

Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 2, 1980: 151-175

Geschlechtsdimorphes Schwanzzeichnungsmuster bei Raubwürgern

Lanius excubitor ssp.

Mit verhaltensökologischen und phylogenetischen Anmerkungen

Sexually dimorphic pattern of the rectrices in Great Grey Shrikes, *Lanius excubitor* ssp.

With etho-ecologic and phylogenetic notes

Von Margarete Dohmann

Key words: Great Grey Shrike, *Lanius excubitor*, Laniidae, subspecies, geographic variation, phylogeny of subspecies, sexual dimorphism in pattern of tail feathers, adaption, etho-ecology, behaviour.

Zusammenfassung

Untersuchungsparameter in der Arbeit ist das schwarzweiße Muster des Raubwürgerschwanzes. Es wurden zehn Rassen, von denen Balgmaterial zur Verfügung stand, auf einen Sexualdimorphismus in diesem Bereich hin untersucht.

Vier dieser Rassen (*L.e. excubitor*, *homeyeri*, *invictus* und *borealis*) gehören in die von anderen Autoren so bezeichnete nördliche Rassengruppe. Die von mir untersuchten Raubwürger dieser nördlichen Gruppe erwiesen sich bezüglich des Schwanzmusters alle als geschlechtsdimorph. Es wird hypotetisch angenommen, daß dieser Geschlechtsdimorphismus bei den einzelnen Rassen nicht unabhängig erworben wurde, sondern von einem gemeinsamen Vorfahren stammt, woraus gefolgert wird, daß auch die nicht untersuchten Rassen der nördlichen Gruppe geschlechtsdimorph sein müßten.

Die am Balgmaterial nur statistisch feststellbare Unterscheidung der Geschlechter ist nach dem bisher vorliegenden, noch spärlichen Material der Rasse *L.e. excubitor*, bei realen Paaren immer gegeben.

Zur südlichen Gruppe gehören die übrigen sechs untersuchten Rassen (*L.e. meridionalis*, *algeriensis*, *koenigi*, *elegans*, *aucheri* und *buryi*), die keinen Sexualdimorphismus aufweisen. Dabei wird angenommen, daß das nicht-geschlechtsdimorphe Schwanzzeichnungsmuster ursprünglich zum Grundplan aller Raubwürger gehört und damit allen Rassen zukommt, die nicht der diesbezüglich abgeleiteten nördlichen Gruppe angehören. Diese Hypothesen stützen sich auf bisher gefundene Verhaltensunterschiede innerhalb einer nördlichen und einer südlichen Rasse. Die daraus resultierenden Folgerungen zur systematischen Stellung des spanischen Raubwürgers *L.e. meridionalis* werden gesondert diskutiert.

Summary

The black and white pattern in the tail feathers of the Great Grey Shrike is the subject of this study. Ten subspecies, from which stuffed specimens were available, are looked upon in behalf of a possibly existing sexual dimorphism of this character.

Four of these subspecies are to be put in a northern group of the Great Grey Shrikes, so called by other authors. All of these have been found to be sexually dimorphic in respect to their tail feather's patterning. The hypothesis is put forward that this sexual dimorphism has not evolved independently in the indivi-

¹⁾ Mit finanzieller Unterstützung des DAAD und des FRANK M. CHAPMAN MEMORIAL FUND

Anschrift der Verfasserin:

Margarete Dohmann, Institut für Biologie III, Abteilung Verhaltensphysiologie
Beim Kupferhammer 8, 7400 Tübingen

dual subspecies, but is of a common ancestor's descendance, from which has to be concluded that the not studied subspecies of the northern group must be sexually dimorphic too.

Samples of stuffed specimens show the differences in between the sexes in a statistically significant manner only, whereas in the partners of really existing pairs, so far found in *L.e. excubitor*, the female always shows the blacker pattern that is that in pairs the sexual dimorphism could always be unmistakably stated.

The six other subspecies examined that belong to the southern group, show no sexual dimorphism. It is supposed that the non sexually dimorphic tail patterning is part of the Grundplan (HENNIG 1966) and thus the character of all Great Grey Shrikes that are not members of the northern group, with the tail feather's patterning in a sexually dimorphic – that is a derived condition.

These hypothesis are due to differences so far found in behavioural aspects of a northern and a southern subspecies.

Inferences drawn from the above considerations with respect to the systematic position of the Spanish Great Grey Shrike *L.e. meridionalis* are discussed separately.

1. Einleitung

Der Raubwürger *Lanius excubitor* bewohnt weite Teile der Palaearktik und den Norden Nordamerikas. Die Abb. 4 zeigt das Verbreitungsgebiet der Art und ihre Unterteilung in 19 Unterarten nach DEMENT'EV (1954). Die Trennung der Rassen in eine nördliche (A, B, C...) und eine südliche (1, 2, 3...) Rassengruppe folgt den Einteilungen Schiebels (1906) und Vauries (1959). Je eine Rasse der nördlichen und südlichen Rassengruppe waren der Ausgangspunkt für die folgende Untersuchung, der mitteleuropäische *L.e. excubitor* und der spanische *L.e. meridionalis*. DORKA & ULLRICH (1975) verglichen unter der Hypothese einer systematischen Verknüpfung zwischen nahrungsökologischer Situation und Verhalten diese beiden Rassen. Feldbeobachtungen zeigten, daß beim spanischen Raubwürger im Winter nicht die krasse Trennung der Paartner erfolgt, wie dies bei der nördlichen Rasse *L.e. excubitor* der Fall ist. Die Autoren vermuten, daß diese Unterschiede im Winterverhalten unter dem Selektionsdruck einer unterschiedlichen nahrungsökologischen Situation so entstanden sind, daß sich bei der nördlichen Rasse *L.e. excubitor* auf Grund einer winterlichen Nahrungsverknappung stark aggressionsgestimmtes und territoriales Verhalten entwickelt hat, das keinen Raum läßt für partnerbezogene Verhaltensweisen. Diese möglichen Beziehungen aufnehmend ging ich der Frage nach, inwieweit Unterschiede im geschlechtsspezifischen Kontaktverhalten ihrerseits selektiv wirksam sein könnten. Bei *L.e. meridionalis* ist die gesamte Nichtbrutzeit potentiell Anpaarungszeit (Dohmann & Dorka in Vorbereitung). Diese Anpaarungszeit ist bei *L.e. excubitor* in eine herbstliche (Oktober bis Mitte November) und eine spätwinterliche (Ende Januar bis Mitte März) Phase getrennt, insgesamt also zeitlich verkürzt (SCHÖN 1978; ULLRICH 1971). Im Zusammenhang mit der zeitlichen Verkürzung der Anpaarungszeit war die Suche nach einem Sexualdimorphismus die Suche nach einer Struktur, die die nördliche Rasse zum rascheren Erkennen beziehungsweise Zusammenfinden der Geschlechter im Sinne einer Anpassung entwickelt haben könnte. Erstes Indiz für einen Sexualdimorphismus bei *L.e. excubitor* ist die bei adulten Weibchen häufiger als bei adulten Männchen auftretende

Wellung der Brust (HARTERT 1910). Da sie aber nicht ausschließlich nur bei einem Geschlecht nach der ersten Vollmauser auftritt, kann sie nicht zur absoluten Unterscheidung der Geschlechter herangezogen werden.

Die Suche nach einem Geschlechtsdimorphismus richtete sich nach anfänglichem Herumirren auf das schwarzweiße Muster der Steuerfedern, da zunächst bei *L. e. excubitor* Anhaltspunkte dafür sprachen, daß die Verteilung von Schwarz und Weiß im Schwanz geschlechtsspezifisch ist. Später fand ich, daß schon MILLER (1931) für die nordamerikanischen Rassen von *Lanius excubitor* (und *L. ludovicianus*) geschlechtsspezifische Unterschiede in diesem Bereich aufgezeigt hatte. Der relative Schwarzanteil der äußersten Steuerfeder ist bei Weibchen durchschnittlich größer als bei Männchen.

Die Ergebnisse der vergleichenden Untersuchungen zunächst des spanischen und mitteleuropäischen Raubwürgers (DOHMANN 1977) regten mich zu einer Untersuchung weiterer Raubwürgerrassen an. Über die Frage, Sexualdimorphismus ja oder nein, gewinnen die folgenden Ergebnisse dadurch zusätzliches Interesse, daß sie Schlüsse auf die systematische Verwandtschaft einiger Raubwürgerrassen zulassen.

2. Material und Methode

2.1 Museen und Balgmaterial

Die in der Arbeit untersuchten Bälge stammen aus folgenden Museen:

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt

Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Zoologisches Museum der Humboldt Universität, Berlin

Zoologische Staatssammlung, München

American Museum of Natural History, New York

American Museum of Natural History and History of Men, Smithsonian Institution, Washington D.C.

Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, Ottawa

Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass.

Zoologische Sammlung der Cornell University, Ithaca, N.Y.

Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Von den jeweils vorhandenen Bälgen wurden nur solche mit Geschlechtsbestimmung zur Auswertung herangezogen. Die insgesamt 692 untersuchten Bälge verteilen sich folgendermaßen auf zehn Rassen:

südliche Rassengruppe:

| RASSE | ♂ ♂ | ♀ ♀ |
|---------------------|-----|-----|
| <i>algeriensis</i> | 17 | 8 |
| <i>aucheri</i> | 25 | 14 |
| <i>buryi</i> | 14 | 7 |
| <i>elegans</i> | 45 | 23 |
| <i>koenigi</i> | 16 | 12 |
| <i>meridionalis</i> | 10 | 17 |

nördliche Rassengruppe:

| RASSE | ♂ ♂ | ♀ ♀ |
|------------------|-----|-----|
| <i>borealis</i> | 75 | 87 |
| <i>excubitor</i> | 103 | 71 |
| <i>homeyeri</i> | 18 | 8 |
| <i>invictus</i> | 57 | 65 |

2.1.1 Schwierigkeiten bei der Auswertung des Balgmaterials

Die eindeutige Zuordnung eines Balges zu einer Rasse war mir im Verbreitungsgebiet des mitteleuropäischen Raubwürgers, das in den Wintermonaten auch von anderen Rassen aufgesucht wird (z.B. TROLLER 1937), nicht immer möglich. Die Zweifelsfälle waren aber zahlenmäßig so gering, daß ihr Einfluß auf das Ergebnis zu vernachlässigen ist.

Bei einigen untersuchten Bälgen, ebenfalls der Rasse *L.e. excubitor*, scheint das Geschlecht nicht anhand der Gonaden, sondern anhand der Brustzeichnung bestimmt zu sein. Braungraue Wellenlinien auf der ansonsten einheitlich weißen Brust galten noch in Naumanns Naturgeschichte der Vögel (NAUMANN 1905) als sicheres Merkmal des weiblichen Geschlechts. Schon HARTERT (l.c.) weist darauf hin, daß diese Wellung einmal altersabhängig ist und zum anderen nicht nur einem Geschlecht zugeordnet werden kann.

