

Fragen zum Zirkeln der Vögel

Bernd Leisler

Questions about gaping in birds. - A number of bird species use gaping - a forceful opening of the jaws against resistance - during foraging to part the substrate and reveal hidden food. The anatomical correlates of gaping behaviour are well understood and the gains from gaping are obvious since it makes accessible food - often large prey - unavailable to species unable to gape. Gaping has evolved repeatedly independently in several phylogenetic lineages and may vary gradually among species within a lineage (strong, intermediate, weak gapers). Though the taxonomic value of gaping behaviour has often been discussed in earlier papers, questions about the evolutionary change of this behaviour have rarely been asked. Currently independent (molecular) phylogenies offer a more reliable background to reconstruct such changes. I use the Darwin's finches and their sister taxon, a clade with striking foraging differences as a case study to identify probable predispositions (a well developed *M. protractor pterygoidei*, substantial bill depth) and constraints (a bill angle that is too flat or too acute) for the evolution of gaping.

Key words: gaping, character reconstruction, songbirds, Darwin's finches

Bernd Leisler, Max Planck Institut für Ornithologie, Schlossallee 2, D-78315 Radolfzell,
leisler@orn.mpg.de

Der große Erfolg der Vögel besteht u. a. darin, dass sie sich verhältnismäßig leicht an die Anforderungen spezieller Umwelten anpassen können und dass schon kleine

Gestaltunterschiede in ihrem Körperbau weitreichende ökologische Folgen haben können (LEISLER et al. 2003). Dabei werden dieselben ökologischen Probleme immer wieder auf ähnliche Weise gelöst. Konvergenzen und Parallelbildungen finden sich daher bei Vögeln sehr häufig (z.B. SIBLEY & AHLQUIST 1990, LEISLER & WINKLER 2001). Sie sind die Gründe dafür, dass äußere Ähnlichkeiten sehr oft nicht die tatsächlichen stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsverhältnisse widerspiegeln.

Auch das Zirkeln der Vögel geht mit bestimmten körperbaulichen Ausprägungen einher, kann konvergent entstehen und hat außerordentliche ökologische Konsequenzen, da es Arten/Individuen ermöglicht, sich versteckte Nahrungsquellen zu erschließen oder große Beute zu bearbeiten, was anderen Konkurrenten verwehrt bleibt oder unter extremen Bedingungen ein Überleben sichert. Unter Zirkeln (gaping) versteht man die Fähigkeit mancher Vögel, den Schnabel in ein Substrat zu schieben und ihn dann kräftig zu öffnen, d.h. Ober- und Unterschnabel gegen erheblichen Widerstand abzuspreizen (HEINROTH & HEINROTH 1928) – Abb. 1

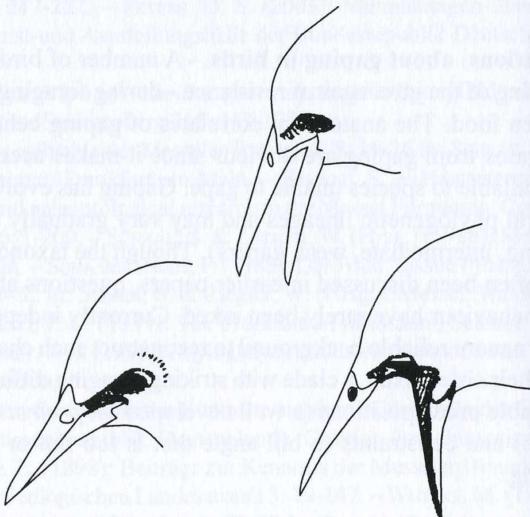


Abb. 1 Stare (*Sturnus vulgaris*) konvergieren die Augen bevor sie zu zirkeln beginnen.

Fig. 1 Starlings converge their eyes before they start gaping (modified from BEECHER 1978)

Mitte der 60er Jahre, als die vergleichende Verhaltensforschung ihren Höhepunkt erlebte und sich Ornithologen, beeinflusst von K. Lorenz intensiv mit dem taxonomischen Wert von Verhaltensweisen („Abstammungsähnlichkeiten“) beschäftigten, wurde auch dem Zirkeln größere Aufmerksamkeit geschenkt (z.B. Übersicht WICKLER 1961). LORENZ (1949) vermutete z.B., Zirkeln sei bei Staren (Sturnidae) und Stärlingen (damals Familie Icteridae) homolog – vom gemeinsamen Vorfahr stammend und in jeder der Familien

hätten einige Vertreter dieses Verhalten sekundär verloren, da beide Gruppen Zirkler und Nichtzirkler umfassen, bei Corviden sei es dagegen analog entstanden. Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb und zwischen den untersuchten Vogelgruppen waren damals allerdings z.T. nicht eindeutig geklärt. So sind Stare und Stärlinge keine Schwestertaxa (SIBLEY & AHLQUIST 1990, BARKER et al. 2001).

Wie die Arbeiten von Lorenz und seinen Nachfolgern belegen, lässt sich zwar mit Verhaltensweisen und der Vergleichenden Methode erfolgreich Systematik betreiben, Übersichten von taxonomischen Arbeiten zeigen aber, dass heute weniger als fünf Prozent diesen Weg der Verhaltenssystematik gehen (MÜLLER 2001). Viel häufiger wird heute eine andere Vorgehensweise gewählt, nämlich eine Eintragung bestimmter Verhaltensweisen in Stammbäume, bzw. eine Rekonstruktion von Verhaltenskomponenten anhand von Stammbäumen, die mittels unabhängiger, meist genetischer Merkmale erstellt wurden (STORCH et al. 2001). Dieser Ansatz lässt zum einen eine eindeutige Unterscheidung zwischen homologen oder analogen Merkmalen zu und trägt zum anderen zu einem besseren Verständnis der Merkmalsevolution bei.

Mit dieser Arbeit möchte ich anregen, Fragen zur Evolution des Zirkelns bei dafür geeigneten Vogelgruppen, besonders der Sperlingsvögel, vergleichend neu zu untersuchen bzw. zu vertiefen. Vor allem lässt sich heute anhand unabhängiger Phylogenien leichter prüfen, was zum einen die präadaptiven Plateaus für Zirkeln in bestimmten Stammlinien gewesen sein mögen, zum anderen welche Bedingungen seine Ausbildung beschränken.

