

Die Schwanzlänge bei Stelzen *Motacilla*: Beziehungen zu Körpergröße, Lebensraum und Verhalten

Robert Pfeifer, Jutta Stadler und Roland Brandl

Summary

Tail length of wagtails (Genus *Motacilla*):
Correlates with body size, habitat type and behaviour

It was hypothesized that the noisy environment along rivers calls for alternative ways of communication. In birds living near rivers, a long tail and wagging may serve as an optical communication system and thus may support vocal communication. The two species of wagtails (*M. cinerea* and *M. clara*) which live near rivers have indeed longer tails than expected from interspecific allometry across other species of the genus *Motacilla*. However, these two species are closely related. Thus, there are no degrees of freedom for convincing conclusions. Furthermore, there are other hypotheses which may explain the long tail, in particular sexual selection and aerodynamics. We show that the latter may also explain the long tail of certain wagtail species.

Fragestellung

Die Morphologie von Organismen wird durch ihre phylogenetische Verwandtschaft bestimmt. Das ermöglicht es uns letztlich, unbekannte Taxa aufgrund ihrer Morphologie bereits bekannten Gruppen zuzuordnen. Darüber hinaus wird aber die Morphologie vom herrschenden Selektionsregime beeinflusst und entsprechend der Notwendigkeiten innerhalb der vom allgemeinen Bauplan gesetzten Freiheitsgrade modifiziert. Morphologie, Habitatwahl und Verhalten von Tieren stehen daher trotz der phylogenetischen Zwänge zumindest innerhalb von Taxa in einem gewissen Bezug zueinander (WINKLER 1988). Die für die Arten der Gattung *Motacilla* typische Langschwanzigkeit ist so auffallend, dass sie als Bestimmungsmerkmal in praktisch allen ornithologischen Feldführern Erwähnung findet. Die Langschwanzigkeit kennzeichnet unter anderem diesen phylogenetischen Verwandtschafts-

kreis. Über die mögliche funktionale Bedeutung der Langschwanzigkeit liegen bisher nur wenige qualitative und quantitative Untersuchungen vor. Diskutiert wurde die Hypothese, dass der Langschwanzigkeit in der innerartlichen Kommunikation eine gewisse Bedeutung zukommt (HASHMI 1988). An Fließgewässern soll dabei der Schwanz Signalfunktion übernehmen, da durch die Geräuschkulisse die akustische Kommunikation erschwert ist (MARTENS & GEDULDIG 1988). HASHMI (1988) ordnete die vier in Europa vorkommenden *Motacilla*-Arten (Schafstelze, Zitronenstelze, Bachstelze und Gebirgsstelze; wissenschaftliche Namen siehe Tab. 1) in eine Reihe gemäß ihrer Bindung an Fließgewässer. Diese Reihung stand in enger Beziehung mit der relativen Schwanzlänge, wobei mit Zunahme der Bindung an Fließgewässerlebensräume die relative Schwanzlänge ebenfalls zunahm.

Die Deutung, dass diese Zunahme der relativen Schwanzlänge mit der Kommunikation in Verbindung stehen soll, kann aus zwei Gründen nicht überzeugen. Zum einen wurde die relative Schwanzlänge durch Division der Schwanzlänge durch die Flügellänge bestimmt. Morphologische Eigenschaften stehen aber immer in allometrischen Beziehungen zueinander, die nicht notwendigerweise zu einer geometrischen Ähnlichkeit führen müssen (z.B. NIKLAS 1994). Vielmehr ist die korrelierte Veränderung von Form und Größe eher die Regel denn die Ausnahme. Dabei können allein durch Evolution der Körpergröße bizarre morphologische Gebilde entstehen (GOULD 1974). Somit ist aufgrund der Auswertung von HASHMI (1988) *a priori* nicht klar, ob die zunehmende relative Schwanzlänge durch korrelierte Verände-

rungen mit der Körpergröße bedingt oder unabhängig von der Körpergröße ist. Zum anderen hat HASHMI (1988) nur die angesprochene Kommunikationshypothese diskutiert. Alternative Hypothesen sind aber denkbar. In der vorliegenden Mitteilung wollen wir das Problem der relativen Schwanzlänge bei Arten der Gattung *Motacilla* unter folgenden Gesichtspunkten nochmals aufgreifen:

