Ökol. Vögel (Ecol Birds) 7, 1985: 379-408

Der sexuelle Größendimorphismus süddeutscher Wasseramseln *(Cinclus c. aquaticus)*: Biometrie, Funktion und mögliche Ursachen

The Sexual Size Dimorphism of South-German Dippers *(Cinclus c. aquaticus)*: Biometrics, Funktion and Possible Causes

Von **Wilfried Schmid** und **August Spitznagel** *)

Key Words: Age-related differences in morphology; biometrics; *Cinclus c. aquaticus*; dipper; ecomorphology; evolution of sexual size dimorphism; geographical variation (Bergmann's rule); intersexual selection (female choice); intrasexual selection (male rivalry); natural selection; polygyny; sex ratio; sexual selection; sexual size dimorphism; survival selection; wear of claws.

Zusammenfassung

SCHMID, W. & A. SPITZNAGEL (1985): Der sexuelle Größendimorphismus süddeutscher Wasseramseln *(Cinclus c. aquaticus)*: Biometrie, Funktion und mögliche Ursachen. Ökol. Vögel 7: 379-408.
Der sexuelle Größendimorphismus der Wasseramsel wird durch 16 Maße beschrieben. Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind in allen Maßen hoch signifikant.
Das Größenwachstum der Wasseramsel setzt sich bei adulten Vögeln fort und wird für die Flügellänge quantitativ beschrieben.
Es ist bei ♂ deutlich stärker ausgeprägt als bei ♀. Diesjährige Wasseramseln sind in nahezu allen Maßen kleiner als nicht diesjährige. Anhand der Zehenspannen (mit Krallen), die bei den Altvögeln kleiner sind, läßt sich die Abnutzung der Krallen demonstrieren.
Verschiedene Populationen aus Südwestdeutschland zeigen eine geographische Variation der Körpergröße, die der Bergmannschen Regel entspricht. Die relative Sexualdifferenz nimmt vermutlich als Anpassung an erschwerte Überlebensbedingungen nach Norden zu. Ursachen und Funktionen des sexuellen Größendimorphismus der Wasseramsel werden mit Daten belegt und diskutiert. Dabei spielen sowohl die natürliche wie auch die sexuelle Selektion eine Rolle. Die natürliche Selektion erzeugt Größenunterschiede (kleinere ♀, größere ♂), die durch die sexuelle Selektion verstärkt werden. Paare mit überdurchschnittlicher Größendifferenz zeigen einen signifikant höheren Fortpflanzungserfolg. Die Evolution des sexuellen Größendimorphismus wird modellhaft skizziert.

---

*) Die Daten von A. S. stellen einen erweiterten Teil einer Diplomarbeit am Zoologischen Institut der Universität Freiburg dar.

Anschrift der Verfasser:
Wilfried Schmid, Unterboihinger Str. 16, D-7317 Wendlingen
August Spitznagel (Sonderdruckanforderungen), Zoologisches Institut der Universität, Albertstr. 21a, D-7800 Freiburg/Brsg.

Summary

SCHMID, W. & A. SPITZNAGEL (1985): The Sexual Size Dimorphism of South-German Dippers *(Cinclus c. aquaticus)*: Biometrics, Function and Possible Causes. Ecol. Birds 7: 379-408.

The sexual size dimorphism of the dipper is described by 16 measurements. In all measurements differences between the sexes are highly significant.

The growth of body size still continues in adult birds. For wing length a quantitative description is given. Growth is expressed clearly stronger in ♂ than ♀.

Dippers in their year of birth are smaller in nearly all measurements than birds in year(s) after birth.

The wear of claws is demonstrated by the decrease of footspan length (incl. claws) from juvenile to adult birds.

A geographical variation of body size in four different populations from southern West-Germany was detected which corresponds to Bergmann's rule. The relative sexual difference increases towards north presumably as an adaptation to more severe survival conditions.

Causes and functions of sexual size dimorphism in the dipper are supported by data and discussed. Natural as well as sexual selection plays a role. Natural selection produces size differences (smaller ♀, bigger ♂) which increase by sexual selection. Pairs with accentuated size differences show a significantly higher reproductive success.

The evolution of sexual size dimorphism in dippers is roughly sketched.

1. Einleitung

Sexualdimorphe Merkmale sind bei Vögeln weit verbreitet. Der Sexualdimorphismus kann in unterschiedlicher Färbung, Größe, Morphologie, Ökologie oder Ethologie ausgebildet sein. Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind mitunter so auffällig, daß für ihr Entstehen die natürliche Selektion nicht als allein verursachender Faktor angesehen werden kann. DARWIN (1871, in CAMPBELL 1972) hat sich als erster umfassend mit dieser Problematik beschäftigt und als Erklärung für den Sexualdimorphismus bei Tier und Mensch seine Theorie der sexuellen Selektion entwickelt. Kern der Theorie ist die Aussage, daß die Weibchen einen von mehreren, zunächst untereinander konkurrierenden Geschlechtspartnern nach bestimmten Kriterien auswählen und daß als Grundlage für diese selektive Partnerwahl entweder ein Männchenüberschuß oder Polygynie ausgebildet sein müssen.

In den letzten Jahren wird ein zunehmendes Interesse für das Phänomen des Sexualdimorphismus sichtbar, nachdem Fragen nach seiner Entstehung und Bedeutung im Detail noch nicht befriedigend gelöst sind (ARNOLD & WADE 1984a, b, PRICE 1984a, b, SEARCY 1979a, SELANDER 1972).

Darwin hatte bei der Formulierung seiner Theorie schon erkannt, daß nicht alle sexualdimorphen Erscheinungen durch die sexuelle Selektion erklärt werden können und daß in bestimmten Fällen auch die natürliche Selektion eine Rolle spielt. Heute darf mit Sicherheit angenommen werden, daß neben der sexuellen Selektion auch ökologische Ursachen für die Entstehung sexualdimorpher Merkmale verantwortlich sein können (MAYR 1972, SELANDER 1972, SLATKIN 1984).

Die identisch gefärbten Geschlechter der Europäischen Wasseramsel *(Cinclus cinclus)* sind durch einen ausgeprägten sexuellen Größendimorphismus gekennzeichnet (STRESEMANN 1919, 1922, SACHTLEBEN 1919, ANDERSSON & WESTER 1971, SHAW 1974, MOSS 1975, GALBRAITH & BROADLEY 1980, GÖRNER 1981, BUB 1984).

In der vorliegenden Arbeit wird der sexuelle Größendimorphismus verschiedener Populationen der Wasseramsel in Süddeutschland durch zahlreiche und zum Teil neue Maße belegt. Neben der Brauchbarkeit der einzelnen Maße für die Geschlechtsbestimmung interessierten uns vor allem Größenunterschiede zwischen Jung- und Altvögeln sowie zwischen den einzelnen, geographisch getrennten Populationen. Soweit möglich, werden die Maße ökomorphologisch interpretiert. Die möglichen Ursachen und die funktionelle Bedeutung des Sexualdimorphismus der Wasseramsel werden im zweiten Teil der Arbeit ausführlich diskutiert.

2. Untersuchungsgebiete

In folgenden Gebieten Süddeutschlands haben wir Wasseramseln gefangen und untersucht (s. Abb. 1):
1. Südschwarzwald (Einzugsgebiet der Dreisam im Zartener Becken).
2. Mittlerer Schwarzwald (Einzugsgebiet von Elz und Kinzig in der Vorbergzone).
3. Nordwestliche Schwäbische Alb (Einzugsgebiet des Neckarnebenflusses Lauter).
4. Hohenloher Ebene (Einzugsgebiet der Tauber).
5. Fichtelgebirge (Einzugsgebiet des Weißen Mains).

Die Daten von der Schwäbischen Alb wurden von W. S., die der übrigen Gebiete von A. S. gesammelt.

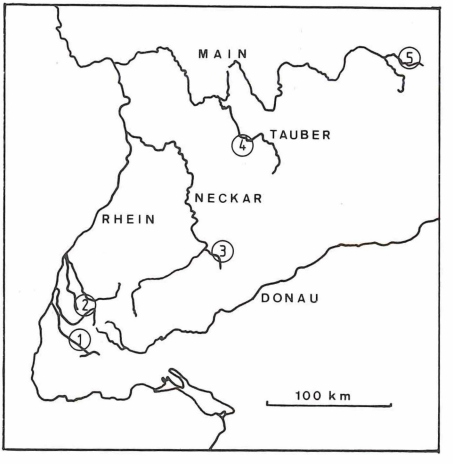

Abb. 1. Übersichtskarte von Süddeutschland mit Lage der fünf Untersuchungsgebiete.

Fig. 1. Survey map of southern West-Germany with position of the five study areas.

3. Material und Methoden

Seit 1979 (W. S.) beziehungsweise 1980 (A. S.) sammelten wir biometrische Daten. Wasseramseln wurden entweder mit quer über die Gewässer gespannten Japannetzen gefangen oder nachts an den Schlafplätzen gegriffen (vgl. dazu Shaw 1974b, 1979).
Folgende Meßmethoden wurden angewandt:
Flügellänge: Methode Nr. 3 von Svensson (1984) durch W. S. und Methode Kleinschmidt (Kelm 1970) durch A. S.

Körperlänge: nach Svensson (1984); Schwanzlänge: nach Svensson (1984); alle Schnabelmaße: nach Svensson (1984); Fußspannen (mit Krallen): nach Rüggeberg (1960); Gesamtkopflänge: nach Coulson et al. (1983); Tarsuslänge: nach einer von A. S. als bewährt festgestellten Methode (s. Abb. 2).

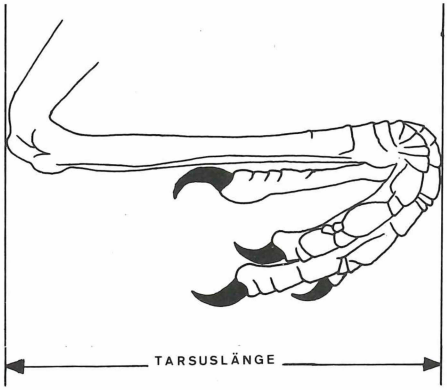

Abb. 2. Demonstration der neuen Meßmethode der Tarsuslänge (mit Schieblehre gemessen).

Fig. 2. Demonstration of the new method of measuring tarsus length (measured with a caliper).

Die Geschlechtsbestimmung erfolgte in der Regel nach der Flügellänge (Andersson & Wester 1971, Görner 1981), in wenigen kritischen Fällen unter Zuhilfenahme weiterer Körpermaße. Freilandbeobachtungen farbberingter Vögel bestätigten die Richtigkeit der Geschlechtsbestimmungen.
Die Gewichte wurden mit Federwaagen (W. S.: Phywe, A. S.: Pesola) gemessen.
Unterschiede in den Mittelwerten der Größenmaße wurden mit dem t-Test geprüft.
Da nicht von Anfang an alle Körpermaße gleichzeitig untersucht wurden, ist deren Stichprobenumfang sehr uneinheitlich (s. Tab. 1). Nach Abschluß der Berechnungen für die Tabellen 1 bis 5 wurden von A. S. noch weitere Wasseramseln untersucht. Diese Daten wurden in die Histogramme (Abb. 3 bis 11) übernommen, die Berechnungen von Tabelle 1 bis 5 wurden nicht mehr erweitert. Die Stichprobenumfänge von Tabellen und Abbildungen stimmen aus diesem Grund nicht überein.
Für die Unterstützung bei Fang und Beringung danken wir H. Braun, S. Michelbach, M. Spitznagel und C. Stange. Den Herren Dr. B. Leisler, Dr. O. Hoffrichter, Prof. Dr. G. Osche und Dr. J. Tiainen danken wir für die Durchsicht des Manuskripts und für Verbesserungsvorschläge.

4. Ergebnisse und Diskussion der biometrischen Untersuchungen

Der sexuelle Größendimorphismus der Wasseramsel (♂ größer als ♀) konnte in allen untersuchten Körpermerkmalen deutlich nachgewiesen werden (s. Tab. 1). Die Unterschiede zwischen den Mittelwerten aller Maße von ♂ und ♀ sind durchweg hochsignifikant.

Tab. 1. Körpermaße (in mm) und Gewichte (in g) von männlichen und weiblichen Wasseramseln aus Süddeutschland (Südschwarzwald, Mittlerer Schwarzwald, Taubergebiet, Fichtelgebirge).
Abkürzungen: n = Stichprobenumfang; $\bar{x}$ = arithmetisches Mittel; s = Standardabweichung; S = Spannweite; v = Variationskoeffizient in %; rel. Sex. diff. = relative Sexualdifferenz ($100\,(1-\bar{x}^{♀}:\bar{x}^{♂})$); D = Unterschiedskoeffizient (nach Mayr 1975); z-Werte und Signifikanzen nach t-Test.
Tab. 1. Body measurements (in mm) and weights (in g) of male and female dippers from southern West-Germany (study areas: Südschwarzwald, Mittlerer Schwarzwald, Taubergebiet, Fichtelgebirge; see fig. 1).
Abbreviations: n = sample size; $\bar{x}$ = arithmetic mean; s = standard deviation; S = range; v = coefficient of variance in %; rel. Sex. diff. = relative sexual difference ($100\,(1-\bar{x}^{♀}:\bar{x}^{♂})$); D = coefficient of difference (Mayr 1975); z-values and significances from t-test.

