

EGRETТА

VOGELKUNDLICHE NACHRICHTEN AUS ÖSTERREICH

Herausgegeben von der Österreichischen Gesellschaft für Vogelkunde, Wien I, Burgring 7

20. JAHRGANG

1977

HEFT 1

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell

Die ökologische Bedeutung der Lokomotion mitteleuropäischer Schwirle (*Locustella*)*

Von Bernd Leisler (Radolfzell)

1. Einleitung

Die relative Bedeutung von Unterschieden in Habitatswahl, Verhalten und Morphologie für die ökologische Isolation von Vogelarten ist bei einzelnen Familien verschieden. Die Zweigsänger (Sylviiden), für die eine räumliche Trennung durch Wahl unterschiedlicher Habitate im selben Gebiet typisch ist, sind morphologisch konservativ (Karr & James, 1975). Innerhalb der Familie haben die einzelnen Gattungen getrennte Lebensraumausschnitte erobert, und innerhalb der Gattungen zeigen wiederum die einzelnen Arten eine präzise Habitataufteilung ohne große Überlappungen. Viele Arten der großen Sylviidengattungen, wie etwa *Cisticola*, *Phylloscopus*, *Sylvia* oder *Acrocephalus*, lassen sich meist nach bestimmten Habitatgradienten (z. B. zunehmender Vegetationshöhe oder -dichte, abnehmender Feuchtigkeit) in einer Reihe anordnen (Gaston, 1974; Leisler, 1975; Cody & Walter, 1976). Die Schwirle, die Gattung *Locustella*, haben sich den Bereich der feuchten Wiesen- und Gebüschvegetation erschlossen. Hier kommen sie am häufigsten mit Vertretern der beiden anderen Sylviidengattungen *Acrocephalus* (Rohrsänger) und *Sylvia* (Grasmücken) in Kontakt. Allerdings bewohnen die Schwirle — wie kleine Rallen — mehr die weiche und dichte Bodenvegetation. Schon die alten Schwirl-Kenner haben auf die Konvergenzen von Rallen und Schwirlen hingewiesen und zur Erforschung der drei heimischen „Schwirrsänger“ Feld- (*Locustella naevia*), Rohr- (*L. luscinioides*) und Schlagschwirl (*L. fluviatilis*) aufgerufen. So schrieb A. v. Homeyer 1885: „Die Herren Österreicher sind besonders dazu berufen, da in ihrem schönen Lande alle drei Species zusammen vorkommen.“

In der vorliegenden Arbeit werden Verhaltensweisen und morphologische Strukturen beschrieben, die die Besetzung eines neuen Lebensraum-

* Erweiterte Fassung eines auf der 87. Jahresversammlung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft in Wien gehaltenen Vortrages.

ausschnittes ermöglichten und zur Bildung einer Gattung führten. Deshalb wird hier mehr das Gemeinsame der Gattung *Locustella* als „ökologische Grundeinheit“ (Illies, 1970) im Vordergrund stehen. In einer zweiten Arbeit werde ich mehr die zwischenartlichen Unterschiede der drei untersuchten Arten betrachten.

2. Material und Methode

Um zu sehen, worin die Anpassungsfunktionen von Verhaltensweisen und Körperstrukturen liegen, wurden Beobachtungen zu Ökologie und Verhalten der drei Arten (Feld-, Rohr- und Schlagschwirl) gemacht. In einer Kombination von Freiland- und Laboruntersuchungen wurden sie ergänzt durch Untersuchungen im künstlich geänderten Habitat.

Freilanduntersuchungen: Die drei Arten beobachtete ich in möglichst vielen Phasen ihres Brutlebens. Nestbeobachtungen gelangen mir beim Feldschwirl am Bodensee, beim Rohrschwirl am Neusiedler See. Den Schlagschwirl beobachtete ich in seinem Brutgebiet im östlichen Österreich.

Um zu Aussagen über die Habitatgestalt zu kommen, habe ich in den Lebensräumen der drei Arten folgende Vegetationsstrukturen gemessen: a) die durchschnittliche Höhe des Gesamtbestandes der von den Vögeln genutzten Vegetationsstrukturen (z. B. Singwarten, Nahrungssuchstationen usw.), b) die „effektive Höhe“ des für die Schwirle wichtigen untersten Vegetationshorizonts (vorjähriges Pflanzenmaterial, Knickschicht usw.) nach der Methode von Wiens (1969), c) die horizontale Vegetationsdichte in den Vegetationsprofilen nach der Methode von Cody („half covered board method“, Cody & Walter, 1976 und Cody, mündl.). Biometrische Daten an gefangenen *Locustella*-, *Acrocephalus*- und *Sylvia*-arten sammelte ich in den Marchauen (Niederösterreich), am Neusiedler See (Burgenland) und am Bodensee.

Laboruntersuchungen: Als Versuchsvogel hielt ich acht diesjährige Feldschwirle, fünf Rohrschwirle (zwei adulte, drei diesjährige) und drei diesjährige Schlagschwirle in Gefangenschaft. Die Diesjährigen, gefangen als gerade selbständige Jungvögel (Ende Juli/Anfang August), wurden im Gegensatz zu den Altvögeln ausgesprochen zahm. Im Freiland sind Schwirle nie über längere Zeit in Bewegung zu beobachten. Erst die Haltung der Vögel in einer mit Sumpflvegetation und Gebüsch abwechslungsreich bepflanzten Voliere (4,0 × 3,25 × 2,8 m) verschaffte mir eine gute Vorstellung über die artspezifischen Bewegungsweisen und Körperhaltungen.

Zur Erfassung der hier und im Freiland beobachteten Laufunterschiede habe ich je zwei Exemplare jeder Art in einer Vitrine in Standardsituationen mit Zeitlupe (64 Bilder/sec, 16 mm) gefilmt. Detaillierte Auswertungen folgen in einer späteren Arbeit. Weitere Laufeigenschaften, z. B. Schrittbreite und Winkel der Einwärtsdrehung der Füße, habe ich durch Anfertigung von Laufspuren erfaßt: Zwei Käfige, die in verschie-

dener Weise kombinierbar waren, wurden dazu mit einer Schleuse und einem Laufkäfig verbunden (Abb. 1 b). In die Schleuse konnte ein Stempelkissen, in den Laufkäfig konnten Papierstreifen eingeschoben werden. Der Käfig ist über 3 m lang, so daß mehr oder weniger natürliche Bewegungsabläufe zu erwarten und gleichzeitige Zeitmessungen möglich waren. Die Auswertung der Laufspuren wird auf Seite 7 ff. erläutert. Um allgemeine Unterschiede in der Bewegung „zu Fuß“ der drei Arten zu untersuchen, wurden Versuche mit einem Hindernis gemacht (Abb. 1 a). Bei allen Versuchen habe ich nur Vögel einer vergleichbaren Altersgruppe (Diesjährige) verwendet. Allgemein waren die innerartlichen individuellen Unterschiede in den Laufeigenschaften der Versuchsvögel gering. Da die Bewegungsweisen stark von der Stimmung des Vogels abhängen (fühlt sich z. B. ein Vogel unsicher, steigt der Hüpfanteil), war darauf zu achten, daß sich die Versuchstiere vor den Registrierungen über mehrere Wochen gut in die Käfige eingewöhnt hatten.

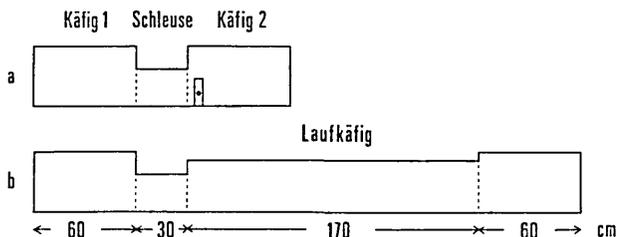


Abb. 1: Längsschnitt durch die Versuchskäfige.

- Anordnung der Versuche mit einem Hindernis. In Käfig 2 ist die Hürde eingezeichnet.
- Anordnung zur Herstellung von Laufspuren. In die Schleuse wird ein Stempelkissen eingeschoben. Der Laufkäfig wird mit Papierstreifen ausgelegt.

Für die morphologischen Untersuchungen stand mir folgendes Material zur Verfügung: Biometrische Daten von Fänglingen (Umfang des Materials siehe Leisler, 1975), Skelette von je 11 Feld- und Schlagschwirlen und 20 Rohrschwirlen und Rupfungen von je 12 Feld- und Schlagschwirlen und 17 Rohrschwirlen. Als Vergleichsmaterial der anderen berücksichtigten Gattungen verwendete ich je 10 Skelette von Altvögeln der fünf mitteleuropäischen Grasmücken- und der sechs mitteleuropäischen Rohrsänger-Arten (Seggenrohrsänger: 3 Exemplare).

Als Maß für die Körpergröße zog ich bei den Fänglingsdaten das Gewicht heran, bei den Skelettuntersuchungen ein „Körpermaß“. Das „Körpermaß“ (K) ist durch $(\text{Sternumlänge} + \text{Beckenlänge} + \text{Coracoidlänge}) \times (\text{Sternbreite} + \text{Beckenbreite}) \times \text{Crista sterni-Höhe}$ gegeben und ist ein brauchbares Maß der Rumpfröße (Hoerschelmann, 1966; Stork, 1968; Rüger, 1972). Für den größenunabhängigen Vergleich wurden

Längenmaße durch die Kubikwurzel des Gewichts bzw. des Körpermaßes dividiert (A m a d o n, 1943).

