

Variabilität im Skelettbau der Cardueliden - ökologisch, phylogenetisch, adaptiv oder konstruktionsmorphologisch dominiert ?

Renate van den Elzen & Hans L. Nemeschkal

Skeletal variability in Carduelidae – ecological, phylogenetical, adaptive or constructional control? – We investigated size and shape patterns of 41 carduelid and 2 fringillid species (313 individuals) by principal component analyses. Body size, proportions of the beak and in the flying apparatus (engine supporting elements and elongated forewing) describe morphological differences in (fringillids and) carduelids. Greatest explanatory power exhibits the size axis (85,5% of variance); three shape axis explain about 9,3 % of variance and are to be defined as „phylogenetic axis“ (PC 3) and „construction axes“ (PC 2 and PC5). Skeletal architecture is mostly constructionally constrained (including growth development), followed by phylogenetic determination.

Key words: Morphometry, skeleton, Carduelidae; ecological, phylogenetical, adaptive, constraints; constructional morphology.

Renate van den Elzen, Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig,
Adenauerallee 160, D-53113 Bonn

Hans L. Nemeschkal, Zoologisches Institut der Universität Wien, Althanstraße 14,
A-1090 Wien

Einleitung

Die cardueliden Finken sind eine mit den Echten Finken, Fringillidae, nächst verwandte Familie. Beiden Gruppen gehen vermutlich auf eine einzige Stammform zurück. Zu den bekanntesten Arten der Familie Carduelidae zählen Girlitze, Zeisige, Gimpel oder Kernbeißer. Sie besiedeln alle Lebensräume bis auf Wüsten und tropische Regenwälder.

Insgesamt sind 140 Arten mit Ausnahme der australischen Region weltweit verbreitet und in drei Diversitätszentren konzentriert: in der Himalaya-Region der Paläarktis, dem Ostafrikanischen Graben in der Afrotropis und der zentralen Andenkette in der Neotropis. Die Arten in den drei Diversitätszentren, die hier als drei Radiationszentren aufgefasst werden, sind unterschiedlichen phylogenetischen Alters. Die ältesten Arten stammen aus der Himalaya -Region, ihre Radiation begann vor etwa 12 Millionen Jahren (Arnaiz-Villena et al. 2001) und enthält Kernbeißer, Grünlinge und (Karmin)Gimpel. Der zweite, jüngere Verbreitungsschwerpunkt liegt in der Afrotropis. Das maximale phylogenetische Alter der afrikanischen Girlitz-Arten wird auf etwa 9 bis 7 Millionen Jahre geschätzt (Arnaiz-Villena et al. 1999). Die jüngste Radiations-Gruppe bilden die südamerikanischen Zeisige, die vor ca. 3 –5 Millionen Jahren (Arnaiz-Villena et al. 1998, van den Elzen et al. 2001) vom südlichen Nordamerika ausgehend in die Neotropis einwanderten. Die Fringilliden haben sich nach Arnaiz-Villena et al. (1998, 1999, 2001) bereits vor etwa 16,5 Millionen Jahren abgetrennt.

Da die innerfamiliären Zusammenhänge zwischen einzelnen Artengruppen im Wesentlichen geklärt sind, wollen wir versuchen, Fragen nach morphologischen Veränderungen im Zusammenhang mit der adaptiven Radiation dieser Gruppen zu beantworten: In welcher Weise und in welchen Merkmalen hat sich die Familie morphologisch differenziert? Lassen sich die einzelnen Artengruppen (hier als Gattungen taxonomisch zusammengefasst) durch ihren Körperbau kennzeichnen und in welchen Merkmalen grenzen sie sich voneinander ab? Gibt es ein gemeinsames Prinzip der Veränderung und lässt sich dieses erfassen?

Größe und Gestalt sind wesentliche Diagnosemerkmale im Körperbau der Vögel. Sie spiegeln sich unter anderem im Knochenbau des Skelettes wider, wo sie leicht quantitativ zu erfassen sind. Größe bedeutet, messtechnisch oder konstruktionsmorphologisch gesehen, eine gleichförmige, lineare Veränderung im Körperbau, während Gestalt durch eine Verschiebung von (Größen)verhältnissen zustande kommt, die in unterschiedlichen Proportionen resultiert. Wir formulieren vier Hypothesen zu den möglichen Ursachen von Veränderungen im Skelettbau der Cardueliden, die mittels multivariater statistischer Verfahren geprüft werden sollen:

Hypothese 1:

Größe und Gestalt des Skelettsapparates werden weitgehend von ökologischen Vorgaben bestimmt. Unter dieser Annahme sollte die Morphologie von Arten mit z.B. ähnlichen Nahrungserwerbsstrategien näher zueinander liegen als zu den Koordinaten nächst verwandter Arten. Als Beispiel können die sogenannten „Pseudozeisige“ herangezogen werden: Dies sind besonders spitzschnäbelige Arten, die wie Meisen mit dem Rücken nach unten an Zweigen oder Zapfen hängen und so ihr Nahrungsspektrum erweitern können. Sie sind in vielen Gattungen zu finden (siehe Tabelle 1). Zu ihnen zählt auch -quasi als Sonderfall wegen seiner gekreuzten Schnabelspitzen - der Kreuzschnabel. Unter der oben beschriebenen Prämisse werden Gestalt und Proportionen der „Pseudozeisige“ ähnlich der von Echten Zeisigen erwartet: Hottentotten-, Mozambik-, Feinschnabel-

und Zitronengirlitz etwa sollten morphologisch nicht den übrigen Girlitzen, sondern Zeisigen der Gattung *Spinus* gleichen.

Hypothese 2:

Die Morphologie wird weitgehend von phylogenetischen Vorgaben bestimmt. Die Fringilliden sind, als ältester „Zweig“ oder Vorfahr, morphologisch von den Cardueliden stark verschieden. Nächst verwandte Arten einer Gattung sollten einander im Körperbau ähnlicher sein als Arten anderer Gattungen oder solcher mit identischem Lebensraum oder Nahrungserwerbsstrategien. Nach ihren Skelettproportionen sollten unter dieser Annahme z.B. Hottentotten- und Zitronengirlitz den übrigen Girlitzarten der Gattung *Serinus* ähnlicher sein als den Zeisigen der *Spinus*-Gruppe.