2.2 Daten individuell bekannter Raubwürger

Zusätzlich zum Balgmaterial konnte ich die Mauserfedern von vier im Käfig gehaltenen Raubwürgern der Rasse *L.e. excubitor* untersuchen. Eine sichere Geschlechtsbestimmung war hier gewährleistet. Außerdem waren Verhaltensdaten von diesen Vögeln bekannt. Daten eines farbberingten freilebenden Würgerpaares der gleichen Rasse konnte ich ebenfalls in die Auswertung mit einbeziehen.

Fangserien in Caceres, Spanien (Jan./Febr. und April/Mai 1980) und in Maknassy, Tunesien (Juni/Juli 80) mit anschließender Geschlechtsbestimmung durch Beobachtung der individuell markierten Raubwürger erbrachten zusätzliche Daten für die Auswertung der Rassen *L.e. meridionalis* und *L.e. elegans*.

2.3 Auswertung des Untersuchungsmaterials

Von jedem untersuchten und gefangenen Raubwürger wurden die Schwanzfedern photographiert. Dabei wurden zunächst alle, zum Schluß nur die drei äußeren Steuerfedern einer jeden Seite aufgenommen. Dies, weil die drei äußeren Schwanzfedern am stärksten variieren und ich annahm, eventuell vorhandene geschlechtsspezifische Unterschiede könnten hier am ehesten sichtbar werden.

Der Vergleich des schwarzweißen Musters der drei äußeren Steuerfedern von Männchen und Weibchen stieß zunächst auf Schwierigkeiten. Entsprechende Federn variieren hinsichtlich der Größe, der Form und der Lage der Schwarzfläche (vgl. Abb 1). Mit den mir zur Verfügung stehenden Mitteln war es nicht möglich, diese drei Größen auf einen Nenner zu bringen, vor allem, da ich keine durchgehenden Abhängigkeiten der Größen untereinander fand. Die Form der jeweiligen Fläche zu beschreiben, oder gar zu messen, erwies sich bei der Fülle der verschiedenen Möglichkeiten und der Komplexität der Flächen als zu schwierig. Deshalb habe ich mich darauf beschränkt, die Längenausdehnung des Schwarzanteils einer jeden Feder unabhängig vom Zeichnungsmuster in Prozent der Gesamtfederlänge zu messen. Die Werte der drei äußeren Federn faßte ich zusammen und erhielt als Vergleichsgröße den relativen Schwarzanteil der Federn $ST_6 + ST_5 + ST_4$. Anhand dieser Größe verglich ich Männchen und Weibchen der untersuchten Rassen.

Als statistisches Vergleichsverfahren benutzte ich den Man-Whitney-U-Test (SACHS 1968, WEBER 1972).

3. Dank

Wenn ich ab und zu Schwanzzeichnungsmuster von Raubwürgern nicht mehr sehen konnte, hat V. DORKA mich aufmunternd wieder auf Zusammenhänge aufmerksam gemacht, die unter der Kleinarbeit begraben liegen könnten. Dies, und viele andere Hilfen mehr! Ohne meine Freundin Brigitte DEMES wären die Zeichnungen nie fertig geworden. Rat für die statistische Auswertung der Meßdaten erhielt ich von J. KIEPENHEUER. Für die freundschaftliche Aufnahme in den Museen bedanke ich mich bei den Leitern der ornithologischen Abteilungen und ihren Mitarbeitern. B. ULLRICH stellte mir freundlicherweise die Mauserfedern seiner handaufgezogenen Raubwürger zur Verfügung, J. HEGELBACH die Daten eines von ihm farbberingten Würgerpaares. Für Betreuung und Unterstützung bedanke ich mich bei K. SCHMIDT-KOENIG.

Die mit der Untersuchung verknüpften Auslandsaufenthalte wurden möglich durch ein Stipendium des DAAD und einer finanziellen Beihilfe des FRANK M. CHAPMAN MEMORIAL FUNDS.

4. Ergebnisse

4.1 Das Schwanzzeichnungsmuster des Raubwürgers

Die gespreizten Schwanzfedern des Raubwürgers zeigen, von oben gesehen, ein kontrastreiches Muster mit schwarzem Mittelteil und weißen Seiten- oder Randpartien. 16 solcher schwarz-weißer Schwanzzeichnungsmuster sind in Abb. 1 schematisch dargestellt. Sie beziehen sich beispielhaft auf die Rassen *L.e. elegans*, *excubitor*, *invictus* und *meridionalis*. (Zur Rassengliederung von *L. excubitor* vergl. Abb. 4). Allen Schwanzzeichnungsmustern ist gemeinsam, daß der relative Schwarzanteil der Steuerfedern kontinuierlich von außen nach innen zunimmt. Dabei können bei entsprechenden Federn Ausmaß und Form der Schwarzfläche in hohem Maße variieren (vgl. Abb. 2). Bei den Rassen *invictus* und *meridionalis* spielt die formenmäßige Variation der Schwarzfläche entsprechender Federn eine untergeordnete Rolle. Das Schwanzzeichnungsmuster dieser Rassen, das sich hauptsächlich durch die Färbung der Steuerfederbasen unterscheidet, ist bis auf geringe Schwankungen im Ausmaß der Schwarzfläche sehr gleichmäßig. Bei *L.e.*

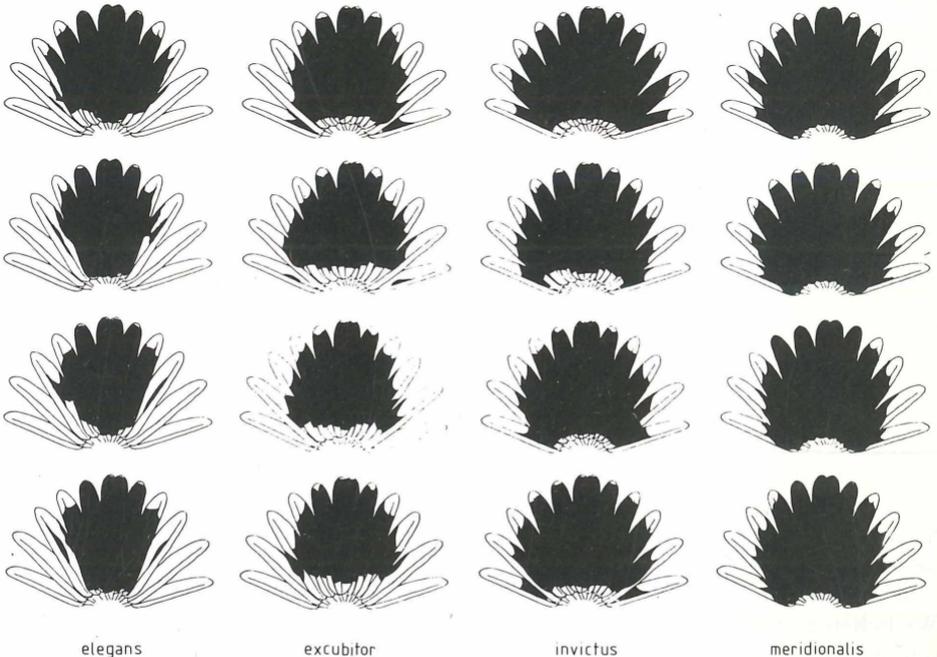


Abb. 1: Beispiele zum Schwanzzeichnungsmuster von vier Raubwürgerrassen (*L.e. elegans*, *L.e. excubitor*, *L.e. invictus*, *L.e. meridionalis*).

Samples of tail feather patterings in four subspecies of the Great Grey Shrike.

excubitor treten, mengen- wie formenmäßig, gleichermaßen starke Schwankungen der Schwarzfläche entsprechender Federn auf. Die formenmäßige Vielfalt wird aber bei *L.e. elegans* noch bei weitem übertroffen, indem die Schwarzfläche hier oft bizarre Muster formt und nahezu kein Schwanzzeichnungsmuster dem anderen gleicht (vgl. auch Abb. 8; siehe auch HARTERT l.c.). Die Schwanzzeichnungsmuster der vier aufgeführten Rassen sind zum Teil typisch auch für andere Rassen (*L.e. invictus* = *borealis*, *sibiricus*, *mollis*, *funereus*; *L.e. excubitor* = *homeyeri*; *L.e. meridionalis* = *algeriensis*, *koenigi*, *buryi*; *L.e. elegans* = *leucopygos*, *aucheri*, *pallidirostris*). Die eindeutige Zuordnung eines Schwanzzeichnungsmusters zu einer dieser Gruppen ist aber nicht immer möglich, da es oft breite Mischzonen im Bereich aneinandergrenzender Rassen gibt.

