

# AKUSTISCHE KOMMUNIKATION: INTERAKTIVES PROBLEMLÖSEN ODER SCHRITTE AUF DEM WEG ZUR SPRACHE ?

Dietmar Todt

Institut für Biologie, FU, Grunewaldstrasse 34, D-12165 Berlin, Germany (todt@zedat.fu-berlin.de).

Tieren zu lauschen und entschlüsseln zu können, was diese einander mitzuteilen haben, ist ein alter Wunschtraum des Menschen. Mein Artikel knüpft daran an und lädt zugleich zu einem Ausflug in die große Vielfalt tierlicher Kommunikationsformen ein. Mit diesem Exkurs verbinde ich zwei verschiedene Anliegen. Zum einen soll er den Tieren und ihren oft erstaunlichen Verständigungsleistungen gerecht werden, und zum anderen soll er solche Leistungen den sprachlichen Errungenschaften des Menschen gegenüberstellen. Das erste Ziel spiegelt eine Perspektive wider, die biologisch begründet ist und auch mich selbst veranlaßt hat, mich mit dem Einsatz akustischer Signale im Tierreich zu beschäftigen. Das zweite Ziel trägt dem Tier-Mensch-Vergleich Rechnung, in dessen Rahmen auch dieser Beitrag geplant und abgefaßt wurde. Letzteres hat notwendigerweise Einfluß auf die Auswahl der thematischen Schwerpunkte meines Artikels.

Wir leben heute im Zeitalter des Informationstransfers. Diese Tatsache bestimmt unseren Tagesablauf in so vielen unterschiedlichen Facetten, dass ich meinem Artikel eine zweiteilige Definition voranstellen möchte. Der erste Teil ist typisch biologisch und definiert Kommunikation als eine *interaktive Verhaltensleistung*, die dazu dient, ein gegebenes *Problem* durch den Einsatz von *Signalen* zu lösen. Diese funktionsbezogene Definition eröffnet interessante und wichtige Einblicke in die Verständigung der Tiere. Es erscheint sicher, dass sich der tierliche Signalaustausch in Verbindung mit der Fähigkeit zu aktiver Ortsveränderung im Raum ausgebildet hat. Um trotz räumlicher Trennung adäquat kooperieren oder konkurrieren zu können, mußten die Tiere geeignete Strategien der *Wechselwirkung auf Distanz* erfinden, erproben und, bei entsprechender Eignung, genetisch etablieren. Die dabei erreichten Erfolge lassen sich meist auf Anpassungsleistungen zurückführen, die die an einer Kommunikation beteiligten Individuen im Zuge ihrer Evolution wechselseitig oder gemeinsam (= Koevolution) erbracht haben. Von solchen Erfolgen soll zu Beginn meines Beitrags die Rede sein.

Der zweite Teil meiner Begriffsbestimmung ist allgemeiner gefaßt, gilt vor allem auch für den Humanbereich und definiert *Kommunikation* als einen Austausch von Information (= Botschaft), die über einen Boten (= Signal) von einem Individuum (= Sender) zu einem anderen (= Empfänger) gelangt. Geschieht dies über hörbare Signale, spreche ich von *akustischer Kommunikation*.

Um zu klären, ob und inwieweit die akustische Kommunikation der Tiere Ähnlichkeiten mit der sprachlichen Verständigung des Menschen aufweist, greife ich auf ein methodisches Instrumentarium zurück, das zuerst von Hockett und Altmann (1968) entwickelt und für Beurteilungen von Computersprachen genutzt wurde. Es sieht vor, Vergleiche von Kommunikationssystemen anhand einer Liste von Merkmalen durchzuführen, die als Kennzeichen einer 'echten Sprache' gelten können. Die wichtigsten Merkmale lassen sich zu vier Komplexen zusammenfassen.

- Es existiert ein Repertoire aus diskret unterschiedlichen Signalmustern, die durch Lernen erworben oder verändert und somit tradiert werden können. Entsprechendes gilt für den Symbolcharakter eines bestimmten Signals, d.h. die Beziehung zwischen seinem jeweiligen Muster und seiner Bedeutung.
- Es existieren hierarchische Ordnungsprinzipien der seriellen Signalorganisation sowie syntaktische Regeln, die der sequentiellen Kombination der Signale und ihrer Elemente zugrunde liegen und Einfluß auf die Botschaften haben.
- Der Signalaustausch ist gleichfalls an Regeln gebunden. Sie sind am klarsten beim dialogischen Interagieren verwirklicht. Ihre Untersuchung kann wertvolle Hinweise auf den jeweils verwendeten Kode liefern. Im sprachlichen Bereich kann das schwierig sein, weil die Botschaften vorwiegend in abstrakter Symbolik verschlüsselt sind, die von Sender und Empfänger frei ('arbiträr') vereinbart werden kann.

- Der Signalaustausch kann absichtsvoll gestaltet werden; d.h. Zielen dienen, die selbst gesetzt und kontrolliert werden. Daher sind im Extremfall senderseitig auch Täuschungsmanöver und empfängerseitig neuartige Interpretationen von Botschaften möglich. Ferner kann die Kommunikation auch Botschaften betreffen, die zeitlich vom Moment der Signaläußerung getrennt sind, oder sich sogar auf sich selbst beziehen (Metakommunikation).

Zur Klärung der Frage, welche dieser Kennzeichen auch für die kommunikativen Leistungen von Tieren gelten, werde ich in der zweiten Hälfte meines Artikels auf vier wichtige Themenschwerpunkte eingehen: den 'Repertoireausbau durch individuelles Lernen', die 'Regeln einer hierarchischen und syntaktischen Signalorganisation', die 'dialog-ähnlichen Interaktionsformen von Tieren' sowie das 'Problem eines absichtsvollen und zeitlich flexiblen Signalisierens'. Danach werde ich abschließend 'mögliche Implikationen biologischer Erkenntnisse für die Hypothesen zur Evolution der menschlichen Sprache' und speziell die Frage diskutieren, ob das interaktive Problemlösen der Tiere den Weg zur Sprache vorbereitet haben könnte. Als Grundlage für diese Themen werden im folgenden zunächst einige biologisch basale Aspekte der tierlichen Kommunikation behandelt.

## 1 Biologisch basale Aspekte

Zu den grundlegenden Themen der akustischen Kommunikation von Tieren gehören (1) die besonderen Eigenschaften der Schallsignale und die Methoden ihrer Erforschung, (2) die Mechanismen ihrer Produktion und Wahrnehmung, (3) ihre funktionelle Rolle und ihre Bedeutung für die Lösung bestimmter sozialer Probleme sowie (4) die Aspekte ihrer Genese durch Ritualisierung.

### 1.1 Eigenschaften der Schallsignale und die Methoden ihrer Erforschung

Akustische Signale beruhen, physikalisch gesehen, auf mehr oder weniger regelmäßigen Druckschwankungen, die von einer vibrierenden Schallquelle auf ein geeignetes Medium, etwa Luft oder Wasser, übertragen werden und sich darin ausbreiten. Die Ausbreitung geschieht über eine 'longitudinale Materiewelle'. Hierbei schwingen die Moleküle des Mediums mit

bestimmter Frequenz und Amplitude in einer stationären Gleichgewichtslage in Richtung der Schallausbreitung. Auf diese Weise geben die Moleküle die Druckwelle an andere Moleküle weiter ohne sich gleichzeitig selbst in diese Richtung zu verlagern. Normalerweise geschieht dies von der Schallquelle (Vibrator) ausgehend in alle Richtungen. Im Wasser sind die Ausbreitungsgeschwindigkeit und die Stabilität der Druckwellenamplituden größer als in der Luft. Neben solchen Unterschieden spielen aber auch Eigenschaften des 'Vibrators' und der Signale selbst eine Rolle für deren Übertragung. So werden beispielsweise hohe Frequenzen im Medium meist schneller gedämpft, d.h. in der Amplitude abgeschwächt, als tiefe.

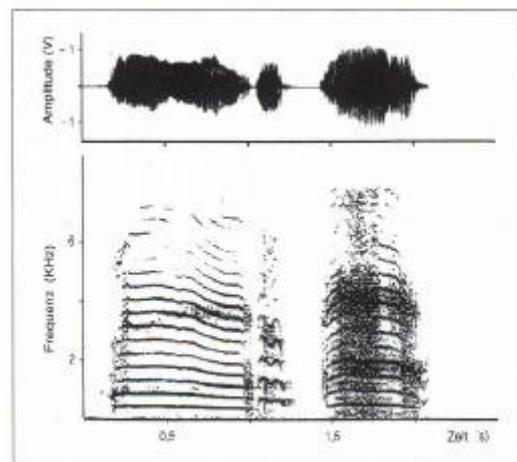
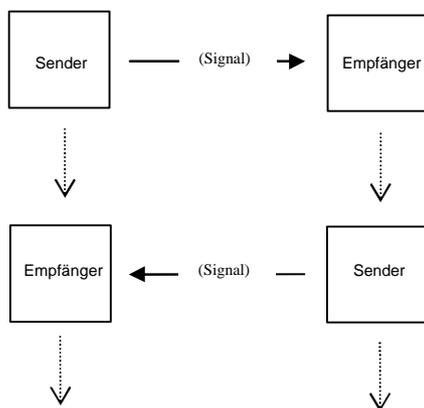


Abbildung 1: Schalldruckprofil (oben) und Frequenzspektrogramm (darunter) von drei Lautäußerungen eines Säuglings (Ausschnitt aus einer längeren Sequenz von Schrei-Mustern). In der Mitte zwischen zwei expiratorischen Schreien ist hier das hörbare Einatmen erkennbar.

Biologisch relevante Schallsignale können strukturell sehr verschieden sein. Dank der Fortschritte der modernen Meßtechnologie lassen sie sich jedoch stets elegant registrieren und analysieren. Bei der Analyse werden drei Dimensionen genauer untersucht: das Frequenzspektrum, das Lautstärkeprofil sowie die zeitliche Ausdehnung eines Signals (Abb. 1). Die zeitliche Dimension gestattet zugleich Einblicke in seine Dynamik, bzw. in die Konstanz oder Veränderung seiner Frequenzen und Lautstärken. Die Charakteristik dieser Dynamik trägt ganz wesentlich zur strukturellen Vielfalt der Schallsignale bei.

Ein einfacher Weg, die Mannigfaltigkeit der Signale zu ordnen, besteht darin, sie anhand bestimmter Merkmale zu sortieren. So werden

z.B. tonale (= klare Frequenzbänder zeigende) Muster von atonalen (= rausch-artigen) Mustern unterschieden. Oder es wird die Leistung des menschlichen Gehörs zugrunde gelegt, das normale Lautstärken (ca. 35 bis 95 dB) im Frequenzbereich zwischen 18 und 18.000 Hz wahrnehmen kann. Was unterhalb dieses Bereichs liegt heisst Infraschall, was oberhalb liegt dagegen Ultraschall. Infraschall hat eine große Reichweite und wird von manchen Großsäugern, z.B. von Elefanten oder Flußpferden, eingesetzt, die Kontakt zu einem bis ca. 12 Kilometer entfernten Gefährten halten wollen. Ultraschall hat zwar eine geringe Reichweite, kann aber zur Erweiterung des Signalspektrums und vor allem bestens zur Echoortung genutzt werden, die bei Fledertieren und vielen Meeressäugern verbreitet ist.



**Abbildung 2:** Schematische Illustration eines Kommunikationsprozesses. Die obere Zeile knüpft an das von Shannon und Weaver (1959) vorgeschlagene Modell an. Die untere Zeile aktualisiert es; und zwar im Hinblick auf den Rollentausch der beteiligten Systeme.

Da man Tiere, anders als Menschen, nur in Ausnahmefällen direkt befragen kann, läuft die Erforschung ihrer kommunikativen Leistungen über einen breit und mehrstufig angelegten Ansatz. Er orientiert sich üblicherweise an einer von den Informationstheoretikern Shannon und Weaver (1959) vorgeschlagenen Modellvorstellung und deren zentralen Komponenten, also Sender und Empfänger, Botschaft und Signal sowie Übertragungsstrecke und Störeinflüsse (Abb. 2). Das Modell hat sich vor allem bei Studien zur akustischen Kommunikation bewährt, bei denen der Untersucher die Chance hat, in die Rolle eines nicht-adressierten Empfängers zu schlüpfen. Dies erklärt, warum solche Studien zumeist mit einer Identifizierung der Signalmuster

beginnen und anschließend zunächst geklärt wird, woher die Signale kommen, bzw. welches Sender-System sie unter welchen Bedingungen produziert hat. Die interessante Frage, welches Empfänger-System die Signale womit, wie und unter welchen Umständen beantwortet, wird dagegen oft erst danach untersucht. Eine derartige Schrittfolge spiegelt zeitliche Aspekte des Ursache-Wirkungsgefüges wider und darf keinesfalls als eine Geringschätzung der Empfänger-Rolle mißverstanden werden. Wer diese Rolle wahrnimmt und zugleich Adressat der Signale und Botschaften ist, hat nämlich geradezu eine Schlüsselstellung inne, weil erst *sein* Antwortverhalten darüber entscheidet, ob und wie ein begonnener kommunikativer Prozess fortgesetzt wird.