Abkürzungen: Im weiteren benutze ich folgende Abkürzungen: L = *Locustella*, Ln = *L. naevia* Feldschwirl, Ll = *L. luscinioides* Rohrschwirl, Lf = *L. fluviatilis* Schlagschwirl, A = *Acrocephalus*, Aa = *A. arundinaceus* Drosselrohrsänger, Ap = *A. palustris* Sumpfrohrsänger, As = *A. scirpaceus* Teichrohrsänger, Am = *A. melanopogon* Mariskensänger, Asch = *A. schoenobaenus* Schilfrohrsänger, Apa = *A. paludicola* Seggenrohrsänger, S = *Sylvia*, Sa = *S. atricapilla* Mönchsgrasmücke, Sb = *S. borin* Gartengrasmücke, Sco = *S. communis* Dorngrasmücke, Scu = *S. curruca* Klappergrasmücke, Sn = *S. nisoria* Sperbergrasmücke.

Dank sagung: Bei der Besorgung der Versuchsvögel unterstützten mich die Herren J. Beckert und W. Friedrich. Herr K. Wüstenberg zeigte viel Geduld bei der Anfertigung der Filme und half mir bei den Vegetationsmessungen. Herr Dr. H. Winkler besorgte die Hauptkomponentenanalyse. Er und die Professoren Cody und Walter ermöglichten mir die Durchsicht im Druck befindlicher Arbeiten. Ihnen allen sei für ihre Hilfe herzlich gedankt. Der Burgenländischen und Niederösterreichischen Landesregierung danke ich für Fang- und Sammelgenehmigungen.

3. Lebensräume

Die Habitatsansprüche der drei Arten habe ich bereits in einer früheren Arbeit (1975) summarisch charakterisiert; ich gebe hier nochmals eine kurze Beschreibung:

Feldschwirl (Ln): Er bewohnt eine Vielzahl von Habitaten, die stets nur eine geringe Vertikalerstreckung zeigen (durchschnittliche Höhe des Gesamtbestandes 1,40 m), aber eine Unterschicht von mindestens 20 cm und sperrige Singwarten bieten müssen. Vegetationsprofile zeigen, daß die untersten Schichten am dichtesten ausgebildet sind.

Rohrschwirl (Ll): Diese Art findet sich in recht unterschiedlichen Röhrertypen mittlerer Höhe (Bestandshöhe 2,35 m). Bedingungen für ihr Vorkommen sind eine sehr dichte Knickschicht und wenigstens geringe Überflutung. Von den drei Arten ist bei dieser die unterste Vegetationsschicht am dichtesten ausgebildet. Ihre „effektive Höhe“ beträgt 47 cm.

Schlagschwirl (Lf): Ein Profil durch den Lebensraum des Schlagschwirls ergibt eine größere Vertikalerstreckung (Gesamtbestand 4,30 m) und eine deutliche Mehrstufigkeit der Vegetation, das heißt die einzelnen Strata sind unterschiedlich dicht ausgebildet. Die Krautschicht („effektive Höhe“ der Hochstauden, 115 cm) ist dichter als die Bodenschicht. In der Buschschicht (Weiden, Erlen) werden vereinzelt Höhen von 14 m, in der Baumschicht (Pappeln, Robinien) Höhen von 24 m erreicht. Diese Vegetationsstrukturen sind aber nur von mittelbarer Bedeutung (siehe Leisler, 1975).

Obwohl die bevorzugten Habitate der drei Arten differieren, ergeben sich doch Überlappungen in den Habitatsansprüchen, am stärksten zwischen Feld- und Rohrschwirl (Leisler, 1975). Ein weiterer Faktor, der mögliche Konkurrenz verringern dürfte, ist die unterschiedliche Körpergröße. Die kleinste Art, der Feldschwirl, besiedelt die niedrigste Vegetation mit den kleinsten Lücken, die größte Art, der Schlagschwirl, die höchste Vegetation. Der Rohrschwirl nimmt eine Mittelstellung ein. Die Zunahme der Körpergröße in der Artenreihe ist mehr oder weniger kontinuierlich und beträgt etwa drei Gramm.

4. Lokomotion und Funktionsmorphologie

In diesem Teil der Arbeit werden zunächst die Bewegungsweisen analysiert, dann erfolgt eine funktionsmorphologische Untersuchung der Bewegungsapparate Bein und Flügel. Beide Ergebnisse werden schließlich mit den ökologischen Daten verglichen.

4.1. Hinterextremität

4.1.1. Bewegung

Wo und wie bewegen sich die drei Arten in ihren Lebensräumen „zu Fuß“? Feld- und Schlagschwirl laufen überwiegend am Boden. Der Rohrschwirl hüpfet und klettert höher im Halmgewirr.

Versuche mit einem Hindernis: Mit einem Hindernis wurde geprüft, welche Bewegungsweisen für die einzelnen Arten typisch sind. Eine waagrechte Stange wurde in unterschiedlicher Höhe befestigt. Sie mußte von den Vögeln passiert werden, wenn sie von einem Käfigteil in den anderen wollten (Abb. 1a). Protokolliert wurde, wie diese Hürde genommen wurde. Dabei bestehen folgende Möglichkeiten: 1. ein Übersteigen (ohne Berührung des Hindernisses), 2. Überspringen bzw. -schreiten mit Aufsetzen eines Fußes (Abb. 2), 3. ein beidbeiniges Auf- und Abspringen und 4. ein Unterkriechen bzw. -laufen (Abb. 3). Gelegentlich kommt auch ein Überspringen der Hürde aus dem Stand vor. In jeder Versuchssituation (unterschiedliche Hindernishöhen) wurde jeder Vogel so lange beobachtet, bis in einer der vier unterschiedenen Kategorien 50 Läufe erreicht waren. Die Hindernishöhe wurde nicht kontinuierlich, sondern zufällig geändert. In den Abbildungen 4 bis 7 sind die Ergebnisse (Mittelwerte von je drei Exemplaren jeder Art) dargestellt. Ein grober Vergleich zeigt, daß sich Feld- und Schlagschwirl in ihrer Bewegungsart ähneln und der Rohrschwirl sich anders fortbewegt.

„Übersteigen“ und Überspringen (Abb. 4): Der Schlagschwirl übersteigt niedrige Hindernisse am häufigsten. Obwohl der Rohrschwirl kleiner ist, tendiert er zu dieser Bewegungsart auch bei hohen Hindernissen. Er überspringt auch die höchsten Hindernisse aus dem Stand (Pfeile).

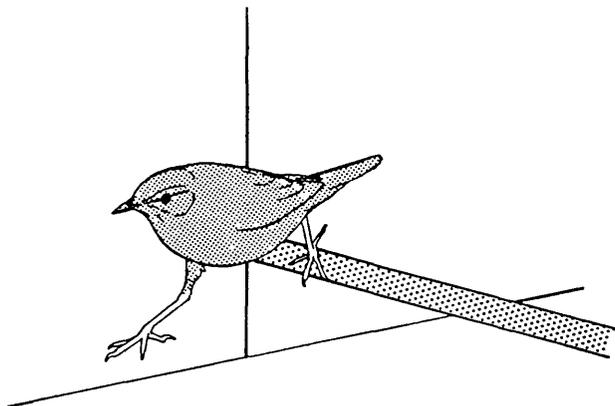


Abb. 2: Versuche mit einem Hindernis: „Überspringen mit Aufsetzen eines Fußes“.

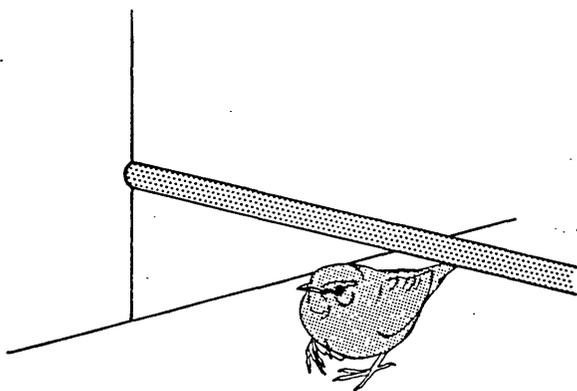


Abb. 3: Versuche mit einem Hindernis: „Unterkriechen“.

„Überspringen mit Aufsetzen eines Fußes“ (Abb. 5). Es ist bei allen drei Arten die häufigste Bewegungsform, um niedrige Hindernisse zu überwinden. Der Rohrschwirl bewegt sich auf diese Weise seltener als die anderen beiden Spezies. Mit zunehmender Hindernishöhe wird das „Überspringen mit Aufsetzen eines Fußes“ vom

„Unterkriechen“ (Abb. 6) abgelöst. Feld- und Schlagschwirl beginnen Hindernisse früher zu unterkriechen als der Rohrschwirl, der Feldschwirl beginnt damit schon bei einer Hindernishöhe von 3,5 cm, der Schlagschwirl, obwohl die größte Art, schon bei 4,5 cm. Unterkrochen wird erstmals in mehr als der Hälfte der getesteten Läufe beim Feldschwirl bei 5 cm, beim Schlagschwirl bei 5,5 cm, beim Rohrschwirl bei 7 cm.

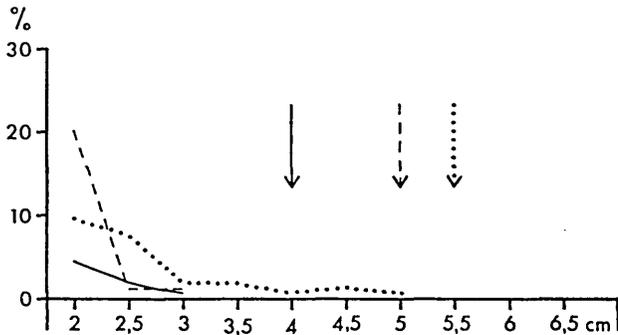


Abb. 4: Prozentualer Anteil des „Übersteigens“ bei der Bewältigung verschiedener Hindernishöhen. Durchgezogen: Feldschwirl (Ln), gestrichelt: Schlagschwirl (Lf), gepunktet: Rohrschwirl (Li). Pfeile geben die maximale, aus dem Stand übersprungene Hindernishöhe an.