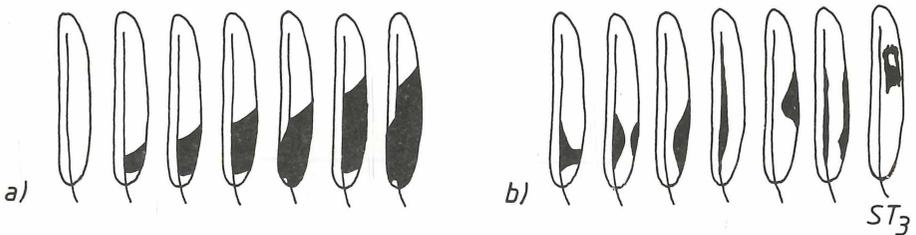
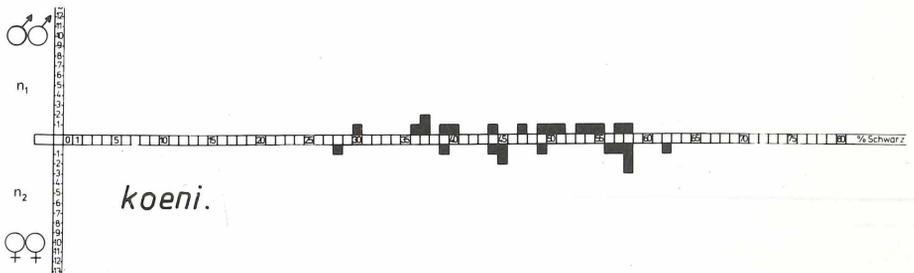
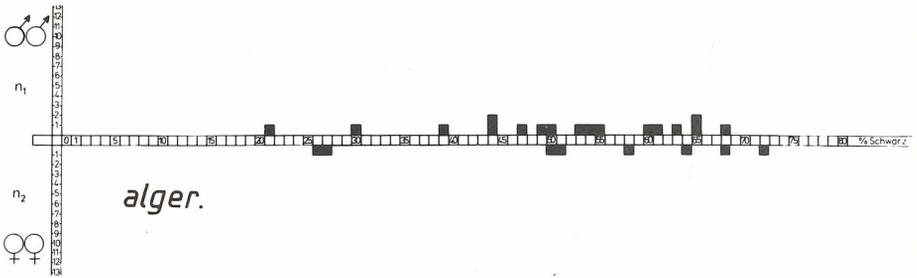
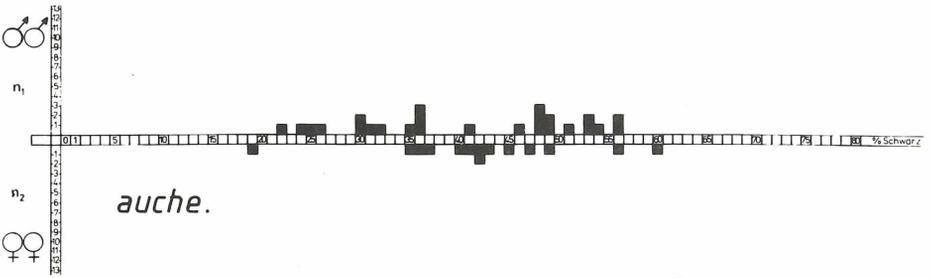
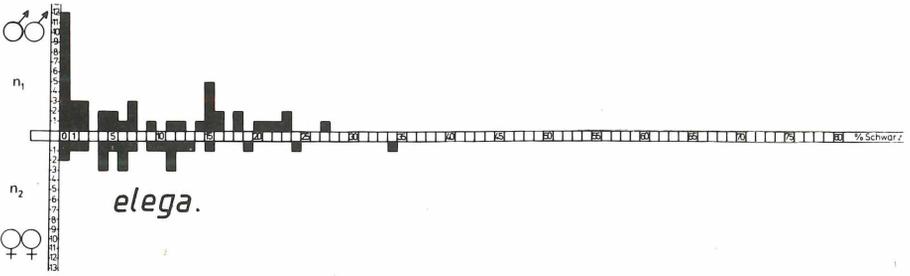
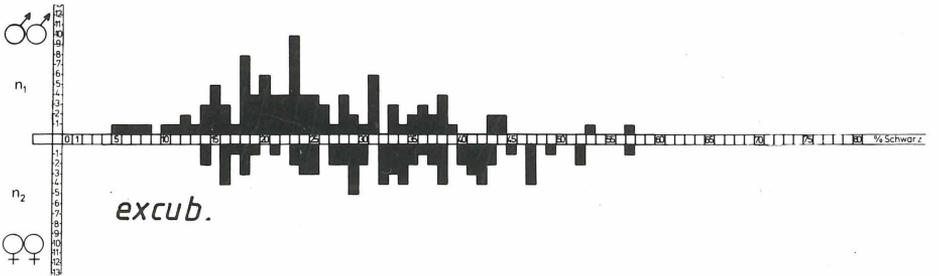
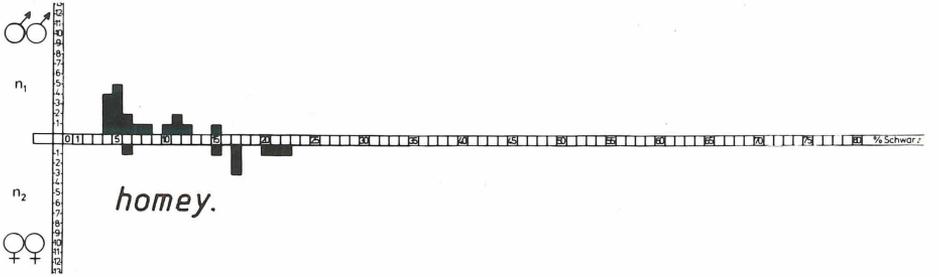
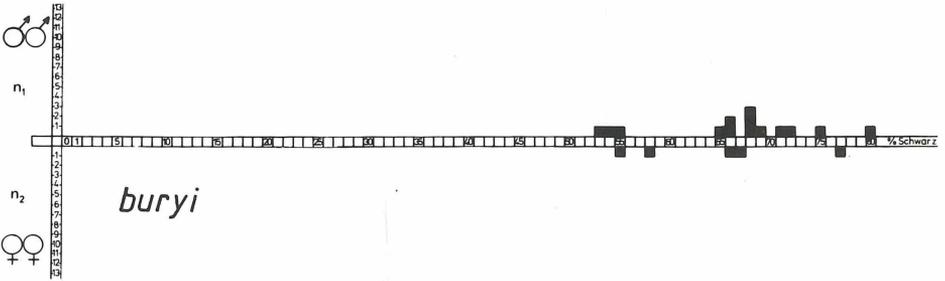
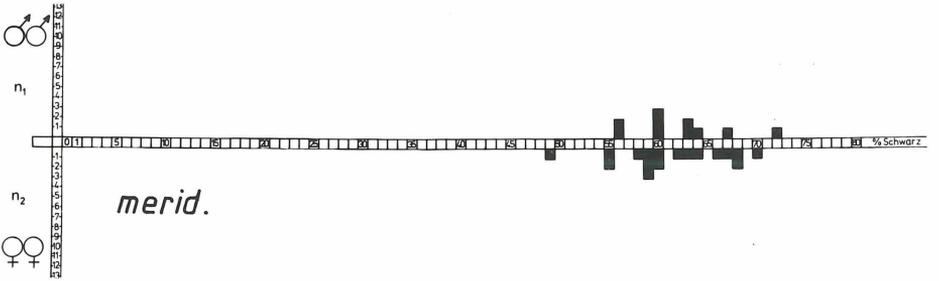


Abb. 2: Beispiele für die unterschiedliche Musterung (äußerste Steuerfeder ST_6); a) eher Flächenunterschiede, b) eher Formunterschiede.

Samples of different patternings (outermost rectrices ST_6); a) shows more the variations of the superficial extent of the pattern, b) shows more the variation of the shape of the pattern.

Eine Altersabhängigkeit der Verteilung von Schwarz und Weiß auf den Steuerfedern ist mir aus der Literatur nur von den Rassen *L.e. invictus* und *borealis* bekannt (MILLER l.c.). Individuen im 1. Großgefieder besitzen durchschnittlich mehr Schwarz im Zeichnungsmuster der äußersten Steuerfeder (ST_6) als Individuen nach der ersten Großgefiedermauser. Formenmäßige Veränderungen der Schwarzfläche scheinen nicht aufzutreten. Da diese Erscheinung gleichermaßen Männchen und Weibchen erfaßt, sind Unterschiede im relativen Schwarzanteil der Geschlechter schon hier sichtbar. Für *L.e. excubitor* zeigte der Vergleich von Mauserfedern aus zwei aufeinanderfolgenden Großgefiedermausern, unter Einbeziehung der ersten Großgefiedermauser, bei zwei Individuen solche Unterschiede nicht. Die Steuerfedern aufeinanderfolgender Federgenerationen waren hier identisch.





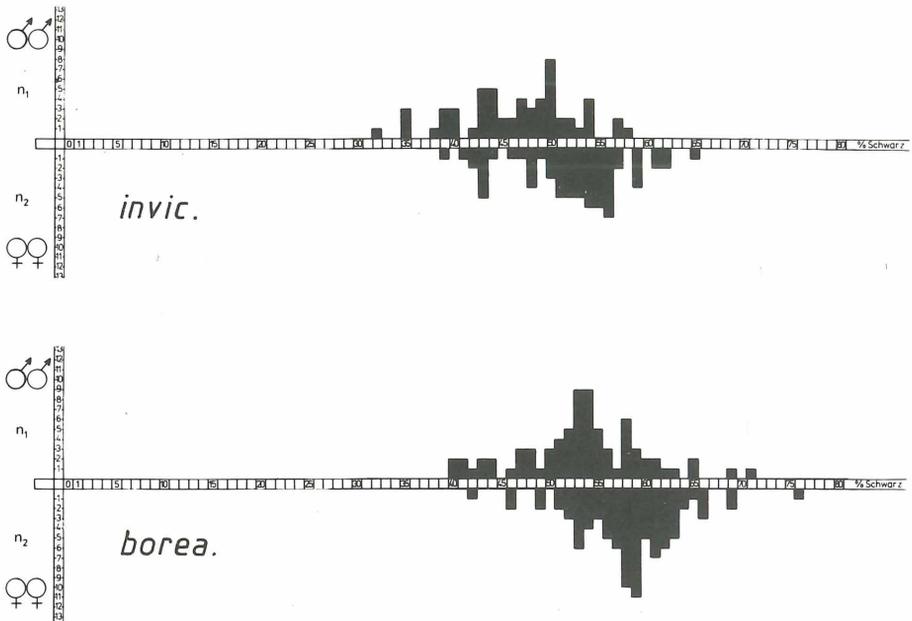


Abb. 3: Darstellung des Schwarzanteils der drei äußeren Steuerfedern bei den untersuchten Balgindividuen, getrennt nach Männchen und Weibchen. Obere Säulen Männchen (n_1), untere Säulen Weibchen (n_2); der Parameter, schwarzer Flächenanteil der drei äußeren Steuerfedern ST_4 - ST_6 , bezogen auf ihre Gesamtfläche, ist auf der x-Achse in 1%-Klassen aufgetragen.

The relative amount of black areas in the three outer rectrices (surface area of these = 100%), separately shown in males (upper columns) and females (lower columns). Parameter display in 1% classes on the x-axis;

| Rasse | n_1 | n_2 | z | p |
|---------------------|-------|-------|------|----------|
| <i>elegans</i> | 45 | 23 | 0,69 | 0,2451 |
| <i>aucheri</i> | 25 | 14 | 0,47 | 0,3192 |
| <i>algeriensis</i> | 17 | 8 | 0,50 | 0,3085 |
| <i>koenigi</i> | 16 | 12 | 1,26 | 0,1038 |
| <i>meridionalis</i> | 10 | 17 | 0,40 | 0,3446 |
| <i>buryi</i> | 14 | 7 | 0,60 | 0,2743 |
| <i>homeyeri</i> | 18 | 8 | 3,65 | 0,00016 |
| <i>excubitor</i> | 103 | 71 | 4,81 | <0,00003 |
| <i>invictus</i> | 57 | 65 | 4,93 | <0,00003 |
| <i>borealis</i> | 75 | 87 | 5,42 | <0,00003 |

Tab.: n_1 , n_2 , Anzahl der untersuchten Männchen und Weibchen, z-Wert des Man-Whitney-U-Tests und zugehörige Irrtumswahrscheinlichkeit p (Ablehnungswert für die Nullhypothese $p= 0,01$).

n_1 , n_2 , number of males and females examined; z-value of the Man-Whitney-U-Test and the p belonging to it.