Mit dem Antwortverhalten eines Signal-Empfängers wird eine Leistung dokumentiert, die im ursprünglichen Shannon-Weaver-Modell noch nicht vorgesehen war, inzwischen aber als Kennzeichen einer echten Kommunikation gilt (Abb. 2): der Rollenwechsel der Interakteure. Implikationen solcher Wechsel sind aus mehreren Gründen interessant und wichtig. Den Kommunikanten erlauben sie beispielsweise, wechselseitig zu kontrollieren, ob ihre jeweiligen Signale erfolgreich waren, d.h. den Adressaten erreicht haben und von diesem richtig beantwortet wurden. Erfolge oder Mißerfolge können - aktuell gesehen - zu erfahrungsbedingten Verbesserungen der Kommunikation oder - aus stammesgeschichtlicher Perspektive gesehen - sogar zu genetisch verankerten Anpassungen führen können. Für den Untersucher von Kommunikation sind die Rollenwechsel wichtig, weil sie ihm Hinweise auf die Funktionen oder sogar die Botschaften der ausgetauschten Signale liefern. Ferner können sie ihm Anreize bieten, tiefer in die Zusammenhänge einzudringen und z.B. auch jene Prozesse aufzuklären, die nicht *zwischen* zwei Individuen, sondern *innerhalb* von ihnen ablaufen und die Details eines Rollenwechsels determinieren.

Eine ganz andere, aber nicht minder interessante Frage zum Austausch von Botschaften betrifft dessen Abhängigkeit von den physikochemischen Eigenschaften eines gegebenen Signals sowie den Beziehungen zwischen einem Signal und seinem Überträgermedium. In diesem heute sehr gut untersuchten Feld spiegeln sich die Anpassungsleistungen der Tiere besonders eindrucksvoll wider. Je nach Lebensraum und Lebensweise einer Spezies können deren Signale ja nicht nur akustischer oder anderer mechani-

scher Art, sondern auch chemischer, optischer oder sogar thermischer oder elektrischer Natur sein. Um die wichtigsten Vorzüge und Nachteile der Schallsignale zu veranschaulichen, sollen ihre Eigenschaften kurz den Merkmalen von zwei anderen ebenfalls sehr verbreiteten Signalqualitäten gegenübergestellt werden, den chemischen und den optischen Signalen (Tabelle 1).

**Tabelle 1: Die physikochemische Qualität & die spezifischen Vor- & Nachteile der Signale**

Qualität	Vorzüge	Nachteile	Einsatzbereich
Chemisch	große Spezifität, Persistenz	passive Verfrachtung, inflexibel	Sexuallockstoff, Gruppenduft, Alarm
Optisch	verlässlich	nur bei Sicht	diverse Funktionen
Akustisch	ohne Sicht, flexibel, sehr viel Information	verräterisch, flüchtig,	diverse Funktionen

Chemische Signale, auch Pheromone genannt, sind stammesgeschichtlich sehr ursprünglich und haben sich für die Anzeige von sehr spezifischen sowie langfristig gültigen Botschaften bewährt (Literatur in Hölldobler & Wilson, 1990). Für inhaltlich schnell wechselnde Mitteilungen sowie auf große Distanz sind sie dagegen eher ungeeignet, weil sie vom Überträgermedium in eine nicht zweckmäßige Richtung verfrachtet werden können. Optische Signale haben generell den Vorzug, besonders verlässlich zu sein, und lediglich den Nachteil, dass sie nur nutzbar sind, wo gute Sichtverbindungen bestehen (Literatur in Hauser 1996). Soweit sie in dauerhafter Ausprägung vorliegen, eignen sie sich gleichfalls für langfristig wichtige Mitteilungen. Das gilt für viele ornamentale Strukturen und vor allem die typische Grundgestalt eines Tieres oder bestimmte individuelle Kennzeichen. Zur Anzeige von schnell wechselnden Variablen, z.B. Zustandsveränderungen, werden dagegen zeitlich flexible optische Signale eingesetzt. Das trifft etwa für mimische und gestische Muster zu, sowie für schnelle Farbwechsel oder sogar selbst generierte Lichtreize.

Im Vergleich dazu sind die akustischen Signale nicht nur unabhängig von den jeweiligen Sichtverhältnissen, sondern in der Regel auch über weite Entfernungen einsetzbar (Literatur in Kroodsmas & Miller 1996; Bradbury & Vehren-

kamp 1998). Bei Tiergruppen, die über differenzierte Stimmapparate und hochentwickelte Perzeptionsmechanismen verfügen, können die Signale ferner einen schnellen Austausch großer Informationsmengen ermöglichen. Gewisse Schwächen liegen allerdings in der relativ leichten Störbarkeit des Signaltransfers durch andere Schallsignale oder durch Überlagerungen mit Umweltrauschen sowie in dem Umstand, dass ein Schall verräterisch sein und auch von Zuhörern ausgewertet werden kann, die der Sender selbst nicht adressieren wollte (Brumm 2003; Cirillo 2004). Bewährte Strategien, solche Nachteile wenigstens teilweise zu kompensieren, sind eine erhöhte Wachsamkeit oder eine funktionsorientierte Kombination physiko-chemisch verschiedener Signalformen. Das lässt sich etwa beobachten, wenn auf Distanz zunächst akustische Signale eingesetzt werden, die zu einer Verringerung der Entfernung von Sender und Empfänger führen, dann aber im Nahkontakt und nach einer Verbesserung der Sichtverbindungen zusätzlich die optischen Signale an Gewicht gewinnen.

## 1.2 Mechanismen der Produktion und Wahrnehmung von Schallsignalen

Die kommunikative Nutzung von Schallsignalen hat sich im Tierreich vor allem im Zusammenhang mit der Luftatmung ausgebildet und weiterentwickelt. Sie kommt jedoch auch bereits bei den zu den wirbellosen Organismen gehörenden Gliedertieren (Arthropoden) vor. Diese können rhythmisch pulsierende Lautmuster produzieren, die sich bei einer gegebenen Art vor allem im Zeitmuster der Signalamplitude unterscheiden und meist der Partnersuche, der Revierverteidigung oder der Gefahrenabwehr dienen. Die Frequenzen der Laute liegen zwischen 2 und mehr als 20 kHz, können jedoch artspezifisch sehr verschieden sein. Die verbreitete Form der Lauterzeugung ist die Stridulation. Hierbei werden zwei verschiedene Körperstrukturen gegeneinander bewegt. Bei Grillen und Laubheuschrecken sind das die mit Schrilbleisten ausgestatteten Vorderflügel, bei Feldheuschrecken die Hinterbeine und bei Stabheuschrecken die Antennen. Zikaden produzieren ihre auffälligen Gesänge dagegen mittels einer Trommemembran, die über spezielle Muskeln zur Vibration gebracht wird. Einige Gliedertiere, z.B. manche Spinnen, Zikaden und Käfer trommeln sogar auf ihren Untergrund und erzeugen damit nicht Luft-, sondern Substratschall. Neben diesen Hauptformen findet sich bei einzelnen Gliedertieren aber auch eine an die Lauterzeugung der

Wirbeltiere erinnernde Besonderheit: So produzieren der Totenkopfschwärmer und manche Schaben Schallsignale durch das Auspressen von Luft.

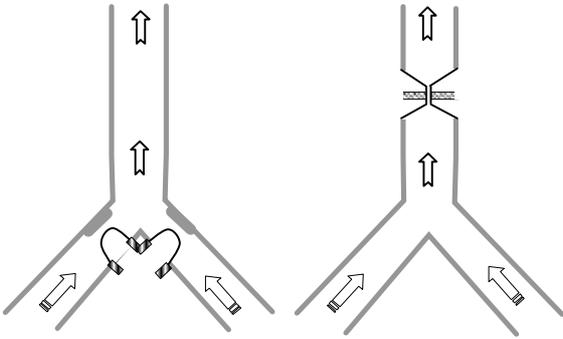


Abbildung 3: Schematische Illustration der Stimmapparate von Singvögeln (links: Syrinx) und Landsäugetieren (rechts: Larynx). Erklärung im Text.

In der Organismengruppe der Wirbeltiere, zu der neben Fischen, Amphibien und Reptilien auch die Vögel und Säugetiere gehören, hat die stammesgeschichtliche Ausbildung der Schallproduktion die bemerkenswertesten Fortschritte erreicht. Während bei den noch über Kiemen atmenden Fischen nur einzelne Ausnahmen etwas Hörbares produzieren (z.B. 'Knurren' der Gurami), finden sich bei den Amphibien mit den Fröschen und Kröten, und bei den Reptilien mit den Schildkröten, Krokodilen und Geckos bereits recht viele erfolgreiche Lautproduzenten. Solche Erfolge gehen auf die Erfindung von Stimmapparaten zurück, die ihre differenzierteste Ausgestaltung dann bei den Vögeln und den Säugetieren erfuhren. Deren Stimmapparate können, entsprechend ihrer Funktionsweise, auf zwei unterschiedliche Modelle zurückgeführt werden: die 'Syrinx' der Vögel und den 'Larynx' (Kehlkopf) der Landsäugetiere (Abb. 3).

**Syrinx:** Die aus den Bronchien kommende Luft passiert beidseitig einen Bereich, der jeweils als dünne (tympaniforme) Membran ausgebildet ist und von der vorbeiströmenden Luft zum Vibrieren gebracht wird. Die Membranspannung und die Vibrationen werden von speziellen Muskeln (bei Singvögeln: 16) differenziert gesteuert. Der Prozess arbeitet nach dem Prinzip der 'Windharfe' und führt dazu, dass auch die Luft selbst in Schwingungen versetzt wird. Das

Endprodukt sind komplexe Lautmuster, die durch Variation der Atemrhythmen ('mini-breathes'; Luftsackvolumen, etc.) sowie auf ihrem Weg durch die Luftröhre (Trachea) noch abgewandelt werden können. Da rechte und linke Syrinx unabhängig voneinander gesteuert werden können, sind viele Vögel in der Lage zweistimmig zu rufen oder zu singen.

**Larynx:** Am oberen Ende der Luftröhre (Trachea) passiert die ausgeatmete Luft die Stimmritze (Glottis), die mit ansteigendem Druck des Luftstroms zunächst geöffnet, gleich danach aber wieder geschlossen wird; und zwar sobald die Durchströmung angelautet und dadurch ein Unterdruck entstanden ist ('Bernoulli-Effekt'). Durch rhythmische Wiederholung dieses Prozesses kommt es zur Vibration der Stimmlippen, die dann auch die durchströmende Luft in Schwingungen versetzen. Der Prozess hängt zusätzlich noch von den elastischen Eigenschaften der Stimmlippen (Stimmbänder) sowie ihrer Muskel gesteuerten Öffnungsweite ab. Dieser Stimmapparat generiert ein Frequenzspektrum (Grundfrequenz mit harmonischen Obertönen), das in den an den Larynx (Kehlkopf) anschließenden Abschnitten des vokalen Trakts gefiltert und moduliert werden kann. Die Filterung führt beim Menschen zur Bildung von Formanten (siehe Abb. 5). Die Grundform des Larynx-Modells wurde bereits von den Fröschen erfunden und dann von den Säugetieren übernommen und weiterentwickelt (Abb. 3). Spezielle Weiterentwicklungen mußten vor allem die Wale und Delfine vornehmen, und zwar im Zuge ihrer Anpassung an den Signaleinsatz unter Wasser. Um die Vorteile der Schallausbreitung in diesem Medium nutzen zu können, mußten diese Meeressäuger das Problem lösen, ihre Vibrations-signale dem Wasser aufzuprägen. Das geschieht offenbar mit Hilfe spezieller Gewebestrukturen, die den Schall zunächst innerhalb des Kopfes weiterleiten und ihn erst danach aufs Wasser übertragen.

Zur Lautproduktion der Wale gibt es heute zwei unterschiedliche Vorstellungen, die *Kehlkopftheorie* (Purves & Pilleri 1983) und die *Nasalsacktheorie* (Evans & Prescott 1962). Nach der ersten Theorie entsteht der Schall im umgewandelten Larynx, der keine Stimmbänder mehr hat, und wird dann über die knöchernen und knorpeligen Strukturen des Rostrums ins Wasser geleitet. Nach der zweiten Theorie liegt der Ursprung der Laute dagegen im Bereich der Nasenklappen der äußeren Nasengänge. Der Schall wird dann über die weichen, fetthaltigen Gewebe einer akustischen Linse, der sogenannten Melone, gebündelt und nach vorne gelenkt. Nach jüngeren Untersuchungen ist zumindest bei der Produktion der Klicklaute eine Struktur am

hinteren Ende der Melone, die sog. Dorsal Bursae oder Monkey Lips beteiligt. Obwohl die Ergebnisse der meisten Studien gegen die Kehlkopftheorie sprechen, ist keine der Theorien so schlüssig, dass sie ein klares Bild von der Lautproduktion und vor allem dem genauen Ort der Schallerzeugung liefern.

Zwischen den akustischen Signalen der Tiere und ihrer Fähigkeit zur Schallwahrnehmung bestehen verständlicherweise enge Beziehungen. Grundsätzlich stehen für die Wahrnehmung Organe zur Verfügung, die mit Membranen und/oder Sinneshaaren ausgestattet sind, die beim Eintreffen einer Schallwelle ausgelenkt werden und dadurch einen Wahrnehmungsprozess einleiten. Wichtige weitere Schritte der Signalverarbeitung finden entweder noch im Sinnesorgan selbst statt (Gliedertiere: Typanalorgane in den Beinen; Wirbeltiere: Abschnitte des Gehörs im Kopfbereich, z.B. Innenohren mit Lagena oder Cochlea) oder in den zugeordneten Zentren der jeweiligen Gehirne. Die Verarbeitung stellt die Erkennung artspezifischer Muster und deren Unterscheidung von Umweltrauschen sicher, gewährleistet zugleich aber eine Auswertung von Schall, der kein artspezifisches Signal ist und trotzdem wichtige Informationen liefert; zum Beispiel über die Annäherung einer Gefahr oder das Verhalten eines Beutetieres. Bedeutsame Schallereignisse in ihrem Lebensraum möglichst frühzeitig zu erkennen war für viele Tiere so extrem dringlich, dass sie ihr Gehör stammesgeschichtlich meist noch *vor* ihrer eigenen Lautsignalproduktion entwickelt haben. Entsprechendes gilt offenbar auch für eine hochgradige Wachsamkeit ('auditorische Vigilanz') sowie die Fähigkeit, die Richtung und Entfernung einer Schallquelle und vor allem deren etwaige Distanzveränderungen zu ermitteln. All dies verbesserte die Entwicklungschancen für die kommunikative Nutzung akustischer Signale verständlicherweise ganz wesentlich.

