



FOREIGN LANGUAGES
DIVISION

DIVISION DES LANGUES
ÉTRANGÈRES

#2435

REFMENU
00A
BD, BCAA, GRV

TRANSLATED FROM - TRADUCTION DE: German INTO - EN: English

AUTHOR - AUTEUR: Irene Mirdinger

TITLE IN ENGLISH - TITRE ANGLAIS: Production, Development and Function of the Vocalization in four Species of Geese (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons* and *Branta canadensis*)
Title in foreign language (transliterate foreign characters):
Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautflusserungen bei vier Gänsearten (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons* und *Branta canadensis*)

REFERENCE IN FOREIGN LANGUAGE (NAME OF BOOK OR PUBLICATION) IN FULL, TRANSLITERATE FOREIGN CHARACTERS.
REFERENCE EN LANGUE ÉTRANGÈRE (NOM DU LIVRE OU PUBLICATION) AU COMPLET, TRANSCRIRE EN CARACTÈRES PHONÉTIQUES.
Zeitschrift für Tierpsychologie
TAX:
SUBJ:

REFERENCE IN ENGLISH - RÉFÉRENCE EN ANGLAIS: Journal for animal psychology

PUBLISHER - ÉDITEUR	DATE OF PUBLICATION - DATE DE PUBLICATION			PAGE NUMBERS IN ORIGINAL - NUMÉROS DES PAGES DANS L'ORIGINAL
	YEAR - ANNÉE	VOLUME	ISSUE NO. - NUMÉRO	
Paul Parsy	1970	27	3	257 - 302
PLACE OF PUBLICATION - LIEU DE PUBLICATION				NUMBER OF TYPED PAGES - NOMBRE DE PAGES DACTYLOGRAPHIÉES
Berlin and Hamburg				76

REQUESTING DEPARTMENT - MINISTÈRE-CLIENT: Secretary of State
TRANSLATION BUREAU NO. - NOTRE DOSSIER NO.: 0162

BRANCH OR DIVISION - DIRECTION OU DIVISION: National Museums of Canada
TRANSLATE INITIALS - TRADUCTEUR INITIALS: P.F.B.

PERSON REQUESTING - DEMANDE PAR: Mr. S.D. MacDonald
DATE COMPLETED - RENVU LE: 12. Nov. 1970

YOUR NUMBER - VOTRE DOSSIER NO.:
UNEDITED DRAFT TRANSLATION

DATE OF REQUEST - DATE DE LA DEMANDE: 22.9.1970
Only for information - TRADUCTION NON RÉVISÉE - Information seulement



CLIENT'S NO. N° DU CLIENT	DEPARTMENT MINISTÈRE Secretary of State	DIVISION/BRANCH DIVISION/DIRECTION National Museums	CITY VILLE Ottawa
BUREAU NO. N° DU BUREAU 0162	LANGUAGE LANGUE German	TRANSLATOR (INITIALS) TRADUCTEUR (INITIALES) P.F.B.	DATE 12 Nov. 1970

From the Max Planck Institute for Behavioural Physiology,
 Seewiesen and Erling-Andechs

PRODUCTION, DEVELOPMENT
 AND FUNCTION OF THE VOCALIZATION
 IN FOUR SPECIES OF GESE
 (Anser indicus, A. caerulescens,
A. albifrons and Branta canadensis)

By Irene Würdinger*

With 36 Figures

Received December 2, 1968

CONTENTS

1. Introduction	2
Statement of theme	4
Material and Method.	4
2. Introduction of the sound types.	7
3. Anatomy of the sound-producing organs.	11
Description of the organs.	13
Development.	21
4. Mechanism of sound production.	24

* This work has been accepted as thesis by the University of Munich.

UNEDITED DRAFT TRANSLATION
 Only for information
 TRADUCTION NON REVISÉE
 Information seulement

5. Development of the vocalizations.	31
Development of the individual physical parameters.	32
Correlation of the sounds with breathing, defecation and nervous movements	49
Correlation of the sounds with characteristic movements.	51
Correlation of the sounds with activities.	54
Correlation of the sounds with situations.	57
Correlation of the sounds with the distance between gos- lings and parents	60
6. Function of the vocalizations: reactions to sounds	61
Functions of the sounds.	65
7. Discussion	65
8. Summary.	73
References	74

1. 1. Introduction

Acknowledgement

I thank Prof. K. Lorenz for the suggestion for this work, for his untiring interest and continuous support; Prof. H. Autrum for suggestions and criticism; Dr. Kramer for patient advice on physical questions; Drs. H. Fischer, H. Schöne and W. Wickler for the critical examination of the manuscript; Mr. H. Kacher for advice and help with the illustrations and Miss I. von Wuthenau for the execution of the drawings.

I thank the Deutsche Forschungsgemeinschaft for the apparatus put at my disposal.

Since 366 B.C., when Jupiter's sacred geese saved the Capitol through their cries, so many authors have written about the voices of adult geese that they will not all be enumerated here. The less striking voices of the young geese have been treated only in recent times, thus by Naumann (1820-60), Heinroth (1910), Lorenz (1935), Fischer (1965), and Kear (1968). Naumann speaks about the peeping of the young geese in general, without distinguishing the individual sounds, but he describes

very vividly the breaking of the voice. Heinroth applied easily remembered names, which usually correspond to the situation, to the different sounds. Since Heinroth's designations have not only been augmented and enlarged in the German literature, but appear also in the foreign language literature either in literal translations or as technical terms, I have retained them, although, as Kear expressed it, "...a few names suffer from anthropomorphic connotations". Fischer has treated the sounds (p. 258)

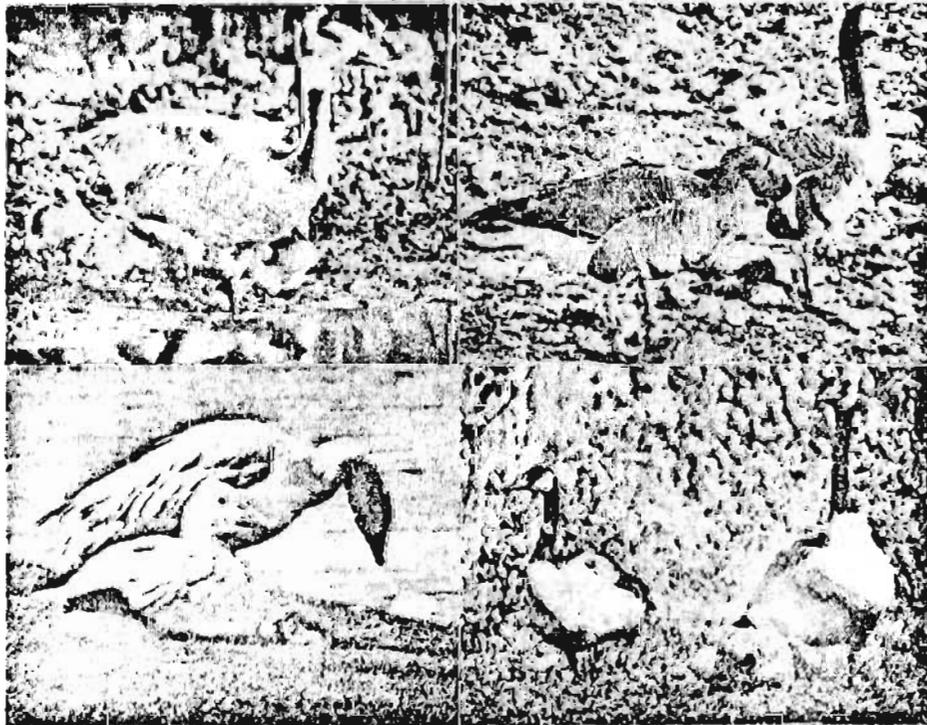


Fig. 1. The four species. Upper left: Anser indicus, upper right: A. albifrons, lower left: A. caerulescens, lower right: Branta canadensis.

of the young geese in more detail, especially in regard to motivation and the development of the "vee" sound that leads to the triumphal cries of adult geese. Kear finally has given a clear descriptive list of the sounds that occur in very young anatids. She has listed also the names of the sounds.

1 . 2 . S t a t e m e n t o f t h e m e

The extent of the questions that have been generated by and been treated in the present work has broadened during the course of the investigations. At first had been examined the development of the sounds, - the development of pitch, of strength and duration. Then the relations of the sounds to activities and situations were tested in regard to their regularity. This led to the question about the function of the vocalizations.

The results obtained for the different species were in each case to be compared with one another. The types of sound in the individual species with the same names were at first considered to be hypothetically homologous; that they are homologous is to be proved in the discussion.

The production of the sounds is connected with certain structures of the respiratory organs: are thus changes in the physical data to be traced back to changes in the anatomical structures? In order to answer this question, it was necessary to clarify the mechanism of sound production and to trace the development of the organs for producing the sounds.

[p. 259]

In order to understand them more easily, the sound types and a few of their characteristic properties will be presented first, after which will be treated the anatomy, as usual.

1 . 3 . M a t e r i a l a n d m e t h o d

The investigations were carried out on a total of 46 animals of six species; this number can be divided according to the method of rearing as follows:

Table 1. Division of the animals investigated according to the method of rearing.

Species	By parents	By hand	With <u>Anas platyrhynchos</u>	As Kaspar Hauser 1.0.	Total
<i>Anser indicus</i>	2	11	2	-	15
<i>Anser caerulescens</i>	1	4	2	1	8
<i>Anser albifrons</i>	2	5	1	1	9
<i>Anser brachyrhynchus</i>	-	2	-	-	2
<i>Anser cygnoides</i>	-	3	-	-	3
<i>Branta canadensis</i>	3	5	2	-	10

Anser brachyrhynchus and A. cygnoides were not taken into consideration for the evaluation of the sounds, because the number of the animals investigated was too small. Dr. Fischer kindly put the tape recordings of the Kaspar Hauser animals at my disposal.

The geese that had been raised by their natural parents on Lake Ess were accustomed to my person and the recording instrument through feeding, so that observation free of disturbances became possible.

The goslings destined for hand rearing were incubated in an incubator. The groups to be reared were composed of goslings of different ages and species according to the number and hatching dates of the available eggs. During rearing the goslings had the maximum freedom of their own actions, that is, the author shared the life of the young geese until they became capable of flight. The fledged geese were still observed for about five hours per day.

As regards voice, the goose becomes mature only after the end of a second period of growth during the second year of life, that is, at an age of about a year and a half. Since only a few individuals could be

observed continuously for one and one-half years during the development of their voice, the period evaluated in this work amounts to 80 days per specimen, beginning on the day of hatching. Within this time the goose has completed its first period of development, it is able to fly and has moulted fully.

The vocalizations used for the comparison of species, especially those for the consideration of the physical parameters, were recorded under constant conditions with a Nagra III Telefunken recorder (tape speed 9 and 19 cm/sec). The microphone (Type MD 421) was held about 3 to 5 cm from the bill of the goose. To this must be added recordings in the [p. 260]

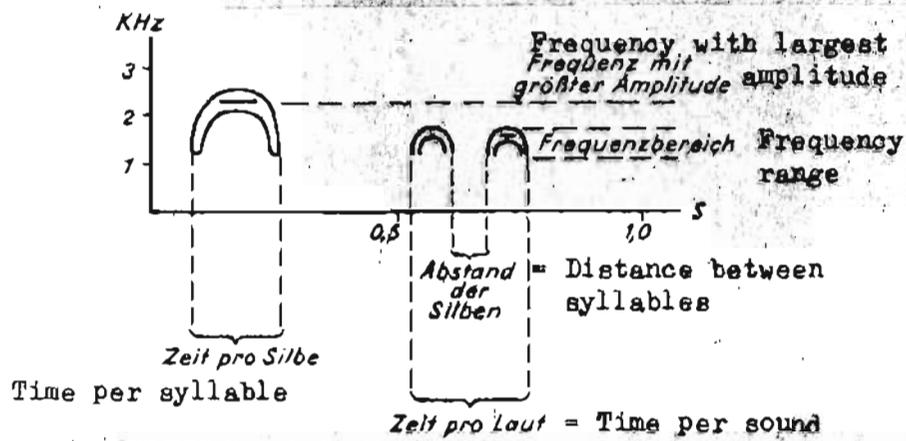


Fig. 2. The evaluation of the spectrograms.

open that were scattered through the day, with notes on situation and activities. Sound spectrograms were prepared from the recordings after the method of Schleidt (1964). They were analyzed according to frequency and time and the relative intensities were calculated; the absolute intensity was measured with a phonometer. In order to ascertain the correlation of certain sound types with characteristic movements, activities and situations, the tape recording notes were evaluated with the aid of a polygraph. The evaluation of the spectrograms is shown in Fig. 2.

The evaluation of the sounds by means of the spectrograms is a relatively coarse method, since the frequencies in the spectrograms used were traced at separations of 100 Hz and their width fluctuates with intensity. This can lead to distortions in the duration of the syllables. However, since all spectrograms were made in the same way, the errors of evaluation are probably distributed uniformly and they do not play a role during comparative inspection that would lead to erroneous results. The drawbacks are compensated by the gain of a new characteristic for the evaluation of the sounds, namely, their shape in the spectrograms.

All the following statements apply to all species and the entire time of observations, unless specific species are expressly referred to.

2. INTRODUCTION OF THE SOUND TYPES

2.1. Definition of the concept s o u n d

A tone is defined physically as a mechanical change in density of a medium with definite periodicity and velocity. The periodicity can be expressed in oscillations per time (1 Hertz [Hz] = 1 oscillation/sec), with a height of amplitude, the second power of which is proportional to the strength of the sound or intensity (measured in db). The velocity is constant for the medium in question (in air 330 m/sec). A sound consists very rarely of a pure tone; in general it is characterized by a certain ordered pattern of oscillations. An unordered chaos of oscillations is a noise. In addition to a certain number of oscillations a sound is defined by the number of overtones and its duration.

Alongside of the physical definition, I should like to introduce

impulse in
S. 510

a physiological: the term sound is to be applied to the voiced expression that is produced during an expiration.

The sounds of young geese are characterized by a multitude of features: the shape of a sound in the spectrogram, the data given in the physical definition, their connection with activities and situations and their function. One obtains a schematic arrangement of the sounds that appears to be valid not only for one species, one can rather establish similar relations for every species. I have designed as types those groups of sounds that can be distinguished from other sounds. These are: 1. multisyllabic sounds: trills, contact sounds, greeting.- 2. monosyllabic sounds: lamenting, weeping, warning, distress calls.- 3. noises: hissing, moaning, sneezing, clicks etc.

In dividing the sounds into multisyllabic and monosyllabic sounds, I follow the definitions of Tembrock (1964), Marler (1961) and Mulligan (1963):

Tembrock: single sounds

monosyllabic (short sounds) warning, weeping, lamenting

multisyllabic contact sounds, greeting (and trilling)

The definition of trilling has not been taken over from Tembrock (Tembrock had listed the trill under monosyllabic with changing impulse sequence), but from Marler (1961) and Mulligan (1963), since in the trill the individual syllables can in part be recognized distinctly.

Mulligan: note: a sound producing a continuous trace in the sound spectrograph

syllable: a simple or complex element that is serially repeated

trill: a consecutive series of similar syllables.

Notes: notes: basic units, each of which is one continuous vocal utterance. A single note might be modulated in frequency or amplitude,

syllables: notes, arranged in groups, to form more or less coherent units

trill: syllables, repeated consecutively two or more times.

2.2. Spectrograms for the introduction of the sound types

The spectrograms shown in Figs. 3 to 7 represent the sound types of a three-day-old individual of each of the species. The ordinate gives the frequency in Hz, the abscissa the time in seconds. The data [p. 261] given in Table 2 relate only to the fundamental tones.

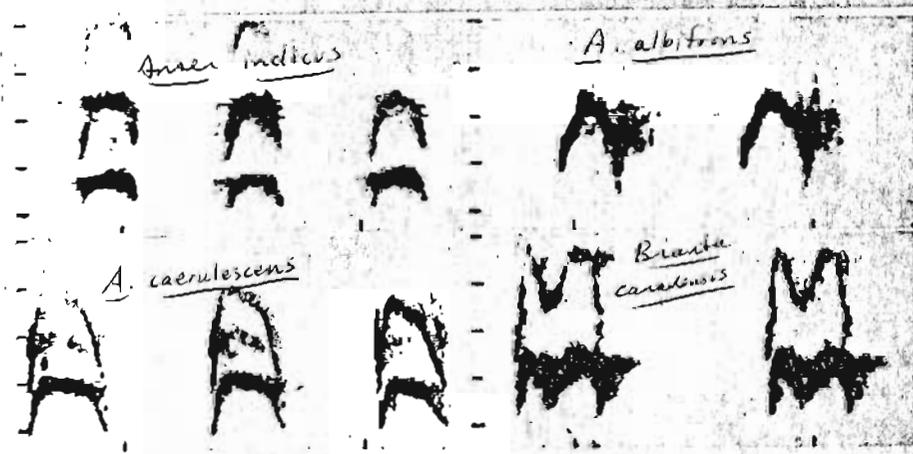


Fig. 3. Weeping.

Sound of weeping, Heinroth (1910); whistle of being deserted, Lorenz (1935); weeping, Fabricius (1951); distress call, Kear (1967)

Upper left: Anser indicus, right: A. albifrons, lower left: A. caerulescens, right: Branta canadensis.

Ordinate: distance between frequency marks is 1000 Hz, they begin with 1 kHz. Abscissa: distance between time marks is 0.5 sec.

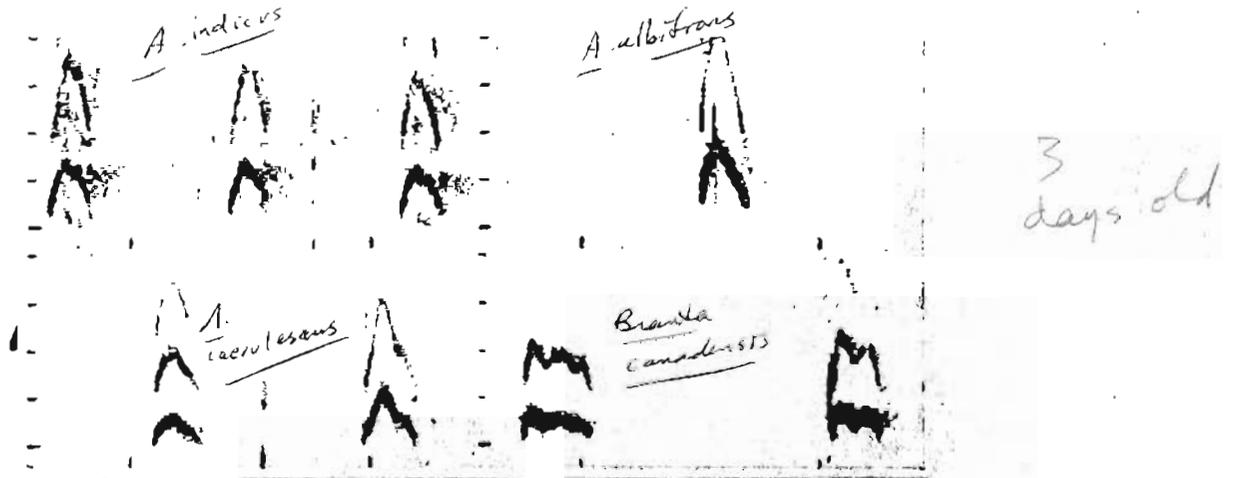


Fig. 4. Lamenting.
Lamenting, Lorenz, Fischer (orally). Upper left: *A. indicus*,
right: *A. albifrons*; lower left: *A. caerulescens*,
right: *B. canadensis*, Ordinate and abscissa as in Fig. 3.

[p. 262]

The warning sound has not been included in the sound types, since normally it is uttered only by geese that are able to fly; however, it can be triggered experimentally by decoys of birds of prey already at the age of one or two days (Fig. 8).

The triggering of the distress calls had the undesirable effect that afterward the animal was extremely shy of humans for a considerable span of time, which endangered the continuity of the observations and recordings. Distress calls were therefore not considered.

In addition to the two monosyllabic sound types there are missing in the developmental series the hissing and also the clicks, sneezing etc. The last-named are caused by diseases. As regards hissing, its characteristic feature, that is, that of a noise, is retained unchanged during the period of development. Clicks can appear during the last two days in the egg and during the first four or five days of life outside the egg; they are caused by an edema of the lungs.

The only instrumental sound produced by young geese is the tapping of the egg tooth against the egg shell.

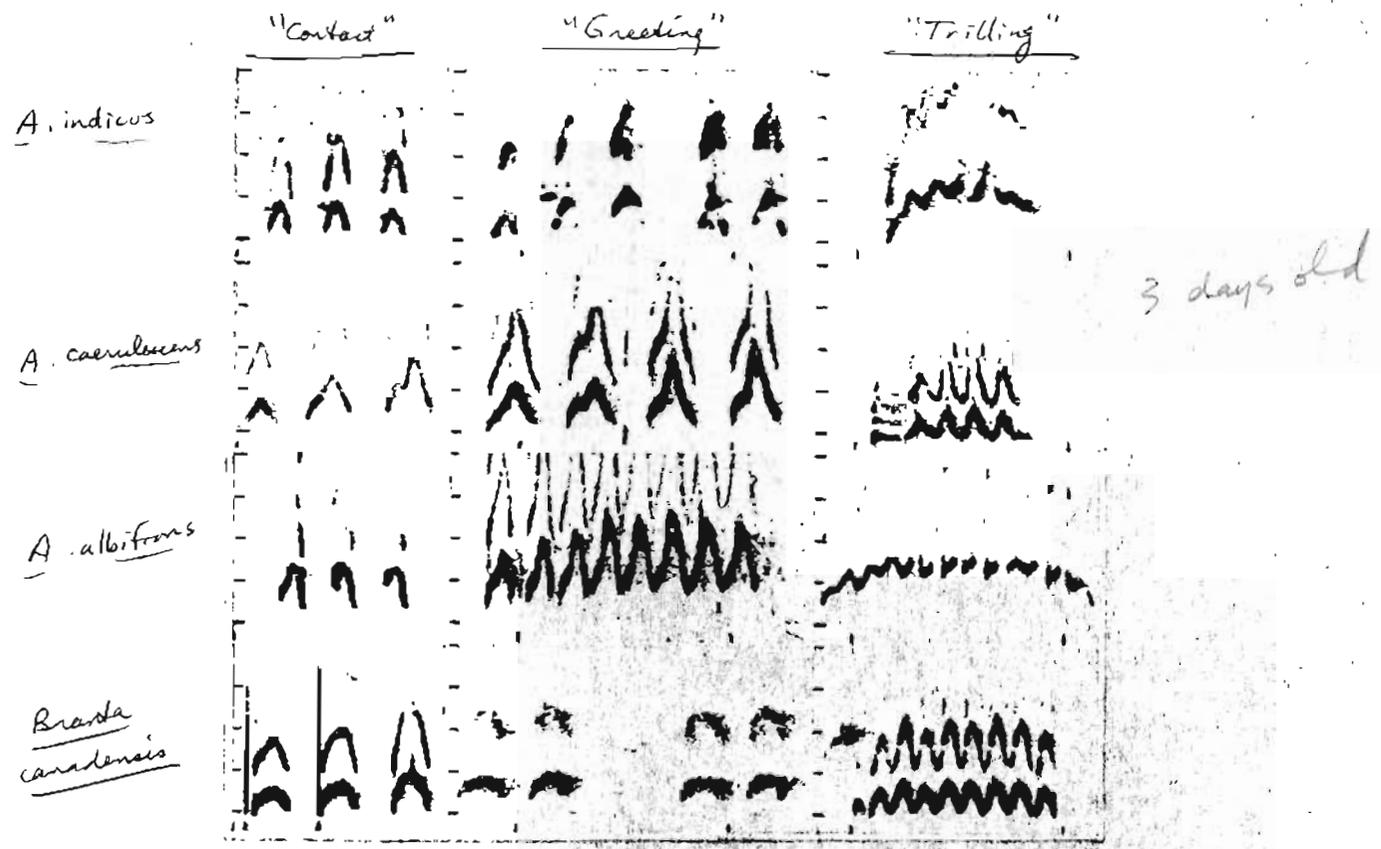


Fig. 5. Contact sounds (left column).
 Conversational sound, Heinroth (1910); contact sound, Heinroth (1924); calling note, Fabricius (1951); contact call, Collias (1962); vee-sound without neck stretching, Fischer (1965); pleasure call, Kear (1967). From upper to lower: *A. indicus*, *caeruleus*, *albifrons*, *B. canadensis*.

Fig. 6. Greeting (centre column).
 Greeting, Heinroth (1924); greeting call, Collias (1962); vee-sound with neck stretching, Fischer (1965), otherwise as Fig. 5.

Fig. 7. Trilling (right column).
 Sleeping sound, Heinroth (1910); trill, Fischer (1965); sleepy call, Kear (1967); otherwise as Figs. 3 and 5.

[p. 264]

3 . ANATOMY OF THE
 SOUND PRODUCING ORGANS
 3 . 1 . Introduction

Sounds are produced in birds as in mammals through special interplay of the breathing organs. Herlessaut in 1754 was the first to recognize that the organs that are made to vibrate in birds are not.

Table 2.

Species	Frequen- cy range Hz	Inten. frequ. Hz	Inten- sity db	No. syllab. /sound	Time/ sec	Spacing of sounds sec
Weinen Weeping						
<i>Anser indicus</i>	1080 - 2300	2150	47 - 55	1	0,14	0,20
<i>Anser caerulescens</i>	900 - 2250	2000	50 - 55	1	0,17	0,18
<i>Anser albifrons</i>	1375 - 3380	3100	45 - 50	1	0,165	0,21
<i>Branta canadensis</i>	1225 - 2700	2125	40 - 50	2	0,25	0,23
Jammern Lamenting						
<i>Anser indicus</i>	1150 - 2100	1760	35 - 50	1	0,12	0,37 unregelm. = irregular
<i>Anser caerulescens</i>	1190 - 2235	2050	45 - 53	1	0,08	0,15
<i>Anser albifrons</i>	1200 - 2850	2400	35 - 45	1	0,095	0,105
<i>Anser canadensis</i>	1630 - 2225	1975	30 - 45	1 - 3	0,16	0,47
Stimmföhlungsgeräusche Contact sounds						
<i>Anser indicus</i>	1000 - 1775	1600	30 - 40	1 - 5	0,085	0,095
<i>Anser caerulescens</i>	1125 - 1965	1815	35 - 45	1 - 4	0,11	0,06
<i>Anser albifrons</i>	1375 - 2675	2150	30 - 40	1 - 5	0,06	0,035
<i>Branta canadensis</i>	975 - 2075	1750	25 - 35	1 - 4	0,07	0,095
Grüßen Greeting						
<i>Anser indicus</i>	1300 - 2200	1835	35 - 45	2 - 5	0,08	0,085
<i>Anser caerulescens</i>	800 - 2100	1800	35 - 50	1 - 4	0,12	0,06
<i>Anser albifrons</i>	1475 - 3283	3000	35 - 45	2 - 10	0,085	-
<i>Branta canadensis</i>	1050 - 2125	1825	30 - 45	2 - 3	0,12	0,035
Trillern Trilling						
<i>Anser indicus</i>	1375 - 2750	2200	25 - 40	3 - 7	0,05	-
<i>Anser caerulescens</i>	950 - 1925	1850	30 - 40	3 - 6	0,07	-
<i>Anser albifrons</i>	1430 - 2880	2850	25 - 35	3 - 13	0,05	-
<i>Branta canadensis</i>	900 - 1900	1850	25 - 35	3 - 8	0,07	-
Warnlaut Warning sound						
<i>Anser indicus</i>	1475 - 2850	2625	50 - 55	1	0,10	-

3 days old

Fig. 8. Warning sound of *A. indicus*.
Otherwise as Figs. 3 and 5.

the homologues of those in mammals. He also knew that in birds one has to look at the caudal end of the trachea and not at the cranial end when searching for the vibrating structures. He also supposed that the free suspension of the trachea, syrinx and bronchi in the saccus clavicularis that is accessible from all sides plays a decisive role in the production of sound.

Rüppell (1933) has clarified the fundamental mode of operation and the significance of the s. clavicularis and of the membranae tympaniformes and has elucidated the acoustical relations between trachea and syrinx through his work on models and his blowing experiments.

Sutherland (1965) investigated the relations of size and elasticity of the m. tympaniformes and of the shape of the trachea to the pitch and intensity of the sounds in two subspecies of A. saerulescens.

* Work with stroboscope and highspeed camera (Paulsen 1967) finally made possible the observation of the vibrating s. tympaniformes. The opinions of the individual authors in regard to the mechanism of sound production are treated in the discussion about the relation of the anatomical findings to sound production.

3 . 2 . Description of the organs

The spaces, organs and muscles that are participating in sound production are fundamentally the same for all species. They become functional at the moment when the bill of the gosling penetrates into the air space of the egg, that is, about 72 to 80 hr before hatching. Consequently they change according to the laws of growth.

The description refers above all to animals capable of flight and of an age of between 80 and 135 days, that is, to that stage at which

was concluded the observation of the sound development.

3.2.1. Trachea

The trachea begins at its cranial end with the larynx, which is formed by the thyroid and cricoid cartilages and the extension of the former; it can be opened and closed by the musculi apertor et sphincter laryngis. The trachea then continues caudad as a fully closed tube that is stiffened by cartilaginous rings. Its inner diameter diminishes to a point about half-way along its length, then increases again to reach its maximum at about three-fourth of its length; from there on it is reduced again as far as the beginning of the bulla, which is formed by the last four or five caudal cartilaginous rings. Loop formations of the trachea or special modifications of the bulla that are found in many other anatids are lacking in geese.

lashed lateralis

For more than nine-tenths of its length the trachea is accompanied by the paired musculus trachealis that originates at the thyroid cartilage and diffuses above the bulla in the surface of the trachea. It can actively shorten the trachea, which becomes extended passively when the neck is stretched out. A further pair of muscles begins at the dorsal origin of the coracoid and is inserted after a U-shaped course at the cranial side of the insertion of m. trachealis, where it diffuses into this. A. indicus and albifrons possess in addition a second pair of muscles, which is inserted at the cranial side of the first pair and which originates at the dorso-cranial margin of the sternum. These pairs of muscles change the inner diameter of the trachea.

Table 3 shows the length and diameter of the trachea, the length of m. trachealis and the places of insertion of musculi ypsilon-trachealis.

The percentage proportions of length of trachea to length of m. trachealis and to the branching-off of m. ypsilo-trachealis and the ratio of largest to smallest inner diameter of the trachea appear to be constant for the species (also during development).

3.2.2. Syrinx

As syrinx is designated the region that is situated between the caudal end of the trachea and the bronchi, which in the geese is formed by two pairs of cutaneous membranes, the membranae tympaniformes. The external sides of each pair, the m. t. externae, extend between the first and second hemi-rings of the bronchi; the first hemi-ring is closely connected to the last tracheal rings that are fused into the bul- la. The m. t. internae are fastened cranially to the flange, which is formed in the median plane of the trachea by the last tracheal ring; laterally they are connected at an acute angle with the m. externae; caudally they are bordered by hemi-rings of the bronchi. The surfaces of the membranes bulge out internally towards the m. externae, thus narrowing the lumen between the membranes. Medio-caudally they are connected with each other by the bronchidesmus, which is more or less strongly developed. The bronchidesmus can be shaped variously, as a narrow bridge or a longer fusion between the bronchial branches. The space enclosed by the m. t. internae, the bronchidesmus and the flange is called foramen interbronchiale. [p. 265]

In the geese no musculature was found in the region of the syrinx. In Fig. 9 the differences in the species investigated are shown. Fig. 9 and Tables 4 and 5 show that there are several types of syrinx in adult geese.

Table 3. Relation of the length of the trachea to the length of the musculus trachealis and the branching-off of the musculus ypsilon-trachealis and inner diameter of the trachea and relation of largest to smallest inner diameter (all data from freshly killed animals).

Length trachea cm	Length <u>muscu- trache- alis</u> cm	Length trachea/length <u>m. tra- chealis</u> per cent	Length branch <u>m. yps. trach.</u> cm	Length <u>m. y. tra- chealis</u> per cent	Ins. dia- meter trach. mm	Relation max./min. inside diam.
<u>Anser indicus</u>						
8,6	8,1	94,0	7,55	88,0		
18,9	17,6	93,5	16,1	85,0	5,5	1,35
			16,9	89,0	2,8	
28,0	26,2	94,0	23,7	85,0	9,5	1,90
			25,0	89,0	5,0	
32,0	30,1	94,0	27,2	85,0	12,0	1,85
			28,4	88,5	6,5	
<u>Anser caerulescens</u>						
10,3	9,4	91,0	8,5	82,0		
20,2	18,2	90,0	16,5	81,5	9,5	1,35
					7,0	
40,2	37,2	92,5	33,8	84,0	10,05	1,45
					7,25	
<u>Anser albifrons</u>						
30,0	28,3	94,0	26,2	87,0	9,5	1,95
			27,2	90,0	5,75	
<u>Branta canadensis</u>						
11,0	10,25	93,0	9,5	86,0	3,0	1,44
					4,3	
13,5	12,0	90,0	11,3	84,0	3,8	1,45
					5,5	
42,6					11,8	1,62
					7,25	
46,3	43,1	93,0	42,0	90,6	13,0	1,53
					8,5	

(a) in the male both membrane surfaces are of about the same size; in the female the inner surfaces ^{etm's} are much larger than the outer; the bronchidesmus is long (between 0.7 and 1.0 cm in adult animals). Sexual dimorphism appears to exist not only in the size of the m. t. externae, but also in the size of the volume of the saccus clavicularis; the males having a smaller volume than the females. The species that belong to this group, A. albifrons, brachyrhynchus and fabalis, show as



adult birds a distinct sexual dimorphism in the voice, the sounds of the
ganders being substantially higher in pitch than those of the females. [p. 266]

(b) The m. tympaniformes internae are very much longer than the m. t. externae, they are connected by a very narrow cutaneous bronchidesmus and extend almost as far as the entrance of the bronchi into the lungs. The size of the membrane does not differ significantly in the sexes. There is no dimorphism in the voice. To this type belong A. caerulescens, indicus, anser and B. canadensis.

(c) I did not succeed in finding super-long m. externae in the specimens examined, which are mentioned by Stresemann in B. canadensis; however, the m. externae were subdivided beginning at the third bronchial hemi-ring. Presumably my investigations were carried out on another race; B. canadensis has, of course, been split into a number of races.

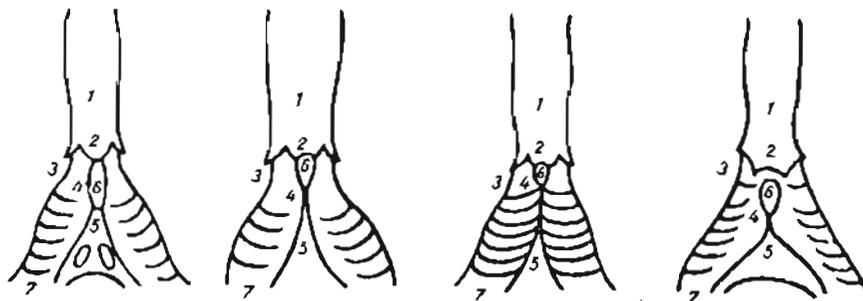


Fig. 9. Syrinx. Comparison of the four species; from left to right: A. indicus, caerulescens, albifrons, B. canadensis. (1) Trachea, (2) bulla, (3) membranae tympaniformes externae, (4) m. t. internae, (5) bronchidesmus, (6) foramen interbronchiale, (7) bronchi.

[p. 267]

3.2.3. Bronchi

Bronchi is the name of the paired tubes that attach caudad to the m. tympaniformes and lead to the lungs. The bronchi are distinctly separate from the m. t. internae only in those species in which the membrane is relatively short and limited by a cartilaginous ring, after

Table 4. Relations between length of trachea, size of surface of the membrane and the ratio of m. t. externae to m. t. internae.

Species	Length of trachea cm	Surface of <u>m. t. internae</u> mm ²	Surface of <u>m. t. externae</u> mm ²	Ratio <u>internae/externae</u>
<i>Anser indicus</i>	8,6 ♂	5,6	3,78	1,48 : 1
	10,2 ♀	8,9	4,58	1,8 : 1
	18,8 ♂	60,0	21,0	2,85 : 1
	28,0 ♀	182,0	55,0	2,95 : 1
	32,0 ♂	247,0	70,0	3,5 : 1
<i>Anser caerulescens</i>	10,3 ♀	12,5	7,0	1,78 : 1
	20,2 ♂	71,5	26,7	2,67 : 1
	24,0 ♂	84,0	48,0	1,76 : 1
	38,0 ♂	250,0	156,0	1,5 : 1
	40,0 ♀	288,0	168,0	1,7 : 1
<i>Anser albifrons</i>	30,0 ♂	88,0	77,0	1,14 : 1
	30,0 ♀	168,0	63,0	2,56 : 1
<i>Anser fabalis</i>	37,8 ♂	77,0	57,7	1,32 : 1
	37,8 ♀	92,5	47,5	1,95 : 1
<i>Branta canadensis</i>	11,0 ♀	19,5	8,0	2,45 : 1
	13,5 ♂	38,5	18,5	2,05 : 1
	42,6 ♂	290,0	156,0	1,88 : 1
	46,3 ♀	290,0	168,0	1,66 : 1

Table 5. Length of bronchidesmus*.

Species	<u>Bronchidesmus</u> length of fusion	Species	<u>Bronchidesmus</u> length of fusion
<i>A. albifrons</i>	1,0 cm	<i>A. anser</i>	0,5 cm
<i>A. brachyrh.</i>	0,7 cm	<i>A. caerulescens</i>	0,2 cm
<i>A. fabalis</i>	0,8 cm	<i>A. indicus</i>	0,2 cm

* In addition to my own preparations some specimens from the State Collection Heinroth and the collection in Slimbridge (England) have been used in the preparation of Tables 4 and 5.

which at least six cartilaginous rings follow until the entrance into the lungs and that have a long bronchidesmus (*A. albifrons*, *brachyrhynchus*, *fabalis*). In the other species (*A. indicus*, *caerulescens*, *anser*, *B. canadensis*), the m. t. internae reach barely as far as the entrance

into the lungs (only the last extrapulmonal bronchial ring forms their boundary here); one might designate perhaps as bronchial region of the m. t. internae the area following the point of fusion of the two membranes. In the species named first, the entire tube is reinforced by cartilaginous rings, in the other species in each case it is only the outer sides of the bronchi that are stiffened by arcs of cartilage, whereas the inner sides that are facing each other are formed by the elongated m. t. internae.

At the beginning of the bronchi or of the bronchial region, the tubes are enlarged to the mean internal diameter of the trachea to which they pertain. The bronchi then contract to about 40 per cent of this diameter at the entrance into the lungs. The number of cartilaginous rings or arcs is subject to individual fluctuations, in addition, the number can vary between the two bronchial halves.

3.2.4. Air sacs

The air sacs are called expiratory or inspiratory according to the manner in which they are supplied with air.

Expiratory unpaired saccus clavicularis:

It surrounds the upper breast space. Its walls extend cranio-laterally along the arms of the clavicle to the shoulder girdle and cervical vertebrae and they form, while excluding the oesophagus, a cover that separates the neck from the thoracic space. This cover is pierced by the trachea and can be inflated. The trachea lies loosely on this cover from the sternum to where it is fastened to the cervical vertebrae. Laterally the saccus reaches as far as the lungs, caudad as far as the heart, dorsally the sternum forms its boundary. Trachea, syrinx and bronchi, as

well as the aorta and the large arteries that branch off towards the head and arms pass through the interior space of the s. clavicularis, where they are covered by the mucous epithelium of the saccus and suspended freely from the musculi ypsilo-trachealis. The air canals providing ingress into and egress from the s. clavicularis branch off the ventral bronchi of the lungs and connect to the saccus closely below the point of egress of the arteria clavicularis.

Inspiratory air sacs, sacchi thoracales and abdominalis:

The paired sacchi thoracales adjoin laterally the s. clavicularis, with which they are not connected directly, and extend along the ribs.



Fig. 10. Upper part of the saccus clavicularis of A. indicus. Left without, right with air filling.

The feed canals branch off the main bronchus, the exit canals connect to the ventral bronchus. The paired sacchi abdominales, which consist of a series of bulges, extend through the open spaces of the ventral region. Their feed canals also branch off the main bronchus and the exit canals connect to the ventral bronchus. The air sacs are not interconnected. The exchange of air always takes place through the lungs.

[p. 268]

Here have been mentioned only the most important air sacs. Measurements of the volumes of the air sacs have been planned. It is not yet known unambiguously how the flow of air to the sacs is regulated.

Some of the authors (Bernd, Meise, Stresemann) report check valves, others (Rüppell) doubt the existence of valves. It is true, these authors do not specify the species. My investigations did not provide any evidence of valves in geese.

Like the syrinx, the air sacs do not possess a musculature of their own. The inspiratory air sacs are collapsed or inflated through muscles of breast, ribs and venter. The most important are: musculi intercostales, m. obliqui internus et externus, m. transversus. The expiratory air sac is being filled during expiration and during the production of sounds with the air that is pressed out from the inspiratory air sacs, as far as the air does not escape through the bronchi.

3 . 3 . D e v e l o p m e n t

The general development of the animals is represented by the increase in weight with advancing age in Figs. 11a to d. A. albifrons, caerulescens and B. canadensis show a rate of growth that is about the same and amounts to 60 to 64 g per day (Figs. 11b to d). In contrast, A. indicus grows only by about 40 g per day (Fig. 11a). This might be [p. 269] affected by the normal geographical latitude of the breeding places. A. indicus breeds between the 25th and 50th parallel in Tibet and Mongolia, whereas albifrons breeds in northern Scandinavia and Siberia and caerulescens and B. canadensis breed in Greenland, northern Canada and Alaska, that is, north of the 65th parallel. The arctic species develop faster than the Central Asiatic A. indicus. The two most northerly species (albifrons and caerulescens) attain a pause in growth at about 35 to 40 days, they are able to fly a few days later; indicus attains the pause in growth with 50 days and is able to fly at about 55 days. B. canadensis

grows until about the 60th day, but can fly already a few days before that. In all species a second phase of growth begins in the second spring of their life.

The figures cited refer to healthy, normally developed goslings. Sexual dimorphism could be found during the first period of growth only in B. canadensis, but it could not be established that it is significant with the amount of material available.

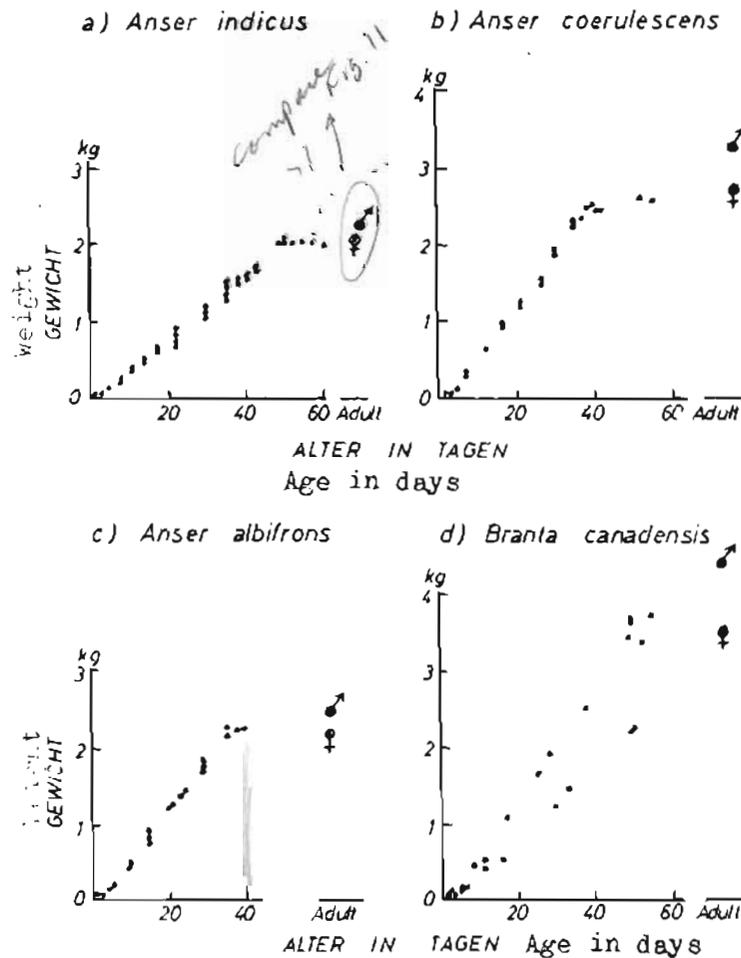


Fig. 11. Relationship between age and body weight. The points correspond to single measurements. The points marked with sex symbols represent the means for five adult animals each.

Fig. 12 shows the relationship between weight increase and longitudinal growth of the trachea. Apparently, the length of the trachea

does not increase isometrically with the weight. However, tracheal growth appears to be weight dependent in the same proportion in all species of Anser. Values relative to tracheal length can thus be compared between individuals of the same weight independently of species and age.

not expected!
Should plot $\sqrt[3]{\text{weight}}$ vs. tracheal length

of course not
not need GLM
age as covariate

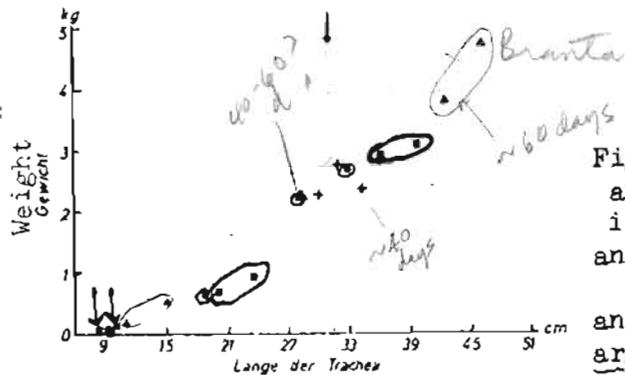


Fig. 12. Relationship between weight and tracheal length. The points are individual values of freshly killed animals. The corresponding values for the size of the membrane in these animals are presented in Fig. 13. The arrow indicates the beginning of the breaking of the voice.

This is screwed up. Check out max. values for indices Fig 11a, for example.

● *Anser indicus*, ■ *A. caerulescens*, + *A. albifrons*, ▲ *Branta canadensis*

Fig. 13 shows the relationship between tracheal length and the size of the membranae tympaniformes. The data from A. indicus as well as the development of the frequencies indicate that the m. tympaniformes continue to grow after the longitudinal growth of the trachea has ceased.

When is that?