Hypothese 3:

Da adaptive Radiation die Erschließung neuer ökologischer Nischen bedeutet, sind damit morphologische Neuerungen im Körperbau impliziert. Arten oder Artengruppen einer biogeographischen Region, die ein neues adaptives Plateau erreicht haben, sollten daher einander ähnlicher sein als ihren nächsten Verwandten in anderen biogeographischen Regionen. Der Erlenzeisig z. B. sollte sich als Bewohner der alten Welt deutlicher von den Bewohnern der südamerikanischen Tropenregionen unterscheiden, als diese voneinander.

Hypothese 4:

Der Skelettbau folgt alleine internen, konstruktionsmorphologischen Zwängen. Arten gleicher Körpergröße-Kategorien könnten dann ähnlicher proportioniert sein als Arten einer Gattung, also einer stammesgeschichtlichen Einheit, oder Arten aus gleichen biogeographischen Regionen oder mit ähnlichen Nahrungserwerbsstrategien.

Material und Methode

Für die morphometrischen Untersuchungen standen uns 313 Skelette von 41 Cardueliden-Arten aus dem gesamten Verbreitungsgebiet der Familie sowie 2 Fringilliden-Arten (Tabelle 1) zur Verfügung. Der Schwerpunkt der Stichprobe liegt mit 20 Taxa in der Afrotropis, gefolgt von 15 paläarktischen und 3 holarktischen Arten. Mit 5 Arten ist die Neotropis und damit die Neue Welt vertreten. Arten der Orientalis (Indien, Ostasien) sind in unserer Stichprobe nicht enthalten.

An den Skeletten haben wir 42 Maße genommen: 20 aus dem Schädelbereich, 13 aus dem Bereich des Flugapparates und 9 vom Becken bzw. Lauf. Die Messstrecken sind in Tabelle 2 aufgelistet. Details zu den untersuchten Arten sowie Abbildungen der Messstrecken sind bereits in Nemeschkal (1999) veröffentlicht. Aus den Messdaten wurden Korrelationsmatrizen berechnet, die Merkmalszusammenhänge zwischen den

Arten wiedergeben und schließlich eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt. Dies ist ein bewährtes statistisches Verfahren, das in mehreren Varianten eingesetzt wird, um Proportionsverschiebungen im Körperbau von Organsimen darzustellen (u.a. Morrison 1986, Pimentel 1979).

Es fasst eine große Zahl von ursprünglichen Merkmalen in wenige neue „Merkmale“, die sogenannten Hauptkomponenten (hier auch als „Achsen“ oder principal components = PCs bezeichnet), zusammen. Sie zeigen die Trends auf, in welche Richtungen sich welche Merkmale oder Merkmalsgruppen verändert haben: Die Höhe der sogenannten Koeffizienten auf den Hauptachsen informiert darüber, welche der ursprünglichen Merkmale (= Merkmale, in der Folge) betroffen sind, ihre Vorzeichen geben die Richtung der Veränderung an. Die Reihenfolge ihrer Bedeutung ergibt sich auch aus der Höhe des Prozentanteils, mit dem ein Merkmal zur Erklärung der Variabilität zwischen den einzelnen Arten beiträgt. In Permutationstests wurden die Koeffizienten der Achsen auf Signifikanz getestet ('computerintensive statistical program package', Nemeschkal 1999). So ist eine schärfere Akzentuierung der tatsächlich an der Kennzeichnung der Achsen und damit an der Kennzeichnung der Arten beteiligten Merkmale gewährleistet.

Für den statistischen Test der Prämissen unserer Hypothesen haben wir weitere Merkmale in die Analyse einbezogen. Die mittlere Körpermasse (Dunning 1993, eigene Beob.) und das phylogenetische Alter (nach Arnaiz-Villena et al. 1998, 1999, 2001) wurden für alle untersuchten Arten ermittelt und nach Rangstufen klassifiziert (Tabelle 1). Auch die Koordinatenpunkte der Artzentroide für die einzelnen Achsen (PC Scores) wurden auf diese Weise kodiert. Arten, die auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen (monophyletische Arten) wurden als Gattung mit einer Ziffer in beliebiger Reihenfolge zusammengefasst. Für die Analyse der Verbreitungsmuster haben wir für die biogeographischen Regionen Werte in der Abfolge des vermuteten Besiedlungsalters vergeben. Alle Variablen wurden im Spearman-Rang-Korrelationstest auf signifikanten Zusammenhang geprüft.

Ergebnisse

Allgemeine Muster im Skelettbau der Familie(n) Carduelidae und Fringillidae

Nur fünf Hauptachsen erklären gemeinsam bereits 95,6 % der Gesamtvarianz, also der Variabilität im Körperbau der Cardueliden. Die erste Hauptachse PC 1 erklärt mit 85,5 % den größten Anteil der Unterschiede im Körperbau. Sie kann als Größenachse interpretiert werden. Dies lässt sich bereits aus der Struktur ihrer Koeffizienten ablesen: Alle tragen ein positives Vorzeichen und sind mit höchstem Signifikanzniveau auf der Achse repräsentiert (Tabelle 2). Der Varianzanteil fast aller Merkmale (Ausnahme Ellen- und Carpometacarpuslänge) liegt zwischen 75 % und 96 % und damit vergleichsweise hoch. Die Länge der Schnabelspitze, minimale Stirnbreite, Palatinumstärke, Lauflänge und -breite, Höhe des Brustbeinkammes, und die Größe des Oberarmkopfes erscheinen

mit Werten unter 80 %. Ellen- und Carpometacarpuslänge tragen mit 35 % respektive 50 % noch weniger zur Größenachse bei. Die Variabilität dieser beiden Merkmale lässt sich mit Größenveränderungen nicht interpretieren, bei den anderen sieben reicht Grösse alleine zur Erklärung ebenfalls nicht aus. Generell erklären aber Größendifferenzen bereits einen überwiegenden Anteil der gesamten Merkmalsvariabilität im Skelettbau der Cardueliden. Dementsprechend korreliert Körpermasse mit den rangtransformierten Artenscores der PC 1 auf höchstem Signifikanzniveau (Tabelle 3).