Wie zirkeln Vögel?

Die für Zirkeln nötigen anatomischen Voraussetzungen wurden schon früh untersucht und sind recht gut verstanden. Zirkeln korreliert deutlich mit einem Satz bestimmter Merkmalsausprägungen am Vogelschädel, die 1) einen kraftvollen Öffnungsmechanismus des Schnabels, 2) eine bestimmte Schnabelform und 3) die Ausrichtung der Augen betreffen und in extremen Fällen die gesamte Kopfform bestimmen. ZUSI (1993) führt diese Anpassungen als Beispiel für Konvergenzen am Vogelschädel an.

1) Muskeln des Kiefergaumenapparates müssen bei Zirklern die folgenden zwei Aufgaben erfüllen. Zum einen gewährleistet stets ein mehr oder weniger stark entwickelter *Musculus depressor mandibulae* ein kräftiges Absenken des Unterschnabels. Große Ansatzflächen für diesen Muskel am seitlichen Hirnschädel einerseits und ein langer *Processus retroarticularis* am Unterschnabel sind die entsprechenden knöchernen Korrelate. Zum anderen müssen Voraussetzung zum kraftvollen Anheben des Oberschnabels bestehen. Der *M. protractor pterygoidei et quadrati*, der am Interorbitalseptum (an der hinteren inneren Wand der Augenhöhlen) ansetzt, zieht das Quadratum und Pterygoid seitlich nach vorne (rostromedial), und gegen den Widerstand des Keilbeinrostrums wird der Oberschnabel über zwei Spangenpaare (Jochbein, Pterygoid plus Palatinum) angehoben (BÜHLER 1981, PETERS 1987). Eine Anhebung des Oberschnabels kann aber auch bei einer bestimmten Konfiguration des *M. depressor* durch diesen bewirkt werden, nämlich

dann wenn sein lateraler Teil in bestimmter Richtung am Quadratum inseriert (ZUSI 1959, BOCK 1964). Im ersten Fall ist der *protractor* bei Zirkeln sehr stark vergrößert (z.B. *Sturnus*, *Phoeniculus*, einige Limikolen) im zweiten Fall, bei dem ein Teil des Unterschnabelsenkers auch eine Hebung des Oberschnabels unterstützt, mäßig stark entwickelt (z.B. *Icterus*, *Heterolocha*, *Arenaria* - ZUSI 1993, Abb. 2). Während also die am Zirkeln beteiligten knöchernen Elemente stets homolog sind, wurden auf der Muskelseite zwei Lösungen gefunden. Diese Situation ist beim Vergleich bzw. bei der Rekonstruktion des Zirkelns zwischen verschiedenen Taxa zu berücksichtigen (FREEMAN & ZINK 1995).

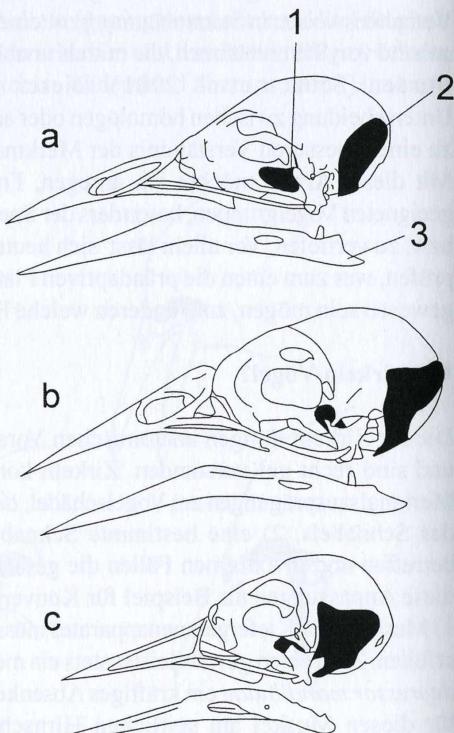


Abb. 2. Schädel zirkelnder Arten (a = *Sturnus vulgaris*, b = *Sturnella neglecta*, c = *Arenaria interpres*). Ansatzflächen von Muskeln schwarz, 1 = *depressor mandibulae*, 2 = *protractor pterygoidei et quadrati*, 3 = *Processus retroarticularis*.

Fig. 2. Skulls of gapers, with attachment points of muscles shown in black (modified from ZUSI 1993)

- 2) Die Schnäbel zirkelnder Arten sind mäßig lang, konisch, und Ober- und Unterschnabel sind geradfirstig oder nur wenig gebogen. Eine derartige Schnabelform ermöglicht ein Eindringen in verschiedenste Substrate sowie deren effizientes Zerteilen oder Anheben.
- 3) Die von LORENZ (1949) skizzierte Formanpassung des Kopfes zirkelnder Arten erlaubt es dem Vogel durch eine stark binokulare Augenausrichtung während des Zirkelns über

eine Hohlkehle direkt in einen Spalt hineinzuschauen (Abb. 1). Die dafür nötigen anatomischen Veränderungen hat BEECHER (1978) im einzelnen beschrieben. Allerdings kann auch bei nichtzirkelnden Arten, die ihre Nahrung stochernd suchen, der vor den Augen liegende Schnabelbereich verschmälert sein.

Wozu zirkeln Vögel?

Die bisher bekannt gewordenen Funktionen des Zirkelns wurden von LÖHRL (1972), ORIANS (1985) und REMSEN & ROBINSON (1990) besprochen. Prinzipiell wird Zirkeln in den drei Funktionskreisen Nahrungserwerb, Nestbau und Gefiederpflege eingesetzt, wobei sich die meisten der in der Literatur genannten Beobachtungen auf die Suche und Bearbeitung von Nahrung beziehen. Eine artenreiche Vogelgruppe, an der die relative Bedeutung und Wechselbeziehung des Zirkelns in den genannten Funktionskreisen untersucht werden könnten, sind die Webervögel (Ploceidae, LEISLER 1995).