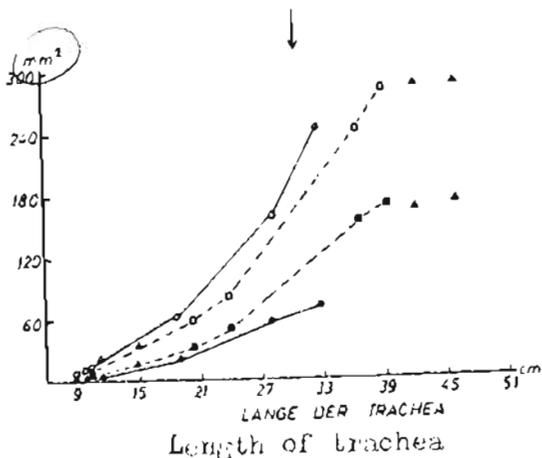


Fig. 13. Relationship between tracheal length and the size of the surface of the membranae tympaniformes in:

A. indicus
○ Membr. tymp. int.
● Membr. tymp. ext.
A. caerulescens
□ Membr. tymp. int.
■ Membr. tymp. ext.
Branta canadensis
△ Membr. tymp. int.
▲ Membr. tymp. ext.

Other explanations as in Fig. 12.

[p. 270]

Unfortunately, no data for this are available. As is shown by Table 4, there are considerable differences in the absolute measurements of the surfaces as well as in the proportions of the m. t. externae to the m. t. internae in the individual species. The pair of membranes diverge most

Why not $\sqrt{\text{surface area}}$?

strongly in regard to their surfaces in A. indicus and less strongly so in caerulescens and B. canadensis. A sexual dimorphism appears to be present only in albifrons in regard to the size of the m. t. internae. The vocal dimorphism in albifrons develops only after the fifth month. At this time the growth of the trachea is completed, but not that of the membrane.

The effect on the physical parameters of the sounds that is exerted by the growth in length and width of the trachea will not be presented until the discussion of the parameters.

4 . M E C H A N I S M O F S O U N D P R O D U C T I O N

4 . 1 . M e t h o d

The production of the sounds was observed on the living animal, but it was also investigated through blowing experiments under different conditions on the dead animal (in A. albifrons and B. canadensis only in adult individuals, in other species also in goslings). The data on living animals were obtained in part through the evaluation of photographs, in part through direct observation of very tame geese, which permitted touching with the hand, without being disturbed. This made it possible to follow by touch the inflation and deflation of the air sacs during the production of sounds.

The blowing experiments on dead animals were carried out according to the method of Ruppel. A plastic tube of 5 to 9 mm diameter was inserted through an opening that was kept as small as possible into one of the abdominal or thoracic air sacs. It was possible to produce sounds through blowing with the mouth or with compressed air. The spectrograms of these sounds were then examined in detail. Changes in the air pressure

in the individual air sacs could be produced either through opening of a further air sac and additional blowing or through loading of the inflated air sac with suitable weights. After some practice it became possible to produce artificially all sound types, with the exception of trilling and hissing. In order to investigate the effect of the length of the trachea, this was freed and repeatedly shortened by 1 or 2 cm and then blown.

4 . 2 . P r o d u c t i o n o f t h e s o u n d s

The apparatus for the production of sounds is a part of the respiration apparatus. The production of a sound is thus connected correspondingly intimately with respiration and this will therefore be described first.

Inhalation

When the costal bows are being lifted up, the thoracic and abdominal air sacs become dilated, the air streams through the trachea and bronchi into the lungs and into the inspiratory air sacs. At the same time the air is sucked from the expiratory air sacs and transferred to the inspiratory air sacs by way of the lungs.

Exhalation

During exhalation the ventral muscles press a small part of the air from the inspiratory air sacs through the lungs into the expiratory air sacs, while a larger part flows through bronchi and trachea to the outside. During normal breathing one can see movements of the thorax and the ventral space, the anterior part of the breast remains almost motionless. The air contained in the body of a bird can be moved from the

expiratory air sacs to the inspiratory ones in the manner of coupled bellows, without the necessity of taking in new air from the outside.

Vocalization

When sounds are to be uttered, the air in the inspiratory air sacs is pressed suddenly and under high pressure into the anterior body of the bird; the saccus clavicularis becomes filled with air, it bulges out (Fig. 14) and exerts ^{inward} pressure on the membranæ tympaniformes. At the

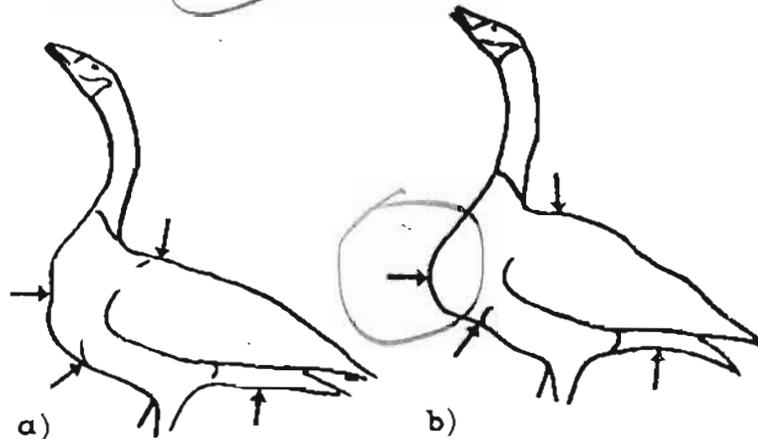


Fig. 14. Branta canadensis. (a) Contours of an adult animal during inhalation, (b) during sound production. The arrows indicate the parts that change (drawn after photographs).

same time the body of air flowing out from the bronchi impinges on the tensioned membrane, causes it to vibrate and thus produces the tone. Thus two pressure components have to act simultaneously on the membrane in order to start it to oscillate: an "external" pressure, which is provided by the confined space of the s. clavicularis and an "internal" pressure, that is, the pressure of the exhalation stream. The relationship between the "external" and "internal" pressures will be defined below. According to Ruppell the effect of the external pressure can be generated by an artificial pressure chamber, or, as has been shown by Paulsen, it can be imitated by stretching by hand. The effect of the external pressure,

namely, the reinforcement of the membrane tension, can, however, not be produced solely by the tracheal musculature, as will be shown in the following discussion.

No inspiratory sound production is known in geese; in contrast to this, inspiratory sound production is, however, found in the Oscines.

4 . 3 . F u n c t i o n o f t h e s a c c u s c l a v i c u l a r i s

The discussion regarding the function of the s. clavicularis is based on the following points of view: Herissaut (1753) and Rüppell (1953) see in the position of the syrinx in the clavicular air sac "... the physiological basis and prerequisite for the special kind of sound production in the vocal apparatus of the birds (Rüppell, p. 450). Both Rüppell and Herissaut opened the s. clavicularis in the living animal and in objects used for artificial blowing, whereafter the voice of the animals disappeared, it reappeared after closing the opening. I have repeated this experiment with the same result. The clinical history and the findings at [p. 272]
dissection of two experimental animals show similar results: the birds suffering from acute diseases of the respiratory organs became mute during the course of the disease. They did not regain their voice before death. It appeared to be characteristic that the movements of the breast shown in Fig. 14 were not seen during the well-recognizable attempts at vocalization and that breathing became very shallow and rapid. Dissection showed that the ventral bronchi and other parts of the lungs, as well as the s. clavicularis and the sacci thoracales were filled with a secretion that obstructed the inlet and outlet canals. The disappearance of the voice and its restoration is thus directly connected with the air

pressure in the s. clavicu-
laris. The findings and the direct observations
on the living bird can thus be interpreted to show that during vocaliz-
ation a sudden rise of pressure in the s. clavicu-
laris tensions the m.
tympaniformes sufficiently for sound production.

Although Rüppell assumed that the air pressure in the s. clavic-
ularis has an effect on the sound production, he did not develop precise
ideas about the mechanism of action. He believed that changes in the ten-
sion of the membrane were caused less through what I have called the "ex-
ternal" pressure, that is, the pressure in the s. clavicu-
laris, but
rather through an increase in the exhalation current in the bronchi,
that is, through an increase in the "internal" pressure and likewise
through the musculature of the syrinx and trachea. Paulsen (1967), on
the contrary, believes that the muscles of the syrinx and trachea alone
cause the tension: "in the living animal this tension is produced by
tracheal and bronchial trains of muscles. In addition to this, a certain
overpressure in the s. clavicu-
laris could certainly affect the tone prod-
uction favourably" (p. 88). Sutherland is of the same opinion.

If one continues along the lines of Rüppell's and Paulsen's
reasoning, one has to imagine that the shortening of the trachea exerts
a pull on the membrane, in order to produce the tension that is necessary
for sound production.

For shortening of the trachea one can consider only the paired
longitudinal m. trachealis (see also description of the trachea, p. 14).
The place of insertion of the m. yps.-trachealis on the trachea points
in the direction of the bronchi; furthermore, it runs in a latero-ventral
direction; its contraction would shift the trachea ventrad, as well as
change its inside diameter. The work of this pair of muscles as well as

that of the second pair that branches off from the trachea farther cranially would probably be without importance for obtaining a sufficient tension of the membrane.

Finally, no bronchial muscles were found in the species of geese investigated (which were used as a basis also by Paulsen and Sutherland). The m. trachealis alone would thus have to provide a sufficiently high tension of the m. tympaniformes. That its effect does not suffice for this is evidenced by the loss of the voice in the living animal when the s. clavicularis has been opened or has become unable to function for some other reason; it is also evidenced by the stress attitude that must be assumed by goslings during the uttering of high-pitched or of very loud sounds. Paulsen carried out his experiments with trachea and syrinx preparations outside of the air sac, the necessary tension was obtained by artificial stretching of the preparation. He reports: "in all experiments only one of the two vocal organs of the syrinx was in action. The air streamed through the other without moving the membrane. On the sounding side it was necessary to displace the outer membrane slightly medially by finger pressure, so that the inner could vibrate at all" (p. 91). The effect of the air pressure in the s. clavicularis could correspond in some ways to the shift of the outer membrane by finger pressure.

On the basis of the arguments against a substantial effect of the tracheal musculature cited above and of the above experiments and my own observations on the living animal, I am of the opinion that the air pressure in the s. clavicularis produces the tension in the membrane, that is, at the moment of sound production through the compression by the ventral musculature and the impact of the air in the anterior body of the bird caused by this.

In the preceding discussion only the production of the tension in the membrane that is required primarily for sound production has been considered. At the instant of sound production it is, however, possible that a few of the components of the sound-producing apparatus affect the nascent sound. The effect of these components will be described in the following chapter.

4 . 4 . A r t i c u l a t i o n

The articulation of the nascent sounds can be affected by the following factors: oscillation of the airpressure in the air sacs, position of the larynx slit, position of the larynx and the root of the tongue, amount of bill opening. It is not possible to determine the priority of one factor or the other, when several are involved. The monosyllabic sounds (lamenting, weeping, later distance call, sounds at departing and taking wing) are being articulated only by the fluctuation of airpressure in and the extent of filling of the air sac. Bill and slit of larynx are opened widely; they remain open also during the pauses.

During the production of the contact sounds and sounds of greeting one can feel in the air sacs an oscillation in time with the syllables, probably produced by a corresponding rhythmical brief closing of the larynx slit. A. indicus has the bill half open during the contact sound, all other species keep it almost closed. During greeting the bill is wide open in all species.

During the sound of trilling a weak oscillation of the air sacs can be noticed and one can see a vibration of the angles of the bill (the musculi levator et retractor anguli oris elevate and lower the bill angles), the bill itself is closed.

During hissing the air stream follows the normal pathway of exhalation; there is thus no strong rise in the pressure in the s. claviculalis and there are no regular oscillations of the m. tympaniformis. Rather, the hissing is produced in the space of bill and mouth: the path of the air stream is constricted through contraction of the musculi hyo-mandibularis transversus and mylohyoideus that press tongue and larynx against the gums; thus are formed lateral slits that cause the formation of the vortices during hissing. The tongue may be retracted more or less strongly. The bill is wide open.

Hüppell surmised: "the articulation of the sounds, that is, the generation of certain accentuated sound configurations is, however, not affected by the space of mouth and bill and restricted completely to the processes in the syrinx" (p. 526). He reported that a cock could still crow after removal of the larynx and he regarded this as support for his opinion. I presume that geese without a larynx may well be able to produce monosyllabic sounds, but that in the articulation of multisyllabic sounds, especially during trilling, the larynx slit also plays a role.

The manner of articulation, as well as the production of tension in the membrane remains invariably the same in all species during the course of development.

[p. 274]

5 . D E V E L O P M E N T O F T H E V O C A L I Z A T I O N S

5 . 1 . R e p r e s e n t a t i o n i n t h e s p e c t r o g r a m

Since the shape of the spectrogram depends on the parameters of a sound that will be treated in the following, I shall here mention

only briefly the characteristic features: range of frequencies of the sound or syllable, inclusive of the overtones and the duration of the sound.



Fig. 15. A. albifrons, development of the weeping sound. Age in days, top to bottom: 3 days, 24 days, 31 days, 40 days (distance call), 44 days (lamenting).
[Ordinate and abscissa as in Fig. 3]



Fig. 16. B. canadensis, development of the weeping sound. Age in days, top to bottom: 3 days, 30 days, 38 days, 77 days (distance call and lamenting), 80 days (distance call in flight).

The spectrograms for one species each show the sounds of one individual for both the sound types depicted.

5.2. Development of the individual physical parameters

5.2.1. Frequency

If one plots the most intensive partial tones separated

according to sound types against time, one obtains families of curves, the tendencies of which are similar (Figs. 20, 21). The values of the frequencies do not show a continuous drop, as might be expected theoretically on the basis of the relation of length of trachea to frequency (Fig. 22). They are rather grouped around several maxima and minima [p. 275]

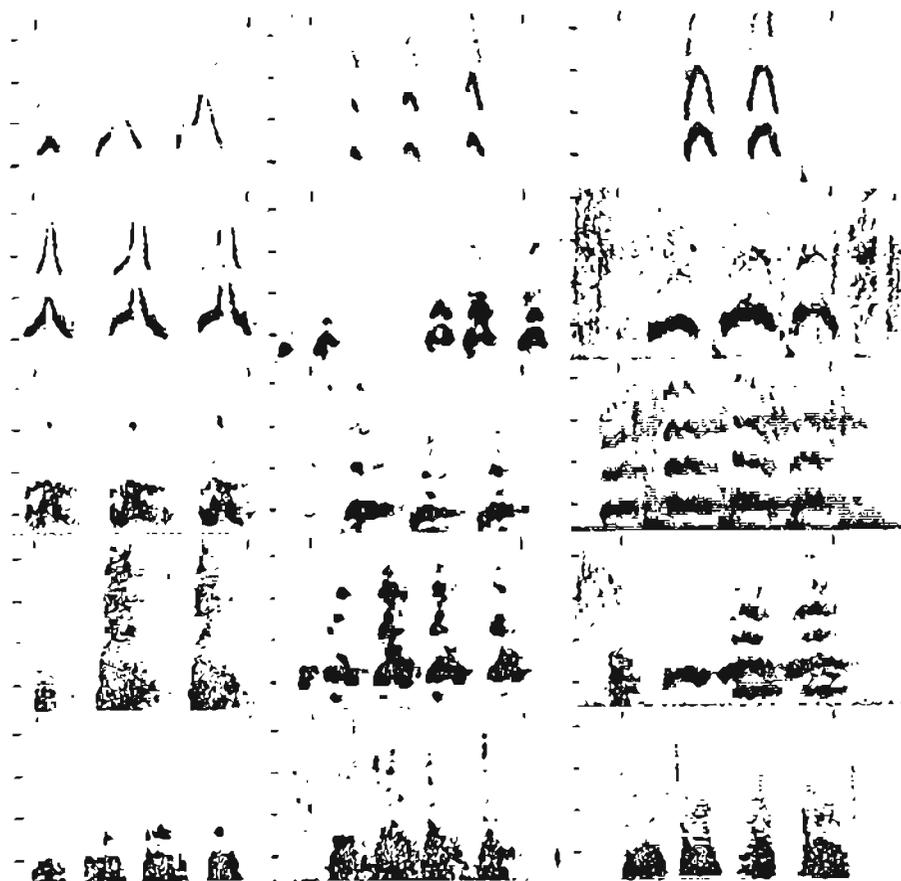
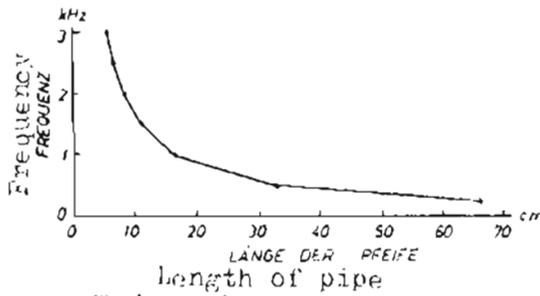
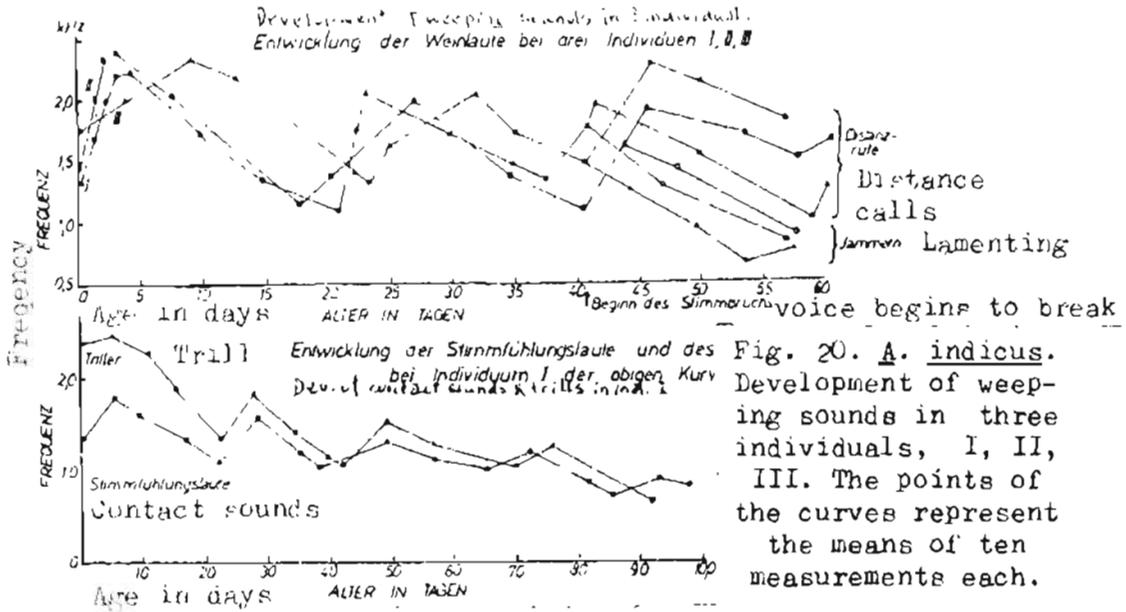


Fig. 17. (Left column), A. caerulescens, development of the contact sound. Age in days, top to bottom: 1 day, 9 days, 45 days, 140 days, 2 years and 5 days.

Fig. 18. (Centre column), A. indicus, development of the contact sound. Age in days, top to bottom: 3 days, 41 days, 60 days, 70 days, 100 days.

Fig. 19. (Right column), B. canadensis, development of the contact sound. Age in days, top to bottom: 1 day, 28 days, 49 days, 77 days, 1 year and 21 days.

[Ordinate and abscissa as in Fig. 3.]



during the first phase of growth. The sounds in the eggs show the first maximum, the rise to the third maximum appears with the end of the first phase of growth, the appearance of the first kinds of behaviour with a sexual orientation and the breaking of the voice, which is especially distinct in the weeping sounds. The steps in the pitch of a tone are synchronous in all sound types of a species. According to Rüppell, the frequency values can be explained by the relation between syrinx and trachea. He compares the sound production in birds with that in an open pipe; syrinx and trachea are described as a closely coupled system, in which the *m. tympaniformes* represent the vibrating tongue and the trachea represents the resonator.

When in such a system the size of the vibrating tongue is altered, with the length of the resonator remaining constant, that is, when the m. tympaniformes grow, then the frequency of the tone generated will drop and in case of resonance will revert in each case to the natural vibration of the resonator. The relation between maximum and minimum frequency moreover drops in the ratio of integers, 1:2, 2:3, 3:4, 4:5 etc. The magnitude of the frequency range as well as the numerical value of the ratio are dependent on the damping; the greater the damping, the smaller become the steps between tones. If, in addition, the resonator is being lengthened, that is, the trachea also grows, the natural oscillations of both systems change. The curve that then connects the values of the pitch of the tones will show occasionally an irregular pattern of tone steps; this depends on the relation between the growth of the components of the system and shows a general tendency to a drop in frequency.

The first discontinuity in the frequency occurs a few days after hatching. Because the damping in very young goslings might be very great (it is dependent on the inner diameter, the shape, the elasticity and the moisture content of the trachea), the first step in the resonance [p. 277] will not be an octave, but will have a smaller numerical ratio. Actually the ratio for the curves of the weeping sounds in Fig. 23 is 2:3 in A. indicus, 3:4 in caeruleescens and B. canadensis, 4:5 in albifrons. It is not possible to ascertain reliably the numerical ratio for the subsequent resonance step in all individuals, because the individual measurements had intervals of three to four days between them that were too large to allow to hit exactly the minima and maxima; the third resonance step shows in some species the value of an octave.

Sound types

Monosyllabic sounds

Beginning in the region of the third minimum, the curves of the weeping sounds in all species diverge from those of the other sound types. The weeping sounds show only little scatter in the height of the frequency as well as in the shape of the spectrogram until the third minimum. As is shown by the spectrogram and the physical parameters to be discussed later, however, they then split up into three lines of sound: the first remains at the beginning still at the value of the third minimum, it then makes the tone steps that belong into the normal sequence of the weeping sound; the second rises to the third maximum and drops slowly with advancing age; the third is an intermediate product between the other two sequences and appears only during the short temporal transitional phase that is characterized by the breaking of the voice. The first sound sequence that remains on the minimum proves to be identical with lamenting, the second is a newly appearing sound type, the distance call.

Multisyllabic sounds

The frequency values of the multisyllabic sounds are lying below those of the monosyllabic sounds. An explanation for the lower frequency values of the multisyllabic sounds is a lower pressure in the s. claviculæris in comparison with the pressure for monosyllabic sounds. A breaking of the voice during the time of the third minimum can be heard only in greeting and even there only extremely rarely.

Individual variation

The curves of the sound type in different individuals of one

species show individual variations that are in part considerable. They can be explained by the anatomical variance of the apparatus for producing the sounds and by the different states of development in goslings of the same age (caused by disease etc.) (Fig. 20). The curves for the same sound types in one species become more uniform when one selects for the abscissa the length of the trachea of the individuals instead of their age, because the length depends on the weight and not on the age (Fig. 23).

Correlation with anatomical findings

In the following two sections it is intended to compare the species and to set the anatomical findings in relation to the curves. For the purpose of comparing the species, the frequency values will be plotted not against time, but against tracheal length.

When one compares the most intensive frequencies of the weeping sounds, one finds that A. indicus produces the deepest tones, followed by caerulescens and B. canadensis and that the sounds of albifrons are the highest. To this corresponds the size relationship of the m. tympanicae internae (Fig. 13). A. indicus has the largest m. tympanicae internae and albifrons has the smallest. During the first three days, but also later, the frequencies of A. indicus, caerulescens and B. canadensis intersect; to this do not always correspond intersections of the size of the m. tympanicae internae of these species. The height of the frequency is not only negatively correlated with the size of the m. tympanicae internae. Besides the size of the membrane, its elasticity also has an effect on the pitch of the tone, as has been established by Sutherland. In addition, an increase in the pressure in the s. clavicularis causes an increase in

[p. 278]

frequency (through the augmented amount of air in the body of the bird on account of deeper respiration or stretching of the neck).

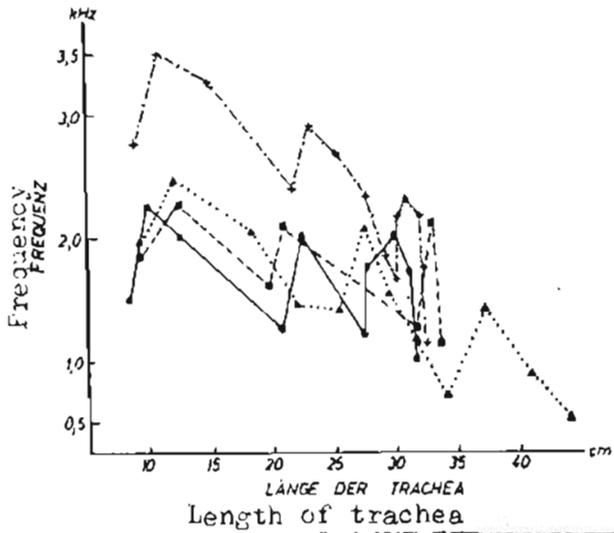


Fig. 23. Relationship between the tracheal length and frequency of the weeping sounds in ● *Anser indicus*, ■ *A. caerulescens*, + *A. albifrons*, ▲ *Branta canadensis*.

One point on the curve corresponds to at least ten sounds by five individuals with the same tracheal length.

In each case the position of the maxima and minima of a sound type in the different species allows the conclusion that trachea and m. tympaniformes in A. indicus and caerulescens show a similar growth relation, which can also be demonstrated on hand of the growth curves.

Frequency range

The distance between the highest and lowest frequency line of the basic tone that is visible in the spectrogram amounts to about one octave and thus has a ratio of 1:2 in the contact sounds and in trilling, for weeping and greeting it is larger than one octave and in lamenting it can also be smaller.

The ratio hardly changes during development, it can drop to an octave in weeping, in contact sounds and trilling it can amount to less than an octave. However, a considerable shift is shown by the temporal share, which the frequencies have in the "sound shape" of the spectrogram. If at first the most intensive frequencies are also those that are

the longest in time, with increasing age the lower frequencies also increase in length, that is, the noise character of the sound increases.

5.2.2. Intensity

Sound types

Beginning with the low trilling sounds, the intensity increases in the sequence of contact sounds, greeting, lamenting to weeping. This sequence applies to all species and remains the same during development. [p. 279]

The absolute intensity of the trilling sounds and contact sounds increases slightly during the course of development, that of greeting, lamenting and weeping increases strongly.

In the multisyllabic sounds the intensity of the individual syllables fluctuates more strongly than in monosyllabic sounds, which attain very quickly their greatest loudness in each case after beginning with two or three softer initial sounds.

The measurements that are spread over the day show a diurnal fluctuation that, however, will not be treated in detail.

Species

The goslings of the individual species show very great differences in loudness; most penetrating are the calls of A. indicus, the softest are those of B. canadensis. During development the contact sounds of A. caeruleus increase most strongly in intensity, those of B. canadensis increase least; in contrast, the last-named show the greatest increase in intensity of the weeping sound, A. albifrons shows here the smallest increase.

Correlation with anatomical findings

The intensity is dependent on the pressure in the saccus clavicu-
lularis, on the damping and on the amount of opening of the laryngeal
slit and of the bill. The sounds become more intense with increasing pres-
sure, decreasing damping and increasing amount of opening of the larynx
or bill. The open bill acts like a sounding horn. Since the individual
factors affect the intensity in different degrees and since they can also
interfere with one another, it is not possible to correlate the steps in
intensity unambiguously with one or the other anatomical finding.

Table 6*. The values in the first column relate to three-day-
old goslings, the values in the second column refer to the time
of the third maximum in each species.

Frequen- cy in Hz	Rel. size of <u>s.clav-</u> <u>icularis</u>	Damp- ing	Size of bill	Bill opening in				Intensity			
				mono- syllabic sounds	multi- syllabic sounds	of all multisyl. sound types db					
<u>Anser indicus</u>											
4	4	3	2	3	2	3	3	3	3	55	35
4	4	3	2	2	3	3	3	3	3	75	45
<u>Anser caerulescens</u>											
3	3	2	3	4	1	2	2	2	2	55	32
2	2	2	3	3	2	2	2	2	3	75	50
<u>Anser albifrons</u>											
1	1	4	1	1	4	4	4	4	4	50	28
1	1	4	1	1	4	4	4	4	4	75	45
<u>Branta canadensis</u>											
2	2	1	4	2	3	1	1	1	1	50	26
3	3	1	4	4	1	1	1	1	1	80	40

* This table is an attempt at correlation: the highest values
in each case, that is, amount of damping, size of bill, height
of frequency, are designated by 1, the sequence in the species
then runs from 1 to 4. In the parallel row is given the cor-
relation of the character in each case with the intensity. The
values for the relative relation of the volume of the saccus
are based on estimates, the sequence of the amount of damping
is based on the relation between greatest and smallest inner
diameter of the tracheae.

The intensity is, like the frequency, positively correlated
with the pressure in the s. clavicu-
lularis, therefore, frequency and inten-
sity also should be correlated positively. This, however, does not always
[p. 280]

apply. The sound types of a species, when arranged according to height of frequency have a different sequence than when they are arranged according to intensity (see Table 6).

5.2.3. Timbre, overtones

Sound types

The number of overtones increases in all species from the contact sounds to weeping; it strongly fluctuates for the trilling sounds. During development the number of overtones decreases in the multisyllabic sounds, it increases again only after attainment of the third maximum, when the sounds drop to the pitch of the adult animals. At a greater age fundamental tones and overtones are no longer sharply separated from one another, the number of overtones then increases again in all sound types.

Species

A. albifrons shows the most overtones for all sound types, caerulescens shows the fewest overtones. This applies to the entire development.

Correlation with anatomical findings

Like damping, the overtones also depend on the inner diameter of the trachea, that is, in the following manner: the fundamental tone and the deeper overtones do not respond to a very narrow trachea, the high overtones drop out for a wide trachea.

Timbre

The timbre depends on, among other things, the overtones. A sound with many overtones is heard as sharp by man, one with few

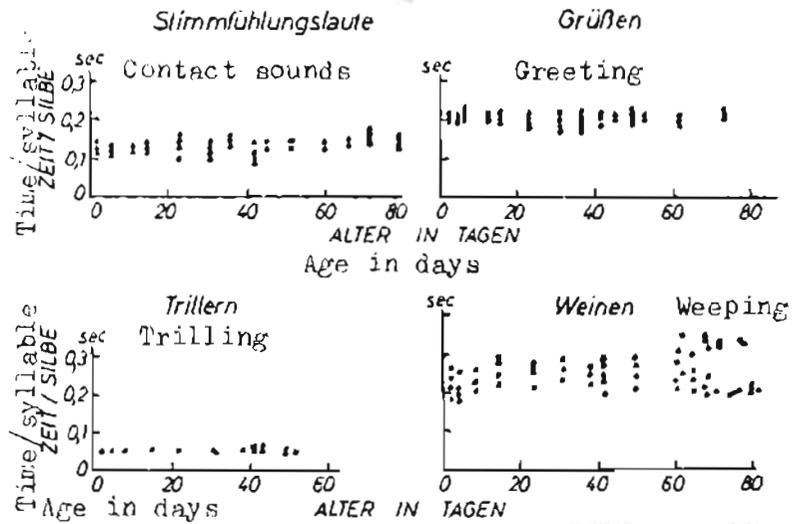


Fig. 24. *B. canadensis*. Duration of the sound syllables in four sound types. The points of the curves are single values for five individuals.

overtones as dull; whether the geese have the same sound perception, I cannot say. According to Schwarzkopff (1955), the highest sensitivity of the ear in the goose lies at 2800 Hz, in man at about 1000 Hz; this difference in sensitivity is probably connected also with a difference in the sensation of timbre. [p. 281]

5.2.4. Duration of the syllables

Sound types

The length of the syllables and of the pauses within a sound is characteristic for the sound types (Fig. 24).

Trilling sounds: the trilling sounds are multisyllabic, without intervals between the syllables. The length of the syllables is the shortest, compared with the length of the syllables of other sound types. It remains constant for the entire course of development. The duration of the trilling sounds is thus linearly dependent on the number of syllables (Fig. 25).

Contact sounds: these sounds show characteristic differences in regard to length of syllables and of pauses in the individuals with simultaneous constancy of species. Within a species the pause becomes shorter when the duration of the syllables becomes longer, so that the contact sounds with equal number of syllables have about the same length in time. The contact sounds with different syllabic length of the same individual are lying approximately on a straight line; for the individuals of the same species we obtain families of straight lines that are shifted parallel to one another. The angle of the straight line with the horizontal is species constant (Fig. 25). The syllabic length fluctuates during the course of development about a mean, without the possibility of correlating these fluctuations with one of the other factors.

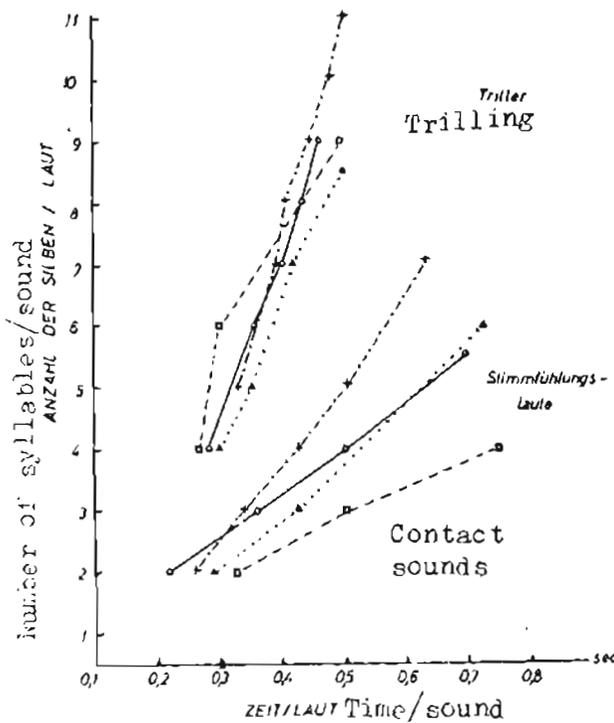


Fig. 25. Relationship between the number of syllables per contact sound and trilling and the duration of the sounds in all species.

The points on the curves are mean values of the different individuals.

Greeting: in the greeting sound the individual syllables are longer than in the contact sounds, the pauses are of about the same length, so that the contact sounds and the greeting sounds with the same

number of syllables show distinct differences in duration. The greeting sounds are always longer than the contact sounds; an exception is A. albifrons. The syllabic length of the greeting sounds increases with increasing age, so that there is no linear relation for greeting sounds as it exists for contact sounds. [p. 282]

Monosyllabic sounds: lamenting and weeping are monosyllabic sounds; the syllables of the weeping sounds are the longest, those of the lamenting sounds the second longest. The syllabic length of the lamenting sounds remains constant during development; the syllables of the weeping sounds show a splitting-up of their length into three series at the time of the breaking of the voice: the first drops to the length of the lamenting sounds, the second rises mostly by twice the amount to the length of the distance calls, the third lies intermediary between the first and second series (Fig. 24).

Species

The lengths of the trilling series lie very closely together, they differ by only a few one-hundredths of a second; I did not find either an inter-specific nor an intra-specific differentiation.

It is different in regard to the contact sounds and those of greeting: A. albifrons has on average the shortest syllables and the shortest pauses, followed by indicus, B. canadensis and finally A. caeruleascens.

For the weeping sounds the intra-specific as well as the inter-specific variation is most strongly pronounced; however, the species are in a different sequence than in regard to the contact sounds. In weeping, A. indicus has the shortest syllables, albifrons is in second place, followed

by caerulescens and B. canadensis.

Correlations with anatomical findings

The sequence of the species in regard to the syllables of the contact sounds and greeting sounds appears to be positively correlated with damping. The syllabic length of the weeping sounds, in contrast, cannot be correlated with damping; I presume that still other factors, as the size of the diverse air sacs and with this the amount of air, play a decisive role in the duration of the syllables.

5.2.5. Number of syllables per sound

Of interest for this consideration are only the multisyllabic sounds, with one exception: B. canadensis can utter lamenting sounds of two or three syllables.

Sound types

The contact sounds consist in all species on an average of two to four syllables per sound. The trilling sounds can consist each of four to twelve syllables. The number of syllables of the greeting sounds vary between two and fourteen. The sequence of the various contact sounds or of the greeting sounds is often characteristic for a certain individual. Some individuals keep "their" number of syllables constant during development, others may increase the number in part to double the initial one.

Species

The range of variation in the single individuals is so large that species characteristics can be found only in greeting sounds. Those

of A. albifrons can be composed of eight to thirteen syllables, those of B. canadensis of four to five syllables, those of A. indicus vary between two and seven syllables. [p. 283]

Table 7 below is intended to give a review of the multitude of combinations.

Table 7. Sequence of greeting sounds. Plotted are those sounds that occur most frequently at the point in question in the sequence, that is, the number of syllables, thus greeting sounds of one, three and two syllables. The deviations amount on an average to 16.5 per cent. Roman numerals indicate the different animals, arabic numerals the number of syllables per greeting sound.

<i>Anser indicus</i>			<i>Anser albifrons</i>		
I	II	III	I	II	III
1	1	3	3	8	5
	sehr lang	very long			
3	2	2	2	10	8
2	2	3	2	11	8
2	2	2	3	9	9
2	4	2	4	10	8
2	3	4	2	5	5
2	4	2			
2	5	3			
	fast Triller	almost trill			

<i>Anser caerulescens</i>			<i>Branta canadensis</i>		
I	II	III	I	II	III
4	2	1	2	2	
4	3	2	3	2	
4	4	2	2	2	
3	4	1	3	2	
2	3	3	2	2	
2	2	2	2	2	
3				3	

5.2.6. Frequency of the sounds

Definition of the concept frequency

The concept frequency will be used for the two following conditions: 1. relative frequency, it denotes the frequency of occurrence of the individual sound types during the day, without considering the number of sounds per unit time, that is, the velocity of the sound sequence. 2. Absolute frequency, it gives the number of sounds per unit time

(100 sec have been selected), without consideration of the frequency of its occurrence.

The relative as well as the absolute frequency of the individual sound types within 24 hours, as well as within the time of development depend on: the conditions of rearing, state of health, rank in the flock of siblings, "temperament" of the gosling and above all, on the situations. The last-named will be considered again later.

Sound types

Relative frequency: the contact sound is the most frequent, followed by lamenting, greeting, trilling and weeping. Warning and hissing constitute the tail end and will not be considered here, because goslings that grow up in a normal family do not utter them until after they have become capable of flight. The scale is the same for all species and it changes only near the end of the first period of growth, when, for example, new sound types appear, as the distance call.

Absolute frequency: the absolute frequency of all sound types increases from the first utterance of sound in the egg until the time of the first maximum of the frequency curve, that is, during the first few days the gosling utters sounds almost continuously as long as it is awake. [p. 284] Until the time of the breaking of the voice the values decrease slowly, then faster until the end of the molting of the natal down.

An animal that is separated from its family at an age of about nine to ten months becomes mute to a large extent.

At the head of the absolute frequencies stand the weeping sounds, they are followed by the sounds of lamenting and then come greeting and contact sounds and finally the trills (Fig. 26).

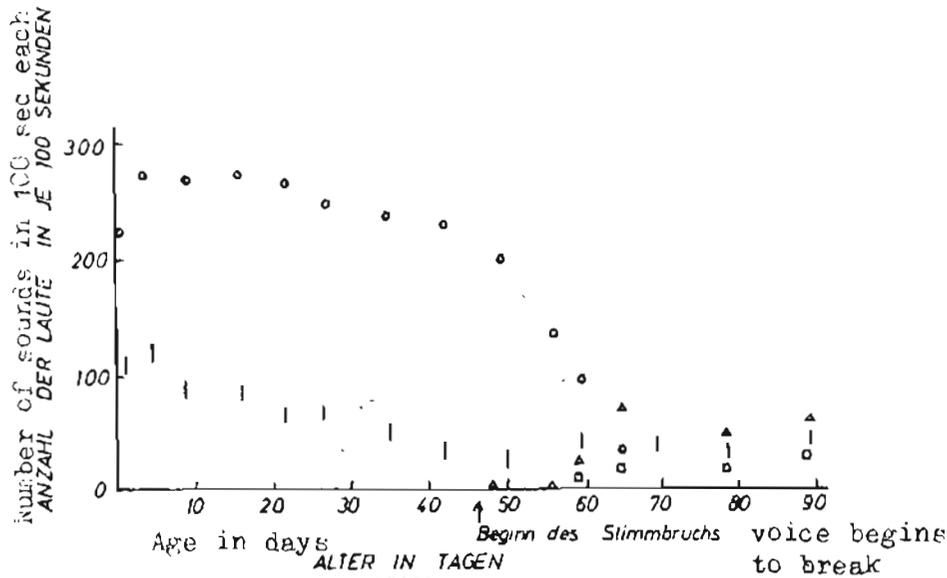


Fig. 26. A. indicus. Absolute frequency of the weeping sound and of the contact sounds in 100 sec each. The points of the curves correspond to ten means each.

Species

The fastest sequence of the weeping sounds is found in A. caeruleus, after which follow indicus and B. canadensis and finally A. albifrons. For contact sounds and greeting sounds the sequence is A. indicus, B. canadensis, A. caeruleus and albifrons. The sequence of the contact sounds and those of greeting depends on the number of syllables per sound and the length of syllables and pauses.

5.2.7. Breaking of the voice

"When they (the young geese) grow feathers, the peeping tones change to others, which often change suddenly, are hoarse and gradually become more similar to those of the old geese" (Naumann, Vol. 11, p. 248). The breaking of the voice occurs in both sexes. It can be recognized very

distinctly in the weeping sound; the less intense sounds do not give any indications of it. It appears to be independent, at least as far as the point in time is concerned, from the differentiation of the voice in the species that show dimorphism of the voice, which change occurs very much later. It appears simultaneously with the first sexually oriented behaviour patterns. The assumption suggests itself that the breaking of the voice depends on a very decisive relation in the growth of the membrane, of the trachea and of the volume of the saccus clavicularis, since the breaking of the voice appears in all species at the time of the third maximum. It is intended to clarify ~~through~~ castration experiments how far it depends on sex hormones. The period during which the breaking of the voice took place in the animals has been of greatly differing length. As is shown by the regression into the breaking of the voice that could be observed in two animals that were four and five months old respectively, the general condition of the animal also appears to play a role.

[p. 285]

5 . 5 . C o r r e l a t i o n o f t h e s o u n d s
w i t h b r e a t h i n g , d e f e c a t i o n a n d
n e r v o u s m o v e m e n t s

5.3.1. Breathing

No matter to which species they belong, goslings breathe slowest when uttering trilling sounds and fastest during weeping. This relative relation persists during development, the absolute number of breaths becomes smaller in all sound types, that is, the individual breath becomes longer with increasing weight of the animal.

Table 8. The values listed are the means for three-day-old goslings each. The value for the trill refers to the uncorrelated trill (see also p.52).

Species	Breaths/min	Species	Breaths/min
Weintaut Weeping		Jammern Lamenting	
<i>Anser indicus</i>	160	<i>Anser indicus</i>	< bis 120
<i>Anser caerulescens</i>	175	<i>Anser caerulescens</i>	bis 165
<i>Anser albifrons</i>	145	<i>Anser albifrons</i>	bis 90
<i>Branta canadensis</i>	150	<i>Branta canadensis</i>	bis 100
Grüßen Greeting		Stimmführungstaute	
<i>Anser indicus</i>	95	<i>Anser indicus</i> Contact sounds	60
<i>Anser caerulescens</i>	60	<i>Anser caerulescens</i>	55
<i>Anser albifrons</i>	70	<i>Anser albifrons</i>	60
<i>Branta canadensis</i>	60	<i>Branta canadensis</i>	50
Triller Trilling		Schlafen Sleeping	
<i>Anser indicus</i>	30	<i>Anser indicus</i>	25
<i>Anser caerulescens</i>	30	<i>Anser caerulescens</i>	25
<i>Anser albifrons</i>	30	<i>Anser albifrons</i>	30
<i>Branta canadensis</i>	25	<i>Branta canadensis</i>	20

5.3.2. Defecation

The rate of defecation can also be correlated with the sound types: in all species the highest rate is found during weeping, then lamenting and departing sounds follow, contact sounds, greeting and finally trilling. *A. indicus* has the highest rate of defecation during weeping, followed by *caerulescens*, *albifrons* and finally *B. canadensis*.

Table 9. The values relate to three-day-old goslings.

Weeping sounds		Trilling	
Species	Defecations/min	Species	Defecations/min
<i>Anser indicus</i>	29 - 35	<i>Anser indicus</i>	0,2
<i>Anser caerulescens</i>	- 32	<i>Anser caerulescens</i>	0,3
<i>Anser albifrons</i>	- 30	<i>Anser albifrons</i>	0,4
<i>Branta canadensis</i>	- 25	<i>Branta canadensis</i>	0,2

5.3.3. Nervous movements

The sound types can be correlated with the nervous movements (measured in cm/sec distance travelled): the strongest nervous movements can be observed when uttering the weeping sound, they decrease during

lamenting, contact sounds; during the trilling sounds they equal zero. The sound types of greeting and departing can be included in this scheme [p. 286] only with qualifications, because during the uttering of these sounds, the nervous movements are represented either by simultaneous strong movements of the neck, as in greeting, or the departing and taking-wing sounds are accompanied in addition by a characteristic sequence of head-shaking and wing-lifting movements.

The greatest nervous movements are shown by A. indicus, followed by caerulescens, albifrons and finally by B. canadensis. During the course of development the distance that can be covered is becoming greater.

5 . 4 . C o r r e l a t i o n o f t h e s o u n d s w i t h c h a r a c t e r i s t i c m o v e m e n t s

Under characteristic movements are here understood especially movements of the head and neck; movements of wings and tail could not always be correlated unambiguously with sounds. I have restricted myself therefore to movements of head and neck. In each case, the attitudes about which the movements can oscillate, are represented in Fig. 27.

[p. 287]

Sound types

Trilling sounds: one part of the trilling sounds, differentiated from other trills only by higher intensity, is coupled with certain movements only during the first weeks (in A. caerulescens and albifrons for two weeks, in indicus and B. canadensis for three week). The trilling gosling pushes its head and neck with a boring movement between wing and body of the mother and succeeds mostly after several attempts to get under the wing of the mother. This boring head-neck-movement with trilling



Fig. 27. A. indicus. Attitudes that are correlated with certain sound types. Upper: greeting; lower, left to right: weeping, warning, hissing.

is also shown towards humans and other substitute objects. The percentage proportion of the trills coupled with the movement decreases, the percentage proportion of non-coupled trills increases until the former share becomes so rare that it can no longer be recognized. The combination of the sound with this kind of movement ceases when the gosling has developed its ventral feathering.

Contact sounds and lamenting are not coupled with definite characteristic movements.

Greeting, weeping, warning, hissing are positively correlated

with the attitudes shown in Fig. 27, that is, about 90 per cent of the sound utterances are being voiced in these attitudes.

