



Anzeiger

der
Ornithologischen Gesellschaft
in Bayern

Zeitschrift baden-württembergischer und bayerischer Feldornithologen

Band 12, Nr. 1

Ausgegeben im April

1973

Anz. orn. Ges. Bayern 12, 1973: 1—9

Das Verhaltensmerkmal Wassertransport in der Diskussion um die Verwandtschaftsbeziehungen von Tauben *Columbae*, Flughühnern *Pterocles* und Limicolen *Laro-Limicolae*

Von **Volker Dorka**

1. Einleitung

GATTER (1971) beschreibt und zeigt in einer prächtigen Fotoserie, daß der Flußregenpfeifer *Charadrius dubius* offenbar seinen Nestlingen bei sehr hohen Außentemperaturen im Bauchgefieder Wasser zuträgt. Diese Verhaltensweise wird von ihm einmal als Kühlfunktion, zum anderen als Möglichkeit des direkten Tränkens gedeutet und gleichzeitig dem von Flughühnern *Pterocles* bekannten Trinkwassertransport im Bauchgefieder (MEADE-WALDO 1896 und 1921; zuletzt GEORGE 1969) homolog gesetzt mit dem Ziel, der Diskussion um die Verwandtschaftsbeziehungen obiger Gruppen ein neues Argument zuzuführen. Dies gab zu folgenden Überlegungen Anlaß.

2. Theoretische Bemerkungen zu den bisherigen Befunden

Die evolutive Ausbildung eines Merkmals setzt einen entsprechenden Selektionsdruck voraus. Dieser resultiert aus den vorgegebenen Umweltgrößen, die eine Organismenart bewältigen muß. Hinweise auf die Funktion eines bestimmten Merkmals und davon ableitbar

dann auf den Selektionsdruck, der das in Frage stehende Merkmal (in unserem Fall ein Verhaltensmerkmal) hervorgebracht haben kann, erhält man daher am schnellsten aus einer Analyse der ökologischen Situation, in der sich eine Art befindet.

Hinsichtlich der Notwendigkeit, die Jungvögel mit Trinkwasser zu versorgen, besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen der ökologischen Situation des Flußregenpfeifers und derjenigen von Flughühnern. Die Jungvögel beider Gruppen sind ausgeprägte Nestflüchter. Dies würde es dem jungen Flußregenpfeifer erlauben, schon in den ersten Lebensstunden (J. HÖLZINGER briefl.) Wasser, falls notwendig (s. u.) zu erreichen, da er bei einem Neststandort im Regeliobiotop meist weit innerhalb einer Entfernung von 100 m bis zum nächsten Trinkwasser entfernt ist. Das junge Flughuhn indessen, zwar ähnlich mobil, hat bis zur nächsten Trinkwasserstelle relativ zu seiner Beweglichkeit — Entfernung, Neststandort—Wasserstelle — und seinem Trinkwasserbedürfnis eine unendlich große Entfernung zurückzulegen. GEORGE l. c. gibt für *Pterocles senegallus* in Marokko Nest-Wasserstellen-Entfernungen zwischen 3—8 km an, sowie eine tägliche Wanderstrecke junggeführter Familien von 200—300 m.

Vor dem Hintergrund dieser Situation wird eine Verhaltensweise beliebiger Art, die den Wassertransport zum Trinken der Jungvögel erlaubt, in ihrer funktionellen Bedeutung für Flughühner sofort einsichtig. Damit ist zumindest im ersten Ansatz hypothetisch der Selektionsdruck gegeben, der dieses Verhaltensmerkmal zur Ausbildung gebracht haben konnte.

Überrascht wäre man jedoch, wenn beim Flußregenpfeifer eine derartige Verhaltensweise auftreten sollte, da zumindest in der angegebenen Situation kein plausibler Selektionsdruck aufzutreten scheint, der eine dem Flughuhn-Wassertransport entsprechende Verhaltensweise hätte hervorbringen sollen. Hinzu kommt, daß Limikolen als Kleintierfresser ihren Trinkwasserbedarf zum größten Teil mit der aufgenommenen Nahrung decken. (vgl. STEGMANN 1969), während Flughühner als Körner- und Samenfresser einen direkten Trinkwasserbedarf haben (CADE & MACLEAN 1967).