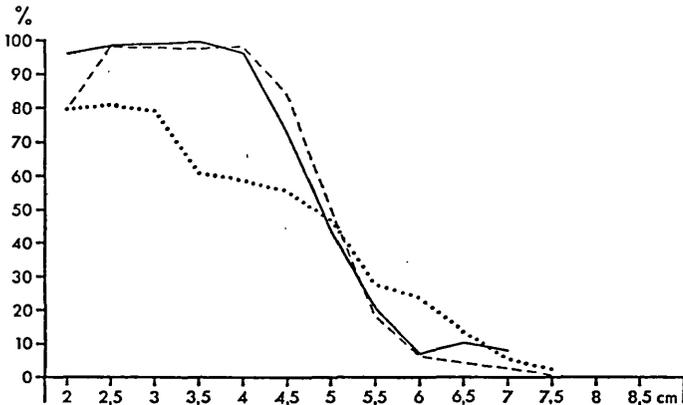


Abb. 5: Prozentualer Anteil des „Überspringens mit Aufsetzen eines Fußes“ bei der Bewältigung verschiedener Hindernishöhen. Symbole wie in Abb. 4.

„Beidbeiniges Auf- und Abhüpfen“ (Abb. 7). Bei allen Hindernishöhen benutzt der Rohrschwirl diese Bewegungsweise häufiger als die beiden anderen Gattungsvertreter. Im mittleren Höhenbereich der Hindernisse bewegt er sich so in mehr als der Hälfte der Fälle. Der Schlagschwirl neigt am wenigsten zum Hüpfen. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich Feld- und Schlagschwirl durch die Tendenz, Hindernisse zu unterkriechen, als „Schleicher“ ausweisen. Durch seine große Sprungfreudigkeit ist der Rohrschwirl als mehr hüpfende Form gekennzeichnet.

Laufspuren: Die Laufspuren wurden in folgender Weise ausgewertet (siehe Abb. 8): Die Zehenabdrücke wurden zu ihrem Schnittpunkt

verlängert. Die Schrittlänge ergibt sich aus dem Abstand der Füße der jeweiligen Seite (links durchgezogen, rechts gestrichelt). Die Schrittbreite ist das Lot vom Fußmittelpunkt auf die Schrittgerade des anderen Beines (Abb. 9). Die Verschränkung der Füße zueinander, das heißt die Einwärtsdrehung der Füße wird bestimmt durch den Winkel zwischen der Schrittgeraden und der Verlängerung der Mittelzehe durch den Fußmittelpunkt (siehe Abb. 8). Dieser Winkel ist positiv, wenn er lateral der Schrittgeraden liegt. Er ist negativ, wenn er medial der Schrittgeraden fällt, und nimmt den Wert 0 an, wenn die Verlängerung der Mittelzehe in die Schrittgerade fällt.

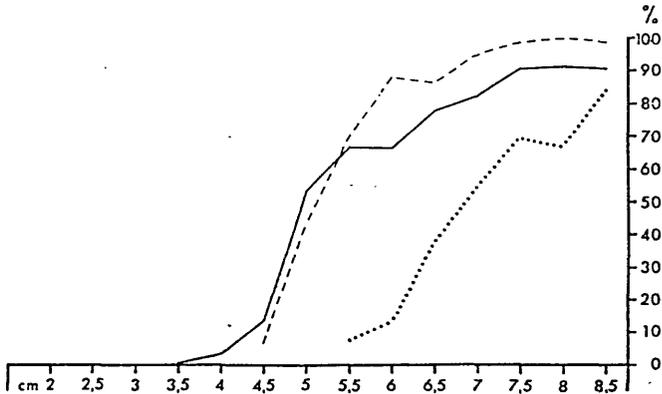


Abb. 6: Prozentualer Anteil des „Unterbiegens“ bei der Bewältigung verschiedener Hindernishöhen. Symbole wie in Abb. 4.

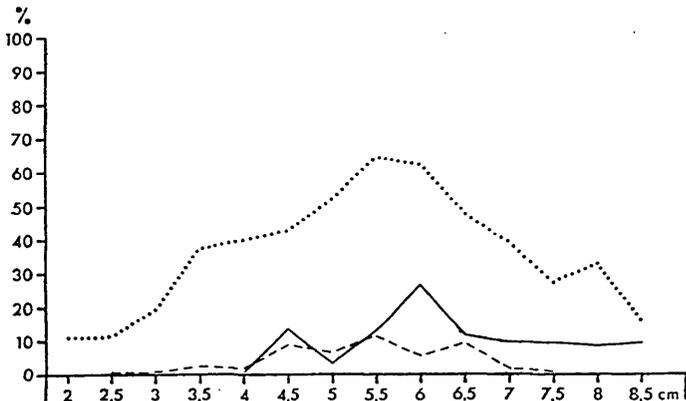


Abb. 7: Prozentualer Anteil des „Beidbeinigen Auf- und Abhüpfens“ (Ordinate) bei der Bewältigung verschiedener Hindernishöhen (Abszisse). Symbole wie in Abb. 4.

In geraden Läufen der drei Arten (siehe Abb. 9) wurden die drei Parameter Schrittlänge, -breite, -winkel gemessen. Zeitmessungen haben ergeben, daß die Laufgeschwindigkeit positiv mit der Schrittfrequenz korreliert, das heißt, eine höhere Geschwindigkeit wird durch eine schnellere Schrittfolge erreicht und weniger durch eine Vergrößerung der Schrittlänge (ähnlich wie bei Limikolen, Wortmann, 1972). Da die Schrittlänge weitgehend unabhängig von der Geschwindigkeit ist, können die Vögel zum Beispiel schnell laufen und dabei je nach Bodenverhältnissen kleine oder große Schritte machen. Auch Schrittbreite und Winkel der Einwärtsdrehung der Füße sind innerartlich weitgehend unabhängig von der Geschwindigkeit (in Vorbereitung).

Eine Vorzugsgeschwindigkeit wie bei manchen Limikolenarten (Wortmann, 1972) konnte ich bei den Schwirlen nicht feststellen, doch läuft der Rohrschwirl schneller als die beiden anderen Arten. Als Bezugsbasis für einen zwischenartlichen Vergleich habe ich deshalb eine „arttypische Normalgeschwindigkeit“ ermittelt. Dazu wurden die artspezifischen Geschwindigkeitsbereiche abgegrenzt und Läufe aus einem normalen, mittleren Bereich — bei zügigem Gehen — ausgewählt. Die Kenntnis der Normalgeschwindigkeit erwarb ich mir durch Zeitmessungen von Vögeln, die sich im Laufkäfig in einer künstlichen bzw. in der Voliere in einer künstlichen Umgebung fortbewegten. Am schnellsten läuft der Rohrschwirl (siehe Tab. 1). Feld- und Schlagschwirl laufen langsamer, unterscheiden sich untereinander aber kaum. Folgende Unterschiede lassen sich feststellen. Nicht die größte Art, sondern die schnellste, der mittelgroße Rohrschwirl, zeigt die größte Schrittlänge. Die größte Streuung ist ein Hinweis auf die Ungleichmäßigkeit seiner Fortbewegung (hoher Hüpfanteil). Bedeutende Unterschiede ergeben sich in der Schrittbreite. Feld- und Schlagschwirl laufen engspurig, der Rohrschwirl ausgesprochen breitspurig. Große Winkel finden sich beim Feldschwirl, das heißt, er dreht die Füße stark einwärts. Überraschend klein ist der Winkel beim Schlagschwirl verglichen mit den anderen Arten. Möglicherweise bedingt durch die stärkere Überkreuzung der Beine und die größere Standfläche. Absolut wie relativ besitzt diese Art die größte Fußspanne (Leisler, 1975).

Tab. 1: Charakteristika repräsentativer Läufe eines Feld- (Ln), Rohr- (Ll) und Schlagschwirls (Lf) („arttypische Normalgeschwindigkeit“).

		Ln	Ll	Lf
Läufe		11	8	7
Schritte		234	241	221
Geschw.	cm/sec	13,0	19,4	14,2
Schrittfrequenz	S/sec	2,9	4,0	3,1
Schrittlänge	mm	93,5 ± 7,8	101,7 ± 18,3	94,6 ± 7,2
Schrittbreite	mm	3,0 ± 4,4	17,7 ± 3,6	2,1 ± 4,4
Winkel	°	17,7 ± 6,8	16,2 ± 9,5	8,7 ± 6,6