The typical attitude during greeting is that in which the neck is stretched out forward in the longitudinal axis of the body. In accordance with the height of the face of the "greeted" partner, the neck can be held steeper or flatter. In addition, the neck is moved up and down in time with the rhythm of the sound utterances and the breathing. Deviations from this attitude appear normally near the end of greeting, when the greeting sounds change into contact sounds. In addition, while "greeting" one higher in rank in a flock of siblings, the one lower in rank can characteristically bend its neck far to one side of the longitudinal axis of the body away from the one being "greeted" (this has been observed only among goslings that had been hand reared).

The weeping sounds are uttered with the neck stretched upwards; as a rule the gosling also runs about with wings spread out. The correlation raised neck + weeping sound is so rigid that a gosling that has escaped by crawling under a fence, does not find its way back, even if the opening is large enough, if it should have to lower its head to pass through.

Greeting and weeping are coupled with the characteristic attitude already very shortly (four to five hours) after hatching. The attitude during greeting is preserved during the entire period of development and changes, as has been shown by Fischer (1965), into the attitude of adult geese during the triumphal calls. The coupling of weeping with lifting of the head becomes looser when the goslings come into the range of the third maximum of the frequency curve, when the weeping sound begins to split up. The attitude described is shown only during the distance

calls, during periods of lamenting sounds within the weeping the neck is lowered.

The characteristic attitudes during warning as well as during hissing could be observed only beginning with the third or fourth week of life. The attitude during warning was preserved also in the adult animals; the attitude during hissing depends on the object that is being hissed at.

5 . 5 . C o r r e l a t i o n o f s o u n d s w i t h a c t i v i t i e s

The sound types can be correlated not only with characteristic movements but also with activities. The normal activities of a young goose, eating, drinking, bathing, preening, sleeping, as well as changes of place, show during their course certain relations to the sounds uttered during the activity. As examples are given here the records Figs. 28 and 29. [p. 289]

Movement from one place to another is correlated in general with contact sounds of few syllables or lamenting. The beginning of one of the activities cited above, with the exception of bathing or sleeping, is accompanied by an outburst of contact sounds. In each case, after the subsiding of the readiness to act (which can be measured by the number of movement units per time, Heiligenberg) trilling sounds begin to appear, which are the only ones that are still being uttered at the end of the activity. When a new readiness to act comes into being, lamenting sounds or contact sounds with few syllables appear first and the sequence begins anew.

When this sequence is interrupted by disturbances that do not cause alarm, the goose will react to this disturbance with contact sounds, whereas it would have been trilling without the disturbance. If the goose

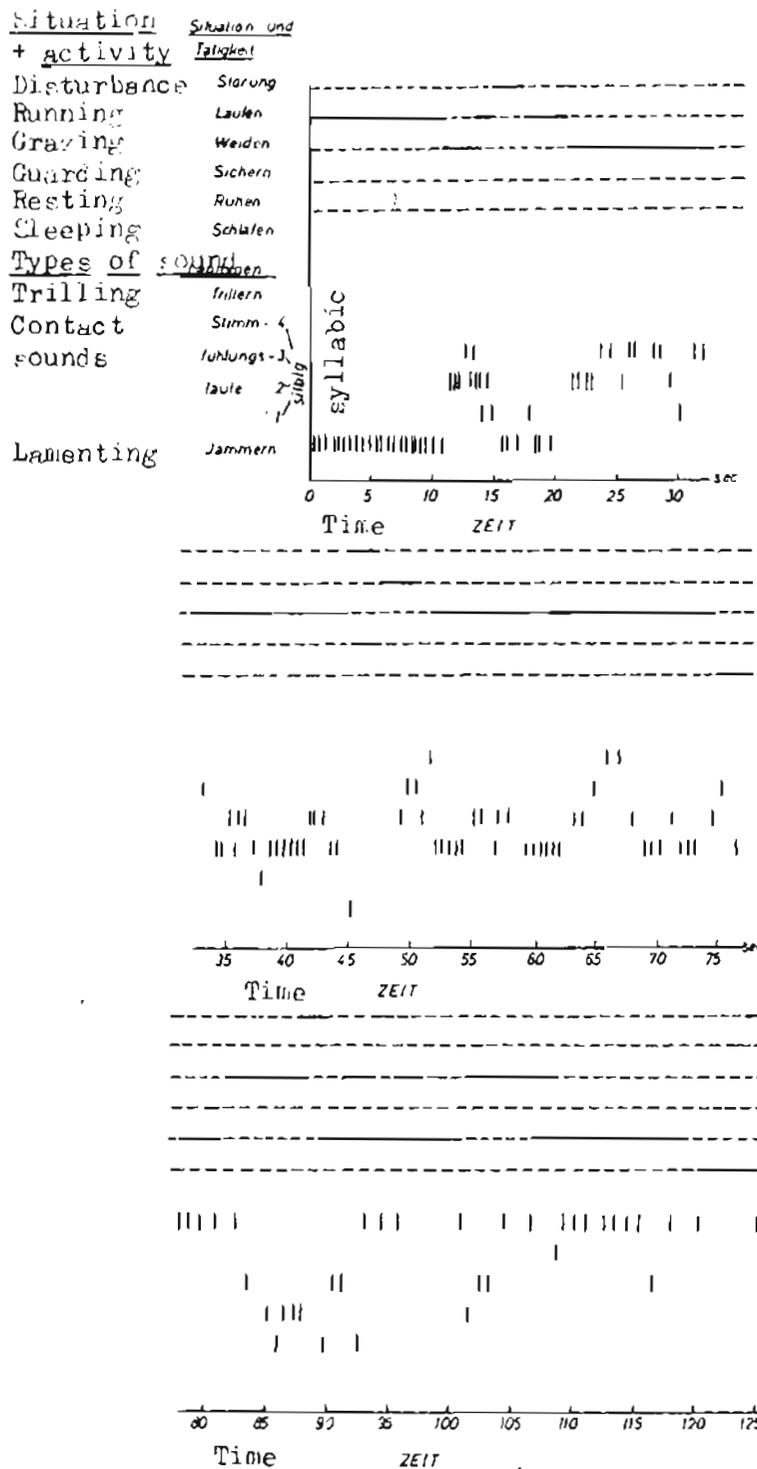


Fig. 28a. *A. indicus*, ten-days-old; section of a record of June 2, 1965. Activities and sounds uttered during the activities were recorded simultaneously with a polygraph.

happens to be in the phase in which contact sounds would preferably have been uttered, it reacts to the disturbance with lamenting sounds.

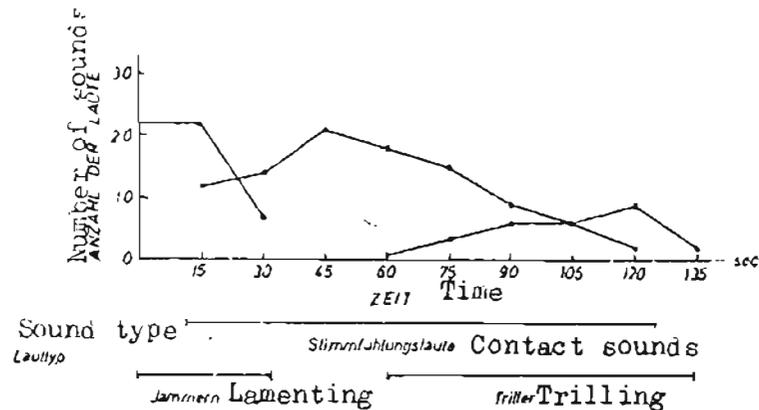


Fig. 28b. Frequency of the sound types at intervals of 15 sec according to the record of June 2, 1965.

An animal with "normal" readiness to bathe will utter contact sounds on reaching the water and then commence diving or bathing movements, whereat it is quite possible that contact sounds may be uttered under water. An animal with a high degree of readiness to bathe, which begins to make bathing movements already on the dry land, is going to start trilling on reaching the water. The same applies to a gosling that is very thirsty. An animal frequently rests after the readiness to act has subsided. It then lies down while trilling. Disturbances are answered with contact sounds; when a sleeping gosling is awakened, it answers with trilling.

The relationship between activities and the accompanying sounds that has been described above is valid for the "normal" case, when the parents or parent objects do not move away from the gosling. The distribution of lamenting, contact sounds and trilling is the same in all species, it is retained during the entire period of development and is found also in adult animals.

However, there is a difference in the number of sounds that

the individual may utter during the different activities. There are "taciturn" animals and also those that are especially "talkative".

[p. 290]

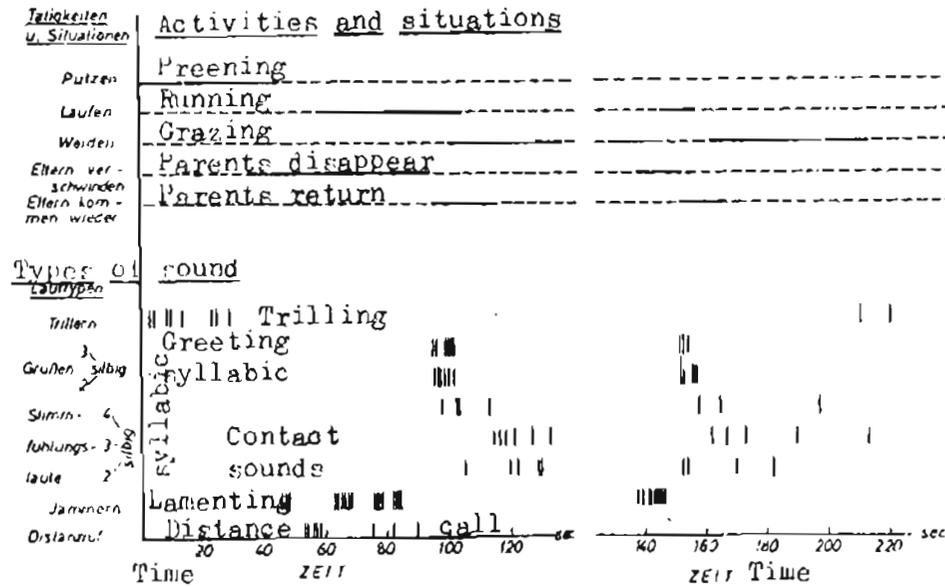


Fig. 29a. A. indicus, 48-day-old, section of a record of Aug. 4, 1966. Activities and sounds of gosling and presence or absence of the parents were recorded simultaneously with a polygraph.

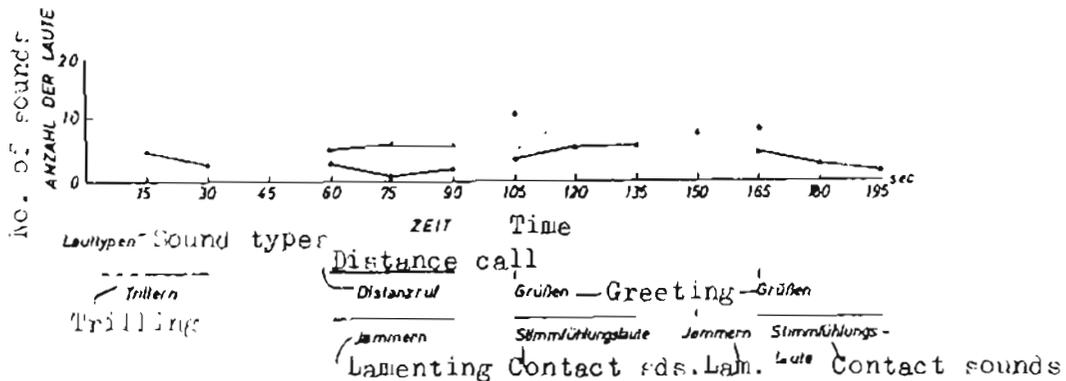


Fig. 29b. Frequency of the sound types at intervals of 15 sec, counted on the record of June 2, 1965, Fig. 29a [sic].

5.6. Correlation of sounds with situations

In the last section a few sounds did not appear, namely those that require an external stimulus for their release, these are at the same time the sounds that are correlated with an attitude: greeting,

weeping, warning, hissing.

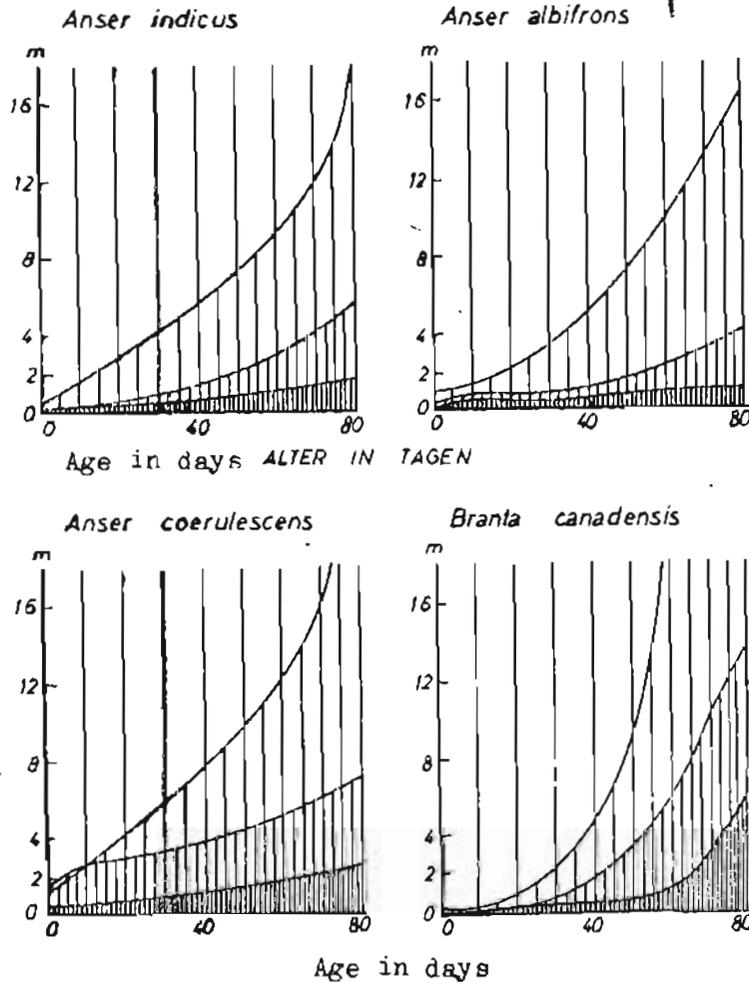
Weeping and greeting must be considered to be antagonisms: a deserted gosling runs around weeping in the attitude already described, until it recovers contact with its parents and siblings. As soon as it sees its parents, it greets them intensively. It is possible to have both sound reactions repeated almost as often as desired.

Signs of fatigue in the sound reaction of a deserted gosling appear only after a period of hours; in the field the result is generally the death of the gosling affected. Hand-reared goslings who, for example, after being left alone at night, weep almost continuously during the first nights, then the reaction subsides. Greeting is fatigued more easily. A gosling, which, for example, loses sight repeatedly of parents and siblings in a pasture, will, it is true, greet at the first reunion, afterward it will react only with contact sounds (see also records, Figs. 28, 29). In hand-reared goslings, the position in rank in addition plays a role; a gosling lower in rank will still greet one higher in rank, whereas the one higher in rank will answer with contact sounds. [p. 291]

Goslings who grow up as members of a family utter warning sounds spontaneously only when they are almost able to fly (at least under the conditions at Seewiesen). The goslings that had been hand-reared by me were warning already on the first day, that is, of flying objects. Later they warned also under suddenly occurring stimulations, when I was staying with the flock in strange surroundings. [p. 292]

I observed hissing in goslings that had been raised in a family only at a very late date, shortly before they became capable of flight. The hissing of hand-reared goslings was directed to objects, as the microphone, when they were seen for the first time. The goslings hissed at

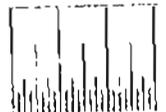
unknown living animals, as dogs, cats, hedgehogs, snakes, only after they had had bad experiences with such objects. Inexperienced, very young goslings (up to five days old) greeted the objects, older goslings tried to eat them, bite them, or they ignored them entirely.



indicated is in each case the maximum distance, the minimum distance can drop to body contact

Fig. 30. Correlation of the sounds with the distance between goslings and parents. With increasing age the distances between goslings and parents also increase, within which they sound the sounds of trilling, contact etc. The lines limiting the sound types indicate the maximum distance within which the sound in question is uttered.

Weeping, later distance call
Lamenting
Contact sounds
Trilling



Apart from changes in position that are initiated by the gosling, they are lamenting also in the following situations: during the splitting of the egg shell the goslings utter lamenting sounds that are followed by contact sounds or trilling, when the piece of egg shell has been loosened. A gosling with a foot injury that is lying down begins to lament about one minute before it makes visible attempts to stand up. A low ranking gosling, which is being bitten often, may lament when it sees its attacker threaten. Inexperienced geese, who land in their first winter on thin ice and break through, can lament for up to 20 min before they decide to take wing.

The situations that are accompanied by contact sounds and trilling have already appeared in the chapter on the correlation of activities and sounds.

5 . 7 . C o r r e l a t i o n o f t h e s o u n d s w i t h t h e d i s t a n c e b e t w e e n g o s l i n g s a n d p a r e n t s

The following relations exist between the utterances of sound by goslings and their spatial distance from the parents (or the parent substitute), which are dependent on the visibility of the parents: with increasing distance from the parents, the frequency of the sounds uttered shifts from trilling through greeting, contact sounds to lamenting. Beyond the limit of visibility only the sound of weeping or later the distance call will be uttered (Fig. 30).

6 . FUNCTION OF THE VOCALIZATIONS

6 . 1 . Reactions to sounds

It is not possible to establish for all sound types unambiguous reactions to sounds by the goslings as well as by the parents.

6.1.1. Reactions of the parents to the sounds of goslings

Trilling sound: a leading experienced goose reacts to the trilling sound that is coupled with the boring head-neck movement by moving its head towards the gosling and slightly lifting its wing. This reaction of the mother can be observed during the brooding period. Since this trilling is differentiated only by its greater intensity from the trilling during the subsiding of the readiness for acting, to which no reaction can be recognized, the greater intensity must be considered to be its only distinguishing characteristic. The goose reacts even already to the sound before the gosling reaches or touches it, or before it sees the gosling. An inexperienced goose that has incubated for the first time will, it is true, also move the head towards the gosling, but very often it will rise and move away from the gosling. [p. 293]

Contact sounds: contact sounds of the gosling can be answered by the leading parents, but they must not necessarily be answered by them. They are non-specifically "friendly" in their effect.

Greeting: greeting goslings are in turn greeted regularly by the parents. In young A. indicus that were older than about three weeks, I observed a behaviour connected with greeting that was reminiscent of non-ritualized "agitating". When a gosling feels threatened, it alternately

turns, intensively greeting, to the parents and threatening towards the enemy. This behaviour induces the parents to attack promptly, at which they are supported by the goslings. This behaviour could not be observed in the other species.

Lamenting: a specific reaction to lamenting sounds could be observed only when they were produced in the departing rhythm. A. caerulescens goslings, the lamenting sounds of which can turn into weeping in this situation, will, if they want to go to some other place, move with lamenting sounds away from the parents to the desired place, the parents then react by following the goslings. In this situation the goslings of the other species utter contact sounds in the departing rhythm that can change into lamenting; here also the parents follow.

Weeping: to the weeping sounds of the deserted goslings, one of the parents, mostly the gander, reacts with searching behaviour, meeting movements, eventually with attack of neighbouring, uninvolved geese. The parents recognize the weeping sounds of their own goslings; as experiments showed, they react only to the acoustic stimulus. A missing gosling that remains mute is not being missed. Which parameters of the weeping sound are responsible for recognition is still to be investigated.

Warning sound: the parents do not react to the warning sounds of the goslings.

Distress call: the distress call of a gosling has a dramatic effect on the parents. They run or fly to the gosling and stand alongside of it hissing and with ruffled feathers. All geese in the vicinity "mob" (oral communication by Lorenz).

6.1.2. Reactions of the goslings to sounds of the parents

Only those sounds will be described to which the goslings react unambiguously.

Departing sound: the reaction of following on the part of the gosling to the leading (departing) sounds of the goose is unambiguous. During the first six days the gosling follows also other geese than the parents, when the former move away while uttering the departing sound.

Greeting: the goslings regularly join the triumphal calls of the parents with greeting.

Warning: the reaction of the goslings to the warning sounds is also unambiguous: on land they run to the mother and even hide underneath her; on the water they swim to the mother or dive. Adaptation to the warning sound of the parents has not been observed among goslings that had been reared as a family. In hand-reared goslings adaptation can be brought about when the warning call has been used "unnaturally" frequently by the foster parents.

As has been demonstrated in quail eggs by Vince, embryos react already in the egg to sounds of the mother. The eggs that I kept in the incubator showed during the last days before hatching a distinct increase in the rate of pecking against the egg shell when the eggs had had sound contact with me or with other eggs. Goslings of the same clutch that remained without sound contact hatched up to 36 hours later. [p. 294]

6.1.3. Reactions of the goslings to sounds of the siblings

The goslings react to the sounds of siblings already in the still closed egg. Tape recordings show that the lamenting from an egg

that had become cold was answered with trilling by one that was kept warm. The discourse "I am warm" - "I am cold" was continued for 10 min until the cold egg was warmed, after which a short while later only trilling sounds were heard.

"Vocal exchanges" between siblings took place very frequently, without the sounds or answers triggering visible reactions. Goslings growing up alone or in a small flock of siblings utter fewer sounds than a large flock, not only absolutely, but also as a percentage. With the exception of warning, the sounds of a gosling (also those played from a tape recording) appear to act stimulating on the sound production of siblings.

Weeping goslings synchronize with one another so that it is impossible to separate the sounds of individual goslings either by ear or in the spectrogram.

6.1.4. Reactions of the goslings to sounds of their own species

With the exception of the warning sounds, no attention is paid by goslings to sounds of other geese of their own species as soon as they know the voices of their parents or foster parents. Learning to recognize the voices of the parents can require different periods of time in the individual species. Ailing goslings can require up to four weeks.

6.1.5. Reactions of the goslings to ~~the~~ sounds of other species

The homologous sounds of the goslings of other species will be answered in the same way as those of siblings of their own species about one or two days after they have been intermingled. It has been planned

to investigate the reactions of goslings to the sounds of adult geese of other species.

6 . 2 . F u n c t i o n o f t h e s o u n d s

The analyses of situations and reactions have shown that young geese have at their disposal sounds that establish a direct social contact (greeting, weeping, warning, partly trilling) or that these sounds act on the members of their social surroundings through induction, the "transfer of moods" (trilling, contact sounds, lamenting, hissing). All sounds, except weeping, are uttered by the goslings only when they can see their parents and a gosling that has lost sight of its parents attempts to find them again as quickly as possible with the aid of weeping.

In combination with the reactions and sounds of the parents, the sounds of the goslings act as a tie that keeps the family together and that synchronizes the activities of its members. One might consider that the function of the sounds of the goslings consists in securing the social contacts and the protection of the goslings.

[p. 295]

7 . D I S C U S S I O N

7 . 1 . C o m p a r i s o n o f t h e s o u n d s o f n o r m a l l y r e a r e d g o s l i n g s a n d o f t h o s e r e a r e d i n i s o l a t i o n

Geese reared in different ways did not show qualitative differences in the physical parameters of their sounds, however, there were quantitative differences.

Kaspar-Hauser animals as well as those raised in isolation with ducks uttered fewer sounds. In the Kaspar-Hauser animals the relative

frequency shifted in favour of the lamenting sound and its mixed forms. The sounds relating to a social partner, as greeting, were addressed to the substitute that had at least one of the qualities of the mother, namely, the heating lamp. Geese reared with ducks addressed the greeting to their companions, occasionally also to the heating lamp.

7.2. On the homology of the sound types

In the introduction the hypothesis had been proposed that the sound types with the same name of the four species are homologous with one another. There exists a series of criteria that allows to test the homology. They have been tested by Remane (1956) through morphological and anatomical investigations in regard to their methodical usefulness. That they can be applied to characteristics of behaviour has been demonstrated by Wickler. According to Wickler (1967, p. 426) these criteria are:

"(a) the criterion of special quality

Characteristics of behaviour are homologous the more certainly the greater the number of special characteristics in which they agree and the more complicated are the special characteristics and the greater the agreements are.... One takes into account the visible and audible form of the event, further a multitude of auxiliary special features, as dependence on an identical external situation, words, similar meanings etc.

(b) the criterion of the position in the structure of the system.

In behaviour there is available to begin with only the positional relation within one dimension, that of time, in relation to the preceding and subsequent behaviour. One takes into account, however, also the position of behaviour in relation to a succession of reactions of the partner

or in the case of utterances of sounds to the rhythm and the relative position of the individual elements in relation to a fundamental tone...."

7.2.1. Criterion of the special quality

It is not intended any longer to discuss individually in this section all sound types. Only trilling and weeping will be compared. The shape of the course, that is, the rise and fall of the frequency in the individual syllables and the sequence of the syllables make it possible to recognize a distinct similarity among the trilling sounds. The same applies to the shape of the course of the weeping sound and, as Figs. 3 and 7 show, this character can be used for an effective delimitation of the group of trills from that of the weeping sounds.

When one summarizes all values that have so far been given for the individual sound types, one can say that in all species the weeping sounds are characterized by the longest duration of the syllables, by the highest intensity, the most vigorous breathing etc. Relations of a similar relative order are found also for the other sound types.

The ^{connections with} (coupling of) certain neck movements at this age are the same for corresponding sound types; it is true, the characteristic attitude during greeting - the neck stretched far ahead - is not shown by the adults of all species during the triumphal calls. (A. caeruleascens has a different attitude; the pairs stand during the intensive triumphal cries almost breast to breast, without holding the neck in the manner typical for indicus or albifrons stretched out and either parallel or crossed.) In the same way, the boring head-neck movement that is coupled with trilling is present in all species, but its duration can differ. [p.296]

7.2.2. Criterion of the position of the structure of the system:

This criterion cannot be applied with uniform unambiguousness to all sound types: for lamenting, contact sounds and trilling one can refer to the ideal sequence of sounds during the course of preparedness for action that is the same for all species; for weeping and greeting one can consider the reaction of the goslings to the parents.

On the basis of this result one may assume that the conjecture that the sound types are homologous is very probably correct. At the same time the division into types has also been justified.

The proof for homology could be applied according to the same model also to the other species of anatids; this might make it possible to arrive at conclusions about the phylogeny of the sounds in this group.

7 . 3 . T r a n s i t i o n s
b e t w e e n s o u n d t y p e s

Until now we have been speaking about sound types as if they were ideal types. However, there exist definite transitions.

Multisyllabic sounds:

Contact sounds can pass fluently into trills (Fig. 31a). The proportion of contact sounds in trilling can be reduced down to one syllable; the syllable of the contact sound, which then always stands at the beginning, acts as a kind of grace-note and can become clearly characteristic for an individual. During the first ten days of life in all species, transitional forms between contact calls and trilling sounds amount to between 17 and 22 per cent of the trills uttered. Later they become rare. [p. 297]

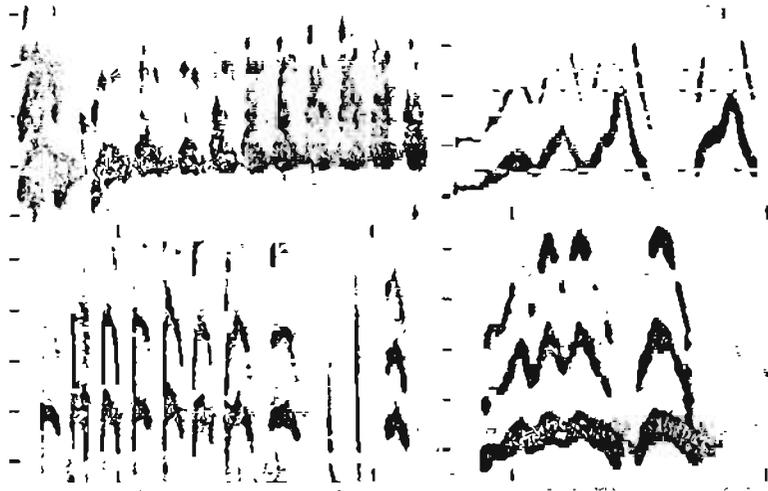


Fig. 31a. Transitions from the contact sound to trilling.
Upper row: A. indicus, five days; caerulescens, three
days; lower row: albifrons, one day; B. canadensis,
14 days. For other explanations see Fig. 3.

Transitions from trilling to contact sounds or to other sound types have not been found.

Contact sounds and greeting can change easily from one to the other; thus contact sounds occur very regularly towards the end of a period of greeting sounds; vice versa, contact sounds can change into greeting, all intermediate steps of the physical parameters can be found.
Monosyllabic sounds:

Monosyllabic contact sounds can change fluently into lamenting, but I have never heard the reverse process (Fig. 31b). Transitions of this kind can be heard above all in the group that has been called departing sounds by Heinroth (1924). The departing sounds are distinguished from all other sounds by the fact that they do not belong to a definable sound type, but represent special manifestations of two sound types.

Contact sounds as well as lamenting sounds can appear as departing sounds, in that case they are characterized by a striking rhythm and higher intensity. Which type of sound will be uttered depends on the

possibility that the gosling actually can move away. The less opportunity to change its place a gosling has, the more quickly the contact-departing sounds will change to the lamenting-departing sounds, when the gosling wants to change its place.

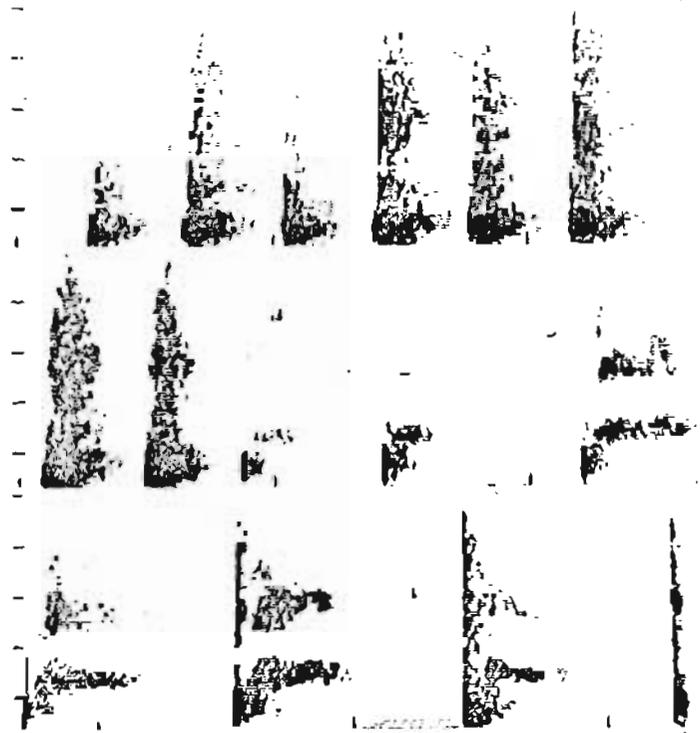


Fig. 31b. Transition from the contact sound in departing rhythm to lamenting sounds in departing rhythm in A. caerulea, 150-day-old. Upper: contact sound; centre: transition; lower: lamenting sound.

A distinctly recognizable rhythm is present in A. indicus (180 sounds per min) and in caerulea (up to 240 sounds per min) already beginning with the third day of life; in the other species I have heard a typical rhythm only when they became able to fly.

Transitions between lamenting and weeping can be found in each case at the beginning of a period of weeping sounds; at the time of the third maximum such transitions can be heard also during the period of weeping sounds. At this time there appear also transitions between

weeping sounds and distance calls. Both these intermediate forms disappear in the normal gosling as soon as the distance calls have become fully developed. The adult geese are able to make lamenting-distance calls.

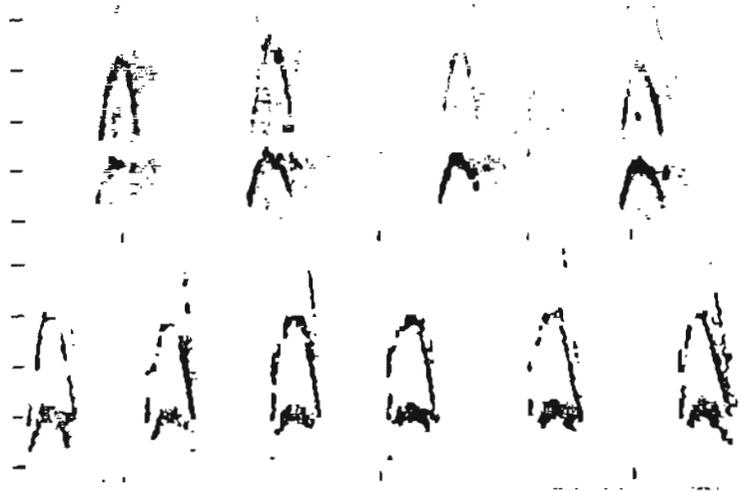


Fig. 52. Lamenting sounds in departing rhythm. Upper: A. indicus, three-day-old; lower: caerulescens, three-day-old.

No transition to warning and hissing could be established.

Neither were there any transitions from trilling to lamenting or weeping, likewise, there were none from contact sounds or greeting to weeping.

7 . 4 . S o u n d s e r i e s

Inspection of all the characteristics of sound types suggests the surmise that the sounds are expressions of the state of excitement of an animal: strong increase in breathing and the surprisingly high rate of defecation support the conclusion that the weeping sound is an expression of great excitement; the decrease of these values in the sequence lamenting - contact sounds - trilling, during the course of an activity

points to the fact that the sounds indicate the degree of satisfaction of the requirement in each case. Of course, the sounds should not be taken here as an absolute measure of the excitement. They only show the relative shift of the degree of excitement in each case and in this manner: when the excitement of a goose decreases from a given status of excitement, then sounds appear that have an increasing number of syllables, sinking intensity and decreasing length of syllables; when the excitement increases, there appear monosyllabic sounds of increasing intensity and increasing duration of the syllables. This coupling appears regularly! [p. 299]

The sounds, which are not coupled with certain movements, activities, nor even situations (trills, contact sounds, lamenting), can always be "superposed" by sounds that are bound to characteristic movements and unambiguously defined external stimuli (when the corresponding stimulus is offered. Greeting, weeping). This emphasizes the eminent importance of the last-named group of sound types.

One could therefore delimit the two groups from each other in this manner:

1. Lamenting, contact sounds and trills (non-coupled) are indications of a relative shift of the degree of excitement and the expression of the phase of an action, independent of the motivation that is the basis of the action (after Tinbergen 1966) or of the urge (after Heiligenberg 1963).
2. Weeping and greeting might be considered as antagonisms of the bond drive (after Fischer 1965); they are dependent on a certain motivation, that is, just on the bond drive.

Summary

Production, development and function of the vocalisation of four goose species
(*Anser indicus*, *A. caeruleus*, *A. albifrons* and *Branta canadensis*)

1. The mechanisms of sound production, the ontogeny of calls in relation to the development of anatomical structure, and the correlation between calls and actions or situations were investigated.
2. Investigation of live birds and blowing experiments (*Anblasversuche* following RÜPPEL, 1933) with dead birds confirmed the hypothesis that the pressure in the *saccus clavicularis*, and not the tracheal musculature, causes the tension of the *membranae tympaniformes* necessary for sound production. Syringeal musculature often described for geese was not to be found.
3. Frequency and intensity of the calls have the following relationships to the anatomical structure: frequency seems to be negatively correlated to the size of the *membranae tympaniformes*, intensity is negatively correlated to the diameter of the trachea, both are positively correlated to the pressure in the *saccus clavicularis*. A few additional factors, such as size of the bill and width of the opening, have an influence on the intensity.
4. Even whilst the goose is still in the egg it is possible to hear trills, contact-calls and lament-calls. Shortly after hatching, as soon as the movements of the gosling are coordinated, those calls which are correlated with definite movements (e. g. greeting, trilling, distress-calls) are observed.

The absolute values change, however: the frequency decreases in proportion to the growth of the trachea and the *membranae tympaniformes*; the intensity increases in proportion to the diameter of the trachea and the other factors mentioned. Measured according to their physical parameters, the positions of the various calls in relation to each other remain the same throughout the entire observation period.

The voice begins to break when the first sexual behaviour patterns occur.

Distress-calls are replaced by the less intensive and deeper lament-calls and by the distance-calls, which take over the social role of the distress-calls.

Under conditions of low excitation the calls are soft and multisyllabic. As the bird becomes more excited, the calls become louder and have fewer syllables.

Lament-calls (uttered with or without a particular rhythm), contact-calls and trills are, in that order, characteristic of the beginning of a behaviour pattern, the pattern itself and the end (e. g. feeding, drinking, preening). These calls are independent of the type of the behaviour pattern and the drive that causes them.

Greeting and distress-calls (triumph ceremony and distance-calls in the adults) depend on a definite drive, the "bond-drive" (*Bindungstrieb* of FISCHER 1965).

5. The function of the calls is to further the gosling-parent bond and to synchronise actions within the family.

REFERENCES

- 1 ANDREW, R. J. (1957): A comparative study of the calls of *Emberiza*. Ibis 99, 27—43 •
- 2 BALHAM, R. W. (1954): The behavior of Canada Goose in Manitoba. Ph. D. Thesis, University of Missouri •
- 3 BERNOT, R., und MEISE, W. (1958): Naturgeschichte der Vögel. Stuttgart •
- 4 COLLIAS, N. E. (1952): The development of social behavior in birds. Auk 69, 127—159 •
- 5 Ders. (1959): Social behavior and breeding success in Canada Geese confined under semi-natural conditions. Auk 76, 478—509 •
- 6 COOCH, F. G. (1958): The breeding biology and management of the blue snow goose *Chen caerulescens*. Ph. D. Dissertation, Cornell University Ithaca, N.Y. •
- 7 Ders. (1961): Ecological aspects of the blue snow goose complex. Auk 78, 72—89 •
- 8 CHRISTOLEIT, E. (1929): Bemerkungen zur Biologie der Gänse. J. Ornithol. 77, 352—386 •
- 9 DELACOUR, J. (1964): The waterfowl of the world. London, Country Life •
- 10 ELDER, W. H., und N. L. ELDER (1949): Role of the family in the formation of goose flocks. Wilson Bull. 61, 133—140 •
- 11 FISCHER, H. (1965): Das Triumphgeschrei der Graugans. Z. Tierpsychol. 22, 247—304 •
- 12 FRAUENFELDER, P., und P. HÜBER (1958): Einführung in die Physik. München •
- 13 FRISCH, O. (1959): Zur Jugendentwicklung, Brutbiologie und vergleichender Ethologie der Limicolen. Z. Tierpsychol. 16, 545—583 •
- 14 HANSON, H. C., und R. SMITH (1952): Canada Geese of the Mississippi flyway. Bull. Ill. Nat. Hist. Survey 25, 59 bis 210 •
- 15 HANSON H. C. (1953 b): Inter-family dominance in Canada geese. Auk 70, 11—16 •
- 16 Ders. (1959): The incubation patch of wild geese: its recognition and significance. Arctic 12, 139—150 •
- 17 HILGENDORF, W. (1963): Ursachen für das Auftreten von Instinktbewegungen bei einem Fisch (*Pelmatodromis subocellatus kribensis* Boul.). Z. vergl. Physiologie 47, 339—380 •
- 18 HENROTH, O. (1910): Beiträge zur Biologie, namentlich zur Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. V. Intern. Ornith. Congr. Berlin, 589—702 •
- 19 Ders. (1924 bis 28): Die Vögel Mitteleuropas. Berlin-Lichterfelde •
- 20 LEWITT, O. H. (1950): Recent studies of blue and lesser snow goose population in James Bay. Trans. N. Amer. Wildl. Conf. 15, 27—36 •
- 21 LIND, R. (1964): Intraspecific communication in animals. Disorders of Communication 42, 62—86 •
- 22 JOHNSON, P. (1961): The tracheal anatomy of the Anatidae and its taxonomic significance. Wildfowl Trust, Ann. Rep. 12, 28 •
- 23 Ders. (1962): Evolutionary trends in the behavior and morphology of the Anatidae. Wildfowl Trust, Ann. Rep. 13, 28 •
- 24 Ders. (1965): Handbook of waterfowl behavior, Cornell Univ. Press •
- 25 JOHNSON, C. S. (1947): Canada Goose management, Serey National Wildlife Refuge. J. Wildl. Manag. 1, 21—24 •
- 26 KEAR, J. (1968): The calls of very young Anatidae. In: Verhalten und Lautäußerungen. Beihefte zur Vogelwelt; 1, 93—114 •
- 27 KROEMER, R. B. (1961): The greeting ceremony of Canada geese. Mag. of Ducks and Geese 12, 5—9 •
- 28 Ders. (1962): Sexual behavior in the Canada Goose. The living bird. Cornell Laboratory of Ornithology •
- 29 KONACK, C. W. (1950): Breeding habits of Canada geese under refuge conditions. Amer. Midl. Nat. 43, 627—649 •
- 30 LANYON, W. (1959): The ontogeny of vocalisation in birds. Department of Birds, Mus. of Nat. Hist. New York •
- 31 LOHRL, H. (1963): The use of bird calls to clarify taxonomic relationships. Proc. 13. Int. Orn. Congr. 544—552 •
- 32 LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Ornithol. 83, 137—213, 289—413 •
- 33 Ders. (1959): Gestaltwahrnehmung als Quelle wissenschaftlicher Erkenntnis. Z. exp. u. angewandte Psychol. 6, 1, 118 bis 165 •
- 34 MARLER, P. (1955): Characteristics of some animal calls. Nature 176, 1—6 •
- 35 MARLER, P. (1961): The logical analysis of animal communication. Journ. theor. Biol. 1, 295—317 •
- 36 MARLER, P., and D. ISAAC (1960): Analysis of syllable structure in songs of the brown Towhee. Auk 77, 433—444 •
- 37 MARLER, P., and D. ISAAC (1962): Physical analysis of a simple bird song as exemplified by the chipping sparrow. Condor 62, 124—135 •
- 38 MARLER, P., and W. J. HAMILTON III. (1966): Mechanisms of animal behavior. New York 1966 •
- 39 MESSMER, E., und J. MESSMER (1956): Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel. Z. Tierpsychol. 13, 341—441 •
- 40 MILLER, H. A. (1937): Structural Modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A Study in adaptive evolution. Univ. of California press, Berkeley •
- 41 MOYNIHAN, M. (1955): Remarks on the original sources of display. Auk 72, 240—246 •
- 42 MULLIGAN, Fr. J. (1963): A description of Song Sparrow song based on instrumental analysis. Proc. 13. Int. Orn. Congr., 272—284 •
- 43 NAUMANN, J. (1825—60): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. Leipzig •
- 44 PAULSEN, K. (1967): Das Prinzip der Stimmbildung in der Wirbeltierreihe und beim Menschen. Frankfurt •
- 45 RAMSAY, A. O. (1951): Familial recognition in domestic birds. Auk 68, 1—6 •
- 46 REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik. Leipzig •
- 47 ROBERTS, E. L. (1966): Movements and flock behavior of Barnacle Geese on the Solway Firth. Wildfowl Trust, Ann. Rep. 17, 36—45 •
- 48 RÜPPELL, W. (1933): Physiologie und Akustik der Vogelstimme. J. Ornithol. 81, 433—542 •
- 49 SAUER, F. (1954): Die Entwicklung der Lautäußerung bei der Dorngrasmücke. Z. Tierpsychol. 11, 10—93 •
- 50 Ders. (1955): Entwicklung und Regression angeborenen Verhaltens bei der Dorngrasmücke. Acta 11. Int. Congr. Orn. 1954, 218—226 •
- 51 SCHLEUDT, W. (1962): Die historische Entwicklung der Begriffe „Angeborenes auslösendes Schema“ und „Angeborener Auslösemechanismus“ in der Ethologie. Z. Tierpsychol. 19, 697—725 •
- 52 Ders. (1964): Eine Apparatur zur Tonfrequenz-Spektrographie aus Bausteinen. Rohde und Schwarz Mitt. 18, 155—158 •

- 53 SCHWARTZKOPF, J. (1955): Schallsinnesorgane, ihre Funktion und biologische Bedeutung bei Vögeln. Acta II. Congr. Int. Orn. 1954, 189—208.
- 54 DERS. (1962): Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zool. 15, 214—366.
- 55 STRLSEMANN, E. (1927 bis 34): Aves; In: Kükenthals Handbuch der Zoologie, VII, 2. Hälfte, Berlin und Leipzig
- 56 • SUTHERLAND, Ch., and D. S. McCHENEY (1965): Sound production in two species of geese. The living bird, 4th. Ann. Report, Cornell Laboratory of Ornithology
- 57 TEMEROCK, G. (1964): Verhaltensforschung, VEB Fischer, Jena 2. Aufl.
- 58 THIELCKE, G. (1966): Die Auswertung der Vogelstimmen nach Tonbandaufnahmen. Die Vogelwelt 87, 1—14.
- 59 THORPE, W. H. (1958): The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla*. Ibis 100, 535—570.
- 60 TINBERGEN, N. (1966): Instinktlehre. Parey, Berlin, 4. Aufl.
- 61 VINCE, M. (1966): Artificial Acceleration of Hatching in Quail Embryos. Animal Behaviour 14, 389—394.
- 62 WESTPHAL, W. (1947): Physik. Springer Verlag, Berlin. 12. Aufl.
- 63 WICKLER, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Die Evolution der Organismen (G. Heberer ed.). 1, Fischer Verlag Stuttgart, 420—508.
- 64 ZIMMER, O. (1935): Beiträge zur Mechanik der Atmung bei den Vögeln in Stand und Flug. Zoologica Stuttgart 33 1—60.

Translations of German titles

- 3 Natural History of Birds.
- 8 Remarks on the biology of geese.
- 11 The triumphal cries of the grey lag goose.
- 12 Introduction to Physics.
- 13 On the development of the young, the breeding biology and the comparative ethology of the limnicoles.
- 17 Causes for the appearance of instinctive movements in a fish (*Pelmatochromis subocellatus kribensis* Boul.).
- 18 Contributions to the biology, mainly to the ethology and psychology of anatids.
- 19 The Birds of Central Europe.
- 26 In: Behaviour and vocalizations.
- 32 The companion in the environment of the bird.
- 35 Perception of form as source of scientific knowledge.
- 33 The development of the vocalizations and of some kinds of behaviour in the blackbird (*Turdus merula*).
- 45 Natural history of the birds of Germany.
- 44 The principle of the voice formation in vertebrates and man.