Wesentliches Element des Zirkelns ist, dass durch das Auseinanderspreizen des Schnabels ein Substrat eine Bearbeitung erfährt. Dadurch unterscheidet sich Zirkeln von sondierenden und stochernden Nahrungserwerbstechniken (probe – englische Begriffe nach REMSEN & ROBINSON 1990). Andere Nahrungssuchbewegungen, die das Substrat auch aktiv verändern, wie kräftiges Bepicken (peck), Hacken (hammer), Abstemmen (chisel), Wegschleudern (flake) oder Abhebeln (pry) werden mit geschlossenem oder mit leicht geöffnetem Schnabel (arretiertem Oberschnabel) ausgeführt. Grundsätzlich werden durch Zirkeln Substrate wie Zapfen, Knospen, geschlossene Blüten, zusammengerollte Blätter etc. geöffnet, Nadelbüschel, Grashorste erweitert oder auseinandergeschoben, Blattrosetten, Nischenblätter von Epiphyten oder Blattscheiden auseinandergespreizt, Früchte und Arthropoden aufgerissen, Spalten und Öffnungen gemacht oder erweitert, um Nahrung zu entnehmen oder zu verstecken, oder Objekte (wie Steine, Dung, Rindenstücke, morsch Holz, Flechten, Streu etc.) werden gewendet, weggeschoben oder losgesprengt (Abb. 3).

Zirkeln ist keineswegs, wie meist beim Star (*Sturnus vulgaris*) zu beobachten, nur senkrecht (in den Boden) gerichtet, sondern kann entsprechend dem untersuchten Substrat in alle Richtungen orientiert sein. Manche Arten verstärken die Wirkung des Zirkelns durch ein Anheben des Kopfes oder durch andere Kopfbewegungen, etwa beim Wenden oder Umdrehen von schweren Objekten. Bei vielen Arten ist die Fähigkeit zu Zirkeln mit der Fertigkeit korreliert, die Füße bei Nahrungserwerb bzw. –bearbeitung zu verwenden.

Gelegenheiten zum Zirkeln finden sich in den Habitaten fast aller Klimazonen, Höhenstufen und Vegetationsformen, die von Sperlingsvögeln bewohnt werden: von Geröllfeldern der Hochgebirge bis zum Spälsaum der Küsten, von Röhrichten und Schwimmblattteppichen der Stillgewässer bis zu Fließgewässern, in denen Steine umgedreht werden, von Wüsten bis zu Bambusdickichten oder Mangroven, von

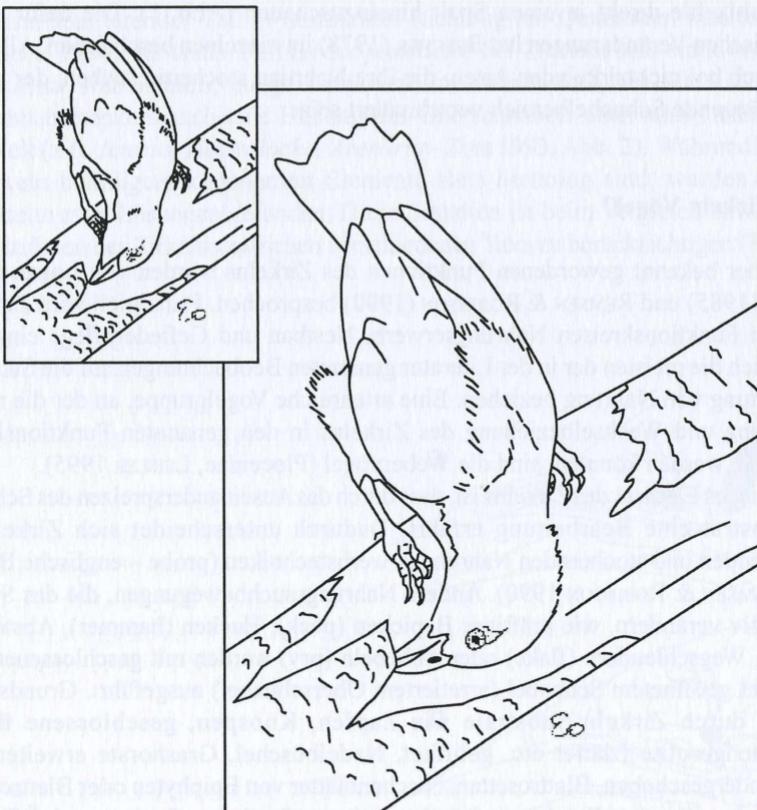


Abb. 3. Ein Rotkehlweber (*Malimbus nitens*) späht unter abstehende Rinde und beginnt zu zirkeln (E. Oberauer nach Fotos B. Leisler).

Fig. 3. A Gray's Malimbe (*Malimbus nitens*) peers under loose bark and starts gaping

Grassteppen bis zu Sukkulentreiben; besonders lohnend sind diverse Stellen in allen Wald- und Gehölztypen, von der Kraut- und Strauchschicht bis zur Wipfelregion von Koniferen oder zum Kronendach tropischer Regenwälder, in denen - neben Ranken, Kletter- und Windepflanzen - tote Blätter eine spezielle Ressource darstellen (ROSENBERG 1990). Blühende und fruchtende Pflanzen und vermoderndes Holz bieten in sehr verschiedenen Lebensräumen Nahrungsquellen, die erst durch Zirkeln erschlossen werden können.

Wann zirkeln Vögel?

Wie wenig und unbefriedigend die Frage nach der Motivation des Zirkelns untersucht worden ist, möchte ich mit folgendem Rückblick aufzeigen. STEINBACHER (1988) hat in einem Kommentar über das Zirkeln Vogelhalter dazu aufgefordert, diesem Verhalten verstärkt nachzuspüren. Bisher sind allerdings – außer meiner Übersicht über das Zirkeln bei Webervögeln (LEISLER 1995) – keine weiteren Beobachtungen dazu publiziert worden. Dies liegt sicher nicht daran, dass Zirkeln wenig verbreitet ist oder dass bereits alle Vogelarten, die zu dieser Technik befähigt sind, auch schon beschrieben wurden. Die Ursache dafür ist eher in der bei verschiedenen Arten sehr unterschiedlichen Stärke der Motivation zum Zirkeln zu suchen, wodurch es bei Arten mit nur geringer entsprechender Handlungsbereitschaft leicht übersehen wird. Ein anderer Grund dafür, dass Zirkeln selbst bei beliebten und häufig gehaltenen Volierenvögeln unbemerkt bleibt oder geblieben ist (z.B. Webervögel), mag sein, dass Nahrungsentzug und auslösende Reizsituationen (Neues) unter den normalen Haltungsbedingungen nur selten gegeben sind. Noch schwieriger ist es u.U unter Freilandbedingungen Zirkeln zu beobachten, wie ORIANS (1985) schreibt: „yet this remarkable technique is so subtle that it is easily missed if one does not watch them (die Vögel) carefully“ Vermutlich wird es ähnlich wie der Gebrauch von Werkzeugen – z.B. verwenden Spechtfinken (*Cactospiza pallida*) Werkzeuge nur in nahrungsarmen, nicht in nahrungsreichen Habitaten (TEBBICH et al. 2002) – umweltabhängig eingesetzt. Dies ist speziell bei fakultativ zirkelnden Arten (s. unten) zu erwarten.