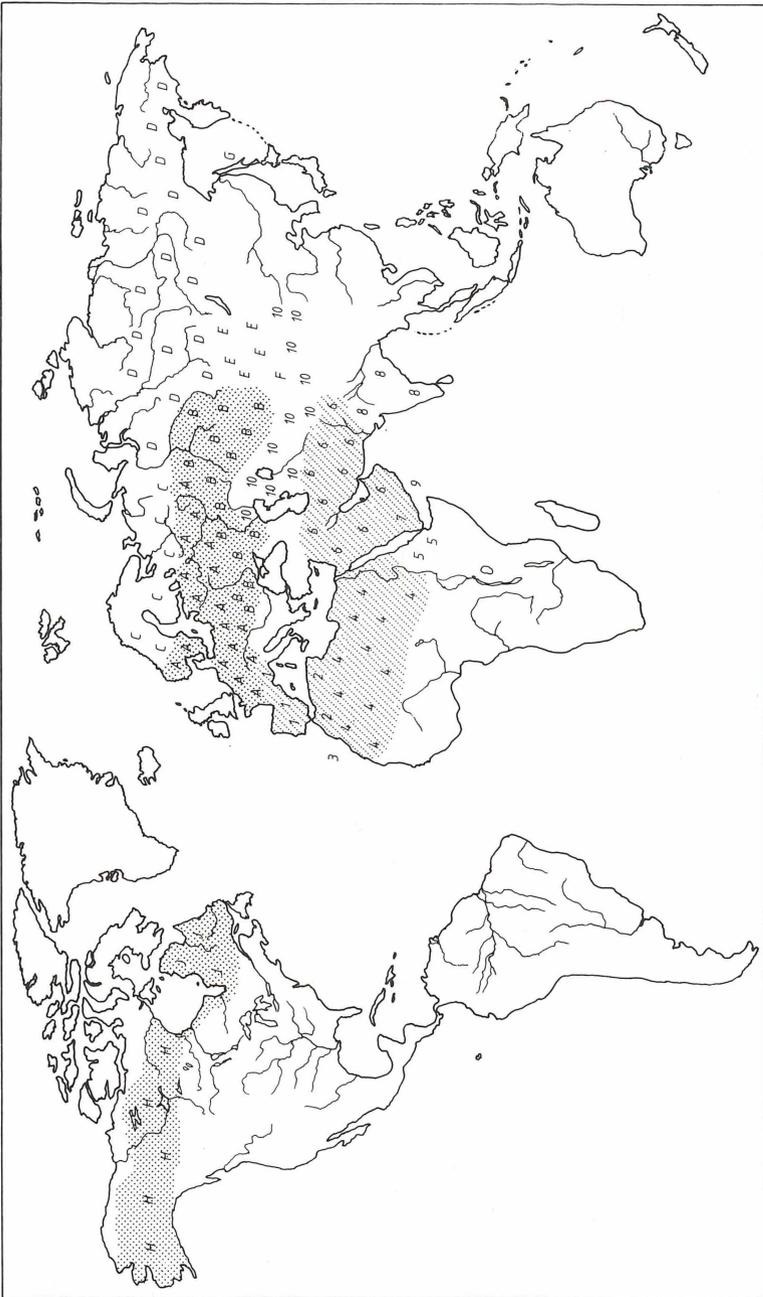


Abb. 4: Verbreitungsgebiet des Raubwürgers *Lanius excubitor* (verändert nach DEMENT'EV l.c.). Punktraster: Rassen mit Sexualdimorphismus; Linienraster: Rassen ohne Sexualdimorphismus.
 Distribution of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor* (adapted from DEMENT'EV l.c.). Pointed areas: subspecies with sexual dimorphism; hatched areas: subspecies without sexual dimorphism.
 Nördliche Rassengruppe (northern group): A *excubitor*, B *homeyeri*, C *melanopterus*, D *sibiricus*, E *mollis*, F *funereus*, G *bianchii*, H *inevictus*, J *borealis*; Südliche Rassengruppe (southern group): 1 *meridionalis*, 2 *algeriensis*, 3 *koenigi*, 4 *elegans*, 5 *leucopygos*, 6 *aucherii*, 7 *buryi*, 8 *labitora*, 9 *uncinatus*, 10 *pallidirostris*.

4.2 Haben Männchen und Weibchen die gleiche Verteilung von Schwarz und Weiß auf den äußeren Steuerfedern?

Eine statistische Untersuchung an zehn Rassen.

Zum Verbreitungsgebiet des Raubwürgers vgl. Abb. 4. Die zehn untersuchten Rassen sind in der Legende dieser Abb. unterstrichen. Vier gehören zur nördlichen Rassengruppe (A,B,H,J), sechs sind Vertreter der südlichen Rassengruppe (1,2,3,4,6,7). Bei allen untersuchten Rassen wurde der relative Schwarzanteil der drei äußeren Steuerfedern von Männchen und Weibchen nach dem Man-Withney-U-Test verglichen. Zur Gegenüberstellung der Daten von Männchen und Weibchen und zum Ergebnis des statistischen Tests vgl. Abb. 3 und Abb. 4. Ein statistisch signifikanter Unterschied in der schwarz-weiß Verteilung der äußeren Steuerfedern der Männchen und Weibchen tritt bei allen untersuchten Rassen der nördlichen Rassengruppe auf. Hier haben die Weibchen durchschnittlich mehr Schwarz im Schwanzzeichnungsmuster als die Männchen. Diese Geschlechtsspezifität im Schwanzzeichnungsmuster fehlt bei den untersuchten Rassen der südlichen Rassengruppe. Bei *L.e. meridionalis*, *algeriensis*, *elegans*, *koenigi*, *aucheri* und *buryi* sind die Unterschiede im Schwarz-weiß-Muster in beiden Geschlechtern gleich verteilt.

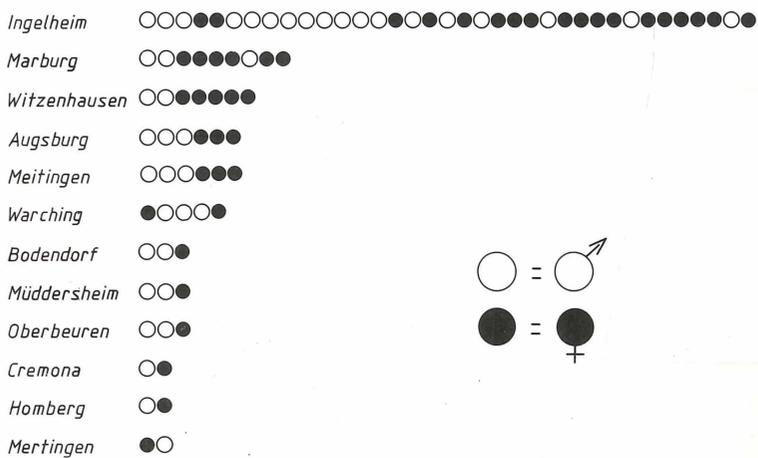
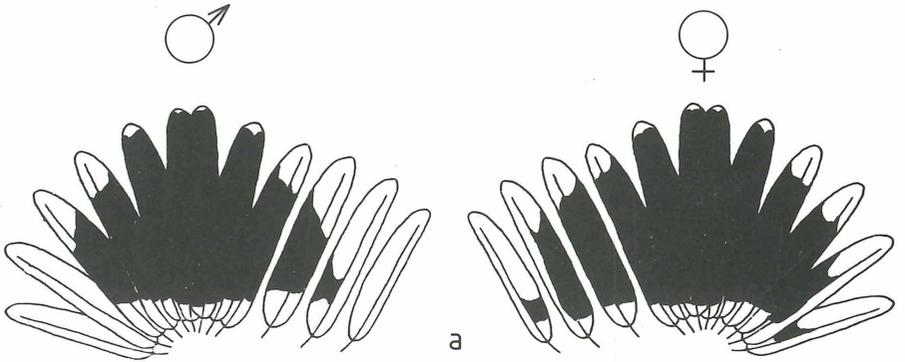
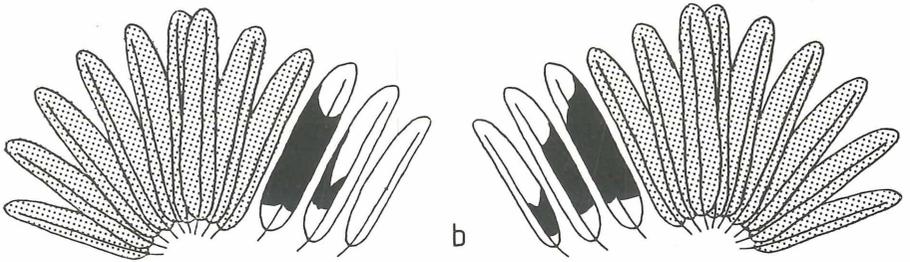


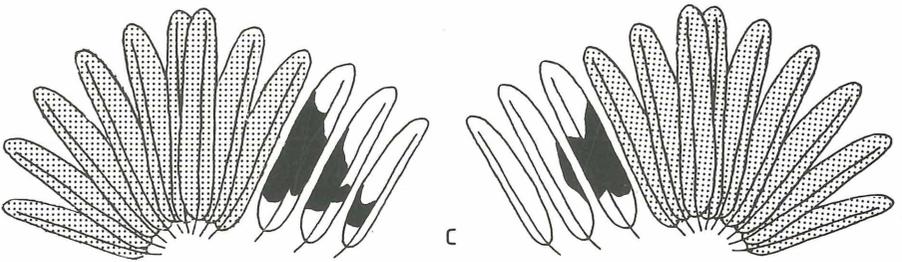
Abb. 5: Schwanzmuster von Bälgen gleicher Fundorte bei *L.e. excubitor*. Jede Kreissignatur steht für einen individuellen Vogel. Von links nach rechts sind die Individuen nach zunehmend höherem Schwarzanteil gereiht.
 Tail patternings in individuals from the same locality (*L.e. excubitor*). Every circle stands for an individual bird, arranged from left to right according to the augmenting black in the three outer tail feathers.