- 45 The foundations of the natural system of comparative anatomy and phylogenetics.
- 48 Physiology and acoustics of the bird voice.
- 49 The development of vocalization in the whitethroat (Sylvia communis).
- 50 Development and regression of innate behaviour in the whitethroat.
- 51 The historical development of the concepts "innate triggering scheme" and "innate triggering mechanism" in ethology.
- 52 An apparatus for tone frequency spectrography made of building units.
- 53 Acoustic sense organs, their function and biological importance in birds.
- 54 Comparative physiology of hearing and of vocalizations.
- 55 Aves; in: Kükenthal's Handbook of Zoology.
- 57 Research in Behaviour.
- 58 The evaluation of bird voices from tape recordings.
- 60 The Study of Instinct.
- 62 Physics.
- 63 Comparative Research in Behaviour and Phylogenetics. In: The Evolution of Organisms.
- 64 Contributions to the mechanics of breathing in birds standing and flying.

Address of author: Dr. I. Würdinger, D8131 Seewiesen, Max Planck Institute
for Behavioural Physiology.

Funktion der Lautäußerungen bei vier <i>albifrons</i> und <i>Branta canadensis</i>) ...	257
Charakter der Brieftauben in Abhängigkeit	303
Verhalten von <i>Hymenocera picta</i> Dana, einer Gnathophyllidae)	352
Weight on the Agonistic Behavior of	369

S. 375—384. — BARLOW, G. W., und — DARCHEN, R., S. 377. — FOX, M. W., — HILL, O., S. 383. — GLOVER, P. E., S. 384. — — LETT, B. A., S. 375. — HOLCOMB, L. C., — L., G. M., und J. R. G. TURNER, S. 377. — — 379. — REUTER, W., S. 383. — SCHULTZ, — J., S. 383. — WARNER, G. F., S. 375. —	
--	--

Folge von Heften. Die Berechnung erfolgt
berechnet. Jährlich erscheinen ca. 9 Hefte
unentgeltlich verpflichtet zur Abnahme eines
Jahres bis Ende des Jahres

g/Br., Zoologisches Institut, Katharinen-
ank-Institut für Verhaltensphysiologie,
t-Dozent Dr. W. Wickler, Max-Planck-
en über Starnberg/Obb. (verantwortlich

onen von Originalarbeiten sind zu senden
für Verhaltensphysiologie, 8131 Seewiesen
Dr. O. Kochler, Zoologisches Institut,

ungen und Referate werden mit 40 DM
undlungen von mehr als 2½ Bogen nur

teilungen werden dem Verfasser auf
Berechnung geliefert.

entlichten Beiträge sind urheberrechtlich
bildungen, Vervielfältigung auf photo-
nettonverfahren, Vortrag, Funk- und
beitungsanlagen — auch auszugsweise —
tragen oder Teilen von ihnen einzelne
hergestellt, und dienen diese gewerb-
wischen dem Börsenverein des Deutschen
Deutschen Industrie abgeschlossenen
rgütung an die Inkassostelle für Urheber-
kfurt/Main, Großer Hirschgraben 17–21,
dem Vermerk über die Quelle und den
g der Gebühren durch Wertmarken der
eine Marke im Werte von DM 0,30 zu
überträgt der Verfasser der Verlagsbuch-
ung.

und Hamburg. Anschrift: 1 Berlin 61,
areyverlag Berlin. Printed in Germany
Se 83.

Einzelpreis DM 54,00

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
Seewiesen und Erling-Andechs

Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautäußerungen bei vier Gänsearten (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons* und *Branta canadensis*)

VON IRENE WÜRDINGER¹⁾

Mit 32 Abbildungen

Eingegangen am 2. 12. 1968

Inhalt: 1. Einleitung S. 257, Fragestellung S. 258. Material und Methode S. 259. 2. Ein-
führung der Lauttypen S. 260. 3. Anatomie der Lauterzeugungsorgane S. 264, Beschreibung
der Organe S. 264, Entwicklung S. 268. 4. Mechanismus der Lauterzeugung S. 270. 5. Onto-
genie der Lautäußerungen S. 274, Entwicklung einzelner physikalischer Parameter S. 274,
Korrelation mit Atmung, Defäkation und Bewegungsunruhe S. 285, Korrelation der Laute
mit charakteristischen Bewegungen S. 286, Korrelation der Laute mit Tätigkeiten S. 287,
Korrelation der Laute mit Situationen S. 290, Korrelation der Laute mit der Entfernung der
Güßel von den Eltern S. 292. 6. Funktion der Lautäußerungen: Reaktionen auf Laute S. 292,
Funktionen der Laute S. 294. 7. Diskussion S. 295. 8. Zusammenfassung S. 299, Summary
S. 300, Literaturverzeichnis S. 301.

1.1. Einleitung

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Dr. K. LORENZ sei für Anregungen zu dieser Arbeit, für sein unermüd-
liches Interesse und für stete Förderung gedankt, Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM für Anregung
und Kritik, Herrn Dr. KRAMER für geduldigen Rat in physikalischen Fragen, Fräulein Dr. H.
FISCHER, Herrn Dr. H. SCHÖNE und Herrn Dr. W. WICKLER für die kritische Durchsicht des
Manuskriptes. Herrn H. KACHER danke ich für Beratung und Hilfe bei den Abbildungen,
Fräulein I. VON WUTHENAU für die Anfertigung der Zeichnungen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die mir zur Verfügung gestellten
Geräte.

Seit 366 v. Chr. die dem Jupiter heiligen Gänse durch ihr Geschrei das
Capitol errettet haben, haben so zahlreiche Autoren über die Stimmen der
erwachsenen Gänse geschrieben, daß hier nicht alle aufgezählt werden sollen.
Die weniger auffallenden Stimmen der jungen Gänse sind erst in neuerer
Zeit behandelt worden, so von NAUMANN (1820—60), HEINROTH (1910),
LORENZ (1935), FISCHER (1965) und KEAR (1968). NAUMANN spricht all-
gemein gehalten vom Piepen der jungen Gänse, ohne einzelne Laute zu
unterscheiden, schildert jedoch anschaulich den Stimmbruch. HEINROTH ver-
sieht die verschiedenen Laute mit einprägsamen, meist der Situation ent-
sprechenden Namen. Da die HEINROTH'schen Bezeichnungen nicht nur in der
deutschen Literatur ergänzt und erweitert wurden, sondern, sei es als Termini
technici, sei es in wörtlicher Übersetzung in der fremdsprachigen Literatur

¹⁾ Die Arbeit wurde als Dissertation der Universität München angenommen.



Abb. 1: Die vier Arten

Links oben: *Anser indicus*; unten: *A. caerulescens*. Rechts oben: *A. albifrons*; unten: *Branta canadensis*

erscheinen, habe ich sie beibehalten, obwohl, wie KEAR es ausdrückt, „... a few names suffer from anthropomorphic connotations“. Eingehender mit den Lauten der jungen Gänse hat sich FISCHER beschäftigt, im besonderen mit Motivation und Ontogenese des zum Triumphgeschrei der erwachsenen Gänse führenden „Wi-lautes“. KEAR schließlich hat sehr übersichtlich eine deskriptive Liste der bei sehr jungen Anatidae auftretenden Laute gegeben. Sie hat auch die Namen der Laute zusammengestellt.

1.2. Fragestellung

Der Bereich der in der vorgelegten Arbeit aufgeworfenen und behandelten Fragen hat sich im Verlaufe der Untersuchung erweitert. Zunächst war die Ontogenie der Laute — die Entwicklung der Tonhöhe, der Lautstärke, der Dauer — untersucht worden. Sodann wurden die Beziehungen der Laute zu Tätigkeiten und Situationen auf ihre Gesetzmäßigkeit geprüft. Daran schloß sich die Frage nach der Funktion der Lautäußerung an.

Die an den verschiedenen Arten gefundenen Ergebnisse sollten jeweils untereinander verglichen werden. Die gleichbenannten Lauttypen der einzelnen Arten wurden zunächst hypothetisch als homolog erachtet, in der Diskussion soll die Homologie bewiesen werden.

Die Lauterzeugung ist an bestimmte Strukturen der Atemorgane gebunden: Sind nun Änderungen der physikalischen Daten auf bestimmte Änderungen der anatomischen Strukturen zurückzuführen? Zur Beantwortung dieser Frage war es notwendig, den Mechanismus der Lauterzeugung zu klären und die Entwicklung der Lauterzeugungsorgane zu verfolgen.

Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Laute

Aus Gründen der Verständlichkeit werden einige charakterisierende Eigenschaften wie auch sonst üblich, mit der Anatomie

1.3. Material

Die Untersuchungen wurden an insgesamt 10 Tieren durchgeführt. Die Gesamtzahl läßt sich nach Art der Aufzucht wie folgt gliedern:

Tab. 1: Aufgliederung der untersuchten Tiere nach Art und Aufzucht

Arten	durch die Eltern
<i>Anser indicus</i>	2
<i>Anser caerulescens</i>	1
<i>Anser albifrons</i>	2
<i>Anser brachyrhynchus</i>	-
<i>Anser cygnoides</i>	-
<i>Branta canadensis</i>	3

Anser brachyrhynchus und *Anser cygnoides* sind nicht mit berücksichtigt, da die Anzahl der Kaspas-Hauser-Tiere stellte mir Dr. FISCHER zur Verfügung.

Die von ihren natürlichen Eltern aufgezogenen Tiere wurden an meine Person und die Aufzucht durch mich beobachtet.

Die für die Handaufzucht bestimmten Tiere wurden in unterschiedlichen Alters- und Geschlechtsgruppen gehalten. Die Gänse wurden maximal eigenständig im Leben der jungen Gänse, bis diese flugfähig waren, noch etwa 5 Std. pro Tag beobachtet.

Stimmlich ist die Gans erst nach dem ersten Lebensjahr, also mit etwa anderthalb Jahren vollständig in ihrer Stimmentwicklung über anderthalb Jahre für diese Arbeit ausgewertete Zeitraum an. Innerhalb dieser Zeit ist die Jugendentwicklung abgeschlossen und hat fertig gemausert.

Die für den Artenvergleich, besonders für die Lautäußerungen wurden die Lautäußerungen mit einem III-Telefunkengerät (Bandgeschwindigkeit

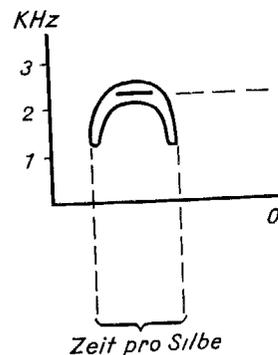
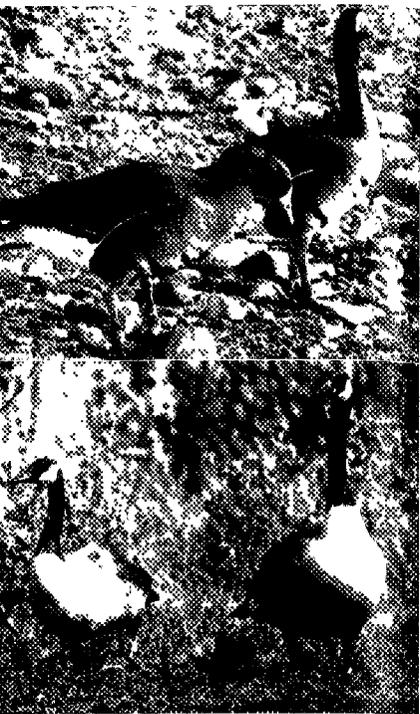


Abb. 2: Die Lautäußerung



...s. Rechts oben: *A. albifrons*; unten: *Branta*

...wohl, wie KEAR es ausdrückt, "... a
...ic connotations". Eingehender mit
...SCHER beschäftigt, im besonderen mit
...umphgeschrei der erwachsenen Gänse
...hat sehr übersichtlich eine deskriptive
...etenden Laute gegeben. Sie hat auch

stellung

Arbeit aufgeworfenen und behandel-
...ntersuchung erweitert. Zunächst war
...klung der Tonhöhe, der Lautstärke,
...n wurden die Beziehungen der Laute
...re Gesetzmäßigkeit geprüft. Daran
...er Lautäußerung an.

...efundenen Ergebnisse sollten jeweils
...gleichbenannten Lauttypen der ein-
...etisch als homolog erachtet, in der
...werden.

...ate Strukturen der Atemorgane ge-
...hysikalischen Daten auf bestimmte
...en zurückzuführen? Zur Beantwortung
...Mechanismus der Lauterzeugung zu
...ugungsorgane zu verfolgen.

Aus Gründen der Verständlichkeit sollen zunächst die Lauttypen mit einigen sie charakterisierenden Eigenschaften vorgestellt werden, dann wird, wie auch sonst üblich, mit der Anatomie begonnen.

1.3. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an insgesamt 46 Tieren aus 6 Arten durchgeführt; diese Anzahl läßt sich nach Art der Aufzucht wie folgt gliedern:

Tab. 1: Aufgliederung der untersuchten Tiere nach Art der Aufzucht

Arten	durch die Eltern	von Hand	mit <i>Anas platyrhynchos</i>	als Kaspar Hauser 1 0	Gesamt
<i>Anser indicus</i>	2	11	2	-	15
<i>Anser caerulescens</i>	1	4	2	1	8
<i>Anser albifrons</i>	2	5	1	1	9
<i>Anser brachyrhynchus</i>	-	2	-	-	2
<i>Anser cygnoides</i>	-	3	-	-	3
<i>Branta canadensis</i>	3	5	2	-	10

Anser brachyrhynchus und *Anser cygnoides* wurden bei der Auswertung der Laute nicht mit berücksichtigt, da die Anzahl der untersuchten Tiere zu gering war. Von den Kaspar-Hauser-Tieren stellte mir Dr. FISCHER freundlicherweise die Tonbänder zur Verfügung.

Die von ihren natürlichen Eltern auf dem Eßsee aufgezogenen Gänse wurden durch Futterdressur an meine Person und die Aufnahmegeräte gewöhnt, so daß eine störungsfreie Beobachtung möglich war.

Die für die Handaufzucht bestimmten Gössel wurden im Brutschrank erbrütet. Die Aufzuchtgruppen setzten sich je nach Zahl und Schlupftermin der vorhandenen Eier aus Gösseln unterschiedlichen Alters und verschiedener Arten zusammen. Während der Aufzucht wurden den Gösseln maximale eigene Handlungsfreiheit zugestanden, d. h. die Verfasserin teilte das Leben der jungen Gänse, bis diese flugfähig geworden waren. Die flugfähigen Gänse wurden noch etwa 5 Std. pro Tag beobachtet.

Stimmlich ist die Gans erst nach Ende einer zweiten Wachstumsphase im zweiten Lebensjahr, also mit etwa anderthalb Jahren erwachsen. Da nur wenige Individuen kontinuierlich in ihrer Stimmentwicklung über anderthalb Jahre verfolgt werden konnten, beträgt der für diese Arbeit ausgewertete Zeitraum 80 Tage je Exemplar, vom Tag des Schlüpfens an. Innerhalb dieser Zeit ist die Jugendentwicklung der Gans abgeschlossen, sie ist flugfähig und hat fertig gemausert.

Die für den Artenvergleich, besonders für die Betrachtung der physikalischen Parameter gebrauchten Lautäußerungen wurden unter konstanten Bedingungen mit einem Nagra-III-Telefunkengerät (Bandgeschwindigkeit 9 und 19 cm/sec) aufgenommen. Das Mikrofon

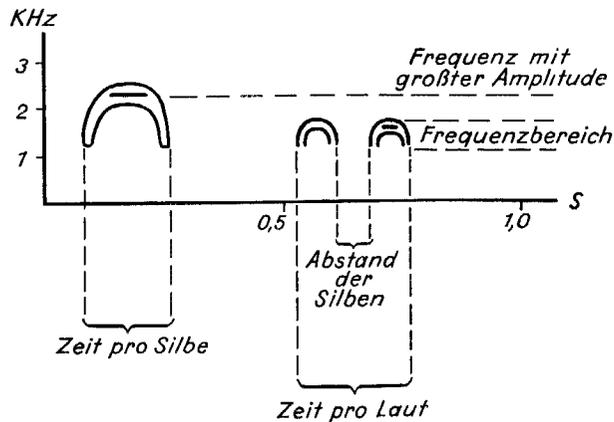


Abb. 2: Die Auswertung der Spektrogramme

(Typ MD 421) wurde etwa 3 bis 5 cm vom Schnabel der Gans entfernt gehalten. **Hinzu** kamen verstreut über den Tag Außenaufnahmen mit Situations- und Tätigkeitsprotokollen. Vom Tonbandmaterial wurden nach der Methode von SCHLEIDT (1964) Tonspektrogramme hergestellt. An diesen wurden Frequenz- und Zeitanalysen durchgeführt und die relativen Intensitäten berechnet; die absolute Intensität wurde mit einem Phonometer gemessen. Um Korrelationen bestimmter Lauttypen mit charakteristischen Bewegungen, Tätigkeiten und Situationen zu ermitteln, wurden die Tonbandprotokolle mit Hilfe eines Polygraphen ausgewertet. Die Auswertung der Spektrogramme zeigt Abb. 2.

Die Auswertung der Laute durch das Spektrogramm ist eine relativ grobe Methode, da die Frequenzen in den verwendeten Spektrogrammen in Abständen von 100 Hertz aufgetragen wurden und ihre Breite intensitätsabhängig schwankt. Dadurch können Verzerrungen in der Dauer der Silben auftreten. Da jedoch alle Spektrogramme in gleicher Weise hergestellt worden sind, verteilen sich die Auswertungsfehler wohl gleichmäßig und spielen bei der vergleichenden Betrachtung keine das Ergebnis fehlerhaft beeinflussende Rolle. Die Nachteile werden aufgehoben durch den Gewinn eines neuen Merkmals bei der Beurteilung von Lauten, nämlich ihrer Form im Spektrogramm.

Alle folgenden Aussagen beziehen sich, wenn die einzelnen Arten nicht gesondert hervorgehoben sind, auf sämtliche Arten und die ganze Beobachtungszeit.

2. Einführung der Lauttypen

2.1. Definition des Begriffes Laut

Ein Ton ist physikalisch zu definieren als mechanische Dichteänderung eines Mediums mit bestimmter Periodizität und Geschwindigkeit. Die Periodizität ist faßbar als Schwingung pro Zeit (1 Hertz = 1 Schwingung/sec) mit einer Amplitudenhöhe, deren Quadrat der Lautstärke oder Intensität (gemessen in db) proportional ist. Die Geschwindigkeit ist konstant für das jeweilige Medium (in Luft 330 m/sec). Ein Laut besteht sehr selten aus einem reinen Ton; im allgemeinen zeichnet er sich durch ein bestimmtes geordnetes Muster an Schwingungen aus. Ein ungeordnetes Chaos von Schwingungen ist ein Geräusch. Außer einer bestimmten Anzahl an Schwingungen ist ein Laut noch durch die Anzahl der Obertöne und seine Dauer bestimmt.

Neben der physikalischen Definition möchte ich eine physiologische einführen: unter einem Laut sei die während eines Expirationszuges hervorgebrachte stimmliche Äußerung verstanden.

Die Laute junger Gänse sind durch eine Fülle von Merkmalen gekennzeichnet: der Form eines Lautes im Spektrogramm, den in der physikalischen Definition gegebenen Daten, ihrer Zuordnung zu Tätigkeiten und Situationen und ihrer Funktion. Es ergibt sich ein Ordnungsschema der Laute, das nicht nur für eine Art seine Gültigkeit zu haben scheint; vielmehr sind für jede Art ähnliche Beziehungen aufzustellen. Die sich jeweils von anderen Lauten abgrenzenden Lautgruppen habe ich Typen genannt. Es sind dies: 1. Mehrsilbige Laute: Triller, Stimmföhlungs-laute, Grüßen. — 2. Einsilbige Laute: Jammern, Weinen, Warnen, Angstschrei. — 3. Geräusche: Zischen, Stöhnen, Niesen, Klicks etc.

Bei der Einteilung der Laute in mehrsilbige und einsilbige folge ich den Definitionen von TEMBROCK (1964), MARLER (1961) und MULLIGAN (1963):

TEMBROCK: Einzellaute

Einsilbig (Kurzlaute) Warnen, Weinen, Jammern

Mehrsilbig Stimmföhlungs-laute, Grüßen (und Trillern)

Die Definition des Trillers wurde nicht von TEMBROCK übernommen (TEMBROCK hatte den Triller unter einsilbig mit wechselnder Impulsfolge registriert), sondern von MARLER (1961) und MULLIGAN (1963), da der Triller z. T. die einzelnen Silben deutlich erkennen läßt.

MULLIGAN: Note: a sound producing a continuous trace on the sound spectrograph

Syllable: a simple or komplex element, that is serially repeated

Trill: a consecutive series of similar syllables.

MARLER: Notes: basic units, each of which is one continuous vocal utterance. A single note might be modulated in frequency or amplitude

Syllables: notes, arranged in groups, to form more or less coherent units

Trill: syllables, repeated consecutively two or more times.

2.2. Spektrogramme zur Einführung der Lauttypen

Die auf Abb. 3 bis 7 gezeigten Spektrogramme stellen für jede Art die Lauttypen eines 3 Tage alten Individuums dar. Auf der Ordinate aufgetragen

Erzeugung, Ontogenie und Funktion de

ist die Frequenz in kHz, auf der Abszisse
gegebenen Daten beziehen sich nur auf di

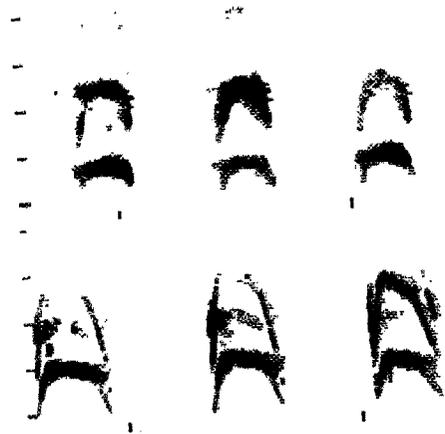


Abb. 3: Weinen
Weinlaut, HEINROTH (1910); Pfeifen des V.
(1951); Distress-call, KEAR (1967).
Links oben: *Anser indicus*; unten: *A. caerulea*.
Rechts oben: *A. albifrons*; unten: *Branta caerulea*.
Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken
1 kHz
Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken betr

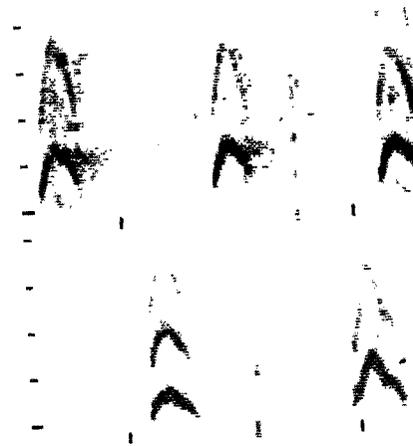


Abb. 4: Jammern
Jammern, LORENZ, FISCHER (mündlich)
Links oben: *Anser indicus*; unten: *A. caerulea*.
Rechts oben: *A. albifrons*; unten: *Branta caerulea*.
Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken
1 kHz
Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken betr

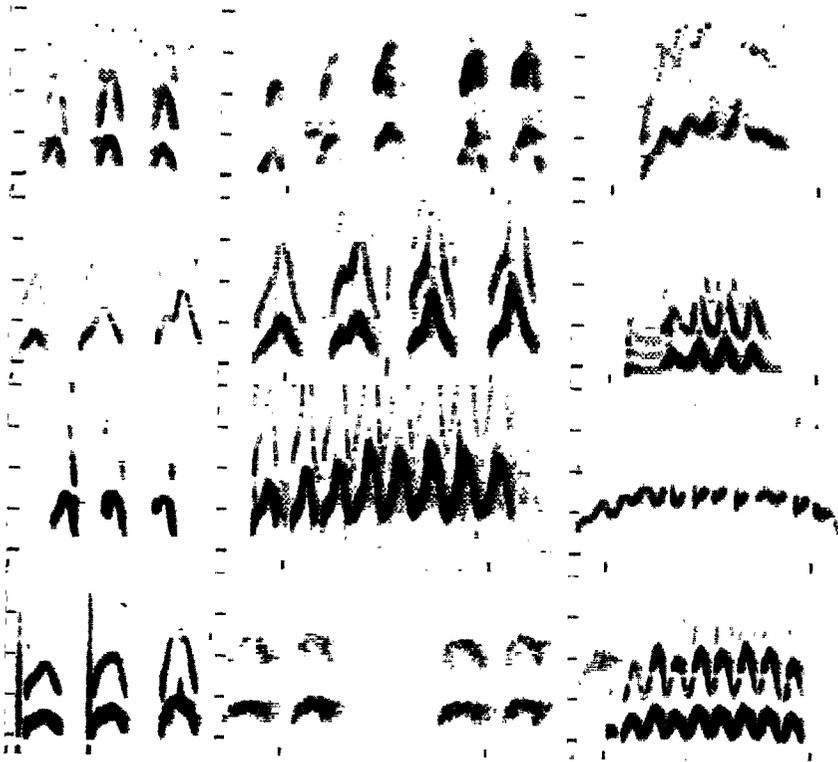


Abb. 5: Stimmföhlungslaute (Linke Reihe)

Unterhaltungslaut, HEINROTH (1910); Stimmföhlungslaut, HEINROTH (1924); Calling-note, FABRICIUS (1951); Contact-call, COLLIAS (1962); Wi-laut ohne Halsvorstrecken, FISCHER (1965); Pleasure-call, KEAR (1967). Von o. nach u.: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*

Abb. 6: Grüßen (Mittlere Reihe)

Grüßen, HEINROTH (1924); Greeting-call, COLLIAS (1962); Wi-laut mit Halsvorstrecken, FISCHER (1965). Von o. nach u.: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*.

Abb. 7: Trillern (Rechte Reihe)

Schlaf laut, HEINROTH (1910); Triller, FISCHER (1965); Sleepy-call, KEAR (1967). Von o. nach u.: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*.

Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

Unter den Lauttypen ist der Warnlaut nicht mit aufgeführt, da er normalerweise erst von flugfähigen Gänsen geäußert wird; er läßt sich jedoch experimentell durch Raubvogelattrappen schon im Alter von 1 bis 2 Tagen auslösen (Abb. 8).

Die Auslösung des Angstschreies hatte die unerwünschte Wirkung, daß das Tier für geraume Zeit äußerst scheu gegenüber dem Menschen war und damit die Kontinuität der Beobachtungen und Aufnahmen gefährdet war. Er wurde deshalb nicht berücksichtigt.

Außer den beiden einsilbigen Lauttypen fehlen in der Entwicklungsreihe das Zischen sowie Klicks, Niesen etc. Letztere sind auf Krankheiten zurückzuführen. Beim Zischen bleibt das charakteristische Merkmal, der Geräuschcharakter, unverändert während der Entwicklungszeit erhalten. Klicks können in den letzten zwei Tagen im Ei und während der ersten 4 bis 5 Lebenstage außerhalb des Eies auftreten; sie sind auf ein Lungenödem zurückzuführen.

Der einzige Instrumentallaut, den junge Gänse erzeugen, ist das Schlagen des Eizahns gegen die Schale.

Tab. 2

Art	Frequenzbereich Hz	intensiv. Frequenz Hz	In
Weinen			
<i>Anser indicus</i>	1080 - 2300	2150	4
<i>Anser caerulescens</i>	900 - 2250	2000	5
<i>Anser albifrons</i>	1375 - 3380	3100	4
<i>Branta canadensis</i>	1225 - 2700	2125	4
Jammern			
<i>Anser indicus</i>	1150 - 2100	1760	1
<i>Anser caerulescens</i>	1190 - 2235	2050	
<i>Anser albifrons</i>	1200 - 2850	2400	
<i>Anser canadensis</i>	1630 - 2225	1975	
Stimmföhlung			
<i>Anser indicus</i>	1000 - 1775	1600	
<i>Anser caerulescens</i>	1125 - 1985	1615	
<i>Anser albifrons</i>	1375 - 2675	2150	
<i>Branta canadensis</i>	975 - 2075	1750	
Grüßen			
<i>Anser indicus</i>	1300 - 2200	1835	
<i>Anser caerulescens</i>	800 - 2100	1800	
<i>Anser albifrons</i>	1475 - 3283	3000	
<i>Branta canadensis</i>	1050 - 2125	1625	
Trillern			
<i>Anser indicus</i>	1375 - 2750	2200	
<i>Anser caerulescens</i>	950 - 1925	1650	
<i>Anser albifrons</i>	1430 - 2880	2650	
<i>Branta canadensis</i>	900 - 1900	1650	
Warnlaut			
<i>Anser indicus</i>	1475 - 2850	2625	

Abb. 8: Wa
Ordinate:
1000 Hertz
Abszisse: 1

Tab. 2

Art	Frequenzbereich Hz	Intensiv. Frequenz Hz	Intens. db	Anzahl Silbe / Laut	Zeit / Silbe sec.	Abstand d. Laute sec.
Weinen						
<i>Anser indicus</i>	1080 - 2300	2150	47 - 55	1	0,14	0,20
<i>Anser caerulescens</i>	900 - 2250	2000	50 - 55	1	0,17	0,16
<i>Anser albifrons</i>	1375 - 3380	3100	45 - 50	1	0,165	0,21
<i>Branta canadensis</i>	1225 - 2700	2125	40 - 50	2	0,25	0,23
Jammern						
<i>Anser indicus</i>	1150 - 2100	1760	35 - 50	1	0,12	0,37 unregelm.
<i>Anser caerulescens</i>	1190 - 2235	2050	45 - 53	1	0,08	0,15
<i>Anser albifrons</i>	1200 - 2850	2400	35 - 45	1	0,095	0,105
<i>Anser canadensis</i>	1630 - 2225	1975	30 - 45	1 - 3	0,18	0,47
Stimmfuhlungs-laute						
<i>Anser indicus</i>	1000 - 1775	1600	30 - 40	1 - 6	0,055	0,095
<i>Anser caerulescens</i>	1125 - 1985	1615	35 - 45	1 - 4	0,11	0,06
<i>Anser albifrons</i>	1375 - 2675	2150	30 - 40	1 - 5	0,06	0,035
<i>Branta canadensis</i>	975 - 2075	1750	25 - 35	1 - 4	0,07	0,095
Grüßen						
<i>Anser indicus</i>	1300 - 2200	1835	35 - 45	2 - 6	0,08	0,055
<i>Anser caerulescens</i>	800 - 2100	1800	35 - 50	1 - 4	0,12	0,08
<i>Anser albifrons</i>	1475 - 3283	3000	35 - 45	2 - 10	0,085	-
<i>Branta canadensis</i>	1050 - 2125	1625	30 - 45	2 - 3	0,12	0,035
Trillern						
<i>Anser indicus</i>	1375 - 2750	2200	25 - 40	3 - 7	0,05	-
<i>Anser caerulescens</i>	950 - 1925	1650	30 - 40	3 - 6	0,07	-
<i>Anser albifrons</i>	1430 - 2880	2650	25 - 35	3 - 13	0,05	-
<i>Branta canadensis</i>	900 - 1900	1650	25 - 35	3 - 8	0,07	-
Warnlaut						
<i>Anser indicus</i>	1475 - 2850	2625	50 - 55	1	0,10	-

gs-laut, HEINROTH (1924); Calling-note, Wi-laut ohne Halsvorstrecken, FISCHER: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*.

s (1962); Wi-laut mit Halsvorstrecken, *caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*.

); Sleepy-call, KEAR (1967). Von o. nach *ta canadensis*.
: 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei

mit aufgeführt, da er normalerweise erst jedoch experimentell durch Raubvogel- (Abb. 8).

erwünschte Wirkung, daß das Tier für en war und damit die Kontinuität der urde deshalb nicht berücksichtigt.

en in der Entwicklungsreihe das Zischen iten zurückzuführen. Beim Zischen bleibt ter, unverändert während der Entwick- ei Tagen im Ei und während der ersten sie sind auf ein Lungenödem zurück-

erzeugen, ist das Schlagen des Eizahns

Abb. 8: Warnlaut von *Anser indicus*
Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz
Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

3. Anatomie der Lauterzeugungsorgane

3.1. Einleitung

Laute werden bei Vögeln wie bei Säugetieren im besonderen Zusammenspiel der Atmungsorgane erzeugt. Daß es jedoch nicht die den Säugetieren homologen Organe sind, welche bei Vögeln in Schwingung geraten, daß die schwingenden Strukturen nicht am kranialen, sondern am kaudalen Ende der Trachea zu suchen sind, erkannte als erster HERRISSAULT 1753. Er vermutete auch, daß die freie, von allen Seiten zugängliche Aufhängung von Trachea, Syrinx und Bronchien im *Saccus clavicularis* eine entscheidende Rolle bei der Lautgebung habe.

RÜPPELL (1933) hat in einer Reihe von Anblaseversuchen und Arbeiten an Modellen die grundsätzliche Wirkungsweise und Bedeutung des *Saccus cl.* und der *Membranae tympaniformes* aufgeklärt und die akustische Beziehung zwischen Trachea und Syrinx erhellt.

SUTHERLAND (1965) untersuchte bei zwei Unterarten von *Anser caerulescens* die Beziehungen von Größe und Elastizität der *Membranae tympaniformes* und der Form der Trachea zur Tonhöhe und Intensität der Laute. Arbeiten mit dem Stroboskop und der Hochgeschwindigkeitskamera (PAULSEN 1967) erlaubten endlich die Beobachtung der schwingenden *Membranae tympaniformes*. Die Ansichten der einzelnen Autoren zum Mechanismus der Lauterzeugung sind in der Diskussion über die Beziehung der anatomischen Befunde zur Lautbildung erörtert.

3.2. Beschreibung der Organe

Die Räume, Organe und Muskeln, die an der Lauterzeugung beteiligt sind, sind grundsätzlich für alle Arten gleich; sie sind in dem Augenblick funktionsfähig, in dem der Schnabel des Gossels in den Luftsack des Eies vorstößt, d. i. etwa 72—80 Std. vor dem Schlüpfen, und verändern sich dann entsprechend den Gesetzen des Wachstums.

Die Beschreibung bezieht sich zunächst auf flugfähige Tiere im Alter zwischen 80 und 135 Tagen, also auf jenes Stadium, bei dem die Beobachtung der Lautentwicklung beendet wurde.

3.2.1. Trachea

Die Trachea beginnt an ihrem kranialen Ende mit dem Larynx, der vom Stellknorpel und vom Ringknorpel und seinen Fortsätzen gebildet wird; er kann durch die *Musculi apertor et sphincter laryngis* geöffnet und geschlossen werden. Die Trachea setzt sich dann als ein allseitig geschlossenes, durch Knorpelspannen versteiftes Rohr kaudalwärts fort. Die lichte Weite nimmt vom kranialen Ende bis etwa zur halben Länge des Rohres ab, erweitert sich dann wieder, erreicht bei etwa $\frac{3}{4}$ der Länge die maximale lichte Weite und nimmt erneut wieder ab bis zum Beginn der Trommel, welche aus den letzten 4 bis 5 kaudalen Knorpelringen gebildet wird. Schleifenbildungen der Trachea oder besondere Ausbildungen der Trommel, wie sie bei vielen anderen Anatidae vorkommen, fehlen den Gänsen.

Begleitet wird die Trachea auf über $\frac{9}{10}$ ihrer Länge vom paarigen *Musculus trachealis*, welcher am Ringknorpel entspringt und oberhalb der Trommel in die Faszie der Trachea austrahlt. Er kann die Trachea aktiv verkürzen. Gedeht wird sie passiv, wenn der Hals sich streckt. Ein weiteres Paar von Muskeln entspringt am dorsalen Ursprung der Coracoide und inseriert nach u-förmigem Verlauf kranialwärts der Inserierung des *M. trachealis*, in diesen einstrahlend. *Anser indicus* und *A. albifrons* besitzen außerdem ein zweites Muskelpaar, welches kranialwärts des ersten Paares inseriert und am dorsalkranialen Rand des Sternum entspringt. Diese Muskelpaare verändern die lichte Weite der Trachea.

Länge und Weite der Trachea, Länge des *M. trachealis* und Inserierungsstellen der *Musculi ypsilo-trachealis* zeigt Tab. 3. Die prozentualen Proportionen der Tracheallänge zur Länge des *M. trachealis* wie zur Abzweigung des *M. ypsilo-trachealis* und das Verhältnis von größter zu kleinster lichter Weite der Trachea scheinen für die Art (auch während der Entwicklung) konstant zu sein.

3.2.2. Syrinx

Unter Syrinx wird der Bereich verstanden, der sich zwischen dem kaudalen Ende der Trachea und den Bronchien befindet und bei den Gänsen aus zwei Paaren häutiger Membrane, den *Membranae tympaniformes*, gebildet wird. Die äußeren Seiten eines jeden Paares, die *Membranae tympaniformes externae*, sind zwischen dem ersten und zweiten Bronchien-

bogen ausgespannt; der erste Bogen ist eng Trachealringen verbunden. Die *Membranae t* befestigt, welcher in der Medianebene der Tr wird; lateral sind sie im spitzen Winkel mit innen gegen die *Membr. ext.* vor, das Lumen median sind sie durch den mehr oder weniger verbunden. Der *Bronchidesmus* kann ver längere Verwachsung zwischen den beiden B Bronchidesmus und dem Steg gebildete Raum h

Im Bereich der Syrinx wurde bei den G die Unterschiede der untersuchten Arten.

Tab. 3. Beziehungen der Tracheallänge zur Länge des *Musculus ypsilo-trachealis* sowie Weite der lichter Weite. (Alle Daten stammen von frisch

Trachea Länge	Musc. trach. Länge	L. Trachea / L. Musc. tr.	AL
cm	cm	%	M L
Anser i			
8,6	8,1	94,0	
18,8	17,6	93,5	
28,0	26,2	94,0	
32,0	30,1	94,0	
Anser c			
10,3	9,4	91,0	
20,2	18,2	90,0	
40,2	37,2	92,5	
Ansei			
30,0	28,3	94,0	
Branta			
11,0	10,25	93,0	
13,5	12,0	90,0	
42,6			
46,3	43,1	93,0	

Wie Abb. 9 und Tabellen 4 und Syrinxtypen unterscheiden.

a) Beide Membranflächen sind bei inneren Flächen sehr viel größer als d 0,7 bis 1,0 cm bei adulten Tieren). G *Membr. ext.*, sondern auch die Volumen haben ein kleineres Volumen als die G *albifrons*, *A. brachyrhynchus*, *A. fabai* schlechtsdimorphismus in der Stimme, d der Gans.

Erzeugungsgorgane

...tieren im besonderen Zusammenspiel der ... den Säugetieren homologen Organe sind, ... die schwingenden Strukturen nicht am kra- ... suchen sind, erkannte als erster HERISSAUT ... eiten zugängliche Aufhängung von Trachea, ... e entscheidende Rolle bei der Lautgebung

...blaseversuchen und Arbeiten an Modellen ... des *Saccus cl.* und der *Membranae tympani-* ... schen Trachea und Syrinx erhellt.

...terarten von *Anser caerulescens* die *Be-* ... *ranae tympaniformes* und der Form der ... beiten mit dem Stroboskop und der Hoch- ... endlich die Beobachtung der schwingenden ... einzelnen Autoren zum Mechanismus der ... Beziehung der anatomischen Befunde zur

ler Organe

...Lauterzeugung beteiligt sind, sind grund- ... enblick funktionsfähig, in dem der Schna- ... l. i. etwa 72—80 Std. vor dem Schlupfen, ... des Wachstums.

...ugfähige Tiere im Alter zwischen 80 und ... Beobachtung der Lautentwicklung beendet

...ea ... mit dem Larynx, der vom Stellknorpel ... ildet wird; er kann durch die *Musculi* ... sen werden. Die Trachea setzt sich dann ... gen versteiftes Rohr kaudalwärts fort. ... etwa zur halben Länge des Rohres ab, ... er Länge die maximale lichte Weite und ... mel, welche aus den letzten 4 bis 5 kau- ... ngen der Trachea oder besondere Aus- ... eren Anatidae vorkommen, fehlen den

...Länge vom paarigen *Musculus trachealis*, ... der Trommel in die Faszie der Trachea ... gedehnt wird sie passiv, wenn der Hals ... gt am dorsalen Ursprung der Coracoide ... der Inserierung des *M. trachealis*, in die ... itzen außerdem ein zweites Muskelpaar, ... am dorsalkranialen Rand des Sternum ... eite der Trachea.

... *. trachealis* und Inserierungsstellen der ... alen Proportionen der Tracheallänge zur ... *M. ypsilo-trachealis* und das Verhältnis ... scheinen für die Art (auch während der

... sich zwischen dem kaudalen Ende der ... änsen aus zwei Paaren häutiger Mem- ... Die äußeren Seiten eines jeden Paares, ... en dem ersten und zweiten Bronchien-

bogen ausgespannt; der erste Bogen ist eng mit den letzten, zur Trommel verwachsenen Trachealringen verbunden. Die *Membranae tympaniformes internae* sind kranial am Steg befestigt, welcher in der Medianebene der Trachea durch den letzten Trachealring gebildet wird; lateral sind sie im spitzen Winkel mit den *Membranae externae* verbunden; kaudal werden sie von den Bronchienhalbringen eingefaßt. Die Membranflächen wölben sich nach innen gegen die *Membr. ext.* vor, das Lumen zwischen den Membranen verengend. Kaudalmedian sind sie durch den mehr oder weniger kräftig ausgebildeten *Bronchidesmus* miteinander verbunden. Der *Bronchidesmus* kann verschieden gestaltet sein, als schmale Brücke oder längere Verwachsung zwischen den beiden Bronchialästen. Der von den *Membr. int.*, dem *Bronchidesmus* und dem Steg gebildete Raum heißt *Foramen interbronchiale*.

Im Bereich der Syrinx wurde bei den Gänsen keine Muskulatur gefunden. Abb. 9 zeigt die Unterschiede der untersuchten Arten.

Tab. 3: Beziehungen der Tracheenlänge zur Länge des *Musculus trachealis* und der Abzweigung des *Musculus ypsilo-trachealis* sowie Weite der Trachea und Verhältnis von größer zu geringster lichter Weite. (Alle Daten stammen von frischtoten Tieren.)

Trachea Länge	Musc. trach. Länge	L. Trachea / L. Musc. tr	Abzw. d. Musc. y. tr. Länge	L. Trachea / L. Musc. y. tr.	Trachea Weite	Verhältnis max / min Weite
cm	cm	%	cm	%	mm	
<i>Anser indicus</i>						
8,6	8,1	94,0	7,55	88,0		
18,8	17,6	93,5	16,1	85,0	5,5	1,95
			16,9	89,0	2,8	
28,0	26,2	94,0	23,7	85,0	9,5	1,90
			25,0	89,0	5,0	
32,0	30,1	94,0	27,2	85,0	12,0	1,85
			28,4	88,5	6,5	
<i>Anser caerulescens</i>						
10,3	9,4	91,0	8,5	82,0		
20,2	18,2	90,0	16,5	81,5	9,5	1,35
					7,0	
40,2	37,2	92,5	33,6	84,0	10,05	1,45
					7,25	
<i>Anser albifrons</i>						
30,0	28,3	94,0	26,2	87,0	9,5	1,95
			27,2	90,0	5,75	
<i>Branta canadensis</i>						
11,0	10,25	93,0	9,5	86,0	3,0	1,44
					4,3	
13,5	12,0	90,0	11,3	84,0	3,8	1,45
					5,5	
42,6					11,8	1,62
					7,25	
46,3	43,1	93,0	42,0	90,6	13,0	1,53
					8,5	

Wie Abb. 9 und Tabellen 4 und 5 zeigen, lassen sich bei adulten Gänsen mehrere Syrinxtypen unterscheiden.

a) Beide Membranflächen sind beim Ganter etwa gleich groß, bei der Gans sind die inneren Flächen sehr viel größer als die äußeren; der *Bronchidesmus* ist lang (zwischen 0,7 bis 1,0 cm bei adulten Tieren). Geschlechtsdimorph scheint nicht nur die Größe der *Membr. ext.*, sondern auch die Volumengröße des *Saccus clavicularis* zu sein, die Ganter haben ein kleineres Volumen als die Gänse. Die zu dieser Gruppe gehörenden Arten *Anser albifrons*, *A. brachyrhynchus*, *A. fabalis* zeigen als adulte Vögel einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus in der Stimme, die Laute der Ganter sind erheblich höher als die der Gans.

b) Die *Membr. tymp. int.* sind sehr viel länger als die *Membr. tymp. ext.*, sie sind durch einen sehr schmalen häutigen Bronchidesmus verbunden und reichen fast bis zum Eintritt der Bronchien in die Lunge. Die Größe der Membrane ist bei den Geschlechtern nicht gesichert verschieden. Ein Dimorphismus der Stimme liegt nicht vor. Zu diesem Typ gehören *Anser caerulescens*, *A. indicus*, *A. anser*, *Branta canadensis*.

c) Überlange *Membr. ext.*, wie sie von STRESEMANN für *Branta canadensis* erwähnt werden, konnte ich bei den untersuchten Exemplaren nicht finden; die *Membr. ext.* waren jedoch vom dritten Bronchialhalbring unterteilt. Vermutlich lag meinen Untersuchungen eine andere Rasse zugrunde; *Branta canadensis* ist ja in eine Reihe von Rassen aufgespalten.

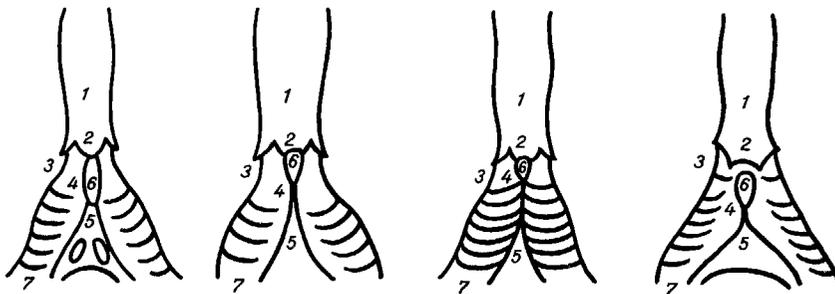


Abb. 9: Syrinx, Vergleich der vier Arten; von links nach rechts: *Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons*, *Branta canadensis*.