Parameter (mm)	Männchen (males) n	$\bar{x}$	s	S	v	Weibchen (females) n	$\bar{x}$	s	S	v	rel. Sex. diff.	D	z-Wert	Signifikanz (p <)
Körperlänge body length	107	181,02	7,38	165-197	4,08	76	169,09	6,80	152-188	4,02	6,59	0,84	11,28	0,0001
Flügellänge wing length	91	94,70	1,93	89,7-99,3	2,04	69	86,83	2,25	79,9-91,9	2,59	8,31	1,95	23,25	0,0001
Schwanzlänge tail length	64	54,28	2,51	47-60	4,62	41	49,33	1,88	45-53,5	3,81	9,10	1,13	11,51	0,0001
Kopflänge head length	47	46,08	0,90	44,1-47,8	1,96	36	44,35	0,64	43,0-45,9	1,44	3,76	1,12	10,22	0,0001
Tarsuslänge tarsus length	72	34,01	0,99	31,5-35,0	2,90	50	32,18	1,12	29,1-34,3	3,48	5,39	0,87	9,36	0,0001
Äußere Fußspanne Outer footspan	77	38,74	1,20	36-41	3,10	55	36,90	1,31	34-40	3,55	4,75	0,73	8,24	0,0001
Mittlere Fußspanne middle footspan	77	47,34	1,45	43-50	3,26	56	45,14	1,14	41-49	3,12	4,64	0,77	8,77	0,0001
Innere Fußspanne inner footspan	76	37,23	1,77	34-40	4,74	55	35,54	1,21	32-37,5	3,40	4,53	0,75	6,50	0,0001
Schnabellänge (Schädelbasis) bill length (skull)	71	22,95	0,81	20,1-24,7	3,53	54	21,91	0,81	19,2-23,7	3,69	4,58	0,65	7,14	0,0001
Schnabellänge (Anf.Nalo.) bill length (dist.end nostrils)	88	12,32	0,80	11,0-13,8	6,49	60	11,83	0,77	9,9-13,5	6,54	3,98	0,31	3,72	0,003
Schnabellänge (Ende Nalo.) bill length (prox.end nostrils)	88	15,63	0,82	14,0-17,3	5,22	59	15,03	0,99	13,3-16,6	6,55	3,84	0,33	3,89	0,001
Schnabelbreite (Anf.Nalo.) bill width (dist.end nostrils)	88	3,64	0,34	3,0-4,9	9,31	65	3,43	0,24	3,0-3,9	6,91	5,86	0,37	4,58	0,001
Schnabelbreite (Ende Nalo.) bill width (prox.end nostrils)	85	4,58	0,36	3,9-5,6	7,84	57	4,32	0,29	3,7-5,0	6,61	5,66	0,40	4,77	0,001
Schnabelhöhe (Anf.Nalo.) bill depth (dist.end nostrils)	85	4,43	0,30	3,5-5,0	6,78	65	4,10	0,17	3,7-4,6	4,09	7,33	0,69	8,40	0,0001
Schnabelhöhe (Ende Nalo.) bill depth (prox.end nostrils)	65	5,16	0,32	4,5-6,0	6,19	43	4,80	0,31	4,0-5,3	6,32	6,91	0,57	5,83	0,0001
Gewicht (g) weight (g)	130	63,90	4,47	51-74	7,00	99	54,87	4,68	45-78	8,53	14,13	0,99	14,74	0,0001

4.1 Flügellänge (Abb. 3)

Die Flügellänge eignet sich von allen untersuchten Merkmalen am besten zur Geschlechtsbestimmung. Unterschiedskoeffizient (nach Mayr 1975) und z-Wert des t-Tests zeigen mit Abstand die höchsten Werte.
Für mitteleuropäische Populationen der Wasseramsel gilt als zuverlässiger Trennwert eine Flügellänge von 90 mm. Kleinere Werte sind nach Literaturangaben ♀, größere ♂ zuzuschreiben. Schon Stresemann (1919, 1922) wies auf die gute Unterscheidbarkeit der Geschlechter der Wasseramsel anhand der Flügellänge hin. Als Variationsgrenzen für ♀ gibt er 82-90 mm und für ♂ 90-99 mm an. Er wirft die Frage auf, ob in Deutschland ♀ gelegentlich über 90 und ♂ unter 90 mm lange Flügel haben.
Richter (1953) fand in Sachsen eine deutliche Trennung zwischen den Geschlechtern: die Werte für ♀ überschritten 89 mm nicht, die für ♂ lagen nie unter 90 mm. Görner (1981) fand bei Wasseramseln in Thüringen innerhalb der von Stresemann angegebenen Variationsgrenzen ebenfalls keine Überschneidung.

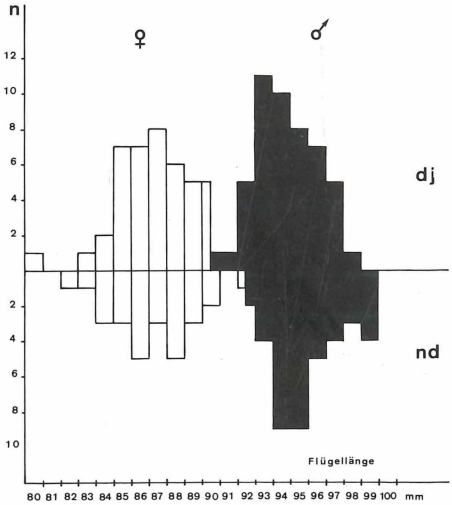

Abb. 3. Häufigkeitsverteilung der Flügellängen von Wasseramseln, getrennt nach ♀ und ♂, diesjährigen (dj) und nicht diesjährigen (nd) Vögeln. Die Daten stammen aus den Untersuchungsgebieten 1, 2, 4, 5 (s. Abb. 1).

Fig. 3. Frequency distribution of wing lengths of dippers, separated for ♀ and ♂, birds in their year of birth (dj) and birds in year(s) after birth (nd). Data from study areas 1, 2, 4, 5 (s. fig. 1).

In Abb. 3 fallen drei Vögel aus diesen »normalen« Variationsgrenzen. Ein diesjähriges ♀ mit 80 mm, ein nicht diesjähriges ♀ mit 92 mm (!) und ein diesjähriges ♂ mit (aufgerundet) 90 mm.
Auch Bub (1984) gibt ein 1918 am Eschbach bei Freiburg/Brsg. gesammeltes ♀ mit einer Flügellänge von 92 mm an.
Mittelwerte für ♂ und ♀ werden in Tab. 1 und für diesjährige und nicht diesjährige Vögel in Tab. 2 angegeben.
Görner (l.c.) stellte bei den Maßen seiner untersuchten ♀ eine Zweigipfligkeit fest. Die entsprechenden Histogramme bei Andersson & Wester (1971), Lundberg et

al. (1981), MOSS (1975), GALBRAITH & BROADLEY (1980), SHAW (1974a) und unserer Arbeit zeigen eine solche Zweigipfligkeit nicht. Bei den Vögeln von den Britischen Inseln und aus Mitteleuropa (s. Abb. 3) sind die Häufigkeitsverteilungen bei den ♀ rechtssteil, bei den ♂ linkssteil. Diese unterschiedliche Schiefe der Verteilung rührt von einer entgegengesetzten Selektion auf die Körpergröße her: kleinere ♀ und größere ♂ sind selektionsbegünstigt (s.u.).
Dieser Trend ist bei den skandinavischen Wasseramseln nicht feststellbar. Dies beruht vermutlich darauf, daß die skandinavischen Daten fast ausschließlich aus den Wintermonaten und vorwiegend von überwinternden Vögeln mit einem hohen Anteil an ♀ und Jungvögeln stammen. (Die skandinavischen Wasseramseln sind Teilzieher, wobei Altvögel und ♂ ein weniger stark ausgeprägtes Zugverhalten zeigen als ♀ und Jungvögel, was LUNDBERG et al. (1981) durch einen unterschiedlichen Dominanzgrad plausibel erklären).
Da die Flügellänge am lebenden Vogel genauer gemessen werden kann als andere große Längenmaße wie Körper- oder Schwanzlänge, gilt sie allgemein als zuverlässigster Anzeiger für die Körpergröße (HAMILTON 1961, JAMES 1970). (Dagegen bezeichnet GARNETT (1981, Ibis 123: 31-41) die Tarsuslänge als bestes Maß für die Körpergröße).
Verschiedene Meßtechniken führen zu unterschiedlichen Ergebnissen, selbst die Anwendung der gleichen Meßmethode durch verschiedene Untersucher führt häufig noch zu unterschiedlichen Werten. Die maximale Flügellänge kann nur mit der Methode Kleinschmidt (KELM 1970) erzielt werden. Bei der von SVENSSON (1984) als »flattened and straightened wing or maximum length« beschriebenen 3. Meßmethode wird nach KELM (1. c.) der Flügel nur teilweise gestreckt. Da wir unterschiedliche Meßmethoden (W. S.: Methode SVENSSON, Nr. 3; A. S. Methode KLEINSCHMIDT) angewandt haben, versuchten wir, durch gemeinsam vermessene Vögel die Unterschiede zu quantifizieren. Bei neun gemeinsam nach der Methode »flattened and straightened wing or maximum length« (SVENSSON, Nr. 3) vermessenen Wasseramseln maß A. S. durchschnittlich um je 0,83 mm länger. Die Unterschiede sind signifikant (Vorzeichentest, $p < 0{,}05$). Bei 45 von A. S. vermessenen Wasseramseln wurden mit der Methode Kleinschmidt durchschnittlich um 0,48 mm längere Werte erzielt als mit der Methode SVENSSON, Nr. 3 (Vorzeichentest, $p < 0{,}05$).
Diese Ergebnisse machen deutlich, daß Vergleiche von Meßwerten nach Literaturangaben nur mit größtem Vorbehalt möglich sind und daß selbst bei Anwendung gleicher Meßmethoden Unterschiede zwischen im Messen erfahrenen Ornithologen auftreten können, die eine getrennte Auswertung und Interpretation ratsam erscheinen lassen. BERTHOLD & FRIEDRICH (1979) geben eine kritische Übersicht über verschiedene Meßmethoden der Flügellänge und schlagen als neues Maß mit einer geringeren Streuung die (Teil-) Federlänge vor. Solange jedoch mit entsprechender Sorgfalt gemessen wird, dürfte die Methode KLEINSCHMIDT allen anderen Meßmethoden überlegen sein, da sie die größten Werte liefert und deshalb auch eine genauere Analyse zuläßt.

4.2 Körperlänge (Abb. 4)

Die beiden Geschlechter der Wasseramsel sind im Freiland nach der Körpergröße meist ohne Schwierigkeiten zu bestimmen, wenn sie nahe beieinander sitzen. Die Unterschiede in den Mittelwerten sind hochsignifikant (s. Tab. 1). Der Überlappungsbereich ist jedoch recht groß, so daß eine eindeutige Geschlechtsbestimmung von Fänglingen nach der Körperlänge nur bei sehr kleinen beziehungsweise sehr großen Werten möglich ist (s. Abb. 4).

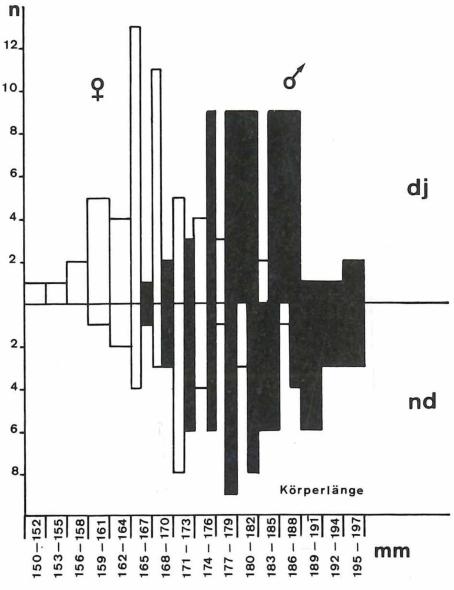

Abb. 4. Häufigkeitsverteilung der Körperlängen (Angaben wie in Abb. 3).

Fig. 4. Frequency distribution of body lengths (data as in fig. 3).

Konsistente Meßwerte sind kaum zu erzielen. Bei 28 Wiederfängen, bei denen die Körperlänge zweimal oder öfters gemessen wurde, schwankten die Unterschiede am gleichen Vogel zwischen 0% und 12,7%, im Durchschnitt um 4,8%. Im Gegensatz zu anderen Körpermaßen sind diese Unterschiede nur zu einem geringen Teil auf Wachstums- oder Abnutzungsvorgänge von Federn zurückzuführen. Zur Geschlechtsbestimmung eignet sich die Körperlänge somit nur als zusätzliches Maß. Für ökologische und ethologische Fragestellungen kann die Kenntnis von Mittel- und Extremwerten sowie des Verteilungsmusters jedoch von Bedeutung sein.