Meitingen 9. Juni 1930



Meitingen 16. Juni 1924



1. Juli Mertingen 18. Juli

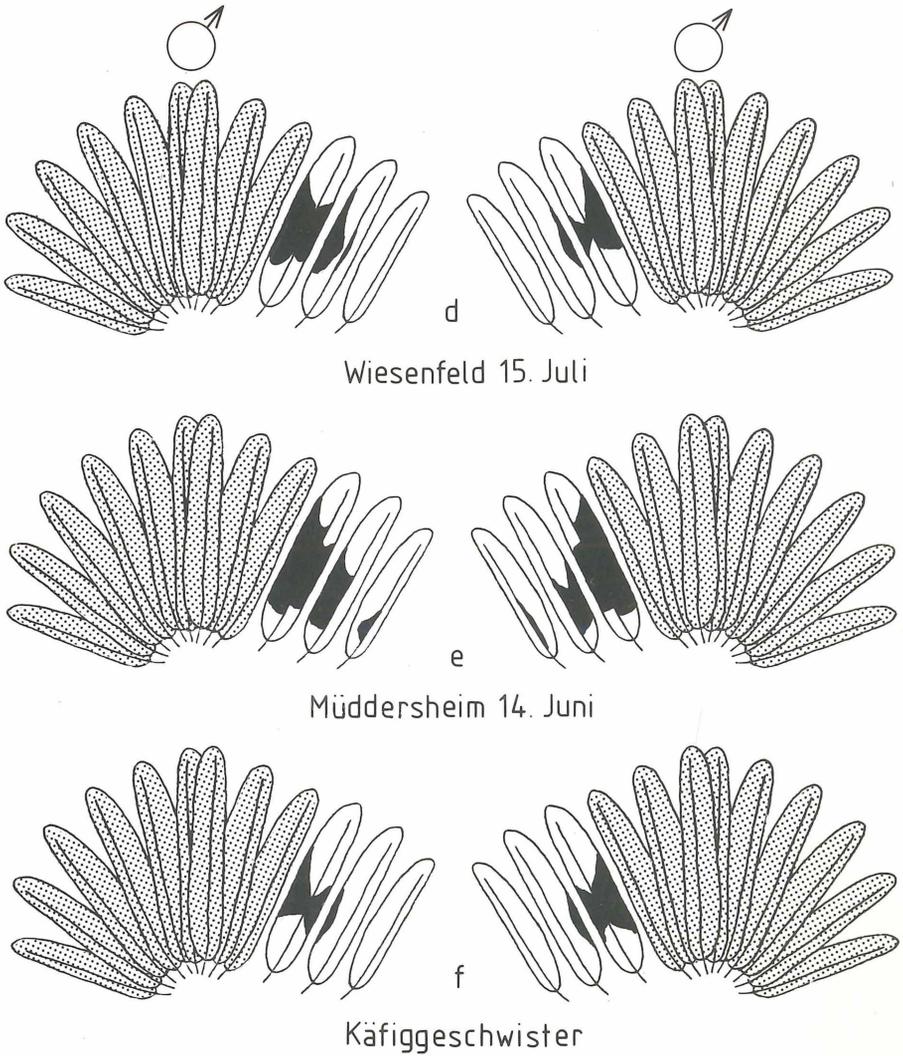
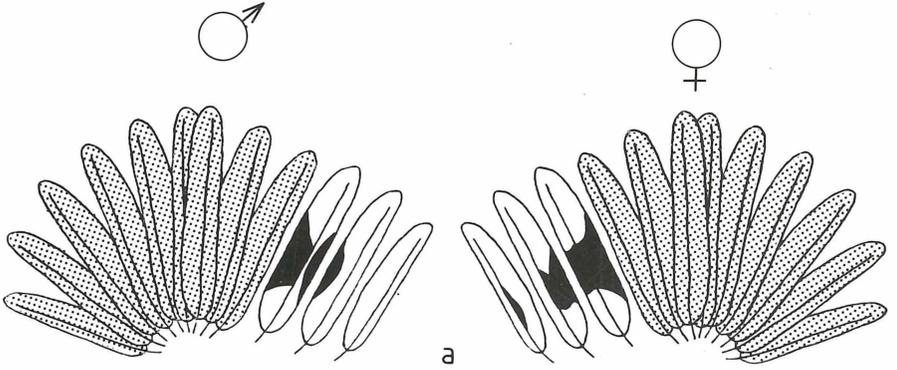
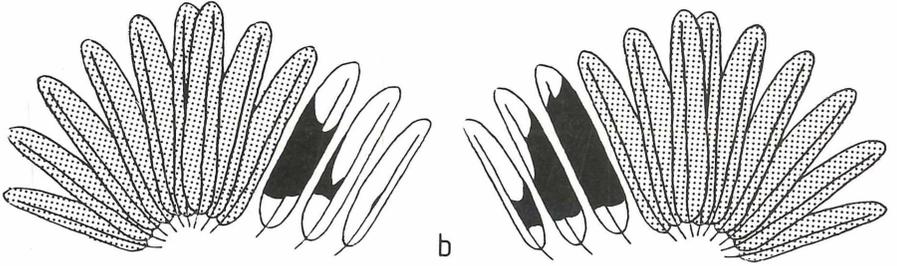


Abb. 6: Schwanzmuster von Geschwistern bei *L.e. excubitor*; a-c, verschiedengeschlechtliche; d-f, gleichgeschlechtliche. Gerasterte Federn sind nicht untersucht.

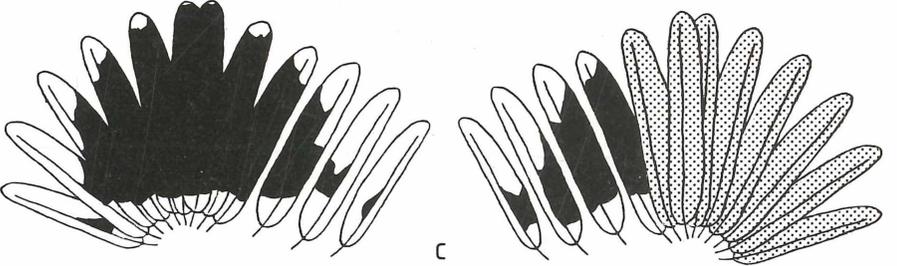
Tail patterns in brothers and sisters (*L.e. excubitor*); a-c, brother and sister; d-f, brothers only.



‘Käfigpaar’



Paar ‘Marburg’ 18. März



Paar ‘Ingelheim’ 3. Mai

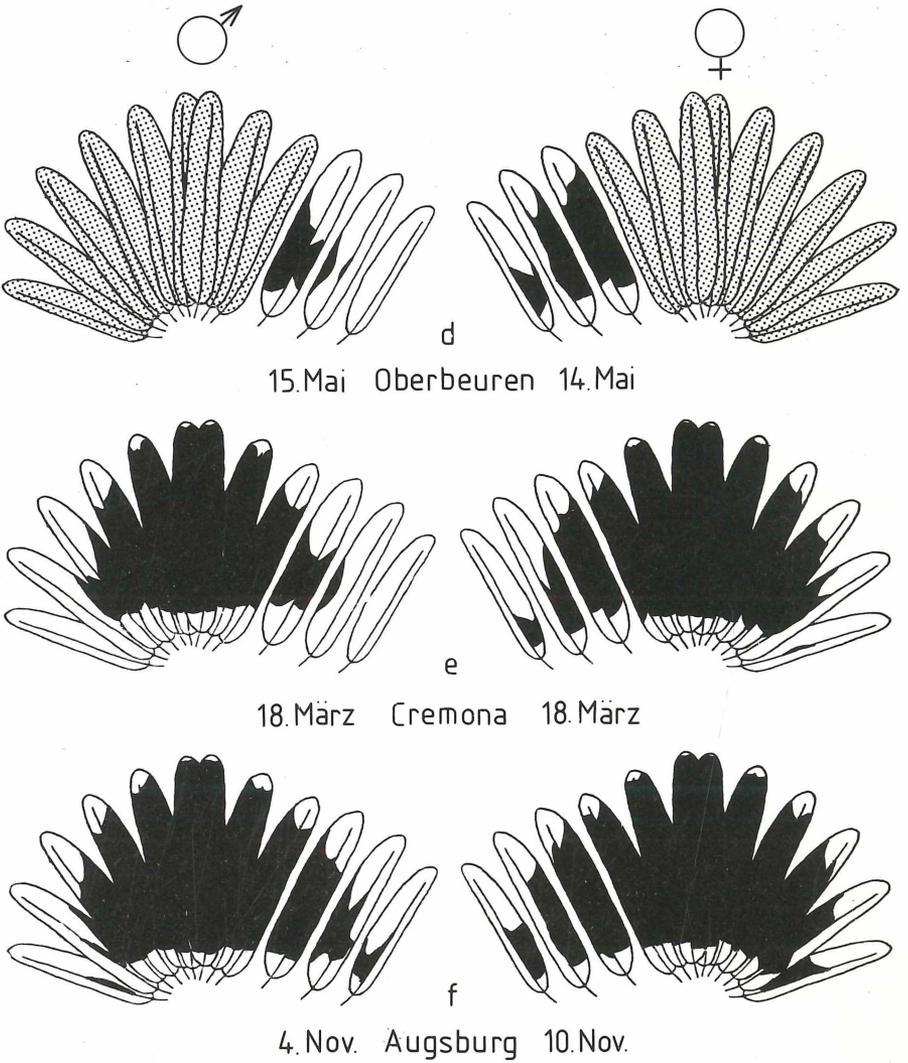
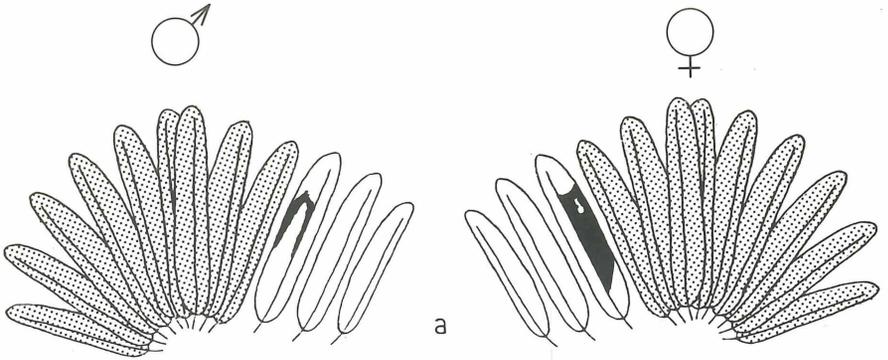
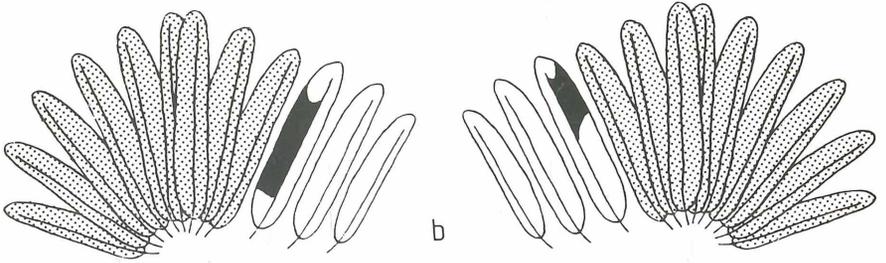


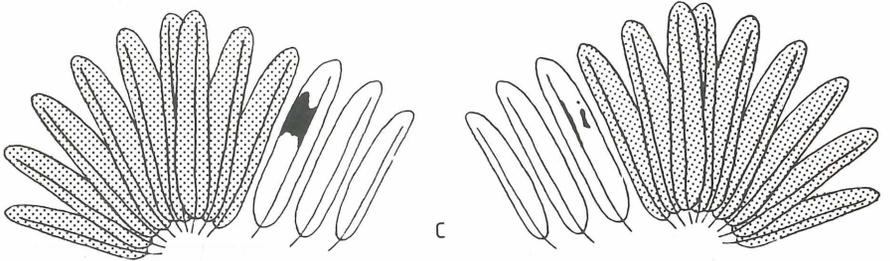
Abb. 7: Schwanzmuster von Paarpartnern bei *L.e. excubitor*.
Tail patterns in pair bonded partners (*L.e. excubitor*).