1 Trachea, 2 Trommel, 3 *Membranae tympaniformes externae*, 4 *Membranae tympaniformes internae*, 5 *Bronchidesmus*, 6 *Foramen interbronchiale*, 7 Bronchien

Tab. 4: Beziehungen zwischen Tracheenlänge, Flächengröße der Membrane und dem Verhältnis von *Membr. tymp. ext.* zu *Membr. tymp. int.*

Art	Trachea Länge cm	Fläche Membr. int. mm ²	Fläche Membr. ext. mm ²	Verhältnis int / ext.
<i>Anser indicus</i>	8,6 ♂	5,6	3,78	1,48 : 1
	10,2 ♀	8,9	4,58	1,8 : 1
	18,8 ♂	60,0	21,0	2,85 : 1
	28,0 ♀	162,0	55,0	2,95 : 1
	32,0 ♂	247,0	70,0	3,5 : 1
<i>Anser caerulescens</i>	10,3 ♀	12,5	7,0	1,78 : 1
	20,2 ♂	71,5	26,7	2,67 : 1
	24,0 ♂	84,0	48,0	1,76 : 1
	36,0 ♂	250,0	156,0	1,5 : 1
	40,0 ♀	286,0	168,0	1,7 : 1
<i>Anser albifrons</i>	30,0 ♂	88,0	77,0	1,14 : 1
	30,0 ♀	168,0	63,0	2,56 : 1
<i>Anser fabalis</i>	37,8 ♂	77,0	57,7	1,32 : 1
	37,8 ♀	97,5	47,5	1,95 : 1
<i>Branta canadensis</i>	11,0 ♀	19,5	8,0	2,45 : 1
	13,5 ♂	38,5	18,5	2,05 : 1
	42,6 ♂	290,0	156,0	1,88 : 1
	46,3 ♀	290,0	168,0	1,86 : 1

Tab. 5: Länge des *Bronchidesmus**)

*) Außer eigenen Präparaten wurden für Tab. 4 und 5 auch Exemplare der Staatssammlung HEINROTH und der Sammlung in Slimbridge (England) verwendet.

Art	Bronchidesmus Länge d. Verwachsung	Art	Bronchidesmus Länge d. Verwachsung
<i>A. albifrons</i>	1,0 cm	<i>A. anser</i>	0,5 cm
<i>A. branchyrh.</i>	0,7 cm	<i>A. caerulescens</i>	0,2 cm
<i>A. fabalis</i>	0,8 cm	<i>A. indicus</i>	0,2 cm

3.2.3. Bro

Bronchien werden die paarigen, an die M zu den Lungen führenden Rohre genannt. Str *Membr. tymp. int.* nur bei den Arten, deren Knorpelring begrenzt werden, dem noch minde Lunge folgen und die einen langen Bronchi (*rhynchus*, *A. fabalis*). Bei den anderen Arten (*Branta canadensis*) reicht die *Membr. tymp. u* (erst der letzte extrapulmonale Bronchialring b bronchialen Bereich der *Membr. tymp. int.* na branen sprechen. Bei den erstgenannten Arto verstärkt, bei den letzten Arten sind jeweils Knorpelbögen versteift, während die inneren, längerte *Membr. tymp. int.* gebildet werden.

Am Beginn der Bronchien oder des bron lichten Weite der zugehörigen Trachea erwei sich dann die Bronchien auf etwa 40% dies -bogen schwankt individuell, außerdem könn Anzahl an Knorpelringen enthalten.

3.2.4. I

Die Luftsäcke werden entsprechend ih inspiratorische genannt.

Exspiratorischer unpaarer *Saccus clavicu*

Er umhüllt den oberen Brustraum. Se beinen folgend zu Schultergürtel und Hals schließend, eine den Hals vom Brustraum t durchbrochen und läßt sich aufblähen; die T vor der Befestigung der Decke an der Halswi zur Lunge, kaudal bis zum Herzen, dorsal rraum des *Saccus cl.* durchziehen, ihrerseits kleidet, frei an den *Musculi ypsilo-tracheal* sowie die Aorta und die großen kopf- und

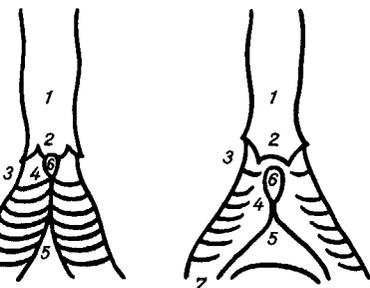


Inspiratorische Luftsäcke, *Sacci thorac*

thoracales an, sich den Rippen entlang e Stammbronchus ab, die abführenden münd Ausbuchtungen bestehenden ebenfalls pa Räume der Bauchregion. Auch ihre zufü die abführenden münden in den Ventral Verbindung, der Luftaustausch geht immer

als die *Membr. tymp. ext.*, sie sind durch ...
 und reichen fast bis zum Eintritt
 brane ist bei den Geschlechtern nicht ge-
 liegt nicht vor. Zu diesem Typ gehören
adensis.

RESEMANN für *Branta canadensis* erwähnt
 ren nicht finden; die *Membr. ext.* waren
 vermutlich lag meinen Untersuchungen eine
 eine Reihe von Rassen aufgespalten.



... nach rechts: *Anser indicus*, *A. caerulescens*,
 ... *externae*, 4 *Membranae tympaniformes*
 ... ale, 7 Bronchien

...größe der Membrane und dem Verhältnis

	Fläche Membr. ext. mm ²	Verhältnis int. / ext.
	3,78	1,48 : 1
	4,58	1,8 : 1
	21,0	2,85 : 1
	55,0	2,95 : 1
	70,0	3,5 : 1
	7,0	1,78 : 1
	26,7	2,67 : 1
	48,0	1,76 : 1
	156,0	1,5 : 1
	168,0	1,7 : 1
	77,0	1,14 : 1
	63,0	2,56 : 1
	57,7	1,32 : 1
	47,5	1,95 : 1
	8,0	2,45 : 1
	18,5	2,05 : 1
	156,0	1,88 : 1
	168,0	1,86 : 1

4 und 5 auch Exemplare der Staatssamm-
 (England) verwendet.

Art	Bronchidesmus Länge d. Verwachsung
<i>anser</i>	0,5 cm
<i>caerulescens</i>	0,2 cm
<i>indicus</i>	0,2 cm

3.2.3. Bronchien

Bronchien werden die paarigen, an die *Membr. tymp.* kaudalwärts anschließenden und
 zu den Lungen führenden Rohre genannt. Streng abgegrenzt sind die Bronchien von den
Membr. tymp. int. nur bei den Arten, deren Membrane relativ kurz und durch einen
 Knorpelring begrenzt werden, dem noch mindestens 6 Knorpelringe bis zum Eintritt in die
 Lunge folgen und die einen langen Bronchidesmus haben (*Anser albifrons*, *A. brachy-*
rhynchus, *A. fabalis*). Bei den anderen Arten (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. anser*,
Branta canadensis) reicht die *Membr. tymp. int.* bis knapp vor den Eintritt in die Lunge
 erst der letzte extrapulmonale Bronchialring begrenzt sie hier); man könnte vielleicht vom
 bronchialen Bereich der *Membr. tymp. int.* nach der Verwachsungsstelle der beiden Mem-
 branen sprechen. Bei den erstgenannten Arten ist das gesamte Rohr durch Knorpelringe
 verstärkt, bei den letzten Arten sind jeweils nur die äußeren Seiten der Bronchien durch
 Knorpelbögen versteift, während die inneren, einander zugekehrten Seiten durch die ver-
 längerte *Membr. tymp. int.* gebildet werden.

Am Beginn der Bronchien oder des bronchialen Bereichs sind die Rohre zur mittleren
 lichten Weite der zugehörigen Trachea erweitert. Bis zum Eintritt in die Lunge verengen
 sich dann die Bronchien auf etwa 40% dieser Weite. Die Anzahl der Knorpelringe oder
 Bögen schwankt individuell, außerdem können die Bronchienhälften eine unterschiedliche
 Anzahl an Knorpelringen enthalten.

3.2.4. Luftsäcke

Die Luftsäcke werden entsprechend ihrer Versorgung mit Luft expiratorische oder
 inspiratorische genannt.

Expiratorischer unpaarer *Saccus clavicularis*:

Er umhüllt den oberen Brustraum. Seine Wände ziehen kranial lateral den Gabel-
 beinen folgend zu Schultergürtel und Halswirbelsäule und bilden, den Oesophagus aus-
 schließend, eine den Hals vom Brustraum trennende Decke. Diese wird von der Trachea
 durchbrochen und läßt sich aufblähen; die Trachea liegt ihr dann vom Sternum bis knapp
 vor der Befestigung der Decke an der Halswirbelsäule locker auf. Lateral reicht der Saccus bis
 zur Lunge, kaudal bis zum Herzen, dorsal bildet das Sternum die Begrenzung. Den Hohl-
 raum des *Saccus cl.* durchziehen, ihrerseits mit dem Schleimhautepithel des Saccus um-
 kleidet, frei an den *Musculi ypsilo-trachealis* aufgehängt, Trachea, Syrinx und Bronchien
 sowie die Aorta und die großen kopf- und armwärts abzweigenden Arterien. Die zu- und
 abführenden Luftkanäle des *Saccus cl.* zweigen von den Ventralbronchien der Lunge ab
 und münden knapp unterhalb der Austrittsstelle der *Arteria cl.* in den *Saccus cl.*



Abb. 10: Oberer Teil des *Sac-*
cus clavicularis von *Anser in-*
dicus. Links ohne, rechts mit
 Luftfüllung

Inspiratorische Luftsäcke, *Sacci thoracales* und *abdominales*:

Lateral schließen sich, nicht direkt mit dem *Saccus cl.* verbunden, die paarigen *Sacci*
thoracales an, sich den Rippen entlang erstreckend. Die zuführenden Kanäle zweigen vom
 Stammbronchus ab, die abführenden münden in den Ventralbronchus. Die aus einer Reihe von
 Ausbuchtungen bestehenden ebenfalls paarigen *Sacci abdominales* durchziehen die freien
 Räume der Bauchregion. Auch ihre zuführenden Kanäle zweigen vom Stammbronchus ab,
 die abführenden münden in den Ventralbronchus. Die Luftsäcke haben untereinander keine
 Verbindung, der Luftaustausch geht immer durch die Lungenflügel.

Hier sind nur die wichtigsten Luftsäcke aufgeführt. Messungen der Volumina der Luftsäcke sind geplant. Wie der Strom der Luft zu den Sacci reguliert wird, ist noch nicht eindeutig bekannt. Einige der Autoren (BERND, MEISE, STRESEMANN) berichten von Klappenventilen, andere (RÜPPELL) wieder bezweifeln das Vorhandensein von Ventilen. Allerdings fehlen bei den Autoren Artenangaben. Meine Untersuchungen ergaben keinen Anhaltspunkt für Ventile bei Gänsen.

Die Luftsäcke selbst besitzen ebenso wie die Syrinx keine eigene Muskulatur. Die inspiratorischen Luftsäcke werden zusammengedrückt oder gedehnt durch Brust-, Rippen- und Bauchmuskeln. Die wichtigsten sind: *Musculi intercostales*, *Musculi obliqui internus et externus*, *Musculus transversus*. Der expiratorische Luftsack wird während der Ausatmung und während der Lautäußerungen von der aus den inspiratorischen Luftsäcken heratempredrückt, soweit diese nicht über die Bronchien abfließt.

3.3. Entwicklung

Die allgemeine Entwicklung der Tiere wird durch die Gewichtszunahme mit steigendem Alter in Abb. 11 a—d repräsentiert. *Anser albifrons*, *A. caerulescens* und *Branta canadensis* zeigen eine etwa gleich große Wachstumsrate von 60—64 g/Tag (Abb. 11 b—d). *Anser indicus* dagegen wächst nur 40 g/Tag (Abb. 11 a). Dies dürfte von der normalen geogra-

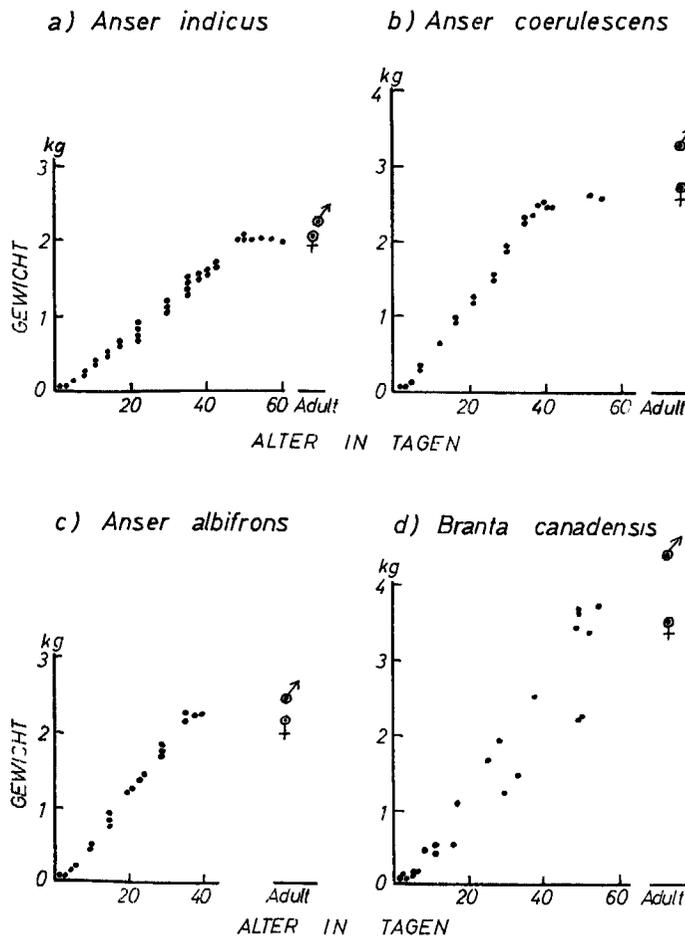


Abb. 11: Beziehung zwischen Alter und Körpergewicht. Die Punkte entsprechen Einzelmessungen. Die mit Sexuelsymbolen versehenen Punkte sind Durchschnittswerte von je 5 adulten Tieren

phischen Breite der Brutplätze beeinflusst sein. 25.° nördl. Breite in Tibet und in der Mongolei, in Sibirien und Alaska, alle also nördlich des 65. Breitengrades. Die zentralasiatische *Anser indicus* (sowie *A. albifrons* und *A. caerulescens*) erreichen mit etwa 55 Tagen den Wachstumsstillstand und ist mit etwa 55 Tagen zum 60. Tag, kann jedoch schon einige Tage vor dem zweiten Frühjahr ihres Lebens eine zweite Wachstumsperiode durchlaufen.

Die angeführten Zahlen beziehen sich auf den Wachstumsstillstand während der ersten Wachstumsperiode, ist aber mit den wenigen vorliegenden Zahlen zu vergleichen.

Abb. 12 zeigt die Beziehung zwischen dem Wachstum der Trachea. Die Länge der Trachea ist metrisch mit dem Gewicht zu. Doch sind die Werte für verschiedene Anserarten im gleichen Verhältnis gewichtet. Die Tracheallänge bezogene Werte lassen sich also bei verschiedenen Arten und Alter verglichen.

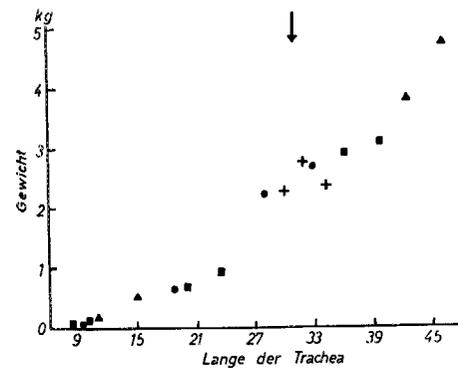
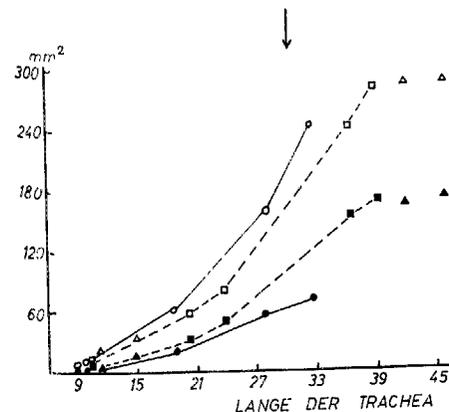


Abb. 13 zeigt die Beziehung zwischen der Größe der Membranae tympaniformes und der Entwicklung der Frequenzen. Die Entwicklung der Frequenzen deutet auf ein noch nach Beendigung des Längenwachstums.

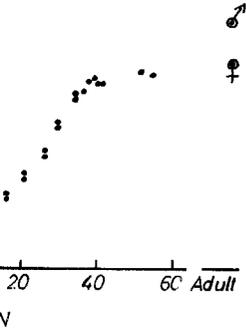


führt. Messungen der Volumina der Sacci reguliert wird, ist noch nicht (STRESEMANN) berichten von Klappenhandensein von Ventilen. Allerdings Messungen ergaben keinen Anhaltspunkt

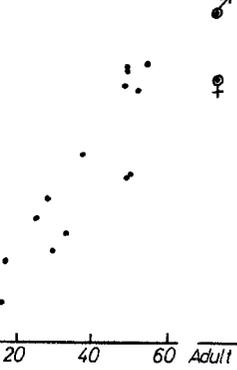
trinx keine eigene Muskulatur. Die r gedehnt durch Brust-, Rippen- und ales, *Musculi obliqui internus et ex-* sack wird während der Ausatmung inspiratorischen Luftsäcken heraus- ten abfließt.

die Gewichtszunahme mit steigendem *caerulescens* und *Branta canadensis* —64 g/Tag (Abb. 11b—d). *Anser* es dürfte von der normalen geogra-

Anser caerulescens



Branta canadensis



Die Punkte entsprechen Einzelmessungsdurchschnittswerte von je 5 adulten

phischen Breite der Brutplätze beeinflusst sein. *Anser indicus* brütet zwischen dem 50. bis 25. ° nördl. Breite in Tibet und in der Mongolei, während *Anser albifrons* in Nordskandinavien und Sibirien, *Anser caerulescens* und *Branta canadensis* in Grönland, Nordkanada und Alaska, alle also nördlich des 65. Breitengrades brüten. Die arktischen Arten entwickeln sich schneller als die zentralasiatische *Anser indicus*. Die beiden nördlichsten Arten (*Anser albifrons* und *A. caerulescens*) erreichen mit etwa 35 bis 40 Tagen Alter einen Wachstumsstillstand, wenige Tage später sind sie flugfähig; *Anser indicus* erreicht etwa bei 50 Tagen den Wachstumsstillstand und ist mit etwa 55 Tagen flugfähig, *Branta canadensis* wächst bis etwa zum 60. Tag, kann jedoch schon einige Tage vorher fliegen. Bei allen Arten beginnt im zweiten Frühjahr ihres Lebens eine zweite Wachstumsphase.

Die angeführten Zahlen beziehen sich auf gesunde, normal entwickelte Gösse. Ein Geschlechtsdimorphismus während der ersten Wachstumsphase war nur bei *Branta canadensis* festzustellen, ist aber mit den wenigen vorliegenden Werten noch nicht zu sichern.

Abb. 12 zeigt die Beziehung zwischen Gewichtszunahme und Längenwachstum der Trachea. Die Länge der Trachea nimmt anscheinend nicht isometrisch mit dem Gewicht zu. Doch scheint das Tracheenwachstum bei allen *Anser*-arten im gleichen Verhältnis gewichtabhängig zu sein. Auf die Tracheenlänge bezogene Werte lassen sich also bei Individuen gleichen Gewichts unabhängig von Art und Alter vergleichen.

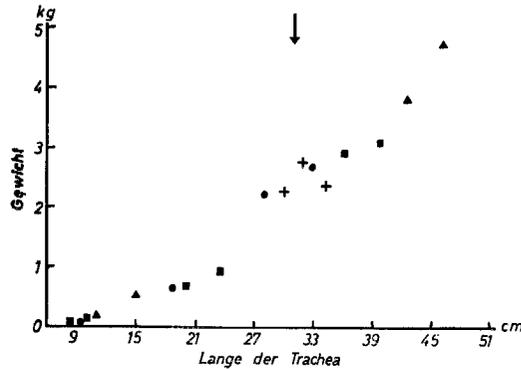


Abb. 12: Beziehung zwischen Gewicht und Tracheenlänge.

● *Anser indicus*, ■ *A. caerulescens*, + *A. albifrons*, ▲ *Branta canadensis*

Die Meßpunkte sind Einzelwerte von frischtoten Tieren, die entsprechenden Werte für die Membrangrößen dieser Tiere finden sich in Abb. 13. Der Pfeil zeigt den Beginn des Stimmbruchs an

Abb. 13 zeigt die Beziehung zwischen Tracheenlänge und der Flächengröße der *Membranae tympaniformes*. Die Daten von *Anser indicus* wie auch die Entwicklung der Frequenzen deuten darauf hin, daß die *Membr. tymp.* noch nach Beendigung des Längenwachstums der Trachea weiter wachsen. Lei-

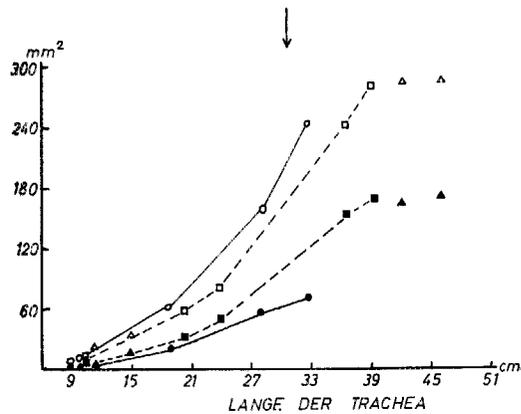


Abb. 13: Beziehung zwischen der Länge der Trachea und der Flächengröße der *Membranae tympaniformes* bei

A. indicus
○ *Membr. tymp. int.*
● *Membr. tymp. ext.*
A. caerulescens
□ *Membr. tymp. int.*
■ *Membr. tymp. ext.*
Branta canadensis
△ *Membr. tymp. int.*
▲ *Membr. tymp. ext.*

der liegen keine Daten darüber vor. Wie auch aus Tab. 4 ersichtlich, unterscheiden sich sowohl die absoluten Flächenmaße wie auch die Proportionen der *Membr. tymp. ext.* zu den *Membr. tymp. int.* bei den einzelnen Arten beträchtlich. Am stärksten divergieren die Flächenmaße der Membranpaare bei *Anser indicus*, weniger stark divergieren sie bei *A. caerulescens* und *Branta canadensis*. Ein Geschlechtsdimorphismus scheint nur bei *A. albifrons* in den Größen der *Membr. tymp. int.* vorzuliegen. Der stimmliche Dimorphismus bei *Anser albifrons* entwickelt sich erst ab dem 5. Monat. Zu diesem Zeitpunkt ist das Wachstum der Trachea abgeschlossen, nicht jedoch dasjenige der Membrane.

Welchen Einfluß Längen- und Breitenwachstum der Trachea und der Membrane auf die physikalischen Parameter der Laute haben, soll erst im Anschluß an die Besprechung der Parameter dargestellt werden.

4. Mechanismus der Lauterzeugung

4.1. Methode

Die Erzeugung der Laute wurde sowohl am lebenden Tier beobachtet als auch durch Anblasversuche unter verschiedenen Bedingungen am toten Tier untersucht (bei *Anser albifrons* und *Branta canadensis* nur bei erwachsenen Individuen, bei anderen Arten auch an Gösseln). Daten von lebenden Tieren wurden teils durch Auswertung von Photographien gewonnen, teils durch direkte Beobachtung an sehr zahmen Gänsen, die es ohne Beunruhigung duldeten, daß man sie mit der Hand berührte, um das An- und Abschwellen der Luftsäcke während der Lautäußerung taktill zu kontrollieren.

Die Anblasversuche an toten Tieren wurden nach der Methode RUPPELS durchgeführt. Ein Plastikschlauch von 5—9 mm ϕ wurde durch eine möglichst kleingehaltene Öffnung in einen der abdominalen oder thoracalen Luftsäcke eingeführt. Durch Anblasen mit dem Mund oder mit Preßluft gelang es, Laute hervorzurufen, deren Spektrogramme dann näher untersucht wurden. Änderungen des Luftdruckes in den einzelnen Luftsäcken ließen sich entweder durch Öffnen eines weiteren Luftsackes und zusätzliches Blasen oder durch Beschweren der gespannten Luftsäcke mit geeigneten Gewichten erzielen. Nach einiger Übung gelang es, alle Lauttypen mit Ausnahme von Trillern und Zischen künstlich hervorzurufen. Um die Wirkung der Tracheenlänge zu untersuchen, wurde diese freigelegt und mehrmals um 1—2 cm gekürzt und angeblasen.

4.2. Bildung der Laute

Der Lauterzeugungsapparat ist Teil des Atmungsapparates, die Bildung eines Lautes ist entsprechend eng mit der Atmung verbunden, sie soll daher zuerst beschrieben werden.

Einatmung

Heben sich die Rippenbogen, so werden die thoracalen und abdominalen Luftsäcke gedehnt, die Luft strömt durch Trachea und Bronchien zur Lunge und in die inspiratorischen Luftsäcke. Zugleich wird auch die Luft aus den expiratorischen Luftsäcken abgesogen und über die Lunge den inspiratorischen Luftsäcken zugeführt.

Ausatmung

Bei der Ausatmung drücken die Bauchmuskeln die Luft aus den inspiratorischen Luftsäcken durch die Lunge zu einem kleinen Teil in die expiratorischen Luftsäcke, der größere Teil fließt durch Bronchien und Trachea nach außen. Bei der normalen Atmung sind Bewegungen des Thorax und des Bauchraumes zu sehen, der vordere Brustteil bleibt fast unbewegt. Die im

Erzeugung, Ontogenie und Funktion der La

Vogelkörper enthaltene Luft kann, ohne muß, von den expiratorischen zu den ink gekoppelter Blasebälge bewegt werden.

Lautgeb

Sollen Laute geäußert werden, so wi Luftsäcken plötzlich und mit großem D gepreßt; der *Saccus cl.* füllt sich mit Luft

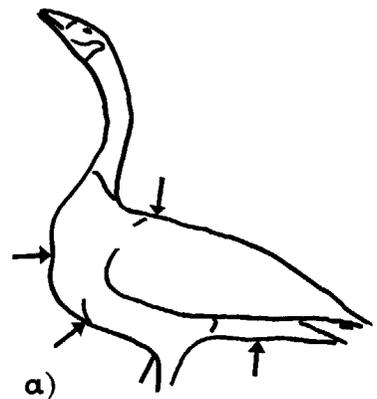


Abb. 14: *Branta canadensis*.
a) Umrisslinien eines adulten Tieres während
— Die Pfeile kennzeichnen die sich ändernden

einen Druck auf die *Membr. tymp.* au strömende Luftstoß die gespannten M erzeugt so den Ton. Um die Mem müssen also zwei Druckkomponente „äußerer“ Druck, der durch den b ben wird, und ein „innerer“, nämli Die Beziehungen zwischen „äußerem“ stimmt werden. Die Wirkung des ä durch eine künstliche Druckkammer Streckung von Hand nachahmen. Die die Verstärkung der Membranspann Diskussion zeigen soll, durch die tr werden.

Bei den Gänsen ist keine inspiri satz dazu gibt es bei den Ossines auch

4.3. Funktion

Die Diskussion um die Funktion d Standpunkten aus: HERISSAUT (1753) und claviculären Luftsack „... die physiolo sondere Art der Klangerzeugung im Stin RUPPEL wie HERISSAUT öffneten den *Sacc* worauf die Stimme der Vogel verschwam ein Experiment, das ich mit gleichem Er

e auch aus Tab. 4 ersichtlich, unter-
maße wie auch die Proportionen der
p. int. bei den einzelnen Arten be-
Flächenmaße der Membranpaare bei
a sie bei *A. caerulescens* und *Branta*
scheint nur bei *A. albifrons* in den
en. Der stimmliche Dimorphismus bei
m 5. Monat. Zu diesem Zeitpunkt ist
n, nicht jedoch dasjenige der Mem-

Lauterzeugung

ode
m lebenden Tier beobachtet als auch durch
en am toten Tier untersucht (bei *Anser*
hsenen Individuen, bei anderen Arten auch
teils durch Auswertung von Photographien
r zahmen Gänsen, die es ohne Beunruhigung
um das An- und Abschwellen der Luftsacke

n nach der Methode RUPPELS durchgeführt.
ch eine möglichst kleingehaltene Öffnung in
cke eingeführt. Durch Anblasen mit dem
rzurufen, deren Spektrogramme dann näher
s in den einzelnen Luftsäcken ließen sich
es und zusätzliches Blasen oder durch Be-
en Gewichten erzielen. Nach einiger Übung
illern und Zischen künstlich hervorzurufen.
chen, wurde diese freigelegt und mehrmals

der Laute

des Atmungsapparates, die Bildung
er Atmung verbunden, sie soll daher

ung

erden die thoracalen und abdominalen
h Trachea und Bronchien zur Lunge
gleich wird auch die Luft aus den ex-
über die Lunge den inspiratorischen

ung

uchmuskeln die Luft aus den inspira-
einem kleinen Teil in die expirato-
t durch Bronchien und Trachea nach
l Bewegungen des Thorax und des
ustteil bleibt fast unbewegt. Die im

Vogelkörper enthaltene Luft kann, ohne daß erneut Außenluft einströmen
muß, von den expiratorischen zu den inspiratorischen Luftsäcken nach Art
gekoppelter Blasebälge bewegt werden.

Lautgebung

Sollen Laute geäußert werden, so wird die Luft aus den inspiratorischen
Luftsäcken plötzlich und mit großem Druck in den vorderen Vogelkörper
gepreßt; der *Saccus cl.* füllt sich mit Luft, wölbt sich vor (Abb. 14) und übt

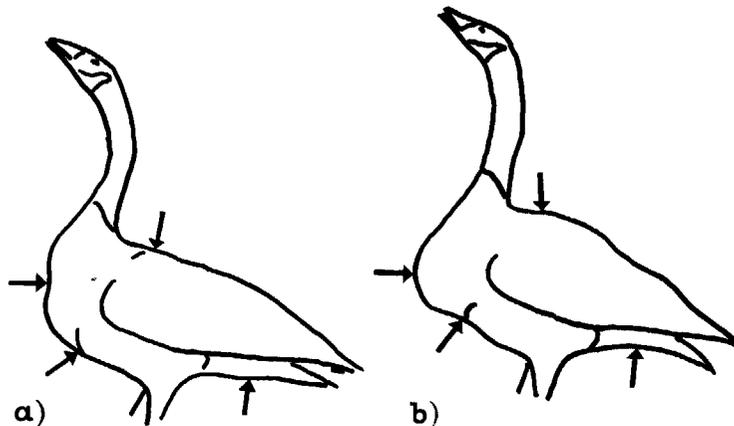


Abb. 14. *Branta canadensis*.
a) Umrißlinien eines adulten Tieres während der Einatmung, b) während der Lautäußerung.
— Die Pfeile kennzeichnen die sich ändernden Partien. (Nach Photographien gezeichnet)

einen Druck auf die *Membr. tymp.* aus. Zugleich trifft der aus den Bronchien
strömende Luftstoß die gespannten Membrane, setzt sie in Schwingung und
erzeugt so den Ton. Um die Membranen in Schwingung zu versetzen
müssen also zwei Druckkomponenten gleichzeitig auf sie einwirken: ein
„äußerer“ Druck, der durch den begrenzten Raum des *Saccus cl.* gege-
ben wird, und ein „innerer“, nämlich der Druck des Ausatmungsstromes.
Die Beziehungen zwischen „äußerem“ und „innerem“ Druck sollen noch be-
stimmt werden. Die Wirkung des äußeren Druckes läßt sich nach RÜPPELL
durch eine künstliche Druckkammer erzeugen oder, wie PAULSEN zeigt, durch
Streckung von Hand nachahmen. Die Wirkung des äußeren Druckes, nämlich
die Verstärkung der Membranspannung, kann jedoch nicht, wie die folgende
Diskussion zeigen soll, durch die tracheale Muskulatur allein hervorgerufen
werden.

Bei den Gänsen ist keine inspiratorische Lautgebung bekannt; im Gegen-
satz dazu gibt es bei den Ossines auch inspiratorische Lautgebung.

4.3. Funktion des *Saccus clavicularis*

Die Diskussion um die Funktion des *Saccus cl.* geht von folgenden gegensätzlichen
Standpunkten aus: HERISSAUT (1753) und RUPPELL (1933) sehen in der Lage des Syrinx im
claviculären Luftsack „... die physiologische Grundlage und Voraussetzung für die be-
sondere Art der Klangerzeugung im Stimmapparat der Vögel“ (RUPPELL S. 450). Sowohl
RUPPELL wie HERISSAUT öffneten den *Saccus cl.* an lebenden Tieren wie bei Anblasobjekten,
worauf die Stimme der Vögel verschwand; bei Schließung der Öffnung kehrte sie wieder;
ein Experiment, das ich mit gleichem Erfolg wiederholt habe. Krankengeschichte und Sek-

tionsbefund zweier Versuchstiere zeigten ein ähnliches Ergebnis: Die an akuten Erkrankungen der Atmungsorgane leidenden Tiere verstummten im Verlauf der Krankheit. Sie erlangten die Stimme bis zum Tode nicht zurück. Charakteristisch schien, daß sich die Brust bei den wohl zu erkennenden Ansätzen zur Lautäußerung nicht in der wie in Abb. 14 gezeigten Weise bewegte und daß die Atmung sehr flach und schnell wurde. Der Sektionsbefund ergab, daß Ventralbronchien und andere Teile der Lunge sowie der *Saccus cl.* und die *Sacci th.* von einem die zu- und abführenden Kanäle verengenden Sekret erfüllt waren. Das Verschwinden der Stimme oder ihr Wiederauftreten steht also in direktem Zusammenhang mit dem Luftdruck im *Saccus cl.*. Die Befunde und auch die Direktbeobachtungen am lebenden Tier lassen sich dahingehend interpretieren, daß ein bei der Lautgebung auftretender plötzlicher Druckanstieg im *Saccus cl.* die *Membr. tymp.* in die für die Tonerzeugung notwendige Spannung versetzt.

Obwohl RÜPPELL einen Einfluß des Luftdruckes im *Saccus cl.* auf die Tonerzeugung annahm, hat er keine präzisen Vorstellungen über den Wirkungsmechanismus entwickelt. Er glaubte, daß Spannungsänderungen der Membrane weniger durch das, was ich den „äußeren“ Druck genannt habe, also den Druck im *Saccus cl.*, bewirkt würde, als vielmehr durch Erhöhung des Expirationsstromes in den Bronchien, also Erhöhung des „inneren“ Druckes, und ebenso durch Syrinx- und Trachealmuskulatur. PAULSEN (1967) hingegen meint, daß die trachealen und syringealen Muskeln allein die Spannung bewirken: „Am lebenden Tier wird diese Spannung durch tracheale und bronchiale Muskelzüge bewirkt. Daneben dürfte ein gewisser Überdruck im *Saccus clavicularis* die Tonerzeugung sicher günstig beeinflussen“ (S. 88). SUTHERLAND ist der gleichen Meinung.

Wenn man RÜPPELLS und PAULSENS Gedanken fortführt, muß man sich vorstellen, daß durch Verkürzung der Trachea ein Zug auf die Membrane ausgeübt wird, stark genug, um die für die Lautgebung notwendige Spannung zu erzeugen. Für eine Verkürzung der Trachea kommt nur der paarige Längsmuskel *Musc. trach.* in Frage (siehe auch Beschreibung der Trachea S. 264). Die Ansatzstelle des *Musc. ypsilo-trach.* an der Trachea weist in Richtung der Bronchien; weiter verläuft er lateral-ventral; ein Zusammenziehen würde die Trachea vertrad verlagern sowie ihre lichte Weite verändern. Die Arbeit dieses Muskelpaares ebenso wie die des zweiten weiter kranial von der Trachea abzweigenden Paares dürfte für die Erreichung einer genügenden Spannung der Membrane unerheblich sein.

Bronchiale Muskeln endlich waren bei den untersuchten Gänsearten (auf die sich auch PAULSEN und SUTHERLAND stützen) nicht zu finden. Der *Musc. trach.* müßte also allein für eine genügend große Spannung der *Membr. tymp.* sorgen. Daß seine Arbeit dazu jedoch nicht ausreicht, beweist das Verstummen der lebenden Tiere bei geöffnetem oder sonstwie aktionsunfähigen *Saccus cl.*, beweist auch die Zwangsstellung, die die Gösself bei der Äußerung hoher und sehr lauter Töne einnehmen müssen. PAULSEN unternahm seine Versuche mit Trachea-Syrinx-Präparaten außerhalb des Luftsackes, die erforderliche Spannung wurde durch künstliche Streckung des Präparates erreicht. Er berichtet: „Bei allen Versuchen war nur eines der beiden Stimmorgane der Syrinx in Aktion. Durch das andere strich die Luft, ohne die Membrane zu bewegen. Auf der tönenden Seite mußte die äußere Membran durch Fingerdruck leicht nach medial verlagert werden, damit die innere überhaupt schwingen konnte“ (S. 91). Der Verlagerung der äußeren Membran durch Fingerdruck dürfte die Wirkung des Luftdruckes im *Saccus cl.* in manchem entsprechen.

Auf Grund der vorgetragenen Argumente gegen eine wesentliche Einwirkung der Trachealmuskulatur sowie der oben genannten Experimente und meiner eigenen Beobachtungen am lebenden Tier bin ich der Ansicht, daß der Luftdruck im *Saccus cl.* die Spannung der Membrane erzeugt, und zwar im Augenblick der Lautgebung durch das Zusammenpressen der Bauchmuskulatur und den dadurch hervorgerufenen Luftstoß in den vorderen Vogelkörper.

In der vorausgegangenen Disku primär für die Lautgebung notwendig. Im Moment der Lauterzeugung kö Lauterzeugungsapparates auf den em kung dieser Bestandteile wird im folg

Auf die entstehenden Laute einwirken: Oscillation des Luftdr rynxspaltes, Stellung des Larynx u Schnabels. Die Priorität des einen otig entscheiden, wenn mehrere betei Weinen, Warnen, später Distanzr nur durch die Luftdruckschwankun artikuliert. Schnabel und Larynx während der Pausen geöffnet.

Bei Erzeugung der mehrsilbig ist eine Oscillation der Luftsäcke i lich hervorgerufen durch ein entsp Larynxspaltes. *Anser indicus* hat b geöffnet, alle anderen Arten halte Schnabel bei allen Arten weit geöff

Bei den Trillerlauten ist ein spüren sowie eine Vibration der levator et retractor anguli oris h Schnabel selbst ist geschlossen.

Beim Zischen geht der Luftst kommt also nicht zu einem starke nicht zu geordneten Schwingung vielmehr im Schnabel-Rachenrau durch die Kontraktion der *Musc. hyoideus*, die die Zunge und den durch entstehen laterale Spalten, gen. Die Zunge kann mehr oder Schnabel ist weit geöffnet.

RÜPPELL meinte: „Die Arti men bestimmter akzentuierter Rachenraum unbeeinflusst und schränkt“ (S. 526). Er berichtet Larynx noch krähen konnte, un mute, daß Gänse ohne Larynx gen, daß aber bei den mehrsilb der Larynxspalt eine Rolle spiel

Art und Weise der Artiku der Membrane bleiben währen unverändert gleich.

liches Ergebnis: Die an akuten Erkrankungen im Verlauf der Krankheit. Sie erlangten charakteristisch schien, daß sich die Brust bei den Gängen nicht in der wie in Abb. 14 gezeigten Weise schnell wurde. Der Sektionsbefund ergab, daß sowohl der *Saccus cl.* und die *Sacci th.* von dem Sekret erfüllt waren. Das Verschwinden ist also in direktem Zusammenhang mit dem die Direktbeobachtungen am lebenden Tier bei der Lautgebung auftretender plötzlicher in die für die Tonerzeugung notwendige

Druckes im *Saccus cl.* auf die Tonerzeugung über den Wirkungsmechanismus entwickelt. Er ist weniger durch das, was ich den „äußeren“ Druck, bewirkt würde, als vielmehr durch Erhöhung des „inneren“ Druckes, und PAULSEN (1967) hingegen meint, daß die Spannung bewirkt: „Am lebenden Tier wird Muskelzüge bewirkt. Daneben dürfte ein Tonerzeugung sicher günstig beeinflussen“

Gedanken fortführt, muß man sich die Trachea ein Zug auf die Membrane für die Lautgebung notwendige Spannung der Trachea kommt nur der paarige Trachee auch Beschreibung der Trachea *anverso-trach.* an der Trachea weist in der lateral-ventral; ein Zusammenhängern sowie ihre lichte Weite verändern so wie die des zweiten weiter kräftiger dürfte für die Erreichung einer erheblich sein.

Bei den untersuchten Gänsearten (aufstützen) nicht zu finden. Der *Musc. levator* große Spannung der *Membr. tympanica* nicht ausreicht, beweist das Verstummung oder sonstwie aktionsunfähigen, die die Gössel bei der Äußerung müssen. PAULSEN unternahm seine Versuche außerhalb des Luftsackes, die erforderliche Streckung des Präparates erreicht. Nur eines der beiden Stimmorgane durchstrich die Luft, ohne die Membrane die äußere Membran durch Fingerdrücken, damit die innere überhaupt Öffnung der äußeren Membran durch Fingerdruckes im *Saccus cl.* in manchem ent-

Argumente gegen eine wesentliche Einwirkung der oben genannten Experimente und am lebenden Tier bin ich der Ansicht, daß der Druck der Membrane erzeugt, und zwar im Zusammenpressen der Bauchmuskulatur in den vorderen Vogelkörper.

In der vorausgegangenen Diskussion war nur von der Erzeugung der primär für die Lautgebung notwendigen Spannung der Membrane die Rede. Im Moment der Lauterzeugung können jedoch einige der Bestandteile des Lauterzeugungsapparates auf den entstehenden Laut einwirken. Die Auswirkung dieser Bestandteile wird im folgenden Kapitel beschrieben.

4.4. Artikulation

Auf die entstehenden Laute können folgende Faktoren artikulierend einwirken: Oscillation des Luftdruckes in den Luftsäcken, Stellung des Larynxspaltes, Stellung des Larynx und der Zungenwurzel, Öffnungsweite des Schnabels. Die Priorität des einen oder anderen Faktors läßt sich nicht eindeutig entscheiden, wenn mehrere beteiligt sind. Die einsilbigen Laute (Jammern, Weinen, Warnen, später Distanzruf, Fortgeh- und Auffliegelaute) werden nur durch die Luftdruckschwankung und den Füllungszustand der Luftsäcke artikuliert. Schnabel und Larynxspalt sind weit geöffnet; sie bleiben auch während der Pausen geöffnet.

Bei Erzeugung der mehrsilbigen Stimmföhlungs-laute und des Grüßens ist eine Oscillation der Luftsäcke im Takte der Silben zu spüren, wahrscheinlich hervorgerufen durch ein entsprechend rhythmisches kurzes Schließen des Larynxspaltes. *Anser indicus* hat bei Stimmföhlungs-laute den Schnabel halb geöffnet, alle anderen Arten halten ihn fast geschlossen. Beim Grüßen ist der Schnabel bei allen Arten weit geöffnet.

Bei den Trillerlauten ist eine schwache Oscillation der Luftsäcke zu spüren sowie eine Vibration der Schnabelwinkel zu beobachten (die *Musculi levator et retractor anguli oris* heben und senken die Schnabelwinkel), der Schnabel selbst ist geschlossen.

Beim Zischen geht der Luftstrom den normalen Weg der Ausatmung; es kommt also nicht zu einem starken Druckanstieg im *Saccus cl.* und somit auch nicht zu geordneten Schwingungen der *Membr. tympanica*. Das Zischen entsteht vielmehr im Schnabel-Rachenraum: Der Weg des Luftstromes verengt sich durch die Kontraktion der *Musculi hyomandibularis transversus* und *mylohyoideus*, die die Zunge und den Kehlkopf gegen den Gaumen drücken; dadurch entstehen laterale Spalten, die die Wirbelbildung beim Zischen bedingen. Die Zunge kann mehr oder weniger stark zurückgezogen werden. Der Schnabel ist weit geöffnet.

RÜPPELL meinte: „Die Artikulierung der Laute, also das Zustandekommen bestimmter akzentuierter Klanggebilde, ist jedoch durch den Mund-Rachenraum unbeeinflusst und ganz auf die Vorgänge in der Syrinx beschränkt“ (S. 526). Er berichtete, daß ein Hahn auch nach Entfernung des Larynx noch krähen konnte, und sah darin seine Ansicht gestützt. Ich vermute, daß Gänse ohne Larynx einsilbige Laute sehr wohl zu äußern vermögen, daß aber bei den mehrsilbigen Lauten, vor allem bei den Trillern, auch der Larynxspalt eine Rolle spielt.

Art und Weise der Artikulation wie auch der Erzeugung der Spannung der Membrane bleiben während der gesamten Entwicklung bei allen Arten unverändert gleich.

5. Ontogenie der Lautäußerungen

5.1. Darstellung im Spektrogramm

Da die Form der Spektrogramme von nachstehend behandelten Parametern eines Lautes abhängt, will ich hier nur kurz die charakteristischen Merkmale erwähnen: Frequenzbereich des Lautes oder der Silbe samt den Obertönen und die Dauer des Lautes.

Die Spektrogramme je einer Art zeigen in beiden dargestellten Lauttypen die Laute eines Individuums.

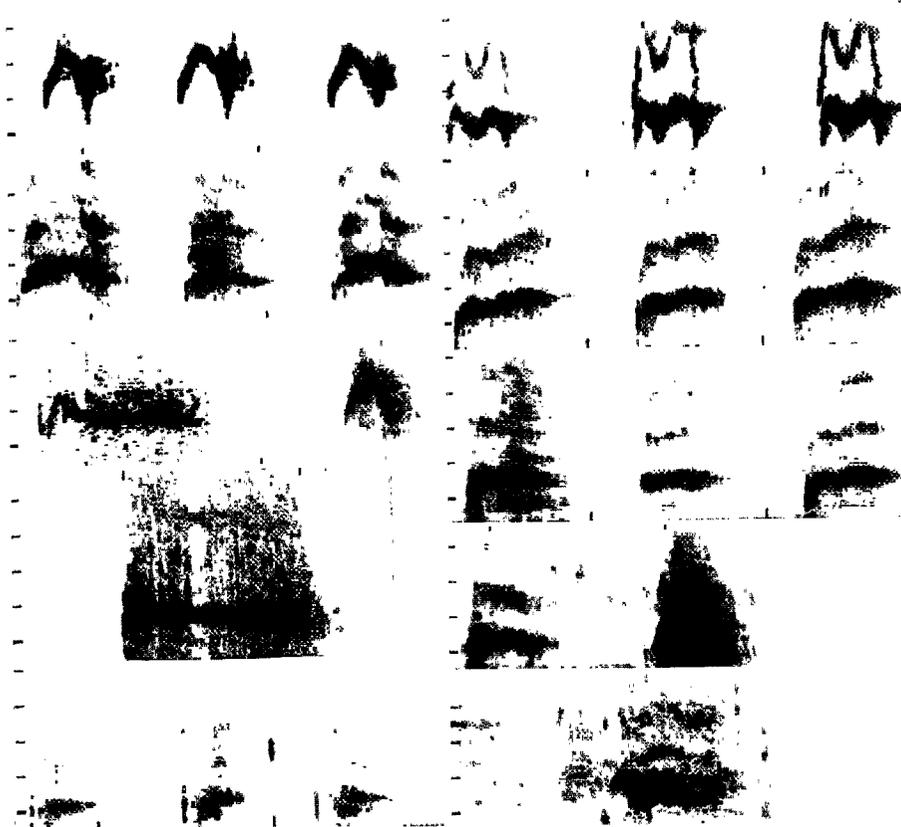


Abb. 15: (Linke Reihe) *Anser albifrons*, Entwicklung des Weinlautes. Alter in Tagen von o. nach u.: 3 Tage, 24 Tage, 31 Tage, 40 Tage (Distanzruf), 44 Tage (Jammern).