4.3 Schwanzlänge (Abb. 5)

Der sexuelle Größendimorphismus macht sich in der Schwanzlänge sehr stark bemerkbar. Nach Flügellänge und Gewicht treten hier die stärksten Unterschiede auf (s. Tab. 1). Der Überlappungsbereich zwischen beiden Geschlechtern ist trotzdem beträchtlich, so daß die Schwanzlänge ebenfalls nur als zusätzliches Merkmal zur

Geschlechtsbestimmung benutzt werden sollte. Die starke Überlappung beruht auf einer verlängerten Wachstumsphase, die nach den bisherigen Daten bis mindestens November andauert, anschließend werden die Federn bis zur Mauser durch Abnutzung wieder kürzer. Gerade flügge Wasseramseln sind deutlich stummelschwänzig. Eine brauchbare Geschlechtsbestimmung anhand der Schwanzlänge ist bei Jungvögeln etwa ab dem 5. Lebensmonat und bei Altvögeln ganzjährig bis auf die Mauserzeit und die danach folgenden zwei Monate (Mitte Juli bis Ende Oktober) möglich. Nur Vögel mit einer Schwanzlänge über 55 mm können eindeutig als ♂ bestimmt werden. Görner (1981) kommt zu sehr ähnlichen Ergebnissen. Mit einiger Übung sind konsistente Meßwerte bei Wiederfängen zu erhalten. Die Variation der Meßwerte bei 22 Wiederfängen reicht von 0% bis 9,2%, im Mittel beträgt sie 3,1%. Diese Variation ist zum größten Teil auf Wachstums- bzw. Abnutzungserscheinungen zurückzuführen.

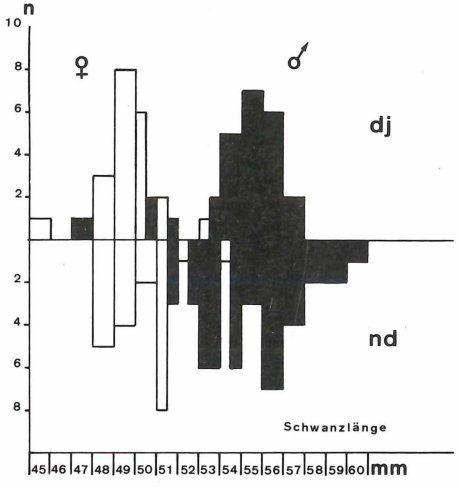

Abb. 5. Häufigkeitsverteilung der Schwanzlängen (Angaben wie in Abb. 3).

Fig. 5. Frequency distribution of tail lengths (data as in fig. 3).

Verglichen mit anderen Singvögeln besitzt die Wasseramsel relativ kurze Steuerfedern (ca. 30% der Körperlänge), die auf engstem Raum schnelle Richtungsänderungen möglich machen. Von skandinavischen Wasseramseln liegen keine Daten über die Schwanzlänge vor. Da diese Populationen ein (Teil-)Zieherverhalten zeigen, dürften sie einen relativ längeren Schwanz besitzen als die mitteleuropäischen Standvögel.

4.4 Gesamtkopflänge (Abb. 6)

Dieses Maß ist erst in jüngster Zeit für die Geschlechtsbestimmung bei Möwen beschrieben worden (Coulson et al. 1983).
Von allen bei der Wasseramsel untersuchten Körpermaßen besitzt die Kopflänge den geringsten Variationskoeffizienten (s. Tab. 1) und damit die höchste Meßkonsi-

stenz. Bei 15 Wiederfängen wurde in der Regel eine leichte Zunahme der Kopflänge gemessen. Bei drei Altvögeln wurde nach einer anfänglichen Zunahme schließlich eine schwache Abnahme der Kopflänge gemessen. Das Material reicht jedoch nicht aus, um damit eine Abnutzung des Schnabels nachweisen zu können. Bei der pikkenden Nahrungsaufnahme von steinigem Substrat ist eine Abnutzung des Schnabels nicht auszuschließen. Auch bei diesem Maß ist der Überlappungsbereich so groß, daß nur ♀ unter 43,8 mm und ♂ über 46,0 mm eindeutig bestimmt werden können (Abb. 6).

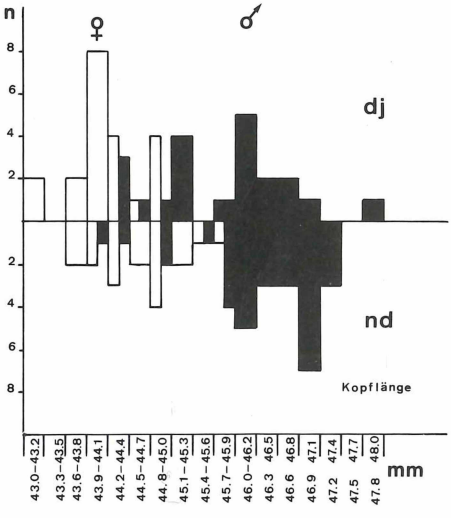

Abb. 6. Häufigkeitsverteilung der Kopflängen (Angaben wie in Abb. 3).

Fig. 6. Frequency distribution of head lengths (data as in fig. 3).

4.5 Tarsuslänge (Abb. 7)

Wie bereits Andersson & Wester (1971) gezeigt haben, überlappen sich die Tarsuslängen von ♂ und ♀ beträchtlich. Die eigenen Untersuchungen bestätigen diesen Befund (s. Abb. 7).

Dieses Maß kann deshalb zur Geschlechtsbestimmung nur eingeschränktverwendet werden: nur Vögel mit Tarsuslängen unter 31,0 mm können sicher als ♀ und über 34,5 mm als ♂ angesprochen werden. Bei 20 mehrfach gefangenen Vögeln variierten die Meßwerte zwischen 0% und 3,4%, im Mittel um 1,2%. Die Meßgenauigkeit ist damit also sehr hoch; bei Anwendung der von Svensson vorgeschlagenen Meßmethode variierten die Meßwerte um über das Doppelte.

Bei 11 der 20 Wiederfänge war zwischen der ersten und letzten Messung eine leichte Abnahme feststellbar. Dafür gibt es derzeit keine vernünftige Erklärung (wenn man eventuelle Ableseungenauigkeiten verwirft). 8 dieser 11 Wiederfänge sind ♂. Da ♂ häufiger tauchend nach Nahrung suchen als ♀ (Spitznagel, unpubl.) könnte ein etwas kürzerer Lauf (durchschnittlich 18,79% der Körperlänge) tauchenden ♂ einen leichten Selektionsvorteil verschaffen. ♀ suchen häufiger als ♂ ihre Nahrung im

seichten Wasser laufend durch Wasserlugen. Ihre Lauflänge beträgt durchschnittlich 19,03% der Körperlänge.Nach LEISLER & WINKLER(1985) sind längere Läufe bezeichnend für Vögel mit guten Laufeigenschaften. Das Histogramm in Abb. 7 zeigt für nicht diesjährige ♂ einen auffälligen rechtssteilen Verlauf. Möglicherweise besteht bei ♂ ein Selektionsdruck auf verbesserte Schwimm- und Tauchfähigkeiten. Diese Betrachtungen erklären aber eine eventuelle Abnahme der Tarsuslänge bei einzelnen Individuen noch nicht.

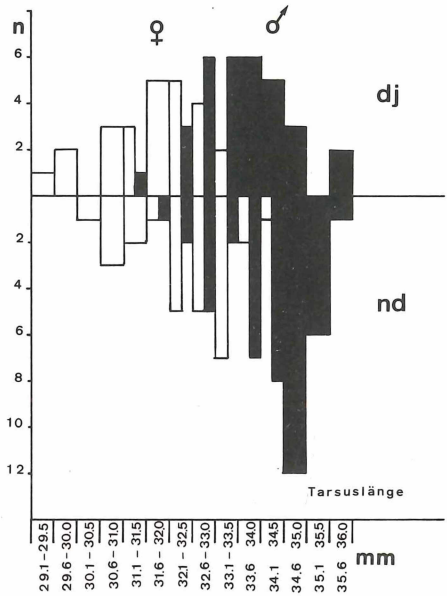

Abb. 7. Häufigkeitsverteilung der Tarsuslängen (Angaben wie in Abb. 3).

Fig. 7. Frequency distribution of tarsus lengths (data as in fig. 3).

4.6 Mittlere Fußspanne (mit Krallen) und Fußmorphologie (Abb. 8)

Dieses Maß zeigt trotz gut getrennter Mittelwerte (s. Tab. 1) eine so starke Überlappung, daß es zur Geschlechtsbestimmung kaum noch Bedeutung besitzt (s. Abb. 8). Bei 25 Wiederfängen variierten die Längen der mittleren Fußspanne zwischen 0% und 6,3%, im Mittel um 1,9%. Bei diesjährigen Vögeln sind Zunahmen der Zehenspannen durch verlängerte Wachstumsphasen häufiger als bei nicht diesjährigen. Nach den bisherigen Daten kann ein Wachstum der Zehenspanne bis mindestens zum 15. Lebensmonat erfolgen. Bei Einzelvögeln beider Altersklassen wurde aber auch schon vorher eine Abnahme durch Abnutzung der Krallen festgestellt (Näheres dazu s. Abschnitt 4.10).

Funktional ergeben sich bei diesem Komplex einige interessante Gesichtspunkte: die Länge der Zehenspannen, der einzelnen Zehenglieder, Länge und Form der Krallen sowie der Sohlenballen ermöglichen eine Zuordnung zu einzelnen Fußtypen (LEISLER 1975, LEISLER & WINKLER 1985, RÜGGEBERG 1960, STORK 1968).

Der Wasseramselfuß ist in erster Linie als Klammerfuß ausgebildet. Merkmale dafür sind eine Verlängerung der Zehenglieder von proximal nach distal sowie lange, kräftige und stark gekrümmte Krallen. Innen- und Außenzehen sind ungleich lang (s. Tab. 1). Der Wasseramselfuß weist allerdings auch ein Merkmal auf, das für einen Lauffuß typisch ist: die distalen Sohlenballen unter allen Krallenwurzeln sind sehr gut ausgebildet. Verglichen mit den von Stork (1968) untersuchten 6 Drosselarten besitzt die Wasseramsel wesentlich längere Zehen und Krallen. Dadurch werden Aufenthalt und Lokomotion auf von reißendem Wasser überspülten Steinen in Gebirgsbächen möglich. Relativ zur Lauflänge besitzen weibliche Wasseramseln generell etwas längere Fußspannen als die ♂. Am stärksten ausgeprägt ist dies bei der äußeren Fußspanne. Diese Ergebnisse machen auch deutlich, warum die Wasseramsel als typischer Wasservogel keine Schwimmhäute oder verbreiterte Zehenlappen besitzt oder vielmehr gar keine besitzen darf: die insgesamt wichtigste Art der Fortbewegung ist das Laufen und Hüpfen auf dem steinigen Substrat. Darauf hat im übrigen schon Huxley (1955) aufmerksam gemacht.

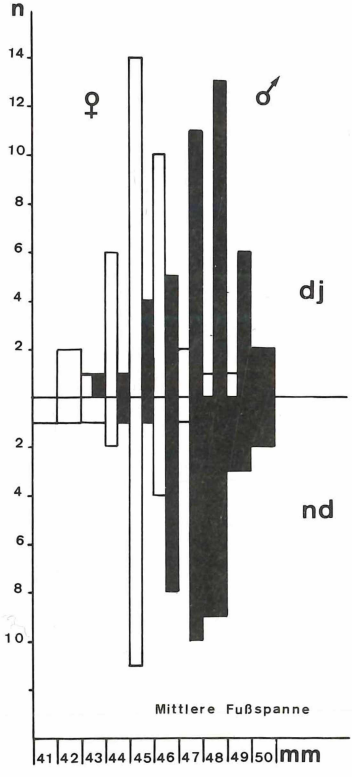

Abb. 8. Häufigkeitsverteilung der mittleren Fußspanne mit Krallen (Angaben wie in Abb. 3).

Fig. 8. Frequency distribution of middle footspan incl. claws (data as in fig. 3).

4.7 Schnabellänge bis zur Schädelbasis (Abb. 9)

Von den drei durchgeführten Meßmethoden für die Schnabellänge (Schädelbasis — Spitze, Ende Nasenloch — Spitze, Anfang Nasenloch — Spitze) besitzt die hier besprochene den geringsten Variationskoeffizienten (s. Tab. 1). Ganz zu Beginn der Untersuchungen durchgeführte Längenmessungen bis zum Anfang der Schnabelbefiederung wurden wegen der hohen Variabilität wieder aufgegeben. Abb. 9 zeigt einen großen Überschneidungsbereich der Schnabellängen von ♂ und ♀, so daß dieses Merkmal zur zuverlässigen Geschlechtsbestimmung nicht geeignet ist.
Ob die ♀ mit ihrem durchschnittlich um etwa 1 mm (relative Sexualdifferenz 4,58%) kürzeren Schnabel insgesamt mehr kleinere Beutetiere verzehren als die ♂, ist bis heute noch nicht geklärt, aus theoretischen Gründen aber zu erwarten. Es bestehen Korrelationen zwischen der Schnabelmorphologie und der Beutegröße, die allerdings bei Insektenfressern nicht so hoch sind wie bei Samenfressern (LEDERER 1975).