Ethologische Aspekte des Zirkelns sind bisher nur an einer Art, dem Star, einem obligatorischen Zirkel-Spezialisten, detailliert von NEWEKLOWSKY (1972) untersucht worden. Ihre Beobachtungen zur Ontogenese und eine ausführliche Motivationsanalyse ergaben, dass das Zirkeln bei dieser Art eine angeborene Instinktbewegung mit hoher Spontaneität/Reizerzeugung ist, die einem Reifungsprozess unterliegt. Zusätzlich wird es durch Erfahrung (Lernen) verbessert, wie die höhere Effizienz zirkelnder Altvögel beweist (z.B. HUDDDE 1993). Es ist in das Appetenzverhalten der Nahrungssuche eingebaut, d.h. die Bereitschaft zu Zirkeln steigt bei Hunger; es unterliegt einer reizspezifischen Ermüdung, wirkt stimmungsübertragend und wird stark vom Erkundungsverhalten (Neuem) beeinflusst. Durch Entzug der auslösenden Reizsituation lässt sich das Auftreten von Zirkeln beim Star (im Gegensatz zu anderen Arten?) nicht verhindern: Fehlen Ersatzobjekte, zirkeln gefangene Stare ganz im Leeren. Und die hohe Spontaneität des Zirkelns macht man sich bei Dressurversuchen mit der Art zu Nutze.

Die Variation der Häufigkeit, Intensität und Vielseitigkeit des Zirkelns innerhalb von Stammeslinien wurde zwischenartlich unter evolutionsbiologischer Fragestellung noch kaum verglichen, obwohl geeignete Gruppen zur Verfügung stünden. Bei verschiedenen Staren- (Beecher 1978), Stärlings- (ORIANS 1985) und Webervogelarten (LEISLER 1995) ist Zirkeln graduell unterschiedlich ausgeprägt, und in den Gruppen finden sich sowohl fakultative wie obligatorische Zirkler. Bei Webervögeln scheinen Intensität und Häufigkeit

des Zirkelns mit zunehmender Insektivorie und gewandterem Klettern der Arten bzw. mit Aufenthalt in höherer, geschlossener Vegetation (d.h. bei Waldbewohnern) zuzunehmen.

Untersuchungen der innerartlichen individuellen Verhaltensvariation während der Ontogenese bei fakultativ zirkelnden Arten könnten schließlich ein Licht darauf werfen, wie dieses Verhalten entsteht. Hierzu wären besonders Arten geeignet, die zu starken interindividuellen Spezialisierungen im Nahrungserwerb neigen, wie sie vergleichsweise für Stieglitz (*Carduelis carduelis*, Seibt 2002) oder Kokosfink (*Pinaroloxias inornata*, WERNER & SHERRY 1987) beschrieben wurden.

Wann und wie entstand Zirkeln in Stammlinien?

Die evolutionsbiologische Frage, an welcher Stelle eines Stammbaums einer monophyletischen Gruppe Zirkeln zu finden ist und ob es – wie z.B. für Stärplinge vermutet (BEECHER 1951a, ORIANS 1985) - als Schlüsselanpassung (key-innovation) an der Basis adaptiver Radiationen steht, möchte ich beispielhaft anhand der Tangaren (Thraupini) diskutieren, einer Gruppe, deren Systematik erst jüngst zufriedenstellend gelöst werden konnte (BURNS 1997, YURI & MINDELL 2002). Nach übereinstimmender Ansicht dieser Autoren stellen die Tangaren einen Teil einer sehr schnellen Aufspaltung der Emberizinen (Fringillidae) dar, dessen verwandschaftliche Beziehungen zu anderen Teilen (Tribus Parulini, Icterini, Cardinalini) dieser Diversifikation die längste Zeit wegen häufiger Parallelismen verschleiert waren. Die Auflösung der Tangarensystematik wurde in letzter Zeit auch deshalb so forciert, weil ihnen offensichtlich eine Modellgruppe für evolutionsbiologische Untersuchungen, nämlich die Darwinfinken zuzurechnen ist (SATO et al. 2001, BURNS et al. 2002). Deren Monophylie ist zwar seit längerer Zeit gut gesichert (YANG & PATTON 1981, PETREN et al. 1999), Identität und Umfang ihrer Schwestergruppe konnten allerdings erst kürzlich aufgedeckt werden. Nach den Ergebnissen von SATO et al. (2001) und Burns et al. (2002) bilden der Bananaquit (*Coereba*) zusammen mit Arten der Gattungen *Loxigilla* (Gimpelfinken), *Tiaris* (Kubafinken) sowie den Vertretern der monotypischen Gattungen *Melanospiza*, *Loxipasser*, *Melopyrrha* und *Euneornis*, das Schwestertaxon der Darwinfinken. Jene stellen eine enge Gruppierung mit nur geringer genetischer Divergenz und karibischer Verbreitung dar und haben eine ähnlich schnelle und auffällige adaptive Radiation erfahren wie ihre Verwandten auf den Galapagosinseln und auf Cocos Island.

Darwinfinken und ihre Nächstverwandten aus der Karibik zeichnen sich durch eine Reihe von Gemeinsamkeiten aus. Alle Arten bauen geschlossene Nester (domed nest clade), weshalb BURNS et al. (2002) empfehlen, sie in eine eigene Gattung (*Tholospiza*) zu stellen. Neben weiteren manipulativen Fähigkeiten (mit Schnabel und Beinen – MILLIKAN & BOWMAN 1967, SCHLEUSSNER 1988, GREENLAW 1990) besitzen sie auch eine gemeinsame genetische Besonderheit (im Haupthistokompatibilitätskomplex MHC). Da

in dieser Stammlinie ein sehr breites Spektrum unterschiedlicher Ernährungsweisen und Schnabelformen vertreten ist und Arten beider Gruppen zirkeln, lässt sich hier fundierter über die Entstehung dieses Verhaltens spekulieren.