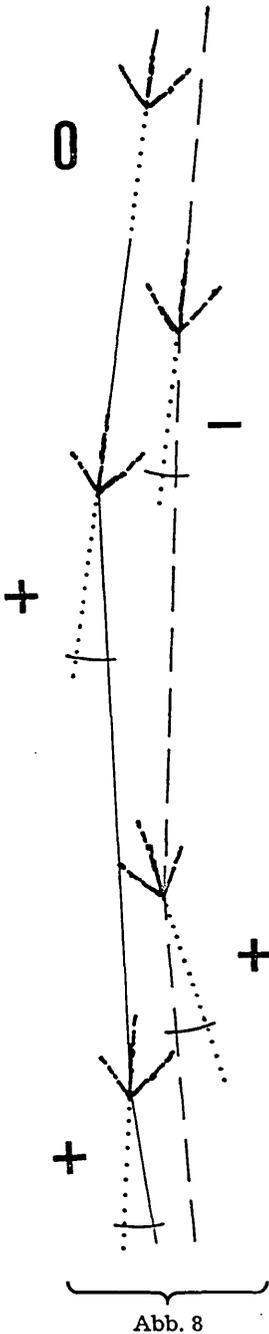


Abb. 8

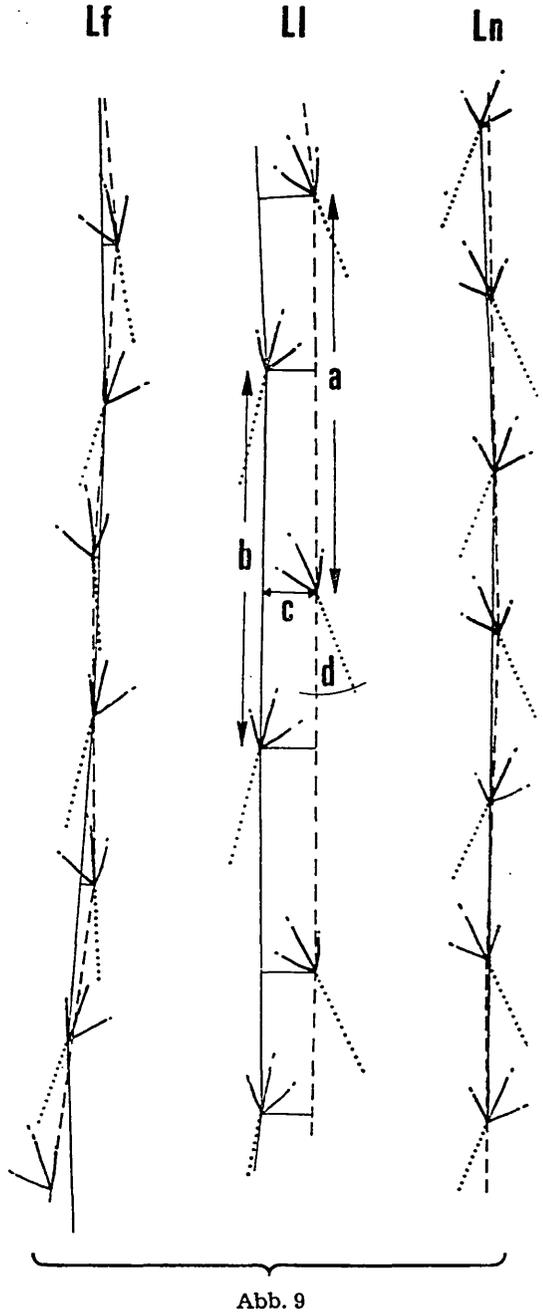


Abb. 9

Als weitere Bezugsbasis wurden Läufe gleicher Geschwindigkeit gewählt (siehe Tab. 2). Dabei war darauf zu achten, daß die gewählte Geschwindigkeit nicht für die eine Art eine Normalgeschwindigkeit darstellt, für die anderen aber eine extreme Situation; deshalb wurden Läufe aus einem Überlappungsbereich aller drei Arten gewählt. 17,3 cm/sec liegen für den Rohrschwirl im Normalbereich, für den Schlagschwirl an der Grenze von zügig und schneller, Fortbewegung für den Feldschwirl bereits im schnellen Bereich. Auch in dieser Situation bleiben die wesentlichen zwischenartigen Unterschiede in Schrittbreite und Winkel gleich, doch muß die kleinste Art die längsten Schritte machen.

Tab. 2: Charakteristika repräsentativer Läufe eines Feld- (Ld), Rohr- (Ll) und Schlagschwirls (Lf) (gleiche Geschwindigkeit).

		Ln	Ll	Lf
Läufe		7	9	6
Schritte		154	276	178
Geschw.	cm/sec	17,3	17,3	17,3
Schrittfrequenz	S/sec	3,7	3,7	3,6
Schrittlänge	mm	98,7 ± 7,0	97,6 ± 19,5	98,15 ± 6,6
Schrittbreite	mm	1,7 ± 4,9	17,5 ± 3,4	1,4 ± 4,2
Winkel	°	18,4 ± 6,7	16,9 ± 10,7	10,5 ± 7,1

Wie aus Abb. 9 ersichtlich ist, setzen Feld- und Schlagschwirl bei der Schwerpunktverlagerung jeweils ein Bein in die Medianebene des Körpers. Das ermöglicht eine geradlinige Vorwärtsbewegung am Boden und extreme Kriechstellungen bzw. ein langsames Schleichen, weil das Körpergewicht am Standbein lange ausbalanciert werden kann. Dadurch und durch die große Neigung, Hindernisse zu unterkriechen, erweisen sich die beiden Arten als ausgesprochene Läufer auf dem Boden. Durch seine Sprungfreudigkeit und die Breitspurigkeit weist sich der Rohrschwirl als mehr hüpfender und kletternder Bewohner des Halmdickichts aus. Die Bewegungsweisen der drei Arten sind sehr fein auf die Struktur ihrer Habitate abgestimmt. Der Rohrschwirl durchkriecht und klettert die höhe-

Abb. 8: Winkel der Einwärtsdrehung der Füße. Schrittlänge des linken Beines durchgezogen, des rechten Beines gestrichelt. Verlängerung der Mittelzehe durch den Fußmittelpunkt punktiert. Der Winkel kann positiv, negativ oder 0 sein. Weitere Erklärungen im Text.

Abb. 9: Typische Laufspuren eines Schlag- (Lf), Rohr- (Ll) und Feldschwirls (Ln).

- Schrittlänge des rechten Beines (strichliert),
- Schrittlänge des linken Beines (durchgezogen),
- Schrittbreite,
- Winkel (punktiert).

ren Lagen des überschwemmten, sehr dichten Pflanzendickichts. Feld- und Schlagschwirl laufen mehr am Boden und benutzen dabei oft natürliche Pfade (Wodzicki, 1853; v. Homeyer, 1885; Lindner, 1896; Naumann, 1905; Heinroth & Heinroth, 1926; Fournes, 1930; Walpole-Bond, 1934, 1934; Voous, 1962; Horvath, 1963; Henry, 1972).

4.1.2. Morphologie

Feine zwischenartige Unterschiede in der Fußmorphologie habe ich bereits früher herausgearbeitet (1975). Für das Skelettsystem soll dies später erfolgen. Hier werden Skelettmerkmale der Hinterextremität behandelt, die den Konstruktionstyp „Schwirl“ charakterisieren. Sie werden mit Baueigentümlichkeiten der ökologisch nahestehenden Gattungen *Sylvia* und *Acrocephalus* verglichen. Bei der Korrelation von Morphologie und Funktion stütze ich mich hauptsächlich auf die Arbeiten von Stolpe (1932) und Rüggeberg (1960).

Beingelenke: Filmaufnahmen und Volierenbeobachtungen zeigen eine erstaunliche Beweglichkeit in den Beingelenken der Schwirle. Sie fällt besonders bei Wendungen am Boden oder beim dreidimensionalen Richtungswechsel der Beine beim Durchschlüpfen der Vegetation auf. Verglichen mit anderen Vogelgruppen haben Singvögel eine hohe Rotationsfreiheit in den Beingelenken, speziell im Kniegelenk (Stolpe, 1932). Die besonders große Freiheit in den Beingelenken der Schwirle möchte ich am Beispiel des Kniegelenks darstellen. Als Vergleichsgruppen wurden Vertreter der sich überwiegend hüpfend fortbewegenden Grasmücken gewählt.

Abb. 10 vergleicht die proximalen Tibiotarsusköpfe der drei Schwirle mit denen etwa gleich großer *Sylvia*-Arten (Schlagschwirl—Mönchsgrasmücke, Rohrschwirl—Dorngrasmücke, Feldschwirl—Klappergrasmücke). Bei den Schwirlen ist eine ausgedehntere Gelenkfläche und eine schwache Ausbildung der Crista patellaris feststellbar. Der Winkel zwischen der Gelenkfläche des Tibiotarsus und der Basis der Crista patellaris ist bei ihnen

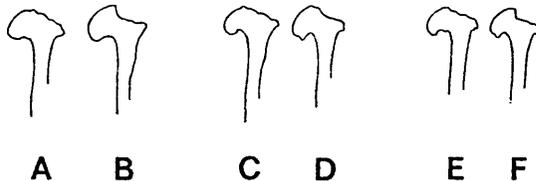


Abb. 10: Proximale Tibiotarsusköpfe von *Locustella*- und *Sylvia*-Arten von medial.

A = Schlagschwirl (Lf), B = Mönchsgrasmücke (Sa), C = Rohrschwirl (Ll), D = Dorngrasmücke (Sco), E = Feldschwirl (Ln), F = Klappergrasmücke (Scu). Beachte die Ausbildung der Crista patellaris und den sich zwischen Gelenkflächen und Crista patellaris ergebenden Winkel.

stumpf, bei den Grasmücken beträgt er dagegen etwa 90 Grad (stumpfer ist er nur bei der stärker schlüpfenden Dorngrasmücke). Dieser Winkel ist entscheidend für die maximal mögliche Exkursion der Tibia (Streckung gegenüber dem Femur) und die Rotation (Sigmund, 1959). Bei den hüpfenden Grasmücken arbeitet das Kniegelenk mehr scharnierartig. Größere Exkursion und Rotation ermöglichen den *Locustella*-Arten extreme Bewegungen bei Wendungen und beim Schlüpfen. Zu entsprechenden Ergebnissen kam Sigmund (1959) bei Untersuchungen an Rallen. In der Reihe Bläbhuhn — Teichhuhn — Wasserralle wird der Winkel immer stumpfer (und die Crista kleiner), wodurch sich die Beweglichkeit im Kniegelenk erhöht.