- (1) Welche interspezifische allometrische Beziehung besteht zwischen Schwanzlänge und Körpergröße?
- (2) Besteht eine Beziehung zwischen relativer Schwanzlänge und zunehmender Spezialisierung auf Fließgewässerlebensräume?
- (3) Welche anderen Zusammenhänge zwischen relativer Schwanzlänge, Verhalten und Habitatnutzung sind möglich?

Material und Methoden

Aus folgenden Quellen wurden mittlere Flügel- und Schwanzlängen für einzelne Populationen entnommen: ALI & RIPLEY (1987), BUB (1981), CRAMP (1988), GLUTZ & BAUER (1985), KEITH, URBAN & FRY (1992), MACLACHLAN & LIVERSIDGE (1978), MARTENS & ECK (1995), ROBERTS (1992). War nur der maximale und minimale Wert angegeben, so wurde der Mittelpunkt zwischen diesen verwendet. Insgesamt konnten so für acht Arten Werte gewonnen werden (wissenschaftliche Namen und Probenumfang siehe Tab. 1). Nicht für alle Arten waren nach Geschlechtern getrennte Werte verfügbar. Daten ohne Angaben des Geschlechts wurden zwar in einer Abbildung verwendet (Abb. 1), blieben aber bei statistischen Analysen unberücksichtigt. Für eine interspezifische allometrische Beziehung zwischen Schwanz- und Flügellänge haben wir aus diesen Populationsmittelwerten jeweils einen Artmittel-

wert für Männchen und Weibchen errechnet.

Allometrische Beziehungen werden häufig im doppelt-logarithmischen Koordinatensystem dargestellt, obwohl das nicht immer nötig ist (NICKLAS 1994). Dennoch folgen wir dieser Tradition (siehe z.B. GREEN et al. 2001). Berechnet man für die logarithmierten Daten eine Regressionsgerade, dann kann aus der Steigung die korrelierte relative Veränderung der Schwanzlänge mit der Flügellänge abgeleitet werden. Ist die Steigung gleich eins, dann spricht man von einer isometrischen Beziehung: Die relative Schwanzlänge ändert sich nicht mit der Körpergröße. Bei einer Steigung größer eins würde die relative Schwanzlänge mit der Körpergröße ansteigen, bei einer Steigung kleiner eins aber abnehmen. Für allometrische Beziehungen liefert die übliche Schätzung der Steigung mit der Methode der kleinsten Quadrate einen Wert

(b_{kQ}), der die wahre Steigung unterschätzt (Modell I Regressionen). Wir benutzen hier deshalb als eine mögliche Form der Modell II Regression die "reduced major axis"-Steigung ($b_{rma} = b_{kQ}/r$; r = Korrelationskoeffizient). Bei sehr strengen Beziehungen (r groß) ist der Unterschied zwischen b_{kQ} und b_{rma} unbedeutend, bei Beziehungen mit geringen Korrelationskoeffizient aber beträchtlich. Über den Standardfehler, der für beide Steigungen identisch ist, kann ein Vertrauensbereich geschätzt werden, mit dem der Unterschied der Steigung gegen einen vorgegebenen Wert getestet werden kann (z.B. gegen die Erwartung für eine isometrische Beziehung).