### 1.3 Die Bedeutung der Signale für die Lösung bestimmter sozialer Probleme

Viele Tiere und bei den Vögeln und Säugetieren sogar die meisten Arten leben in sozialer Gemeinschaft. Eine solche Existenz bietet eine Reihe von Vorteilen, zum Beispiel einen Schutz vor Gefährdungen oder Erleichterungen biologisch wichtiger Aufgaben wie Fortpflanzung oder Nahrungsbeschaffung. Der Preis für die Vorteile sind soziale Aufgaben oder Probleme, die sich im Zuge der Regulierung sozialer Interessen und der Gestaltung von Beziehungen zu kooperativen oder

konkurrierenden Individuen ergeben. Selbst Tiere, die eine überwiegend solitäre Existenz bevorzugen, müssen einzelne dieser Probleme lösen, etwa wenn bestimmte Artgenossen auf Distanz gehalten oder andere zur Fortpflanzung kontaktiert werden müssen. Wie vielfach belegt, werden die verschiedenen Probleme nach Möglichkeit über den Einsatz von Signalen bewältigt. Um ihre jeweilige Funktion zweckvoll zu erfüllen, müssen die Signale bestimmten Spezialaufgaben gerecht werden und beispielsweise folgende Angaben über den Sender machen:

- Langfristig stabile Merkmale. Dazu gehören seine Artzugehörigkeit und seine Individualität sowie sein Alter, Geschlecht und sozialer Status.
- Kurzfristig veränderliche Merkmale. Dazu gehören sein Erregungszustand, seine Motivationen oder seine Affekte.
- Seine räumlichen Details. Dazu gehören sein Aufenthaltsort und seine Entfernung zu anderen Individuen sowie etwaige Distanzveränderungen.
- Seine Einschätzung von Details eines gegebenen Kontextes. Dazu gehören Hinweise auf spezielle Risiken u.a. mehr.
- Initiieren und Koordinieren von Kooperationen. Dazu gehören vor allem die Reproduktion ('Balz', 'Brutpflege', etc.), andere Formen der Arbeitsteilung sowie die Allianzpflege ('Begrüßen' u.a. 'Bindungsrituale').
- Austragen von Konkurrenz. Dazu gehören das Etablieren von Territorien, das Ankündigen von agonistischem Verhalten ('Bedrohen') oder von Nachgeben ('Beschwichtigen').
- Initiieren und Regulieren von spielerischen Interaktionen. Das Signalisieren dafür gilt oft als Beispiel für Metakommunikation.

Da Kommunikation keine einseitige Leistung ist, sind die oben aufgelisteten und dem jeweiligen Sender zugeordneten Angaben keinesfalls nur dessen Sache. Vielmehr liegt ein verlässlicher Zugang zu ihnen auch in einem ganz besonderen Interesse der jeweiligen Adressaten und Empfänger. Dies mag erklären, warum Tiere in der Rolle des Signalempfängers die genannten Informationen oft sogar selbst aktiv extrahieren; und zwar unabhängig davon, wie gut oder schlecht ein Sender sie zu erkennen gibt. Dabei

wird, außer auf die Rezeptoren (s. Abschnitt 2.2), vor allem auf nachgeschaltete Mechanismen der differenzierteren Signalperzeption zurückgegriffen.

Vögel und Säugetiere setzen bei allen Problemstellungen, die im Zusammenhang mit den oben aufgelisteten Angaben stehen, auch akustische Signale ein. Solch kommunikativ genutzte Schallsignale heißen allgemein Rufe. Für diese Signalkategorie gelten folgende Charakteristika: Jeder Ruftyp hat ein besonderes akustisches Muster und steht grundsätzlich in einer festen Beziehung zu einer bestimmten sozialen oder biologischen Funktion. Deshalb wird er stets nur in einem bestimmten Zustand sowie einer bestimmten Situation oder einem bestimmten Kontext eingesetzt. Dies heißt zugleich, dass die gleichen Ruftypen bei Angehörigen der gleichen Art auch die gleichen akustischen Muster aufweisen. Manche Rufe, beispielsweise solche, die - als Warn- und Alarmrufe - Gefahren signalisieren, können sogar zwischenartlich akustisch sehr ähnlich sein und dann über die Artgrenzen hinweg verstanden werden. Die meisten Vögel und Säugetiere sind bestens in der Lage, gehörten Rufen zusätzlich zu den kontext-spezifischen Informationen auch Hinweise auf die Individualität und die Artzugehörigkeit eines Rufers sowie auf dessen Distanz und räumliche Position zu entnehmen.

Rufe werden anhand ihrer akustischen Struktur sortiert, in einzelne Typen eingeteilt und danach mit beschreibenden Namen bezeichnet. Beispiele dafür sind bei Hunden etwa das Bellen, Heulen, Winseln oder Knurren. Interpretierende Bezeichnungen, die sich auf die jeweilige Funktion eines Rufes beziehen, sind dagegen erst später angebracht. Beispiele für solche Namensgebungen sind etwa Kontaktruf, Lockruf, Bettelruf, Balzruf, Drohruf oder Warn- und Alarmruf. Sind alle verschiedenen Ruftypen einer gegebenen Tierart ermittelt, kann das Ruftyprepertoire der Spezies bestimmt werden. Die Repertoires sind eine beliebte Ausgangsbasis für vergleichende Untersuchungen. Dabei versucht man herauszubekommen, welche Probleme mittels welcher Rufe kommunikativ gelöst werden. Der erste Schritt kann in der Frage bestehen, wie die Rufe interaktiv beantwortet werden. Wie Studien dazu zeigten, wirken viele Rufe ansteckend, d.h. sie lösen Rufe des gleichen Typs aus. Am weitesten verbreitet ist allerdings ihre Beantwortung durch nicht-vokale Reaktionen.

Ein besonders interessanter Fall ist für die Grünen Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*) beschrieben. Diese Primaten leben gesellig in der afrikanischen Savanne und müssen sich vor drei Kategorien von Raubfeinden hüten: Raubvögeln, Schlangen und Großkatzen wie Löwen, Leoparden oder Geparden. Um sich adäquat gegenseitig zu warnen, haben sie drei akustisch unterschiedliche Alarmrufe ausgebildet; sozusagen einen für jede Feindkategorie. Da jede Kategorie eine andere Fluchtstrategie erfordert, hatte man vermutet, dass die Rufe lediglich anzeigen, welche Strategie jeweils gewählt werden soll. Eingehende Untersuchungen offenbarten jedoch etwas anderes: Bei Luftfeind-Alarm blickten die gewarnten Tiere nämlich zunächst nach oben, während sie bei Schlangen-Alarm das hohe Gras absuchten. Daraus wurde geschlossen, dass jeder der Rufe einen speziellen Feind bezeichnet und deshalb als 'referentielles Signal' gelten kann. (Cheney & Seyfarth 1990).

Ausgehend von Forschungsergebnissen an Primaten und anderen Wirbeltieren wurde in der Vergangenheit oft vermutet, dass der Umfang des Repertoires einer gegebenen Tierart deren stammesgeschichtliche Entwicklungsstufe widerspiegeln könnte. Um solche Vermutungen zu prüfen, hat der amerikanische Zoologe Moynihan (1982) die Signalrepertoires verschiedener Fisch-, Vogel- und Säugetierarten miteinander verglichen; und zwar unter Einschluss auch der nicht-akustischen Signalformen. Dabei klammerte er zugleich jene Tierarten aus, die ihre Signale lernabhängig ausbilden (siehe Abschnitt 2.1). Wie er dann fand, ergaben die Daten ein in Vielem anderes Bild. So waren die Unterschiede zwischen den Arten geringer als erwartet und nur zum Teil eine Funktion ihrer Entwicklungsstufe. Statt dessen zeigte sich jedoch ein enger Zusammenhang zwischen der Anzahl der verschiedenen Signale, die eine gegebene Tierart einsetzte, und der Anzahl unterschiedlicher Probleme, die die Art im sozialen Bereich zu bewältigen hatte und jeweils kommunikativ löste (Abb. 4). Damit war nachgewiesen, dass Individuen, die in komplexen Sozialverbänden leben, eine größere Signalmustervielfalt benötigen und nutzen als solitär lebende Individuen.

Der *proportionale Zusammenhang* zwischen dem Umfang der Signalrepertoires und der Länge der Problemlisten der Arten gilt heute als wichtiges Grundprinzip tierlicher Kommunikation. Die Gültigkeit des Prinzips ist inzwischen auch für den Bereich der ruflichen Verständigung

der Tiere gut belegt. Gleichwohl gibt es eine interessante Ausnahme: die gesungliche Kommunikation der Vögel und der Wale.

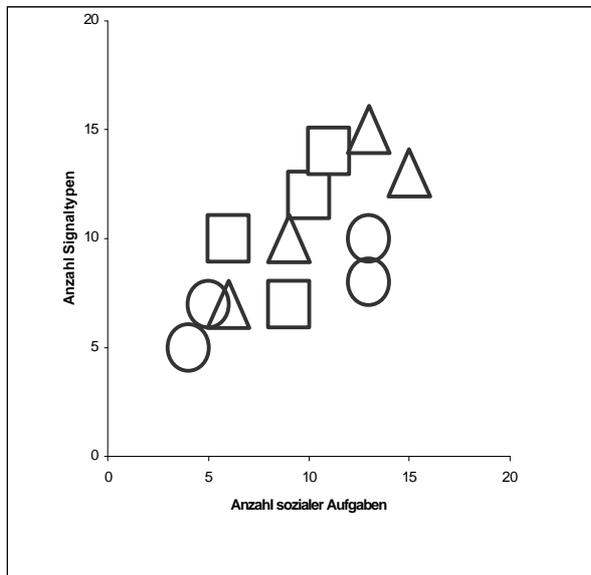


Abbildung 4: Beziehung zwischen der Größe des Signalrepertoires und der Anzahl sozialer Probleme, die eine gegebene Tierart kommunikativ lösen muß. Kreis: Fische; Quadrat: Vögel; Dreieck: Säugetiere.

Die *Gesänge* der Vögel sind akustische Signalformen, die sich stammesgeschichtlich zwar von Rufen ableiten lassen, heute aber wichtige andere Merkmale aufweisen. Bis auf einzelne Ausnahmen bestehen die Gesänge jeweils aus mehreren akustisch verschiedenen Mustern, ohne dass deren Kontext oder Funktion eine vergleichbare Vielfalt erkennen lassen. Sie kommen nur bei wenigen Tiergruppen und nur im Zusammenhang mit deren Fortpflanzung vor, speziell der Revierverteidigung und der Partnerbeziehung. Da die Gesänge der Vögel lernabhängig entwickelt werden und eine hierarchisch und syntaktisch komplexe Organisation aufweisen, werden ihre Details an anderer Stelle (siehe 2.1 und 2.2) behandelt.

#### 2.4 Ritualisierung: ein bewährter Weg zur Ausbildung von Signalrepertoires

Der Begriff 'Ritualisierung' bezieht sich auf die Evolution neuer Signalmuster und beschreibt, wie diese Rituale entweder aus stammesgeschichtlich älteren Signalen oder sogar aus normalen Verhaltensmustern (Gebrauchsmustern) entstan-

den sein können (Huxley 1960). Der Entstehungsweg gilt heute als die im Tierreich verbreitetste Variante der Ausbildung von Signalmusterrepertoires. Gleichwohl kommt er in ganz ähnlicher Ausprägung auch im Humanbereich vor; und zwar als so genannte *kulturelle* Ritualisierung. Die Erforschung von Ritualen war lange Zeit Schwerpunkt ethologischer Studien. Die Aufklärung der Zwischenschritte, über die die Evolution tierlicher Rituale gelaufen ist, erfolgte über Homologie-Studien, die umfangreiche Vergleiche vieler miteinander verwandter Tierarten einschlossen und u.a. auf die morphologischen Unterschiede ihres Verhaltens gerichtet waren. Wie dabei klar wurde, kann theoretisch jedes beliebige Verhaltensmuster mit kommunikativer Bedeutung belegt und so zu einem Signalmuster werden. Hat sich eine solche Entwicklung erst einmal vollzogen, dann ist sie kaum noch umkehrbar. Das lässt sich beispielsweise an dem 'Schauflug' der Vögel ablesen, der als symbolische Abbildung eines 'Rundflugs im Revier' bei der Territorienverteidigung eingesetzt wird und dabei als Ersatz seines Ursprungsmusters, also einer effizienten Fortbewegung, nicht mehr geeignet ist. Entsprechendes gilt für das im Humanbereich verwendete Ritual 'Parademarsch'. Der heute erreichte Erkenntnisstand erlaubt es, die Genese von Ritualen im Sinne von vier allgemein gültigen Prinzipien zu erklären. Sie betreffen die Aspekte 'Anknüpfung', 'Ausschnittbildung', 'Profilbildung' und 'Verlässlichkeit' (Literatur in Todt 2003):

- *Anknüpfung*: Das Prinzip betrifft den Zusammenhang zwischen einem Signal und seinem Ursprungsmuster und besagt, dass einzelne Ausschnitte oder Merkmale des Musters in das Ritual übernommen und dadurch 'abbildende' ('ikonische') Symbole generiert werden. Ein bekanntes Beispiel dafür ist das Tanzverhalten der Honigbiene, in dem wichtige Details des Fluges zu einer attraktiven Futterquelle symbolisch verschlüsselt sind.
- *Ausschnittbildung*: Das Prinzip betrifft die Besonderheit eines Rituals und besagt, dass dieses meist auf einzelne Kernelemente seines Ursprungsmusters reduziert ist. Mit solcher 'Ausschnittbildung' wird offenbar der Grundstein für das referentielle Signalisieren gelegt, das im Tierreich zur kommunikativen Nutzung von Symbolen und Zeichen geführt hat. Ein Beispiel dafür ist das bei Vögeln verbreitete 'Flügelauftstellen', das Partner bei ihrer gegenseitigen Begrüßung einsetzen; und

zwar als Symbol eines Konfliktes zwischen Ankunft und Abflug.