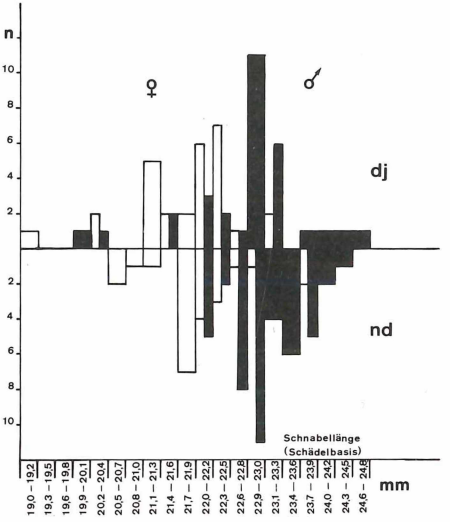

Abb. 9. Häufigkeitsverteilung der Schnabellängen (bis zur Schädelbasis) (Angaben wie in Abb. 3).

Fig. 9. Frequency distribution of bill lengths (to skull) (data as in fig. 3).

4.8 Schnabelhöhe am Anfang Nasenloch (Abb. 10)

Die relative Sexualdifferenz in der Schnabelhöhe ist mit 7,33% (nach Gewicht, Schwanzlänge und Flügellänge) unerwartet hoch (s. Tab. 1). Die Überlappung der Meßwerte beider Geschlechter (s. Abb. 10) ist aber doch so groß, daß eine sichere Geschlechtsbestimmung nur für ♂ über 4,6 mm möglich ist. Dies liegt daran, daß sich selbst sehr kleine Ableseungenauigkeiten sehr stark bemerkbar machen. Die Variationskoeffizienten sind relativ hoch (s. Tab. 1). Bei 29 Wiederfängen variierten die Meßwerte zwischen 0% und 12,2%, im Mittel um 4,6%. Ein leichtes Wachstum ist selbst noch bei adulten Tieren festzustellen. Zum gleichen Ergebnis kommen auch COULSON et al. (1981) bei der Silbermöwe, wo bis zu einem Alter von minde-

stens 9 Jahren noch ein schwaches Wachstum nachweisbar war. Diese Autoren vermuten, daß die Schnabelhöhe möglicherweise das Alter des Tieres an Artgenossen signalisieren könnte. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen stellten PRICE (1984b) und PRICE & GRANT (1984) bei Darwinfinken fest, daß sich die Schnabelhöhe bei einer hohen Meßgenauigkeit als wertvoller Indikator der Körpergröße eignet.

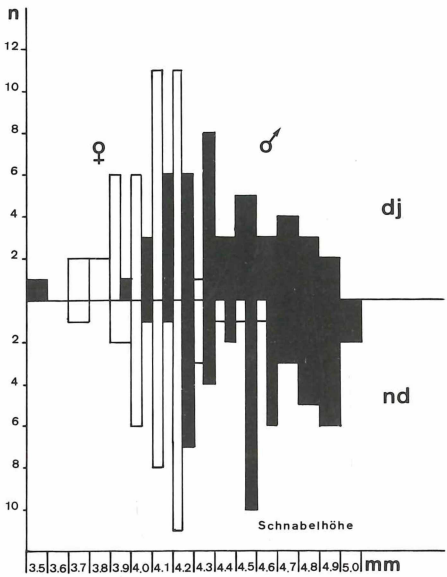

Abb. 10. Häufigkeitsverteilung der Schnabelhöhe (Anfang Nasenloch) (Angaben wie in Abb. 3).

Fig. 10. Frequency distribution of bill depth (at distal end of nostrils) (Data as in fig. 3).

4.9 Gewicht (Abb. 11)

Das Körpergewicht von Wasseramseln ist starken, aber regelmäßigen, jahreszeitlichen Veränderungen unterworfen, die von Januar bis zur Brutzeit bei ♂ und ♀ entgegengesetzte Trends aufweisen (GALBRAITH & BROADLEY 1980, SPITZNAGEL 1983). Bei GÖRNER (1981) verlaufen die jahreszeitlichen Schwankungen des Körpergewichts bei beiden Geschlechtern weitgehend parallel. In der Regel sind die ♂ deutlich schwerer als die ♀, nur kurz vor der Brutzeit können einzelne ♀ das Gewicht der ♂ erreichen oder übertreffen. Wir wollen hier nicht näher darauf eingehen, da die tageszeitliche und jahreszeitliche Gewichtsvariation und deren funktionelle Bedeutung in einer späteren Arbeit behandelt werden sollen (SCHMID & SPITZNAGEL, in Vorber.).

Bei Berücksichtigung der saisonalen Änderungen ist eine sichere Geschlechtsbestimmung nach dem Gewicht fast immer möglich.

4.10 Altersbedingte Variation in den Körpermaßen

Bei verschiedenen Vogelarten ist eine Zunahme der Flügellänge oder anderer Körpermaße mit zunehmendem Alter nachgewiesen worden (Alatalo et al. 1984, Boag 1984, Coulson et al. 1981, Harris 1979, Stewart 1963, Svensson 1984). Auch für die Wasseramsel kann dies mit den vorliegenden Daten gezeigt werden (s. Tab. 2).

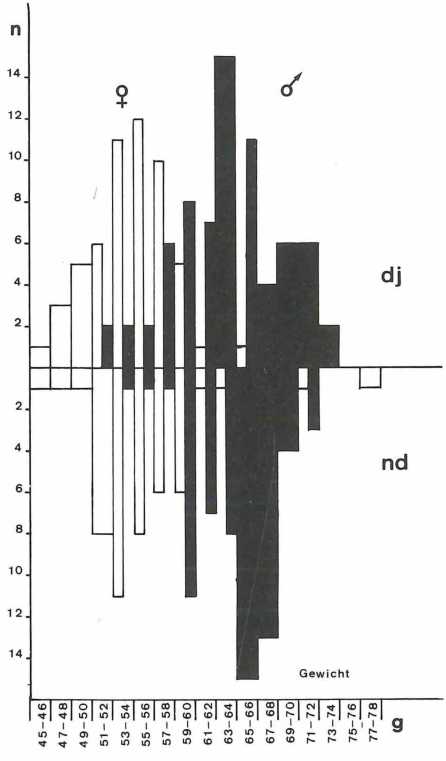

Abb. 11. Häufigkeitsverteilung des Körpergewichts (Angaben wie in Abb. 3).

Fig. 11. Frequency distribution of body weight (data as in fig. 3).

Nur bei der Flügellänge der ♀ sowie bei den äußeren, mittleren und inneren Fußspannen(s. 4.6) beider Geschlechter wurden bei diesjährigen Vögeln größere Durchschnittswerte festgestellt als bei nicht diesjährigen.

Die altersabhängige Zunahme der Flügellänge männlicher Wasseramseln von der Schwäbischen Alb können wir etwas genauer beschreiben: ♂ im ersten Lebensjahr (bis 31.12.) hatten eine mittlere Flügellänge von 95,13 ± 2,41 mm (n = 43), im zweiten Lebensjahr von 95,80 ± 2,15 (n = 10), im dritten Lebensjahr von 96,36 ± 1,46 (n = 7) und im vierten oder späteren Lebensjahren von 94,25 ± 3,18 (n = 2).

Parameter	dj. ♀ $\bar{x} \pm s$; n	nd. ♀ $\bar{x} \pm s$; n	dj. ♂ $\bar{x} \pm s$; n	nd. ♂ $\bar{x} \pm s$; n
Flügellänge (wing-length) (nach KLEINSCHMIDT)	86,85 ± 2,11 n = 41	86,68 ± 2,44 n = 26	94,19 ± 1,71 n = 45	95,18 ± 1,86 n = 38
Gewicht (weight)	54,47 ± 3,97 n = 52	55,36 ± 5,38 n = 45	63,63 ± 4,97 n = 57	64,31 ± 4,14 n = 64
Körperlänge (body length)	167,87 ± 6,88 n = 47	171,88 ± 6,31 n = 26	180,88 ± 6,36 n = 50	180,93 ± 7,93 n = 50
Kopflänge (head length)	44,12 ± 0,57 n = 20	44,63 ± 0,62 n = 15	45,75 ± 0,96 n = 19	46,34 ± 0,80 n = 27
Schwanzlänge (tail length)	48,80 ± 2,03 n = 25	50,14 ± 1,26 n = 15	53,80 ± 2,48 n = 28	54,76 ± 2,40 n = 33
Tarsuslänge (tarsus length)	31,90 ± 1,13 n = 21	32,45 ± 1,10 n = 25	33,77 ± 0,92 n = 24	34,26 ± 1,01 n = 37
Äußere Fußspanne (outer footspan)	37,11 ± 1,17 n = 33	36,55 ± 1,51 n = 20	39,03 ± 1,22 n = 40	38,65 ± 1,06 n = 31
Mittl. Fußspanne (middle footspan)	45,34 ± 1,42 n = 34	44,83 ± 1,40 n = 20	47,51 ± 1,52 n = 39	47,27 ± 1,45 n = 31
Innere Fußspanne (inner footspan)	35,68 ± 0,97 n = 33	35,29 ± 1,54 n = 19	37,30 ± 1,21 n = 40	37,02 ± 1,28 n = 30
Schnabellänge (Anf.Nalo.) (bill length, to distal end of nostrils)	11,75 ± 0,85 n = 37	11,95 ± 0,63 n = 22	12,14 ± 0,98 n = 45	12,50 ± 0,46 n = 38
Schnabellänge (Ende Nalo.) (bill length, to proximal end of nostrils)	15,08 ± 1,15 n = 36	14,95 ± 0,64 n = 22	15,50 ± 0,96 n = 45	15,68 ± 0,58 n = 38
Schnabelbreite (Anf.Nalo.) (bill width at distal end of nostrils	3,41 ± 0,26 n = 38	3,47 ± 0,20 n = 26	3,54 ± 0,36 n = 42	3,72 ± 0,30 n = 43
Schnabelbreite (Ende Nalo.) (bill width at proximal end of nostrils)	4,26 ± 0,30 n = 34	4,41 ± 0,24 n = 21	4,47 ± 0,36 n = 40	4,65 ± 0,32 n = 43
Schnabelhöhe (Anf.Nalo.) (bill depth at distal end of nostrils)	4,04 ± 0,14 n = 36	4,17 ± 0,17 n = 26	4,35 ± 0,30 n = 40	4,48 ± 0,28 n = 41
Schnabelhöhe (Ende Nalo.) (bill depth to proximal end of nostrils)	4,78 ± 0,34 n = 22	4,80 ± 0,26 n = 18	5,05 ± 0,30 n = 27	5,25 ± 0,32 n = 36
Schnabellänge (Schädelbasis) (bill length to skull)	21,89 ± 0,90 n = 28	21,90 ± 0,71 n = 24	22,87 ± 0,90 n = 28	22,99 ± 0,72 n = 40

Tab. 2. Unterschiede zwischen diesjährigen und nicht diesjährigen Wasseramseln in verschiedenen Körpermaßen (Daten von Südschwarzwald, Mittlerer Schwarzwald, Taubergebiet, Fichtelgebirge). Angegeben sind Mittelwerte, Standardabweichung und Stichprobenumfang.

Tab. 2. Differences between dippers in their year of birth (dj) and year(s) after birth (nd) in different body measurements (data from the following study areas: Südschwarzwald, Mittlerer Schwarzwald, Taubergebiet, Fichtelgebirge). Arithmetic mean, standard deviation and sample size are given.

Daraus läßt sich eine Regressionsgerade mit $y = 0{,}615x + 94{,}53$ berechnen ($r = 0{,}9987$; nach Mittelwerten der Altersklassen). Diese kann die Veränderung der Flügellänge aber nur näherungsweise beschreiben, da Wachstumsvorgänge in den ersten Lebenswochen wesentlich schneller erfolgen als später. Genauer wäre eine Beschreibung durch eine logarithmische Gleichung, wofür uns allerdings ausreichendes Datenmaterial von sehr jungen Vögeln nach dem Ausfliegen fehlt. Bei den ♀ nimmt die Flügellänge mit zunehmendem Alter leicht ab (s. Tab. 2). Weibliche Wasseramseln von der Schwäbischen Alb zeigen eine schwache Zunahme der Flügellänge vom ersten $\bar{x}_1 = 87{,}0 \pm 1{,}53$ mm, $n = 33$) zum zweiten Lebensjahr ($\bar{x}_2 = 87{,}15 \pm 2{,}50$ mm, $n = 20$), der zum dritten Lebensjahr eine leichte Abnahme folgt ($\bar{x}_3 = 86{,}90 \pm 1{,}39$ mm, $n = 15$). Die Gleichung für die Veränderung der Flügellänge bei den ♀ lautet: $y = -0{,}05\,x + 87{,}12$ ($r = -0{,}3974$).