Zur Beschreibung des Verhaltens und der

Habitatnutzung dienten die Angaben in GLUTZ & BAUER (1985) für Schafstelze, Zitronenstelze, Bachstelze und Gebirgsstelze. Dazu wurden einzelne Verhaltenselemente entlang einer Rangskala von eins bis vier vergleichend angeordnet. Eins bedeutet dabei, dass bei der betrachteten Art das Verhaltenselement von allen vier Arten am schwächsten ausgeprägt, vier dagegen, dass es am stärksten ausgeprägt ist. Folgende vier Verhaltenselemente konnten so ausgewertet werden: (1) Bedeutung, Häufigkeit und Höhe des Singfluges, (2) Häufigkeit und Intensität der Flugjagd beim Nahrungserwerb, (3) Nutzung vertikaler Strukturen im Lebensraum, vor allem die Höhe der Singwarten

Tab 1: Übersicht über die Arten der Gattung *Motacilla*, ihre Systematik, Verbreitung und Habitate (GLUTZ & BAUER 1985, ALI & RIPLEY 1987, CRAMP 1988, JAHN 1942, KEITH, URBAN & FRY 1992). Beim Probenumfang notiert die erste Zahl die verfügbare Gesamtzahl von allen Populationsmittelwerten, die zweite Zahl die Anzahl von Populationsmittelwerten für Männchen, die dritte Zahl die für Weibchen. Für Arten ohne Angaben lagen uns keine Daten vor. – *Overview on systematics, distribution and habitat of the species within the genus Motacilla. The last column gives sample sizes of biometric data used during the present study (all populations/males/females).*

Art <i>species</i>	Verbreitung <i>distribution</i>	Lebensraum <i>habitat</i>	Probenumfang <i>sample size</i>
<i>Motacilla alba</i> – Superspezies:			
<i>M. alba</i> – Bachstelze	Paläarktis, Orientalis	offene Landschaften, Siedlungen	34/14/14
<i>M. grandis</i> – Japanstelze	Japan	Kulturlandschaft	
<i>M. maderaspatensis</i> – Mamulastelze	Pakistan, Indien	an Fließ- und Stillgewässern	
<i>M. aguimp</i> – Witwenstelze	tropisches Afrika	offene Landschaften, Siedlungen	3/-/-
<i>Motacilla cinerea</i> – Superspezies:			
<i>M. cinerea</i> – Gebirgsstelze	Paläarktis	Fließgewässer	36/11/11
<i>M. clara</i> – Langschwanzstelze	Süd-, Ostafrika	Fließgewässer	3/-/-
<i>Motacilla flava</i> – Superspezies:			
<i>M. flava</i> – Schafstelze	Paläarktis, Orientalis	Wiesen, Moore, Felder	30/15/10
<i>M. capensis</i> – Kapstelze	Süd-, Ostafrika	offene Landschaften, Siedlungen	3/-/-
<i>M. flaviventris</i> – Madagaskarstelze	Madagaskar	offene Landschaften, Siedlungen	
<i>Motacilla citreola</i> – Zitronenstelze	Zentralasien	Feuchte Wiesen, Steppen	16/8/8

und (4) Höhe des Neststandortes über Grund. Alle vier Elemente charakterisieren

damit die Bedeutung von Bewegungen entlang der vertikalen Raumdimension.

Interspezifische Beziehung zwischen Schwanz- und Flügellänge

In Abb. 1a sind alle verfügbaren Daten für Männchen, Weibchen sowie Populationen ohne Geschlechtsangaben für acht *Motacilla*-Arten aufgetragen. Es zeigt sich, dass die Werte für die meisten Arten anscheinend um eine gemeinsame Allometriebeziehung streuen. Ausgenommen ist die Gebirgsstelze und Langschwanzstelze. Die für Männchen und Weibchen getrennt berechneten interspezifischen Allometrieeraden (Abb 1b und c) haben jeweils eine Steigung größer eins (Tab. 2). Gebirgs- und Langschwanzstelze wurde dabei nicht be-

rücksichtigt. Das bedeutet, dass die relative Schwanzlänge mit der Flügellänge ansteigt. Der Vertrauensbereich um die Steigung ist aber aufgrund des geringen Datenumfanges sehr groß, so dass die Steigung nicht signifikant von einer isometrischen Beziehung abweicht (siehe Tab. 2; Vertrauensbereich der Steigung schließt die Eins mit ein). In Abb. 1b und 1c sind auch die 95 % Vertrauensbänder für eine Vorhersage der Schwanzlängen aus der Flügellänge aufgetragen: Für Männchen und Weibchen weicht die Gebirgsstelze signifikant von der Erwartung aus der interspezifischen Beziehung zwischen Schwanz- und Flügellänge ab: Die Werte liegen entweder auf der Grenze oder fallen außerhalb des Vorhersagebereiches (für die Langschwanzstelze liegen leider keine geschlechtsspezifischen Daten vor). Im Vergleich zu den Aussagen von HASHMI (1988) ergeben sich folgende Schlußfolgerungen:

Tab. 2: Interspezifische allometrische Beziehungen zwischen Schwanz- und Flügellänge bei sechs Arten der Gattung *Motacilla* (siehe Tab. 1). – *Interspecific allometries between tail length and wing length across 6 species of the genus Motacilla.*

	♀♀	♂♂
Modell I Regression		
Steigung	1,37	1,57
Standardfehler	0,357	0,354
Korrelationskoeffizient r	0,887	0,912
Modell II Regression		
Steigung	1,55	1,72
Vertrauensbereich:		
untere Grenze	0,554	0,739
obere Grenze	2,70	2,54

1. Der anscheinende Trend der relativen Zunahme der Schwanzlänge mit zunehmender Bindung an Bäche ist teilweise durch die unterschiedliche Körpergröße bedingt.
2. Nur die beiden an Fließgewässern lebenden Arten zeigen im Vergleich zur Flügellänge deutlich längere Schwänze als die übrigen Arten.

Langschwanzigkeit und Bindung an Fließgewässer

Gebirgs- und Langschwanzstelze leben an Fließgewässern (Tab. 1). Falls das Merkmal Langschwanzigkeit zweimal unabhängig in der Stammesgeschichte beim Übergang zum Lebensraum Fließgewäs-

ser entstanden wäre, hätte man ein weiteres überzeugendes Argument für die adaptive Korrelation von Langschwanzigkeit und Lebensraum. Gebirgs- und Langschwanzstelze werden aber als sehr nah

verwandte Taxa angesehen (VAURIE 1957, HAFFER in GLUTZ & BAUER 1985, SIBLEY & MONROE 1990, Tab. 1). Somit ist die einfachste Erklärung für die Langschwanzigkeit nicht unbedingt die konvergente Anpassung an den Lebensraum, sondern die phylogenetische Verwandtschaft. Damit gibt es keinen Freiheitsgrad für eine funktionelle Interpretation.