Die Hauptachse PC 2 erklärt 3,9 % der Gesamtvarianz. Elf der 42 Messstrecken sind signifikant mit ihr korreliert. Den Hauptanteil der Varianz entfällt dabei auf zwei Flügelknochenmaße: Ellen- und Carpometacarpuslänge. Durch Merkmalskontrastierung weist diese Hauptkomponente verschiedene Funktionskreise aus. PC 2 ist daher als „Gestaltsachse“ interpretierbar. Ellen-, Carpometacarpuslänge und die Länge der Schnabelspitze sind positiv geladen und sieben Schädelmessstrecken sowie der Oberschenkel­länge mit negativen Ladungen gegenübergestellt. Diese Hauptachse zeigt keinen Zusammenhang mit Verbreitungsmustern, phylogenetischem Alter oder Körpermasse und kann daher vorsichtig als „konstruktionsmorphologische Achse“ interpretiert werden.

Fast 3 % der Gesamtvarianz entfallen auf die Hauptachse PC 3, mit der alle Messstrecken bis auf Ellen- und Carpometacarpuslänge auf hohem Signifikanzniveau korrelieren. Die höchsten Varianzanteile mit positiven Koeffizienten entfallen auf die Breite des Oberarmkopfes, die Höhe und Länge des Brustbeinkammes, die Höhe des Brustbeines sowie Ellen- und Beckenbreite. Mit negativer Ladung stehen diesem Merkmalskomplex die Höhe des Dentale und die Schädelhöhe gegenüber. Damit sind Merkmale aus dem Funktionskreis Fliegen dem Funktionskreis Nahrungserwerb gegenübergestellt. Die Achse trennt zwar im Wesentlichen nach Bauelementen, die einerseits auf Veränderungen in Richtung eines kräftigen Schlagfluges, andererseits eines schlanken Schädels hindeuten, enthält aber noch weitere Merkmalskomponenten (Tabelle 2). Sie zeigt einen hochsignifikanten bis signifikanten Zusammenhang mit der biogeographischen Verbreitung und dem phylogenetischem Alter der untersuchten Arten (Tabelle 3). Wir bezeichnen sie daher als „phylogenetische Gestaltsachse“

Hauptachse PC 4 erklärt zwar 2 % der Unterschiede im Skelettbau, es ist aber nur ein einziges Schädelmerkmal, die Flügelbeinlänge, signifikant mit ihr korreliert. Da dieses Merkmal außerdem nur einen geringen Ladungswert hat, verzichten wir auf eine Interpretation dieser Achse und ihrer Artenverteilung.

Der Anteil von Achse PC 5 an der Gesamtvarianz beträgt 1,4 %, 18 signifikant korrelierende Merkmale beschreiben die Verteilung der Arten im Merkmalsraum: Im Wesentlichen sind positiv geladene Knochenelemente des Flugapparates (nach Varianzanteilen allen voran Schulterblattlänge, Höhe und Länge des Brustbeines), (überwiegend) nega-

tiv geladenen Schädelmerkmalen gegenübergestellt. Diese Achse trennt die Arten wieder nach Unterschieden ihrer Flugfähigkeiten und ihres Schädelbaues. Sie ist, wie Achse PC 2, eine „Konstruktionsachse“, da sie weder mit Verbreitung, phylogenetischem Alter oder Körpermasse korreliert.

Beschreibung der Artenverteilung
Verteilung entlang der Größenachse PC 1

Die untersuchten Arten sind nach ihrer Körpermasse von leicht bis schwer entlang der Achse PC 1 aufgereiht (x-Achse in Abbildung 1). Die Größenkategorien liegen fast ohne Überschneidungen voneinander getrennt, Arten verschiedener Gattungen, geographischer Regionen und unterschiedlichen phylogenetischen Alters hingegen überlappen stark (nicht dargestellt). Mit Ausnahme des Kreuzschnabels (6) scheinen die „Pseudozeisige“ in den zwei untersten Gewichtsklassen auf: Ihre Körpermasse überschreitet 25 g nicht und die Koordinaten liegen unterhalb des Koordinatenmittelpunktes, der als Familiencentroid gewertet werden darf. Alle (außer dem Kreuzschnabel) sind in Nähe der Echten Zeisige der Gattung *Spinus* zu finden, allerdings eng neben Arten anderer Gattungen, deren morphologische Koordinaten sich mit denen der Zeisige überschneiden (Abbildung 2).

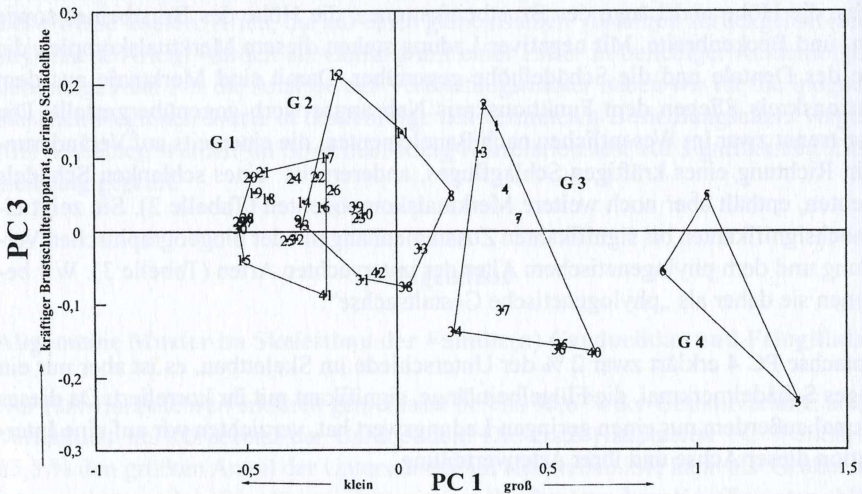


Abb. 1 Verteilung der Arten, dargestellt als Artcentroide, im zweidimensionalen Merkmalsraum. G1=Größenklasse 9-13g, G2= 14-20g, G3= 21-31g, G4>= 31g.
Fig. 1 Distribution of species, represented by species-centroids, in twodimensional morphospace. G1= body mass 9-13 g, G2= 14-20 g, G3= 21-32 g, G4>= 31 g.