- *'Profilbildung'*: Das Prinzip betrifft die weitere Ausgestaltung der Rituale und besagt, dass die Elemente des Ursprungsmusters überzeichnet oder in rhythmischer Wiederholung verwendet werden oder sogar ganz neu entwickelte Signalkomponenten zum Einsatz kommen. Dadurch wird erreicht, dass sich ein adressiertes Individuum einem Signalproduzenten zuwendet und seine Aufmerksamkeit möglichst längere Zeit auf ihn ausrichtet. Das Radschlagen der Pfauen kann als Beispiel dafür gelten.

- *'Verlässlichkeit'*: Dieses Prinzip wurde von der Theorie des 'Honest Signaling' postuliert und besagt, dass die Ritualisierung nur dann zu einem evolutionsstabilen Ritual führen kann, wenn sich der Adressat auf seine Botschaft verlassen kann. Gleichzeitig wurde als wichtigste Voraussetzung dafür postuliert, dass die Produktion und Nutzung des Rituals für den Sender 'kostspielig' sein muß. Die Vorhersagen dieses Prinzips stießen zunächst auf Zweifel, gelten jedoch inzwischen als bestens gestützt. Illustrierende Belege reichen vom genannten 'Parademarsch' bis hin zu vielen Balzritualen männlicher Tiere, die nicht nur sehr aufwendig, sondern ferner extrem auffällig sind und dadurch tatsächlich höchst riskant sein können.

Die Mehrzahl der heute vorliegenden Studien hat Rituale optischer Ausprägung, bzw. visueller Charakteristik dokumentiert. Gleichwohl gibt es viele interessante Beispiele für den Einsatz akustischer, bzw. auditorisch wahrnehmbarer Rituale. Das gilt z.B. für die durch Stridulation erzeugten Schallsignale der Heuschrecken, die sich aus den Bewegungsmustern der normalen Lokomotion ableiten lassen. Der Nachweis dafür wurde erst kürzlich und im Zuge von neurologischen Ausschaltexperimenten erbracht. Bei den Wirbeltieren kann das *Ausatmen* ritualisiert und z. B. als Hauchen oder Stöhnen interaktiv genutzt werden. Bei den Vögeln und Säugetieren bezieht sich die Ritualisierung akustischer Signale oft auf Abwandlungen einzelner bestimmter Signalparameter. Eine verbreitete Strategie besteht darin, über die Lautstärke, die Tonhöhe oder die Signaldauer spezifische körperliche Eigenschaften oder psychophysische Zustände anzuzeigen. Dabei gelten tiefe Frequenzen als verlässlicher Indikator

für körperliche Größe somit auch für Kraft, Alter und Status, weil sie von körperlich kleinen Artgenossen nicht erzeugt werden können. Affektive Stimmungen werden ebenfalls abbildend, das heißt: anknüpfend an körperliche oder physiologische Korrelate signalisiert..

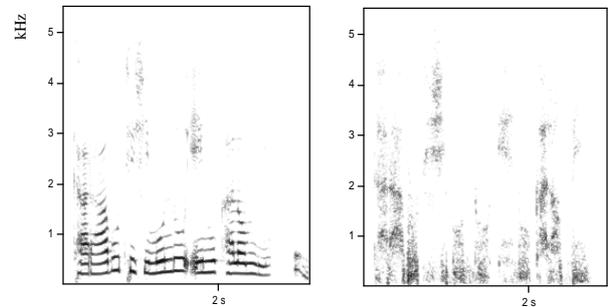


Abbildung 5: Frequenzspektrogramme der Silbenfolge: 'karabu tshimundu enu kalombi'. Links: normal gesprochen. Rechts: geflüstert. - Flüstern ist eine ritualisierte Form normalen Sprechens. Es ist schwierig zu generieren, weil es bei geöffneten Stimmklappen entsteht. Obwohl es nicht auf einer klaren Grundfrequenz aufbaut, werden ihm im Rachen- und Mundraum die phonetisch wichtigen Formanten aufgeprägt. Die Formanten sind Amplitudenschwerpunkte (hier erkennbar als verstärkte Schwarzfärbungen) bestimmter Frequenzbereiche, die der Unterscheidbarkeit der Vokale zugrunde liegen.

Im Humanbereich ist das Spektrum stimmlich ausgedrückter und per Gehör erkennbarer Emotionen besonders vielfältig und kann auch in subtilen Unterschieden des Frequenzspektrums oder der rhythmischen Struktur von Lautäußerungen kodiert sein (Scherer & Kappas 1988; Todt 1988). Diese akustischen Signale werden als Formen des nonverbalen Ausdrucks zusammengefasst und dem verbalen Ausdruck gegenüber gestellt. Wie neuere Untersuchungen gezeigt haben, können sogar sprachliche Verständigungsformen in ritualisierter Weise verwendet werden. Das gilt zum Beispiel für einzelne gesprochene Formeln sowie insbesondere für das in allen Kulturen vorkommende Flüstern (Abb. 5). Die Studien belegten, dass die Unterschiede zwischen Flüstern und normalem Sprechen alle Kriterien erfüllen, die vorstehend für die biologische Ritualisierung aufgelistet sind, und dass die neue Ausdrucksform als vokales 'ingroup'-Ritual genutzt wird. Das erklärt u.a., warum Flüstern nur im privaten Bereich sozial positiv, in der Öffentlichkeit jedoch eher als ungehörig oder störend empfunden wird; und zwar vor allem von nicht-adressierten Personen, die sich dadurch sozial ausgeschlossen fühlen können.

### 3 Tierliche Leistungen ausgewählt für Vergleiche mit unserer Sprache

Der folgende Teil meines Artikels ist der Frage gewidmet, welche speziellen Ähnlichkeiten es zwischen der akustischen Kommunikation der Tiere und der sprachlichen Verständigung des Menschen geben könnte. Meine Klärungsversuche werden über eine Behandlung von vier Themenschwerpunkten laufen, die sich auf die einleitend aufgelisteten Kennzeichen der menschlichen Sprache beziehen. Wie angekündigt gehören dazu (1) der Repertoireausbau durch individuelles Lernen, (2) die Regeln einer hierarchischen und syntaktischen Signalorganisation, (3) die dialog-ähnlichen Interaktionsformen von Tieren sowie schließlich (4) das Problem eines absichtsvollen und zeitlich flexiblen Signalisierens.

#### 3.1 Der Repertoireausbau durch individuelles Lernen

Die Zusammensetzungen der Signal- und Zeichenrepertoires werden nicht nur durch Ritualisierungsprozesse, sondern auch durch Lernprozesse beeinflusst. Die verbreitetste Form ist das assoziative Lernen. Es läßt sich beobachten, wenn ein Vogel oder ein Säugetier positive oder negative Erfahrungen mit dem Einsatz eines bestimmten Signals oder Rituals gemacht hat, und dieses danach lernbedingt häufiger oder kaum noch verwendet. Eine solch konditionierte Signalverwendung kommt im Humanbereich bereits bei Säuglingen vor, die bekanntlich recht schnell begreifen, wie sie Erwachsene über ihr 'Schreien' steuern können. Eine noch allgemeinere Verbreitung als der eigene lernabhängige Signaleinsatz hat das erfahrungsbedingte Beachten und Beantworten akustischer Signale. Es ist bei den meisten hörfähigen Tieren zu beobachten und kann ihnen helfen, Feind oder Freund bzw. Gefahr oder Chance an deren etwaigen Schall zu unterscheiden. Auch hierfür wird der Mechanismus des assoziativen Lernens genutzt, aber ein Gedächtnis für Beziehungen zwischen Sinneswahrnehmungen und belohnenden oder bestrafenden Ereignissen aufgebaut. Bei einigen Tiergruppen, bei denen die Jungen - wie etwa bei den Hühner- und Entenvögeln - als 'Nestflüchter' zur Welt kommen, wird Ähnliches über das Prägungslernen erreicht. Dieses findet allerdings nur während einer bestimmten sensiblen Altersphase statt und führt dann zu

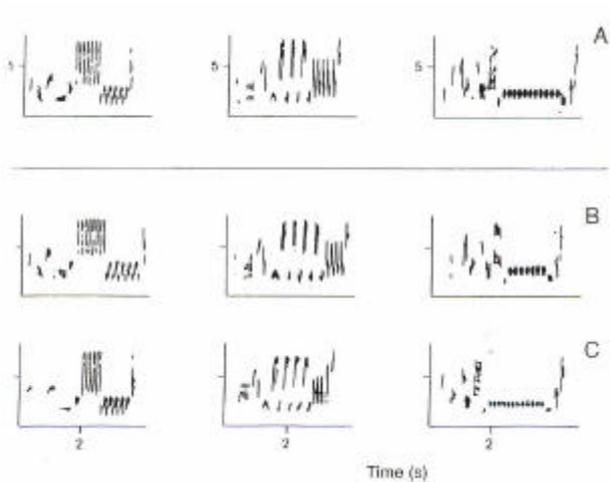
einem schnellen Lernen von sozial wichtigen Artgenossensignalen.

Nun soll es in diesem Kapitel aber vorrangig um die Frage gehen, wo und wie eine *Vergrößerung des eigenen Signalrepertoires* lernbedingt erreicht werden kann. Der dabei genutzte Mechanismus heisst 'Lernen durch Nachahmung' (= Imitationslernen) und kommt, wie schon gesagt, nur bei wenigen Vogel- und Säugetiergruppen vor. Beim Imitationslernen wird neben einem sensorischen Gedächtnis noch ein vokal-motorisches Gedächtnis aufgebaut. Dieser Aufbau ist, abgesehen vom Menschen, nur für die Singvögel gründlicher untersucht. Die vorliegenden Erkenntnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen.

Da sich die Rufe der Vögel, bis auf Ausnahmen, lernunabhängig entwickeln, beziehen sich die Studien zum vokalen Nachahmungslernen auf den Gesangserwerb (Abb. 6). Dieser eignet sich für Studien zur Ausbildung von Signal-Repertoires besonders gut, weil er sich in vier zeitlich klar gesonderte und somit getrennt untersuchbare Stadien gliedert:

- Die erste Phase beginnt mit dem Verlassen des Nestes, d.h. im Alter von zwei Wochen, und dauert manchmal, z.B. bei Nachtigallen, mehrere Wochen. Während dieser Zeit (1. lern-sensible Phase) wird das auditorische Gedächtnis programmiert. Viele Arten zeigen dabei auffällige soziale Präferenzen für die Lautäusserungen eines vertrauten Individuums. Im Freiland sind das meist der eigene Vater oder dessen Nachbarn, bei Vögeln, die in menschlicher Obhut aufwachsen, können diese Rollen jedoch auch von einem Tutor übernommen werden. Wir nehmen an, dass die soziale Einbindung des Gesangserwerbs den Vögeln die Chance gibt, sich bevorzugt Lautmuster zu merken, die im Repertoire ihrer späteren potentiellen Rivalen enthalten sind (Todt 1975; Pepperberg 2004).
- Die zweite Phase ist eine Zeit der Stille und dauert drei bis sechs Monate. Danach beginnt die dritte Phase, d.h. die Periode der eigenen Gesangsproduktion des Vogels. Das geschieht in der Regel allmählich und zunächst noch ohne erkennbaren Bezug zu dem erlernten Lautmaterial. Im Alter von acht bis neuen Monaten treten in diesem Vorgesang (Subsong) zunehmend mehr Vorstufen von

Strophen auf, die im ersten Sommer gelernt werden konnten.



**Abbildung 6:** Illustration der vokalen Präzision des Gesangslernens von Singvögeln. Oben: drei Vorbildstrophen, die junge Nachtigallen im lernsensiblen Alter 15mal gehört hatten. Darunter: Imitationen, die zwei verschiedene Individuen daraus selbst entwickelt haben.

Solche Vorstufen sind strukturell noch unausgereift, weil sie z.B. noch plastische Elementfiguren sowie eine variable Elementsyntax aufweisen. Sie werden jedoch schrittweise verbessert und schließlich als meist klare Kopien der gehörten Vorbilder gesungen. Nicht selten werden zusätzlich zu solchen Imitationen aber auch noch eigene Muster komponiert und so eine Vergrößerung des Repertoires eingeleitet. Die Phase endet im Alter von etwa zehn bis elf Monaten mit der sogenannten *Kristallisation* des Gesangs. Innerhalb von zwei bis fünf Tagen wird das Repertoire einer Selektion unterworfen und verkleinert. Dabei werden artspezifisch 'schlechte' Muster ausgesondert und die verbleibenden Strophen nur noch in formkonstanter (=kristallisierter) Ausprägung gesungen.