Eine Diskussion der unterschiedlichen Entwicklung der Flügellängen bei ♂ und ♀ erfolgt in den Abschnitten 6.1 und 6.2. Bei den äußeren, mittleren und inneren Fußspannen (mit Krallen) wurden in beiden Geschlechtern bei nicht diesjährigen Vögeln deutlich geringere Werte als bei den diesjährigen festgestellt. Dies ist offensichtlich eine Folge der Krallenabnutzung bei der Fortbewegung auf steinigem Substrat. Die relative Sexualdifferenz in der äußeren Fußspanne ist bei diesjährigen Wasseramseln mit 4,92% kleiner als bei nicht diesjährigen (5,43%). Dies liegt daran, daß sich die Krallen bei den ♀ stärker abnutzen als bei den ♂ (vgl. dazu auch 4.6). Die prozentualen Unterschiede zwischen jungen und alten Vögeln sind bei den ♀ (1,13%) größer als bei den ♂ (0,51%). Bei der mittleren Fußspanne (relative Sexualdifferenz bei diesjährigen 4,92%, bei nicht diesjährigen 5,43%; prozentuale Unterschiede zwischen jungen und alten ♀ 1,51% bzw. ♂ 1,20%) und der inneren Fußspanne (relative Sexualdifferenz bei diesjährigen 4,34%, bei nicht diesjährigen 4,47%; prozentuale Unterschiede zwischen jungen und alten ♀ 1,09% bzw. ♂ 0,56%) sind die gleichen Trends nachweisbar. Unseres Wissens ist eine derartige Abnahme der Zehenspanne durch Krallenabnutzung, die gleichzeitig auch noch einen Sexualdimorphismus zeigt, bisher noch bei keiner anderen Vogelart beschrieben worden. LEISLER & WINKLER (1979) fanden bei den Innenfußspannen mit Krallen von Sumpf- und Teichrohrsängern bei Altvögeln auch geringere Werte als bei Jungvögeln. Vermutlich nutzen sich bei allen auf harten Substraten laufenden oder kletternden Vogelarten mit zunehmendem Alter die Krallen ab. Entsprechende Nachweise könnten ohne großen Aufwand von Beringungsgemeinschaften oder auf Fangstationen gewonnen werden.

5. Geographische Variation

Die natürliche Selektion bewirkte bei weit verbreiteten Arten Anpassungen lokaler Populationen an die jeweils unterschiedlichen Umweltfaktoren. Diese Merkmalsgradienten (clines) sind bei allen diesbezüglich untersuchten Tiergruppen nachgewiesen worden (s. Übersichten bei HUXLEY 1955 und RENSCH 1954).
Am bekanntesten sind die den Klimaregeln zugrundeliegenden Phänomene. Für unsere Daten relevant ist die BERGMANNsche Regel. Sie besagt, daß bei endothermen

Tieren mit abnehmender Temperatur eine Zunahme der Körpergröße einhergeht, woraus ein günstigeres Oberflächen-/Volumenverhältnis und geringere Wärme- (und Wasser-)verluste resultieren. Wie JAMES (1970) gezeigt hat, spielt neben der Temperatur auch die Luftfeuchtigkeit eine wichtige Rolle: eine Körpergrößenzunahme erfolgt auch von warmfeuchten zu kühlen oder trockenen Klimagebieten. Bei Standvögeln ist die geographische Variation deutlicher ausgeprägt als bei Zugvögeln. In direktem Zusammenhang damit steht die Tatsache, daß von Standvogelarten mehr Rassen (duchschnittlich 7,2) als von Zugvögeln (durchschnittlich 3,2 pro Art) beschrieben worden sind (RENSCH 1954).
Trotz einer nicht geringen Zahl von Ausnahmen (bei paläarktischen Vögeln ca. 16%, nach RENSCH 1939 in HAMILTON 1961), besteht über die Gültigkeit der Klimaregeln heute kein Zweifel mehr, auch wenn hierzu immer wieder kontroverse Ansichten geäußert werden (MCNAB 1971, am Beispiel von Säugetieren). Vier verschiedene Populationen der Wasseramsel zeigen eine nach Norden zunehmende Flügellänge (Tab. 3), Tarsuslänge (Tab. 4) und Kopflänge (Tab. 5), wobei allerdings die Zunahme dieser Maße bei den ♀ nicht ganz so gesetzmäßig verläuft wie bei den ♂. Bei allen anderen Körpermaßen kommt eine Zunahme nach Norden entweder nicht ganz so klar zum Ausdruck oder ist gar nicht nachzuweisen, was aber auf zu kleine Stichprobenumfänge und stärkere Streuung durch Meßungenauigkeiten zurückzuführen ist. Ob die geographische Variation der Wasseramsel in Südwestdeutschland durch weitere Faktoren beeinflußt wird (z.B. Meereshöhe, Luftfeuchtigkeit), kann wegen unzureichender Daten noch nicht geklärt werden. BUB (1984) bringt eine kritische Zusammenstellung von Flügellängenmaßen verschiedener Wasseramselpopulationen aus Europa. Er schreibt, »die Flügellänge ist meist kein Merkmal« (für Unterarten). Die Tatsache, daß BUB keine Größenzunahme nach Norden bzw. Osten (entsprechend den Klimaregeln) finden kann, ist auf das heterogene Material und unterschiedliche Meßtechniken der verschiedenen Autoren zurückzuführen (s. auch 4.1).

6. Zur funktionellen Bedeutung und Entstehung des sexuellen Größendimorphismus der Wasseramsel

Wie eingangs bereits erwähnt, können sexualdimorphe Merkmale sowohl durch die sexuelle wie auch durch die natürliche Selektion verursacht werden. Nicht selten wirken diese beiden Selektionsfaktoren zusammen, so daß die Frage nach ihrem Anteil beim Zustandekommen der Merkmale deren kausale und funktionale Deutung beträchtlich erschwert.
So kann ein sexualdimorphes Merkmal durch sexuelle Selektion zustande kommen, eine deutlichere Ausprägung aber durch die natürliche Selektion verhindert werden, damit nicht die allgemeine Fitness eingeschränkt wird. Umgekehrt können durch sexuelle Selektion entstandene Merkmale durch die natürliche Selektion weiter verstärkt werden, wenn dadurch die Überlebenswahrscheinlichkeit beider Geschlechter erhöht wird (z.B. Konkurrenzvermeidung durch unterschiedliche Einnischung). Nehmen wir einmal an, daß die ♀ einer fiktiven Vogelart bevorzugt große ♂ als Partner wählen, die ihrerseits über kleinere ♂ dominant sind. Die Abhängigkeit

des Dominanzgrads von der Körpergröße scheint bei Vögeln weit verbreitet zu sein (BAKER & FOX 1978, CHARLES 1972 in YOM-TOV & OLLASON 1976, KREBS 1982, PRICE 1984b, SEARCY 1979a, b). Größere ♂ werden damit in der Generationenfolge mit einem höheren Fortpflanzungserfolg belohnt. Dieser evolutive Vorteil ist um so größer, je mehr die Körpergröße genetisch determiniert wird (reproductive selection). Wenn nun die Nahrung dieser Art aus sehr kleinen, gleichmäßig verteilten Beutetieren besteht, ist dem Größenwachstum der ♂ eine Obergrenze gesetzt: bei Überschreiten einer bestimmten Größe könnten sie in der zur Verfügung stehenden Zeit nicht mehr ausreichend Nahrung finden. Kleinere ♂ besäßen dann wegen ihres geringeren Energiebedarfs in kritischen Zeiten bessere Überlebenschancen (survival selection). Wenn die Nahrung dieser fiktiven Art aus gleichmäßig verteilten, aber sehr unterschiedlich großen Beutetieren bestünde, könnten die vorhandenen Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern dadurch verstärkt werden, daß die ♀ bevorzugt kleine und die ♂ bevorzugt große Beutetiere fressen (intraspezifische Nischentrennung durch ökologische Merkmalsverschiebung). Dies wäre in Zeiten mit kritischer Nahrungsversorgung ein Selektionsvorteil für die Individuen.

Auf der anderen Seite hat SLATKIN (1984) darauf hingewiesen, daß es verschiedene ökologische Ursachen für die Entstehung eines Sexualdimorphismus geben kann. Dieser kann nach seiner genetischen Fixierung theoretisch wieder zum Ausgangspunkt einer selektiven Partnerwahl werden.

Die Situation wäre sehr einfach, wenn das Auftreten sexualdimorpher Unterschiede auf bestimmte Merkmalskomplexe beschränkt bliebe. So könnte mit hoher Sicherheit auf natürliche Selektion geschlossen werden, wenn Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern nur bei trophischen Strukturen zu finden wären, während ein ausschließliches Vorkommen bei Merkmalen, die mit dem Komplex der Fortpflanzung zusammenhängen, nur durch die sexuelle Selektion erklärt werden könnte.

In der Realität ist eine so leichte Unterscheidung in der Regel nicht möglich und wegen positiv allometrischer Wachstumsbeziehungen zwischen verschiedenen Merkmalen eigentlich auch nicht zu erwarten.

Bei der Wasseramsel wurden signifikante sexuelle Größenunterschiede in allen 16 untersuchten Merkmalen gefunden (Tab. 1). Bei den Merkmalen, die im Balzverhalten eine Rolle spielen, treten die größten Unterschiede auf: so beträgt die relative Sexualdifferenz in der Schwanzlänge 9,10%, in der Flügellänge 8,31% und in der Körperlänge 6,59% (durchschnittlich 8,0%). Beim Körpergewicht beträgt die relative Sexualdifferenz 14,13%, wenn man die Kubiklänge (3. Wurzel aus dem Gewicht) betrachtet, aber nur noch 4,95%.

Bei trophischen Strukturen (alle Schnabelmaße) streuen die relativen Sexualdifferenzen von 3,84% (Schnabellänge bis Ende Nasenloch) bis 7,33% (Schnabelhöhe Anfang Nasenloch), die durchschnittliche relative Sexualdifferenz von 7 Merkmalen beträgt 5,45%. Der hohe Wert der Schnabelhöhe ist möglicherweise ein Hinweis darauf, daß dieses Merkmal einen Einfluß auf die Partnerwahl haben könnte (s. 4.8).

Wir betrachten diese leichten Unterschiede zwischen den zwei genannten Merkmalskomplexen als Anhaltspunkt dafür, daß die sexuelle Selektion einen etwas stärkeren Einfluß ausübt als die natürliche Selektion. In den folgenden Abschnitten werden wir auf Einzelheiten näher eingehen.
Zu einzelnen Punkten haben wir bis heute noch kein oder nur spärliches Datenmaterial, so daß unsere Folgerungen dann wenig beweiskräftig sind. Wenn diese Arbeit jedoch zu Diskussionen oder neuen Untersuchungen anregen kann, betrachten wir dies als Rechtfertigung für die Publikation.

6.1 Der Einfluß der sexuellen Selektion

Darwin (1871, in Selander 1972) machte vier Faktoren für die sexuelle Selektion verantwortlich. Voraussetzung sind entweder (1) ein Überschuß von ♂ oder (2) Polygynie. Da unter diesen Umständen nicht alle ♂ die Möglichkeit haben, sich fortzupflanzen, wird es unter ihnen zu einer (3) Konkurrenz um ♀ und damit zu einer Varianz im Fortpflanzungserfolg (intrasexuelle Selektion) kommen. (4) Die ♀ wählen schließlich nach irgendwelchen artspezifischen Kriterien einen als überdurchschnittlich fit erscheinenden Geschlechtspartner aus (intersexuelle Selektion).

6.1.1 Geschlechterverhältnis

Nach dem Schlüpfen ist das Geschlechterverhältnis nestjunger Vögel in der Regel ausgeglichen (Orians 1969). Falls ♂ und ♀ unterschiedliche Selektionsoptima bezüglich bestimmter Umweltfaktoren (z.B. Nahrung, Trockenheit, Kälte) haben oder unterschiedlich starkem Feinddruck ausgesetzt sind, kann es mitunter zu krassen Unterschieden in der geschlechterspezifischen Überlebensrate kommen (Maynard Smith 1984, Price & Grant 1984, Selander 1972, Verner 1964, Yom-Tov & Ollason 1976).
Richter (1953) fand bei Wasseramseln in Sachsen innerhalb von vier Jahren jederzeit doppelt so viele ♂ wie ♀.
In den von A. S. untersuchten vier Populationen betrug das Geschlechterverhältnis diesjähriger Wasseramseln 1,13 ♂ pro ♀ (51 ♂, 45 ♀), bei nicht diesjährigen Vögeln 1,72 ♂ pro ♀ (55 ♂, 32 ♀).
Bei den von W. S. untersuchten Wasseramseln ist das Verhältnis bei den diesjährigen Vögeln mit 1,19 ♂ pro ♀ (44 ♂, 37 ♀) sehr ähnlich der oben genannten Zahl. Bei nicht diesjährigen Vögeln fand er mit 0,60 ♂ pro ♀ (28 ♂, 47 ♀) jedoch eine ganz kontroverse Situation. Für diesen gegensätzlichen Befund haben wir derzeit keine plausible Erklärung. Daß hier ein systematischer Fehler aufgrund verschiedener Fangmethoden vorliegen könnte (A. S. vorwiegend Schlafplatzfang, W. S. vorwiegend Netzfang), erscheint bei dieser Größenordnung unwahrscheinlich. Es kann aber letzten Endes nicht ausgeschlossen werden, daß es lokal und zeitlich zu unterschiedlichen Überlebensraten zwischen ♂ und ♀ kommen kann, wie dies bei Darwinfinken nachgewiesen wurde (Price & Grant 1984). In diesem Fall müßte dann ein Mittelwertsvergleich über einen längeren Zeitraum zeigen, welches Geschlecht dem Selektionsoptimum näher liegt. Möglicherweise gibt es auch unterschiedliche Selektionsoptima für die beiden Geschlechter.