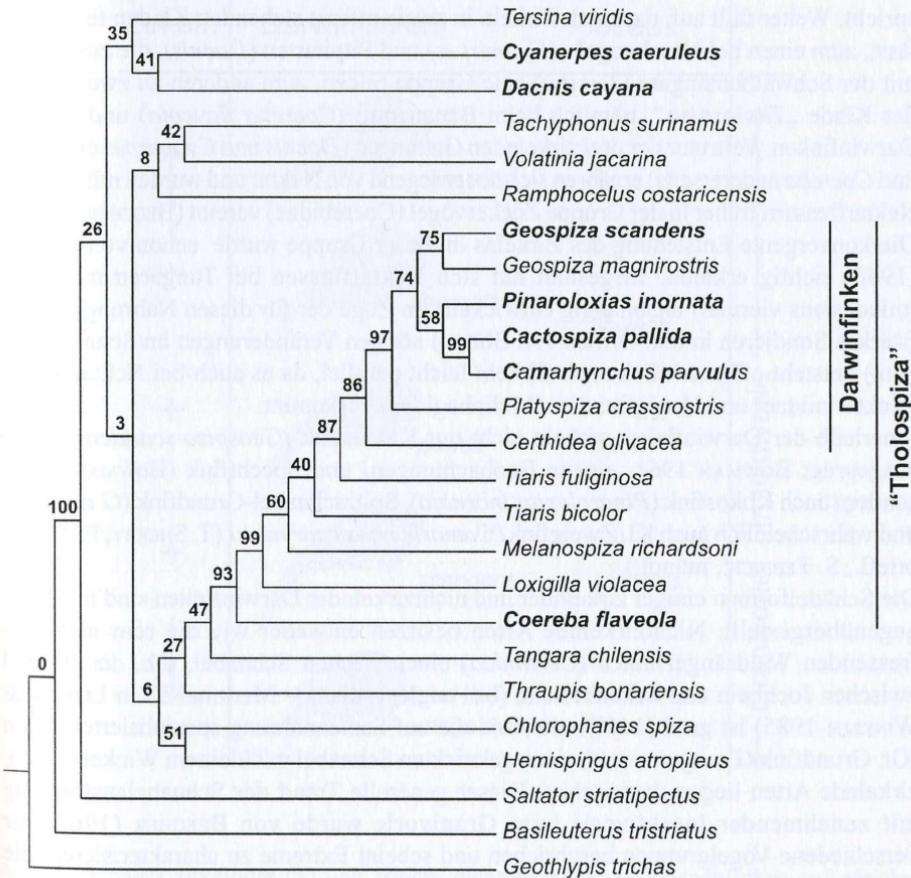


Abb. 4 Molekulare Phylogenie (mt Cytochrom b) einiger Darwinfinken und ihrer Nächstverwandten („Tholospiza“, s. BURNS et al. 2002). Strikter Konsensus-Baum rekonstruiert nach Jukes-Cantor Distanzen mit Fitch-Margoliash Clusterung, Zahlen = Bootstrap-Werte nach 1000 Bäumen. Zirkelnde Arten fett, *parvulus* – vermutlich zirkelnd.

Fig. 4. Molecular phylogeny of some Darwin's finches and their closest relatives („Tholospiza“). A strict consensus tree (Jukes-Cantor distances) is shown with gaping species' names in bold type. *C. parvulus* probably gapes, but the use of gaping has not been confirmed.

Mit Daten aus der Genbank wurde die molekulare Phylogenie der Gruppe rekonstruiert (Außengruppe zwei Waldsängerarten), um zunächst die Verteilung des Zirkelns in ihr zu prüfen. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde dazu nur eine begrenzte Anzahl von Tangarenarten berücksichtigt. Betrachtet man das Phylogramm (Abb. 4), sieht man, dass die tiefen Knoten nicht aufgelöst sind, was für eine schnelle Aufspaltung der Gruppe spricht. Weiter fällt auf, dass sich Zirkeln in zwei entfernt stehenden Kladen feststellen lässt, zum einen bei Naschvogel- (*Cyanerpes*) und Pitpitarten (*Dacnis*), die zusammen mit der Schwalbentangare (*Tersina*) eine Gruppe bilden, zum anderen an zwei Stellen der Klade „*Tholospiza*“, nämlich beim Bananaquit (*Coereba flaveola*) und einigen Darwinfinken. Vertreter der drei zirkelnden Gattungen (*Dacnis* und *Cyanerpes* einerseits und *Coereba* andererseits) ernähren sich überwiegend von Nektar und wurden mit anderen Nektarfressern früher in der Gruppe Zuckervögel (Coerbidae) vereint (BEECHER 1951b). Die konvergente Entstehung des Zirkelns in dieser Gruppe wurde schon von WINKEL (1968) richtig erkannt. Insgesamt hat sich Nektarfressen bei Tangaren mehrfach (mindestens viermal) unabhängig entwickelt. Im Zuge der für diesen Nahrungserwerb (starkes Sondieren in und Öffnen von Blüten) nötigen Veränderungen im Schnabelbau (s.u.) entsteht offensichtlich auch Zirkeln leicht parallel, da es auch bei Nektarvögeln (Nektariidae) und Honigfressern (Meliphagidae) vorkommt.

Innerhalb der Darwinfinken zirkeln nicht nur Kaktusfink (*Geospiza scandens* – sehr ausgeprägt BOWMAN 1961, eigene Beobachtungen) und Spechtfink (BOWMAN 1961) sondern auch Kokosfink (*Pinaroloxias inornata*), Spitzschnabel-Grundfink (*G. difficilis*) und wahrscheinlich auch Kl. Zweifink (*Camarhynchus parvulus*) (T. SHERRY, P. GRANT, briefl., S. TEBBICH., mündl.).