- Die vierte Phase wird im Alter von etwa einem Jahr erreicht und markiert den Eintritt in die Geschlechtsreife. Erst dann werden die in der Jugendzeit erworbenen Muster als Bestandteile des eigenen Signalrepertoires kommunikativ eingesetzt. Dafür wird der während der dritten Phase noch zeitlich zusammenhängende Singstil verändert und durch ein Einfügen stiller Intervalle (Pausen) deutlich segmentiert. Die Segmentierung ist eine Anpassung an das gesangliche Interagieren, wobei speziell die

Pausen dazu dienen, etwaige Reaktionen weiblicher Adressaten oder anderer Sänger zu ermitteln und gegebenenfalls auch über deren Beantwortung zu entscheiden (siehe Abschnitt 3.3).

**Tabelle 2: Entwicklung des Vogelgesangs**

Phase	von / bis (Alter)	Prozess
Sensible Phase	02. ~ 06. Wch.	Aufbau von auditorisch. Gedächtnis
Stille Phase	06. ~ 20. Wch.	Weitere Verarbeitung
Übungsphase	20. ~ 40. Wch	Subsong +plastische Strophen-Vorläufer
Nutzungsphase	40. ~ 60. Wch. Wiederholung nächste Saison	kristall. strophiger Gesang, sozial genutzt: Vollgesang

Die vier beschriebenen Phasen der Gesangsentwicklung skizzieren den für die Singvögel typischen Fall; und zwar für das erste Lebensjahr. Üblicherweise ist die Gesangsentwicklung damit aber noch keineswegs abgeschlossen. Vielmehr kann sich ein Strophenrepertoire meist auch in späteren Lebensphasen noch ändern, was im Verlauf von saisonal verteilten und jährlich wiederkehrenden Zeitabschnitten geschieht. Da damit wichtige neurophysiologische Prozesse ('Zyklische Ontogenese') verbunden sind, gewinnt das Gesangsverhalten der Vögel neuerdings Bedeutung für die Altersforschung. Unabhängig davon hatte sich die Gesangsentwicklung des ersten Lebensjahres bereits schon seit längerem als biologisches Modell für sprachbezogene Forschungen etabliert. Sie liefert nämlich höchst wertvolle Einblicke in Schlüsselprozesse wie (a) den Informations-transfer vom auditorischen Gedächtnis in das motorisch-vokale Gedächtnis, (b) die Neukombination von gelerntem Material sowie vor allem auch (c) die Abläufe und die Funktionen des vokal-motorischen Übens (Review in Hultsch & Todt 2004).

### 3.2 Die Regeln einer hierarchischen und syntaktischen Signalorganisation

Die Frage, welche Prinzipien der formalen Organisation sprachlicher Zeichensysteme auch in den Signalsystemen der Tiere auftreten, wurde hinreichend gründlich bislang nur für die Gesänge der Singvögel untersucht und dokumentiert. Die Studien dazu bezogen sich auf die sogenannte 'strukturelle Hierarchie' des Signalverhaltens und ferner auf die Komposition der vokalen Repertoires sowie die syntaktische Ordnung der gesungenen Muster. Die gewonnenen Erkenntnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen.

Der Gesang der Vögel ist, ebenso wie unsere gesprochene Sprache, regelmäßig segmentiert und generell aus akustisch gefüllten und akustisch stillen Intervallen (=Pausen) aufgebaut. Ordnet man die akustisch gefüllten Abschnitte nach dem Grad ihrer Komplexität, so erkennt man in beiden Fällen eine *strukturelle Hierarchie* (Abb. 7). Im Fall von Gesprochenem besteht diese aus (1) der Ebene des Absatzes oder der Serie von Sätzen, (2) der Ebene der Sätze, (3) der Ebene der Worte sowie (4) der Ebenen der Silben oder noch elementarerer Mustereinheiten. Im Fall von Gesungenem gliedert sich die Hierarchie – in hierarchisch absteigender Reihung – in (1) die Ebene des Gesangs oder einer Serie von Strophen, (2) die Ebene der Strophen, (3) die Ebene der Strophenabschnitte sowie (4) die Ebenen der Silben oder der sogenannten Strophenelemente. Die Unterscheidung solcher Ebenen ist ein wichtiger Schritt zur Aufklärung von Regeln, die die syntaktische Ordnung der einzelnen Muster sowie deren Verwendung bei der Kommunikation betreffen. Um verständlich zu machen, was das für den Vogelgesang bedeutet, gebe ich eine kurze Einführung in dessen weitere Charakteristika.

Die Strophen der meisten Singvögel haben eine Dauer von etwa drei Sekunden und sind durch meist ebenso lange Pausen von einander getrennt. Diese Segmentierung gilt als Anpassung an die gesangliche Interaktion. Die Strophen sind nämlich lang und komplex genug für eine Signalisierung wichtiger Informationen, zugleich aber nur so lang, dass die Ermittlung potentieller Antworten möglichst nicht verzögert wird (siehe Abschnitt 3.3). Im typischen Fall weist jede Strophe eine spezifische 'Gestalt' auf, die sich aus der Form und der sequentiellen Gruppierung ihrer elementaren Bestandteile, z.B.

der Strophen-elemente ergibt. Dies erklärt, warum die Bestimmung der gesanglichen Signalrepertoires hierarchisch aufsteigend erfolgt. Das heißt, durch Vergleich der Strophenelemente wird zunächst deren Repertoire bestimmt und erst danach und anhand der Anzahl und Abfolge der Elementtypen eine Kategorisierung der Strophen vorgenommen. Männliche Nachtigallen entwickeln und nutzen im Allgemeinen ein Repertoire von etwa 200 verschiedenen Strophentypen, die sie aus ca. 1000 verschiedenen Elementtypen kombinieren. Ein ganz ähnliches Größenverhältnis liegt auch bei vielen anderen Vogelarten vor; und zwar selbst dann, wenn deren Strophentypen kleiner sind und – wie bei Buchfinken oder Kohlmeisen – die gesangliche Kommunikation zum Beispiel mit nur ca. fünf Strophentypen bestritten wird.

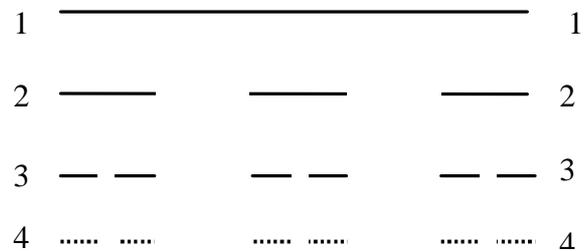
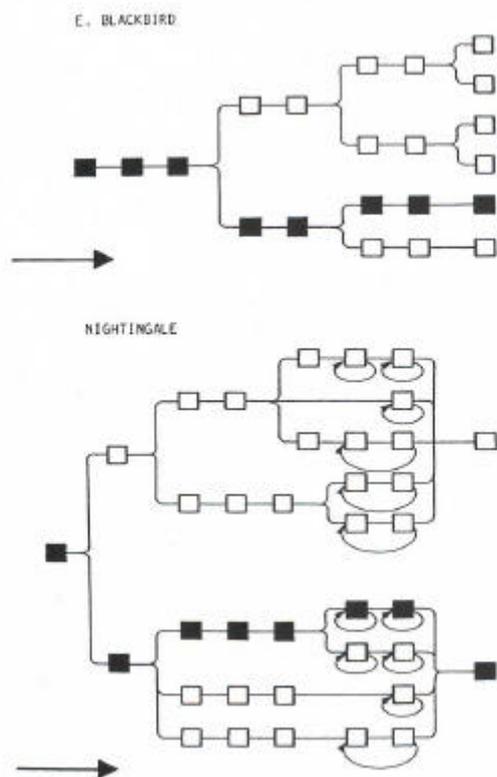


Abbildung 7: Schematische Illustration von vier Ebenen der strukturellen Hierarchie.

Die Singvogelarten unterscheiden sich außer in der Größe ihrer gesanglichen Repertoires auch in den Mustern ihrer jeweiligen Strophentypen. Solche Unterschiede sind oft so prägnant, dass man die Artzugehörigkeit eines Sängers meist bereits an einer einzelnen Strophe erkennen kann. Ungeachtet dieser stimmlichen Mannigfaltigkeit sowie der Tatsache, dass die Muster durch Lernen erworben werden, existieren jedoch allgemein gültige Regeln der Musterkombination. Soweit sie sich auf die Ebene der Strophen beziehen, sind sie – offenbar funktionsbezogen – flexibel verwirklicht und besagen, dass es zwar bevorzugte Abfolgen von Strophentypen gibt, im Prinzip aber keine starren Reihungen gesungen werden. Das erleichtert es, die Strophen eines Nachbarn vokal zu beantworten (siehe Abschnitt 3.3.). Eine andere Regel besagt, dass Vogelarten mit kleinen Repertoires dazu neigen, jeden Strophentyp mehrfach zu wiederholen, bevor sie zu einem anderen Typ wechseln. Eine solche Singroutine findet sich etwa bei den Buchfinken und den Kohlmeisen. Vogelarten, die – wie die

Amseln und Nachtigallen - große Repertoires beherrschen, wiederholen ihre Strophentypen dagegen nur selten, singen statt dessen abwechslungsreich und nutzen ihre Gesänge somit für eine zügige Präsentation ihrer großen Strophentypvielfalt.



**Abbildung 8:** Elementsyngraphen aus dem gesanglichen Repertoire einer Amsel (*Turdus merula*; oben) und einer Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*; unten). Jede Figur ist Symbol eines besonderen Elementtyps. Die Verbindungslinien repräsentieren Aufeinanderfolgen, die im Gesang vorkamen. Die gefüllten Figuren symbolisieren einen bestimmten Strophentyp. Die Schemata illustrieren die typischen syntaktischen Regeln des Strophenaufbaus.

Bemerkenswerterweise sind die artspezifischen Unterschiede zwischen den Vögeln weit geringer, wenn man eine hierarchisch basale Ebene der Gesangsorganisation betrachtet und den Blick auf die Kombinationsregeln der Strophenelemente richtet. Hier gilt nämlich generell, dass den einzelnen Elementtypen eine feste Strophenposition zugeordnet und ferner auch ihre Reihenfolge sehr determiniert ist. Wie Vorspielversuche mit unveränderten und künstlich veränderten Strophenelementfolgen gezeigt haben, werden nur erstere von den

experimentell adressierten Vogel Männchen beantwortet. Die Ergebnisse dieser und ähnlicher Tests dokumentierten, dass die Reihenfolge der Strophenelemente und Elementgruppen kommunikativ bedeutsam ist und dabei *syntaktische* Regeln widerspiegelt, wie sie in komplexerer Form auch in der menschlichen Sprache auftreten. Bei Vogelarten, die große gesangliche Repertoires entwickeln, sind solche Regeln besonders differenziert ausgebildet (Abb. 8). Sie betreffen hier beispielsweise auch Zusammenhänge zwischen verschiedenen Strophentypen und gelten heute als Ordnungsprinzipien, die schon auf vormenschlicher Entwicklungsstufe eine Verwaltung und Nutzung von großen Informationsmengen erlauben (Todt & Hultsch 1998).

In Anbetracht der vorstehend illustrierten Charakteristika möchte ich die Vergleiche von gesanglichen und sprachlichen Signalformen mit einer spezielleren Gegenüberstellung von Strophen und Sätzen abschließen. Formal sind folgende Ähnlichkeiten evident: Wie die Strophen sind gesprochene Sätze zeitlich begrenzt und im typischen Fall meist nicht viel länger als drei Sekunden. Längere Formulierungen müssen erkennbar und nach bestimmten Regeln in Nebensätze gegliedert werden (Pöppel 1988). Und, wie bei Strophen, kann die Reihenfolge der Elemente nicht beliebig geändert werden, wenn ein Satz seine kommunikative Rolle behalten soll. Ferner stehen am Beginn von Sätzen oder Nebensätzen ganz bevorzugt Worte, die - generell gesehen - besonders häufig vorkommen, während die selteneren und damit auch informativeren Worte erst auf syntaktisch nachgeordneten Satzpositionen folgen. Für die Elementstruktur der Strophen gelten ganz entsprechende Regeln (Abb. 8). Diese Eigenschaften scheinen wesentlich dazu beizutragen, dass Strophen und Sätze die bevorzugten Einheiten einer guten vokalen Interaktion sind. Nun gelten Sätze nicht nur als geeignete Interaktionseinheiten, sondern auch als eigene *Sinneinheiten*. Könnte letzteres ebenfalls für Strophen zutreffen?

Ich gebe zwei Antworten. Die erste lautet: ja; vorausgesetzt man bezieht sich beim Versuch, die Frage zu klären, auf die Eigenschaften der Kurzzeitgedächtnisse und deren Einfluß auf das Musterlernen. Das am seriellen Lernen des Menschen beteiligte Kurzzeitgedächtnis hat eine Kapazität von drei bis sieben Sinneinheiten. Diese heißen 'Chunks' und können als neue Begriffe oder einfache Sätze oder Zahlen abgespeichert

werden. Wie kürzlich gezeigt wurde, arbeitet das den Gesangserwerb einleitende Kurzzeitgedächtnis ganz ähnlich. Es strukturiert das Merkvermögen der Vögel gleichfalls durch Bildung von drei bis sieben 'Chunks', wobei diese interessanterweise als verschiedene Strophen gespeichert werden (Hultsch & Todt 2004). Meine zweite Antwort ist leider weniger klar und lautet: die Frage ist noch immer nicht befriedigend geklärt. Bisher gibt es nämlich nur sehr begrenzte Belege dafür, dass strukturell unterschiedliche Strophen unterschiedliche Bedeutungen haben. Daher ist eher anzunehmen, dass die genannten Ähnlichkeiten von Strophen und Sätzen einzelne Eigenschaften neuraler Mechanismen reflektieren, die sich zwar unabhängig von einander ausgebildet, gleichwohl aber für bestimmte Verarbeitungsprobleme gleiche optimale Lösungen gefunden haben.