Abb. 16: (Rechte Reihe) *Branta canadensis*, Entwicklung des Weinlautes. Alter in Tagen von o. nach u.: 3 Tage, 30 Tage, 38 Tage, 77 Tage (Distanzruf und Jammern), 80 Tage (Distanzruf im Flug). Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abzisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

5.2. Entwicklung der einzelnen physikalischen Parameter

5.2.1 Frequenz

Trägt man die intensivsten Teiltöne nach Lauttypen getrennt gegen die Zeit auf, so ergeben sich Kurvenscharen, deren Tendenzen ähnlich sind (Abb. 20, 21). Die Werte der Frequenzen zeigen keinen kontinuierlichen Abfall, wie



Abb. 17: (Linke Reihe) *Anser caerulescens*, Alter in Tagen von o. nach u.: 1 Tag, 9 Tage

Abb. 18: (Mittlere Reihe) *Anser indicus*, En Alter in Tagen von o. nach u.: 3 Tage, 41 T

Abb. 19: (Rechte Reihe) *Branta canadensis*, Alter in Tagen von o. nach u.: 1 Tag, 2 Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1 kHz

Abzisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

aus der Beziehung von Tracheenlä wäre (Abb. 22). Sie gruppieren sich in die Phase um mehrere Maxima und Minima im Laufe der ersten Wachstumsphase, dem Aufhalten der Stimme und einem besonderen Stimmbruch. Die Beziehung zwischen Syrinx und Tracheenläute der Vögel mit der einer als ein eng gekoppeltes System schwingende Zunge und die Tracheenläute

Lautäußerungen

Spektrogramm

nachstehend behandelten Parametern eines charakteristischen Merkmale erwähnen: Frequenzen und die Dauer des Lautes.

beiden dargestellten Lauttypen die Laute



ng des Weinlautes.
31 Tage, 40 Tage (Distanzruf), 44 Tage

klung des Weinlautes.
38 Tage, 77 Tage (Distanzruf und Jam-

gt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei
sec.

physikalischen Parameter
enz

nach Lauttypen getrennt gegen die
deren Tendenzen ähnlich sind (Abb.
keinen kontinuierlichen Abfall, wie

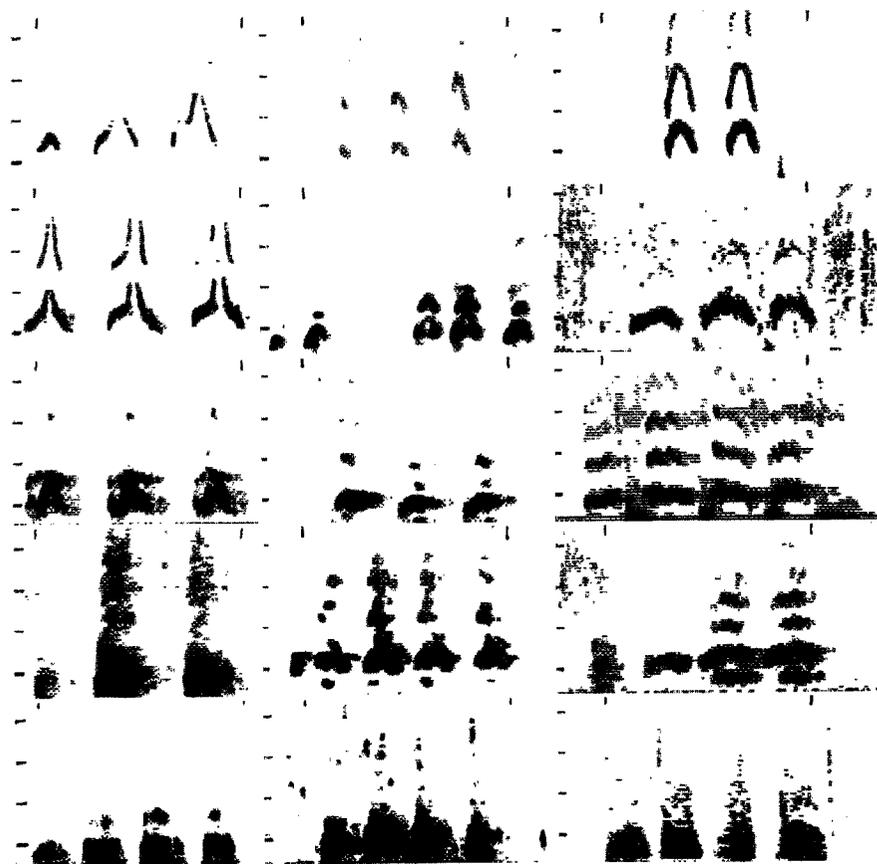


Abb. 17: (Linke Reihe) *Anser caerulescens*, Entwicklung der Stimmföhlungs-laute.
Alter in Tagen von o. nach u.: 1 Tag, 9 Tage, 45 Tage, 140 Tage, 2 Jahre und 5 Tage

Abb. 18: (Mittlere Reihe) *Anser indicus*, Entwicklung der Stimmföhlungs-laute.
Alter in Tagen von o. nach u.: 3 Tage, 41 Tage, 60 Tage, 70 Tage, 100 Tage.

Abb. 19: (Rechte Reihe) *Branta canadensis*, Entwicklung der Stimmföhlungs-laute.
Alter in Tagen von o. nach u.: 1 Tag, 28 Tage, 49 Tage, 77 Tage, 1 Jahr und 21 Tage.
Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken betrögt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abzisse: Der Abstand der Zeitmarken betrögt 0,5 sec.

aus der Beziehung von Tracheenlänge zu Frequenz theoretisch zu erwarten wäre (Abb. 22). Sie gruppieren sich vielmehr während der ersten Wachstumsphase um mehrere Maxima und Minima. Das erste Maximum zeigen die Laute im Ei, der Anstieg zum dritten Maximum erscheint mit dem Ende der ersten Wachstumsphase, dem Auftreten der ersten sexuell orientierten Verhaltensweisen und einem besonders bei den Weinlauten deutlichen Umkippen der Stimme, dem Stimmbruch. Die Tonsprünge sind synchron bei allen Lauttypen einer Art. Die Frequenzwerte lassen sich nach RÜPPELL durch die Beziehung zwischen Syrinx und Trachea erklären. Dieser vergleicht die Lauterzeugung der Vögel mit der einer offenen Pfeife; Syrinx und Trachea werden als ein eng gekoppeltes System beschrieben, in dem die *Membr. tymp.* die schwingende Zunge und die Trachea den Resonator darstellen.

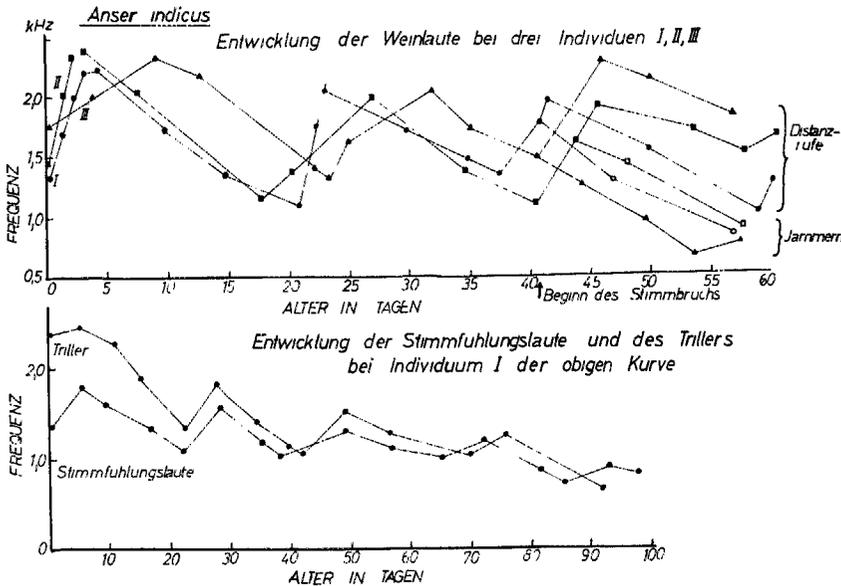


Abb. 20: *Anser indicus*, Entwicklung der Weinlaute bei drei Individuen, I, II, III. Die Kurvenpunkte sind Durchschnittswerte von je 10 Messungen

Abb. 21: *Anser indicus*, Entwicklung der Stimmföhlungslaute und der Triller bei Individuum I der Abb. 20

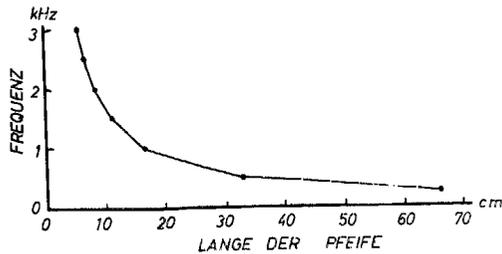


Abb. 22: Beziehung zwischen Länge und Frequenz einer offenen Pfeife. Die Werte wurden nach der Formel: $L = \frac{v}{2f}$ berechnet, (L = Länge des Rohres, f = Frequenz, v = Geschwindigkeit, 330 m/sec)

Ändert sich in einem solchen System, bei konstanter Länge des Resonators, die Größe der schwingenden Zunge, wachsen also die *Membr. tymp.*, so wird die Frequenz des erzeugten Tones absinken und im Resonanzfall jeweils auf den Wert der Eigenschwingung des Resonators zurückspringen. Das Verhältnis von Maximum- zu Minimumfrequenz nimmt dabei im Verhältnis ganzer Zahlen, 1 : 2, 2 : 3, 3 : 4, 4 : 5 etc. ab. Die Größe des Ziehbereiches wie auch die Höhe des Zahlenverhältnisses sind von der Dämpfung abhängig, je größer die Dämpfung, desto geringer werden die Tonsprünge. Wird zusätzlich der Resonator verlängert, wächst also auch die Trachea, so verändern sich die Eigenschwingungen beider Systeme und die Kurve, welche sich dann aus den Werten der Tonhöhen ergibt, wird, abhängig vom Wachstumsverhältnis der Partner des Systems, ein mitunter unregelmäßiges Muster an Tonsprüngen zeigen, mit einer allgemeinen Tendenz zum Absinken der Frequenz.

Der erste Frequenzsprung erfolgt wenige Tage nach dem Schlüpfen; da die Dämpfung bei den sehr jungen Gösseln groß sein dürfte (sie ist abhängig von der lichten Weite, der Form, der Elastizität und der Feuchtigkeit der

Erzeugung, Ontogenie und Funktion der La

Trachea), wird der erste Resonanzsprung kleineres Zahlenverhältnis aufweisen. Tatsächlich zeigen die Kurven der Weinlaute Abb. 23 bei *Anser indicus* 3 : 4, *Branta canadensis* 3 : 4, *A. albifrons* 4 : 5. Es läßt sich das Zahlenverhältnis nicht für einzelnen Messungen mit drei bis vier Tagen Minima oder Maxima exakt getroffen zeigt bei einigen Arten den Wert einer Okt

Lauttyp
Einsilbige L

Vom Bereich des dritten Minimums aller Arten von denen der übrigen Laut zeigen die Weinlaute eine geringe Streuung in der Spektrogrammform. Dann allerdings zeigt das Spektrogramm und später noch zu besprechend drei Lautreihen auf: Die erste bleibt zu den Minimums, macht dann die in die folgenden Tonsprünge; die zweite steigt im späteren Alter langsam ab; die dritte den anderen Reihen und tritt nur während der phase auf, die durch den Stimbruch Minimum bleibende Lautreihe erweist die zweite ist ein neu auftretender Laut

Mehrsilbi

Die Frequenzwerte der mehrsilbigen einsilbigen Laute. Eine Erklärung für die mehrsilbigen Laute ist ein kleinerer Druck bei einsilbigen Lauten. Ein Stim Minimums nur beim Grüßen und auch

Individu

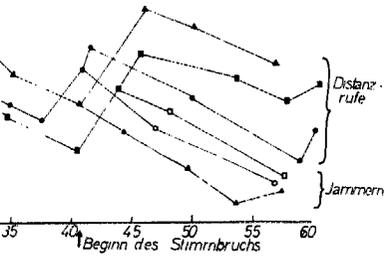
Die Kurven eines Lauttyps bei verschiedenen Individuen zeigen eine z. T. beträchtliche individuelle Variationsmischen Varianz des Lauterzeugungsmechanismus in verschiedenen Entwicklungsstadien gleichalter Individuen (Abb. 20). Einheitlicher werden die Kurven, wenn man anstelle des Alters der Individuen wählt, da diese nicht vom Alter, sondern

Korrelation mit an

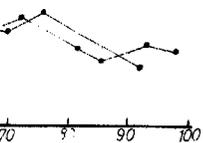
In den folgenden zwei Absätzen sollen die Befunde in Beziehung zu den Kurven gesetzt werden. Die Frequenzwerte nicht gegen die Zeit, sondern

Vergleicht man die intensivsten Töne, so zeigt sich, daß *Anser indicus* die tiefsten Töne erzeugt, *Branta canadensis* und am höchsten sind die Töne der *Anser indicus*. Das Größenverhältnis der *Membr. tymp. int.*, *A. albifrons* die

bei drei Individuen I, II, III



Stimmungslaute und des Trillers um I der obigen Kurve



Stimmungslaute bei drei Individuen, I, II, III. Die Messungen
Stimmungslaute und der Triller bei Individuum

Abb. 22: Beziehung zwischen Länge und Frequenz einer offenen Pfeife. Die Werte wurden nach der Formel: $L = \frac{v}{2f}$ berechnet, (L = Länge des Rohres, f = Frequenz, v = Geschwindigkeit, 330 m/sec)

...m, bei konstanter Länge des Re-
...ge, wachsen also die *Membr. tymp.*,
...ones absinken und im Resonanz-
...ngung des Resonators zurücksprin-
...Minimumfrequenz nimmt dabei im
...t, 4 : 5 etc. ab. Die Größe des Zieh-
...rhältnisses sind von der Dämpfung
...o geringer werden die Tonsprünge.
...wächst also auch die Trachea, so
...der Systeme und die Kurve, welche
...ergibt, wird, abhängig vom Wach-
...in mitunter unregelmäßiges Muster
...einen Tendenz zum Absinken der

...nige Tage nach dem Schlüpfen; da
...n groß sein dürfte (sie ist abhängig
...astizität und der Feuchtigkeit der

Trachea), wird der erste Resonanzsprung keine Oktave sein, sondern ein kleineres Zahlenverhältnis aufweisen. Tatsächlich ist das Verhältnis für die Kurven der Weinlaute Abb. 23 bei *Anser indicus* 2 : 3, bei *A. caerulescens* und *Branta canadensis* 3 : 4, *A. albifrons* 4 : 5. Für den nächsten Resonanzsprung läßt sich das Zahlenverhältnis nicht für alle Individuen sichern, da die einzelnen Messungen mit drei bis vier Tagen zu weit auseinanderlagen, als daß Minima oder Maxima exakt getroffen wurden; der dritte Resonanzsprung zeigt bei einigen Arten den Wert einer Oktave.

Lauttypen

Einsilbige Laute

Vom Bereich des dritten Minimums an weichen die Kurven der Weinlaute aller Arten von denen der übrigen Lauttypen ab. Bis zum dritten Minimum zeigen die Weinlaute eine geringe Streuung sowohl in der Frequenzhöhe wie in der Spektrumform. Dann allerdings spalten sie sich, wie das Spektrogramm und später noch zu besprechende physikalische Parameter zeigen, in drei Lautreihen auf: Die erste bleibt zu Anfang noch auf dem Wert des dritten Minimums, macht dann die in die normale Reihe des Weinlautes gehörenden Tonsprünge; die zweite steigt auf das dritte Maximum und sinkt im späteren Alter langsam ab; die dritte ist ein Intermediärprodukt der beiden anderen Reihen und tritt nur während der kurzen zeitlichen Übergangsphase auf, die durch den Stimmbruch gekennzeichnet ist. Die erste auf dem Minimum bleibende Lautreihe erweist sich als identisch mit dem Jammern, die zweite ist ein neu auftretender Lauttyp, der Distanzruf.

Mehrsilbige Laute

Die Frequenzwerte der mehrsilbigen Laute liegen unter denjenigen der einsilbigen Laute. Eine Erklärung für die niedrigeren Frequenzwerte der mehrsilbigen Laute ist ein kleinerer Druck im *Saccus cl.* verglichen mit dem Druck bei einsilbigen Lauten. Ein Stimmbruch läßt sich zur Zeit des dritten Minimums nur beim Grüßen und auch da äußerst selten vernehmen.

Individuelle Variation

Die Kurven eines Lauttyps bei verschiedenen Individuen einer Art zeigen eine z. T. beträchtliche individuelle Varianz, die sich sowohl aus der anatomischen Varianz des Lauterzeugungsapparates wie aus den unterschiedlichen Entwicklungszuständen gleichalter Gössel (Krankheiten etc.) erklären läßt (Abb. 20). Einheitlicher werden die Kurven gleichen Lauttyps bei einer Art, wenn man anstelle des Alters der Individuen ihre Tracheenlänge als Abszisse wählt, da diese nicht vom Alter, sondern vom Gewicht abhängt (Abb. 23).

Korrelation mit anatomischen Befunden

In den folgenden zwei Absätzen sollen die Arten verglichen und die anatomischen Befunde in Beziehung zu den Kurven gesetzt werden. Für den Artenvergleich werden die Frequenzwerte nicht gegen die Zeit, sondern gegen die Tracheenlänge aufgetragen.

Vergleicht man die intensivsten Frequenzen der Weinlaute, so ergibt sich, daß *Anser indicus* die tiefsten Töne erzeugt, es folgen *A. caerulescens*, *Branta canadensis* und am höchsten sind die Laute von *A. albifrons*. Dem entspricht das Größenverhältnis der *Membr. tymp. int.* (Abb. 13). *A. ind.* hat die größten *Membr. tymp. int.*, *A. albifrons* die kleinsten. In den ersten drei Tagen, aber

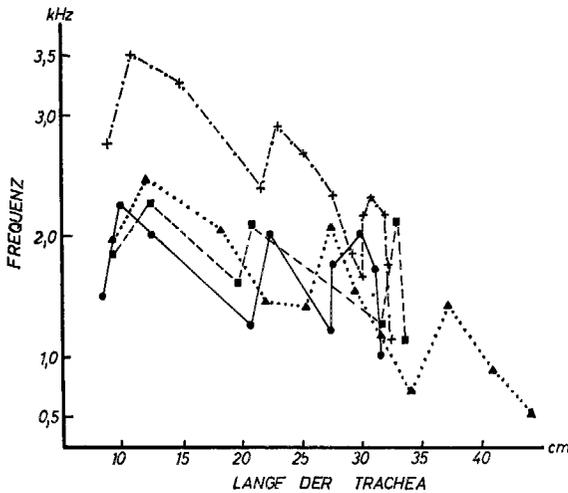


Abb. 23: Beziehung zwischen Länge der Trachea und Frequenz der Weinlaute bei ● *Anser indicus*, ■ *A. caerulescens*, + *A. albifrons*, ▲ *Branta canadensis*. Ein Kurvenpunkt entspricht den Mittelwerten von mindestens 10 Lauten bei 5 Individuen mit gleicher Tracheenlänge

auch später, überschneiden sich die Frequenzen von *Anser indicus* und *A. caerulescens* und *Branta canadensis*; dem entsprechen nicht immer Überschneidungen der Größe der *Membr. tympanica interna* dieser Arten. Die Höhe der Frequenz ist nicht nur negativ korreliert mit der Größe der *Membr. tympanica interna*. Neben der Größe der Membrane hat auch, wie SUTHERLAND feststellte, die Elastizität derselben einen Einfluß auf die Tonhöhe. Außerdem wirkt eine Erhöhung des Druckes im *Saccus coliculus* frequenzsteigernd (durch vermehrte Luftmenge im Vogelkörper bei tieferer Atmung oder durch Streckung des Halses).

Die jeweilige Lage der Maxima und Minima eines Lauttyps bei den verschiedenen Arten läßt den Schluß zu, daß Trachea und *Membr. tympanica interna* bei *Anser indicus* und *A. caerulescens* ein ähnliches Wachstumsverhältnis zeigen, was sich an den Wachstumskurven auch nachweisen läßt.

Frequenzbereich

Der Abstand von höchster zu tiefster im Spektrogramm sichtbarer Frequenzlinie des Grundtones bewegt sich bei den Stimmföhlungs-lauten und den Trillern um eine Oktave, hat also das Verhältnis 1 : 2, bei Weinen und Grüßen ist er größer als eine Oktave, bei Jammern kann er auch geringer sein.

Das Verhältnis ändert sich kaum während der Entwicklung, es kann beim Weinen auf eine Oktave absinken, bei Stimmföhlungs-lauten und Trillern weniger als eine Oktave betragen. Es verschiebt sich jedoch stark der zeitliche Anteil, den die Frequenzen an der „Lautform“ im Spektrogramm haben; sind zuerst die intensivsten Frequenzen auch die zeitlich längsten, so verlängern sich mit zunehmenden Alter auch die tieferen Frequenzen, d. h. der Geräuschcharakter des Lautes nimmt zu.

5.2.2. Intensität

Lauttypen

Von den leisen Trillerlauten steigt die Intensität über Stimmföhlungs-laute, Grüßen, Jammern bis zum Weinen an. Diese Anordnung gilt für alle Arten und bleibt während der Entwicklung erhalten.

Die absolute Intensität nimmt Trillerlauten und den Stimmföhlungs-lauten und Weinen stark zu.

Bei den mehrsilbigen Lauten schärfer als bei den einsilbigen, die mehr sehr rasch auf ihre jeweilige höchste Intensität ansteigen.

Die über den Tag verstreute Schwankung erkennen, auf die aber nicht

Die Gössel der einzelnen Arten durchdringenden äußern sich *Anser indicus*. Während der Entwicklung nimmt *caerulescens* am stärksten in der Intensität zu; dafür zeigen diese die stärksten, *Anser albifrons* die geringste.

Korrelation mit

Die Intensität ist abhängig von der Öffnungsweite des *Saccus coliculus* und der Öffnungsweite des *Saccus coliculus* werden intensiver mit zunehmender Öffnungsweite des *Saccus coliculus*. Der Schnabel wirkt wie ein Schalltrichter, die unterschiedlich stark beeinflusst werden können, lassen sich die Abstufungen der Intensität auf einen oder dem anderen anatomischen Merkmal zurückführen.

Die Intensität ist, ebenso wie die Größe des *Saccus coliculus*, korreliert, mithin muß

Tab. 6*): Die Werte der ersten Reihen beider Reihen auf die Zeit des dritten

Frequenz in Hertz	rel. Größe d Saccus cl.	Dämpfung	Schnabellänge
Anser indicus			
4	4	3	2
4	4	3	2
Anser caerulescens			
3	3	2	3
2	2	2	3
Anser albifrons			
1	1	4	1
1	1	4	1
Branta canadensis			
2	2	1	4
3	3	1	4

*) Diese Tabelle ist der Versuch, die Korrelation zwischen der Größe der Dämpfung, Größe des Schnabellanges und der Intensität der Laute bei den Arten geht dann in der Reihenfolge der Intensität des jeweiligen Merkmals mit der Intensität des *Saccus coliculus* beruhen auf Schädelmessungen auf den Beziehungen von größter zu geringster

Abb. 23: Beziehung zwischen Länge der Trachea und Frequenz der Weinflaute bei ● *Anser indicus*, ■ *A. caerulescens*, + *A. albifrons*, ▲ *Branta canadensis*.

Ein Kurvenpunkt entspricht den Mittelwerten von mindestens 10 Lauten bei 5 Individuen mit gleicher Tracheenlänge



...frequenzen von *Anser indicus* und *A. albifrons* entsprechen nicht immer Über- und Unterschreitungen der *Membr. tympanica interna* dieser Arten. Die Höhe der Trachea korreliert mit der Größe der *Membr. tympanica interna*. Auch, wie SUTHERLAND feststellte, die Tracheenlänge beeinflusst die Tonhöhe. Außerdem wirkt eine Verengung der Trachea (durch vermehrte Luftströmung oder durch Streckung des Halses) auf die Minima eines Lauttyps bei den Weinflauten. Ein Vergrößern der Trachea und *Membr. tympanica interna* bei Weinflauten zeigt ein ähnliches Wachstumsverhältnis zeigen, was dies nachweisen läßt.

Spektralbereich

Die tiefster im Spektrum sichtbarer Bereich bei den Stimmföhlungs-lauten und Weinflauten das Verhältnis 1 : 2, bei Weinen und Jammern kann er auch geringer sein.

Während der Entwicklung, es kann sich verschieben, bei Stimmföhlungs-lauten und Trillern. Es verschiebt sich jedoch stark der Bereich der „Lautform“ im Spektrum. Die höheren Frequenzen auch die zeitlich längsten, so auch die tieferen Frequenzen, d. h. der Bereich der Weinflaute.

Intensität

Die Intensität über Stimmföhlungs-lauten an. Diese Anordnung gilt für alle Lauttypen erhalten.

Die absolute Intensität nimmt im Verlauf der Entwicklung bei den Trillern und den Stimmföhlungs-lauten geringfügig, bei Grüßen, Jammern und Weinen stark zu.

Bei den mehrsilbigen Lauten schwankt die Intensität der einzelnen Silbe stärker als bei den einsilbigen, die nach zwei bis drei leiseren Anfangslauten sehr rasch auf ihre jeweilige höchste Lautstärke kommen.

Die über den Tag verstreuten Messungen lassen eine tageszeitliche Schwankung erkennen, auf die aber nicht weiter eingegangen werden soll.

Arten

Die G6ssel der einzelnen Arten sind sehr unterschiedlich lautstark: am durchdringsten äußern sich *Anser indicus*, am leisesten sind *Branta canadensis*. Während der Entwicklung nehmen die Stimmföhlungs-laute von *Anser caerulescens* am stärksten in der Intensität zu, die der *Branta canadensis* am wenigsten; dafür zeigen diese die stärkste Zunahme der Intensität beim Weinen, *Anser albifrons* die geringste.

Korrelation mit anatomischen Befunden

Die Intensität ist abhängig vom Druck im *Saccus cl.*, von der Dämpfung und der Öffnungsweite des Larynxspaltes und des Schnabels. Die Laute werden intensiver mit zunehmendem Druck, abnehmender Dämpfung und zunehmender Öffnungsweite des Larynx oder des Schnabels. Der offene Schnabel wirkt wie ein Schalltrichter. Da die einzelnen Faktoren die Intensität unterschiedlich stark beeinflussen und da sie auch gegeneinander arbeiten können, lassen sich die Abstufungen der Intensität nicht eindeutig mit dem einen oder dem anderen anatomischen Befund korrelieren.

Die Intensität ist, ebenso wie die Frequenz, positiv mit dem Druck im *Saccus cl.* korreliert, mithin müßten auch Frequenz und Intensität positiv korrelieren.

Tab. 6*): Die Werte der ersten Reihen beziehen sich auf drei Tage alte G6ssel, die Werte der zweiten Reihe auf die Zeit des dritten Maximums jeder Art

Frequenz in Hertz	rel. Größe d. Saccus cl.	Dämpfung	Schnabel Größe	Schnabel Öffnung bei 1silb Laut	Schnabel Öffnung mehrsilb l.	Intensität 1-mehrsilb. Lauttypen db
<i>Anser indicus</i>						
4	4	3 2	3 3	3 3	1 1	55 35
4	4	2 3	3 3	3 3	1 1	75 45
<i>Anser caerulescens</i>						
3	3	2 3	4 1	2 2	3 3	55 32
2	2	2 3	3 2	2 2	3 3	75 50
<i>Anser albifrons</i>						
1	1	4 1	1 4	4 4	2 2	50 28
1	1	4 1	1 4	4 4	2 2	75 45
<i>Branta canadensis</i>						
2	2	1 4	2 3	1 1	4 4	50 26
3	3	1 4	4 1	1 1	4 4	80 40

*) Diese Tabelle ist der Versuch einer Korrelation: die jeweils höchsten Werte, also Größe der Dämpfung, Größe des Schnabels, Höhe der Frequenz werden mit 1 bezeichnet, die Reihenfolge bei den Arten geht dann von 1 bis 4. In der Parallelspalte wird die Korrelation des jeweiligen Merkmals mit der Intensität angegeben. Die Werte für die relative Beziehung des Saccusvolumens beruhen auf Schätzungen, die Reihenfolge in der Größe der Dämpfung auf den Beziehungen von größter zu geringster lichter Weite der Tracheen.

miteinander korreliert sein. Das trifft jedoch nicht immer zu. Die Lauttypen einer Art haben, geordnet nach Frequenzhöhe, eine andere Reihenfolge, als wenn man sie nach der Intensität ordnet (s. Tab. 6).

5.2.3. Klangfarbe, Obertöne

Lauttypen

Die Anzahl der Obertöne steigt bei allen Arten von den Stimmföhlungs-
lauten zum Weinen an; bei den Trillerlauten schwankt sie stark. Während der
Entwicklung nimmt die Anzahl der Obertöne bei den mehrsilbigen Lauten
ab, sie erhöht sich erst wieder nach Erreichen des 3. Maximums, wenn die
Laute auf die Tonhöhe der adulten Tiere absinken. Im höheren Alter sind
Grundtöne und Obertöne nicht mehr scharf voneinander getrennt, die Anzahl
der Obertöne nimmt dann bei allen Lauttypen wieder zu.

Arten

Anser albifrons zeigt bei allen Lauttypen die meisten, *Anser caerules-*
cens die wenigsten Obertöne. Dies gilt für die ganze Entwicklung.

Korrelation mit anatomischen Befunden

Wie die Dämpfung hängen auch die Obertöne von der lichten Weite der
Trachea ab, und zwar in folgender Weise: auf eine sehr enge Trachea sprechen
der Grundton und die tieferen Obertöne nicht an, bei einer weiten Trachea
fallen die hohen Obertöne aus.

Klangfarbe

Die Klangfarbe ist abhängig u. a. von den Obertönen. Ein Laut mit
vielen Obertönen wird vom Menschen als scharf empfunden, mit wenigen
Obertönen als dumpf, ob die Klangempfindung für Gänse ähnlich ist, kann
ich nicht sagen. Nach SCHWARTZKOPFF (1955) liegt die größte Empfindlichkeit

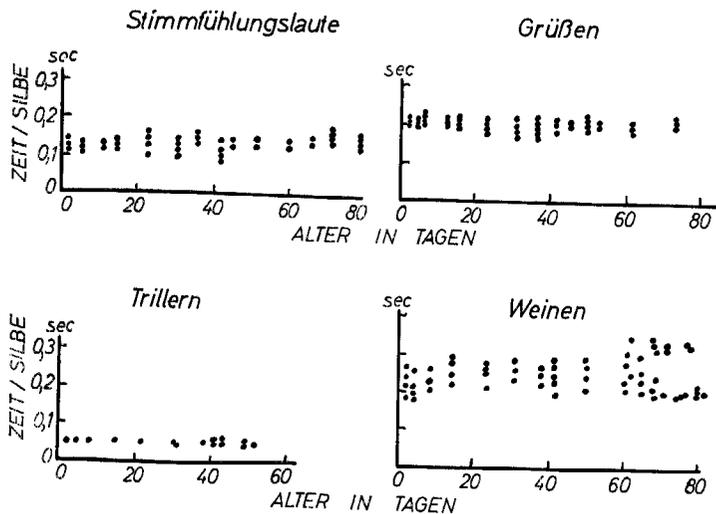


Abb. 24: *Branta canadensis*, Dauer der Lautsilben bei vier Lauttypen. Die Kurvenpunkte sind Einzelwerte von 5 Individuen

des Gänsehohrs bei 2800 Hz, die des M
terschied in der Empfindlichkeit ist wahr
heit der Klangempfindung verbunden.

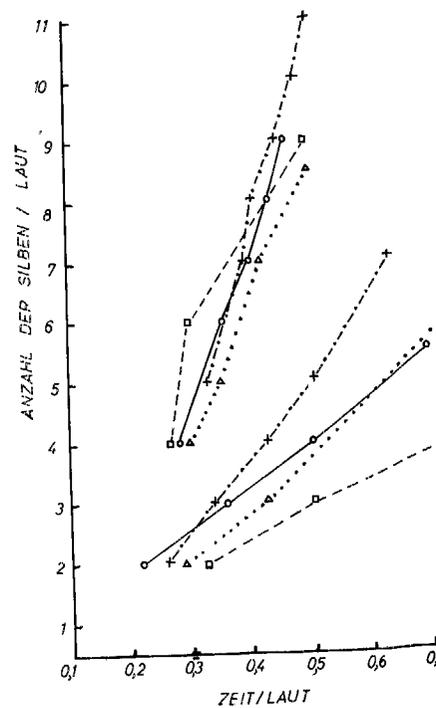
5.2.4. Dau

Laut

Die Länge der Silben und der Pau
teristisch für die Lauttypen (Abb. 24).

Trillerlaute: Die Trillerlaute sind
Silben. Die Silbenlänge ist die kürzeste
Lauttypen. Sie bleibt für die gesamte
der Trillerlaute ist somit linear abhängig

Stimmföhlungs-laute: Die Stimm
Pausenlänge charakteristische Untersc
tiger Konstanz der Arten. Innerhalb
sich die Silbenzeit verlängert, so daß
zahl bei verschiedenen Individuen e
Stimmföhlungs-laute mit verschiedener
viduum in etwa auf einer Geraden,
geben sich Scharen parallelverschobe



Grüßen: Beim Grüßen sind die
föhlungs-laute, die Pausen sind et
laute und Grußlaute gleicher Silbe
bung zeigen, die Grußlaute sind

ch nicht immer zu. Die Lauttypen
öhe, eine andere Reihenfolge, als
Tab. 6).

Obertöne

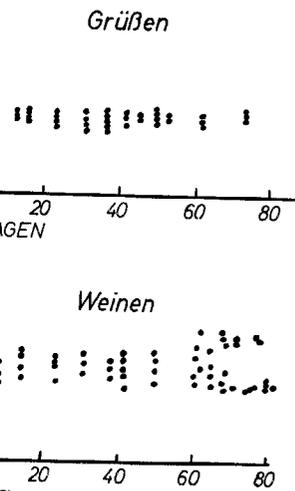
en Arten von den Stimmföhlungs-
n schwankt sie stark. Während der
öne bei den mehrsilbigen Lauten
hen des 3. Maximums, wenn die
absinken. Im höheren Alter sind
voneinander getrennt, die Anzahl
en wieder zu.

ypen die meisten, *Anser caerules-*
e ganze Entwicklung.

schon Befunden

bertöne von der lichten Weite der
uf eine sehr enge Trachea sprechen
icht an, bei einer weiten Trachea

n den Obertönen. Ein Laut mit
scharf empfunden, mit wenigen
lung für Gänse ähnlich ist, kann
) liegt die größte Empfindlichkeit



ei vier Lauttypen. Die Kurvenpunkte

des Gänsehohrs bei 2800 Hz, die des Menschen bei etwa 1000 Hz; dieser Unterschied in der Empfindlichkeit ist wahrscheinlich auch mit einer Verschiedenheit der Klangempfindung verbunden.

5.2.4. Dauer der Silben

Lauttypen

Die Länge der Silben und der Pausen innerhalb eines Lautes sind charakteristisch für die Lauttypen (Abb. 24).

Trillerlaute: Die Trillerlaute sind vielsilbig, ohne Abstand zwischen den Silben. Die Silbenlänge ist die kürzeste, verglichen mit der Silbenlänge anderer Lauttypen. Sie bleibt für die gesamte Entwicklungszeit konstant. Die Dauer der Trillerlaute ist somit linear abhängig von der Anzahl der Silben (Abb. 25).

Stimmföhlungs-laute: Die Stimmföhlungs-laute zeigen in Silben- wie in Pausenlänge charakteristische Unterschiede bei den Individuen bei gleichzeitiger Konstanz der Arten. Innerhalb einer Art verkürzt sich die Pause, wenn sich die Silbenzeit verlängert, so daß die Stimmföhlungs-laute gleicher Silbenzahl bei verschiedenen Individuen etwa gleiche zeitliche Länge haben. Die Stimmföhlungs-laute mit verschiedener Silbenlänge liegen beim gleichen Individuum in etwa auf einer Geraden, für die Individuen der gleichen Art ergeben sich Scharen parallelverschobener Geraden. Der Steigungswinkel der Geraden ist artkonstant (Abb. 25). Die Silbenlänge schwankt im Verlauf der Entwicklung um einen Mittelwert, ohne daß sich diese Schwankungen mit einem der anderen Faktoren korrelieren ließen.

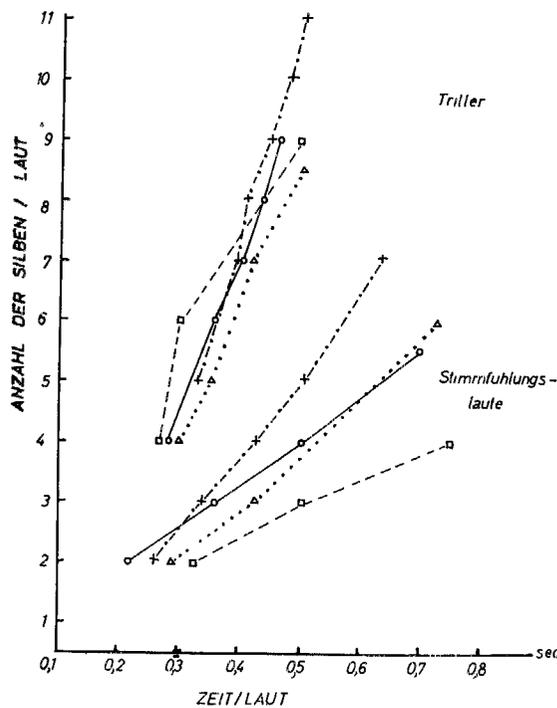


Abb. 25: Beziehung zwischen der Anzahl der Silben pro Stimmföhlungs-laut und Triller und der Dauer der Laute bei allen Arten. (○ *Anser indicus*, □ *A. caerulescens*, + *A. albifrons* △ *Branta canadensis*). Die Kurvenpunkte sind Durchschnittswerte der einzelnen Individuen

Grüßen: Beim Grüßen sind die einzelnen Silben länger als bei den Stimmföhlungs-lauten, die Pausen sind etwa gleich lang, so daß die Stimmföhlungs-laute und Grußlaute gleicher Silbenanzahl deutliche zeitliche Längenverschiebung zeigen, die Grußlaute sind immer länger als die Stimmföhlungs-laute;

eine Ausnahme bilden *A. albifrons*. Mit zunehmendem Alter nimmt die Silbenlänge der Grußlaute zu, so daß für das Grüßen nicht die lineare Beziehung besteht wie bei den Stimmföhlungs Lauten.

Einsilbige Laute: Jammern und Weinen sind einsilbige Laute; die Silben der Weinlaute sind die längsten, die der Jammerlaute die zweitlängsten. Die Silbenlänge der Jammerlaute bleibt konstant während der Entwicklung, die Silben der Weinlaute zeigen zur Zeit des Stimmbruchs eine Aufspaltung ihrer Längen parallel zur Spaltung der Frequenzen in drei Reihen: die erste sinkt auf die Länge der Jammerlaute, die zweite steigt meist um den doppelten Betrag auf die Länge der Distanzrufe, die dritte liegt intermediär zwischen der 1. und 2. Reihe (Abb. 24).

Arten

Die Längen der Trillerreihen liegen sehr eng zusammen, sie unterscheiden sich nur um wenige hundertstel Sekunden; ich fand weder eine inner- noch eine zwischenartliche Differenzierung.

Anders bei den Stimmföhlungs Lauten und dem Grüßen: *Anser albifrons* haben im Mittel die kürzesten Silben und die kürzesten Pausen, dann folgen *Anser indicus*, *Branta canadensis* und schließlich *Anser caerulescens*.

Bei den Weinlauten ist sowohl die inner- wie die zwischenartliche Variation am stärksten ausgeprägt; die Arten stehen jedoch in anderer Reihenfolge als bei den Stimmföhlungs Lauten. Die kürzesten Silben haben beim Weinen *Anser indicus*, an zweiter Stelle folgen *Anser albifrons*, dann *Anser caerulescens* und *Branta canadensis*.

Korrelationen mit anatomischen Befunden

Die Reihenfolge der Arten bei den Silben der Stimmföhlungs laute und dem Grüßen scheint positiv korreliert mit der Dämpfung. Die Silbenlänge der Weinlaute läßt sich jedoch nicht mit der Dämpfung korrelieren; ich vermute, daß noch andere Faktoren, wie die Größe der diversen Luftsäcke und damit die Luftmenge für die zeitliche Länge der Silben eine Rolle spielen.

5.2.5. Silbenanzahl je Laut

Interessant für diese Betrachtung sind nur die mehrsilbigen Laute, mit einer Ausnahme: *Branta canadensis* können 2- bis 3silbige Jammerlaute äußern.

Lauttypen

Die Stimmföhlungs laute bestehen bei allen Arten im Mittel aus 2—4 Silben je Laut. Die Trillerlaute können je aus 4—12 Silben bestehen, die Silbenzahl der Grußlaute schwankt zwischen 2—14 Silben. Die Folge der verschiedenen Stimmföhlungs laute oder Grußlaute ist oft charakteristisch für das einzelne Individuum. Manche Individuen behalten „ihre“ Silbenanzahl konstant über die Entwicklung, andere vermehren sie z. T. bis auf die doppelte Anzahl.

Arten

Die Variationsbreite ist bei den einzelnen Individuen so groß, daß Artcharakteristika nur beim Grüßen festzustellen sind. Die Grußlaute der *Anser albifrons* können aus 8—13 Silben zusammengesetzt werden, die der *Branta*

canadensis aus 4—6 Silben, mit *Beto* *Anser caerulescens* aus 4—5 Silben, 2—7 Silben.

Die beigefügte Tab. 7 soll einen binationen geben.

Tab. 7: Reihenfolge der Grußlaute. Aufgetragen am häufigsten auftretenden Laute, und zweisilbige Grußlaute. Die Abweichungen bei Ziffern bezeichnen die verschiedenen Tiere, die

<i>Anser indicus</i>		
I	II	III
1	1	3
	sehr lang	
3	2	2
2	2	3
2	2	2
2	4	2
2	3	4
2	4	2
2	5	3
	fast Triller	

<i>Anser caerulescens</i>		
I	II	III
4	2	1
4	3	2
4	4	2
3	4	1
2	3	3
2	2	2
3		

5.2.6. Häufigkeit

Definition der

Der Begriff Häufigkeit sei für folgende: sie gibt die Häufigkeit des Auftretens ohne die Anzahl der Laute pro Zeiteinheit, sichtigen. 2. absolute Häufigkeit: sie gibt wurden 100 sec gewählt), ohne Berücksicht

Relative wie absolute Häufigkeit d auch innerhalb der Entwicklungszeit sind zustand, Ranghöhe innerhalb der Gesch allem den Situationen. Auf letztere wird s

Relative Häufigkeit: Am häufigsten Jammern, Grüßen, Trillern und Schluß und werden hier nicht erörtert aufwachsen, sie erst nach Erreichung für alle Arten gleich und sie ändert phase, wenn z. B. neue Lauttypen,

Absolute Häufigkeit: Die absolute Häufigkeit von der ersten Lautäußerung im Individuum der Frequenzkurve zu, d. h.

zunehmendem Alter nimmt die Silben-Größen nicht die lineare Beziehung

silben sind einsilbige Laute; die Silbenjammerlaute die zweitlängsten. Die Silbenlänge bleibt während der Entwicklung, die Stimmbrüche eine Aufspaltung ihrer Silbenlängen in drei Reihen: die erste sinkt mit der Reife steigt meist um den doppelten Betrag, die zweite liegt intermediär zwischen der

sehr eng zusammen, sie unterscheiden sich nicht; ich fand weder eine inner- noch eine

und dem Grüssen: *Anser albifrons* hat die kürzesten Pausen, dann folgen die mittleren *Anser caeruleus* und schließlich *Anser caeruleus*.

inner- wie die zwischenartliche Variabilität stehen jedoch in anderer Reihenfolge. Die kürzesten Silben haben beim Weinen die mittleren *Anser albifrons*, dann *Anser caeruleus*.

Phonematischen Befunden

Die Silben der Stimmföhlungs-laute und die mit der Dämpfung. Die Silbenlänge korreliert mit der Dämpfung; ich vermute die Größe der diversen Luftsäcke und die Länge der Silben eine Rolle spielen.

Anzahl je Laut

Es gibt nur die mehrsilbigen Laute, mit denen können 2- bis 3silbige Jammerlaute

Beobachtungen

Bei allen Arten im Mittel aus 2—4 Silben aus 4—12 Silben bestehen, die Silbenlänge 4—14 Silben. Die Folge der verschiedenen Laute ist oft charakteristisch für das Verhalten. Sie behalten „ihre“ Silbenanzahl konstant. Sie nehmen sie z. T. bis auf die doppelte

Bei einzelnen Individuen so groß, daß Artunterschieden sind. Die Grußlaute der *Anser albifrons* sind zusammengesetzt werden, die der *Branta canadensis*

canadensis aus 4—6 Silben, mit Betonung auf jeder zweiten Silbe, die der *Anser caeruleus* aus 4—5 Silben, die der *Anser indicus* variieren von 2—7 Silben.

Die beigefögte Tab. 7 soll einen Überblick über die Vielzahl der Kombinationen geben.

Tab. 7: Reihenfolge der Grußlaute. Aufgetragen sind die jeweils an dieser Stelle der Reihenfolge am häufigsten auftretenden Laute, und zwar die Silbenzahl, also einsilbige, dreisilbige, zweisilbige Grußlaute. Die Abweichungen betragen im Durchschnitt 16,5%. Die römischen Ziffern bezeichnen die verschiedenen Tiere, die arabischen die Silbenzahl je Grußlaut

<i>Anser indicus</i>			<i>Anser albifrons</i>		
I	II	III	I	II	III
1	1	3	3	8	5
	sehr lang				
3	2	2	2	10	6
2	2	3	2	11	8
2	2	2	3	9	9
2	4	2	4	10	6
2	3	4	2	5	5
2	4	2			
2	5	3			
	fast Triller				

<i>Anser caeruleus</i>			<i>Branta canadensis</i>		
I	II	III	I	II	III
4	2	1	2	2	
4	3	2	3	2	
4	4	2	2	2	
3	4	1	3	2	
2	3	3	2	2	
2	2	2	2	2	
3				3	

5.2.6. Häufigkeit der Laute

Definition des Begriffes Häufigkeit

Der Begriff Häufigkeit sei für folgende zwei Sachverhalte gebraucht: 1. relative Häufigkeit: sie gibt die Häufigkeit des Auftretens der einzelnen Lauttypen während des Tages an, ohne die Anzahl der Laute pro Zeiteinheit, also die Geschwindigkeit der Lautfolge, zu berücksichtigen. 2. absolute Häufigkeit: sie gibt die Anzahl der Laute pro Zeiteinheit wieder (es wurden 100 sec gewählt), ohne Berücksichtigung der Häufigkeit ihres Auftretens.