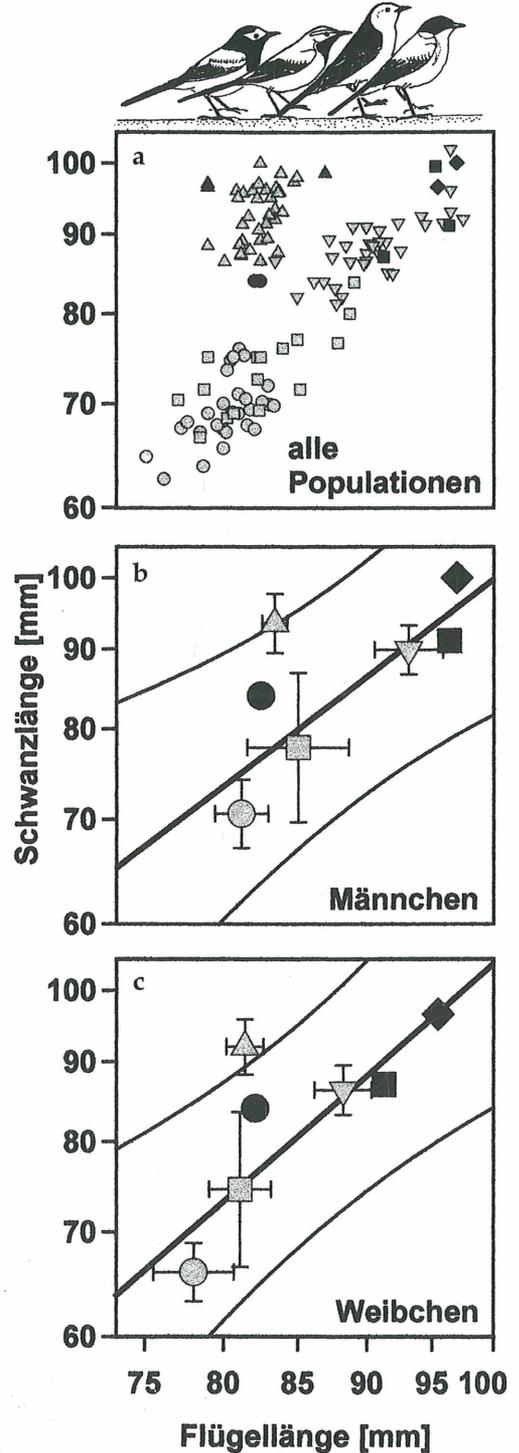
Hypothesen für die Langschwanzigkeit

Trotz des enttäuschenden Befundes, dass mit der verfügbaren Information keine funktionelle Interpretation möglich ist, wollen wir dennoch mögliche Hypothesen zur adaptiven Bedeutung der Langschwanzigkeit kurz kommentieren. Es gibt mindestens drei Hypothesen, welche die Langschwanzigkeit mit zunehmender Bindung an Fließgewässer erklären könnten:

1. Kommunikation
2. Sexuelle Selektion
3. Bedeutung vertikaler Flugbewegungen

Abb. 1a: Beziehung zwischen Schwanz- und Flügelgröße von acht Arten der Gattung *Motacilla*. Auftragung aller Einzelwerte (Männchen, Weibchen und Werte ohne Geschlechtsangabe). b und c: Artmittelwerte mit Standardabweichungen für Männchen und Weibchen. Die Regressionsgerade (Modell I) mit 95 % Vorhersageintervall wurde ohne Gebirgsstelze berechnet. Man beachte, dass für alle drei Auftragungen die Achsen logarithmiert sind. – a) Allometric relationship between tail length and wing length across 8 species of the genus *Motacilla*. The plot gives means of populations extracted from several sources. b) and c): Interspecific allometries for males and females using means across species. The regression line (model I and 95 % prediction interval) was calculated without using the Grey Wagtail.

Symbole – grey symbols: ●: *flava*, ■: *citreola*, ▲: *cinerea*, ▼: *alba*; black symbols: ◆: *maderaspatensis*, ■: *aguimp*, ●: *capensis*, ▲: *clara*.



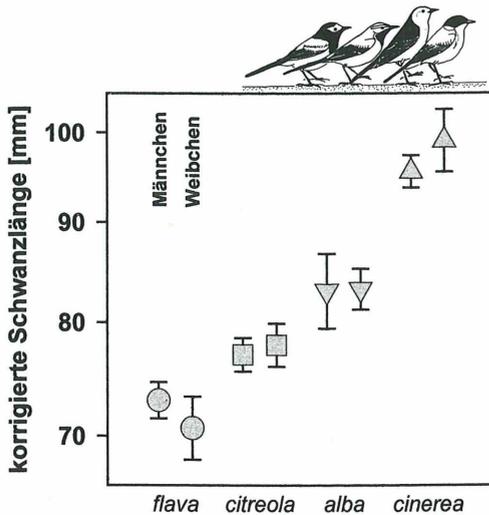


Abb. 2: Geschlechtsdimorphismus bei vier Arten der Gattung *Motacilla*. Angegeben ist der korrigierte Mittelwert für Männchen und Weibchen sowie der dazugehörige Standardfehler. Der Unterschied zwischen den Geschlechtern ist nicht signifikant ($p > 0,3$; generelles lineares Modell nach Berücksichtigung von Flügellänge und Artunterschieden; Geschlecht in Art verschachtelt; y-Achse logarithmiert). – *Sexual dimorphism of tail length within four species of the genus Motacilla. Mean plotted for males and females after correcting for size using intraspecific allometries and species. There is no significant difference between males and females ($p > 0,3$, general linear model using wing length as covariate and species as well as sex as factors; sex nested within species).*