Während die Gesänge der Vögel den semantischen Aspekt satz-analoger Strukturen noch offen erscheinen lassen, gibt es einzelne andere kommunikative Leistungen, die ihn etwas besser verdeutlichen. Solche Leistungen sind durch satzähnliche Kombinationen erworbener Symbole dokumentiert, die einzelne in menschlicher Obhut aufgezogene Tierindividuen bei Interaktionen mit ihrem Betreuer oder Partner einsetzen können; und zwar speziell zur Anzeige ihrer eigenen Wünsche. Wie Studien an Schimpansen (*Pan troglodytes*) und Zwergschimpansen (Bonobos; *Pan paniscus*) zeigten, sind diese in der Lage, die Anwendung einfacher Zeichensprachen zu erlernen. Dabei hilft man ihnen zunächst, optische Symbole, z.B. einfache Gesten oder ornamentale Zeichen, zur Benennung von attraktiven Objekten oder Individuen zu verwenden. Ferner können dann noch Symbole für Verben, Objekteigenschaften und sogar Konjunktionen gelernt und - in syntaktisch adäquaten Kombinationen - zu satzähnlichen Aussagen eingesetzt werden (Premack & Premack 1975; Gardner & Gardner 1977; Savage-Rumbaugh 1990). Bemerkenswerterweise sind einzelne Graupapageien (*Psittacus erithacus*) gleichfalls imstande, Symbole und Symbolfolgen zu lernen und interaktiv zu nutzen; wobei sie diese - anders als Menschenaffen - sogar als vokale Zeichensprachen formulieren können. Darüber hinaus gibt es zwischen den beiden Tiergruppen noch einen weiteren Unterschied: Während der Zeichenerwerb bei Menschenaffen eine lange Dressur mittels assoziativem Lernen erfordert, verläuft er bei Graupapageien vergleichsweise

schnell und nach dem 'sozialen Modelllernen' (Zusammenfassung in Pepperberg 2004).

### 3.3 Dialog-ähnliche Interaktionsformen bei Tieren

Dialoge sind Interaktionen, in deren Verlauf viele verschiedene und wechselseitig aufeinander bezogenen Botschaften ausgetauscht werden. Daher gelten sie als Kommunikationsprozesse par excellence. Obwohl ursprünglich für rein sprachliche Interaktionen geprägt, wird der Begriff '*Dialog*' schon seit einer Reihe von Jahren auch für Formen der nonverbalen Verständigung des Menschen (Burgoon & Saine 1978) und sogar für einige kommunikative Leistungen von Tieren verwendet (Literatur in Todt & Naguib 2000). Grundlage für die erweiterte Begriffsverwendung sind bestimmte Regeln, die einen typischen Dialog kennzeichnen und die von den daran beteiligten Individuen eingehalten worden sein müssen, wenn ihre Interaktionen zumindest als 'dialog-ähnlich' anerkannt werden sollen.

Die Regeln betreffen zum einen deren zeitliche Dimension und verlangen, dass die Individuen ihre 'Sender-Rollen' wohl abgestimmt wechseln ('turn-taking'). Zum anderen betreffen die Regeln die Musterebene und verlangen, dass die Interaktionspartner ihre jeweiligen Signalmuster flexibel aufeinander beziehen (Abb. 9). Sofern sich testen läßt, ob und in welcher Form die genannten Regeln verwirklicht sind, ist das Dialog-Modell prinzipiell gerade dort hilfreich, wo der Kode interagierender Individuen nicht, oder zumindest *zunächst nicht* hinreichend bekannt ist. Das kann zwar auch im Humanbereich vorkommen, ist im Tierreich jedoch der Regelfall.

Die Untersuchung der Interaktionsregeln läuft über die Analyse der zeitspezifischen und musterspezifischen Beziehungen zwischen den Signalen zweier Kommunikationspartner. Im Hinblick auf die zeitliche Abstimmung wird geprüft, wie regelmäßig ein Rollenwechsel stattfindet und welche Signalparameter mit ihm korrelieren. Die Analysen zur wechselseitigen Abhängigkeit der akustischen Muster sind meist aufwendiger und dienen der Klärung, ob sich das Signal eines Individuums tatsächlich auf beides bezieht: die eigenen und zuvor selbst produzierten Äußerungen und die Signale eines anderen Individuums (Abb. 9).

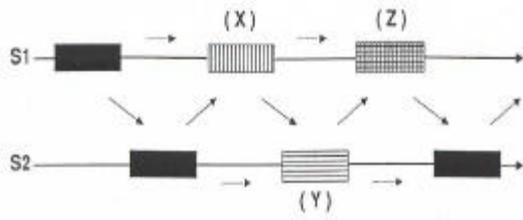


Abbildung 9: Schematische Illustration eines Dialogs zwischen den Individuen S1 und S2. Die Balken symbolisieren die Signalmuster der Individuen. Um zu klären, ob ein Dialog vorliegen könnte, werden die zeit- undusterspezifischen Beziehungen zwischen den Signalmustern untersucht. Ein Dialog kann vorliegen, wenn (a) der Rollentausch zeitlich abgestimmt erfolgt und (b) die Muster der Signale zweifach beeinflusst sind, also 'Z' weder ausschließlich von 'X' noch allein von 'Y' abhängt.

Wegen dieser doppelten Bedingtheit der einzelnen Beiträge läßt sich erfreulicherweise oft recht leicht feststellen, wo keine Dialogähnlichkeit vorliegt. Wenn einer der Partner beispielsweise quasi reflektorisch oder stereotyp auf die Signale des anderen reagiert, sind die Dialogkriterien *nicht* erfüllt. Ferner sind sie ebenfalls *nicht* erfüllt, wenn - im anderen Extrem - die jeweiligen Partner ihre Beiträge ausschließlich zeitlich aufeinander abstimmen, *inhaltlich* gesehen aber eher Monologe ausführen. Ein alternierendes Rufen oder Singen, das kein echtes Zuhören einschließt, kommt gerade im Tierreich häufig vor; und zwar einfach als Strategie zur Vermeidung gegenseitiger Signalmaskierungen.

Die gesanglichen *Duelle* sind Interaktionsformen von Konkurrenten. Sie wurden auch als 'Kontergesänge' oder 'Sängerwettstreit' beschrieben und werden in den klimatisch gemäßigten geographischen Breiten meist nur von den territorialen Männchen bestritten. In diesen Regionen herrscht nämlich ein ausgeprägter akustischer Sexualdimorphismus vor, das heißt, die weiblichen Vögel singen in der Regel *nicht*. In tropischen Breiten ist das oft anders. Bei vielen hier lebenden Vogelarten sind auch die Weibchen gesanglich aktiv und an der Revierverteidigung beteiligt. Wo zusätzlich noch dauerhafte Paarbindungen aufgebaut werden, singen die Partner überwiegend gemeinsam. Dabei trägt jeder von ihnen ein geschlechtsspezifisch besonderes Muster vor. Solche Inszenierungen gelten als typische vokale Interaktionen von kooperierenden Individuen und heißen *Duette*

(Thorpe 1980). Die Verbreitung der Duette hängt, außer mit dauerhafter Paarbindung und dem Leben in tropischen Regionen, noch mit mehreren anderen biologischen Merkmalen zusammen: geringem optischen Sexualdimorphismus, ausgeprägter Territorialität sowie dem Besiedeln von Habitaten, die mit dichter Vegetation ausgestattet sind und Sichtverbindungen daher kaum zulassen. Solche Besonderheiten scheinen in enger Beziehung zu den Funktionen der Duette zu stehen: Paar-extern dienen sie der gemeinsamen Revierverteidigung, paar-intern dagegen der Synchronisation des Reproduktionsverhaltens, der Stärkung der Bindungen sowie offenbar auch der Abstimmung und der Regulation affektiver Zustände.

Im Hinblick auf diese Merkmale ist zu fragen, ob sich die Duelle und Duette auch in den vorherrschenden Regeln des vokalen Interagierens unterscheiden. Ich beginne mit den *Duellen*. Deren Grundform besteht in einem abwechselnden Singen, bei dem die Sänger eine Gesangstrophe erst dann starten, wenn ihr jeweiliger Kontrahent seine Strophe beendet hat. Ein solches 'turn-taking' wird durch ein markantes Schlußelement erleichtert, das viele Vogelarten offenbar im Dienste eines regelmäßigen Rollenwechsels ausgebildet haben (Abb. 9). Wie zuerst von Hultsch (1980) gezeigt wurde, ist das alternierende Singen jedoch nicht das einzige zeitlich spezifische Verhalten im Sängerwettstreit. Vielmehr treten darin auch Reaktionen auf, bei denen ein territorialer Vogel das Ende der Strophe seines Nachbarn nicht abwartet, sondern dessen Signalmuster zeitlich gezielt überlappt. Dieses Verhalten gleicht durchaus jenem, das auch beim dialogischen Interagieren im Humanbereich vorkommt, wenn etwa einer der Interakteure dem anderen ins Wort fällt. Wie wir inzwischen wissen, setzen die Vögel das gesangliche Überlappen als eine Art vokaler Drohung ein. Da Individuen, deren Strophen kurz nach Beginn akustisch überlagert werden, dazu tendieren, ihre Strophe abubrechen oder den Beginn der nächsten Strophe hinauszuzögern, kann das für sie einen Verlust an Signalzeit bedeuten. Wer selbst aktiv überlappt, kann davon profitieren; und zwar letztlich auch deshalb, weil er seine eigene Strophe nur im Anfangsteil, die Strophe des Kontrahenten jedoch in der zweiten Hälfte maskiert. Dadurch hat der Nachbar größere kommunikative Nachteile als der Überlapper selbst. Dies läßt sich aus der Feinstruktur des Strophenaufbaus und speziell dem

Informationswert der einzelnen Strophenelemente schließen, der positions-abhängig ist und meist zum Strophenende hin zunimmt (Abb. 8).

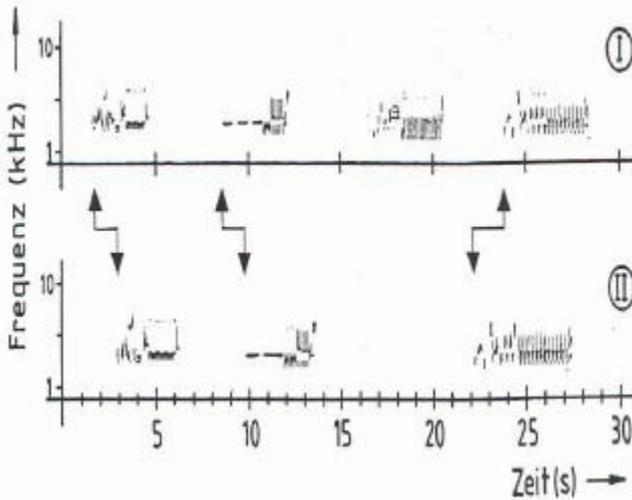


Abbildung 10: Ausschnitt aus einer gesanglichen Interaktion von zwei Nachtigallen. Die Pfeile verweisen auf Fälle von vokalem Matching. Wie die zeitlichen Überlappungen der Strophen zeigen, lag in allen drei Fällen 'schnelles Matching', also ein vokales Drohen, vor.

Eine detaillierte Aussage darüber, ob und wie genau sich zwei Vögel zuhören und antworten, verlangt Untersuchungen der musterspezifischen Beziehungen zwischen ihren Strophen. Wie Studien dazu zeigten, lassen sich die Leistungen der Vögel sowohl an graduellen Abwandlungen ihrer Strophen als auch an diskreten Antwortmustern ablesen. Erstere bestehen in Steigerungen der Lautstärke oder Veränderungen der Singgeschwindigkeit, letztere dagegen in spezifisch angewählten Strophentypen. Die bislang am besten untersuchte Antwortform ist ein gesangliches Kontern, das heute 'vokales Matching' heisst. Hierbei wird ein gehörtes Signal mit einem muster-äquivalenten eigenen Signal beantwortet. Die Voraussetzungen dafür werden durch das Nachahmungslernen geschaffen, das sicher stellt, dass die Repertoires zweier Interakteure gleiche oder ähnliche Strophen enthalten.

Etwas seltener untersucht ist eine andere Interaktionsform: das konvalente Antworten. Hierbei sind Vorsignal und Folgesignal dem Muster nach verschieden und werden aber aufgrund gelernter Assoziation aufeinander bezogen. Voraussetzung für das konvalente Antworten ist, dass zwei Vögel nicht nur gleiche

Strophentypen beherrschen, sondern zumindest einige davon auch in gleicher Reihenfolge zu singen pflegen.

Die musterspezifischen Interaktionen können zwar verschiedenen Funktionen dienen, werden in den meisten Fällen jedoch zur Adressierung eines bestimmten Nachbarn sowie für die Anzeige von Verwandtschaft oder ähnlicher Kompetenz genutzt. Das ist wichtig, wenn die Interakteure weit voneinander entfernt sind. Differenzierte Bedeutungen gewinnen die Antworten oft erst durch die spezifischen Zeitbeziehungen der Interaktionen. Was das bedeutet, läßt sich beispielsweise an zwei unterschiedlichen Varianten des vokalen Matching ablesen. Es wird als schnelles oder als verzögertes Matching eingesetzt. (Abb. 10).