Die bisher vorliegenden Daten zeigen zumindest bei jungen Wasseramseln eine höhere Sterblichkeit für ♀ an. Da die Paarbindung bei der Wasseramsel schon im Herbst stattfindet, ist mit dem Überangebot von ♂ eine Grundvoraussetzung für sexuelle Selektion erfüllt.
Ein starker Weibchenüberschuß kann zwar zu Polygynie führen (SMITH et al. 1982, VERNER 1964), stellt aber keine günstige Basis für sexuelle Selektion dar: wenn alle ♂ mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit einen Partner bekommen, wird die Varianz im Fortpflanzungserfolg (PRICE 1984a, b, SEARCY 1979a, SEARCY & YASUKAWA 1981) geringer sein, als wenn einige ♂ von der Fortpflanzung ganz ausgeschlossen werden.

6.1.2 Polygynie

Wir haben in den von uns untersuchten Populationen bisher Hinweise, aber noch keine genauen Nachweise für Polygynie gefunden. SACHER (1980) hat bei *Cinclus c. aquaticus* zweimal Bigynie nachgewiesen und erwähnt einen dritten Fall. MORK (1975) wies für die Nominatform *Cinclus c. cinclus* in Norwegen ebenfalls zwei Fälle von Bigynie nach. Aus Großbritannien berichtet GALBRAITH (1979) von Polygynie. Auch bei der Asiatischen oder Flußwasseramsel *(Cinclus pallasii)* und der Nordamerikanischen Wasseramsel *(Cinclus mexicanus)* sind mehrfach Fälle von Polygynie nachgewiesen worden (HANSEN 1981, MARTI & EVERETT 1978, MORSE 1979, PRICE & BOCK 1973). Mit Sicherheit ist Polygynie bei der Europäischen Wasseramsel viel häufiger, als dies bisher dokumentiert wurde. Die Art zeigt Merkmale, die das Entstehen einer »resource-defense-polygyny« (EMLEN & ORING 1977, ORIANS 1969, VEHRENKAMP & BRADBURY 1984) begünstigen. Über den ungefähren Anteil polygyner ♂ haben wir derzeit keinerlei Anhaltspunkte. Vermutlich ist der Anteil polygyner ♂ nicht konstant, sondern schwankt in Abhängigkeit von einzelnen Umweltfaktoren in verschiedenen Populationen, wie dies beim Zaunkönig der Fall ist (ARMSTRONG & WHITEHOUSE 1977).

6.1.3 Konkurrenz unter den Männchen: intrasexuelle Selektion

Wasseramseln sind bis auf die spätsommerliche Periode der Großgefiedermauser ganzjährig territorial. Ein Zeichen dafür ist der Gesang, der von beiden Geschlechtern während des ganzen Jahres mit einem Höhepunkt während der Balz- und Brutzeit vorgetragen wird. Territoriale Auseinandersetzungen sind häufig zu beobachten, besonders während der kälteren Jahreshälfte. Obwohl agonistische Auseinandersetzungen auch von ♀ ausgehen können, werden sie von ♂ wesentlich häufiger initiiert (SPITZNAGEL, unpubl.). Ausgesprochen typisch sind die morgendlichen und abendlichen Patrouillenflüge territorialer ♂ durch das ganze Revier. Während des Fluges werden laute Rufe oder Gesang (auch außerhalb der Fortpflanzungszeit) geäußert. Eindringlinge werden durch eine lautstarke, akrobatische Verfolgungsjagd hoch über dem Wasserlauf vertrieben. Vor diesen Verfolgungsflügen drohen die Wasseramseln mit einem »Hab-acht-Verhalten«: in hoch aufgereckter Haltung und mit senkrecht nach oben gerichtetem Schnabel wird dem Eindringling die weiße Brust präsentiert, Flügel und Schwanz werden bei ruckartigen Knicksbewegungen

gespreizt, dabei ist lauter Gesang hörbar. Dieses Drohverhalten wurde auch bei *Cinclus pallasii* (vertical stretch display: HANSEN 1981) und *Cinclus mexicanus* (head-up: MORSE, 1979, SULLIVAN 1973) beobachtet und ist insgesamt bei den Sperlingsvögeln weit verbreitet (bill-raising: ANDREW 1961). (Parallelen zum Balzverhalten sind dabei unverkennbar). Nur dann, wenn sich der Eindringling durch das »Hab-acht-Verhalten« und den Verfolgungsflug nicht vertreiben läßt, kann es zu direkten, kämpferischen Auseinandersetzungen kommen. Es ist ganz offensichtlich, daß die Körpergröße im Territorialverhalten eine überragende Rolle spielt. Durch die hoch aufgereckte Haltung beim »Hab-acht-Verhalten« wird die maximale Körpergröße demonstriert und überbetont. Größere und damit dominantere ♂ werden bei territorialen Auseinandersetzungen überdurchschnittlich häufig gewinnen. Die besten Reviere sollten deshalb von den größten ♂ und umgekehrt suboptimale Reviere von kleineren beziehungsweise jüngeren ♂ besetzt sein. Beweise dafür sind durch zukünftige Untersuchungen zu erbringen. Bei hoher Individiendichte sollten es vor allem kleine und junge ♂ sein, die keinen Zugang zu einem potentiellen Brutrevier erhalten und die als »floaters« umherstreifen, um plötzlich aufgetretene Lücken auszufüllen. Die Mortalität sollte unter diesen kleinen und jungen ♂ größer sein als unter großen ♂, was aus den Werten in Tab. 2 und Abb. 3 auch geschlossen werden kann: überlebende ♂ (im zweiten oder einem späteren Lebensjahr) sind in allen Körpermaßen (außer den Zehenspannen) größer als die diesjährigen ♂. (Wir sehen im Moment allerdings noch keine Möglichkeit, die Auswirkungen einer unterschiedlichen Mortalität von denen eines verlängerten Größenwachstums zu trennen).

6.1.4 Partnerwahl der Weibchen (female choice): intersexuelle Selektion

Dieser Mechanismus ist wohl der entscheidende für das Ausmaß sexueller Selektion. Die ♀ wählen sich aus den von der natürlichen Selektion begünstigten ♂ einen geeignet erscheinenden Partner mit hoher Überlebenswahrscheinlichkeit aus, wobei sie sich an verschiedenen, jeweils artspezifischen Kriterien orientieren können (PARTRIDGE & HALLIDAY 1984). Bei Vögeln am weitesten verbreitet ist die auffällige und individuell variable Färbung des männlichen Brutkleides (EDWARDS 1982, O'DONALD 1980, PRICE 1984b). Bei der Wasseramsel besitzen die Individuen beider Geschlechter die gleiche Färbung, so daß dieses Merkmal nicht zur Unterscheidung potentieller Partner benutzt werden kann.
Ein anderes Kriterium für die selektive Partnerwahl kann die Komplexität des Gesangs sein (KREBS & KROODSMA 1980, YASUKAWA et al. 1980; CATCHPOLE et al. 1984, 1985). Der Gesang der Wasseramsel ist bisher noch nicht untersucht worden. Da jedoch beide Geschlechter dieser ganzjährig insektivoren und territorialen Art während des ganzen Jahres singen, liegt die Hauptfunktion des Gesangs wohl vor allem in der Besetzung und Verteidigung von Revieren.
Ein sehr wichtiges Kriterium sind Unterschiede in der Körpergröße (oder einzelner Körperteile). JEHL (1970) fand bei zwei arktischen Limikolenarten *(Micropalama himantopus, Calidris minutilla)*, daß Paare mit den ausgeprägtesten Größenunterschieden (u.a. auch in der Schnabellänge) am frühesten verpaart waren und Junge

aufzogen. Auch Gelegegröße und (nur bei Micropalama) Schlupferfolg waren bei solchen Paaren größer. Eine unterschiedliche Nahrungsnutzung zwischen den Geschlechtern konnte Jehl nicht finden. PRICE (1984a) fand beim Mittleren Grundfinken *(Geospiza fortis)* auf I. Daphne Major, Galapagos, daß kleinere ♀ früher als große brüteten, häufiger als diese eine Zweitbrut tätigten und einen höheren Ausfliegeerfolg erzielten. Die ♂ dieser Art unterlagen einem Selektionsdruck für Größenzunahme (disruptive Selektion). Auch beim Sumpfrohrsänger *(Acrocephalus palustris)* verpaaren sich bevorzugt überdurchschnittlich große ♂ mit unterdurchschnittlich großen ♀ (STEIN 1984).

Von allen untersuchten Maßen sind die Unterschiede zwischen weiblichen und männlichen Wasseramseln in der Flügellänge, Schwanzlänge und Körperlänge (nach relativer Sexualdifferenz und Differenzenquotienten; s. Tab. 1) am größten. Im Balzverhalten kommt ihnen eine wichtige Rolle zu (SPITZNAGEL, unpubl.). Die relative Sexualdifferenz ist bei adulten Wasseramseln mit 8,93% größer als bei jungen mit 7,79% (nach Werten aus Tab. 2).

Bei Wasseramseln von der Schwäbischen Alb betrug die durchschnittliche Differenz in der Flügellänge zwischen ♂ ($n = 87$) und ♀ ($n = 91$) 8,32 mm. Die durchschnittliche Ausfliegerate (incl. Ersatz- und Zweitbruten) betrug bei allen von W. S. erfaßten Bruten ($n = 180$) 5,0 Junge/Paar. Bei 10 Paaren war die Flügellänge beider Partner bekannt. Vier Paare wiesen mit Ø 6,88 mm unterdurchschnittliche Größendifferenzen auf. Der Ausfliegeerfolg lag bei diesen vier Paaren mit 1,5 Jungen/Paar weit unter dem Populationsdurchschnitt. Sechs Paare hatten mit Ø 10,08 mm eine deutlich größere Flügellängendifferenz als der Populationsdurchschnitt. Bei diesen sechs Paaren lag die Ausfliegerate mit 5,17 Jungen/Paar über dem Populationsmittel. Die Beziehung zwischen der »Paardifferenz« in der Flügellänge und dem Ausfliegeerfolg läßt sich mit der Formel $y = 0{,}647x - 1{,}927$ beschreiben ($r = 0{,}805$) und ist mit $p < 0{,}01$ statistisch gesichert (s. Abb. 12).

Diese (wenn auch noch spärlichen) Daten zeigen, daß es für ein Wasseramsel-♀ von Vorteil ist, ein großes ♂ als Partner zu wählen, weil damit eine größere Wahrscheinlichkeit für einen hohen Fortpflanzungserfolg verbunden ist. Größere ♂ sind meist auch ältere ♂ (s. Tab. 2). Diese haben ihre Überlebensfähigkeit bewiesen und besitzen möglicherweise schon Bruterfahrung. Männliche Wasseramseln nehmen mindestens bis zu ihrem dritten Lebensjahr noch an Körpergröße (nach der Flügellänge) zu, während ♀ eine ganz schwache Größenzunahme bis zum zweiten Lebensjahr zeigen, um dann wieder kleiner zu werden (s. 4.10). Die Körpergröße dürfte bei der Wasseramsel nach den vorliegenden Befunden das Schlüsselkriterium sein, das die ♀ bei der Partnerwahl anwenden.

Ein letztes Kriterium, das bei der Partnerwahl verschiedener Vogelarten nachweislich eine Rolle spielt, ist die Qualität des Reviers beziehungsweise des Brutplatzes (ARMSTRONG 1955, CATCHPOLE et al. 1985, DAVIS & O'DONALD 1976, GARSON 1980, PLESZCZYNSKA 1978, SEARCY 1979c, VERNER 1964). Dieser indirekte Modus der Partnerwahl spielt bei den meisten (auch nicht sexualdimorphen) Vogelarten eine Rolle. Bei allen diesbezüglich untersuchten Vögeln besetzen dominante und damit für die ♀ attraktive ♂ auch die besseren Reviere.

Wir haben bisher die Qualität von Wasseramsel-Revieren nicht untersucht. Für *Cinclus mexicanus* liegt eine derartige Studie vor (PRICE 1980). In Wasseramsel-Revieren wird vor allem die Qualität der limitierten Brutplätze von entscheidender Bedeutung für die Partnerwahl der ♀ sein, da während der Brutzeit die Nahrung quantitativ nicht begrenzt ist (SPITZNAGEL 1983).