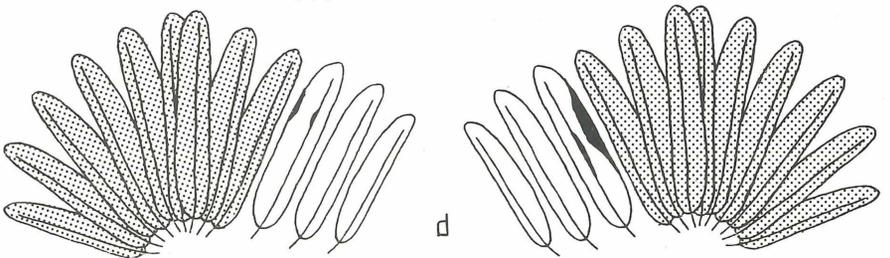
660230 AMNH 660231



660211 AMNH 660207



660214 AMNH 660210



660204 AMNH 660205

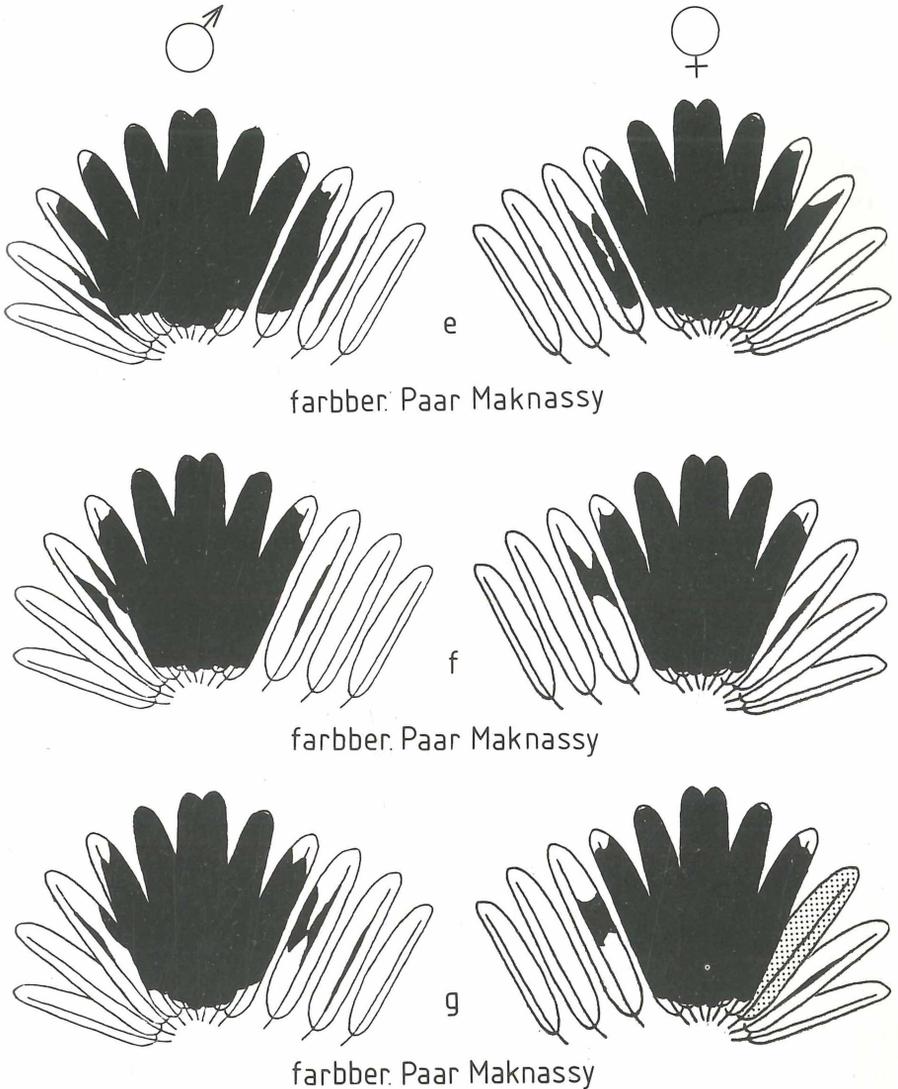


Abb. 8: Schwanzmuster von Paarpartnern bei *L. e. elegans*.
 a-d: Bälge aus dem American Museum of Natural History (AMNH) (als Paare gesammelt), je mit zugehöriger Inventarnummer,
 e-g: individuell farbberingte Brutpaare aus Maknassy, Tunesien (Juni 1980).
 Tail patterns in pair bonded partners (*L. e. elegans*).
 a-d: Skin specimens of the American Museum of Natural History (AMNH) (collected as pairs), each with registration number,
 e-g: individually marked, pair bonded shrikes from Maknassy, Tunisia (June 1980).

4.3 Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters ausgesuchter Individuen der Rasse *L.e. excubitor*

In der statistischen Erfassung von Individuen aus einem weiträumigen Verbreitungsgebiet ist der relative Schwarzanteil der Schwanzfedern der Männchen und Weibchen bei vier Rassen der nördlichen Rassengruppe signifikant unterschiedlich. Die Zuordnung eines willkürlich aus der Gesamtstichprobe entnommenen Individuums zu einem Männchen- oder Weibchen-Schwanzzeichnungsmuster ist jedoch nicht möglich. Sollte aber, wie hier angenommen, der geschlechtsspezifische Unterschied von funktioneller Bedeutung sein, muß über die statistische Unterscheidung hinaus auch eine absolute Unterscheidung möglich sein.

Im Balgmaterial einer der nördlichen Rassen mit statistisch signifikantem Geschlechtsdimorphismus, dem mitteleuropäischem *L.e. excubitor*, sind einige Fundorte mehrfach vertreten. Einige Bälge gleicher Fundorte können außerdem auf Grund ihrer Daten als sichere oder mögliche Brut- oder Geschwisterpaare einander zugeordnet werden. Beim direkten Vergleich des Schwanzzeichnungsmusters dieser ausgesuchten Bälge war mir aufgefallen, daß der Sexualdimorphismus deutlicher wird, der bei der Betrachtung der gesamten Stichprobe nur verwischt zum Ausdruck kommt.

4.3.1 Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Bälgen gleicher Fundorte

Die Abb. 5 zeigt den Vergleich des Schwanzzeichnungsmusters von 84 Bälgen aus 12 Fundorten. In der Regel sind die Weibchen dunkler gezeichnet als die Männchen des jeweiligen Fundortes. Ausnahmen bilden lediglich die Fundorte Mertingen und Warching; hier weisen Weibchen das hellste Schwanzzeichnungsmuster auf. Unter den Bälgen der Fundorte Ingelheim und Marburg finden sich vereinzelt relativ helle Weibchen und dunkle Männchen. Solche Unregelmäßigkeiten können meiner Meinung auch aus den Unsicherheiten der Geschlechtszuweisung erklärt werden (vgl. 2.1.1).

4.3.2 Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Geschwistern

Die Abb. 6 vergleicht die Schwanzzeichnungsmuster von einem tatsächlichen (f) und fünf möglichen Geschwisterpaaren (a-e). Auffallend ist, daß die Schwanzzeichnungsmuster der drei männlichen Geschwisterpaare sehr ähnlich, die der drei verschiedengeschlechtlichen Geschwisterpaare sehr unterschiedlich sind. Im letzten Fall sind zwei Mal erwartungsgemäß die Weibchen dunkler gezeichnet als die Männchen. Ob es sich bei dem abweichenden Mertinger Geschwisterpaar (vgl. auch Abb. 5 Mertingen) um eine Fehlbestimmung der Geschlechter oder um eine Verwechslung der Bälge handelt, wie ich annehme, sei dahingestellt.

4.3.3 Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Paaren

Die Abb. 7 vergleicht die Schwanzzeichnungsmuster von 3 sicheren (a-c) und 3 möglichen Brutpaaren (d-f). Regelhaft im Sinne des ermittelten Geschlechtsdimorphismus unterscheiden sich Männchen und Weibchen eines jeden Paares. Bei einem weiteren, hier nicht abgebildeten Brutpaar, farbberingt von J. Hegelbach, konnte ich auf den mir freundlicherweise zur Verfügung gestellten Dias gerade soviel von der äußersten Steuerfeder sehen, um mit Sicherheit sagen zu können, daß das Weibchen auch hier ein dunkleres Schwanzzeichnungsmuster hat, als das Männchen. Bis auf weiteres sieht es also so aus, als wäre die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters auf Paarebene absolut.

4.4 Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei *elegans*- und *meridionalis*-Paaren

Bei zumindest einer der untersuchten nördlichen Rassen mit Sexualdimorphismus scheint die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters auf Paarebene absolut zu sein. Wie sehen im Vergleich dazu die Paare einer südlichen, statistisch nicht sexualdimorphen Rasse im Hinblick auf das Schwanzzeichnungsmuster aus?

Die Abb. 8 vergleicht sieben sichere Brutpaare von *L.e. elegans*. Zwei Mal sind Unterschiede im relativen Schwarzanteil der drei äußeren Steuerfedern von Männchen und Weibchen nicht feststellbar (f-g), zwei Mal ist das Weibchen dunkler gezeichnet (a, d) und drei Mal ist es heller gezeichnet als das Männchen (b, c, e).

Gleichermaßen fehlt eine Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Paaren des spanischen Raubwürgers *L.e. meridionalis*. Bei fünf farbberingten Brutpaaren aus Caceres, Spanien, sind zweimal Unterschiede im Schwanzzeichnungsmuster von Männchen und Weibchen nicht feststellbar, zwei Mal trägt ein Männchen, und einmal ein Weibchen das hellere Schwanzzeichnungsmuster.

5. Diskussion

5.1 Erklärungsmöglichkeiten für den unterschiedlich ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus der untersuchten Rassen der nördlichen und südlichen Rassengruppe

Im Wesentlichen möchte ich hier auf die Überlegungen der Einleitung zurückgreifen. Die Frage war, ob eine zeitlich verkürzte Anpaarungsphase, ihrerseits Antwort auf winterliche Engpässe in der nahrungsökologischen Situation, als nachgeordnete Anpassung eine Struktur selektioniert haben könnte, die ein rascheres Erkennen beziehungsweise Zusammenfinden der Geschlechter ermöglicht.

Beim mitteleuropäischen Raubwürger ist gegenüber dem spanischen Raubwürger die Anpaarungsphase zeitlich verkürzt. Der Geschlechtsdimorphismus dieser Rasse könnte also im obigen Zusammenhang eine sinnvolle Erklärung finden. Der spanische Raubwürger ist ein Vertreter der südlichen Rassengruppe. Der mitteleuropäische Raubwürger ist ein Vertreter der nördlichen Rassengruppe je im Sinne

VAURIES (l.c.). Alle untersuchten Rassen der südlichen Rassengruppe haben, wie *L.e. meridionalis*, keinen Sexualdimorphismus, alle untersuchten Rassen der nördlichen Rassengruppe zeigen, wie *L.e. excubitor*, einen Sexualdimorphismus im Bereich der Schwanzfedern. Da ich annehme, daß das Merkmal Geschlechtsdimorphismus als Anpassung an eine nahrungsökologisch erzwungene Trennung der Geschlechter in der nördlichen Rassengruppe bei den einzelnen Rassen nicht unabhängig entwickelt wurde, sondern von einem gemeinsamen Vorfahren stammt, folgt, daß auch die nicht untersuchten Rassen des Nordens geschlechtsdimorph sein müssen (was zu untersuchen ist).