Bei ersterem verhält sich der antwortende Vogel wie der zuvor beschriebene aktive Überlapper und fällt seinem Nachbarn mit einer Latenz von circa einer Sekunde in dessen Strophen ein. Beim verzögerten Matching wird die mustergleiche Antwort dagegen erst gebracht, nachdem ein Nachbar seine Strophe bereits beendet hat. Dabei kann die Latenz mehr als 2 Sekunden betragen. Während das schnelle Matching vor allem zu Beginn der Territoriengründung auftritt, kommt das zeitlich verzögerte Matching gehäuft erst vor, wenn die Revierinhaber etabliert sind und auch ihre Gesänge entspannter wirken. Wegen dieser und einiger weiterer Charakteristika gilt das schnelle Matching als gesangliches Drohsignal, das verzögerte Matching dagegen als ein Grußritual.

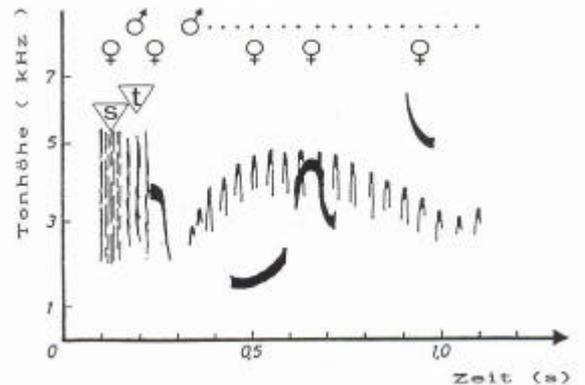
Generell lassen sich die Charakteristika des gesanglichen Duellierens am klarsten bei Vögeln feststellen, die nur zu zweit und zu Tageszeiten singen, während der optische Signale keine Bedeutung haben, dem Austausch akustischer Signale aber eine Schlüsselstellung zukommt. Das ist bei Nachtigallen vor allem in der Dunkelheit der Fall. Während des sogenannten 'Chorussingens', an dem sich alle benachbart siedelnden Revierinhaber derselben Art gleichzeitig beteiligen, sind die Interaktionsregeln dagegen kaum noch zu erkennen. Es ist damit zu rechnen, dass die oft große Zahl der 'Chorussänger' es auch den dann stimmlich aktiven Vögeln selbst schwer macht, eine individuelle Feinabstimmung ihrer Kommunikation zu erreichen. Im Hinblick auf diesen Aspekt haben es tropische Vogelarten, die für ihre Duette bekannt sind, allerdings prinzipiell

leichter. Bis auf einige Ausnahmen, singen die Männchen bei ihnen nämlich nur selten allein oder im Wettstreit mit anderen Männchen. Vielmehr wird ganz überwiegend zusammen mit dem weiblichen Partner gesungen und folglich duettiert.

Die Duette treten regelmäßig nach einer Trennung der verpaarten Individuen auf und dienen dann der gegenseitigen Begrüßung. Das ist beispielsweise bereits am frühen Morgen der Fall, wenn das zunehmende Licht den Blick zum Partner freigibt. Während solche Begrüßungsduette meist in der dichten Vegetation stattfinden, gibt es andere Duette, die auf exponierten Singwarten vorgetragen werden und oft von auffälligen Flügelbewegungen oder anderen optischen Signalen begleitet sind. Letztere dienen territorialen Funktionen und werden regelmäßig bei Begegnungen mit benachbart siedelnden Paaren verwendet. Wie spiegeln sich nun solche funktionellen Unterschiede in den spezifischen Interaktionsregeln der duettierenden Vögel wider?

Grundsätzlich gilt, dass die Duettbeiträge der verpaarten Vögel nicht nur geschlechtsspezifisch verschieden strukturiert sind, sondern auch extrem koordiniert inszeniert werden (Abb. 11). Die Koordination kann sowohl zeitlich als auchusterspezifisch so weit gehen, dass das menschliche Ohr manchmal Schwierigkeiten hat, sie als Produkte zweier Sänger zu erkennen. Während die Reaktionszeiten bei den gesanglichen Duellen im Bereich von einer Sekunde liegen, betragen sie bei den Duetten oft nur ein Zehntel davon. Solche Abstimmungsleistungen schließen die Auswahl der richtigen Antwortmuster ein und erfordern daher eine ausgiebige Übung und Praxis. Das erklärt, warum ihr Präzisionsgrad oft nicht nur als Folge, sondern auch als Anzeiger einer langen Bindung angesehen wird. Ungeachtet dieses Aspekts kann der zeitliche Koordinationsgrad der Partner in bestimmten Grenzen variieren und sogar die Identifizierung verschiedener Duett-Kategorien gestatten (Tabelle 3). Eine zeitlich schlechte Koordination duettierender Partner kommt selten und aktuell meist bei territorialen Störungen vor. Echte Angriffe werden nur auf einen einzelnen Störenfried gerichtet. Bei Auseinandersetzungen mit einem anderen Paar beschränkt man sich dagegen auf Signalverhalten. Dazu gehören neben paarweise stattfindenden Schauflügen auch Konterduette. Interessanterweise wählen die Kontrahenten hierbei bevorzugt Motive aus, die dem Muster der Motive des anderen Paares gleichen. Ihr Interaktionsmodus entspricht dem des schnellen Matching und gilt daher ebenfalls als vokales Drohsignal. Es gibt Hinweise darauf, dass die präzise Abstimmung der verpaarten Individuen ein Indikator für die Güte ihrer Allianz ist: Sie agieren in diesen Fällen nämlich oftmals wie ein einziges System.

gleichen. Ihr Interaktionsmodus entspricht dem des schnellen Matching und gilt daher ebenfalls als vokales Drohsignal. Es gibt Hinweise darauf, dass die präzise Abstimmung der verpaarten Individuen ein Indikator für die Güte ihrer Allianz ist: Sie agieren in diesen Fällen nämlich oftmals wie ein einziges System.



**Abbildung 10:** Ausschnitt aus einer gesanglichen Interaktion von zwei Nachtigallen. Die Pfeile verweisen auf Fälle von vokalem Matching. Wie die zeitlichen Überlappungen der Strophen zeigen, lag in allen drei Fällen 'schnelles Matching', also ein vokales Drohen, vor.

Eine zeitlich schlechte Koordination duettierender Partner kommt selten und aktuell meist bei territorialen Störungen vor. Echte Angriffe werden nur auf einen einzelnen Störenfried gerichtet. Bei Auseinandersetzungen mit einem anderen Paar beschränkt man sich dagegen auf Signalverhalten. Dazu gehören neben paarweise stattfindenden Schauflügen auch Konterduette. Interessanterweise wählen die Kontrahenten hierbei bevorzugt Motive aus, die dem Muster der Motive des anderen Paares gleichen. Ihr Interaktionsmodus entspricht dem des schnellen Matching und gilt daher ebenfalls als vokales Drohsignal. Es gibt Hinweise darauf, dass die präzise Abstimmung der verpaarten Individuen ein Indikator für die Güte ihrer Allianz ist: Sie agieren in diesen Fällen nämlich oftmals wie ein einziges System.

Stellt man die gesanglichen Duette und Duette der Vögel zusammenfassend den formalen Eigenschaften der Dialoge gegenüber, so läßt sich folgendes sagen: Bei den Singvögeln gibt es Interaktionsformen, in denen sowohl ein zeitlich abgestimmter Rollentausch als auch eine flexibleusterspezifische Koordination der Signale vorkommt und somit beide Dialogkriterien erfüllt sind (Abb. 9). Da das überlappende Singen als strategische Reaktion genutzt wird, steht es - wie

unser in's Wortfallen - nicht im Widerspruch zu dieser Aussage. Im Unterschied zu den gesanglichen Duellen können die reinen Duette dagegen nicht als Formen dialogischen Interagierens gelten. Wegen der hochgradigen Koordination der Partner sollten sie statt dessen als eine Sonderform von ritualisierten Interaktionen betrachtet und eher mit den gleichfalls ritualisierten Gesangs- oder Tanzinszenierungen mancher menschlicher Kulturen verglichen werden

**Table 3: Koordination der Duettbeiträge und Duettfunktion**

Zeitbeziehung	Musterbeziehung	Dauer	Einsatzbereiche
gut koordiniert	festgelegt	kurz	Begrüßung der Partner, Singen in der Vegetation
gut koordiniert	festgelegt	lang	Reviermarkierung, exponiertes Singen
schlecht koordiniert	festgelegt	kurz	Kampfgesang bei Störungen im Revier, oft mit Schauflügen

### 3.4 Zum Problem eines absichtsvollen und zeitlich flexiblen Signalisierens.

Zu den Charakteristika der sprachlichen Verständigung des Menschen gehören, neben den vorstehend behandelten Aspekten, auch ein absichtsvoller Austausch von Signalen und Botschaften sowie die Möglichkeit, Aussagen über Vergangenes und Zukünftiges zu machen. Im Folgenden soll es um die Frage gehen, wie und in welcher Ausprägung beides auch für die akustische Kommunikation von Tieren gelten könnte.

Die Frage nach etwaigen Absichten läßt sich für Tiere gegenwärtig noch nicht befriedigend beantworten. Wenn man bedenkt, wie schwer es selbst im Humanbereich ist, die genauen Absichten eines Individuums zu entschlüsseln, kann das vielleicht auch nicht sehr überraschen. Immerhin aber gibt es einige Ansätze, die diesen Aspekt auch für die Tiere abzuklären versuchen. Die zwei kommunikativ wichtigsten Ansätze betreffen das so genannte 'intentionale Verhalten' und das 'soziale Unterstellen von Absichten'.

Im Hinblick auf ersteres wird meist auf Berichte über 'intendierte Täuschungsmanöver' bezug genommen, die in unterschiedlichen Fallstudien dokumentiert wurden. Ein bekannter Fall, in dem akustische Signale eingesetzt wurden, ist für einen Savannenpavian beschrieben. Er war in einen Gruppenkonflikt verwickelt, der zu eskalieren drohte. In dieser Situation richtete sich das Tier hoch auf, wandte seinen Kopf zum gegenüber-liegenden Berghang und stieß Alarmrufe aus. Daraufhin ließen die Gefährten vom ihm ab und suchten mit ihren Blicken zum Berghang nach der vermeintlichen Gefahr. Da die menschlichen Beobachter des Geschehens selbst keinen normalen Anlaß für die Alarmrufe erkennen konnten, wurde das Rufen als 'List' interpretiert, die der Pavian einsetzte, um seiner Bestrafung zu entgehen. Ob dieses Signalisieren tatsächlich ein 'intendiertes Ablenkungsmanöver' war, ist noch offen. Wäre es so gewesen, würde man erwarten, dass der Pavian daraus lernte und Ähnliches wiederholen sollte. Dafür gab es allerdings keine Belege; und zwar ebensowenig wie in anderen Fällen von dokumentierten Täuschungsmanövern. Die Erforschung von aktiven Täuschungsmanövern wird unter anderem durch ihre relative Seltenheit erschwert. Das seltene Auftreten ist verständlich, wenn man bedenkt, dass ein Tier, das seine Gefährten täuscht, damit langfristig kaum Erfolg haben kann. Solche Manöver gelten daher in der Biokommunikation als *nicht* evolutionsstabile Strategien. Sehr wohl evolutionsstabil sind demgegenüber Strategien, die eine gegenteilige Charakteristik aufweisen und in einem 'gezielten Unterdrücken' des akustischen Signalisierens bestehen. Dieses ist weitest verbreitet und zeigt sich beim Anschleichen an eine potentielle Beute oder, wenn - im umgekehrten Fall - potentielle Beutetiere selbst Gefahr wittern und dann alle weithin hörbaren Lautäußerungen einstellen.

Es gibt gute Argumente, auch ein 'soziales Unterstellen von Absichten' als evolutionsstabile Strategie zu betrachten. Überlegungen dazu wurden in den vergangenen Jahrzehnten im Zusammenhang mit Theorien zur Evolution der 'sozialen Intelligenz' angestellt (Humphrey 1966; Griffin 1981; Byrne & Whiten 1988). Danach hätten solche Individuen selektive Vorteile, die das Verhalten ihrer Gruppengefährten per Auge und Ohr verfolgen und dann daraus lernen, was heißt, einfache Hypothesen über deren wahrscheinliches Handeln bilden. Aufgrund solcher Leistungen, die inzwischen für einige

Vögel und vor allem für die Menschenaffen dokumentiert sind, könnte es danach, quasi als 'hierarchisiertes Resümee', zu einem '*Unterstellen von Absichten*' gekommen sein (Tajfel 1978). Wir nehmen an, dass Letzteres zumindest beim Menschen schließlich auch zu Reflexionen über etwaige 'eigene Absichten' geführt haben kann. Unser Argument: Auch wo (noch) keine eigene Absicht vorliegt, kann zielgerichtet und planvoll sowie ohne eine notwendige Minderung von Interaktionschancen gehandelt werden. Dem gegenüber kann es sehr wohl erhebliche Risiken bergen, wenn man das Handeln anderer *nicht* nach Absichten hinterfragt und Arglosigkeit zum Interaktionsprinzip wird (Todt 1986).

Vor dem Hintergrund dieser Aspekte möchte ich zusammenfassend feststellen, dass unsere gegenwärtigen Erkenntnisse für eine befriedigende Beurteilung der Rolle von Absichten oder dem Unterstellen von Absichten bei Tieren nicht ausreichen. Sie können jedoch nachdenklich machen und, wenn man wissenschaftlich sorgfältig bleiben will, dazu beitragen den Tieren solche Leistungen nicht abzusprechen.