Beinlänge: Weitere Anpassungen im Skelett finden sich in Beinlänge und -proportionierung. Die gewichtsunabhängigen Beinlängen der drei Gattungen (Tab. 3), das ist die Summe der drei Beinsegmente Femur,

Tab. 3: Relative Beinlänge

$$(\text{Femur} + \text{Tibiotarsus} + \text{Tarsometatarsus}) / \sqrt[3]{\text{Körpermaß}}$$

der mitteleuropäischen Schwirl-, Rohrsänger- und Grasmückenarten.

<i>Locustella</i> (3 Arten)	4,29
<i>Acrocephalus</i> (6 Arten)	4,62
<i>Sylvia</i> (5 Arten)	4,10

$p < 0,01$ für die Unterschiede dieser Mittel

Tibiotarsus und Tarsometatarsus, sind signifikant verschieden (H-Test von Kruskal & Wallis). Die relative Beinlänge ist bei Läufern in der Vogelwelt sehr uneinheitlich ausgebildet. Der allgemeinen Tendenz, daß Läufer insgesamt längere Beine haben sollen als andere Bewegungstypen (Engels, 1938; Berger, 1952; Palmgren, 1937; Stresemann, 1934; Miller, 1937; Hudson, 1948), folgen bei den Sperlingsvögeln nur die Fringilliden (Rüggeberg, 1960). Wie bei anderen laufenden Sperlingsvögeln (*Toxostoma*, Engels, 1940; *Seiurus*, Osterhaus, 1962; Eaton et al., 1963) sind die Beine der Schwirle aber keineswegs besonders lang, sondern zeigen eine mittlere Länge. Bei den Hüpfern sind die Beine entweder besonders lang (*Acrocephalus*) oder kurz (*Sylvia*). Dieser Unterschied reflektiert sowohl Erfordernisse der verschiedenen Lokomotionsweisen wie damit korrelierte adaptive Strategien bei der Ausnutzung der Lücken in den Lebensräumen der drei Gattungen. Nach theoretischen Überlegungen postulieren Winkler & Bock (1976), daß es für Vögel ohne Stützwanz an Vertikalhalmen am günstigsten sein müßte, lange, stark beugbare Beine zu besitzen. Das ist bei den Rohrsängern der Fall. Die große Beinlänge ermöglicht ihnen aber gleichzeitig beim Insektenfang durch Körperstreckung aus dem Klammersitz große Reichweiten. Grasmücken, die mehr auf Ästen hüpfen und mehr Blätter abklauben, erreichen

geringere Weiten. Schwirle erzielen bei der Nahrungssuche am Boden durch Aufrichten des Körpers (Durchstrecken der Beine und Strecken des Halses) mittlere Weiten (solche Körperhaltungen spielen bei ihnen auch als Ausdrucksverhalten eine große Rolle).

Beinproportionen: Nach Palmgren (1937) soll bei Hüpfern in der Proportionierung der relativen Längen von Oberschenkel und Lauf direkte Proportionalität, bei Läufern umgekehrte Proportionalität bestehen. Bei Läufern sind kurze Femora mit langen Tarsen verbunden oder lange Femora mit kurzen Tarsen. Rüggeberg (1960) schränkt diese Regel ein. Er findet, daß auch die bestspezialisierten Läufer unter den Singvögeln sich keineswegs durch besondere Beinproportionen auszeichnen. Bei den von mir untersuchten Gattungen ist der Lauf stets länger als der Oberschenkel (Abb. 11). Zwischen den beiden Beinsegmenten lassen sich folgende Proportionierungen feststellen: bei den Hüpfern (*Sylvia*) weitgehend direkte Proportionalität — kurzes Femur, relativ kurzer Tarsus; bei den hüpfenden Vertikalklammerern (*Acrocephalus*) eine ausgeprägte Stelzbeinproportionierung — kurzes Femur, lange Tarsen; bei den Läufern (*Locustella*) eine umgekehrte Proportionalität — relativ langes Femur, relativ kurzer Lauf. Der Seggenrohrsänger, der bewegungsmäßig zwischen *Acrocephalus* und *Locustella* steht (Leisler, 1975), nimmt eine Mittelstellung ein.

Um weitere Beziehungen der Merkmale des Beckengürtels und seiner Anhänge aufzudecken, wurde eine Hauptkomponentenanalyse gemacht. Dabei wurden fünf Merkmale berücksichtigt (Beckenbreite, Beckenlänge, Länge von Femur, Tibiotarsus, Tarsometatarsus, Abb. 12).

Der sich ergebende Faktor I ist mit den drei Beinsegmenten hoch positiv korreliert, ferner positiv mit der Beckenlänge und negativ mit der

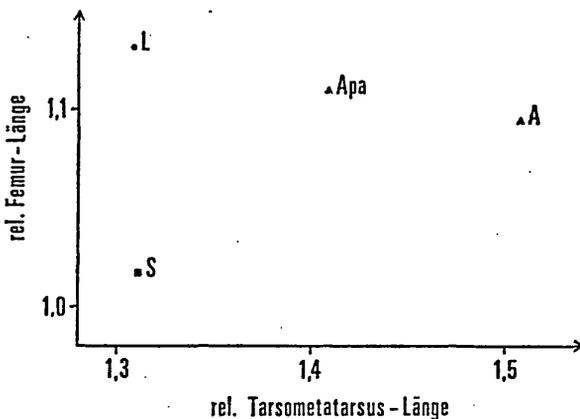


Abb. 11: Beziehung zwischen relativer Oberschenkel- (Femur-) und Lauf- (Tarsometatarsus-) Länge. Punkt = L = *Locustella* (3 Arten), Quadrat = S = *Sylvia* (5 Arten), Dreieck = A = *Acrocephalus* (5 Arten), Apa = Seggenrohrsänger.

Beckenbreite. Eine Zunahme des Faktors entspricht einer Zunahme der Beinlänge und einer Verschmälerung des Beckens. Dieser Faktor kann funktionsmorphologisch eindeutig als „Vertikalkletterfaktor“ interpretiert werden. Faktor II hat nur mehr wenige herausstechende Merkmalskorrelationen, so eine positive mit der Beckenlänge. Schwach positiv ist die Oberschenkellänge, schwach negativ die Lauflänge korreliert. Funktionsmorphologisch läßt sich Faktor II noch nicht voll verstehen. Die reziproke Ausbildung von Oberschenkel und Lauf sowie lange Becken finden sich, wie zuvor gezeigt, bei einigen Läufern unter den Singvögeln, und eine stärkere Verkürzung des Tarsus gegenüber einer geringeren Verkürzung des Oberschenkels ist für viele baumbewohnenden Passerers kennzeichnend (P r o m p t o v, 1956).

Zunächst fällt auf, daß sich die Gattungen nach Merkmalen des hinteren Bewegungsapparates deutlich trennen, das heißt, die Gattungen haben sich in der Fortbewegungsweise unterschiedlich eingemischt. Wie Abb. 12 lehrt, gruppieren sich die Schwirle besonders dicht. Unter den Rohrsängern zeigen die einfarbigen (Drossel-, Sumpf- und besonders Teichrohrsänger) Vertikalkletteranpassungen, die gestreiften (Mariskensänger, Seggenrohrsänger und besonders Schilfrohrsänger) sind weniger spezialisiert. Unter den Grasmücken gibt es zwei Gruppen, die man als extreme Hüpfen auf waagrechten Zweigen (Garten- und Mönchsgrasmücke) und mehr schlüpfende Formen (Klapper-, Dorn- und Sperbergrasmücke) charakterisieren könnte. Bei den Schwirln zeigt der Rohrschwirl größere Beziehungen zu den Rohrsängern, der Feldschwirl steht den Schlüpfen näher, extremer Läufer ist der Schlagschwirl.

Wie bei Vögeln allgemein sind auch bei Singvögeln Laufanpassungen auf verschiedenen phylogenetischen Wegen erfolgt. Wo aus Gruppen spe-

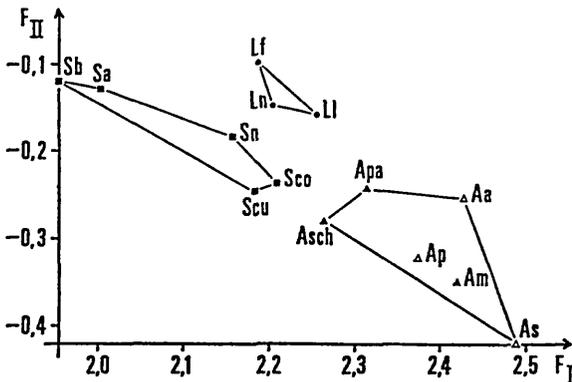


Abb. 12: Hauptkomponentenanalyse von 5 Merkmalen des hinteren Bewegungsapparates. Korrelationen des Faktors I (F I) bzw. des Faktors II (F II) siehe Text. Punkte: *Locustella*-Arten, Quadrate: *Sylvia*-Arten, gefüllte Dreiecke: gestreifte *Acrocephalus*-Arten, offene Dreiecke: einfarbige *Acrocephalus*-Arten. Weitere Abkürzungen vgl. Kapitel Abkürzungen.

zialisierter Baum- oder Gebüschbewohner einzelne Vertreter zum Bodenleben übergegangen sind, konnten die allgemein geforderten Anpassungsmerkmale für Laufen (große Beinlänge, Verkürzung der proximalen und Verlängerung der distalen Segmente) häufig nicht gefunden werden (*Seurus*, Parulidae, Osterhaus, 1962; Eaton et al., 1963; *Toxostoma*, Mimidae, Engels, 1940; *Pipilo*, Emberizidae, Davis, 1957; *Locustella*, Sylviidae). Offensichtlich konnte der Bauplan der Ausgangsformen nur umgekehrt, durch Verlängerung der proximalen und Verkürzung der distalen Segmente so geändert werden, daß für Laufen geeignete Proportionen entstanden.