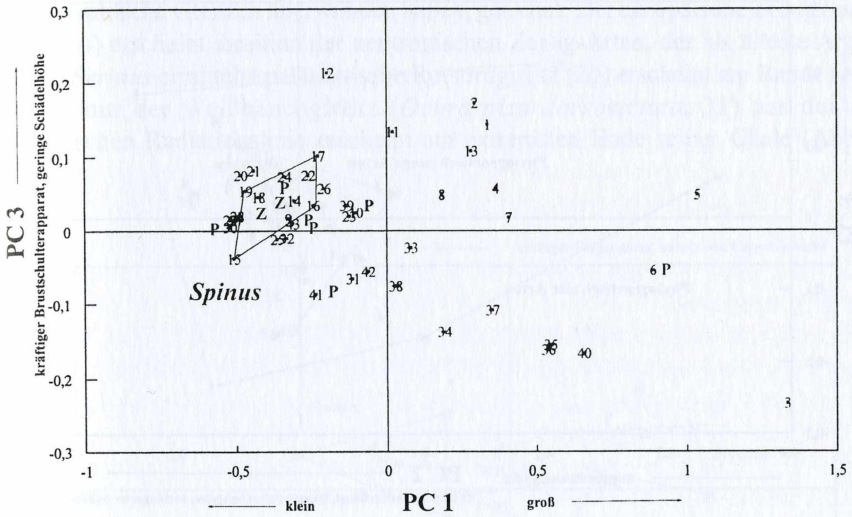


Abb. 2: Verteilung der Zeisigarten (Gattung *Spinus*) und des Lebensformtypus „Pseudozeisige“ (*Acanthis flammea*, *Loxia curvirostra*, *Carduelis carduelis*, *Serinus citrinella*, *Ochrospiza mozambica*, *Dendrospiza hyposticta*, *Pseudochloroptila totta*) im Merkmalsraum. P= „Pseudozeisig“, Z=Zeisig, Ziffern geben die Artnummern an (Vgl. Tabelle 1).

Fig. 2: Distribution of siskins (genus *Spinus*) and siskin like life forms „pseudosiskins“ (*Acanthis flammea*, *Loxia curvirostra*, *Carduelis carduelis*, *Serinus citrinella*, *Ochrospiza mozambica*, *Dendrospiza hyposticta*, *Pseudochloroptila totta*) in morphospace. P=“pseudosiskins“, Z=siskins, numbers refer to species (s.table 1).

Verteilung entlang der Gestaltsachsen PC 2,3,5

1. Phylogenetische Einheiten

Die Verteilung der Arten nach ihrem phylogenetischen Alter gelingt am deutlichsten durch Kombination von PC 3 mit der konstruktionsmorphologischen Achse PC 2. Wie Abbildung 3 zeigt, liegen die Arten, deren Alter unter fünf Millionen Jahre geschätzt wurde – gemeinsam mit einigen der älteren Arten - um den Koordinatenmittelpunkt, und innerhalb des morphologischen Raumes der geologisch älteren Arten, denen die Extreimbereiche vorbehalten sind. Ausgehend von der Gestalt der ältesten Artengruppe, *Fringilla*, mit spitzem Schnabel bei kurzem Schädel und dem kräftigsten Brustschulterapparat, der nur vom Berghänfling (12) übertroffen wird, verlagern sich die Proportionen der Carduelidenarten in Richtung kurze Schnabelspitze bei längeren Oberschenkeln und kleinerem Brustkorb, also geringerer Flugleistung. Sie sind, im Gegensatz zur Außengruppe der Fringillidae, keine Zugvögel, sondern Standvögel, die nur unregelmäßig weitere Streifzüge unternehmen.

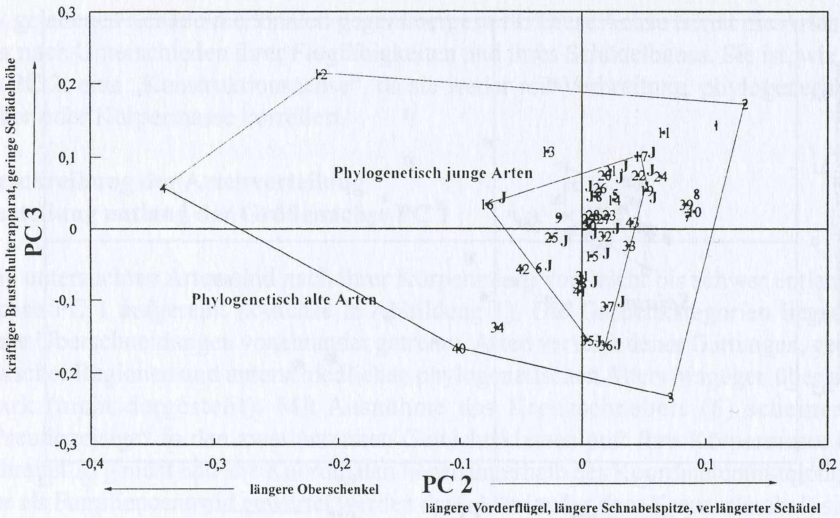


Abb. 3. Verteilung von phylogenetisch alten und jungen Arten im Merkmalsraum. J = junge Arten unter 5 MJ, ohne Symbol= phylogenetisch alte Arten.

Fig.3 Distribution of phylogenetically younger and older species in morphospace. J= species younger than 5 my, no symbol= older species.

2. Taxonomische Einheiten

Eine saubere Trennung aller taxonomischen Untereinheiten gelingt nicht, jedoch lassen sich einige Artengruppen (als Gattungen zusammengefasst) morphologisch deutlich unterscheiden. Dies gilt besonders für die kleinen Arten der Zeisige und Girlitze, die sich in ihrer Körpergröße stark überschneiden. Ihre Abgrenzung gelingt durch PC 5 und 3, die alle Zeisige durch schmale Schädel und längere Schnabelspitzen, die Girlitze der Gattung *Serinus* durch breitere und rundere Schädel und einen kräftigen Flugapparat zusammenfasst. Die afrikanischen Girlitze der Gattung *Ochrospiza* liegen morphologisch gesehen im Mittelfeld, wo auch die meisten Pseudozeisige aufscheinen (Abbildung 4). Eine ähnliche Verteilung ergibt sich aus der Achsen-Kombination PC 5 und 2 sowie PC 5 und 1 (nicht dargestellt).