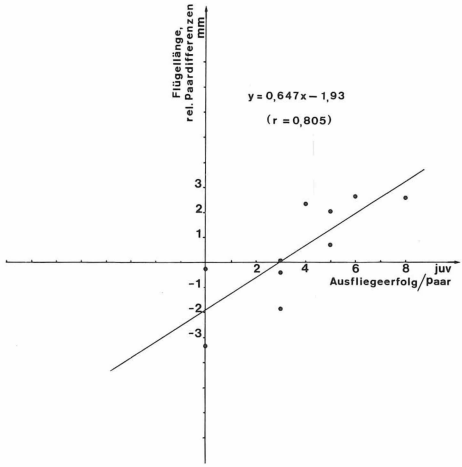

Abb. 12. Beziehung zwischen der relativen Paardifferenz in der Flügellänge (bezogen auf die Populationsmittelwerte aller ♀ und ♂) und dem Ausfliegeerfolg aller Jahresbruten einzelner Paare.

Fig. 12. Relation between relative pair differences in wing length (compared to population means of all ♀ and ♂) and fledging success out of all annual broods from individual pairs.

6.2 Der Einfluß der natürlichen Selektion (survival selection)

Damit eine Vogelart ihren Bestand etwa konstant halten kann, reicht es, wenn bis zur nächsten Brutzeit je ein geschlechtsreifes ♂ und ♀ überleben. Bei einer durchschnittlichen Ausfliegerate von 5,0 Wasseramseln pro Paar und Jahr (nach Daten von der Schwäbischen Alb) ist also rechnerisch mit dem Tod von fünf Vögeln zu rechnen. Da die natürliche Selektion an Individuen (bzw. Genen, deren Träger diese Individuen sind) angreift, sollten sich die Überlebenden durch irgendwelche Merkmale von den der Selektion zum Opfer gefallenen Individuen unterscheiden lassen. Wie die Daten aus Tabelle 2 zeigen, sind nicht diesjährige Wasseramseln beider Geschlechter in nahezu allen untersuchten Merkmalen größer als diesjährige Vögel. Diese Unterschiede sind bei den ♂ wesentlich stärker ausgeprägt als bei den ♀. Nach der Flügellänge, die als genauestes Maß für die Körpergröße gelten kann, sind diesjährige ♀ sogar geringfügig größer als nicht diesjährige (um 0,17 mm). Dies bedeutet, daß die beiden Geschlechter möglicherweise entgegengesetzten Selektionsdrucken unterliegen: die Überlebenswahrscheinlichkeit ist für große ♂ und kleine ♀ am größten. Die zeitlich ausgedehnte Wachstumsphase verstärkt die Unterschiede zwischen jungen und alten ♂, während sie bei den ♀ dem Selektionseffekt zuwiderläuft.

Unser Datenmaterial erlaubt uns derzeit noch nicht, die Auswirkungen des Größenwachstums von denen der natürlichen Selektion zu trennen. Es gibt aber ganz offensichtlich Mechanismen, die die Überlebenswahrscheinlichkeit für größere ♂ und kleinere ♀ bei ungünstigen Umweltverhältnissen erhöhen.
Ganz entsprechende Befunde wurden an Haussperlingen *(Passer domesticus)* in Nordamerika (FLEISCHER & JOHNSTON 1982, JOHNSTON & FLEISCHER 1981), am Mittleren Grundfinken *(Geospiza fortis)* auf Galapagos (BOAG & GRANT 1981) und nordamerikanischen Stärlingen *(Icteridae)* (SEARCY 1979a, SEARCY & YASUKAWA 1981) gewonnen.
SLATKIN (1984) unterschied drei verschiedene ökologische Mechanismen, durch die sexualdimorphe Merkmale entstehen können. Diese Mechanismen arbeiten zwar nicht völlig unabhängig voneinander, sollen aber im folgenden getrennt behandelt werden, um mögliche Auswirkungen auf den Sexualdimorphismus von Wasseramseln klarer darstellen zu können.

6.2.1 Entstehung einer dimorphen Nische durch unterschiedliche Selektionsdrucke auf beide Geschlechter

Diese Annahme beruht auf Beobachtungen, daß die beiden Geschlechter mancher Arten unterschiedliche Aufgaben (z.B. Bebrütung oder Nahrungssuche für die Nestlinge) bewältigen, wobei sie verschiedenen Selektionsdrucken unterworfen sind.
So gibt es bei baumhöhlenbrütenden Entenweibchen einen Selektionsdruck auf abnehmende Körpergröße. Der entstehende sexuelle Größendimorphismus (die ♂ beteiligen sich nicht an der Bebrütung) ist mit Sicherheit nicht durch sexuelle Selektion entstanden (BERGMANN 1965, in Selander 1972).
Nach DOWNHOWER (1976) ist bei Darwinfinken eine Verringerung der Körpergröße von ♀ mit einer erhöhten Fruchtbarkeit bei schwankenden Umweltbedingungen verbunden.
Nach dem bisherigen Wissensstand gibt es zwischen den Geschlechtern der Wasseramsel keine so gravierenden ökologischen Unterschiede, daß der Größendimorphismus durch eine dimorphe Nische erklärt werden könnte.

6.2.2 Entstehung bimodaler Nischen durch zwei oder mehr Selektionsoptima für beide Geschlechter

Ökologische Bedingungen können in beiden Geschlechtern zwei oder mehrere Gruppen von Phänotypen erzeugen, die jeweils getrennte Selektionsoptima besitzen. So arbeiten zum Beispiel bei Darwinfinken die auf die Körpergröße einwirkenden Selektionskräfte zwischen juvenilen und adulten Tieren in entgegengesetzte Richtungen. Während bei adulten Vögeln große ♂ und kleine ♀ einen Selektionsvorteil besitzen, besteht bei den juvenilen offenbar ein Überlebensvorteil für kleine Tiere (PRICE & GRANT 1984). Die Autoren können allerdings mögliche Auswirkungen durch ein verlängertes Wachstum nicht ausschließen. Die zur Verfügung stehenden Wasseramsel-Daten geben keinen Hinweis dafür, daß dieser Mechanismus für den sexuellen Größendimorphismus von Bedeutung sein könnte.

6.2.3 Ökologische Merkmalsverschiebung durch intersexuelle Konkurrenz um Ressourcen

Dieser Mechanismus ist bei zahlreichen Arten für die Entstehung von Unterschieden zwischen den Geschlechtern verantwortlich gemacht worden (GRANT 1968, SELANDER 1966, 1972, SCHOENER 1965).
Diese Unterschiede sind um so ausgeprägter, je härter die Umweltbedingungen, also Selektionskräfte, auf lokale Populationen einwirken.
Bei Betrachtung der geographischen Variation süddeutscher Wasseramseln fällt auf, daß die relative Sexualdifferenz nach Norden zunimmt (s. Tab. 3-5). Dies kann als Anpassung an extremer werdende Umweltverhältnisse (längere Winternächte,

Tab. 3. Geographische Variation der Flügellänge bei vier süddeutschen Populationen der Wasseramsel. Angegeben sind Mittelwerte, Standardabweichung, Stichprobenumfang und die relative Sexualdifferenz.

Tab. 3. Geographic variation of wing length in four south-German populations of the dipper. Arithmetic mean, standard deviation, sample size and relative sexual difference are given.

Flügellänge (wing length)	♂	♀	Rel. Sex. diff. (%)
Südschwarzwald	94,47 ± 1,91 n = 48	86,19 ± 1,99 n = 35	8,76
Mittlerer Schwarzwald	94,59 ± 1,60 n = 17	87,79 ± 1,53 n = 9	7,19
Taubergebiet	94,68 ± 1,93 n = 21	87,59 ± 1,83 n = 17	7,49
Fichtelgebirge	97,30 ± 1,27 n = 5	88,57 ± 2,05 n = 6	8,97

Tab. 4. Geographische Variation der Tarsuslänge bei vier süddeutschen Populationen der Wasseramsel. (Andere Angaben wie in Tab. 3).

Tab. 4. Geographic variation of tarsus length in four south-German populations of the dipper (data as in tab. 3).

Tarsuslänge (tarsus length)	♂	♀	Rel. Sex. diff. %
Südschwarzwald	33,69 ± 0,86 n = 16	32,48 ± 0,74 n = 12	3,62
Mittlerer Schwarzwald	33,91 ± 1,10 n = 30	32,11 ± 1,37 n = 16	5,03
Taubergebiet	34,28 ± 0,71 n = 21	31,98 ± 1,16 n = 16	6,73
Fichtelgebirge	34,52 ± 1,13 n = 5	32,03 ± 0,67 n = 6	7,20

Tab. 5. Geographische Variation der Kopflänge bei vier süddeutschen Populationen der Wasseramsel. (Andere Angaben wie in Tab. 3).

Tab. 5. Geographic variation of head length in four south-German populations of the dipper (data as in tab. 3).

Kopflänge (head length)	♂	♀	Rel. Sex. diff. (%)
Südschwarzwald	45,50 ± 0,96 n = 12	44,14 ± 0,36 n = 5	2,99
Mittlerer Schwarzwald	46,10 ± 0,99 n = 13	44,27 ± 0,93 n = 9	3,98
Taubergebiet	46,32 ± 0,65 n = 17	44,36 ± 0,46 n = 16	4,24
Fichtelgebirge	46,58 ± 0,44 n = 5	44,62 ± 0,59 n = 6	4,64

kühlere Durchschnittstemperaturen und somit schlechtere Ernährungsbedingungen) gedeutet werden, die eine ausgeprägtere ökologische Sonderung nach sich zieht. Schon RENSCH (1954) hat darauf hingewiesen, daß eine Zunahme der Körpergröße auch eine Verstärkung der relativen Sexualdifferenz mit sich bringt. Daß diese Verstärkung keine Folge einer allometrischen Korrelation mit der Körpergröße sein muß, haben JOHNSTON & SELANDER (1973) an Haussperlingen in Europa, Nord- und Südamerika gezeigt. Diese Autoren haben festgestellt, daß der Grad des sexuellen Größendimorphismus in dem Maß zunahm, wie die Umweltbedingungen ungünstiger wurden, unabhängig davon, ob damit auch eine Zunahme der Körpergröße nach den Klimaregeln verbunden war. In allen diesen Fällen begünstigte die Selektion das Überleben von kleinen ♀ und großen ♂, so daß die Konkurrenz um Nahrung in den kritischen Wintermonaten verringert wurde. JOHNSTON & FLEISCHER (1981) haben die Verstärkung des sexuellen Größendimorphismus durch die unterschiedliche Mortalität verschieden großer Haussperlinge während des Winters noch einmal untersucht und frühere Ergebnisse bestätigt.
Bei der Wasseramsel spielt dieser Mechanismus für die Entstehung sexueller Größenunterschiede (jeden Winter) eine wichtige Rolle. Welche quantitativen oder qualitativen Unterschiede bei der Nahrungssuche daraus resultieren, ist derzeit noch unbekannt.

6.3 Die Evolution des sexuellen Größendimorphismus der Wasseramsel

Inselrassen verschiedener Vogelarten entwickeln bei verminderter interspezifischer Konkurrenz einen ökologischen Sexualdimorphismus, der bei Festlandsrassen fehlt oder weit schwächer ausgebildet ist (ecological release: GRANT 1968, SCHOENER 1965, SELANDER 1972). Diese Unterschiede sind durch das Wirken der natürlichen Selektion erklärbar.

Wasseramseln sind sehr eng an schnellfließende Fließgewässer gebunden. Diese Lebensräume stellen gewissermaßen Habitatinseln innerhalb der umgebenden terrestrischen Lebensräume dar. Die Besiedlung dieser Habitatinseln in der frühen Evolution der Wasseramseln dürfte bei fehlendem Konkurrenzdruck durch andere Vogelarten eine unterschiedliche intraspezifische Einnischung begünstigt haben. Sie geht möglicherweise auf unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeiten für kleinere ♀ und größere ♂ bei erschwerten Ernährungsbedingungen im Winter zurück.

In jeder Fortpflanzungsperiode wird ein breites Spektrum unterschiedlich großer Vögel erzeugt. An diesem Rohmaterial greift die natürliche Selektion jeden Winter erneut an und die entstandenen Größenunterschiede werden durch die sexuelle Selektion verstärkt: große ♂ sind vermutlich dominant, gewinnen in intrasexuellen Auseinandersetzungen und besetzen die besseren Reviere. Die Varianz im Fortpflanzungserfolg der ♂ könnte durch die größere Mortalität der ♀, die günstigen Verhältnisse für Polygynie und durch den Modus der weiblichen Partnerwahl gewährleistet sein: ♀ wählen bevorzugt große ♂, das sind in der Regel auch alte und erfahrene ♂. Wenn die Größenunterschiede zwischen den Partnern überdurchschnittlich groß sind (d.h. wenn zusätzlich das ♀ überdurchschnittlich klein, also älter und erfahren ist), wird der Fortpflanzungserfolg am größten sein.