Der Sexualdimorphismus gegenüber dem ursprünglichen Nicht-Sexualdimorphismus, wäre dann das abgeleitete Merkmal im Sinne HENNIGS (1950, 1966), das die enge Verwandtschaft der Merkmalsträger in einem gemeinsamen Evolutionsschritt begründet. Dann müßten aber auch die Eigenheiten im geschlechtsspezifischen Kontaktverhalten von *L.e. excubitor*, die ich ursächlich mit der unterschiedlichen Ausprägung des Sexualdimorphismuses in Zusammenhang gebracht habe, das Erbe dieses gemeinsamen Vorfahren sein, und ebenfalls den anderen Rassen der nördlichen Rassengruppe zukommen. Beobachtungen zum geschlechtsspezifischen Kontaktverhalten während der Wintermonate liegen aber von anderen Raubwürgerassen nur spärlich vor. *L.e. melanopterus*, Teilzieher während der Wintermonate, kommt gegen Ende April paarweise im Brutrevier an (PAROVSHCHIKOV in DEMENT'EV l.c.). Bei *L.e. sibiricus* scheinen die Überwinterungsgebiete von Männchen und Weibchen zumindest teilweise getrennt, in dem die Weibchen häufiger in Zentralasien überwintern als die Männchen, die weitere Zugstrecken zurücklegen. Zugtendenzen haben auch die anderen Raubwürger der nördlichen Rassengruppe (DEMENTEV l.c., GLUTZ 1962, MILLER l.c., SCHÜZ 1957, ZINK 1969), nur für *L.e. funereus* habe ich keine diesbezüglichen Angaben gefunden. Ob der winterliche Abbruch partnerbezogener Verhaltensweisen als mögliches gemeinsames Verhaltenserbe aller dieser Rassen mit dem Zugverhalten einhergeht, kann aber nur spekuliert werden.

5.2 Sinn und Unsinn des statistischen Geschlechtsdimorphismus

In den vorangegangenen Kapiteln bin ich von der Überlegung ausgegangen, daß der statistisch ermittelte Sexualdimorphismus der nördlichen Rassengruppe eine funktionelle Bedeutung hat. Wäre es ebenso gut möglich, daß er ein zufällig gekoppeltes Merkmal ist, ein Nebeneffekt der pleiotropen Wirkungen von Genen ohne ersichtlichen Adaptionwert? Beide Möglichkeiten sind denkbar, wenn auch, was zahlreiche Beispiele belegen, geographische Variationen im Ganzen gesehen adaptiv zu sein scheinen (MAYR 1963). Ein Beispiel für geographische Variation, das nicht unmittelbar einsichtig aus dem Selektionsdruck einer veränderten Umwelt erklärt werden kann, scheint das Verhalten der Trauerschnäpperrassen, *Ficedula hypoleuca hypoleuca* und *F.h. iberiae* zu sein, die sich vorwiegend durch Verhaltensweisen unterscheiden, die zum Funktionsbereich der Paarbildung gehören (CURIO 1961), wie Ehigkeit, Grußgebärden und stimmliche Besonderheiten bei der Anpaarung.

Wenn ich annehme, daß der ermittelte Geschlechtsdimorphismus eine funktionelle Bedeutung hat, dann deshalb, weil ich nach den bisherigen Kenntnissen zur Biologie der Raubwürgerrassen die in der Einleitung und im vorigen Kapitel aufgezeigten Beziehungen zwischen nahrungsökologischer Situation, partnerbezogenem Kontaktverhalten und unterschiedlicher Ausprägung des Geschlechtsdimorphismus für geeignet halte, alle bisher bekannten Daten in einen sinnvollen Zusammenhang zu stellen. Dabei ist zu bedenken, daß der Geschlechtsdimorphismus in der Verteilung von Schwarz und Weiß zunächst kein absolutes Unterscheidungsmerkmal ist. Der Vergleich verpaarter und verwandter Vögel bei *L. e. excubitor* (vgl. 4.3.2 und 4.3.3) legt allerdings nahe, daß zumindest in der Familie als kleinster Einheit die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters absolut ist. Die Prägung der Jungvögel auf ein Männchen- oder Weibchen-Muster innerhalb der Familie wäre dann sinnvoll, wenn im System der nördlichen Rassengruppe vorwiegend Verwandtenehen vorkämen.

Als ein weiterer Punkt wäre zu überlegen, ob die Ablesbarkeit eines Geschlechtsdimorphismus im Bereich der Schwanzfedern überhaupt gewährleistet ist.

5.3. Der Schwanz als Ausdrucksmittel beim Raubwürger

Der Schwanz spielt nach den bisherigen Kenntnissen im Verhalten des Raubwürgers als Ausdrucksmittel eine wichtige Rolle. Durch das Zusammenspiel von Schwanz- und Flügelspreitzen, Körperhaltung und Rufverhalten, kann die Gesamtstimmung eines Individuums erkannt werden. In Droh-, Beschwichtigungs- und anderen partnerbezogenen Situationen wird der Schwanz gespreizt, wobei der Grad des Spreizens identisch ist mit dem Grad der Erregung (ULLRICH 1971). Bei gespreizten Schwanzfedern tritt das schwarzweiße Zeichnungsmuster optimal in Erscheinung. Die Ablesbarkeit dürfte bei den visuellen Fähigkeiten des Raubwürgers kein Problem sein. Der Schwanz als Ausdrucksmittel könnte demnach in zweierlei Form wirksam sein:

- 1) durch das Zusammenspiel von Flügeln, Gesamthaltung und Rufen in einer »Bewegungssprache«
- 2) durch das Zeichnungsmuster zumindest zur geschlechtsspezifischen Kennzeichnung in einer »Zeichensprache«

Die Befunde aus dem Verhalten des Raubwürgers widersprechen also den Befunden aus dem morphologischen Bereich nicht.

5.4 Überlegungen zur Phylogenese der Raubwürgerrassen

Darüber, daß bei der Entwicklung der *L. excubitor* Rassen in einem frühen Stadium eine Trennung in zwei Entwicklungslinien stattgefunden hat, liegt bei verschiedenen Autoren grundsätzlich Übereinstimmung vor (s. Einleitung). Unstimmigkeit herrscht darüber, ob der spanische Raubwürger *L. e. meridionalis* der nördlichen oder südlichen Abstammungslinie zuzuordnen ist. SCHIEBEL (l.c.) trennt sogar zwei Arten, wobei *Lanius excubitor* ssp. die Rassen *borealis* (= *borealis, invictus*)²

²) Die eingeklammerten Rassen beziehen sich auf die Einteilung DEMENT'EV'S (l.c.).

mayor (= *sibiricus*, *mollis*, *funereus*), *excubitor*, *homeyeri*, *leucopterus* (= *homeyeri*) umfaßt, *Lanius meridionalis* die Rassen *meridionalis*, *algeriensis*, *koenigi*, *elegans*, *dealbatus* (= *leucopygos*), *fallax* (= *aucheri*), *buryi*, *lahtora*, *uncinatus* und *assimilis* (= *pallidirostris*). VAURIE (l.c.) spricht weniger kraß von zwei Rassengruppen, der südlichen *meridionalis* Gruppe und der nördlichen *excubitor* Gruppe, wobei die zwei Rassengruppen mit den beiden Arten von Schiebel identisch sind. Als Argumente für die Zusammengehörigkeit dieser Gruppen dienen Übereinstimmungen zum Beispiel in den Flügel- und Schwanzlängenverhältnissen, in der Ausbildung des Jugendkleides und vor allem in der Tatsache, daß Übergänge zwischen den Extremformen jeder Rassengruppe bestehen: für die nördliche Rassengruppe, deren nord-östliche Rassen (D,E,F,H,J) oberseits meist bräunlich überlaufend sind und die im Flügel ein weißes Feld nur an der Basis der Handschwingen besitzen (= 1. Flügelspiegel) beschreibt zuerst v. HOMEYER alle Übergänge zu den mehr südwestlichen Rassen (A,B) die oberseits grau oder hellgrau sind, und im Flügel ein symmetrisches weißes Feld auch an der Basis der Armschwingen besitzen (= 2. Flügelspiegel) (v. HOMEYER 1880). Dieses Übergangsgebiet analysieren für den mitteleuropäischen Raum OLIVIER, und, zusätzlich für den nordeuropäischen Raum SALOMONSEN als ausgedehnte Hybridisierungszone (OLIVIER 1944, SALOMONSEN 1950). In der südlichen Rassengruppe sind neben oberseits dunkelgrauen ebenfalls einspiegeligen Rassen (1, 2, 3, 7), oberseits hellgrau gefärbte Rassen (4, 5, 6, 10), die ein weißes Feld auch an der Basis der Armschwingen haben, das aber ganz anders aufgebaut ist, als der zuvor erwähnte 2. Flügelspiegel einiger Rassen der nördlichen Rassengruppe. In Nordafrika, im Grenzgebiet der Rassen *elegans* und *algeriensis*, gibt es Übergänge zwischen beiden Formen (KOENIG 1888 und 1892; WHITAKER 1898), die KOENIG als Hybridisierungszone darstellt.

ECK (1973) ordnet nun den Namensgeber der südlichen *meridionalis* Gruppe auf Grund seines Flügelbaus der nördlichen Rassengruppe zu. Alle Unterarten der nördlichen Gruppe und *L.e. meridionalis* haben einen runden Flügel, wohingegen die untersuchten Rassen der südlichen Gruppe einen spitzen Flügel haben.

In der in Kapitel 4.2 vorgenommenen Aufteilung der von mir untersuchten Rassen nach Vorhandensein oder Nichtvorhandensein eines Geschlechtsdimorphismus, fällt *L.e. meridionalis* wieder in die südliche Gruppe.

Alle diese Zuordnungen sind richtig. Sie bleiben aber so lange typologisch und sagen nichts über Verwandtschaftsbeziehungen der Raubwürgerrassen aus, wie keine Hinweise auf die Entwicklung der für die Einteilung benutzten Merkmale vorliegen.

Die Überlegungen zur Erklärung des unterschiedlich ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus (5.1) haben für das Merkmal Sexualdimorphismus die phylogenetischen Aspekte schon vorweggenommen: Unter der Hypothese, daß sich der Sexualdimorphismus unter dem Selektionsdruck einer zeitlich verkürzten Paarbildung nur einmal aus der nicht-sexualdimorphen Variante entwickelt hat, ist er das

abgeleitete Merkmal, das durch einen gemeinsamen Evolutionsschritt die enge Verwandtschaft der Merkmalsträger begründet. Unter der Annahme, daß die vier untersuchten Rassen typische Vertreter der zugehörigen Rassengruppe sind, wäre die engere Verwandtschaft der nördlichen Rassengruppe bestätigt.