3. Biogeographische und Radiations -Einheiten

Eine exakte Abgrenzung biogeographischer Regionen nach der Morphologie ihrer Arten gelingt nicht, obwohl PC 3 nach den signifikanten Korrelationswerten im Spearman-Rang-Test einen solchen Zusammenhang nahe legt. Mit den Radiationseinheiten ist es ähnlich: Die nach genetischen Untersuchungen als älteste Arten einer Gattung ausgewiesenen Taxa liegen nicht deutlich von den jüngsten Arten, die kontinentale und

biogeographische Grenzen überwunden haben, getrennt: Der europäische Zeisig *Spinus spinus* (14) erscheint inmitten der neotropischen Zeisig-Arten, der als älteste Art der Gattung *Serinus* ermittelte paläarktische Rotstirngirlitz (20) erscheint am Rande seiner Gruppe, nur der Weißbauchgirlitz (*Ochrospiza dorsostrata*, 31) aus der rein afrotropischen Radiationslinie erscheint am extremsten Ende seiner Clade (Abbildung 4).

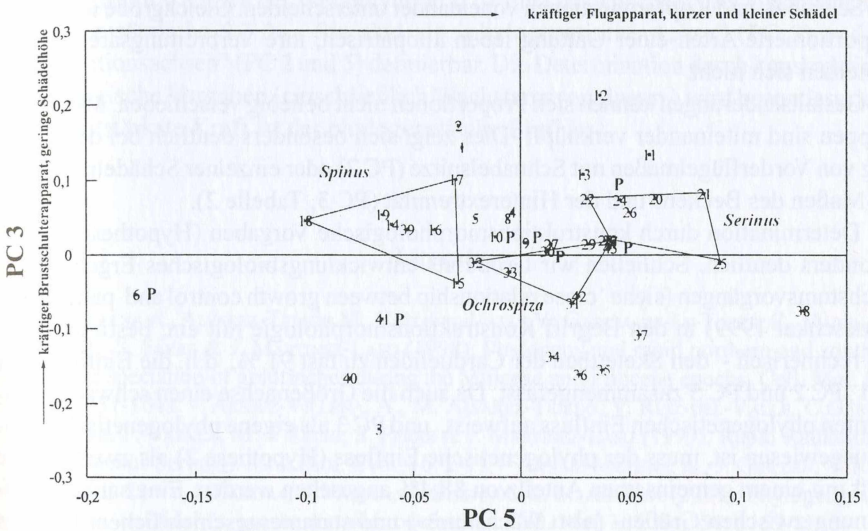


Abb. 4 Verteilung von Arten der Gattungen *Spinus*, *Ochrospiza* und *Serinus*. Ziffern stehen für Artnamen aus Tabelle 1, P = Pseudozeisig.

Fig. 4 Distribution of *Spinus*-, *Ochrospiza*- and *Serinus*-species. Numbers refer to species in table 1, P=pseudosiskins.

Schlussfolgerungen

Modifikation der Körpergröße ist das generelle Prinzip der morphologischen Variation bei Cardueliden. Zu diesem Ergebnis kommt auch Björklund (1991, 1993, 1994, 1996) nach der Untersuchung externer Körpermerkmale von Cardueliden und Meisen. Er stellt Größenveränderungen als ein allgemeines Grundprinzip der Gestaltsänderung von Vögeln dar. Wie unser Beispiel zeigt, gibt es aber wichtige Ausnahmen. Ist schon bei Cardueliden die Variabilität der äußeren Flügelknochen von dieser Regel ausgenommen, dürfen solche Abweichungen in anderen Vogelfamilien ebenfalls erwartet werden. An der Gestaltsänderung sind generell weniger Merkmale in geringerem Ausmaß beteiligt als bei Größenänderungen, diese haben aber große Auswirkungen, die in einer

Vielzahl ökomorphologischer Arbeiten beschrieben sind (u.a. Gamauf et al. 1998, Leisler et al. 1997, Leisler & Winkler im Druck). Die wichtigsten Gestaltsveränderungen innerhalb der Familie Carduelidae (Tabelle 3, kumulierte Gesamtvarianz, zwei letzte Spalten) finden im Schädel und im Flugapparat statt. Der Beckengürtel mit den Hinterextremitäten ist nur schwach betroffen. Bei afrikanischen Girlitzen konnten wir (Elzen et al. 1987, Nemeschkal et al. 1994) nachweisen, dass nur solche Arten sympatrisch den gleichen Lebensraum besiedeln, die sich entweder in ihrer Körpergröße oder aber in den Schnabel- und Kopfproportionen voneinander unterscheiden. Gleichgroße und gleich proportionierte Arten einer Gattung leben allopatrisch, ihre Verbreitungsareale überschneiden sich nicht.

Bei Gestaltsänderungen können sich Proportionen nicht beliebig verschieben, Merkmalsgruppen sind miteinander verknüpft: Dies zeigt sich besonders deutlich bei der Koppung von Vorderflügelmaßen mit Schnabelspitze (PC 2) oder einzelner Schädelmerkmale mit Maßen des Beckens und der Hinterextremität (PC 3, Tabelle 2).

Die Determination durch konstruktionsmorphologische Vorgaben (Hypothese 4) wird besonders deutlich. Schließen wir Größe als entwicklungsbiologisches Ergebnis von Wachstumsvorgängen (siehe 'close relationship between growth control and patterning' Nemeschkal 1999) in den Begriff Konstruktionsmorphologie mit ein, bestimmt sie – rein rechnerisch – den Skelettbau der Cardueliden zu fast 91 %, d.h. die Einflüsse der PC 1, PC 2 und PC 5 zusammengefasst. Da auch die Größenachse einen schwach signifikanten phylogenetischen Einfluss aufweist, und PC 3 als eigene phylogenetische Achse ausgewiesen ist, muss der phylogenetische Einfluss (Hypothese 2) als zweitstärkste Kraft mit einem gemeinsamen Anteil von 88,4% angesehen werden. Eine saubere Auftrennung zwischen Größen- (also Wachstums-) und stammesgeschichtlichem Einfluss gelingt mit den Rang-Korrelationstests nicht, aber der Trend wird ersichtlich.

Umwelteinflüsse (Hypothesen 1 und 3) sind in der Gesamtarchitektur des Skelettbaues mittels Hauptkomponentenanalyse nicht fassbar. Das „Kopfunterhängen“ nach Meisenart ist bei den Cardueliden offensichtlich mehrfach entstanden, Voraussetzungen sind entweder ein leichtes Körpergewicht (Birken“zeisig“, Stieglitz, Zitronengirlitz) oder besonders kurze Hinterextremitäten (Kreuzschnabel).