Eine ähnliche Schlußfolgerung schlage ich im Hinblick auf den Umgang mit der Frage nach der zeitlichen Spannbreite tierlicher Botschaften vor. Ob und in wieweit Tiere in der Lage sind, Aussagen über Vergangenes und Zukünftiges zu machen, läßt sich bislang nämlich ebenfalls nicht positiv beantworten. Das oft als 'Tanzsprache' bezeichnete Verständigungsmittel, mit dem die Honigbienen gelernte Informationen über Lage, Entfernung und Qualität von Futterquellen machen, ist zwar eindrucksvoll, beruht aber auf einem starren Codesystem und scheidet für Vergleiche mit der Sprache des Menschen daher aus. Ferner tragen auch die Experimente zum Erwerb und Einsatz von Zeichensprachen nur negativ zu diesem Aspekt bei. Ungeachtet beachtlicher Leistungen beziehen die Menschenaffen und die Papageien ihren Zeicheneinsatz nämlich ausschließlich auf die Situation des jeweiligen Signalisierens. Differenzierte Aussagen über Vergangenes und Zukünftiges scheinen also weiterhin nur dem Menschen vorbehalten zu sein.

#### **4 Implikationen tierlicher Leistungen und die Sprache des Menschen**

Nachdem der erste Teil dieses Artikels die Grundzüge der akustischen Kommunikation im Tierreich behandelt hat und sich der zweite Teil auf tierliche Leistungen konzentrierte, die mit den sprachlichen Leistungen des Menschen vergleichbar erschienen, soll es abschließend um 'mögliche Implikationen biologischer Erkenntnisse für die Hypothesen zur Evolution der menschlichen Sprache' gehen. Dabei werde ich kurz auch diskutieren, in wie fern das interaktive Problemlösen der Tiere den Weg zur Sprache vorbereitet haben könnte.

Die Frage nach der Evolution von Sprache ist schon seit mehreren Jahren kein ausschließlich humanwissenschaftliches Thema mehr (Jackendoff 1999; Tomasello 1998, 2000). Dazu hat, neben Steven Pinkers populärem Buch zum 'Sprach-Instinkt' (1994), vor allem eine Reihe interdisziplinärer Konferenzen beigetragen, die sich seit 1996 in regelmäßigem Turnus mit der 'Evolution of Language' auseinandersetzen. Die Stärke der Konferenzen lag jeweils darin, auf die Vorgabe dogmatischer Thesen zu verzichten, und statt dessen ein breites Spektrum von Einzelaspekten zu diskutieren. So wurden beispielsweise auf dem Pariser Kongreß des Jahres 2000 neben Fragen zur Dynamik der Entstehung von phonetischen, lexikalischen und grammatikalischen Systemen auch die Implikationen von neueren Forschungsergebnissen zur Hominidenentwicklung, zur Sprachontogenese beim Kind und zu den sprachähnlichen Fähigkeiten von Menschenaffen behandelt (Balkanius et al. 2000).

Auch wenn es heute noch keine umfassende und allgemein akzeptierte Theorie zur Evolution von Sprache gibt, so zeichnet sich doch eine Kernfrage ab, auf deren Beantwortung sich gegenwärtig viele verschiedene Denkansätze konzentrieren. Diese Schlüsselfrage lautet: Auf welche Weise und dank welcher Faktoren hat sich aus einer Art 'Ursprache' ('Protolanguage') die Sprache des *Homo sapiens* herausgebildet? Die wichtigsten Antwortversuche dazu sind auch im Hinblick auf die Zielsetzung meines Beitrags von besonderem Interesse. Daher sollen sie hier kurz referiert werden; und zwar gegliedert in Modellvorstellungen zu einer 'gradueller Entwicklung', einer 'sprunghaften Entwicklung' und einer Entwicklung, die sich quasi auf einem 'Seitenweg' vollzog.

Die Vorstellung, dass die Sprachevolution *graduell* und als eine Folge von vielen Einzelprozessen abgelaufen ist, die schrittweise zu

einer Verbesserung kommunikativer Fähigkeiten führten, paßt gut zur biologischen Theorie von Anpassungsleistungen und erscheint ferner auch aus psychologischer Sicht plausibel begründet (Harnad 1987; Bickerton 1990; Dunbar 1993). Argumente *für* eine solche Hypothese wurden beispielsweise von den Auswirkungen einer offenbar zunehmend anwachsenden sozialen Intelligenz der Primaten (Byrne & Whiten 1988) oder von Konsequenzen besonderer Strategien der Symbolbildung abgeleitet. Letztere konnten vor allem für Beziehungen zwischen vokalen und nicht-vokalen Zeichensystemen postuliert werden; wobei etwa angenommen wurde, dass ikonische Zeichensprachen und speziell Gesten stammesgeschichtlich ursprünglicher waren als verbale Zeichen und dabei deren Entwicklung begünstigt haben könnten (Mehler et al. 1988; Corballis 2000; Place 2000). Unabhängig von solchen 'Pro'-Argumenten gibt es allerdings auch gewisse Vorbehalte gegenüber dem Gedanken einer graduellen Sprachentwicklung. Diese gehen auf jenes biokommunikative Prinzip zurück, das ich bereits im Abschnitt 2.3 beschrieben habe. Danach gilt für die Ausbildung von Signalen im Tierreich, dass die Anzahl der verschiedenen und jeweils benutzen Zeichen nicht wesentlich größer ist, als die Anzahl unterschiedlicher Problemstellungen, die kommunikativ gelöst werden müssen. Falls ein solches Prinzip auch für Vorfahren des modernen Menschen galt, müßten sich für diese während ihrer Stammesgeschichte so viele neue Probleme aufgetan haben, dass sich hieraus ein Selektionsdruck für die Vergrößerung der Zeichenrepertoires und der Regeln von Zeichenkombinationen ergab. Dies aber erscheint auch unter der Annahme, dass sich der Sozialbereich des Menschen komplexer gestaltet haben dürfte, eher unwahrscheinlich.

Die Vorstellung, dass die Sprachevolution nicht oder zumindest nicht ausschließlich schrittweise, sondern eher *sprunghaft* erfolgte, gewinnt heute zunehmend mehr Anhänger; und zwar nicht nur unter den Humanwissenschaftlern (Dennett 1996; Bickerton 1998; Hurford et al. 1998). Argumente *für* eine solche Ansicht lassen sich aus der oben bereits genannten kritischen Überlegung sowie ferner aus Befunden zur Sprachontogenese ableiten. Wie letztere beispielsweise gezeigt haben, verläuft die Sprachentwicklung des menschlichen Kleinkinds zunächst langsam, weist aber im Alter von ca. 2-3 Jahren einen dramatischen Entwicklungssprung auf (de Boysson-Bardies et al. 1984; Dugdale & Lowe

1990). Dieser Befund kann - gemäß der 'biogenetischen Grundregel' - als Hinweis darauf gedeutet werden, dass sich ein entsprechender sprunghafter Fortschritt der Sprachkompetenz auch während der Stammesgeschichte vollzogen haben könnte. Vor solchem Hintergrund gewinnen noch weitere und in die gleiche Richtung deutende Hypothesen an Gewicht. Deren wichtigste besagt, dass sich der postulierte Entwicklungssprung bei der Sprachevolution im Zusammenhang mit dem Phänomen des *Narrativen*, also der Berichterstattung über zurückliegende Ereignisse, ausgebildet haben könnte (Victorri 1997, 2000; Hurford et al. 1998; Tattersall 1998).

Im Unterschied zu den beiden oben genannten Ansichten geht eine dritte Vorstellung davon aus, dass sich die Sprachevolution nicht unter dem Selektionsdruck einer optimalen Kommunikation, sondern auf einem *Seitenweg* vollzogen haben könnte, bei dem ein eher spielerischer Umgang mit Signalmustern (Jespersen 1922) oder ein zur Unterhaltung und zum Zeitvertreib eingesetzter 'Singsang' im Anfang der Entwicklung standen (Sundberg et al. 1991; Vanechoutte & Skoyles 1998). Diese Hypothese paßt, mittelbar, gut zu Befunden aus dem Tierreich, die die Ausbildung der oft luxuriös großen gesanglichen Repertoires mancher Singvögel erklären (Todt & Hultsch 1998). Etwas unmittelbarer wird die Hypothese allerdings von folgender Überlegung gestützt: Die nonverbalen Lautäußerungen des Menschen weisen prosodische Komponenten auf, die in verschiedener Form und erstaunlich oft variiert werden (Scherer & Kappas 1988; Todt et al. 1988; Hultsch et al. 1992; Kipper et al. 1999; Cirillo & Todt 2005).

Man kann vermuten, dass derartige Variationen nicht immer klar interpretierbar waren und deshalb eine Ausbildung von differenzierten Dekodierungsmechanismen begünstigt haben. Berücksichtigt man die Erkenntnisse zur Evolution der sozialen Intelligenz (Byrne & Russon 1998) und speziell zur selektiven Rolle der 'Empfängersysteme' (siehe Abschnitt 2.1), dann liegt eine solche Vermutung recht nahe. Besonderes Gewicht gewinnt sie allerdings erst durch eine weitere, ebenfalls sehr naheliegende Annahme. Sie besagt, dass mit der Verbesserung solcher Mechanismen ein zweiter Schritt eingeleitet worden sein könnte, der dann eine Grundlage für die Evolution willkürlich kodierter Zeichensysteme bildete

(Todt 1986). Diese Denkmöglichkeit schließt die Vorstellung ein, dass letzteres zunächst noch ohne 'Ernstbezug' und z. B. zur Unterhaltung der Teilnehmer an sozialen Zusammenkünften geschehen sein mag (Vanechoutte & Skoyles 1998).

Die humanwissenschaftliche Diskussion der drei vorstehend skizzierten Theorien ist bislang nicht abgeschlossen. Um bei den weiteren Erörterungen auch Implikationen der tierlichen Kommunikationsleistungen zur Geltung zu bringen, schlage ich vor, die Kerngedanken der Theorien in einem Konzept der *'modularen Entwicklung von Sprache'* zusammenzuführen. Das Konzept definiert Sprache als eine Systemeigenschaft, die durch ein spezifisches Zusammenwirken von vielen verschiedenen Modulen entsteht. Bei deren Reflexion und anschließender Untersuchung könnte dann etwa geprüft werden, welche Module in welcher Kombination als Voraussetzung für die Sprachbefähigung in Betracht kämen, welche davon als erste, welche später oder parallel entstanden und welche schließlich zu einem Entwicklungssprung geführt haben könnten. Ich halte es für denkbar, dass sich die narrativen Fähigkeiten des Menschen beispielsweise mit folgenden drei Modulen erklären lassen könnten: (a) einem Gedächtnissystem, das es einem Individuum erlaubt, sich möglichst viele Umweltdetails außer nach Wichtigkeit auch in der Zeitreihe der Erfahrungen zu merken, (b) einem Wandlersystem, das die Gedächtnisinhalte in 'Repräsentationszeichen' überführt und eine Umwelt somit virtuell abbildet, sowie (c) einem Abrufsystem, das es dem Individuum gestattet, die verfügbaren Zeichen in sinnvoller Kombination und Abfolge mitteilbar zu machen. Es ist damit zu rechnen, dass die neurobiologische Forschung in einigen Jahren entscheidbar macht, ob und in welcher Form die postulierten Module neural verwirklicht sind. Fortschritte der genetischen Forschung könnten solche Erkenntnisse um wichtige Zusatzinformationen bereichern. Dies wäre etwa dann der Fall, wenn bestätigt werden würde, dass es während der Stammesgeschichte des Menschen zu Mutationen kam, die eine Ausbildung von Schlüsselmodulen und dadurch eine sprunghafte Entwicklung der Sprachfähigkeit ermöglicht haben könnten (Cavalli-Sforza 1996).

## 5 Resümee

Die Evolution akustischer Kommunikationsformen hat bereits auf vormenschlicher Entwicklungsstufe zahlreiche Spitzenleistungen hervorgebracht. Belege dafür finden sich vor allem bei Vögeln und Säugetieren, die sich mit Hilfe ausgeklügelt erscheinender Mechanismen differenziert verständigen und dies – mittels ihrer Schallsignale – auch bei eingeschränkten Sichtverbindungen oder sogar bei völliger Dunkelheit tun können. In diesem Beitrag wurden die wichtigsten Eigenschaften solcher Mechanismen behandelt und danach ausgewählte tierliche Kommunikationsleistungen den sprachlichen Errungenschaften des Menschen gegenübergestellt. Wie in der Biologie üblich, habe ich bei den Vergleichen die Mannigfaltigkeit des Tierreichs genutzt, statt die Leistungen einer bestimmten Art oder Artengruppe mit den menschlichen in Beziehung zu setzen. Mag sein, dass das letztere Vorgehen vielleicht etwas 'fairer' gewesen wäre.

Die Gegenüberstellung typischer Merkmale der sprachlichen Verständigung und ausgewählter Charakteristika der Kommunikation von Vögeln und Säugetieren hat, neben bemerkenswerten Entsprechungen und Ähnlichkeiten, auch einzelne Besonderheiten des Menschen deutlich gemacht: ein absichtsvolles oder intendiertes Signalisieren bestimmter Botschaften sowie, als wesentliche Facette, die nur dem Menschen eigene Fähigkeit, stimmlich detailliert über Vergangenes und Geplantes berichten zu können. Sieht man von diesem Aspekt ab, erscheint es denkbar, dass die Erfindung der Tiere, viele ihrer sozialen Problemstellungen durch Kommunikation zu lösen, einen wichtigen Schritt auf dem Weg zu der vielfach postulierten 'Ursprache' bildete. Die Befähigung, Narratives und Prospektives zu kommunizieren, kann sich aber wohl kaum schrittweise entwickelt haben. Somit bleibt es weiterer Forschung vorbehalten, die Ursachen und Korrelate des noch rätselhaften Entwicklungssprungs aufzuhellen.

## 6. REFERENCES