Kommunikation

Wie bereits angesprochen, wurde der lange Schwanz der Gebirgsstelze in Zusammenhang mit dem ausgeprägten Schwanzwippen (ERN 1987, 1989) als Signalgeber interpretiert (HASHMI 1988). Schwanzwippen tritt bei zahlreichen anderen Vogelarten an Fließgewässern auf. Die Deutung der Merkmale Langschwanzigkeit und/oder Schwanzwippen bei nicht näher verwandten Arten als konvergente Anpassung an Fließgewässer übersieht jedoch,

dass sowohl Langschwanzigkeit als auch auffällige Wipp- und Knicksbewegungen nicht zwingend mit dem Vorkommen an Fließgewässern in Zusammenhang stehen (Langschwanzigkeit: Rabenvögel – *Pica*, *Urocissa*, Drosseln – *Copsychus*. Wippen: Eulen – *Athene*, Drosseln – *Oenanthe*, *Luscinia*). Konvergente Anpassungen an Fließgewässer sind wohl eher im akustischen Bereich zu erwarten (z.B. DUBOIS & MARTENS 1984, MARTENS & GEDULDIG 1988). Neuerdings werden Wipp- und Knicksbewegungen auch als an mögliche Beutegreifer gerichtete Signale gedeutet, die anzeigen sollen, welche Fitness ein Individuum besitzt (SPITZNAGEL 1996).

Sexuelle Selektion

Verlängerte Schwanzfedern bei Männchen sind häufig unter dem Druck sexueller Selektion entstanden (z.B. MOELLER 1988, 1989). Sexuelle Selektion beeinflusst daher den Dimorphismus der Geschlechter, da Weibchen die Kondition der Männchen anhand der Qualität bestimmter Merkmale einschätzen. Die Langschwanzigkeit der Gebirgsstelze könnte man dadurch erklären, dass die Bedeutung der sexuellen Selektion mit zunehmender Bindung an Fließgewässer zunimmt. Entsprechend müsste bei der Gebirgs- und Langschwanzstelze ein Geschlechtsdimorphismus in der Schwanzlänge stärker ausgeprägt sein als bei den anderen Arten. Dies ist aber nicht der Fall (Abb. 2). Für die vier europäischen Arten haben wir genügend Material, um den Geschlechtsdimorphismus für die einzelnen Arten zu prüfen. Dazu wurde ein generelles lineares Modell berechnet mit der Flügellänge als Kovariate, der Art als Faktor und dem Geschlecht als weiterem Faktor innerhalb der Art. Wie erwartet haben Kovariate und Art einen signifikanten Einfluß ($p < 0,001$). Es gibt auch keine Interaktion zwischen Art und Kovariate

($p > 0,3$). Das bedeutet, dass die intraspezifische Abhängigkeit zwischen Schwanz- und Flügellänge etwa der gleichen allometrischen Beziehung folgt. Nach Berücksichtigung der Kovariablen und der Art hat der Faktor Geschlecht keinen signifikanten Einfluss mehr ($p > 0,3$). Im Material lässt sich damit kein Geschlechtsdimorphismus in Bezug auf die Schwanzlänge nachweisen, womit die Hypothese der sexuellen Selektion an Wahrscheinlichkeit verliert.

Bedeutung vertikaler Flugbewegungen

Der Schwanz und dessen Länge spielt eine wichtige Rolle in der Aerodynamik (FITZPATRICK 1999). Besonders für vertikale Flugbewegung ist ein langer Schwanz von Vorteil (THOMAS & BALMFORD 1995). Ein Vergleich von Verhaltensmerkmalen und