Die Prämisse, dass Radiationseinheiten (hier die südamerikanischen Zeisige) einander mehr gleichen als den ursprünglicheren Verwandten (hier der Erlenzeisig der paläarktischen Region) erfüllt sich nicht. Es zeigt sich aber, dass phylogenetisch junge Arten nach ihrem Skelettbau vereinfacht ausgedrückt als „Generalisten“ erscheinen, die alten Arten als die „Spezialisten“ mit den extremsten Veränderungen: Der Zeitfaktor spielt (bei Cardueliden) beim Erwerb und/oder der Optimierung adaptiver Neuerungen ganz offensichtlich eine Schlüsselrolle.

Zusammenfassung

Wir untersuchten Größen- und Gestaltungsmuster von 41 Cardueliden- und 2 Fringilliden-Arten (313 Individuen) mit Hilfe der Hauptkomponentenanalyse. Körpergröße, Schnabelproportionen und Besonderheiten im Flugapparat (kräftiger Antriebsanteil sowie langer Vorderflügel) beschreiben als wesentlichste Parameter Unterschiede in der Morphologie von (Fringilliden und) Cardueliden. Die Hauptkomponentenachse mit der größten Erklärungskraft (85,5% der Gesamtvarianz) ist die Größenachse; drei Gestaltsachsen erklären zusätzliche 9,3 % Sie sind als „phylogenetische Achse“ (PC 3) und als „Konstruktionsachsen“ (PC 2 und 5) definierbar. Die Determination durch konstruktionsmorphologische Vorgaben (einschließlich Wachstumsvorgängen) wird besonders deutlich; zweitstärkste Kraft ist der phylogenetische Einfluss.

Literatur

- ARNAIZ-VILLENA A., ALVAREZ-TEJADO M., RUÍZ-DEL-VALLE V., GARCIA-DE-LA-TORRE C., VARELA P., RECIO M. J., S. FERRE & J. MARTINEZ-LASO (1998): Phylogeny and rapid northern and southern hemisphere speciation of goldfinches during the Miocene and Pliocene epochs. *Cell. Mol. Life Sci.* 54: 1031-1041. – ARNAIZ-VILLENA, A., M. ALVAREZ-TEJADO, V. RUÍZ-DEL-VALLE, C. GARCIA-DE-LA-TORRE, P. VARELA, M. J. RECIO, S. FERRE & J. MARTINEZ-LASO (1999): Rapid Radiation of Canaries (Genus *Serinus*). *Mol. Biol. Evol.* 16: 2-11 – ARNAIZ-VILLENA, A., J. GUILLEN, V. RUÍZ-DEL-VALLE, E. LOWY, J. ZAMORA, P. VARELA, D. STEFANI & L. M. ALLENDE (2001): Phylogeography of crossbills, bullfinches, grosbeaks, and rosefinches. *Cell. Mol. Life Sci.* 58: 1159-1166.
- BJÖRKLUND, M. (1991): Patterns of morphological variation among Cardueline finches (Fringillidae: Carduelinae). *Biol. J. Linn. Soc.* 43: 239-248.
- BJÖRKLUND, M. (1993): Phenotypic variation of growth trajectories in finches. *Evolution* 47: 1506-1514 – BJÖRKLUND, M. (1994): Processes generating macroevolutionary patterns of morphological variation in birds: a simulation study. *J. Evol. Biol.* 7: 727-742. – BJÖRKLUND, M. (1996): Variation in growth in the blue tit. *J. Evol. Biol.* 10: 139-155.
- DUNNING, J. B. (1993): *CRC Handbook of Avian Body Masses*. CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo.
- ELZEN, R. VAN DEN, J. GUILLEN, V. RUÍZ-DEL-VALLE, L. M. ALLENDE, E. LOWY, J. ZAMORA, A. ARNAIZ-VILLENA (2001): Both morphological and molecular characters support speciation of South American siskins by sexual selection. *Cellular Molecular Life Sciences* 58: 2117-2128. – ELZEN, R. VAN DEN, NEMESCHKAL, H. L. & CLASSEN, H. (1987): Morphological variation of skeletal characters in the bird family Carduelidae: General size and shape patterns in African canaries shown by principal component analyses. *Bonn. zool. Beitr.* 38: 221 - 237
- GAMAUF, A., PRELEUTHNER, M. & WINKLER, H. (1998): Philippine birds of prey: interrelations among habitat, morphology, and behavior. *The Auk* 115 (3): 713-726.

- LEISLER, B., WINKLER, H. & SIEBENROCK, K.-H. (1997): Ökomorphologische Untersuchungen am Beispiel der Weibervögel (Ploceidae) und Eisevögel (Alcedinidae). Mitt. Zool. Mus. Berl. 73, Suppl.. Ann. Orn. 21 17-43 (in German). – LEISLER, B. & WINKLER, H. (2000): Morphological consequences of migration in passerines. In: Avian migration. Berthold, P., E. Gwinner and E. Sonnenschein ed. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 175-186
- MORRISON, D.F (1986): Multivariate Statistical Methods. McGraw-Hill, Aukland.
- NEMESCHKAL, H. L. (1999): Morphometric correlation patterns of adult birds (Fringillidae: Passeriformes and Columbiformes) mirror the expression of developmental control genes. Evolution 53 899 - 918. – NEMESCHKAL, H. L. & ELZEN, R. VAN DEN (1990): Funktionskreise im Skelettsystem der Cardueliden.- Ein morphometrischer Ansatz. In: Current Topics in Avian Biology (van den Elzen *et al.*, eds) Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Bonn, 1988, 37 - 41 – NEMESCHKAL, H. L., CLASSEN, H. & ELZEN, R. VAN DEN (1994): Morphological divergence, distribution and systematics of canaries of the genus *Ochropsiza*. Proc. VII Pan-Afr. Orn. Congr., 241-247
- PIMENTEL, R.A. (1979): Morphometrics. Kendall/ Hunt Pub. Comp., Dubuque.