Literatur

Alatalo, R. V., L. Gustafsson & A. Lundberg (1984): Why do young passerine birds have shorter wings than older birds. Ibis 126: 410-415. — Andersson, J. S. & S. A. L. Wester (1971): Length of wing, bill and tarsus as a character of sex in the dipper *Cinclus cinclus*. Ornis Scand. 2: 75-79. — Andrew, J. R. (1961): The displays given by passerines in courtship and reproductive fighting: a review. Ibis 103: 315-348, 549-579. — Armstrong, E. A. (1955): The wren. Collins, London. — Armstrong, E. A. & H. L. K. Whitehouse (1977): Behavioural adaptations of the wren *(Troglodytes troglodytes)*. Biol. Rev. 52: 235-294. — Arnold, S. J. & M. J. Wade (1984a): On the measurement of natural and sexual selection: theory.Evolution 38: 709-719. — Arnold, S. J. & M. J. Wade (1984b): On the measurement of natural and sexual selection: applications. Evolution 38: 720-734. — Baker, M. C. & S. F. Fox (1978): Dominance, survival, and enzyme polymorphism in Dark-eyed Juncos, Junco hyemalis. Evolution 32: 697-711. — Bergmann, C. (1965): Der sexuelle Größendimorphismus der Anatiden als Anpassung an das Höhlenbrüten. Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn. 28: 1-10 (Zitiert in Selander 1972). — Berthold, P. & W. Friedrich (1979): Die Federlänge: Ein neues nützliches Federmaß. Vogelwarte 30: 11-21. — Boag, P. T. (1984): Growth and allometry of external morphology in Darwin's finches (Geospiza) on Isla Daphne Major, Galapagos. J. Zool. (Lond.) 204: 413-441. — Boag, P. T. & P. R. Grant (1984): Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galapagos. Science 214: 82-85. — Bub, H. (1984): Seidenschwanz, Wasseramsel, Zaunkönig u.a. Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel. Neue Brehm-Bücherei, Nr. 550. A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt. — Campbell, B. (Ed., 1972): Sexual selection and the descent of man. Heinemann, London. — Catchpole, C. K., J. Dittami & B. Leisler (1984): Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. Nature 312: 563-564. — Catchpole, C., B. Leisler & H. Winkler (1985): Polygyny in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus:* a possible case of deception. Behav. Ecol. Sociobiol. (im

Druck). — COULSON, J. C., N. DUNCAN, C. S. THOMAS & P. MONAGHAN (1981): An age-related difference in the bill depth of herring gulls *Larus argentatus*. Ibis 123: 499-502. — COULSON, J. C., C. S. THOMAS, J. E. L. BUTTERFIELD, N. DUNCAN, P. MONAGHAN & C. SHEDDEN (1983): The use of head and bill length to sex live gulls Laridae. Ibis 125: 549-557. — DAVIS, J. W. F. & P. O'DONALD (1976): Territory size, breeding time and mating preference in the Arctic Skua. Nature 260: 774-775. — DOWNHOWER, J. F. (1976): Darwin's finches and the evolution of sexual dimorphism in body size. Nature 263: 558-563. — EDWARDS, P. J. (1982): Plumage variation, territoriality and breeding displays of the Golden Plover, *Pluvialis apricaria* in southwest Scotland. Ibis 124: 88-95. — EMLEN, S. T. & L. W. ORING (1977): Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223. — FLEISCHER, R. C. & R. F. JOHNSTON (1982): Natural selection on body size and proportions in house sparrows. Nature 298: 747-749. — GALBRAITH, H. (1979): Polygamy in the dipper. Scot. Birds 10: 180-181. — GALBRAITH, H. & B. BROADLEY (1980): Biometrics and sexing of the British race of the dipper. Ring. Migr. 3: 62-64. — GARSON, P. J. (1980): Male behaviour and female choice: mate selection in the wren. Anim. Behav. 28: 491-502. — GÖRNER, M. (1981): Zum Geschlechtsdimorphismus der Wasseramsel, *Cinclus cinclus* (L.). Mitt. zool. Mus. Berlin 57: 63-70. — GRANT, P. R. (1968): Bill size, body size, and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. Syst. Zool. 17: 319-333. — HAMILTON, T. H. (1961): The adaptive significance of interspecific trends of variation in wing length and body size among bird species. Evolution 18: 180-195. — HANSEN, D. (1981): Polygyny as an adaptive alternative to monogamy in two species of dippers: *Cinclus mexicanus* and *Cinclus pallasii*. J. Yamashina Inst. Ornith. 13: 7-36. — HARRIS, M. P. (1979): Measurements and weights of British Puffins. Bird Study 26: 179-186. — HUXLEY, J. (1955): Evolution. The modern synthesis. 6th impr. Lond. — JAMES, F. C. (1970): Geographic size variation in birds and its relation to climate. Ecology 51: 365-390. — JEHL, J. R. (1970): Sexual selection for size differences in two species of sandpipers. Evolution 24: 311-319. — JOHNSTON, R. F. & R. C. FLEISCHER (1981): Overwinter mortality and sexual size dimorphism in the house sparrow. Auk 98: 503-511. — JOHNSTON, R. F. & R. K. SELANDER (1973): Evolution in the house sparrow. III. Variation in size and sexual dimorphism in Europe and North and South America. Am. Nat. 107: 373-390. — KELM, H. (1970): Beitrag zur Methode des Flügelmessens. J. Orn. 111: 482-494. — KREBS, J. R. (1982): Behaviour and population regulation in the great tit. J. Orn. 123: 330-341. — KREBS, J. R. & D. E. KROODSMA (1980): Repertoirs and geographic variation in bird song. Adv. Study Behav. 11: 143-177. — LEDERER, R. J. (1975): Bill size, food size and jaw forces of insectivorous birds. Auk 92: 385-387. — LEISLER, B. (1975): Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger *(Acrocephalus)* und Schwirle *(Locustella)*. J. Orn. 116: 117-153. — LEISLER, B. & H. WINKLER (1979): Zur Unterscheidung von Teich- und Sumpfrohrsänger *(Acrocephalus scirpaceus, A. palustris)* Vogelwarte 30: 44-48. — LEISLER, B. & H. WINKLER (1985): Ecomorphology. pp 152-186, in: JOHNSTON, R. F. (Ed.): Current Ornithology, Vol. 2. Plenum, NY. — LUNDBERG, P., A. BERGMAN & H. OLSSON (1981): On the ecology of wintering dippers *(Cinclus cinclus)* in northern Sweden. J. Orn., 122: 163-172. — MARTI, C. D. & S. W. EVERETT (1978): Polygyny in Utah dippers. Western Birds 9: 174. — MAYNARD SMITH, J. (1984): The ecology of sex. pp 201-221, In: KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (Eds.): Behavioural ecology. An evolutionary approach. 2nd ed. Sinauer, Mass. — MAYR, E. (1972): Sexual selection and natural selection. pp. 87-104, In: CAMPBELL, B. (Ed.). — MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. Parey, Hamburg. — MC NAB, B. K. (1971): On the ecological significance of Bergmann's rule. Ecology 52: 845-854. — MORK, K. (1975): Bigami — og to kull i same sesong — pavist hos fossekall. Sterna 14: 131-134. — MORSE, P. J. (1979): Behavior of the dipper, *Cinclus mexicanus*, on foothill streams of the Sierra Nevada, Fresno County, California. M. A. thesis. Cal. State Univ., Fresno. 96 pp. — MOSS, D. (1975): Movements and sexing of roosting dippers. Edinburgh Ringing Group Annual Report 3: 8-15. — O'DONALD, P. (1980): Sexual selection by female choice in a monogamous bird: Darwin's theory corroborated., Heredity 45: 201-217. — ORIANS, G. H. (1969): On the evolution of mating systems in birds and mammals. Am. Nat. 103: 589-603. — PARTRIDGE, L. & T. HALLIDAY (1984): Mating patterns and mate choice. pp 222-250, in: KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (Eds.): Behavioural ecology. An evolutionary approach. 2nd ed. Sinauer, Mass. — PLESZCZYNSKA, W. K. (1978): Microgeographic prediction of polygyny in the Lark Bunting. Science, 201: 935-937. — PRICE, F. E. (1980): Multivariate assessment of dipper (Aves) nest site quality. Am. Zool. 20: 775. — PRICE, F. E. & C. E. BOCK (1973): Polygyny in the dipper. Condor 75: 457-459. — PRICE, T. D. (1984a): The evolution of sexual size dimorphism in Darwin's finches. Am. Nat. 123: 500-518. — PRICE, T. D. (1984b): Sexual selection on body size, territory and plumage variables in a population of Darwin's

finches. Evolution 38: 327-341. — PRICE, T. D. & P. R. GRANT (1984): Life history traits and natural selection for small body size in a population of Darwin's finches. Evolution 38: 483-494. — RENSCH, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. F. Enke, Stuttgart. — RICHTER, H. (1953): Zur Lebensweise der Wasseramsel. Erster Teil: Der Ortswechsel. J. Orn. 94: 68-82. — RÜGGEBERG, T. (1960): Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. Z. wiss. Zool. 164: 1-118. — SACHER, G. (1980): Bigamie bei der Wasseramsel, *Cinclus cinclus.* Thür. Orn. Mitt. 25: 17-20. — SACHTLEBEN, H. (1919): Zur Kenntnis der Wasserschmätzer. Verh. orn. Ges. Bayern 14: 82-88. — SCHOENER, T. W. (1965): The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. Evolution 19: 189-213. — SEARCY, W. A. (1979a): Sexual selection and body size in male red-winged blackbirds. Evolution 33: 649-661. — SEARCY, W. A. (1979b): Morphological correlates of reproductive success in captive red-winged blackbirds. Condor 81: 417-420. — SEARCY, W. A. (1979c): Female choice of mates: a general model for birds and its application to red-winged blackbirds *(Agelaius phoeniceus).* Am. Nat. 114: 77-100. — SEARCY, W. A. & K. YASUKAWA (1981): Sexual size dimorphism and survival of male and female blackbirds (Icteridae). Auk 98: 457-465. — SELANDER, R. K. (1966): Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. Condor 68: 113-151. — SELANDER, R. K. (1972): Sexual selection and dimorphism in birds. pp 180-230, in: CAMPBELL, B. (Ed.). — SHAW, G. (1974a): Dipper biometrics: sex determination. Tay Ringing Group Report 3: 15-17. — SHAW, G. (1974b): Ringing dippers at the roost. Tay Ringing Group Report 3: 20-21. — SHAW, G. (1979): Functions of dipper roosts. Bird Study 26: 171-178. — SLATKIN, M. (1984): Ecolocical causes of sexual dimorphism. Evolution 38: 622-630. — SMITH, J. N. M., Y. YOM-TOV & R. MOSES (1982): Polygyny, male parental care, and sex ratio in song sparrows: an experimental study. Auk 99: 555-564. — SPITZNAGEL, A. (1983): Jahreszeitliche Veränderungen im Nahrungsangebot und in der Nahrungswahl der Wasseramsel *Cinclus c. aquaticus.* Diplomarbeit, Universität Freiburg/Brsg. — STEIN, H. (1984): Zu einigen biometrischen Maßen adulter Sumpfrohrsänger *Acrocephalus palustris* (Bechst.). Anz. orn. Ges. Bayern 23: 183-204. — STEWART, J. F. (1963): Variation of wing length with age. Bird Study 10: 1-9. — STORK, H. J. (1968): Morphologische Untersuchungen an Drosseln. Eine Analyse von Anpassungsstrukturen im Körperbau von sechs europäischen Arten der Gattung Turdus. Z. wiss. Zool. 178: 72-185. — STRESEMANN, E. (1919): *Cinclus cinclus orientalis* subsp. nov. Anz. orn. Ges. Bayern 1: 4-5. — STRESEMANN, E. (1922): Über den sexuellen Größendimorphismus bei *Cinclus cinclus.* Orn. Monatsber. 30: 60-61. — SULLIVAN, J. O. (1973): Ecology and behavior of the dipper. Adaptations of a passerine to an aquatic environment. Ph. D. thesis, Univ. of Montana. Missoula. 250 pp. — SVENSSON, L. (1984): Identification guide to European Passerines. 3rd rev. enl. ed. Stockholm. — VEHRENKAMP, S. L. & J. W. BRADBURY (1984): Mating systems and ecology. pp. 251-278, in: KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (Eds.): Behavioural ecology. An evolutionary approach. 2nd ed. Sinauer, Mass. — VERNER, J. (1964): Evolution of polygamy in the long-billed marshwren. Evolution 18: 252-261. — YASUKAWA, K., J. L. BLANK & C. B. PATTERSON (1980): Song repertoires and sexual selection in the red-winged blackbird. Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 233-238. — YOM-TOV, Y. & J. G. OLLASON (1976): Sexual dimorphism and sex ratios in wild birds. Oikos 27: 81-85.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Schmid Wilfried, Spitznagel August

Artikel/Article: Der sexuelle Größendimorphismus süddeutscher Wasseramseln (Cinclus c. aquaticus): Biometrie, Funktion und mögliche Ursachen 379-408