Die Schädelformen einiger zirkelnder und nichtzirkelnder Darwinfinken sind in Abb. 5 gegenübergestellt. Nichtzirkelnde Arten besitzen entweder wie die rein insektenfressenden Waldsängerfinken (*Certhidea*) einen flachen Schnabel, d.h. der Winkel zwischen Jochbein und Schnabelseite (bill angle, radians = Merkmal 53 in LEISLER & WINKLER 1985) ist groß (145°) oder, wie die auf Samennahrung spezialisierten Arten (Gr. Grundfink *G. magnirostris*) einen geknickten Schnabel mit kleinem Winkel (121°); zirkelnde Arten liegen dazwischen. Dieser generelle Trend der Schnabelausbildung mit zunehmender Insektivorie bzw. Granivorie wurde von BEECHER (1962) für verschiedene Vogelgruppen beschrieben und scheint Extreme zu charakterisieren, die ein Zirkeln nicht mehr erlauben.

Für die Darwinfinken haben SCHLUTER et al. (1997) versucht, die ursprüngliche Ernährungsweise mittels Maximum Likelihood-Methoden zu rekonstruieren, die die Astlängen molekularer Stammbäume berücksichtigen. Die vorläufigen Ergebnisse sind nicht ganz eindeutig, doch ist Granivorie bei den Darwinfinken höchst wahrscheinlich nicht der ancestrale Zustand. Ähnliche Endpunkte der Schnabelausbildung wie bei den Darwinfinken finden sich auch bei den Stärlingen, bei denen fast alle Arten zirkeln, nicht aber *Molothrus* (mit hohem Samenanteil in der Nahrung und einem Schnabelwinkel von 134°) und auch nicht *Euphagus* (mit viel Insektennahrung, 152° , BEECHER 1951,

FREEMAN & ZINK 1995). Im Gegensatz zur Ansicht von Beecher, nach der Samenfressen an der Basis der Radiation der Stärplinge stand, ist nach den zuletzt genannten Autoren Granivorie auch in dieser Linie vermutlich ein abgeleitetes Merkmal.

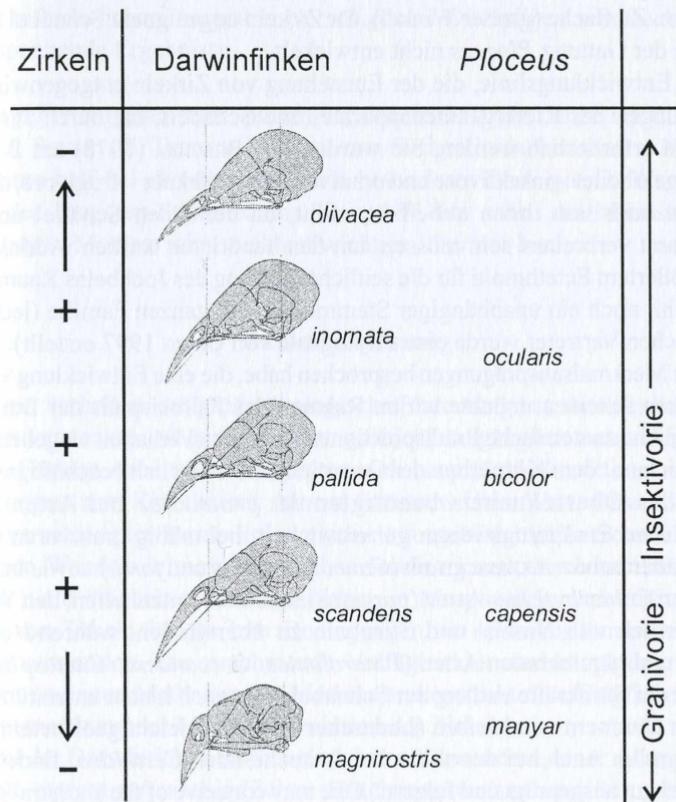


Abb. 5 Schädel zirkelnder (+) und einiger nichtzirkelnder (-) Darwinfinken auf gleiche Jochbeinlänge gebracht (nach BOWMAN 1961, verändert) in einem Gradienten unterschiedlicher Ernährungsweisen. Endpunkte: abklaubende Insektenfresser – extreme Granivorie. Gegenübergestellt sind zirkelnde/nichtzirkelnde Arten der Gattung *Ploceus* mit vergleichbaren Schädelformen und Schnabelgebrauch, z.B. *capensis* - viel Nektarfressen, *ocularis* - Stochern. Zirkelnde Arten zeichnen sich durch mittlere Schnabelwinkel und große Schnabelhöhen aus.
 Fig. 5. Lateral views of the skulls of some gaping (+) and non-gaping Darwin's finches drawn to the same relative size (modified from BOWMAN 1961) along a gradient of different diets. Extremes on the gradient are pure insectivory and pure seed-crushing granivory. Gaping and non-gaping species of the genus *Ploceus* with comparable skulls and feeding techniques are noted in the figure. Gaping species are characterized by medium down-curved bills and substantial bill depth.

In der Gattung *Ploceus* scheinen ebenfalls die Erfordernisse für Körnerfressen Zirkeln zu verhindern – eine molekulare oder andere unabhängige Phylogenie der Gruppe steht aber noch aus. Wie Abb. 5 zeigt, besitzt *P. manyar*, der nicht zirkelt (LEISLER 1995), einen ähnlich geknickten Schnabel (kleiner Winkel) wie die stark samenfressenden Darwinfinken. Zu flache (großer Winkel), für Zirkeln ungeeignete Schnäbel haben sich allerdings in der Gattung *Ploceus* nicht entwickelt.

Eine andere Entwicklungslinie, die der Entstehung von Zirkeln entgegenwirken kann, sind Änderungen des Kiefergaumenapparates und Schädels, die durch zunehmendes Fruchtfressen erforderlich werden. Sie wurden von BEECHER (1978) am Beispiel der Stare herausgearbeitet – insektivore und omnivore Arten zirkeln – frugivore, die Früchte verschlingen oder von ihnen abbeißen, nicht, da bei ihnen Schädel und Kiefer-Gaumenapparat verbreitert sein müssen, um den benötigten starken Adduktoren und einem vergrößertem Ectethmoid für die seitliche Führung des Jochbeins Raum zu geben. Auch hier fehlt noch ein unabhängiger Stammbaum der ganzen Familie (lediglich für die afrikanischen Vertreter wurde eine Phylogenie von CRAIG 1997 erstellt).