Schließt man von einem vorgegebenen Selektionsdruck auf die Wahrscheinlichkeit der Ausbildung einer Verhaltensweise, ist es vorderhand ohne Bedeutung, ob es sich bei dem erwarteten Merkmal in zwei oder mehr Tiergruppen um konvergente oder homologe Verhaltensstrukturen handelt, wie sie hier für den Flußregenpfeifer und Flughühner zu Diskussion stehen. Von großer Bedeutung wird dies aber, wenn ein derartiges Merkmal zur Begründung von Verwandtschaftsverhältnissen, wie von GATTER l. c. versucht, herangezogen wird. In diesem Fall betrachtet man das Merkmal „Wassertransport“ bei Flußregenpfeifer und Flughühnern *synapomorph*, d. h. ein bestimmte Gruppen, und nur diese, charakterisierendes Merkmal

und hieraus ableitbar, ein nur dieser Gruppe gemeinsamer Vorfahre; dies ist die Begründung einer monophyletischen Gruppe (Theorie der Begriffe HENNIG 1966).

a) Die Annahme einer Synapomorphie für den Flußregenpfeifer und die Flughühner würde implizieren, daß der Flußregenpfeifer und die Flughühner untereinander näher verwandt sind, d. h. auf einen später in der Erdgeschichte zurückliegenden, gemeinsamen Vorfahren zurückgehen, als etwa der Flußregenpfeifer und Sandregenpfeifer *Charadrius hiaticula*.

b) Bei Annahme des Merkmals „Wassertransport“ als Synapomorphie nicht nur für den Flußregenpfeifer, sondern für alle heute lebenden *Charadriiformes* und die Flughühner, müßten außer dem Flußregenpfeifer alle übrigen Limikolen dieses Verhaltensmerkmal zurückgebildet haben.

Auch gegen diese Möglichkeit spricht schon aus verfahrenstechnischen Gründen (Annahme der sparsamsten Hypothese, wenn nicht andere Argumente dagegen sprechen) vieles, trotz der bestehenden Möglichkeiten, daß die in Frage stehende Verhaltensweise bei einer Anzahl von Limikolenarten noch unentdeckt, aber dennoch vorhanden sein könnte.

Es ist demnach zusammenzufassen: Der Vergleich der ökologischen Situation macht nicht einmal die Minimalannahme einer möglichen konvergenten Entwicklung eines Merkmals Trinkwassertransport in der Funktion des Jungvogeltränkens für den Flußregenpfeifer wahrscheinlich. Die Folgerungen, die aus einer Synapomorphieannahme welchen Umfanges auch immer, zu ziehen wären, erscheinen eher noch abwegiger. Dieser Tatbestand veranlaßte, die in Frage stehenden Verhaltensweisen bei Flußregenpfeifer und Flughühnern nochmals genauer zu untersuchen.

3. Vergleich der bisherigen Befunde

Zerlegt man das komplexe Verhaltensmerkmal „Wassertransport“ in Teilelemente und charakterisiert diese vergleichend für den Flußregenpfeifer und die Flughühner, so ergibt sich folgende Tabelle:

Dieser Vergleich offenbart eine große Unterschiedlichkeit des Wassertransportverhaltens“ in beiden Gruppen, d. h. es wird hier schon ersichtlich, daß es sich um zwei verschiedene Verhaltensweisen handelt, die nicht gleichgesetzt werden können. Die Tabellenbefunde sollen im weiteren noch kurz besprochen und hinsichtlich ihrer Konsequenz auf die Ausgangshypothese — „Wassertransport“ als Verwandtschaftskriterium für die engeren Beziehungen von Limikolen und Flughühnern — besprochen werden.

