hat. Er brachte sie in Zusammenhang mit den Vorstellungen von Hess (vgl. 1968) über bestimmte Gehirnmechanismen, wobei er die Schonstimme mit dem von Hess als „trophotrop-endophylaktisch“ bezeichneten System in Verbindung brachte, die Kraftstimme aber in Beziehung setzte zu dem von Hess „ergotrop“ genannten System. Die Kraftstimme und der ihr verwandte gesangliche Stimmausdruck sind offenbar besonders auf eine motorische Beeinflussung des (oder der) Adressaten gerichtet; Sotavalta

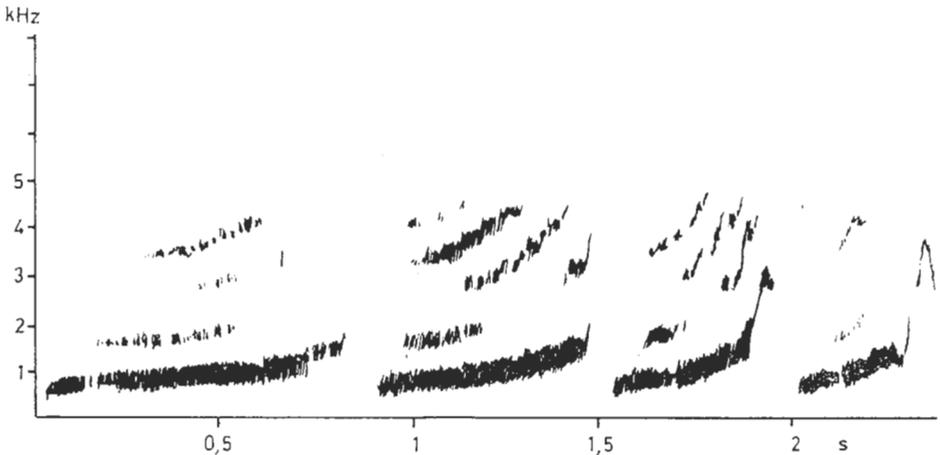


Abb. 15. Modulationslaute: Ein Lauttyp wird bei Wiederholung moduliert durch Verkürzung und Frequenzanhebung in seinem Verlauf: Schopf-gibbon-Weibchen (*Hylobates concolor*). Aufnahme im Zoo Leipzig