Nachdem ich Merkmalsausprägungen besprochen habe, die eine Entwicklung von Zirkeln zu beschränken scheinen, möchte ich im Rahmen des Fallbeispiels der Darwinfinken kurz auf mögliche anatomische Prädispositionen für dieses Verhalten eingehen. BOWMAN (1961), der sich mit dem Körperbau der Geospizinen ausführlich beschäftigte, fand den für Heben des Oberschnabels benötigten *M. protractor* bei Arten mit ganz unterschiedlichen Ernährungsweisen gut entwickelt: bei mäßig granivoren *Geospiza*-Arten (nicht aber bei den extrem granivoren *magnirostris* und *fortis*) sowie insektivoren bis omnivoren *Camarhynchus*-Arten (*parvulus*) scheint er mitzuhelfen, den Widerstand im Beugebereich von Nasen- und Stirnbein zu überwinden, während er bei den stochernden und hämmерnden Arten (*Pinaroloxias*, *G. scandens*, *Cactospiza pallida*) ein Abfedern der Stoßkräfte entlang der Schnabelachse nach hinten unterstützen dürfte. Spechtfinken hämmern wie Meisen (Ludescher 1968) mit leicht geöffnetem Schnabel (S. TEBBICH, mdl.). Auch bei der abklaubend, stochernden *Certhidea* findet Bowman diesen Muskel gut ausgeprägt und folgert: „One may conceive of the ancestral geospizine as possessing a well-developed *M. protractor pterygoidei*, which has preadapted its descendants to a broad range of feeding potentialities“ (p 133) – auch zum Zirkeln. In der Ausprägung des *M. depressor* variieren die Darwinfinken nur gering, und zirkelnde Arten zeichnen sich durch keine diesbezüglichen Besonderheiten (vergrößerte Ansatzstellen für den Muskel) aus (BOWMAN 1961). Die entscheidenden Voraussetzungen zum Zirkeln scheinen in einem bestimmten Winkel (s. o.) und einer genügend großen Höhe des Oberschnabels (largest divergence of bill from a straight line, Merkmal 52 in LEISLER & WINKLER 1985) zu suchen zu sein, die die benötigten mechanischen Bedingungen für eine effiziente Oberschnabelkinetik liefern (Abb. 5). Eine Linie anhand der sich diese Voraussage überprüfen ließe sind die Waldsänger (PARULINI, LOVETTE & BIRMINGHAM 2002), die überwiegend Formen mit abklaubender Ernährungsweise und zarten niedrigen Schnäbeln stellen, aber auch zirkelnde Gattungen (*Vermivora*, *Helmitheros*, *Limnothlypis*, *Oporornis*) umfassen.

Da aus den Merkmalen des knöchernen Schädels alleine Fähigkeiten zum Zirkeln nicht abgeleitet werden können und insbesondere nicht zu entscheiden ist, welche der beiden Muskelkonfigurationen realisiert ist, müssten bei künftigen Rekonstruktionen der Evolution des Zirkelns auch myologische Untersuchungen mitberücksichtigt werden. Wegen der erforderlichen Integration verschiedener Disziplinen versprechen derartige Analysen spannende Ergebnisse.

Danksagung: Für Angaben zum Zirkeln verschiedener Arten danke ich C. BARTSCH, P R. GRANT, T SHERRY, S. TEBBICH. E. OBERAUER fertigte in dankenswerter Weise Abb. 3 an. M. Krome half bei den übrigen. Mein besonderer Dank gilt H. WINKLER für die Erstellung des Tangaren-Stammbaums. Er und W LEY sahen das Manuskript kritisch durch. J GARCIA-MORENO wies mich auf wichtige Literatur hin.

Zusammenfassung

Zirkeln ist ein Verhalten, das große ökologische Bedeutung hat, da es Individuen/Arten erlaubt, sich versteckte (oft große) Nahrungsobjekte zugänglich zu machen und sie zu bearbeiten. Frühere Arbeiten beschäftigten sich hauptsächlich mit den anatomischen Voraussetzungen zum Zirkeln und seinem taxonomischen Wert. Obwohl Zirkeln bei Vertretern verschiedener Stammlinien graduell ausgebildet ist, wurden Fragen seines evolutionären Wandels in morphologischen Studien kaum, in verhaltensbiologischen Studien gar nicht bearbeitet. Prädispositionen in Morphologie und Verhalten, die die Entstehung von Zirkeln fördern, bzw. Bedingungen, die seine Ausführung einschränken, sind wenig verstanden. Die zunehmende Verfügbarkeit unabhängiger (molekularer) Phylogenien und neue Methoden der Merkmalsrekonstruktion ermöglichen heute eine gezielte Untersuchung der Merkmalsevolution des Zirkelns.

Am Beispiel der Darwinfinken und ihrer nächsten Verwandten, einer monophyletischen Gruppe mit extrem unterschiedlichen Ernährungsweisen und Schnabelgebrauch, diskutiere ich mögliche Prädispositionen und Einschränkungen des Zirkelns.

Literatur

- BARKER F.K., G.F BARROWCLOUGH & J.G. GROTH (2001): A phylogenetic hypothesis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data. Proc. R. Soc. Lond. B 269: 295-308. – BEECHER, W.J. (1951a): Adaptations for food-getting in the American blackbirds. Auk 68: 411-438. – BEECHER, W.J. (1951b): Convergence in the Coerebidae. Wilson Bull. 63: 274-287 – BEECHER, W.J. (1962): The bio-mechanics of the bird skull. Bull. Chicago Acad. Sci. 11.10-33. – BEECHER, W.J. (1978): Feeding adaptation and evolution in the starlings. Bull. Chicago Acad. Sci. 11 269-298. – BOCK, W (1964): Kinetics of the avian skull. J. Morph. 114 1-42. – BOWMAN, R.I. (1961): Morphological differentiation and adaptation