Tabelle: Vergleich des Wassertransportverhaltens“ bei:
 Flußregenpfeifer *Charadrius dubius*
 Little Ringed Plover

1. Männchen und Weibchen zeigen die Verhaltensweise.
 Male and female show the same behaviour.
2. Die Verhaltensweise tritt unregelmäßig, nur bei sehr hohen Außentemperaturen, d. h. während der Mittagsstunden heißer Tage auf.
 The behaviour is exhibited erratically, only by very high temperatures, that is, during the midday hours of hot days.
3. Bei der „Wasseraufnahme“ zeigt sich der Vogel hastig erregt und rennt ungerichtet im Wasser umher.
 When „Taking-in“ water the bird appears hurried and excited and runs about aimlessly in the water.
4. Beim Durchrennen des Wassers mit abgestelltem Bauchgefieder werden die Einzelfedern der mit dem Wasser in Berührung kommenden Gefiederteile der Unterseite so stark benetzt, daß sie ihre typische Eigenform sowie den Formzusammenhang mit ihren Nachbarfedern verlieren.
 When running through the water with erected belly feathers, the individual feathers of the underside are so saturated with water that they lose their typical original form, as well as formcohesion with their neighbouring feathers.
5. Die Einzelfedern der potentiell wasseraufnehmenden Gefiederpartien zeigen für diese Funktion keine speziellen morphologischen Strukturen.
 The individual feathers of the plumage potentially suitable for taking in water, show no special morphological structure for this function.
6. Das Gefieder wird außerhalb des Wassers, auf dem Weg zu den Jungen wieder angelegt.
 Out of the water, plumage is again compressed on the way back to the young.
7. Der Jungvogel steckt den Kopf in das wieder abgespreizte Gefieder des über ihm stehenden Altvogels.
 The young bird sticks its head into the re-erected plumage of the adult bird standing over it.
8. Der Altvogel zeigt hierbei die normale Huderstellung.
 The adult bird takes up the normal brooding posture for this.
9. Der Altvogel zeigt zwischen dem Einnässen des Bauchgefieders und der Huderstellung über dem Jungvogel keine spezialisierte Verhaltensweise.
 The adult bird, between the wetting of the belly feathers and the brooding posture over the young bird, does not show any specific behaviour.

Table: Comparison of "transport of - water" behaviour in
Flughühner *Pterocles* spcs.
Sandgrouse

- 1' Nur das Männchen zeigt die Verhaltensweise.
Only the male shows this behaviour.
- 2'. Das Verhalten tritt regelmäßig zu bestimmten, nicht den heißesten Stunden des Tages auf.
The behaviour is exhibited regularly at certain, but not the hottest, hours of the day.
- 3' Die Wasseraufnahme erfolgt regelmäßig, ohne Hast, durch gerichtetes Trappeln bis in bauch- und brusttiefes Wasser, Einknicken in den Tarso-metatarsal-Gelenken und eventuell mehrmalige Auf-ab-Bewegungen.
Water is taken up regularly, without haste, by the bird tripping steadily into belly- and breast-deep water, bending in the tarso-metatarsal joints and possibly repeating up- and-down movements.
- 4' Die wassertragenden Partien des Bauchgefieders werden bei der Wasseraufnahme unter Wasser als Funktionsganzes abgestellt. Die Einzel-federn behalten ihre funktionsnotwendige Eigenform und den Zusammenhalt mit ihren Nachbarfedern.
The parts of the water-carrying belly plumage are erected as a functional unity during water-absorption under water. The individual feathers keep their typical functional structure and coherence with their neighbouring feathers.
- 5'. Die Einzelfedern der wasseraufnehmenden Federpartien sind hochgradig morphologisch spezialisiert.
The individual feathers of the water-absorbing parts are morphologically specialised to a high degree.
- 6'. Das Gefieder wird schon unter Wasser wieder angelegt.
The plumage is compressed again while still under water.
- 7'. Der Jungvogel steckt den Kopf in das geschlossene, wasserführende Unterseitengefieder des Männchens.
The young bird sticks its head into the closed water-soaked underpart plumage of the male.
- 8'. Der Altvogel nimmt hierbei eine hochspezialisierte Tränkestellung ein.
For this the parent bird adopts a highly specialised watering posture.
- 9'. Der Altvogel nimmt regelmäßig nach dem Tränken ein ausführliches Sandbad, bevor die Jungen mit einem jetzt wieder trockenen Gefieder von neuem geführt bzw. gehudert werden.
The parent bird regularly takes a lengthy sand bath after watering, before the young are once again lead, respectively brooded with the now dry plumage.