Habitatnutzung bei Schaf-, Zitronen-, Bach- und Gebirgsstelze weist in diese Richtung. Die Gebirgsstelze besiedelt nicht nur die am stärksten gegliederten Lebensräume, sondern nutzt diese auch am stärksten in der vertikalen Raumdimension. Beim Nahrungserwerb sowie beim Sexualverhalten stehen Flugaktivitäten im Vordergrund. So fängt die Gebirgsstelze Insekten am häufigsten in der Luft und auch der Singflug ist bei dieser Art besonders wichtig (GLUTZ & BAUER 1985, Tab. 3). Ziehende Gebirgsstelzen haben den am stärksten, Schafstelzen den am schwächsten ausgeprägten Wellenflug (GATTER 2000). Eine überzeugende Überprüfung dieser Hypothese ist experimentell möglich: Eine Verkürzung der Schwanzfedern von Gebirgsstelzen sollte mit einer entsprechenden Änderung des Verhaltens einhergehen, wie dies z.B. RIEHM (1970) für die Schwanzmeise *Aegithalos caudatus* gezeigt hat.

Resümee

Die einleitenden Fragestellungen können wie folgt beantwortet werden:

(1) Die relative Schwanzlänge innerhalb der Gattung *Motacilla* ist von der Flügellänge abhängig. Aus dem Rahmen fallen die an Fließgewässer gebundenen Arten Gebirgsstelze und Lang-

schwanzstelze, die einen im Vergleich deutlich längeren Schwanz aufweisen. (2) Da Gebirgs- und Langschwanzstelze nahe verwandte Taxa darstellen, bleibt offen, ob diese Langschwanzigkeit eine konvergente Anpassung an Fließgewässer ist.

Tab. 3: Bedeutung der Bewegung in der vertikalen Raumdimension für vier Arten der Gattung *Motacilla*. 1=geringste Bedeutung, 4=höchste Bedeutung im zwischenartlichen Vergleich. – Importance of the vertical dimension for four species of the genus *Motacilla*. The behavioural elements were ranked across species from 1 = low to 4 = high significance.

	<i>alba</i>	<i>cinerea</i>	<i>citreola</i>	<i>flava</i>
Flugaktivität beim Nahrungserwerb	3	4	1	2
Bedeutung des Singfluges	1	4	2	3
Höhe der Singwarte über Grund	3	4	2	1
Höhe des Neststandortes über Grund	4	3	1	2
Mittelwert	2,8	3,8	1,5	2

(3) Eine weitere Hypothese zur Erklärung der Langschwänzigkeit ist der aerodynamische Zusammenhang zwischen der Schwanzlänge und der Nutzung des Lebensraumes in der vertikalen Raumdimension.

Letztlich kann aber auf die Frage, ob der lange Schwanz der Gebirgsstelze primär als Signalgeber entstanden ist und die Art sekundär den Lebensraum in der vertikalen Dimension nutzt oder ob der Lebensraum andere Flugbewegungen erzwingt und der Schwanz dann erst als Signalgeber nutzbar wurde, keine abschließende Antwort gegeben werden. Vielleicht bie-

ten Untersuchungen an der Kapstelze einen Ansatzpunkt. Die wenigen uns verfügbaren Daten zeigen, dass diese Art von allen in die interspezifische Regression einbezogenen Arten am stärksten von der allgemeinen Beziehung abweicht, d.h. einen vergleichsweise langen Schwanz besitzt. Ob die Langschwänzigkeit etwas mit der Nutzung der vertikalen Raumdimension zu tun hat, sollte durch Verhaltensbeobachtungen im natürlichen Habitat nachprüfbar sein.

Danksagung: Für erste Literaturrecherchen zu einer früheren Fassung des Manuskriptes danken wir H. Stickroth.