4.2. Vorderextremität

In ihren Lebensräumen fliegen Rohr- und Schlagschwirl sehr selten und zeigen dann einen geradlinigen Flug. Etwas flugfreudiger und wendiger ist der Feldschwirl (z. B. Rutledge, 1955). Der Flug der einzelnen Arten wurde noch nicht näher untersucht. Eine einfache Beschreibung und funktionelle Deutung der Flugapparatur soll Rückschlüsse auf die Ökologie erlauben. Eine vorangegangene morphologische Bearbeitung ermöglicht nämlich oft, gezielte Fragestellungen für direkte Beobachtungen auszuwerten (Hoerschelmann, 1970).

In Abb. 13 sind die normierten (größenunabhängigen) Mittelwerte der Flügel- und Schwanzlänge der mitteleuropäischen — also ziehenden — Rohrsänger-, Grasmücken- und Schwirlarten gegeneinander aufgetragen. In der Flügelänge liegen die Schwirle im unteren Bereich der Gruppe, in der Schwanzlänge im mittleren.

Setzt man die Flügelänge mit dem Gewicht in Beziehung (Abb. 14), nach der Methode von Hartmann (1961) und Gaston (1974), zeigt

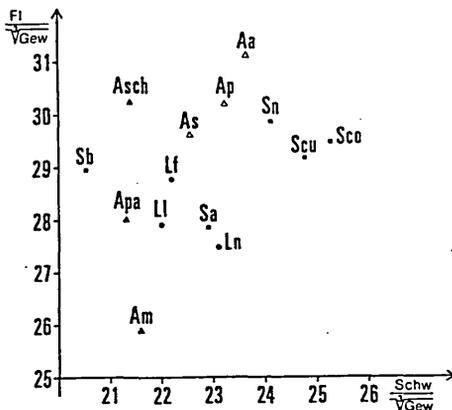


Abb. 13: Beziehung zwischen relativer Flügel- und relativer Schwanzlänge mitteleuropäischer *Locustella*-, *Sylvia*- und *Acrocephalus*-Arten. Symbole wie in Abb. 12.

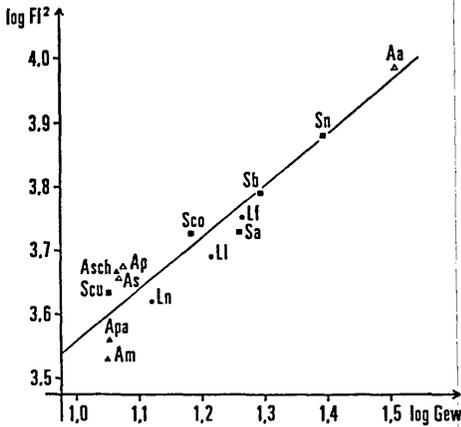


Abb. 14: Beziehung zwischen log. Flügelänge² zu log. Gewicht. Eingezeichnet die reduzierte Hauptachse. Symbole wie in Abb. 12.

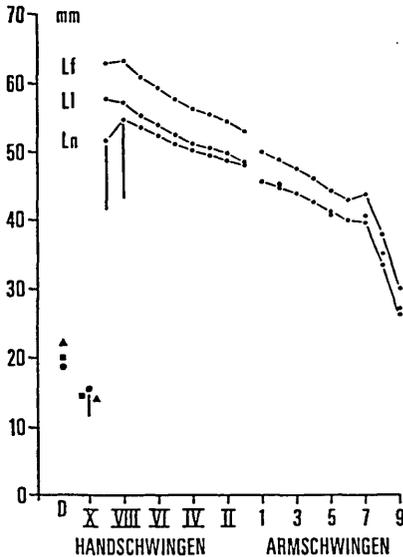


Abb. 15: Absolute Länge der aus dem Verband gelösten Handschwingen (I—X), Armschwingen (1—9) und der längsten Daumenfittich- (Alula-) Feder (D) von Schlag- (Lf), Rohr- (Ll) und Feldschwirl (Ln). Länge der Handschwinge X und der Alula durch Symbole markiert. Dreieck: Lf, Quadrat: Ll, Punkt: Ln. Senkrechte Striche: Länge der Einschnitte in den Handschwingen VIII, IX und X.

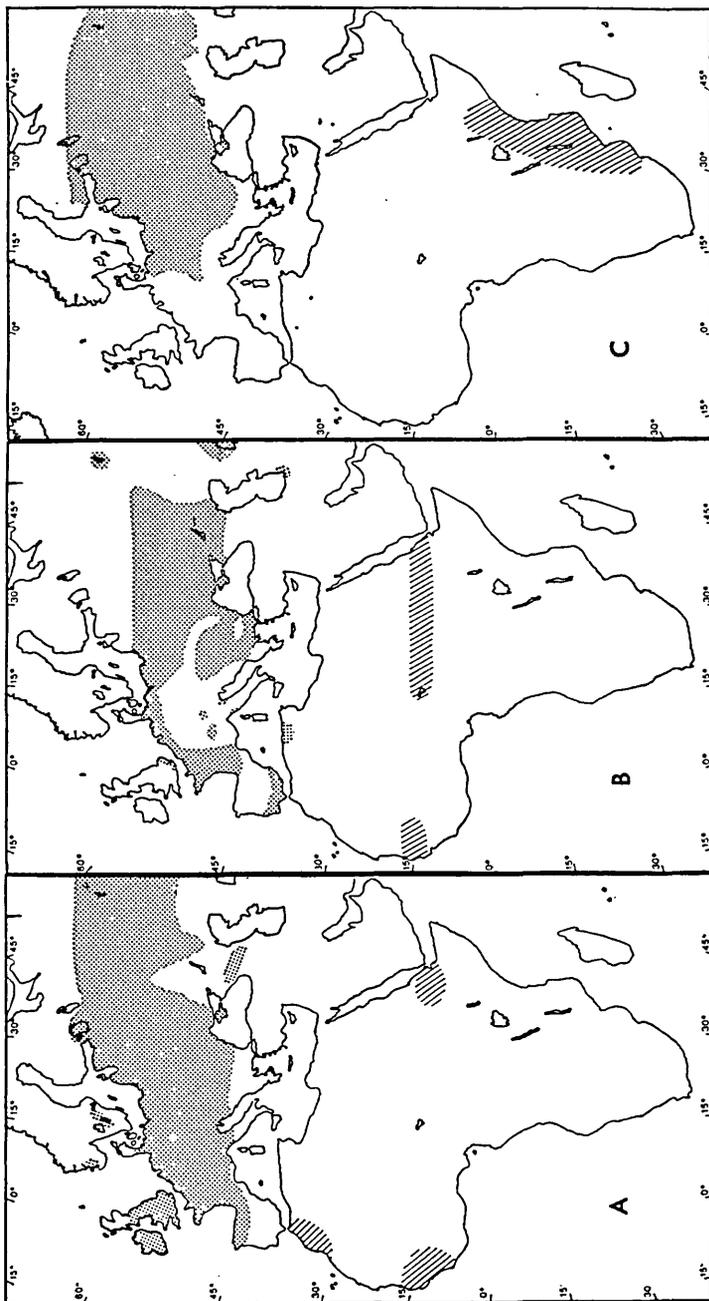


Abb. 16: Lage von Brutgebiet (punktiert) und Winterquartier (schraffiert) von Feld- (A), Rohr- (B) und Schlag-
schwirl (C) nach Ash (1973); Field (1973); Frey (1970); Dementiew & Gladkow (1954); Kasparek
(1975); Moreau (1972); Peterson, Mountfort & Hollom (1976); Thévenot & Thouy (1974) und
Zink (1973).

sich, daß die Schwirle dem allgemeinen Trend folgen. Dagegen haben die Grasmücken und Rohrsänger Arten mit langen (und spitzen) und kurzen (runden) Flügeln entwickelt. Da alle Arten ziehen, spiegeln sich in diesen Unterschieden in gewissem Grade Anpassungen an die verschiedenen Habitate wider — die bei *Locustella* fehlen.

Eine multiple Regressionsanalyse derselben Daten deutet darauf hin, daß die Flügellänge vor allem vom Gewicht und nur sehr wenig von der Länge des Zugweges beeinflußt wird.

Nun sollte man einerseits für Bewohner so dichter Lebensräume, wie sie die Schwirle bewohnen, einen stark gerundeten, manövrierfähigen Flügel mit Einschnitten in den äußeren Handschwingen (Spaltflügel) erwarten (Hamilton, 1961; Stegmann, 1962; Gaston, 1974). Andererseits müßte sich bei ziehenden Arten eine Kompromißlösung zwischen rundem Dickichtflügel und spitzem Zugflügel (Kipp, 1955, 1958; Niethammer, 1937) entwickelt haben. Der Spaltflügel (die korrespondierenden Einkerbungen der Innenfahnen und Ausbuchtungen der Außenfahnen der äußeren Handschwingen) arbeitet bei Kleinvögeln als Vortriebspropeller (Stolpe & Zimmer, 1939; Oehme, 1959; Stork, 1968; Ruppell, 1973). Er und ein gut ausgebildeter Vorflügel (das sind Alula und 10. Handschwinge) sind Hochauftriebshilfen (Nachtigall & Kempf, 1971; Ruppell, 1973). Sie sorgen dafür, daß auch beim Langsamflug, bei hochangestelltem Flügel, die Auftriebskomponente erhalten bleibt. Runde Flügel mit diesen Merkmalen sind Anpassungen an häufiges Starten, Bremsen und Änderung der Richtung — an einen manövrierfähigen Flug (Brown, 1963; Savile, 1957; Ruppell, 1973). Unerwartet sind aber die Flügel der Schwirle alle relativ spitz (Abb. 15), und Einschnitte fehlen bei Schlag- und Rohrschwirl. Nur beim etwas runderen Flügel des Feldschwirls (und bei den übrigen *Locustella*-Arten, vgl. Gaston, 1974) ist eine Spaltbildung (zwischen der Außenfahne der 8. Handschwinge und Innenfahne der 9. Handschwinge) vorhanden (vgl. Abb. 15).