Relative wie absolute Häufigkeit der einzelnen Lauttypen innerhalb 24 Stunden wie auch innerhalb der Entwicklungszeit sind abhängig von: Aufzuchtbedingungen, Gesundheitszustand, Ranghöhe innerhalb der Geschwisterschar, „Temperament“ des Gossels und vor allem den Situationen. Auf letztere wird später noch eingegangen.

Lauttypen

Relative Häufigkeit: Am häufigsten ist der Stimmföhlungs-laut, es folgen Jammern, Grüssen, Trillern und Weinen. Warnen und Zischen bilden den Schluß und werden hier nicht erörtert, da Gössele, die in der normalen Familie aufwachsen, sie erst nach Erreichen der Flugfähigkeit äußern. Die Skala ist für alle Arten gleich und sie ändert sich erst gegen Ende der ersten Wachstumsphase, wenn z. B. neue Lauttypen, wie der Distanzruf, auftreten.

Absolute Häufigkeit: Die absolute Häufigkeit aller Lauttypen nimmt von der ersten Lautäußerung im Ei bis etwa zum Zeitpunkt des ersten Maximums der Frequenzkurve zu, d. h., in den ersten Tagen äußert das Gössele, so-

lange es wach ist, beinahe ununterbrochen Laute. Die Werte sinken dann bis zur Zeit des Stimmbruchs langsam, bis Ende der Kleingefiedermauser schnell ab.

Ein aus seiner Familie entlassenes Tier von etwa 9 bis 10 Monaten Alter verstummt weitgehend.

An der Spitze der absoluten Häufigkeiten rangieren die Weinlaute; ihnen folgen die Jammerlaute, dann kommen das Grüßen und die Stimmföhlungs-laute; den Schluß bilden die Triller (Abb. 26).

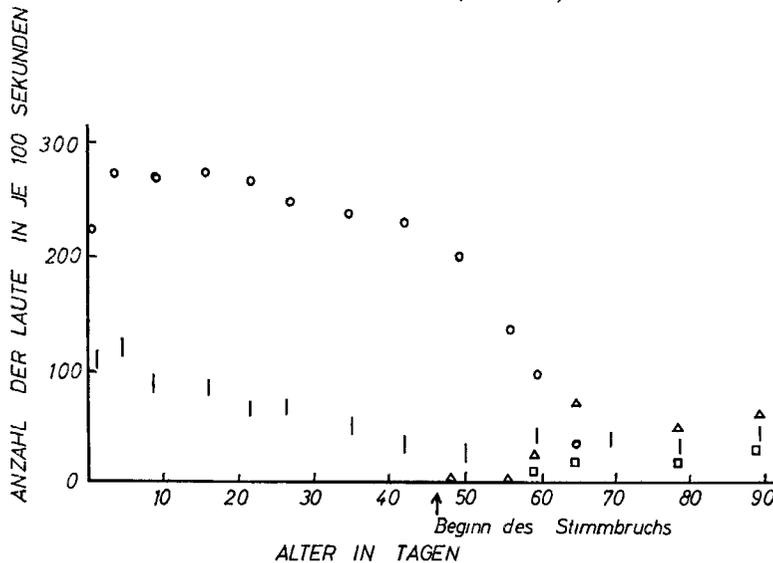


Abb. 26: *Anser indicus*. Absolute Häufigkeit des Weinlautes und der Stimmföhlungs-laute in je 100 sec. Die Kurvenpunkte entsprechen je 10 Durchschnittswerten

Arten

Die schnellste Folge der Weinlaute findet sich bei *Anser caerulescens*, es folgen *A. indicus*, *Branta canadensis* und schließlich *A. albifrons*. Für Stimmföhlungs-laute und Grüßen ist die Reihenfolge *A. indicus*, *Branta canadensis*, *A. caerulescens* und *A. albifrons*. Die Reihenfolge bei den Stimmföhlungs-laute und dem Grüßen hängt von der Silbenanzahl pro Laut, den Silben- und Pausenlängen ab.

5.2.7. Stimmbruch

„Wenn jene (die jungen Gänse) Federn bekommen, verwandeln sich die piependen in andere, oft wunderbarlich überschlagende, heisere Töne, die nach und nach denen der Alten immer ähnlicher werden“ (NAUMANN Bd. 11, S. 248). Der Stimmbruch tritt in beiden Geschlechtern auf. Er läßt sich sehr deutlich am Weinlaut feststellen; die weniger intensiven Laute lassen keine Anzeichen davon erkennen. Er scheint zumindest im Zeitpunkt des Auftretens unabhängig von der sehr viel später erfolgenden Differenzierung der Stimme bei den stimmlich dimorphen Arten zu sein. Er tritt gleichzeitig mit den ersten sexuell orientierten Verhaltensweisen auf. Es liegt die Vermutung nahe, daß der Stimmbruch abhängig ist von einem ganz bestimmten Wachstumsverhältnis der Membrane, der Trachea und des Volumens des *Saccus cl.*, da der Stimmbruch bei allen Arten zur Zeit des dritten Maximums erscheint. Wie weit er von Sexualhormonen abhängig ist, soll durch Kastrationsversuche noch geklärt werden. Die Zeit, die die Tiere im Stimmbruch waren, ist sehr verschieden lang gewesen, und wie die Regression in den Stimmbruch, die bei zwei 4 und 5 Monate alten Tieren beobachtet werden konnte, zeigt, scheint auch der Allgemeinzustand des Tieres eine Rolle zu spielen.

5.3. Korrelation der Laute mit Atmung

5.3.1. Atm-

Gössel, gleich welcher Art, atmen rungen von Trillerlauten, am schnellsten Beziehung bleibt während der Entwick der Atemzüge wird bei allen Lauttypen wird mit steigendem Gewicht des Tieres

Tab. 8: Die aufgeführten Werte sind die Mittelwert für die Triller bezieht sich auf den unkon

Art	Atemzüge / min
Weinlaut	
<i>Anser indicus</i>	160
<i>Anser caerulescens</i>	175
<i>Anser albifrons</i>	145
<i>Branta canadensis</i>	150
Grüßen	
<i>Anser indicus</i>	95
<i>Anser caerulescens</i>	80
<i>Anser albifrons</i>	70
<i>Branta canadensis</i>	80
Triller	
<i>Anser indicus</i>	30
<i>Anser caerulescens</i>	30
<i>Anser albifrons</i>	30
<i>Branta canadensis</i>	25

5.3.2. Defäkationsrate

Die Defäkationsrate läßt sich e Bei allen Arten findet sich die höchste Jammerlaute und Fortgehlaute, Stin Trillern. Die höchste Defäkationsrat dicus, es folgen *Anser caerulescens canadensis*.

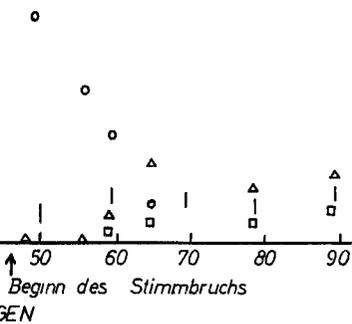
Tab. 9: Die Werte bezieht

Art	Defäkation / min
Weinlaut	
<i>Anser indicus</i>	29 - 35
<i>Anser caerulescens</i>	- 32
<i>Anser albifrons</i>	- 30
<i>Branta canadensis</i>	- 25

5.3.3. B

Die Lauttypen lassen sich mit zurückgelegter Wegstrecke) korreli Ausferung des Weinlautes zu be Stimmföhlungs-laute; bei den Tri

n Laute. Die Werte sinken dann bis
le der Kleingefiedermauser schnell ab,
er von etwa 9 bis 10 Monaten Alter
ffigkeiten rangieren die Weinlaute;
mmen das Grüßen und die Stimm-
er (Abb. 26).



Weinlautes und der Stimmföhlungslaute in
rchschnittswerten

ndet sich bei *Anser caerulescens*, es
schließlich *A. albifrons*. Für Stimm-
olge *A. indicus*, *Branta canadensis*,
eihenfolge bei den Stimmföhlungs-
benanzahl pro Laut, den Silben- und

bruch

ommen, verwandeln sich die piependen in
öne, die nach und nach denen der Alten
(248). Der Stimmbruch tritt in beiden Ge-
einlaut feststellen; die weniger intensiven
scheint zumindest im Zeitpunkt des Auf-
enden Differenzierung der Stimme bei den
nzeitig mit den ersten sexuell orientierten
ne, daß der Stimmbruch abhängig ist von
Membrane, der Trachea und des Volu-
Arten zur Zeit des dritten Maximums er-
g ist, soll durch Kastrationsversuche noch
mbruch waren, ist sehr verschieden lang
uch, die bei zwei 4 und 5 Monate alten
uch der Allgemeinzustand des Tieres eine

5.3. Korrelation der Laute mit Atmung, Defäkation und Bewegungsunruhe

5.3.1. Atmung

Gössel, gleich welcher Art, atmen am langsamsten während der Äuße-
rungen von Trillerlauten, am schnellsten während des Weinens. Diese relative
Beziehung bleibt während der Entwicklung bestehen, die absolute Anzahl
der Atemzüge wird bei allen Lauttypen geringer, d. h., der einzelne Atemzug
wird mit steigendem Gewicht des Tieres länger.

Tab. 8: Die aufgeführten Werte sind die Mittelwerte von je drei Tage alten Göseln. Der Wert für die Triller bezieht sich auf den unkorrelierten Triller (s. a. S. 287)

Art	Atemzüge / min	Art	Atemzüge / min
Weinlaut		Jammern	
<i>Anser indicus</i>	160	<i>Anser indicus</i>	bis 120
<i>Anser caerulescens</i>	175	<i>Anser caerulescens</i>	bis 165
<i>Anser albifrons</i>	145	<i>Anser albifrons</i>	bis 90
<i>Branta canadensis</i>	150	<i>Branta canadensis</i>	bis 100
Grüßen		Stimmföhlungs-laute	
<i>Anser indicus</i>	95	<i>Anser indicus</i>	60
<i>Anser caerulescens</i>	80	<i>Anser caerulescens</i>	55
<i>Anser albifrons</i>	70	<i>Anser albifrons</i>	60
<i>Branta canadensis</i>	80	<i>Branta canadensis</i>	50
Triller		Schlafen	
<i>Anser indicus</i>	30	<i>Anser indicus</i>	25
<i>Anser caerulescens</i>	30	<i>Anser caerulescens</i>	25
<i>Anser albifrons</i>	30	<i>Anser albifrons</i>	30
<i>Branta canadensis</i>	25	<i>Branta canadensis</i>	20

5.3.2. Defäkation

Die Defäkationsrate läßt sich ebenfalls mit den Lauttypen korrelieren:
Bei allen Arten findet sich die höchste Rate während des Weinens, dann folgen
Jammerlaute und Fortgehlaute, Stimmföhlungs-laute, Grüßen und schließlich
Trillern. Die höchste Defäkationsrate während des Weinens haben *Anser in-
dicus*, es folgen *Anser caerulescens*, *Anser albifrons* und schließlich *Branta
canadensis*.

Tab. 9: Die Werte beziehen sich auf drei Tage alte Gössel

Weinlaut		Trillern	
Art	Defäkation / min	Art	Defäkation / min
<i>Anser indicus</i>	29 - 35	<i>Anser indicus</i>	0,2
<i>Anser caerulescens</i>	- 32	<i>Anser caerulescens</i>	0,3
<i>Anser albifrons</i>	- 30	<i>Anser albifrons</i>	0,4
<i>Branta canadensis</i>	- 25	<i>Branta canadensis</i>	0,2

5.3.3. Bewegungsunruhe

Die Lauttypen lassen sich mit der Bewegungsunruhe (gemessen in cm/sec
zurückgelegter Wegstrecke) korrelieren: Die stärkste Bewegungsunruhe ist bei
Äußerung des Weinlautes zu beobachten, dann abnehmend bei Jammern,
Stimmföhlungs-lauten; bei den Trillerlauten ist sie gleich Null. Die Lauttypen

Grüßen und Fortgehlauten lassen sich nur bedingt in dieses Schema einordnen, da sich während der Äußerungen dieser Laute die Bewegungsruhe entweder in starker gleichzeitiger Halsbewegung wie beim Grüßen äußert oder, wie bei den Fortgeh- und Abfluglauten, zusätzlich in einer charakteristischen Folge von Kopfschüttelbewegungen und in Sichflügeln.

Die größte Bewegungsruhe zeigen *Anser indicus*, es folgen *Anser caerulescens*, *Anser albifrons* und schließlich *Branta canadensis*. Im Verlauf der Entwicklung werden die Entfernungen, die zurückgelegt werden können, größer.

5.4. Korrelation der Laute mit charakteristischen Bewegungen

Mit charakteristischen Bewegungen sind hier vorzugsweise die Kopf- und Halsbewegungen gemeint; Flügel- und Schwanzbewegungen konnten nicht immer eindeutig mit Lauten in Beziehung gesetzt werden. Ich habe mich daher auf Kopf- und Halsbewegungen beschränkt. In Abb. 27 sind die jeweiligen Haltungen, um die die Bewegungen schwanken können, dargestellt.

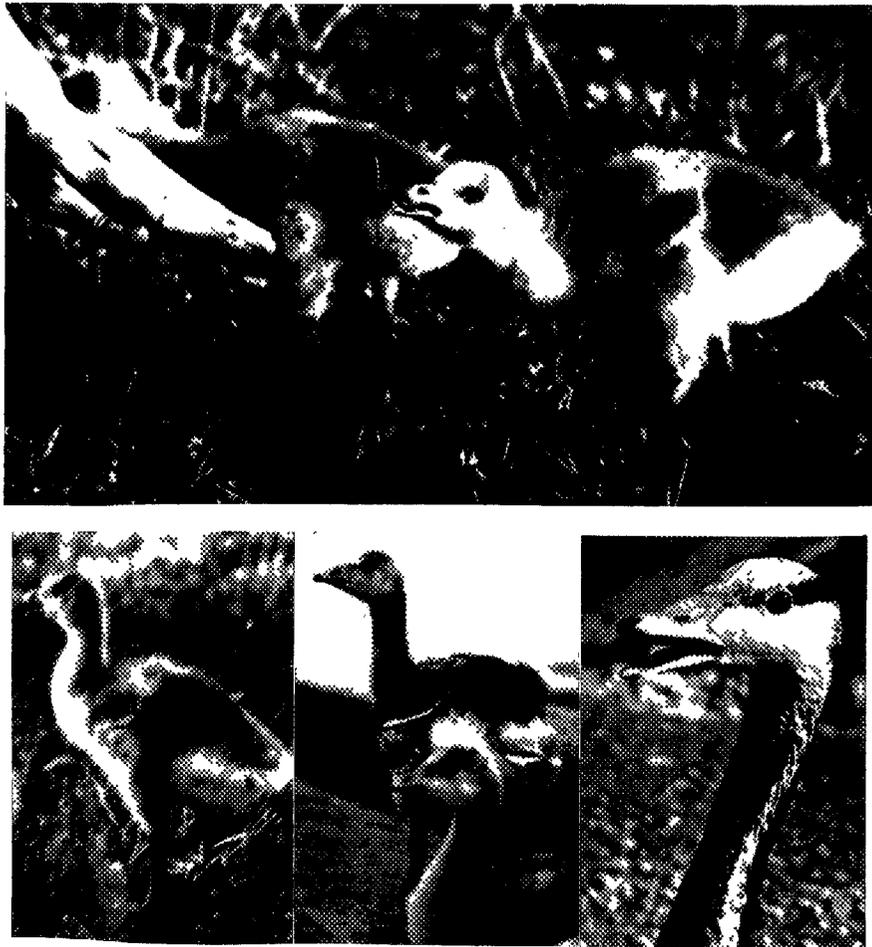


Abb. 27: *Anser indicus*. Haltungen, die mit bestimmten Lauttypen korreliert sind. Oben: Grüßen. Unten von links nach rechts: Weinen, Warnen und Zischen

Trillerlaute: Ein Teil der Trillerlaute ist nur durch die höhere Intensität, ist *Anser caerulescens* und *Anser albifrons* 2 Wochen lang) mit einer beständig lernende Gösselführer bohrt sich mit Kopf und Mutter ein und gelangt dabei, meist in der Mutter. Dem Menschen oder anderen drehende Kopf-Hals-Bewegung mit der mit der Bewegung gekoppelten Triller nimmt prozentual zu, aber er nicht mehr zu fassen ist. Das gesamte Bewegungsereignis endet, wenn das G

Stimmföhlungs-laute und Jammern: Diese charakteristischen Bewegungen gekoppelt.

Grüßen, Weinen, Warnen, Zischen: Diese Haltungen positiv korreliert, d. h., in diesen Haltungen geäußert.

Die typische Haltung während der Grußbewegung ist ein nach vorne gestreckte Hals. Abhängig von der "Partners" kann der Hals steiler oder flacher schwanke. Der Hals im Rhythmus der Bewegung ab. Abweichungen von dieser Haltung sind bei Grüßen auf, wenn die Grußlaute in der Gruppe dem kann in einer Geschwisterschar die höheren den Hals charakteristisch weiter "wegbiegen". (Das wurde nur bei achtet.)

Die Weinaute werden mit empfindlicher dabei das Gösselführer auch mit abgespreiztem emporgereckter Hals + Weinaute ist, wenn ein Gatter hindurchgeschlüpft ist, ist, nicht findet, wenn es dazu den Hals

Grüßen und Weinen sind schon in der frühen mit der charakteristischen Haltung bleibt während der ganzen Entwicklung (1965) gezeigt hat, in die Haltung der Weinaute geschreis über. Die Koppelung des Weinaute wird gelockert, wenn die Gösselführer in der Frequenzkurve kommen, wenn der Weinaute geschilderte Haltung wird nur während der Weinaute von Jammernlauten innerhalb des Weinaute

Die charakteristischen Haltung der Weinaute erst ab der 3. bis 4. Lebenswoche. Die Warnen wurde auch von den erwachsenen beim Zischen richtet sich dann nach oben

5.5. Korrelation d

Die Lauttypen lassen sich nicht nur mit bestimmten sondern auch mit Tätigkeiten korreliert. Die jungen Gans, Fressen, Trinken, Baden

bedingt in dieses Schema einordnen, laute die Bewegungsunruhe entweder wie beim Grüßen äußert oder, wie zlich in einer charakteristischen Folge flügeln.

en *Anser indicus*, es folgen *Anser* blich *Branta canadensis*. Im Verlauf en, die zurückgelegt werden können,

Charakteristischen Bewegungen

er vorzugsweise die Kopf- und Halsbewe- konnten nicht immer eindeutig mit Lauten auf Kopf- und Halsbewegungen beschränkt, die die Bewegungen schwanken können,



stimmten Lauttypen korreliert sind. Oben: Weinen und Zischen

Lauttypen

Trillerlaute: Ein Teil der Trillerlaute, unterschieden von anderen Trillern nur durch die höhere Intensität, ist nur in den ersten Wochen (bei *Anser caerulescens* und *Anser albifrons* 2 Wochen, *Anser indicus* und *Branta canadensis* 3 Wochen lang) mit einer bestimmten Bewegung gekoppelt: Das trillernde Gös sel bohrt sich mit Kopf und Hals zwischen Flügel und Körper der Mutter ein und gelangt dabei, meist nach einigen Anläufen, unter die Flügel der Mutter. Dem Menschen oder anderen Ersatzobjekten gegenüber wird diese drehende Kopf-Hals-Bewegung mit Trillern ebenfalls gezeigt. Der Anteil der mit der Bewegung gekoppelten Triller nimmt ab, der Anteil ungekoppelter Triller nimmt prozentual zu, bis der erstere Anteil so selten wird, daß er nicht mehr zu fassen ist. Das gemeinsame Auftreten des Lautes mit der Bewegungsweise endet, wenn das Gös sel das Bauchgefieder entwickelt hat.

Stimmföhlungs laute und **Jammern** sind nicht mit bestimmten charakteristischen Bewegungen gekoppelt.

Grüßen, Weinen, Warnen, Zischen sind mit den in Abb. 27 gezeigten Haltungen positiv korreliert, d. h., rund 90 % der Lautäußerungen werden in diesen Haltungen geäußert.

Die typische Haltung während des Grüßens ist der in der Körperlängsachse nach vorn gestreckte Hals. Abhängig von der Gesichtshöhe des „begrüßten“ Partners kann der Hals steiler oder flacher gehalten werden. Außerdem schwankt der Hals im Rhythmus der Lautäußerung und des Atmens auf und ab. Abweichungen von dieser Haltung treten normalerweise gegen Ende des Grüßens auf, wenn die Grußlaute in Stimmföhlungs laute übergehen. Außerdem kann in einer Geschwisterschar der Rangtiefere beim „Grüßen“ des Ranghöheren den Hals charakteristisch weit aus der Körperlängsachse vom „Begrüßten“ wegbiegen. (Das wurde nur bei den handaufgezogenen Gös seln beobachtet.)

Die Weinlaute werden mit emporgestrecktem Hals geäußert; meist rennt dabei das Gös sel auch mit abgespreizten Flügelchen herum. Die Korrelation emporgereckter Hals + Weinlaut ist so starr, daß ein Gös sel, welches unter einem Gatter hindurchgeschlüpft ist, den Rückweg, auch wenn er groß genug ist, nicht findet, wenn es dazu den Hals herunternehmen muß.

Grüßen und Weinen sind schon ganz kurz (4—5 Std.) nach dem Schlüpfen mit der charakteristischen Haltung gekoppelt. Die Haltung beim Grüßen bleibt während der ganzen Entwicklungszeit erhalten und geht, wie FISCHER (1965) gezeigt hat, in die Haltung adulter Gänse während des Triumphgeschreis über. Die Koppelung des Weinens mit dem Emporrecken des Halses wird gelockert, wenn die Gös sel in den Bereich des dritten Maximums der Frequenzkurve kommen, wenn der Weinlaut sich aufzuspalten beginnt. Die geschilderte Haltung wird nur während der Distanzrufe gezeigt, bei Perioden von Jammerlauten innerhalb des Weinens wird der Hals gesenkt.

Die charakteristischen Haltungen beim Warnen wie beim Zischen waren erst ab der 3. bis 4. Lebenswoche zu beobachten. Die Haltung während des Warnens wurde auch von den erwachsenen Tieren beibehalten; die Haltung beim Zischen richtet sich dann nach dem angezischten Objekt.

5.5. Korrelation der Laute mit Tätigkeiten

Die Lauttypen lassen sich nicht nur mit charakteristischen Bewegungen, sondern auch mit Tätigkeiten korrelieren. Die normalen Tätigkeiten einer jungen Gans, Fressen, Trinken, Baden, Putzen, Schlafen sowie Ortsverände-

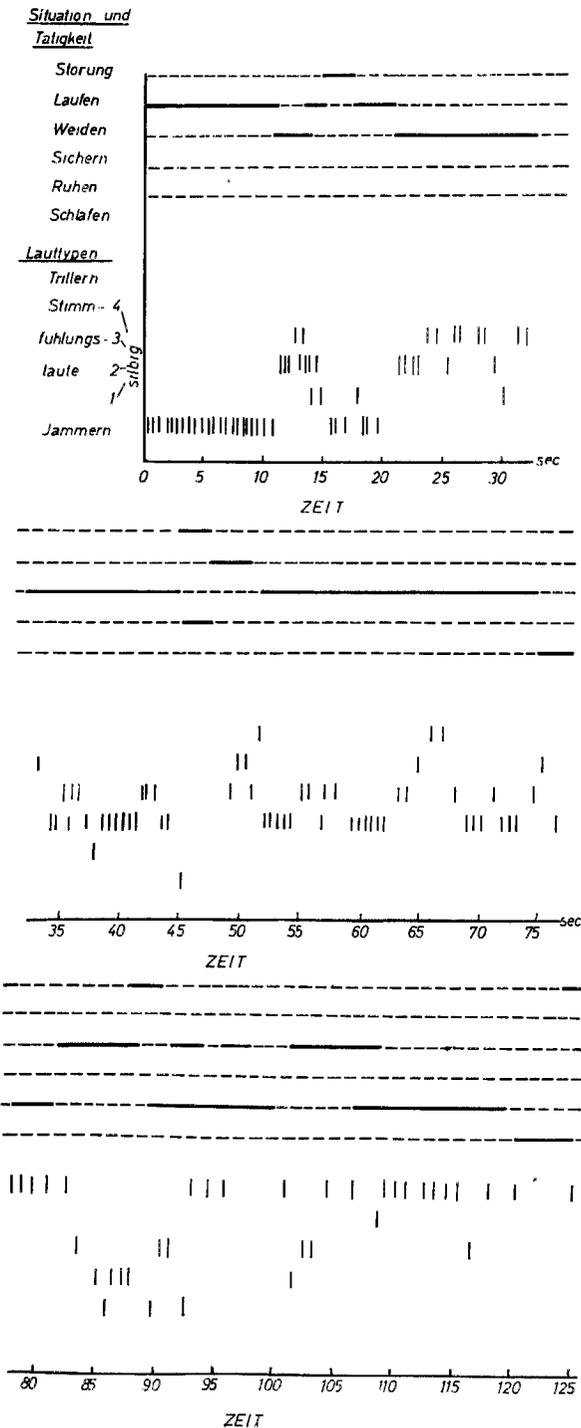
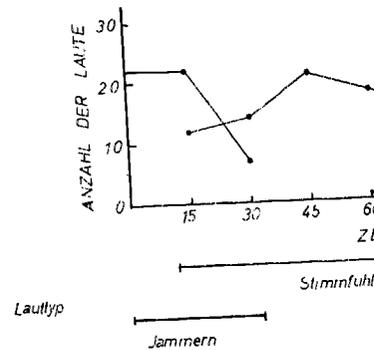


Abb. 28 a: *Anser indicus*, 10 Tage alt; Ausschnitt aus einem Protokoll vom 2. 6. 1965. Mit einem Polygraphen wurden gleichzeitig Tätigkeiten und die dabei geäußerten Laute protokolliert

Erzeugung, Ontogenie und Funktion der L

rungen zeigen in ihrem Ablauf bestimmte Tätigkeiten geäußerten Lauten. Als Beispiele

Im allgemeinen ist eine Ortsveränderungslauten oder Jammern korreliert. Die Tätigkeiten mit Ausnahme von Baden oder Ausbruch an Stimmföhlungslauten. Mit A bereitschaft (meßbar in Zahl der Bewegungen) beginnen Trillerlaute aufzutreten, die geäußert werden. Bei Aufkeimen einer neuen Ablauf beginnt von neuem.



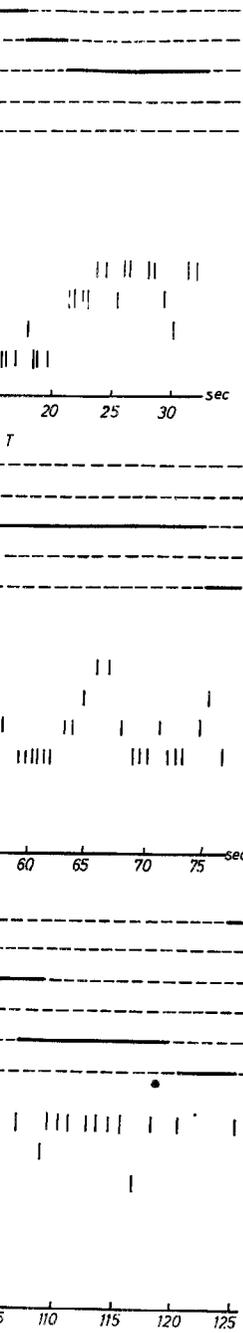
28 b) Häufigkeit der Lauttypen in Abständen

Wird dieser Ablauf von Störung wirken, so wird auf diese Störung die Gans ohne die Störung getrillert häufig ist, in der vorzugsweise Stimmföhlungsstörungen mit Jammernlauten.

Ein Tier mit „normaler“ Badebewegungen äußern und dann beginnen, wobei durchaus Stimmföhlungen können. Ein Tier mit hoher Badebewegungen beginnt, wird bei E gilt für ein sehr durstiges Gössel. H lungenbereitschaft geruht. Das Tier legen werden mit Stimmföhlungslauten Gössel geweckt, antwortet es mit Tril

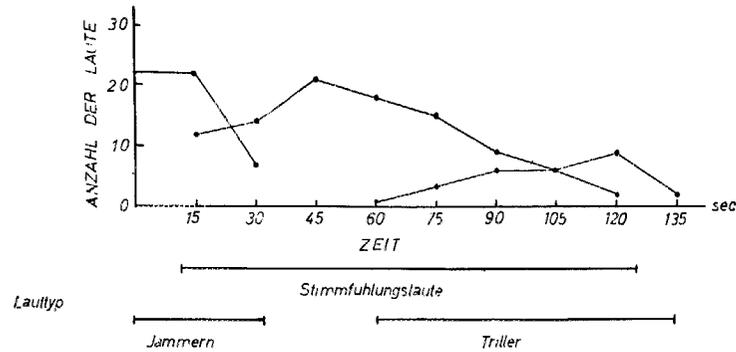
Die oben geschilderten Beziehungen gleitenden Lauten gelten für den „L objekte sich nicht vom Gössel entfernföhlungs- und Trillern ist bei Entwicklungszeit erhalten und finde

Unterschiedlich ist jedoch die A rend der verschiedenen Tätigkeiten wie auch besonders „redselige“ Tiere



ungen zeigen in ihrem Ablauf bestimmte Beziehungen zu den während der Tätigkeit geäußerten Lauten. Als Beispiele folgen Protokolle (Abb. 28 und 29).

Im allgemeinen ist eine Ortsveränderung mit wenigsilbigen Stimmföhlungs-lauten oder Jammern korreliert. Der Beginn einer der oben genannten Tätigkeiten mit Ausnahme von Baden oder Schlafen wird begleitet von einem Ausbruch an Stimmföhlungs-lauten. Mit Abklingen der jeweiligen Handlungsbereitschaft (meßbar in Zahl der Bewegungseinheiten pro Zeit, HEILIGENBERG) beginnen Trillerlaute aufzutreten, die gegen Ende der Tätigkeiten allein noch geäußert werden. Bei Aufkeimen einer neuen Handlungsbereitschaft erscheinen als erstes wieder Jammerlaute oder wenigsilbige Stimmföhlungs-laute, und der Ablauf beginnt von neuem.



28 b) Häufigkeit der Lauttypen in Abständen von 15 sec nach dem Protokoll vom 2. 6. 1965

Wird dieser Ablauf von Störungen unterbrochen, die nicht alarmierend wirken, so wird auf diese Störung mit Stimmföhlungs-lauten reagiert, wenn die Gans ohne die Störung getrillert hätte. Wenn die Gans gerade in der Phase ist, in der vorzugsweise Stimmföhlungs-laute geäußert werden, reagiert sie auf Störungen mit Jammer-lauten.

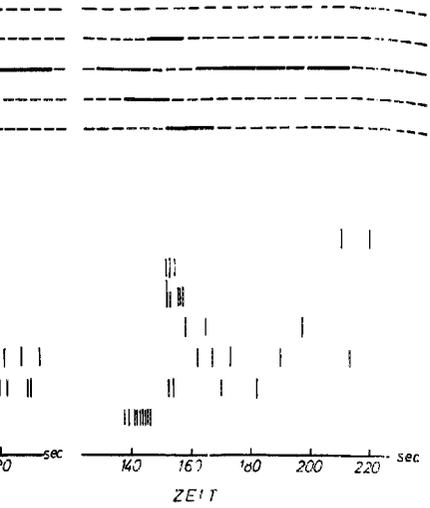
Ein Tier mit „normaler“ Badebereitschaft wird bei Erreichen des Wassers Stimmföhlungs-laute äußern und dann mit Tauchen oder Badebewegungen beginnen, wobei durchaus Stimmföhlungs-laute unter Wasser geäußert werden können. Ein Tier mit hoher Badebereitschaft, welches bereits im Trocknen mit Badebewegungen beginnt, wird bei Erreichen des Wassers trillern. Das gleiche gilt für ein sehr durstiges Gössel. Häufig wird nach Abklingen einer Handlungsbereitschaft geruht. Das Tier legt sich unter Triller-lauten nieder. Störungen werden mit Stimmföhlungs-lauten beantwortet; wird ein schlafendes Gössel geweckt, antwortet es mit Trillern.

Die oben geschilderten Beziehungen zwischen Tätigkeiten und sie begleitenden Lauten gelten für den „Normalfall“, daß die Eltern oder Elternobjekte sich nicht vom Gössel entfernen. Die Verteilung von Jammern, Stimmföhlungs-lauten und Trillern ist bei allen Arten gleich, bleibt über die ganze Entwicklungszeit erhalten und findet sich auch bei adulten Tieren.

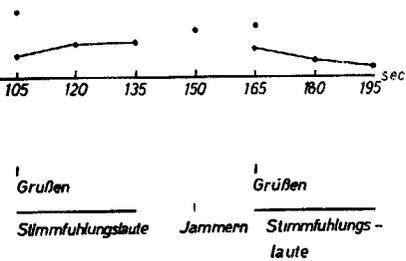
Unterschiedlich ist jedoch die Anzahl an Lauten, die die Individuen während der verschiedenen Tätigkeiten äußern können, es gibt dabei „wortkarge“ wie auch besonders „redselige“ Tiere.

aus einem Protokoll vom 2. 6. 1965. Mit und die dabei geäußerten Laute proto-

erhoffene Gössel. Handaufgezogene Gössel, die z. B. über Nacht allein gelassen werden, weinen die ersten Nächte fast ununterbrochen, dann klingt die Reaktion ab. Grüßen ist leichter ermüdbar. Ein Gössel, welches z. B. auf einer Weide Eltern und Geschwister mehrmals aus dem Blickfeld verliert, wird zwar bei dem ersten Wiedersehen mehrmals, dann jedoch nur noch mit Stimmföhlungs-lauten reagieren (siehe auch Protokoll, Abb. 28, 29). Bei handaufgezogenen Gösseln spielt außerdem die Ranghöhe eine Rolle; ein rangtieferes Gössel wird einem ranghöheren gegenüber noch grüßen, während das ranghöhere mit Stimmföhlungs-lauten antwortet.



...tt aus einem Protokoll vom 4. 8. 1966. Mit en und Laute des Gössels und An- oder Ab-



n 15 sec nach dem Protokoll vom 2. 6. 1965

ute mit Situationen

Lauttypen nicht auf, nämlich solche, bedürfen; es sind zugleich die Laute, grüßen, Weinen, Warnen, Zischen.

onismen zu betrachten: Ein verlassene beschriebenen Haltung herum, bis und Geschwistern kommt. Sowie es intensiv. Beide Lautreaktionen lassen

utreaktion eines verlassenen Gössels im Freien meist tödlich für das be-

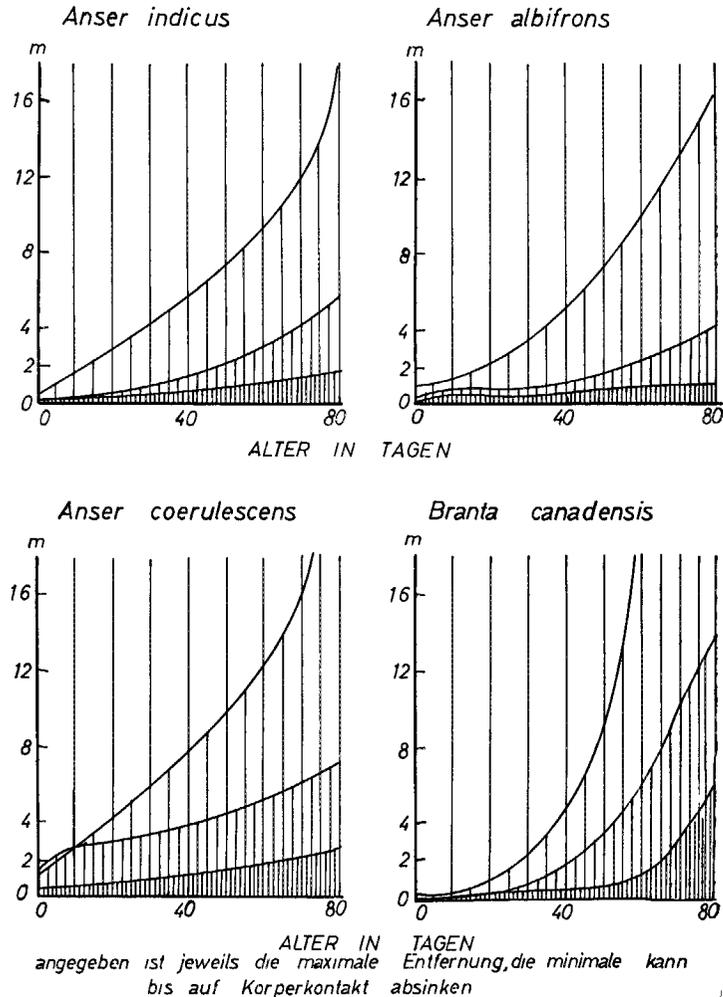
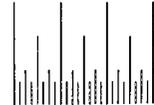


Abb. 30: Korrelation der Laute mit der Distanz der Gössel von den Eltern. Mit zunehmendem Alter nehmen auch die Abstände der Gössel von den Eltern zu, innerhalb derer sie die Trillerlaute, Stimmföhlungs-laute usw. äußern. Die die Lauttypen abgrenzenden Linien geben die maximale Entfernung an, innerhalb welcher der jeweilige Laut geäußert wird.

Weinen, später Distanzruf
Jammern
Stimmföhlungs-laute
Triller



In der Familie aufwachsende Gössel warnen erst dann selbständig, wenn sie fast flugfähig sind (jedenfalls unter den Bedingungen in Seewiesen). Die von mir handaufgezogenen Gössel warnten bereits vom ersten Tag an und zwar vor Flugobjekten. Später warnten sie auch bei plötzlich auftretenden Reizen, wenn ich mich mit der Schar in fremder Umgebung aufhielt.

In der Familie aufgezogene Gössel sah ich erst sehr spät, kurz vor der Flugfähigkeit, zischen. Das Zischen der handaufgezogenen Gössel richtete sich auf Gegenstände, wie das Mikrophon, wenn es zum ersten Mal gesehen wurde. Gegen unbekannte Lebewesen, wie Hunde, Katzen, Igel, Schlangen zischen die Gössel erst, wenn sie schlechte Erfahrungen mit den Objekten gemacht hatten. Erfahrungslose, sehr junge Gössel (bis zu 5 Tagen Alter) grüßten die Objekte, ältere Gössel versuchten das Objekt zu fressen, zu beißen oder sie ignorierten es völlig.

Außer bei den Ortsveränderungen, die vom Gössel ausgehen, jammern sie auch in folgenden Situationen: Während des Absprensens der Eischale äußern Gössel Jammerlaute, die von Stimmföhlungs-lauten oder Trillern gefolgt werden, wenn das Schalenstück gelöst ist. Ein liegendes fußverletztes Gössel beginnt etwa eine Minute, bevor es sichtbare Anstalten zum Aufstehen macht, zu jammern. Auch kann ein rangtiefes Gössel, welches oft gebissen wurde, jammern, wenn es den Gegner drohen sieht. Unerfahrene Gänse, die im ersten Winter auf noch dünnem Eis landen und einbrechen, können bis zu 20 Minuten jammern, ehe sie sich zum Auffliegen entschließen.

Die Situationen, die von Stimmföhlungs-lauten und Trillern begleitet sind, sind bereits im Kapitel über die Korrelationen von Tätigkeiten und Lauten in Erscheinung getreten.

5.7. Korrelation der Laute mit der Entfernung der Gössel von den Eltern

Zwischen den Lautäußerungen der Gössel und ihrer räumlichen Entfernung zu den Eltern (oder dem Elternersatz) bestehen folgende, von der Sichtbarkeit der Eltern abhängige Beziehungen: Mit wachsender Entfernung von den Eltern verschiebt sich die Häufigkeit der geäußerten Laute vom Trillern über Grüßen, Stimmföhlungs-laute zu Jammern. Jenseits der Sichtgrenze wird nur der Weinlaut oder später der Distanzruf geäußert (Abb. 30).

6. Funktion der Lautäußerungen

6.1. Reaktionen auf Laute

Eindeutige Reaktionen sowohl der Gössel wie der Eltern auf Laute sind nicht für alle Lauttypen zu sichern.

6.1.1 Reaktionen der Eltern auf Laute der Gössel

Trillerlaut: Auf den mit der bohrenden Kopf-Halsbewegung gekoppelten Trillerlaut reagiert eine führende erfahrene Gans mit Hinwenden des Kopfes zu dem Gössel und leichtem Anheben des Flügels. Diese Reaktion der Mutter ist für die Dauer der Huderperiode zu beobachten. Da sich diese Triller von den beim Abklingen einer Handlungsbereitschaft geäußerten, auf die keine Reaktion zu erkennen ist, nur durch erhöhte Intensität unterscheiden, muß letztere als Erkennungsmerkmal ausreichen. Die Gans reagiert ja bereits auf den Laut, bevor das Gössel sie erreicht und berührt oder bevor sie das Gössel sieht. Eine unerfahrene Gans, die zum ersten Mal gebrütet hat, wendet

war auch den Kopf dem Gössel zu, steht dem Gössel ab.

Stimmföhlungs-laute: Stimmföhlungs-laute werden aber nicht von den führenden Eltern beobachtet. Ihre Wirkung unspezifisch „freundlich“.

Grüßen: Grüßende Gössel werden von den Eltern begrüßt. An jungen *Anser indicus* sah ich ein Verhalten, das an ein Grüßen verbundenes Verhalten, das an ein Föhlen sich ein Gössel bedroht, so wendet er sich den Eltern und drohend dem Feind zu. prompt zu Angriffen, wobei sie von den Eltern abgewehrt werden. Bei anderen Arten war dieses Verhalten nicht beobachtet.

Jammern: Eine spezifische Reaktion beobachten, wenn diese im Fortgehrhythmus auftreten. Bei der Art *Anser caerulescens*, deren Jammerlaute von den Eltern weg zu dem gewohnten Verhalten führen, reagieren, indem sie nachfolgen. Die Gössel in dieser Situation Stimmföhlungs-laute im Fortgehrhythmus, auch hier folgen die Eltern.

Weinen: Auf den Weinlaut eines Gössel reagieren die Eltern, meist der Ganser, mit Suchverhalten auf unbeteiligte Gänse in der Nähe. Die Eltern suchen die eigenen Gössel; sie reagieren, wie Verstärkung suchen. Ein fehlendes Gössel, das stumm bleibt, ist ein Parameter des Weinlautes für das Erkennen. Ein Parameter des Weinlautes für das Erkennen untersucht werden.

Warnlaut: Auf den Warnlaut der Gänse reagieren die Eltern.

Angstschrei: Der Angstschrei eines Gössel auf die Eltern, diese laufen oder fliegen mit gespreiztem Gefieder und zischend in die Nähe befindlichen Gänse „mobben“ (mobbing).

6.1.2. Reaktionen der Gänse

Beschrieben werden hier nur die Reaktionen der Gänse auf Laute der Eltern.

Fortgehlaut: Eindeutig ist die Reaktion der Gänse auf die Führungs- (Fortgeh-)laute der Gänse. Die Gänse reagieren, indem sie den Eltern folgen, wenn sie weggehen oder -schwimmen.

Grüßen: In das Triumphgeschrei der Gänse mit Grüßen ein.

Warnen: Eindeutig ist auch die Reaktion der Gänse auf den Warnruf der Gänse. Auf dem Lande laufen sie zur Mutter oder zum Vater. Im Wasser schwimmen sie zur Mutter oder zum Vater. Der laut der Eltern habe ich bei den von den Eltern beobachtet. Bei handaufgezogenen Gänsen reagiert die Gans, wenn der Warnruf vom Pfleger „unnötig“ ist.

Wie VINCE bei Wachteleiern reagiert, wenn er bereits im Ei auf Laute der Mutter. L

warnen erst dann selbständig, wenn en Bedingungen in Seewiesen). Die en bereits vom ersten Tag an und sie auch bei plötzlich auftretenden der Umgebung aufhielt.

ah ich erst sehr spät, kurz vor der undaufgezogenen Gössel richtete sich n es zum ersten Mal gesehen wurde. e, Katzen, Igel, Schlangen zischten rungen mit den Objekten gemacht (bis zu 5 Tagen Alter) grüßten die jekt zu fressen, zu beißen oder sie

die vom Gössel ausgehen, jammern end des Absprengens der Eischale mfühlungs-lauten oder Trillern ge- öst ist. Ein liegendes fußverletztes sichtbare Anstalten zum Aufstehen tiefes Gössel, welches oft gebissen ohen sieht. Unerfahrene Gänse, die nden und einbrechen, können bis zu liegen entschließen.

lungslauten und Trillern begleitet elationen von Tätigkeiten und Lau-

ernung der Gössel von den Eltern

össel und ihrer räumlichen Entfer- z) bestehen folgende, von der Sicht- : Mit wachsender Entfernung von der geäußerten Laute vom Trillern nern. Jenseits der Sichtgrenze wird f geäußert (Abb. 30).

ntäußerungen

auf Laute

ssel wie der Eltern auf Laute sind

auf Laute der Gössel

n Kopf-Halsbewegung gekoppelten e Gans mit Hinwenden des Kop- a des Flügels. Diese Reaktion der ode zu beobachten. Da sich diese adlungsbereitschaft geäußerten, auf ch erhöhte Intensität unterscheiden, eichen. Die Gans reagiert ja bereits at und berührt oder bevor sie das m ersten Mal gebrütet hat, wendet

zwar auch den Kopf dem Gössel zu, steht aber sehr häufig auf und rückt von dem Gössel ab.

Stimmfühlungs-laute: Stimmfühlungs-laute der Gössel können, müssen aber nicht von den führenden Eltern beantwortet werden. Sie sind in ihrer Wirkung unspezifisch „freundlich“.