Quellennachweis zur Tabelle: Alle Flußregenpfeifer-Merkmale sind GATTER l. c. entnommen für die Flughühner: CADE & MACLEAN (1967), *Pterocles namaqua* und *Pt. burchelli*; GEORGE l. c., *Pt. senegallus*; sowie eigene Beobachtungen an *Pt. exustus* und *Pt. quadricinctus* Ende April 1971 in Senegal/Westafrika, unveröffentlicht.

4. Diskussion

Flußregenpfeifer *Charadrius dubius*:

Die Teilelemente (3), (4) und (6) (Bezifferung entsprechend der Tabelle), im Zusammenhang mit diesen auch (1), sind charakteristische Elemente der komplexen Verhaltensweise *B a d e n* wie sie bei einer großen Anzahl von Vogelarten unterschiedlichster Verwandtschaftsgruppierungen vorkommt. Sie legen daher die Annahme einer Herkunft aus diesem Funktions- und Motivationsbereich sehr nahe. Die Teilelemente (7) und (8) sind charakteristische Verhaltenselemente der komplexen Verhaltensweise *H u d e r n*, im Zusammenhang mit diesem auch (9). Auch Hudern ist in dieser Form den meisten Vogelgruppen gemeinsam. *B a d e* - und *H u d e r* - Elemente scheinen demnach über Teilelemente (2) zu einer funktionellen Einheit gekoppelt zu sein, die man als kombinierten Merkmalskomplex „*V e r d u n s t u n g s k ü h l e h u d e r n*“ bezeichnen könnte. Die gleiche Verhaltensweise wird noch bei einer ganzen Reihe von Arten zu entdecken sein. Bekannt ist sie vom Kolkraben *Corvus corax* (GWINNER 1965), von der Saatkrähe *Corvus frugilegus* (eigene, unveröffentlichte Beobachtungen) und etwa von der Gattung *Acrocephalus* soweit sie am Neusiedler See vorkommt (KOENIG 1952). Auffällig ist hierbei die große Ähnlichkeit der Teilelemente (2), (3), (6), (7) und (8) innerhalb so unterschiedlicher Verwandtschaftsgruppen. An dieser Stelle ist noch nichts darüber ausgesagt, ob das *V e r d u n s t u n g s k ü h l e h u d e r n* von der Motivation seiner Teilbestandteile *Baden* und *Hudern* unabhängig geworden ist und damit eine unabhängige Funktionseinheit mit eigenen Antriebsqualitäten darstellen würde, d. h. eine Verhaltensweise mit der unmittelbar vorgegebenen Funktion des Jungvogelkühlens bei hoher Außentemperatur; oder ob hier zwar sinnvoll, aber erst mittelbar die Kühlfunktion für die Jungvögel erst dadurch zustande kommt, daß der unmittelbare Auslöser für das Verhalten des Altvogels sein eigenes Kühlungsbedürfnis in der erhöht hitzegefährdeten Nestsituation ist. In diesem Falle dürfte das *V e r d u n s t u n g s k ü h l e h u d e r n* nicht als unabhängige funktionelle Einheit betrachtet werden, sondern wäre aus einer Konfliktsituation zwischen Kühlungsbedürfnis und Hudertrieb des Altvogels unmittelbar hervorgegangen.

Flughühner *Pterocles* spcs.:

Für diese Gruppe steht wohl fest, daß der hier dann mit Recht als „*T r i n k w a s s e r t r a n s p o r t*“ bezeichnete Verhaltenskomplex ein unabhängiges, mit eigenen Antrieben ausgestattetes Verhaltensmerkmal geworden ist. Die stärksten Argumente hierfür sind die jeweils charakteristisch vereinheitlichten (ritualisierten) Bewegungs-

abläufe der Teilverhaltensweisen (1'), (2'), (3'), (4'), (6'), (8') und in Verbindung mit diesen (5') und (9') darstellen.