5. Diskussion

Alle drei Schwirlarten sind ausgeprägte Zieher (Abb. 16; Zink, 1973; Moreau, 1972; Dementiew & Gladkov, 1954). Bezeichnenderweise zieht der Feldschwirl mit seinem etwas runderen Flügel weniger weit als die beiden anderen Arten, denn er überwintert teilweise schon nördlich der Sahara (Thévenot & Thouy, 1974).

Der Rohrschwirl überwintert überwiegend nördlich des Äquators, der Schlagschwirl in Ostafrika südlich des Äquators. Das weitgehende Fehlen von Verschmälerungen der äußeren Handschwingen bei der Gattung läßt sich dadurch erklären, daß die Schwirle ihren Lebensraum ohne Gebrauch der Flügel „zu Fuß“ laufend ausnutzen. Der relativ spitze Flügel dient also überwiegend oder ausschließlich dem Zuge. Die spitze Proportionierung ist eine Kompensation der relativ geringen Flügellänge für den erforderlichen Streckenflug. Die hohe Flächenbelastung macht den Flug der Schwirle

schnell, aber wenig wendig. Vielleicht steht damit in Zusammenhang, daß Walter (1968) in Westmarokko den Feldschwirl überraschend häufig als Beute des Eleonorenfalken feststellen konnte.

Gaston (1974) hat in der Arbeit über die adaptive Radiation von Laubsängern (*Phylloscopus*) darauf hingewiesen, daß Erfordernisse des Zuges Vögel nördlicher Breiten im Flügelbau präadaptieren, die Kronenschicht höherer Bäume durch Fluginsektenjagd auszunutzen. Hier wirken Selektionsdrucke für spitze Flügel gleichgerichtet. Umgekehrt haben in den Subtropen und Tropen eine Reihe Sylviidengattungen wie *Cisticola*, *Prinia*, *Bradypterus*, *Cettia* eine Formenaufspaltung als Schlüpfer in dichter, bodennaher Vegetation erlebt. Sie haben extrem kurze und runde Flügel und lange Schwänze entwickelt. Als Standvögel war bei ihnen kein Druck zur Entwicklung langer spitzer Zugflügel hinderlich. In den gemäßigten Breiten wird es für einen Zugvogel unökonomisch, sehr dichte Vegetation zu besiedeln, da bei der Ausbildung eines Kompromißflügels Selektionsdrucke für spitze (Zug) bzw. runde Flügel (Habitat) entgegengesetzt wirken. Eine Möglichkeit, sich solche Lebensräume auch im Norden zu erschließen, zeigen die Schwirle, nämlich durch ausschließlichen Gebrauch der Beine bei der Lebensraumausnutzung. Nach Erschließung dieser neuen Adaptionszone konnte sich die Gattung *Locustella* im gemäßigten Eurasien in verschiedenen Formen aufspalten. Eine große Rolle dürfte dabei die Konkurrenzfreiheit dieser Zone gespielt haben. Weder andere Singvögel noch kleine Rallen kommen in diesen Lebensräumen vor.

Zusammenfassung

1. Eine Analyse der Bewegungsweisen und des Bewegungsapparates der drei heimischen Schwirlarten (Feld-, Rohr- und Schlagschwirl) zeigt, wie es einer Vogelgruppe in der Evolution möglich war, einen bisher unbesetzten, für andere Arten unökonomischen Lebensraum zu erschließen. Schlüsselanpassung wurde die laufende Fortbewegung.

2. Die Schwirle bewohnen weiche, sehr dichte Bodenvegetation mit geringem Anteil sperriger Elemente. Eine Besiedlung unterschiedlicher Habitate ermöglicht die Koexistenz der drei Arten.

3. Feine Anpassungen der arttypischen Bewegungsweisen an die unterschiedlichen Habitatsstrukturen wurden durch Freiland- und Volierenbeobachtungen und durch Untersuchungen im künstlich geänderten Habitat gefunden: Feld- und Schlagschwirl bewegen sich annähernd gleich schnell fort. Der Rohrschwirl läuft schneller, aber ungleichmäßig (große Streuung der Schrittlängen). Auswertungen von Laufspuren und Versuche mit einem Hindernis ergeben, daß Feld- und Schlagschwirl stets sehr engspurig laufen und dazu neigen, Hindernisse zu unterkriechen. Dadurch erweisen sie sich als ausgesprochene Läufer und Schleicher auf dem Boden, wo sie oft natürliche Pfade benutzen. Durch seine Breitspurigkeit und Sprungfreudigkeit weist sich der Rohrschwirl als mehr hüpfender Bewohner der höheren Lagen des überschwemmten Halmdickichts aus.

4. Der Bewegungsapparat von Hinter- und Vorderextremität der Schwirle wurde funktionsmorphologisch untersucht und mit den Bauplänen der ökologisch nahestehenden Gattung — *Sylvia* (Grasmücken) und *Acrocephalus* (Rohrsänger) verglichen.

Hinterextremität: Hohe Rotationsfreiheit in den Gelenken und größere Exkursion, speziell im Kniegelenk, ermöglichen den *Locustella*-Arten extreme Bewegungen bei Wendungen und beim Schlüpfen. Dagegen arbeitet das Kniegelenk der *Sylvia*-Arten mehr scharnierartig. Wie bei anderen laufenden Sperlingsvögeln konnten die allgemein geforderten Anpassungsmerkmale für Laufen (große Beinlänge, Verkürzung der proximalen und Verlängerung der distalen Segmente) nicht gefunden werden. Die Beine der Schwirle sind nicht sehr lang. Bei der Nahrungssuche können nur mittlere Reichweiten erzielt werden. Für Laufen geeignete Proportionen wurden bei ihnen durch Verlängerung des proximalen Segmentes (Femur) und Verkürzung des distalen (Tarsometatarsus) erreicht.

Wie eine Hauptkomponentenanalyse der Merkmale des Beckengürtels und seiner Anhänge zeigt, haben sich die drei untersuchten Gattungen in der Fortbewegungsweise der Hinterextremität unterschiedlich eingemischt.

Vorderextremität: Im Gegensatz zu ökologischen Vertretern in den Tropen, die Standvögel sind, nutzen die Schwirle ihren Lebensraum ohne Gebrauch der Flügel aus. Dadurch fehlt ihnen der für andere Dickichtbewohner typische Spaltflügel, der einen manövrierfähigen Flug ermöglicht. Da alle Arten ausgeprägte Zugvögel sind, wurden ihre Flügel überwiegend nach Erfordernissen des Streckenfluges spitz konstruiert.

5. In den gemäßigten Breiten war insektenfressenden Zugvögeln eine Besiedlung dichter Bodenvegetation nur durch ausschließlichen Gebrauch der Beine möglich. Nach Erschließung dieser konkurrenzfreien Adaptationszone erlebte die Gattung *Locustella* ihre Formenaufspaltung im gemäßigten Eurasien.

Summary*

1. An analysis of the locomotor patterns and apparatus of the three Central European grasshopper warblers (*Locustella naevia*, *L. luscinioides*, *L. fluviatilis*) indicates how it was evolutionally possible for a bird-group to occupy a previously unexploited, and for other birds uneconomical, ecological niche. The evolutionary key innovation for the group was a walking locomotor pattern.

2. The grasshopper warblers occupy pliable but very thick ground vegetation containing only a small proportion of rigid elements. The selection of spatially differing species-specific habitats, as well as different body sizes, permits the coexistence of the three species.

3. Species-specific locomotor patterns, in adaptation to a varying habitat structure and composition, were found through observation in the

* Für die Übersetzung des Summary danke ich Herrn Mark Trexler herzlich.

field, aviary and experimentally altered habitats. The River and Grasshopper Warblers move at about the same speed. Savi's warbler has a faster but irregular gait (large standard deviation in step length). Evaluation of foot tracks with ink imprints, as well as studies with a low obstacle, show that the River and Grasshopper Warblers normally travel with a very narrow gait, and are inclined to slip under obstacles. They thus turn out to be excellent walkers and creepers on the ground where they often use natural pathways. With its wide gait and natural readiness to hop, the Savi's warbler tends to inhabit slightly flooded areas where it often hops among the stems.

4. The functional morphology of the fore- and hind-limbs of the three warblers was investigated and compared with the locomotor apparatus of the ecologically similar genera *Sylvia* and *Acrocephalus*.

Hind-limb: A high freedom of rotation in the joints allows a high degree of limb stretching and straightening, especially in the knees. This joint type, as opposed to the more hinge-like knee joints of the *Sylvia* species, allows the *Locustella* genus extreme flexibility during turns and creeping. The generally expected adaptive characteristics for walking and running (long legs, shortening of the proximal and lengthening of the distal segments) could, as with most other oscines, not be found. The legs of the *Locustella* are not very long, thus permitting only medium distances to be overreached during foraging. Suitable proportions for walking were attained by the lengthening of the proximal segment (femur) and the shortening of the distal segment (tarsometatarsus). A principle component analysis of the characteristics of the pelvic girdle and the adjoining bones shows that the three different genera have become adapted to different niches through differing locomotor methods of the hind limb. **Fore-limb:** The grasshopper warblers, in contrast to their non-migratory ecological counterparts in the tropics, exploit their environment without the use of their wings. Therefore, the broad and slotted wings designed for maneuverability, which are also possessed by other inhabitants of thick vegetation, are lacking. Since all *Locustella* species are migratory, their short wings, in adaptation to distance flying, are narrow and pointed.