Literatur

- ALI, S. & S. D. RIPLEY (1987): Compact handbook of the birds of India and Pakistan. Oxford University Press, Delhi, Oxford, New York.
- BUB, H. (1981): Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel. 2. Teil: Stelzen, Pieper und Würger. Neue Brehm Bücherei 545. Ziemsen-Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.
- CRAMP, S (ed., 1988): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. V: Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford University Press, Oxford, New York.
- DUBOIS, A. & J. MARTENS (1984): A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. J. Orn. 125: 455-463.
- ERN, H. (1987): Konvergentes umweltbezogenes Verhalten bei Bachvögeln. Beitr. z. Vogelkde. 10: 271-275.
- (1989): Konvergente Verhaltensmuster bei bachbewohnenden Vogelarten. Ökol. Vögel 11: 201-207.
- GATTER, W. (2000): Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- FITZPATRICK, S. (1999): Tail length in birds in relation to tail shape, general flight ecology and sexual selection. J. Evol. Biol. 12: 49-60.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 10: Passeriformes (1. Teil). Aula Verlag, Wiesbaden.
- GOULD, S. J. (1974): The origin and function of "bizarre" structures: antler size and skull size in the "Irish elk", *Megaloceros giganteus*. Evolution 28: 191-220.
- GREEN, A. J., J. FIGUEROLA & R. KING (2001): Comparing interspecific and intraspecific allometry in the Anatidae. J. Ornithol. 142: 321-334.
- HASHMI, D. (1988): Zur möglichen Funktion und Konvergenz wippender Körperbewegungen bei Vögeln. J. Ornithol. 129: 463-466.
- JAHN, H. (1942): Zur Oekologie und Biologie der Vögel Japans. J. Orn. 90, Sonderheft.
- KEITH, S., E. K. URBAN & C. H. FRY (1992): The birds of Africa. Vol. IV. Academic Press, London.
- MACLACHLAN, G. R. & R. LIVERSIDGE (1978): Robert's birds of South Africa. Trustees of the John Voelcker Bird Book Fund, Kapstadt.
- MARTENS, J. & G. GEDULDIG (1988): Acoustic adaptations of birds living close to Himalayan torrents. Current Topics in Avian Biology, Proc. Int. 100. DO-G, Bonn: 123-131.
- MARTENS, J. & S. ECK (1995): Towards an ornithology of the Himalayas: systematics, ecology and vocalizations of Nepal birds. Bonn. Zool. Monogr. 38.

- MOELLER, A. P. (1988): Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640-642.
- (1989): Viability costs of male tail ornaments in a swallow. *Nature* 339: 132-135.
- NIKLAS, K. J. (1994) Plant allometry. The scaling of form and process. The University of Chicago Press, Chicago und London.
- RIEHM, H. (1970): Ökologie und Verhalten der Schwanzmeise *Aegithalos caudatus*. *Zool. Jb. Syst.* 97: 338-400.
- ROBERTS, T. J. (1992): The birds of Pakistan. Vol. 2: Passeriformes. Oxford University Press, Oxford, New York, Delhi.
- SIBLEY, C. G. & B. L. MONROE (1990): Distribution and taxonomy of the birds of the world. Yale University Press, New Haven, London.
- SPITZNAGEL, A. (1996): Why Dippers dip – on the adaptive significance of fitness-signalling and predator-pursuit deterring in birds. *Zool. Anz.* 235: 89-99.
- THOMAS, A. L. R. & A. BALMFORD (1995): How natural selection shapes birds' tails. *Amer. Natur.* 146: 848-868.
- VAURIE, C. (1957): Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 25. Motacillidae: the Genus *Motacilla*. *Am Mus. Nov.* 1852: 1-16.
- WINKLER, H. (1988): Verhalten als Mittler zwischen Morphologie und Habitat. Current Topics in Avian Biology, Proc. Int. 100. DO-G, Bonn: 345-350.

Robert Pfeifer, Dilchertstr. 8, D-95444 Bayreuth

Jutta Stadler, UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH,
Sektion Biozönoseforschung, Theodor-Lieser-Str. 4, D-06120 Halle

Roland Brandl, Philipps-Universität Marburg,
AG Allgemeine Ökologie und Tierökologie, Karl-von-Frisch-Str., D-35043 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [40 2-3](#)

Autor(en)/Author(s): Pfeifer Robert, Stadler Jutta, Brandl Roland

Artikel/Article: [Die Schwanzlänge bei Stelzen Motacilla: Beziehungen zu Körpergröße, Lebensraum und Verhalten 173-181](#)