Es fällt hierbei auf, daß sich die Teilelemente (3) und (4) z.T. nur durch ihre mehr zufällige bzw. mehr regelhaftere Ausprägung in jeweils einer der beiden Gruppen (Flußregenpfeifer vs. Flughühner) unterscheiden und weiter, die Teilelemente (6'), (7'), (8') in Verbindung mit diesen (1'), (2'), (5') und (9') für die Flughühner jeweils als Funktionsspezialisierung der entsprechenden Teilmerkmale beim Flußregenpfeifer verstanden werden können. Dies ließe die Annahme zu, daß der spezialisierte Verhaltenskomplex *Trinkwassertransport* der Flughühner entweder aus einem weniger spezialisierten *Verdunstungskühlehudern* oder aus einem noch weniger spezialisierten, kombinierten *Bade-Huder-Konfliktverhalten* wie oben angedeutet, hervorgegangen ist. Da zumindest letzteres eine sehr weit streuende Verhaltensweise ist, wäre bei einer Ablehnung einer konvergenten oder parallelen Entwicklung dieses Merkmals, dieses als *Symplesiomorphie* (d. h. ein Merkmal, das einem weiteren Kreis taxonomischer Gruppen von einem gemeinsamen Vorfahren überkommen ist, als dem engeren Kreis taxonomischer Gruppen innerhalb dessen dieses Merkmal für eine Argumentation von Verwandtschaftsverhältnissen benützt werden soll) aufzufassen und damit auch in diesem Zusammenhang völlig ungeeignet für irgendeine Verwandtschaftsfeststellung. Es ist demnach festzuhalten: Es gibt kein Merkmal „Wassertransport“ welches für Regenpfeifer und Flughühner als synapomorph (s. o.) gegeben wäre. Es handelt sich vielmehr um ein beim Flußregenpfeifer sowie bei den Flughühnern morphologisch und funktionell unterschiedlich ausgeprägtes Verhaltensmerkmal, das man im ersteren Fall als *Verdunstungskühlehudern* bzw. im letzteren Falle als *Trinkwassertransport* benennen kann.

Zusammenfassung

GATTER (1971) beschreibt beim Flußregenpfeifer eine Verhaltensweise, die er dem Wassertransportverhalten von Flughühnern *Pterocles* gleichsetzt, um sie als weiteres Verwandtschaftskriterium für eine nähere Zugehörigkeit von Limikolen *Laro-Limicolae* und Flughühnern *Pterocles* gegenüber den Tauben *Columbae* zu verwenden. Hierzu wird festgestellt:

1. Betrachtet man das in Frage stehende Verhaltensmerkmal als Synapomorphie, nur eine solche ist für Verwandtschaftsargumentationen schlüssig, wäre entweder der Flußregenpfeifer *Charadrius dubius* näher zu den Flughühnern *Pterocles* als zu den anderen Regenpfeifern *Charadriiformes* zu stellen, oder alle anderen *Charadriiformes* müßten das Merkmal sekundär verloren haben.

2. Die ökologische Nische des Flußregenpfeifers macht die Evolution eines den Flughühnern entsprechenden Trinkwassertransportverhaltens auch als Konvergenz unwahrscheinlich.

3. Eine genauere Untersuchung dieser Verhaltensweise bei beiden Gruppen erbrachte wesentliche Unterschiede in Form und Funktion (Tabelle).

a) Beim Flußregenpfeifer kann das Einnässen des Bauchgefieders im wesentlichen nur der Kühlung (auch) der Jungvögel dienen. Ähnliches Verhalten zeigen z. B. der Kolkrabe *Corvus corax*, die Saatkrähe *Corvus frugilegus*, Arten der Gattung *Acrocephalus* u. a.

b) Bei Flughühnern dient das Verhalten in hochspezialisierter Form ausschließlich der direkten Trinkwasserversorgung der Jungvögel.