5. In the temperate regions it was only through exclusive use of the legs possible for a migratory insectivorous bird to exploit thick ground vegetation. After succeeding in occupying this competitor free habitat, the *Locustella* genus went through its radiation in temperate Eurasia.

Literatur

- Amadon, D. (1943): Bird weights as an aid in taxonomy. Wilson Bull. 55, 164—177.
- Ash, J. S. (1973): Six species of birds new to Ethiopia. Bull. Brit. Orn. Club 93, 3—6.
- Berger, A. J. (1952): The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae. Amer. Midl. Nat. 47, 513—605.
- Brown, R. H. J. (1963): The flight of birds. Biol. Rev. 38, 460—489.

Cody, M. L. & H. Walter (1976): Habitat selection and interspecific interactions among Mediterranean Sylviid warblers. *Oikos* 27, 210—238.

Davis, J. (1957): Comparative foraging behavior of the Spotted and Brown towhees. *Auk* 74, 129—166.

Dementiew, G. P. & N. A. Gladkow (1954): (Birds of the Soviet Union). Vol. 6 Moskau. Israel Progr. Sci. Transl. Jerusalem 1968.

Eaton, St. W., P. D. O'Connor, M. B. Osterhaus & B. Z. Anicete (1963): Some osteological Adaptations in Parulidae. XIII. Intern. Orn. Congr., 71—83.

Engels, W. L. (1938): Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *Geococcyx*. *J. Morph.* 63, 207—217.

— (1940): Structural adaptations in Thrashers (Mimidae: Genus *Toxostoma*) with comments on interspecific relationships. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 42, 341—400.

Field, G. D. (1973): Subalpine and Grasshopper Warblers in Sierra Leone. *Bull. Brit. Orn. Cl.* 93, 101—103.

Fournes, A. (1930): Über das Vorkommen und das Brutgeschäft des Flußrohrsängers *Locustella fluviatilis* (Wolff) und des Nachtigallrohrsängers *L. luscinioides* (Savi) in der Umgebung Wiens. *Beitr. Fortpfl. biol. Vögel* 6, 41—46.

Fry, C. H. (1970): Birds in Waza National Park, Cameroun. *Bull. Nig. Orn. Soc.* 7, 1—6.

Gaston, A. J. (1974): Adaptation in the genus *Phylloscopus*. *Ibis* 116, 432—450.

Hamilton, T. H. (1961): The adaptive significance of intraspecific trends of variations in wing length and body size among bird species. *Evolution* 15, 180—195.

Hartman, F. A. (1961): Locomotor mechanisms of birds. *Smiths. Misc. Coll.* 143, 1—91.

Heinroth, O. & M. Heinroth (1926): Die Vögel Mitteleuropas. Band I. Berlin-Lichterfelde.

Henry, C. (1972): Isolement écologique des Passeraux nicheurs d'un marais. *Bull. Soc. Ecol.* 3, 109—137.

Hoerschelman, H. (1966): Allometrische Untersuchungen an Rumpf und Flügel von Schnepfenvögeln (Charadriidae und Scolopacidae). *Z. zool. Syst. Evol. forsch.* 4, 209—317.

— (1970): Schnabelform und Nahrungserwerb bei Schnepfenvögeln (Charadriidae und Scolopacidae). *Zool. Anz.* 184, 302—327.

Homeyer, A. v. (1885): Über die drei europäischen Schwirrsänger (*Locustella naevia*, *luscinioides* und *fluviatilis*.) *Mitt. Orn. Ver. Wien* 9, 281—283, 293 bis 295.

Horvath, L. (1963): Life History of the River Warbler (*Locustella fluviatilis*) near Budapest. *Proc. XIII. Intern. Orn. Congr.* 315—318.

Hudson, G. E. (1948): Studies of the muscles of the pelvic appendage of birds II: The heterogenous order Falconiformes. *Amer. Midl. Nat.* 39, 102—127.

Illies, J. (1970): Die Gattung als ökologische Grundeinheit. *Faun. ökol. Mitt.* 3, 369—372.

Karr, J. R. & C. James (1975): Eco-morphological configurations and convergent evolution of species and communities. In: M. L. Cody & J. M. Diamond (ed.): *Ecology and Evolution of Communities*, Belknap Press, Cambridge, London, 258—291.

Kasperek, M. (1975): Zum Vorkommen des Schlagschwirls *Locustella fluviatilis* an der Westgrenze seines Brutareals. *Anz. orn. Ges. Bayern* 14, 141 bis 165.

Kipp, F. A. (1955): Voraussetzungen und Folgeerscheinungen der Fernwanderungen der Zugvögel. *Acta XI. Congr. Intern. Orn.* Basel 643—648.

— (1958): Zur Geschichte des Vogelzuges auf Grundlage der Flügelanpassungen. *Vogelwarte* 19, 233—242.

Leisler, B. (1975): Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (*Acrocephalus*) und Schwirle (*Locustella*). J. Orn. 116, 117—153.

Lindner, P. F. (1896): Der Schlagschwirl (*Locustella fluviatilis* [Wolff]). Orn. Monatsschr. 21, 206—212.

Miller, A. H. (1937): Structural modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*), a study in adaptive evolution. Univ. Calif. Publ. Zool. 42, 1—80.

Moreau, R. E. (1972): The Palaearctic-African bird migration systems. Academic Press. London, New York.

Nachtigall, W. & B. Kempf (1971): Vergleichende Untersuchungen zur flugbiologischen Funktion der *Alula spuria*. Z. vgl. Physiol. 71, 326—341.

Naumann, J. A. (1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas (Hrsg. C. R. Hennicke). Gera.

Niethammer, G. (1937): Über die Beziehungen zwischen Flügelänge und Wanderstrecke bei einigen europäischen Singvögeln. Arch. Naturgesch. N. F. 6, 519—525.

Oehme, H. (1959): Untersuchungen über Flug und Flügelbau von Kleinvögeln. J. Orn. 100, 363—396.

Osterhaus, M. B. (1962): Adaptive modifications in the leg structure of some North American Warblers. Amer. Midl. Nat. 68, 474—486.

Palmgren, P. (1937): Beiträge zur biologischen Anatomie der hinteren Extremitäten der Vögel. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 60, 136—161.

Peterson, R., G. Mountfort & P. A. D. Hollom (1976): Die Vögel Europas. 11. Aufl. Parey, Hamburg, Berlin.

Promptov, A. N. (1956): (Essays on the problems of biological adaptiveness of the behaviour of passerine birds). Moskau. Acad. Sci. USSR (russ.).

Rüger, A. (1972): Funktionell-anatomische Untersuchungen an Spechten. Z. wiss. Zool. 184, 63—163.

Rüggeberg, T. (1960): Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. Z. wiss. Zool. 164, 1—118.

Rüppell, G. (1973): Strömungstechnisch bedeutsame Strukturen am bewegten Kleinvogelflügel. J. Orn. 114, 220—226.

— Vogelflug. Kindler, München.

Rutledge, R. F. (1955): Habits of the Grasshopper Warbler. Brit. Birds 48, 185.

Savile, D. B. O. (1957): Adaptive evolution in the avian wing. Evolution 11, 212—224.

Sigmund, L. (1959): Mechanik und anatomische Grundlagen der Fortbewegung bei Wasserralle (*Rallus aquaticus* L.), Teichhuhn (*Gallinula chloropus* L.) und Bläßhuhn (*Fulica atra* L.). J. Orn. 100, 3—24.

Stegmann, B. (1962): Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels. J. Orn. 103, 50—85.

Stolpe, M. (1932): Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel. J. Orn. 80, 161—247.

Stolpe, M. & K. Zimmer (1939): Der Vogelflug. Berlin, Leipzig.

Stork, H.-J. (1968): Morphologische Untersuchungen an Drosseln. Eine Analyse von Anpassungsstrukturen im Körperbau von sechs europäischen Arten der Gattung *Turdus* L. Z. wiss. Zool. 178, 72—185.

Stresemann, E. (1934): Aves. In W. Küenthal & Th. Krumbach. Handbuch der Zoologie. 7. Band, zweite Hälfte. Berlin, Leipzig.

Thévenot, M. & P. Thouy (1974): Nidification ou hivernage d'espèces peu connues ou nouvelles pour Maroc. Alauda 42, 51—56.

Voous, K. H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg, Berlin.

Walpole-Bond, J. (1934): Some habits of the Grasshopper-Warbler in Sussex. Brit. Birds 27, 342—351.

Walter, H. (1968): Zur Abhängigkeit des Eleonorenfalken (*Falco eleonora*) vom mediterranen Vogelzug. J. Orn. 109, 323—365.

Wiens, J. A. (1969): An approach to the study of ecological relationships among grassland birds. Orn. Monogr. 8, 1—92.

Winkler, H. & W. Bock (1976): Analyse der Kräfteverhältnisse bei Klettervögeln. J. Orn. 117, 397—418.

Wodzicki, C. (1853): Einige Beobachtungen über die drei schwirrenden Rohrsänger: *Salicaria locustella*, *fluviatilis* und *Calamoherpe luscinioides*. J. Orn. 1, 41—50. Erinnerungsschrift VII. Jahresvers. 1853, erschienen 1854.

Wortmann, B. (1972): Zur biologischen Anatomie der Hinterextremität von Limikolen. Z. wiss. Zool. 183, 253—349.

Zink, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. 1. Lieferung. Vogelwarte Radolfzell.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Bernd Leisler, MPI Verhaltensphysiologie, Vogelwarte, Radolfzell, Am Schloßberg, D-7761 Möggingen, BRD

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Egretta](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [20_1](#)

Autor(en)/Author(s): Leisler Bernd

Artikel/Article: [Die ökologische Bedeutung der Lokomotion mitteleuropäischer Schwirle \(Locustella\). 1-25](#)