Grüßen: Grüßende Gössel werden von den Eltern regelmäßig wiedergegrüßt. An jungen *Anser indicus* sah ich ab etwa drei Wochen Alter ein mit Grüßen verbundenes Verhalten, das an ein unritualisiertes „Hetzen“ erinnert. Fühlt sich ein Gössel bedroht, so wendet es sich abwechselnd intensiv grüßend den Eltern und drohend dem Feind zu. Dies Verhalten verleitet die Eltern prompt zu Angriffen, wobei sie von den Gösseln unterstützt werden. Bei den anderen Arten war dieses Verhalten nicht zu beobachten.

Jammern: Eine spezifische Reaktion auf Jammerlaute war nur dann zu beobachten, wenn diese im Fortgehrhythmus geäußert wurden. Gössel der Art *Anser caerulescens*, deren Jammerlaute in dieser Situation in Weinen übergehen können, pflegen, wenn sie woanders hingehen möchten, mit Jammerlauten von den Eltern weg zu dem gewünschten Platz zu gehen, die Eltern reagieren, indem sie nachfolgen. Die Gössel der anderen Arten äußern in dieser Situation Stimmfühlungs-laute im Fortgehrhythmus, die in Jammern übergehen können, auch hier folgen die Eltern.

Weinen: Auf den Weinlaut eines verlassenen Gössels reagiert einer der Eltern, meist der Gantar, mit Suchverhalten, Entgegengehen, evtl. mit Angriff auf unbeteiligte Gänse in der Nähe. Die Eltern erkennen die Weinlaute ihrer eigenen Gössel; sie reagieren, wie Versuche zeigten, auf den akustischen Reiz allein. Ein fehlendes Gössel, das stumm bleibt, wird nicht vermisst. Welche Parameter des Weinlautes für das Erkennen verantwortlich sind, soll noch untersucht werden.

Warnlaut: Auf den Warnlaut der Gössel reagieren die Eltern nicht.

Angstschrei: Der Angstschrei eines Gössels hat eine dramatische Wirkung auf die Eltern, diese laufen oder fliegen zu dem Gössel hin und bleiben mit gespreiztem Gefieder und zischend neben ihrem Kind stehen. Alle in der Nähe befindlichen Gänse „mobben“ (mündl. Mitt. von LORENZ).

6.1.2. Reaktionen der Gössel auf Laute der Eltern

Beschrieben werden hier nur die Laute, auf die die Gössel eindeutig reagieren.

Fortgehlaut: Eindeutig ist die Nachfolgereaktion des Gössels auf die Führungs- (Fortgeh-)laute der Gans. In den ersten 6 Tagen folgt das Gössel auch anderen Gänsen als den Eltern, wenn diese den Fortgehlaut äußernd weggehen oder -schwimmen.

Grüßen: In das Triumphgeschrei der Eltern fallen die Gössel regelmäßig mit Grüßen ein.

Warnen: Eindeutig ist auch die Reaktion der Gössel auf den Warnlaut: Auf dem Lande laufen sie zur Mutter und kriechen sogar unter; auf dem Wasser schwimmen sie zur Mutter oder tauchen weg. Adaption auf den Warnlaut der Eltern habe ich bei den von der Familie aufgezogenen Gösseln nicht beobachtet. Bei handaufgezogenen Gösseln kann es zur Adaption kommen, wenn der Warnruf vom Pfleger „unnatürlich“ oft gebraucht wurde.

Wie VINCE bei Wachteleiern festgestellt hat, reagieren Embryonen bereits im Ei auf Laute der Mutter. Die von mir im Brutschrank betreuten Eier

ließen in den letzten Tagen vor dem Schlüpfen eine deutliche Zunahme der Pickrate gegen die Eischale erkennen, wenn die Eier Lautkontakt mit **mir** oder mit anderen Eiern hatten. Gössel aus dem gleichen Gelege, die **ohne** einen solchen Kontakt blieben, schlüpfen bis zu 36 Stunden später.

6.1.3. Reaktionen der Gössel auf Laute der Geschwister

Auf die Laute der Geschwister reagieren die Gössel schon im geschlossenen Ei. Tonbandprotokolle zeigen, daß das Jammern aus einem kalt gewordenen Ei aus einem warm liegenden mit Trillern beantwortet wurde. Der Disput „mir ist warm“ — „mir ist kalt“ setzte sich über 10 Min. fort, bis das kalte Ei in die Wärme befördert wurde, wo nach kurzer Zeit nur noch Trillerlaute zu hören waren.

„Wechselreden“, ohne daß Laut oder Antwort eine sichtbare Reaktion auslösten, gab es sehr häufig zwischen den Geschwistern. Allein aufwachsende Gössel oder eine kleine Geschwisterschar äußern nicht nur absolut, sondern auch prozentual weniger Laute als eine große Schar. Mit Ausnahme des Warnens scheinen die Laute eines Gössels (auch vom Tonband vorgespielte) anregend auf die Lautproduktion von Geschwistern zu wirken.

Weinende Gössel synchronisieren sich so, daß für das Ohr und auf dem Spektrogramm die Töne der verschiedenen Gössel nicht zu trennen sind.

6.1.4. Reaktionen der Gössel auf Laute der eigenen Art

Lauten anderer Gänse der eigenen Art, mit Ausnahme des Warnlautes, wird keine Beachtung geschenkt, sobald die Gössel die Stimme der Eltern oder der Ersatzeltern kennen. Das Kennenlernen der elterlichen Stimmen kann bei den einzelnen Arten verschieden lange dauern. Kränkelnde Gössel können bis zu 4 Wochen benötigen.

6.1.5. Reaktionen der Gössel auf Laute der anderen Arten

Die homologen Laute der Gössel anderer Arten werden 1 bis 2 Tage nach dem Zusammensetzen wie die der eigenen Artgeschwister beantwortet. Untersuchungen zur Reaktion von Gösseln auf die Laute der erwachsenen Gänse anderer Arten sind geplant.

6.2. Funktion der Laute

Die Situations- und Reaktionsanalysen ergeben, daß junge Gänse über Laute verfügen, die einen direkten sozialen Kontakt herstellen (Grüßen, Weinen, Warnen, teilweise Trillern), oder daß diese über die Induktion, die „Stimmungsübertragung“, auf die Mitglieder ihrer sozialen Umwelt wirken (Trillern, Stimmfühlgslaute, Jammern, Zischen). Alle Laute außer Weinen werden von den Gösseln nur im Sichtbereich der Eltern geäußert, und ein aus diesem Bereich herausgeratener Gössel trachtet schleunigst, mit Hilfe des Weinens in diesen zurückzukommen.

Zusammen mit den Reaktionen und Lauten der Eltern wirken die Laute der Gössel wie ein Band, welches die Familie zusammenhält und die Tätigkeiten ihrer Mitglieder synchronisiert. Die Funktion der Laute der Gössel könnte man in der Sicherung des sozialen Kontaktes und des Schutzes der Gössel sehen.

7. Disku

7.1. Vergleich der Laute normal

Verschieden aufgezogene Gänse zeigen in der Lautstruktur ihrer Laute keine qualitativen Unterschiede.

Sowohl Kaspar-Hauser-Tiere wie in der Natur aufgezogene Tiere zeigen weniger Laute, die relative Häufigkeit der Laute ist bei Kaspar-Hauser-Tieren zugunsten des Jammerns und des Trillerns gegenüber einem Sozialpartner bezogenen Laute verändert, der wenigstens eine der Qualitäten einer Wärmelampe. Mit Enten aufgezogene Gänse zeigen weniger Laute, die relative Häufigkeit der Laute ist bei Enten aufgezogenen Gefährten, gelegentlich ebenfalls auf die

7.2. Zur Homolo

In der Einleitung war die Hypothese aufgestellt, daß die Laute der vier Arten je einander homolog sind. Die Prüfung auf Homologie erlauben; sie sind von der Vergleichbarkeit im Rahmen morphologischer und anatomischer Merkmale im Hinblick auf die Anwendbarkeit auf Verhaltensmerkmale ist (nach WICKLER 1967, S. 426):

„a) Das Kriterium der speziellen Qualität

Verhaltensmerkmale sind um so sicherer, je übereinstimmen und je komplizierter die Strukturen sind. . . . Man berücksichtigt die Fülle zusätzlicher Sondermerkmale, wie Anzahl der Laute, gleichen Bedeutungen usw.

b) Das Kriterium der Lage im Gefüge

Bei Verhaltensweisen bietet sich aber die Dimension, der Zeit, zu voraufgehenden und nachfolgenden Laute, berücksichtigt jedoch auch die Lage der betriebsmäßigen Laute in der Reihenfolge des Partners oder bei Lautäußerungen einzelner Elemente in bezug auf einen Grund

7.2.1. Kriterium

In diesem Absatz sollen nicht die Laute der Gänse betrachtet werden. Es werden nur die Trillerlaute betrachtet. Die Ablaufsform, d. h. Anstieg und Abfall der Silben und die Aufeinanderfolge von Trillerlauten untereinander erkennen. In Abb. 3 ist das Weinlaute, und wie Abb. 3 ist das Trillermerkmal die Gruppe der Triller vor

Faßt man alle bisher gegebenen Laute zusammen, so läßt sich sagen, daß die größte Dauer der Silben, durch die Laute usw. ausgezeichnet sind. Beziehung zwischen den Lauteigenschaften ist sich ebenso für die anderen Lauttypen

Auch Koppelungen mit bestimmten Lauteigenschaften sind bei den entsprechenden Lauttypen zu beobachten. Die Haltung beim Grüßen, der lang andauernden Laute der Gänsearten auch vom adulten Tier bei der Lautäußerung hat eine abweichende Haltung. Der Triumphschrei beinahe Brust an

chlüpfen eine deutliche Zunahme der wenn die Eier Lautkontakt mit mir aus dem gleichen Gelege, die ohne bis zu 36 Stunden später.

auf Laute der Geschwister

ieren die Gössel schon im geschlossene das Jammern aus einem kalt geworden mit Trillern beantwortet wurde. Der setzte sich über 10 Min. fort, bis das wo nach kurzer Zeit nur noch Triller-

er Antwort eine sichtbare Reaktion in Geschwistern. Allein aufwachsende r äußern nicht nur absolut, sondern große Schar. Mit Ausnahme des Warnsch vom Tonband vorgespielte) anreistern zu wirken.

h so, daß für das Ohr und auf dem n Gössel nicht zu trennen sind.

auf Laute der eigenen Art

Art, mit Ausnahme des Warnlautes, ie Gössel die Stimme der Eltern oder en der elterlichen Stimmen kann bei auern. Kränkelnde Gössel können bis

f Laute der anderen Arten

nderer Arten werden 1 bis 2 Tage eigenen Artgeschwister beantwortet. eln auf die Laute der erwachsenen

der Laute

rsen ergeben, daß junge Gänse über zialen Kontakt herstellen (Grüßen, er daß diese über die Induktion, die ieder ihrer sozialen Umwelt wirken Zischen). Alle Laute außer Weinen eich der Eltern geäußert, und ein aus trachtet schleunigst, mit Hilfe des

Lauten der Eltern wirken die Laute umilie zusammenhält und die Tätig- Die Funktion der Laute der Gössel en Kontaktes und des Schutzes der

7. Diskussion

7.1. Vergleich der Laute normal und isoliert aufgezogener Gänse

Verschieden aufgezogene Gänse zeigten in den physikalischen Parametern ihrer Laute keine qualitativen Unterschiede, wohl aber quantitative.

Sowohl Kaspar-Hauser-Tiere wie isoliert mit Enten aufgezogene äußerten weniger Laute, die relative Häufigkeit verschob sich bei den Kaspar-Hauser-Tieren zugunsten des Jammerlautes und seiner Mischformen. Die auf einen Sozialpartner bezogenen Laute wie Grüßen wurden gegen den Ersatz gerichtet, der wenigstens eine der Qualitäten der Mutter hatte, gegen die Wärmelampe. Mit Enten aufgezogene Gänse richteten das Grüßen auf ihre Gefährten, gelegentlich ebenfalls auf die Wärmelampe.

7.2. Zur Homologie der Lauttypen

In der Einleitung war die Hypothese aufgestellt worden, daß die gleichbenannten Lauttypen der vier Arten je einander homolog seien. Es gibt eine Reihe von Kriterien, die eine Prüfung auf Homologie erlauben; sie sind von REMANE (1956) auf ihre methodische Brauchbarkeit im Rahmen morphologischer und anatomischer Untersuchungen geprüft worden. Ihre Anwendbarkeit auf Verhaltensmerkmale ist von WICKLER begründet worden. Die Kriterien sind (nach WICKLER 1967, S. 426):

„a) Das Kriterium der speziellen Qualität

Verhaltensmerkmale sind um so sicherer homolog, in je mehr Sondermerkmalen sie übereinstimmen und je komplizierter die Sondermerkmale und je größer die Übereinstimmungen sind. . . . Man berücksichtigt die sichtbare oder hörbare Ablaufsform, ferner eine Fülle zusätzlicher Sondermerkmale, wie Abhängigkeit von gleicher Außensituation, Stimmungen, gleichen Bedeutungen usw.

b) Das Kriterium der Lage im Gefügesystem

Bei Verhaltensweisen bietet sich aber zunächst nur die Lagebeziehung innerhalb einer Dimension, der Zeit, zu vorausgehenden und nachfolgenden Verhaltensweisen an. Man berücksichtigt jedoch auch die Lage der betreffenden Verhaltensweise in bezug auf eine Reaktionsfolge des Partners oder bei Lautäußerungen des Rhythmus und die relative Lage der einzelnen Elemente in bezug auf einen Grundton . . .“

7.2.1. Kriterium der speziellen Qualität

In diesem Absatz sollen nicht mehr alle Lauttypen einzeln besprochen werden. Es werden nur die Triller und das Weinen gegeneinander gestellt. Die Ablaufsform, d. h. Anstieg und Abfall der Frequenz bei den einzelnen Silben und die Aufeinanderfolge von Silben lassen eine deutliche Ähnlichkeit der Trillerlaute untereinander erkennen. Gleiches gilt für die Ablaufsform des Weinlautes, und wie Abb. 3 und Abb. 7 zeigen, läßt sich durch dieses Merkmal die Gruppe der Triller von der der Weinlaute gut abgrenzen.

Faßt man alle bisher gegebenen Werte für die einzelnen Lauttypen zusammen, so läßt sich sagen, daß bei allen Arten die Weinlaute durch größte Dauer der Silben, durch die größte Intensität, die heftigste Atmung usw. ausgezeichnet sind. Beziehungen ähnlicher relativer Ordnung finden sich ebenso für die anderen Lauttypen.

Auch Koppelungen mit bestimmten Halsbewegungen sind in diesem Alter bei den entsprechenden Lauttypen gleich; allerdings wird die charakteristische Haltung beim Grüßen, der lang nach vorn gestreckte Hals, nicht bei allen Arten auch vom adulten Tier beim Triumphgeschrei gezeigt. (*Anser caerulescens* hat eine abweichende Haltung; die Paare stehen beim intensiven Triumphgeschrei beinahe Brust an Brust, ohne den Hals in der bei *A. indicus*

oder *A. albifrons* typischen Weise gestreckt und entweder parallel oder gekreuzt zu halten.) Ebenso ist die mit dem Triller gekoppelte bohrende Kopfhalsbewegung bei allen Arten vorhanden, sie kann jedoch unterschiedlich lang dauern.

7.2.2. Kriterium der Lage im Gefügesystem

Dieses Kriterium läßt sich nicht gleich eindeutig auf alle Lauttypen anwenden: Für Jammern, Stimmföhlungslaute und Trillern läßt sich die ideale Folge der Laute während des Ablaufes einer Handlungsbereitschaft heranziehen, die bei allen Arten gleich ist; für Weinen und Grüßen kann man die Reaktion der G6ssel auf die Eltern betrachten.

Auf Grund dieses Ergebnisses darf die Vermutung, daß die Lauttypen homolog seien, als sehr wahrscheinlich gelten. Gleichzeitig ist auch die Einteilung in Typen gerechtfertigt worden.

Die Beweisföhrung auf Homologie ließe sich nach gleichem Schema auch auf die anderen Arten der Anatidae anwenden, dadurch könnte vielleicht auf die Phylogenie der Laute in dieser Gruppe geschlossen werden.

7.3. Übergänge zwischen den Lauttypen

Bisher wurde von den Lauttypen gesprochen, als wären sie ideale Typen. Es gibt jedoch durchaus Übergänge.

Mehrsilbige Laute:

Stimmföhlungslaute können fließend in Triller übergehen (Abb. 31 a). Der Anteil an Stimmföhlungssilben kann bei den Trillern bis auf eine Silbe reduziert werden; die Stimmföhlungssilbe, die dann immer am Anfang steht,

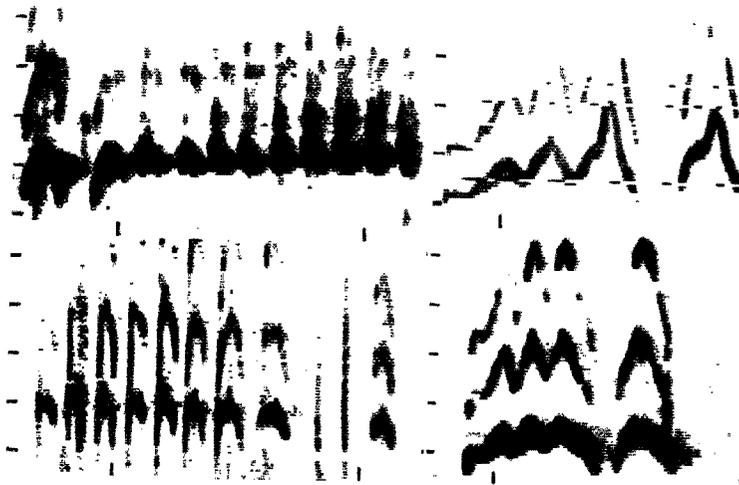


Abb. 31 a: Übergänge vom Stimmföhlungs-
laut zum Trillern.
Obere Reihe: *Anser indicus*, 5 Tage; *A. caerulescens*, 3 Tage;
Untere Reihe: *A. albifrons*, 1 Tag; *Branta canadensis*, 14 Tage.

(Zu Abb. 31 a/b und 32:)

Ordinate: Der Abstand der Frequenzmarken beträgt 1000 Hertz; die Markierung beginnt bei 1 kHz

Abszisse: Der Abstand der Zeitmarken beträgt 0,5 sec.

wirkt wie eine Art Vorschlag und kann Individuum werden. Übergangsformen Trillerlauten machen während der ersten 17 % und 22 % der geäußerten Typen Übergänge vom Triller zum Stimmföhlungs-
typen wurden nicht gefunden.

Stimmföhlungs- und Grüßen so treten gegen Ende einer Periode von Stimmföhlungs- und Grüßen auf; umgekehrt können sie auch auftreten, es finden sich alle intermediären Stimmföhlungs- und Grüßen wieder.

Einsilbige Laute:

Einsilbige Stimmföhlungs- und Grüßen können auch umgekehrt auftreten, es finden sich alle intermediären Stimmföhlungs- und Grüßen wieder.

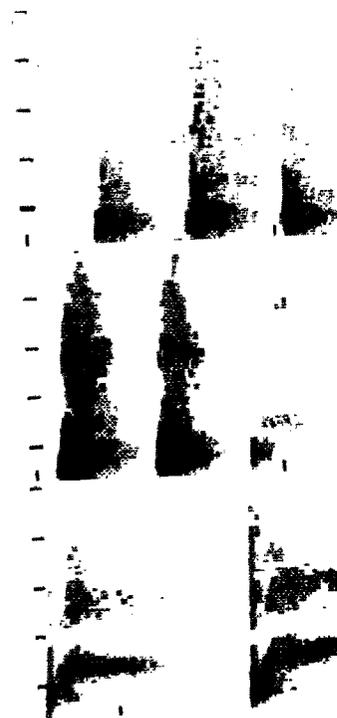


Abb. 31 b: Übergang vom Stimmföhlungs-
laut zum Trillern bei *Anser caerulescens*, 150 Tage.
Oben: Stimmföhlungs-
laut; unten: Jammerlaut

Art sind vor allem bei der von Gruppe zu hören. Die Fortgehlauten dadurch, daß sie nicht einem definierten Erscheinungsbild entsprechen, sondern Erscheinungsbild zweier

Charakterisiert durch einen aus Stimmföhlungs- und Grüßen. Welche Lauttyp geäußert wird, ist

deckt und entweder parallel oder gegen den Triller gekoppelte bohrende Kopfnote, sie kann jedoch unterschiedlich lang sein.

Stimmführung im Gefügesystem

Wie sich eindeutig auf alle Lauttypen anwenden läßt sich die ideale Stimmführung einer Handlungsbereitschaft heranzuführen. Weinen und Grüßen kann man die Stimmführung unterscheiden.

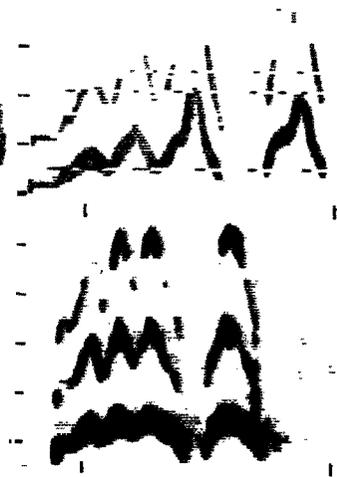
Die Vermutung, daß die Lauttypen sich unterscheiden. Gleichzeitig ist auch die Eindeutigkeit der Stimmführung zu betonen.

Wie sich nach gleichem Schema auch anwenden, dadurch könnte vielleicht die Stimmführung geschlossen werden.

Stimmführung bei den Lauttypen

Wie gesprochen, als wären sie ideale Typen.

Wie sich in Triller übergehen (Abb. 31 a). Wie sich bei den Trillern bis auf eine Silbe übergehen, die dann immer am Anfang steht, wie die dann immer am Anfang steht,



Wie sich in Trillern. Wie sich bei den Trillern bis auf eine Silbe übergehen, die dann immer am Anfang steht, wie die dann immer am Anfang steht,

Wie sich bei den Trillern bis auf eine Silbe übergehen, die dann immer am Anfang steht, wie die dann immer am Anfang steht,

Wie sich bei den Trillern bis auf eine Silbe übergehen, die dann immer am Anfang steht, wie die dann immer am Anfang steht,

wirkt wie eine Art Vorschlag und kann geradezu charakteristisch für ein Individuum werden. Übergangsformen zwischen Stimmführungslauten und Trillerlauten machen während der ersten 10 Lebenstage bei allen Arten zwischen 17 % und 22 % der geäußerten Triller aus; später werden sie selten.

Übergänge vom Triller zum Stimmführungslaut oder zu anderen Lauttypen wurden nicht gefunden.

Stimmführungslaute und Grüßen können leicht ineinander übergehen; so treten gegen Ende einer Periode von Grußlauten sehr regelmäßig Stimmführungslaute auf; umgekehrt können Stimmführungslaute in Grüßen übergehen, es finden sich alle intermediären Stufen der physikalischen Parameter wieder.

Einsilbige Laute:

Einsilbige Stimmführungslaute können fließend in Jammern übergehen, den umgekehrten Vorgang habe ich nie gehört (Abb. 31 b). Übergänge dieser

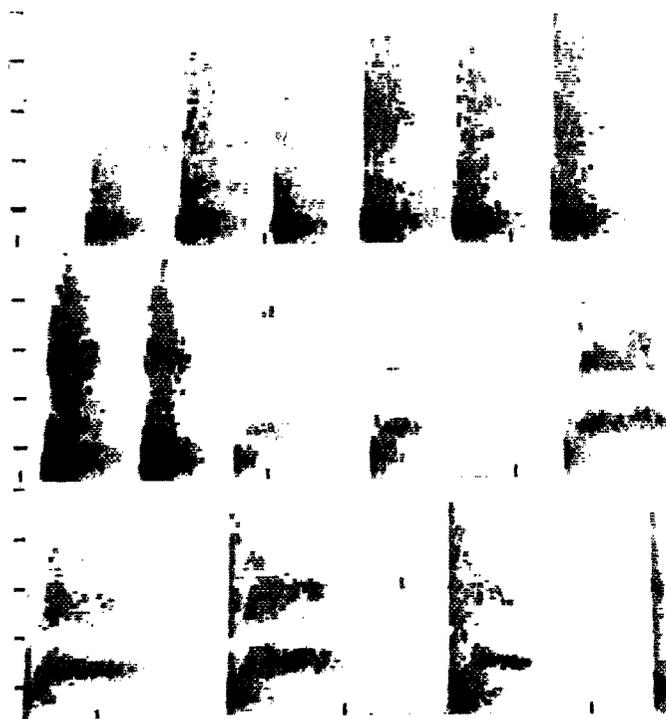


Abb. 31 b. Übergang vom Stimmführungslaut im Fortgehrhythmus zu Jammern im Fortgehrhythmus bei *Anser caerulescens*, 150 Tage alt. Oben: Stimmführungslaut, Mitte: Übergang, unten: Jammernlaut

Art sind vor allem bei der von HEINROTH (1924) Fortgehlaut genannten Gruppe zu hören. Die Fortgehlaut unterscheiden sich von den anderen Lauten dadurch, daß sie nicht einem definierbaren Lauttyp angehören, sondern besondere Erscheinungsformen zweier Lauttypen darstellen.

Charakterisiert durch einen auffälligen Rhythmus und höhere Intensität können Stimmführungslaute wie Jammernlaut als Fortgehlaut auftreten. Welcher Lauttyp geäußert wird, ist abhängig von der Möglichkeit des Gossels,

sich tatsächlich entfernen zu können. Je unfähiger ein Gössel zur Ortsveränderung ist, desto rascher werden, bei einem Wunsch nach Ortsveränderung, die Stimmfühlungs-Fortgehlauten in Jammer-Fortgehlauten übergehen.



Abb. 32: Jammerlaute im Fortgehrhythmus.
Oben: *Anser indicus*, 3 Tage alt; unten: *A. caerulescens*, 3 Tage alt

Ein deutlich erkennbarer Rhythmus ist bei *Anser indicus* (180 Laute je Minute) und *A. caerulescens* (bis 240 Laute je Minute) schon ab dem dritten Lebensstag vorhanden, bei den anderen Arten habe ich einen typischen Rhythmus erst zu Beginn der Flugfähigkeit gehört.

Übergänge zwischen Jammern und Weinen finden sich jeweils zu Beginn einer Periode von Weinlauten, zur Zeit des 3. Maximums sind solche Übergänge auch während der Periode von Weinlauten zu hören; zu dieser Zeit treten auch Übergänge zwischen Weinlauten und Distanzrufen auf. Beide Intermediärformen verschwinden beim normalen Gössel, sobald der Distanzruf voll ausgebildet ist. Die adulten Gänse können einen Jammer-Distanzruf ausstoßen.

Zu Warnen und Zischen waren keine Übergänge feststellbar.

Keine Übergänge gab es vom Trillern zum Jammern oder Weinen, ebensowenig von Stimmfühlungslauten oder Grüßen zum Weinen.

7.4. Lautreihe

Eine Betrachtung der Merkmale aller Lauttypen legt die Vermutung nahe, daß die Laute Ausdruck des Erregungszustandes eines Tieres sind: Starke Zunahme der Atmung und die erstaunlich hohe Defäkationsrate stützen den Schluß, daß der Weinlaut Ausdruck großer Erregung ist; das Abfallen dieser Werte in der Folge Jammern—Stimmfühlungslaute—Trillern während des Ablaufes einer Handlung deutet darauf hin, daß die Laute den Grad der Sättigung des jeweiligen Bedürfnisses anzeigen. Natürlich ist der Laut dabei nicht als absolutes Maß der Erregung zu nehmen. Sie zeigen nur die jeweilige relative Verschiebung der Erregungshöhe an, und zwar: sinkt von einem gegebenen Erregungszustand die Erregung einer Gans ab, so treten Laute zunehmender Silbenzahl, sinkender Intensität und sinkender Silbenlänge auf,

Erzeugung, Ontogenie und Funktion de

steigt die Erregung an, einsilbige Laute Dauer der Silben. Diese Koppelung ersch

Die Laute, welche nicht mit bestimmten Situationen gekoppelt sind (Triller, Stimmfühlungslaute) werden durch die jederzeit „überlagert“ werden durch die an eindeutig definierte Außenreize gebotene Reize geboten wird. Grüßen, Weinen, Bedeuten, die die letztgenannte Gruppe

Man könnte also die zwei Gruppen geg

1. Jammern, Stimmfühlungslaute und Weinen einer relativen Verschiebung der Intensität einer Handlung, unabhängig von der Erregung (nach TINBERGEN 1966) oder

2. Weinen und Grüßen könnte man (nach FISCHER 1965) sehen: sie sind dem Bindungstrieb, abhängig.

Zusammen

Untersucht wurden der Mechanismus der Lautäußerungen in Zusammenhang mit den anatomischen Strukturen und die Korrelationen der verschiedenen Situationen.

Die Untersuchungen an lebenden Tieren begründeten die Veranschaulichung der Lautäußerung, sondern der Druck im Saccus tympanicus, die Spannung der Membranae tympanicae und die Membranulatur fehlt den Gänsen.

Frequenz und Intensität der Laute sind von anatomischen Strukturen: die Frequenz ist von der Größe der Membranae tympanicae, die Intensität von der Größe der Trachea, beide positiv mit dem Druck im Saccus tympanicus, einige andere Faktoren wie Größe der Trachea, die Intensität, abhängig.

Bereits im Ei sind Jammern, Weinen, Trillern feststellbar. Kurz nach dem Schlüpfen, sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen unter Kontrolle hat, treten auf: Weinen, Trillern, gepulste Laute, Weinen, Grüßen, Trillern an.

Die Unterschiede der Lauttypen sind von anatomischen Parametern, bleiben während der Entwicklung konstant. Die absoluten Größen verändern sich mit dem Wachstum der Trachea und der Membranae tympanicae ab, die Intensität steigt, abhängig von der Größe der Trachea.

Zur Zeit des ersten Auftretens der Laute ist der Bruch feststellbar; außerdem wird der tiefere Jammerlaut sowie der übernehmende Distanzruf abgelöst.

Aus der Änderung der physiologischen Parameter, die gegebenen Zeitpunkt, eine Änderung der Lautäußerung zu lesen.

nfähiger ein Gössel zur Ortsverän-
em Wunsch nach Ortsveränderung,
er-Fortgehlauten übergehen.



cens, 3 Tage alt

ist bei *Anser indicus* (180 Laute je
te je Minute) schon ab dem dritten
ten habe ich einen typischen Rhyth-
t.

Weinen finden sich jeweils zu Beginn
es 3. Maximums sind solche Über-
einlauten zu hören; zu dieser Zeit
en und Distanzrufen auf. Beide In-
malen Gössel, sobald der Distanz-
e können einen Jammer-Distanzruf

Übergänge feststellbar.

zum Jammern oder Weinen, eben-
maßen zum Weinen.

öhe

er Lauttypen legt die Vermutung
szustandes eines Tieres sind: Starke
hohe Defäkationsrate stützen den
Erregung ist; das Abfallen dieser
hlungs-laute—Trillern während des
hin, daß die Laute den Grad der
eigen. Natürlich ist der Laut dabei
nehmen. Sie zeigen nur die jeweilige
an, und zwar: sinkt von einem
einer Gans ab, so treten Laute zu-
ät und sinkender Silbenlänge auf,

steigt die Erregung an, einsilbige Laute steigender Intensität und zunehmender Dauer der Silben. Diese Koppelung erscheint gesetzmäßig!

Die Laute, welche nicht mit bestimmten Bewegungen, Tätigkeiten, ja Situationen gekoppelt sind (Triller, Stimmföhlungs-laute, Jammern), können jederzeit „überlagert“ werden durch die an charakteristische Bewegungen und an eindeutig definierte Außenreize gebundenen Laute (wenn der entsprechende Reiz geboten wird. Grüßen, Weinen). Dies unterstreicht die eminente Bedeutung, die die letztgenannte Gruppe von Lauttypen hat.

Man könnte also die zwei Gruppen gegeneinander abgrenzen:

1. Jammern, Stimmföhlungs-laute und Triller (ungekoppelt) sind Indikationen einer relativen Verschiebung der Erregungshöhe, und Ausdruck der Phase einer Handlung, unabhängig von der dieser Handlung zugrundeliegenden Motivation (nach TINBERGEN 1966) oder des Dranges (nach HEILIGENBERG 1963).
2. Weinen und Grüßen könnte man als Antagonismen des Bindungstriebes (nach FISCHER 1965) sehen; sie sind von einer bestimmten Motivation, eben dem Bindungstrieb, abhängig.

Zusammenfassung

Untersucht wurden der Mechanismus der Lauterzeugung, die Ontogenie der Lautäußerungen in Zusammenhang mit der Entwicklung der anatomischen Strukturen und die Korrelationen der Lautäußerungen mit Tätigkeiten und Situationen.

Die Untersuchungen an lebenden Tieren wie auch die Anblasversuche an toten Tieren begründeten die Vermutung, daß nicht die tracheale Muskulatur, sondern der Druck im *Saccus cl.* die für die Lauterzeugung notwendige Spannung der *Membranae tympaniformes* hervorruft. Eine syringeale Muskulatur fehlt den Gänsen.

Frequenz und Intensität der Laute stehen in folgender Beziehung zu den anatomischen Strukturen: die Frequenz erscheint negativ korreliert mit der Größe der *Membranae tymp.*, die Intensität negativ mit der lichten Weite der Trachea, beide positiv mit dem Druck im *Saccus cl.*; außerdem haben noch einige andere Faktoren wie Größe und Öffnungsweite des Schnabels einen Einfluß auf die Intensität.

Bereits im Ei sind Jammern, Stimmföhlungs-laute und Trillern feststellbar. Kurz nach dem Schlüpfen, sowie das Gössel die Bewegungen seines Körpers unter Kontrolle hat, treten auch die mit bestimmten Bewegungen gekoppelten Laute, Weinen, Grüßen, Trillern auf.

Die Unterschiede der Lauttypen, gemessen an den Werten ihrer physikalischen Parameter, bleiben während der ganzen Beobachtungszeit erkennbar. Die absoluten Größen verändern sich: die Frequenz sinkt in einem vom Wachstum der Trachea und der *Membranae tympaniformes* abhängigen Muster ab, die Intensität steigt, abhängig von der Weite der Trachea und anderen Größen an.

Zur Zeit des ersten Auftretens sexueller Bewegungsweisen ist ein Stimmbruch feststellbar; außerdem wird das Weinen von dem weniger intensiven und tieferen Jammerlaut sowie von dem die soziale Wirkung des Weinlautes übernehmenden Distanzruf abgelöst.

Aus der Änderung der physikalischen Parameter der Laute ist, in einem gegebenen Zeitpunkt, eine Änderung des Erregungszustandes der Tiere abzulesen.

Trillern kennzeichnen den Beginn
ungsablauf und die Sättigung der
r Handlung oder dem Drang, der

von einem bestimmten Drang, dem

Erhaltung der Bindung Gösse —
dlungen einer Familie gesehen.

the vocalisation of four goose species
bifrons and *Branta canadensis*)

the ontogeny of calls in relation to
cture, and the correlation between
estigated.

ng experiments (*Anblasversuche* fol-
birds confirmed the hypothesis that
, and not the tracheal musculature,
tympaniformes necessary for sound
en described for geese was not to be

have the following relationships to
eems to be negatively correlated to
ormes, intensity is negatively corre-
both are positively correlated to the
few additional factors, such as size
ave an influence on the intensity.

egg it is possible to hear trills, con-
fter hatching, as soon as the move-
d, those calls which are correlated
tting, trilling, distress-calls) are ob-

the frequency decreases in propor-
the *membranae tympaniformes*; the
he diameter of the trachea and the
ording to their physical parameters,
lation to each other remain the same
od.

the first sexual behaviour patterns

s intensive and deeper lament-calls
over the social role of the distress-

he calls are soft and multisyllabic.
calls become louder and have fewer

t a particular rhythm), contact-calls
teristic of the beginning of a be-
nd the end (e.g. feeding, drinking,
at of the type of the behaviour pat-

Greeting and distress-calls (triumph ceremony and distance-calls in the
adults) depend on a definite drive, the "bond-drive" (*Bindungstrieb* of
FISCHER 1965).

- The function of the calls is to further the gosling-parent bond and to
synchronise actions within the family.

Literaturverzeichnis

- ANDREW, R. J. (1957): A comparative study of the calls of *Emberiza*. *Ibis* 99, 27—43 •
BALHAM, R. W. (1954): The behavior of Canada Goose in Manitoba. Ph. D. Thesis, Uni-
versity of Missouri • BERNDT, R., und MEISE, W. (1958): Naturgeschichte der Vögel Stutt-
gart • COLLIAS, N. E. (1952): The development of social behavior in birds. *Auk* 69, 127—159
• Dets. (1959): Social behavior and breeding success in Canada Geese confined under semi-
natural conditions. *Auk* 76, 478—509 • COOCH, F. G. (1958): The breeding biology and
management of the blue snow goose *Chen caerulescens*. Ph. D. Dissertation. Cornell Uni-
versity Ithaca, N.Y. • Ders. (1961): Ecological aspects of the blue snow goose complex.
Auk 78, 72—89 • CHRISTOLEIT, E. (1929): Bemerkungen zur Biologie der Gänse. *J. Ornithol.*
77, 352—386 • DELACOUR, J. (1964): The waterfowl of the world. London, Country
Life • ELDER, W. H., und N. L. ELDER (1949): Role of the family in the formation of goose
flocks. *Wilson Bull.* 61, 133—140 • FISCHER, H. (1965): Das Triumphgeschrei der Graugans.
Z. Tierpsychol. 22, 247—304 • FRAUENFELDER, P., und P. HUBER (1958): Einführung in
die Physik. München • v. FRISCH, O. (1959): Zur Jugendentwicklung, Brutbiologie und ver-
gleichender Ethologie der Limicolen. *Z. Tierpsychol.* 16, 545—583 • HANSON, H. C., und R.
SMITH (1950): Canada Geese of the Mississippi flyway. *Bull. Ill. Nat. Hist. Survey* 25, 59
bis 210 • HANSON, H. C. (1953 b): Inter-family dominance in Canada geese. *Auk* 70, 11—16
• Ders. (1959): The incubation patch of wild geese; its recognition and significance. *Arctic*
12, 139—150 • HEILIGENBERG, W. (1963): Ursachen für das Auftreten von Instinktbewe-
gungen bei einem Fisch (*Pelmatochromis subocellatus kribensis* Boul.). *Z. vergl. Physiologie*
47, 339—380 • HEINROTH, O. (1910): Beiträge zur Biologie, namentlich zur Ethologie und
Psychologie der Anatiden. *Verh. V. Intern. Ornith. Congr. Berlin*, 589—702 • Ders. (1924
bis 28): Die Vögel Mitteleuropas, Berlin-Lichterfelde • HEWITT, O. H. (1950): Recent stu-
dies of blue and lesser snow goose population in James Bay. *Trans. N. Amer. Wildl. Conf.*
15 • HINDE, R. (1964): Intraspecific communication in animals. *Disorders of Communica-*
tion 42, 62—86 • JOHNSGARD, P. (1961): The tracheal anatomy of the Anatidae and its
taxonomic significance. *Wildfowl Trust, Ann. Rep.* 12, • Ders. (1962): Evolutionary trends in
the behavior and morphology of the Anatidae. *Wildfowl Trust, Ann. Rep.* 13 • Ders. (1965):
Handbook of waterfowl behavior, Cornell Univ. Press • JOHNSON, C. S. (1947): Canada
Goose management, Serey National Wildlife Refuge. *J. Wildl. Manag.* 1, 21—24 • KEAR,
J. (1968): The calls of very young Anatidae. In: *Verhalten und Lautäußerungen. Beihefte*
zur Vogelwelt; 1, 93—114 • KLOPMAN, R. B. (1961): The greeting ceremony of Canada
geese. *Mag. of Ducks and Geese* 12, 6—9 • Ders. (1962): Sexual behavior in the Canada
Goose. *The living bird*, Cornell Laboratory of Ornithology • KONACK, C. W. (1950): Breed-
ing habits of Canada geese under refuge conditions. *Amer. Midl. Nat.* 43, 627—649 •
LANYON, W. (1959): The ontogeny of vocalisation in birds. *Department of Birds, Mer. Mus.*
of Nat. Hist. New York • LOIRL, H. (1963): The use of bird calls to clarify taxonomic
relationships. *Proc. 13. Int. Orn. Congr.* 544—552 • LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der
Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.* 83, 137—213, 289—413 • Ders. (1959): Gestaltwahr-
nehmung als Quelle wissenschaftlicher Erkenntnis. *Z. exp. u. angewandte Psychol.* 6, 1, 118
bis 165 • MARLER, P. (1955): Characteristics of some animal calls. *Nature* 176, 1—6 • MARLER,
P. (1961): The logical analysis of animal communication. *Journ. theor. Biol.* 1, 295—317 •
MARLER, P., and D. ISAAC (1960): Analysis of syllable structure in songs of the brown
Towhee. *Auk* 77, 433—444 • MARLER, P., and D. ISAAC (1962): Physical analysis of a
simple bird song as exemplified by the chipping sparrow. *Condor* 62, 124—135 • MARLER, P.,
and W. J. HAMILTON III. (1966): Mechanisms of animal behavior. New York 1966 •
MESSMER, E., und J. MESSMER (1956): Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger
Verhaltensweisen der Amsel. *Z. Tierpsychol.* 13, 341—441 • MILLER, H. A. (1937): Struc-
tural Modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sanduicensis*). A Study in adaptive
evolution. Univ. of California press, Berkeley • MOYNIHAN, M. (1955): Remarks on the
original sources of display. *Auk* 72, 240—246 • MULLIGAN, Fr. J. (1963): A description of
Song Sparrow song based on instrumental analysis. *Proc. 13. Int. Orn. Congr.*, 272—284 •
NAUMANN, J. (1820—60): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, Leipzig • PAULSEN, K.
(1967): Das Prinzip der Stimmbildung in der Wirbeltierreihe und beim Menschen, Frankfurt
• RAMSAY, A. O. (1951): Familial recognition in domestic birds. *Auk* 68, 1—6 • REMANE,
A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und

Phylogenetik. Leipzig • ROBERTS, E. L. (1966): Movements and flock behavior of Barnacle Geese on the Solway Firth. Wildfowl Trust, Ann. Rep. 17, 36—45 • RUPPELL, W. (1933): Physiologie und Akustik der Vogelstimme. J. Ornithol. 81, 433—542 • SAUER, F. (1954): Die Entwicklung der Lautäußerung bei der Dorngrasmücke. Z. Tierpsychol. 11, 10—93 • Ders. (1955): Entwicklung und Regression angeborenen Verhaltens bei der Dorngrasmücke. Acta 11. Int. Congr. Orn. 1954, 218—226 • SCHLEIDT, W. (1962): Die historische Entwicklung der Begriffe „Angeborenes auslösendes Schema“ und „Angeborener Auslösemechanismus“ in der Ethologie. Z. Tierpsychol. 19, 697—722 • Ders. (1964): Eine Apparatur zur Tonfrequenz-Spektrographie aus Bausteinen. Rohde und Schwarz Mitt. 18, 155—158 • SCHWARTZKOPFF, J. (1955): Schallsinnesorgane, ihre Funktion und biologische Bedeutung bei Vögeln. Acta 11. Congr. Int. Orn. 1954, 189—208 • Ders. (1962): Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zool. 15, 214—366 • STRESEMANN, E. (1927 bis 34): Aves; In: Kükenthals Handbuch der Zoologie, VII, 2. Hälfte, Berlin und Leipzig • SUTHERLAND, Ch., und D. S. McCHPNEY (1965): Sound production in two species of geese. The living bird, 4th. Ann. Report, Cornell Laboratory of Ornithology • TEMBROCK, G. (1964): Verhaltensforschung, VEB Fischer, Jena 2. Aufl. • THIELCKE, G. (1966): Die Auswertung der Vogelstimmen nach Tonbandaufnahmen. Die Vogelwelt 87, 1—14 • THORPE, W. H. (1958): The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla*. Ibis 100, 535—570 • TINBERGEN, N. (1966): Instinktlehre. Parey, Berlin, 4. Aufl. • VINCE, M. (1966): Artificial Acceleration of Hatching in Quail Embryos. Animal Behaviour 14, 389—394 • WESTPHAL, W. (1947): Physik, Springer Verlag, Berlin. 12. Aufl. • WICKLER, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Die Evolution der Organismen (G. Heberer ed.). 1, Fischer Verlag Stuttgart, 420—508 • ZIMMER, O. (1935): Beiträge zur Mechanik der Atmung bei den Vögeln in Stand und Flug. Zoologica Stuttgart 33, 1—60.

Anschrift der Verfasserin: Dr. I. Würdinger, D 8131 Scewiesen, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie

Aus dem Max-Planck-Institut
Scewiesen und Erling-Abt.

Über die Flugrichtungen und Abhängigkeit vom Heimatort

Von HANS C.

Mit 33 A.

Eingegangen am 13. 2. 1969

Inhalt: A. Einleitung S. 303. — B. Material und Methode S. 303. — C. Ergebnisse S. 308. — D. Die Ergebnisse S. 312. — E. Analytische Bearbeitung der Ergebnisse S. 312. — F. Zusammenfassung S. 348. — Summary S. 349. — Literaturverzeichnis S. 349.

A. Ei

Nachdem es bisher nicht gelungen ist, die Mechanismen aufzufinden, die den Heimkehrverhaltens von Vögeln zugrundeliegen, „von unten her“ an das Ziel heranzufinden, empirische Daten zu sammeln. Es geht darum, unter verschiedenen Bedingungen zu analysieren, wie das Heimfinden erfasst werden kann, die beim Heimfinden eine Rolle spielen. In der ersten Phase gehtens wird zunächst bescheiden sein. In der zweiten Phase werden wir es sogleich mit den direkten Hinweisen. Vielmehr werden wir uns mit Korrekturen befassen, die Verbindung zu den gesuchten Daten herstellt. Es genügt immerhin, um nach regelhaften Zusammenhängen, es, auf empirischer Basis allgemein zu beschreiben, der Brieftauben unter wechselnden Bedingungen. In der letzten Phase schließlich auch der Kausalanalyse zuzuführen, die Zusammenhänge und Verknüpfungsmöglichkeiten vermindernden Phänomene im aufzudeckenden.

Erste Erfolge auf dem so geläufigen Gebiet, bar, als es heute tatsächlich möglich ist, das Heimkehrverhalten der Brieftauben zu beschreiben, sagen, daß wir damit bei der Erforschung der ersten Phase erreicht haben. Vorausgesetzt, daß wir naiv erscheinende — Phase, in der wir uns zum Heimatschlag betrachteten, betrachten und daß sich gleichartige Brieftauben unter wechselnden Bedingungen zu jeder Zeit und an jedem Ort zeigen. In diesen Phase stellten sich dann die Zusammenhänge heraus. Das Heimkehrverhalten ist variabel, und es zeigte sich bald, daß es sich um Zusammenhänge handelte, sondern offenbar