Das Merkmal Kein-Sexualdimorphismus, wie bei *L.e. meridionalis*, sagt dagegen nichts über die Verwandtschaft der Merkmalsträger aus, wenn, wie angenommen, ursprünglich alle Raubwürger keinen Sexualdimorphismus im Bereich der Schwanzfedern hatten. Nur so weit können wir das Problem präzisieren, daß eine gemeinsame Entwicklung von *L.e. meridionalis* und der nördlichen Rassengruppe vor dem Punkt aufgehört haben müßte, an dem der gemeinsame Vorfahre der nördlichen Rassengruppe den Sexualdimorphismus entwickelt hat, also auch bevor eine Differenzierung in die einzelnen Rassen dieser Rassengruppe stattgefunden hat.

Bei dem von ECK benutzten Einteilungskriterium des spitzen und runden Flügels wäre es ebenfalls interessant zu wissen, ob es Hinweise dafür gibt, in welcher Beziehung die beiden Merkmale zueinander stehen. Beim spitzen Flügel der südlichen Gruppe ist gegenüber dem runderen Flügel der nördlichen Gruppe die äußerste Handschwinge (HS₁₀) verkürzt, die nach innen folgende (HS₉) verlängert. Sind beide Flügelproportionen unter dem entsprechenden Selektionsdruck beliebig ineinander überführbar?

STEGMANN (1962) beschreibt die Entwicklung eines stark gerundeten zu einem spitzen Flügel. In einem stark gerundeten Flügel kann die Reduktion der äußersten Handschwinge so weit fortgeschritten sein, daß sie bei einem Selektionsdruck auf einen spitzeren Flügel hin weiter reduziert wird. Dies, weil sie bei einem »Wettrennen« um die Flügelspitze auf Grund ihrer Ausgangsposition ins Hintertreffen geraten muß, dann, nicht schnell genug länger werdend, in einem spitzer werdenden Flügel zum aerodynamischen Störfaktor wird, der durch allmähliche Reduktion ausgewogen werden kann. So kommt es beim Spitzerwerden eines stark gerundeten Flügels zu einer gegenläufigen Entwicklung der beiden äußeren Handschwingen. Genau diese gegenläufige Entwicklung zeigen die beiden äußeren Handschwingen des Flügels der südlichen Gruppe gegenüber HS₁₀ und HS₉ der nördlichen Gruppe. Der runde Flügel der letzteren wäre demnach in seiner heutigen Form unter einem entsprechenden Selektionsdruck gut als Ausgangsbasis des spitzeren Flügels denkbar. Der spitze Flügel andererseits würde unter einem Selektionsdruck auf einen runden Flügel hin sicher mit einer Verkürzung der die Spitze bildenden Handschwingen reagieren. Könnte ein solcher Selektionsdruck auch hinreichend das deutliche Wieder-größer-werden der schon stark reduzierten zehnten Handschwinge erklären? Diese Forderung wäre notwendig, wenn wir annehmen, daß sich der runde Flügel aus dem spitzen entwickelt hat, weil die zehnte Handschwinge bei den rundflügeligen nördlichen Rassen absolut und relativ länger ist als bei den spitzflügeligen, südlichen Rassen.

Weiter wäre es interessant zu wissen, welche Bedingungen einen Selektionsdruck auf einen spitzen beziehungsweise runden Flügel erklären könnten. Paradox übrigens, daß innerhalb der Art *Lanius excubitor* die nördlichen Rassen einen runden Flügel haben, während die südlichen Standvögel den spitzen, an schnelleren Flug angepaßte Flügel besitzen. Daß dies in der Regel umgekehrt ist, zeigen die Arbeiten von STEGMANN (1929, 1940), RENSCH (1938) und KIPP (1942, 70).

Nur wenn Hinweise dafür vorliegen, daß sich der runde Flügel aus dem spitzen ableitet, wäre die nähere Verwandtschaft von *L.e. meridionalis* und der nördlichen Rassengruppe durch einen gemeinsamen Evolutionsschritt belegt. Im anderen Fall würde ein von einem ursprünglich runden Flügel abgeleiteter spitzer Flügel nur Hinweise auf einen den Merkmalsträgern spitzerer Flügel gemeinsamen Vorfahren sein, nicht aber dessen verwandtschaftliche Stellung zu anderen Raubwürgerrassen klären. Nur soviel wäre in diesem Fall klar, daß eine gemeinsame Entwicklung von *L.e. meridionalis* und der südlichen Rassengruppe spätestens vor dem Punkt aufgehört haben muß, an dem der gemeinsame Vorfahre aller anderen Rassen der südlichen Rassengruppe den spitzen Flügel entwickelt hat, also auch bevor eine Differenzierung der heutigen Rassen der südlichen Rassengruppe stattgefunden hat. Solange der Evolutionsweg (Lesrichtung im Sinne PETERS & GUTMANN'S 1971) genausogut vom runden zum spitzen wie vom spitzen zum runden Flügel gegangen sein könnte, sind beide Möglichkeiten offen.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß über die Verwandtschaftsbeziehungen der *Lanius excubitor*-Unterarten noch in vielen Punkten Unklarheit herrscht. Was die Stellung des spanischen Raubwürgers anbelangt, können wir das Problem so weit einschränken, als daß die eigenständige Entwicklung dieser Rasse schon auf eine lange Geschichte zurückblicken muß und die Ablösung von der südlichen oder der nördlichen Rassengruppe vor der Differenzierung der heutigen Rassen der jeweiligen Rassengruppe stattgefunden haben muß. Daraus folgt für die nördliche und südliche Rassengruppe, daß ihre Trennung noch einen Schritt weiter zurückliegen muß.

Mischgebiete des spanischen Raubwürgers zur nördlichen oder südlichen Rassengruppe sind mir nicht bekannt, ebensowenig kenne ich Mischgebiete zwischen den zwei Großgruppen. Diese beiden berühren sich im Westen ohnehin nicht, begegnen sich aber im Osten an den Vorkommensgebieten von *L.e. homeyeri* und *funereus* einerseits und von *L.e. pallidirostris* andererseits (Abb. 4). Balguntersuchungen und Beobachtungen längs dieser Grenzlinie könnten uns helfen zu entscheiden, wie weit sich die Rassengruppen schon voneinander entfernt haben, oder ob nicht Schiebels unbeachtete Unterscheidung zweier *excubitor* Arten Berechtigung hat. Oder sind die heutigen Raubwürger sogar drei Populationssystemen mit Artcharakter zuzuordnen?

Literatur

- CURIO, E. (1961): Zur geographischen Variation von Verhaltensweisen. Vogelwelt 82: 33-48. – DEMENT'EV, G.P., & N.A. GLADKOV (1954): Birds of the Soviet Union. Bd. VI Moskau 1954. Engl. Übersetzung: Israel Program for Scientific Translation. Jerusalem 1968. – DORKA, V., & B. ULLRICH (1975): Haben die Rassen des Raubwürgers *Lanius e. excubitor* und *Lanius excubitor meridionalis* unterschiedliche Paarbindungsmodi? Anz. orn. Ges. Bayern 14: 115-140. – ECK, S. (1973): Intraspezifische Ausformung im Flügel- und Schwanzbau bei Würger-Formenkreisen der Gattung *Lanius*. Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 32: 75-119. – GLUTZ, U.N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Verl. Aargauer Tagblatt. Aargau. – HARTERT, E. (1910): Die Vögel der Paläarktischen Fauna. Berlin. – HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, Deutscher Zentralverlag. – HENNIG, W. (1966): Phylogenetic systematics. Urbana, Univ. Illinois Press. – HOMEYER, v. E.F. (1880): Die europäischen großen Würger. J.Orn.: 148-152. – KIPP, F.A. (1942): Über Flügelbau und Wanderzug der Vögel. Biol. Zbl. 62: 289-299. – KIPP, F.A. (1970): Die evolutive Änderung der Flügel- und Schwanzform bei Vögeln in Abhängigkeit von den ontogenetischen Wachstumsvorgängen. Z. zool. Systematik Evolutionsforschung 8: 52-68. – KOENIG, A. (1888): Avifauna von Tunis. J. Orn. 36: 121-298. – KOENIG, A. (1892): Zweiter Beitrag zur Avifauna von Tunis. J. Orn. 40: – MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. Cambridge, Mass. Belknap Press of Harvard University Press. – MILLER, A.H. (1931): Systematic Revision and Natural History of the American Shrikes (*Lanius*). University of California Press. Berkeley, California. – NAUMANN, F.J. (1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Jena. – OLIVIER, G. (1944): Monographie des Pies-Grièches du genre *Lanius*. Lecerf. Rouen. – PETERS, S.P., & W.F. GUTMANN (1971): Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. Z. zool. Evolut.-forschg.: 237-263. – RENSCH, B. (1938): Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl. Proc. VIII. Int. Orn. Congr. Oxford 1934: 285-311. – SACHS, L. (1968): Statistische Auswertungsmethoden. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg u. New York. – SALOMONSEN, F. (1950): The European Hybrid-population of the Great Grey Shrike (*Lanius excubitor* L.). Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren Bd. III: 149-161. – SCHIEBEL, G. (1906): Die Phylogenese der *Lanius*-Arten. J. Orn. 54: 1-77, 161-219. – SCHÖN, M. (1978):

Ein Beitrag zur Biologie des Raubwürgers (*L. exc. excubitor*). Wissenschaftliche Zulassungsarbeit Uni. Tübingen, Fachbereich Biologie, Nr. 133. – SCHÜZ, E. (1957): Vom Zug des Raubwürgers (*Lanius excubitor*) in Europa. Nach Ringfunden. Beitr. Vogelkde. 5: 201-206. – STEGMANN, B. (1929): Die Vögel Süd-Ost Transbaikaliens. Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. URSS 29: 83-242. – STEGMANN, B. (1940): Zur Methodik der Messungen am Flügel. Orn. Mber. 48: 164. – STEGMANN, B. (1962): Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels. J. Orn. 103: 50-85. – TROLLER, J. (1937): Der Raubwürger, *Lanius excubitor excubitor* L. Orn. Beob. 34: 105-148. – ULLRICH, B. (1971): Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland. Im Vergleich zu Raubwürger (*L. excubitor*), Schwarzstirnwürger (*L. minor*) und Neuntöter (*L. collurio*). Vogelwarte 26: 1-77. – VAURIE, CH. (1959): The Birds of the Palaearctic Fauna. Passeriformes. H.F., & G. Witherby Limited. London. – WEBER, E. (1972): Grundriß der biologischen Statistik. 7. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. – WHITAKER, J.I.S. (1898): On the grey Shrikes of Tunisia. Ibis 1898: 228-231. – ZINK, G. (1969): Ringfunde der Vogelwarte Radolfzell 1947-68, 1. Teil Passeres. Auspicium 3: 263. – DOHMANN, M. (1977): Beitrag zur Ökologie des Raubwürgers *Lanius excubitor* – Gibt es bei den Rassen *L.e. excubitor* und *L.e. meridionalis* einen unterschiedlich ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus? Wiss. Zulassungsarbeit Univ. Tübingen, Fachbereich Biologie.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Dohmann Margarete

Artikel/Article: [Geschlechtsdimorphes Schwanzzeichnungsmuster bei Raubwürgern *Lanius excubitor ssp.* Mit verhaltensökologischen und phylogenetischen Anmerkungen 151-176](#)