- in the Galapagos finches. Univ. Calif. Publ. Zool. Vol. 58. – BÜHLER, P (1981): Functional anatomy of the avian jaw apparatus. In: King, A.S. & J. McLellan (eds.): Form and Function in Birds 2: 439-468. – BURNS, K.J. (1997): Molecular Systematics of Tanagers (Thraupinae): Evolution and biogeography of a diverse radiation of neotropical Birds. Molecular Phylogenetics and Evolution 8: 334-348. – BURNS, K.J., S.J. HACKETT & N.K. KLEIN (2002): Phylogenetic relationships and morphological diversity in Darwin's finches and their relatives. Evolution 56: 1240-1252.
- CRAIG, A.J.F.K. (1997): A phylogeny for the African starlings (Sturnidae). Ostrich 68: 114-116.
- FREEMAN, S. & R.M. ZINK (1995): A phylogenetic study of the blackbirds based on variation in mitochondrial DNA restriction sites. Syst. Biol. 44: 409-420.
- GREENLAW, J.S. (1990): Foraging behavior in *Loxigilla* Bullfinches, with special reference to foot-holding and to nectar-robbing in the Lesser Antillean Bullfinch. Caribbean J. Sci. 26: 62-65.
- HEINROTH, O. & M. (1928): Die Vögel Mitteleuropas. Berlin. – HUDDLE, H. (1993): *Sturnus vulgaris*. In: GLUTZ v. BLOTZHEIM, U., & K. BAUER: Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 13/III, 2025-2114, Aula, Wiesbaden.
- LEISLER, B. (1995): Zirkeln bei Webervögeln (Ploceidae): Beziehungen zu Lebensweise und Schnabelbau. J. Ornithol. 136: 267-272. – LEISLER, B., & H. WINKLER (1985): Ecomorphology. Curr. Ornithol. 2: 155-186. – LEISLER, B. & H. WINKLER (2001): Morphological convergence in papyrus dwelling passerines. Ostrich, Suppl. 15: 24-29. – LEISLER, B., W. FORSTMEIER & H. WINKLER (2003): Kleine Unterschiede im Körperbau - große Effekte. MPG Jahrbuch, 761-766. – LÖHRL, H. (1972): Zum Verhalten des Weißmaskenbaumhopfes (*Phoeniculus bollei*) (Bewegungsweise, Nahrungsaufnahme und Sozialverhalten). J. Ornithol. 113: 48-52. – LORENZ, K.Z. (1949): Über die Beziehungen zwischen Kopfform und Zirkelbewegung bei Sturniden und Iktideriden. In: MAYR, E. & E. SCHÜZ (eds.): Ornithologie als Biologische Wissenschaft, 153-157 Heidelberg. – LOVETTE, I.J. & E. BERMINGHAM (2002): What is a Wood-Warbler? Molecular characterization of a monophyletic Parulidae. Auk 119: 695-714. – LUDESCHER, F.B. (1968): Über das Samenöffnen der Meisen. Vogelwelt 112: 116.
- MILLIKAN, G.C. & R.I. BOWMAN (1967): Observations on Galápagos tool-using Finches in captivity. Living Bird 6: 23-41. – MÜLLER, G.B. (2001): Homologie und Analogie: Die vergleichende Grundlage von Morphologie und Ethologie. In: KOTRSCHAL, K., G.B. MÜLLER & H. WINKLER, (eds.): Konrad Lorenz und seine verhaltensbiologischen Konzepte aus heutiger Sicht. Fürth, Filander 127-137
- NEWEKLOWSKY, W (1972): Untersuchungen über die biologische Bedeutung und die Motivation der Zirkelbewegung des Stars (*Sturnus v. vulgaris L.*). Z. Tierpsychol. 31: 474-502.
- ORIANS, G.G. (1985): Blackbirds of the Americas. Seattle-London.
- PETERS, D.S. (1987): Mechanische Unterschiede paläognathär und neognathär Vogelschädel. Natur und Museum 117: 173-182. – PETREN, K., B.R. GRANT & P.R. GRANT (1999): A phylogeny of Darwin's finches based on microsatellite DNA length variation. Proc. R. Soc. Lond. B 266: 321-329.
- REMSEN JR, J.V & S.K. ROBINSON (1990): A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. Studies in Avian Biology No. 13: 144-160. – ROSENBERG K.V (1990): Dead-leaf foraging specialization in tropical forest birds: measuring resource availability and use. Studies in Avian Biology No. 13: 360-368.
- SATO, A., W.E. MAYER, H. TICHY, P.R. GRANT, B.R. GRANT & J. KLEIN (2001): Evolution of *Mhc* class II *B* genes in Darwin's finches and their closest relatives: birth of a new gene. Immunogenetics 53: 792-801. – SCHLEUSSNER, G. (1988): Biologie, Haltung und Zucht der Kubafinken Gattung *Tiaris* L. Gef. Welt 112: 199-201, 225-228, 256-259. – SCHLUTER, D., T. PRICE, A.Ø MOOERS & D.

- LUDWIG (1997): Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution* 51: 1699-1711. – SEIBT, U. (2002): Inter-individual variance in problem-solving of Goldfinches *Carduelis carduelis*. *Zoology* 105, Suppl V, p 9. – SIBLEY, C.G. & J.E AHLQUIST (1990): Phylogeny and classification of birds. Yale University Press, New Haven, USA. – STEINBACHER, J. (1988): Über das “Zirkeln” bei Vögeln. *Gef. Welt* 112: 97. – STORCH, V., U. WELSCH & M. WINK (2001): *Evolutionsbiologie*. Springer.
- TEBBICH S., M. TABORSKY, B. FESSL & M. DVORAK (2002): The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). *Ecology Letters* 5: 656-664.
- WERNER T.K. & T.W. SHERRY (1987): Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the “Darwin’s Finch” of Cocos Island, Costa Rica. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 5506-5510. – WICKLER, W (1961): Über die Stammesgeschichte und den taxonomischen Wert einiger Verhaltensweisen der Vögel. *Z. Tierpsychol.* 18: 320-342. – WINKEL, W (1968): Zirkeln bei Zuckervogel-Arten (Coerebidae). *Z. Tierpsychol.* 25: 533-536.
- YANG S.Y. & J.L. PATTON (1981): Genic variability and differentiation in the Galapagos Finches. *Auk* 98: 230-242. – YURI, T. & D.P. MINDELL (2002): Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, “New World nine-primaried oscines” (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23: 229-243.
- ZUSI, R.L. (1959): The function of the depressor mandibulae muscle in certain passerine birds. *Auk* 76: 537-539. – ZUSI, R.L. (1993): Patterns of Diversity in the Avian Skull. In: HANKEN, J. & B.K. HALL (eds.): *The Skull* 2: 391-437, Univ. Chicago Press.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [25](#)

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

Artikel/Article: [Fragen zum Zirkeln der Vögel 215-229](#)