Nr	Gattung	Art	Pseudozeisige	Code Biogeographische Verbreitung
1	<i>Fringilla</i>	<i>montifrigilla</i>		1
2		<i>coelebs</i>		1
3	<i>Coccothraustes</i>	<i>coccothraustes</i>		1
4	<i>Pyrrhula</i>	<i>pyrrhula</i>		1
5	<i>Pinicola</i>	<i>enucleator</i>		2
6	<i>Loxia</i>	<i>curvirostra</i>	P (Sonderfall)	2
7	<i>Chloris</i>	<i>chloris</i>		1
8		<i>sinica</i>		1
9	<i>Acanthis</i>	<i>flammea</i>	P	2
10	<i>Carduelis</i>	<i>carduelis</i>	P	1
11	<i>Linaria</i>	<i>cannabina</i>		1
12	<i>Agriospiza</i>	<i>flavirostris</i>		1
13	<i>Rhodospiza</i>	<i>obsoleta*</i>		1
14	<i>Spinus</i>	<i>spinus</i>		1
15		<i>cucullatus</i>		4
16		<i>barbatus</i>		4
17		<i>xanthogastra</i>		4
18		<i>yarrellii</i>		4
19		<i>psaltria</i>		4
20	<i>Serinus</i>	<i>pusillus</i>		1
21		<i>serinus</i>		1
22		<i>syriacus</i>		1
23		<i>canicollis</i>		3?

Code für phylogenetisches Mindestalter	Code für phylogenetisches Höchstalter	Code Masse
7	4	4
7	4	4
6	4	5
2	2	4
6	4	5
1	1	5
2	3	4
2	3	3
1	3	1
1	2	3
4	2	3
4	2	3
7	4	4
2	2	2
2	1	1
3	1	2
2	1	2
1	1	1
2	1	1
3	1	1
2	1	1
3	1	1
2	1	2

24		<i>citrinella</i>	P	1	4	2	2
25	(<i>Alario</i>)	<i>alario</i>		3	3	1	1
26		<i>canaria</i>		3	1	1	2
27	<i>Ochrospiza</i>	<i>reichenowi</i>		3	3	2	1
28		<i>atrogularis</i>		3	3	2	1
29		<i>leucopygia</i>		3	3	2	1
30		<i>mozambica</i>	P	3	3	1	1
31		<i>dorsostriata</i>		3	4	2	2
32		<i>xanthopygia</i>		3	3	1	1
33	<i>Crithagra</i>	<i>gularis</i>		3	4	2	2
34		<i>striolata</i>		3	5	3	4
35		<i>albugularis</i>		3	3	1	4
36		<i>donaldsoni buchamani****</i>		3	2	1	4
37		<i>sulphurata</i>		3	2	1	4
38	(<i>Serinops</i>)	<i>flaviventris</i>		3	2	1	3
39		<i>mennelli**</i>		3	4	2	3
40		<i>burtoni***</i>		3	5	3	4
41	<i>Dendrospiza</i>	<i>hyposticta</i>	P	3	3	2	2
42		<i>scotops</i>		3	3	2	2
43	<i>Pseudochloroptila</i>	<i>totta</i>	P	3	4	2	2

- *Werte von *Carpodacus nivalensis*
- ** Werte von *Crithagra gularis*
- *** Werte von *Crithagra striolata*
- **** Werte von *Crithagra sulphurata*

Tab. 1. Übersicht über die untersuchten Arten, ihre biogeographische Zugehörigkeit, ihr phylogenetisches Alter und ihre Körpermassenkategorien. P= Pseudozeisig. Für Erklärungen siehe Text.

Skelettmerkmale
Schädelmerkmale

Koeffizientenwerte auf den Achsen
PC 1 PC 2 PC 3 PC 4

01 Unterschnabel, Länge der Schnabelspitze	0,147	0,190	-0,121	-0,027
02 Unterschnabel, Länge des Dentale	0,157	0,128	-0,110	-0,047
03 Unterschnabel, Länge der pars caudalis	0,156	-0,110	-0,058	-0,182
04 Unterschnabel, Höhe des Dentale	0,152	-0,033	-0,285	0,136
05 Unterschnabel, Höhe der pars caudalis	0,157	0,012	-0,180	0,140
06 Schädelbreite	0,162	-0,074	-0,113	-0,090
07 Maximale Stirnbreite	0,163	-0,065	-0,095	0,019
08 Minimale Stirnbreite	0,146	-0,200	-0,108	0,343
09 Gesichtsbreite, postorbital	0,161	-0,118	-0,065	0,117
10 Oberschnabelbreite	0,159	-0,106	-0,086	0,122
11 Oberschnabellänge	0,161	0,049	-0,135	-0,034
12 Postorbitallänge	0,164	-0,007	0,013	-0,105
13 Länge des Quadratojugale	0,159	-0,026	0,035	-0,165
14 Augenhöhledurchmesser	0,160	-0,044	0,055	-0,173
15 Schädelhöhe	0,156	-0,098	-0,260	-0,006
16 Schädelhöhe	0,162	0,098	-0,087	-0,110
17 Palatinumdicke	0,147	-0,074	-0,226	0,305
18 Länge des Flügelbeines	0,155	-0,219	0,002	-0,033
19 Länge des Processus orbitalis quadrati	0,161	-0,065	-0,102	0,063
20 Oberschnabelhöhe	0,161	-0,052	-0,159	0,105

Becken und Hinterextremität

21 Beckenlänge	0,161	-0,051	-0,016	-0,012
22 Beckenbreite	0,150	-0,120	0,273	-0,204
23 Hintere Beckenlänge	0,158	-0,014	0,029	-0,195
24 Oberschenkelhöhe	0,161	-0,093	-0,045	-0,147
25 Oberschenkelbreite	0,161	-0,063	0,047	-0,106
26 Unterschenkelhöhe	0,157	-0,065	0,002	-0,212
27 Unterschenkelbreite	0,160	-0,027	0,065	-0,105
28 Lauflänge	0,145	-0,031	-0,041	-0,325
29 Laufbreite	0,145	0,053	-0,105	0,009