4. Es lassen sich von keiner Seite Argumente finden, die für eine Annahme dieses Merkmales als Synapomorphie sprechen können. Das Merkmal ist daher nicht geeignet als Verwandtschaftskriterium im oben abgesteckten, taxionomischen Rahmen zu dienen.

Summary

Transport-of-water behaviour in the discussion of relationship of Doves *Columbae*, Sandgrouse *Pterocles* and Waders *Laro Limicolae*.

GATTER (1971) describes a pattern of behaviour in Little Ringed Plover, that he regards as equivalent to the transport-of-water behaviour in Sandgrouse *Pterocles*, and uses this as further criterion of relationship for a closer affinity between Waders *Laro-Limicolae* and Sandgrouse *Pterocles*, as against Doves *Columbae*.

To this the following is observed:

1) If the characteristic of behaviour in question is regarded as synapomorphy, only this is decisive for an argumentation of relationship, either Little Ringed Plover *Charadrius dubius* must be placed nearer to Sandgrouse *Pterocles* than to the other Ringed Plovers *Charadriiformes*, or all other *Charadriiformes* must have secondarily lost the characteristic.

2) The ecological niche of Little Ringed Plover makes the evolution of a transport-of-water behaviour as in Sandgrouse, even as convergence, improbable.

3) A more exact investigation of this detail of behaviour in both groups, produced considerable differences in form and function (Table).

a) In Little Ringed Plover the wetting of the belly plumage can primarily only serve to cool the young. Similar behaviour can be observed e. g. in Raven *Corvus corax*, Rook *Corvus frugilegus*, species of the genus *Acrocephalus*.

b) In Sandgrouse, this behaviour serves exclusively, in a highly specialised form, the direct drinking water supply of the young birds.

4) From nowhere can arguments be found to support the assumption that this characteristic is a synapomorphy. The characteristic therefore is not qualified to serve as a criterion of relationship within the limits of the above taxionomic frame.

Literaturverzeichnis

- CADE T. J., & G. L. MACLEAN (1967): Transport of Water by adult Sandgrouse to their young. *The Condor* 69: 323—343.
- GATTER, W. (1971): Wassertransport beim Flußregenpfeifer (*Charadrius dubius*). *Die Vogelwelt* 92: 100—103.
- GEORGE, U. (1969): Über das Tränken der Jungen und andere Lebensäußerungen des Senegal-Flughuhns, *Pterocles senegallus*, in Marokko. *J. Orn.* 110: 181—191.
- GWINNER, E. (1965): Beobachtungen über Nestbau und Brutpflege des Kolk-raben (*Covus corax*) in Gefangenschaft. *J. Orn.* 106: 145—178.
- HENNIG, W. (1966): *Phylogenetic Systematics*. Univ. of Illinois Press, Urbana, Chicago, London.
- KOENIG, O. (1952): Oekologie und Verhalten der Vögel des Neusiedlersee-Schilfgürtels. *J. Orn.* 93: 207—289.
- MEADE-WALDO, E. G. B. (1896): Sand Grouse breeding in captivity. *Zoologist* 1896: 298—299.
- — (1921): Observations on the Sand-grouse. *Bull. B. O. C.* 42: 69—70.
- STEGMANN, B. (1969): Über die systematische Stellung der Tauben und Flughühner. *Zool. Jb. Syst.* 96: 1—51.

Für die Übersetzung der englischen Zusammenfassung danke ich bestens I. Gräfin WESTARP. Herrn Dr. B. LEISLER, Vogelwarte Radolfzell, danke ich für Literaturhinweise.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Volker D o r k a , 74 Tübingen, Zoologisches Institut der Universität

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [12 1](#)

Autor(en)/Author(s): Dorka Volker

Artikel/Article: [Das Verhaltensmerkmal Wassertransport in der Diskussion um die Verwandtschaftsbeziehungen von Tauben Columbae, Flughühnern Pterocles und Limicolen Laro-Limicolae 1-9](#)