en	Varianzanteil der Achsen in %				1	2	
	PC 5	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5	PC2-5PC1-5
-0,233	77,94	5,95	1,76	0,06	3,12	7,71	85,65
-0,097	88,08	2,70	1,45	0,19	0,54	1,99	90,07
0,018	87,62	2,00	0,41	2,84	0,02	2,41	90,08
0,110	82,73	0,18	9,80	1,59	0,70	9,80	85,14
0,102	88,55	0,03	3,90	1,68	0,60	3,90	92,45
-0,093	94,75	0,89	1,54	0,70	0,50	2,43	97,18
-0,123	95,87	0,70	1,08	0,03	0,87	1,95	97,82
-0,190	76,36	6,53	1,40	10,02	2,10	10,03	86,39
-0,070	92,60	2,27	0,51	1,17	0,28	3,06	95,66
-0,082	90,91	1,86	0,89	1,27	0,38	3,13	94,04
-0,152	93,40	0,40	1,20	0,10	1,33	2,53	95,93
-0,134	96,17	0,01	0,02	0,93	1,04	1,06	97,23
-0,037	90,52	0,11	0,15	2,32	0,07	0,15	90,67
-0,073	91,92	0,32	0,36	2,54	0,30	0,66	92,58
0,074	87,84	1,57	8,11	0,00	0,31	9,99	97,83
-0,126	94,93	1,59	0,91	1,03	0,91	1,82	96,75
0,037	77,50	0,89	6,14	7,93	0,08	6,14	83,63
-0,047	86,05	7,88	0,01	0,09	0,13	7,97	94,02
0,100	93,22	0,69	1,24	0,34	0,57	1,24	94,46
0,022	92,95	0,45	3,03	0,94	0,03	3,06	96,01
0,160	92,99	0,43	0,03	0,01	1,46	0,03	93,02
-0,020	80,53	2,37	8,98	3,55	0,02	8,98	89,51
-0,201	89,50	0,03	0,10	3,25	2,33	0,10	89,60
0,166	93,62	1,43	0,24	1,83	1,58	1,67	95,29
-0,160	93,43	0,66	0,27	0,96	1,45	0,27	93,70
0,313	88,84	0,69	0,00	3,83	5,65	0,00	88,84
-0,146	92,12	0,12	0,50	0,95	1,23	0,50	92,62
0,460	75,52	0,16	0,20	9,02	12,12	0,20	75,72
-0,210	75,27	0,46	1,34	0,00	2,54	1,34	76,61

Brustkorb und Flügel

30 Brustbeinlänge	0,158	0,024	0,213	0,173	0,140	89,89	0,09	5,44	2,56	1,12	6,56	96,45
31 Höhe des Brustbeinkammes	0,147	0,095	0,294	0,320	0,086	77,35	1,48	10,41	8,71	0,43	10,84	88,19
32 Länge des Brustbeinkammes	0,154	0,073	0,234	0,258	0,082	85,16	0,87	6,57	5,68	0,39	6,96	92,12
33 Hintere Breite des Brustbeines	0,154	-0,075	0,146	-0,027	0,068	85,65	0,92	2,57	0,06	0,26	2,57	88,22
34 Höhe des Brustbeines	0,152	0,010	0,272	0,247	0,135	83,19	0,02	8,91	5,19	1,06	9,97	93,16
35 Rabenbeinlänge	0,163	0,075	0,063	0,108	-0,001	96,23	0,93	0,47	0,99	0,00	0,47	96,70
36 Schulterblattlänge	0,160	0,016	0,108	0,128	0,226	92,51	0,04	1,40	1,40	2,95	4,35	96,86
37 Oberarmlänge	0,158	-0,008	0,002	-0,070	0,268	89,85	0,01	0,00	0,41	4,14	0,00	89,85
38 Breite des Oberarmkopfes	0,142	-0,083	0,368	-0,076	-0,217	72,32	1,14	16,28	0,49	2,71	16,28	88,60
39 Ellenlänge	0,117	0,536	-0,046	-0,066	0,024	49,25	47,21	0,26	0,37	0,03	47,21	96,46
40 Ellenbreite	0,152	0,124	0,280	-0,040	-0,153	82,54	2,53	9,40	0,14	1,34	9,40	91,94
41 Carpometacarpuslänge	0,099	0,603	-0,112	-0,003	0,084	34,94	59,83	1,50	0,00	0,40	59,83	94,77
42 Carpometacarpusbreite	0,158	0,191	0,054	-0,001	-0,077	89,58	6,02	0,35	0,00	0,34	0,35	89,93
Anteil der Achsen an der Gesamtvarianz						85,5%	3,9%	2,9%	2,0%	1,4%		

Tab. 2. Koeffizientenwerte der Merkmale auf den Hauptachsen (linke 5 Spalten), Verteilung der Merkmalsvarianzen auf die einzelnen Achsen (mittlere 5 Spalten) und kumulierter Anteil der signifikant repräsentierten Merkmale auf allen Achsen (rechte Spalte) bzw. auf den 4 Gestaltsachsen (zweite Spalte von rechts). 1= kumulierter Varianzanteil der signifikant repräsentierten Merkmale für PC 2-5, 2=für PC 1-5. Signifikante Werte in Fettdruck. Die Signifikanzen wurden einer Bonferroni-Korrektur auf $p \leq 0,05$ in Gesamtheit unterzogen. Signifikanzermittlung mittels Permutationstest (siehe 'computerintensive statistical program package' in NEMESCHKAL 1999).

	Verbreitung	Phylogenetisches Mindestalter	Phylogenetisches Höchstalter	Körpermasse
PC 1	0,029 n. s.	0,237 n. s.	0,327 *	0,875 ***
PC 2	0,255 n. s.	0,137 n. s.	0,189 n. s.	0,09 n. s.
PC 3	0,553 ***	0,113 n. s.	0,340 **	0,13 n. s.
PC 5	0,119 n. s.	0,032 n. s.	0,196 n. s.	0,215 n. s.

Tab. 3. Spearman-Rang-Korrelations-Koeffizienten der einzelnen Hauptachsenkoordinaten mit Biogeographischen Regionen, phylogenetischem Alter und den Körpermassen der 43 untersuchten Arten; n.s.= Ergebnis nicht signifikant; * schwach signifikant bei $p < 0,05$, ** signifikant bei $p < 0,01$, *** höchst signifikant bei $p < 0,001$.

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): Elzen Renate van den, Nemeschkal Hans L.

Artikel/Article: [Variabilität im Skelettbau der Cardueliden - ökologisch, phylogenetisch, adaptiv oder konstruktionsmorphologisch dominiert ? 231-247](#)