

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Vogelwarte Radolfzell

Ökomorphologische Aspekte von Speziation und adaptiver Radiation bei Vögeln

Von Bernd Leisler

1. Einleitung

Nach MAYR (1967, 1975) versteht man unter adaptiver Radiation (Formenaufspaltung) eine evolutive Verzweigung einer phylogenetischen Linie in Richtung auf ziemlich verschiedene Nischen und adaptive Zonen. Welche Möglichkeiten für eine adaptive Radiation bestehen und welches Ausmaß sie annehmen kann, hängt vor allem von drei Faktoren ab (OSCHE 1972):

1. Vom Angebot der Umwelt, also von der ökologischen Lizenz, d. h.: Welche Möglichkeiten bietet ein Biotop zur Ausbildung bestimmter ökologischer Nischen, bzw. welche können von den Organismen mit der Umwelt nicht gebildet werden?
2. Von der ökologischen Potenz der betreffenden Organismen. In vielen Fällen verbietet die Grundorganisation (der Bauplan) eines Organismus die Ausbildung einer bestimmten Nische bzw. die Besetzung einer Zone.
3. Vom Fehlen überlegener Konkurrenten. Welche anderen Arten existieren bereits und welche ökologischen Nischen haben sie bereits gebildet?

Zunächst werden kurz die Faktoren behandelt, die für die starke Formenaufspaltung der Vögel verantwortlich sind. Am Beispiel der Kleidervögel (Drepanididae) soll dann aufgezeigt werden, wie adaptive Radiationen ablaufen und welche Bedeutung ihnen bei der Evolution höherer Einheiten zukommt. Abschließend werde ich die Erschließung neuer Lebensräume am Beispiel zweier Sylviidengattungen darstellen und eine Methode vorstellen, mit der diejenigen morphologischen Funktionskomplexe bestimmt werden können, die sich bei der Formenaufspaltung einer Gruppe differenziert haben bzw. die konstant geblieben sind.

2. Formenaufspaltung der Vögel

Die Klasse der Vögel fehlt fast oder völlig nur in ganz wenigen Lebensräumen und adaptiven Zonen. Nur Reptilien in früheren Epochen, Säuger und Insekten entwickelten eine vergleichbare Vielseitigkeit. Was waren die entscheidenden Bauplanverbesserungen der Vögel, die zur Bildung einer neuen Großnische geführt haben und was sind die Gründe dafür, daß Vögel gewisse Bereiche nicht besetzen konnten? Sind es im Bauplan liegende Beschränkungen oder ist es das Vorhandensein überlegener Konkurrenten?

Vögel haben einen sehr einheitlichen Bauplan, der verglichen mit anderen Gruppen große Beschränkungen mit sich bringt. Umso erstaunlicher ist der Erfolg der Gruppe, besonders wenn man die geographische Verbreitung als Maß des Erfolges nimmt. Typische Vogelmerkmale sind: 1. Hohe, gleichbleibende Eigenwärme durch ein Federkleid und ein intensiver Stoffwechsel, 2. Umbildung der Vordergliedmaßen zu Flügeln (bzw. Rudern), dadurch starke Umformung der Vorderextremität und des Brust-Schulterapparates, 3. Einrichtungen zur Herabsetzung des Gewichts, 4. eine lange, bewegliche Halsregion, 5. ein rudimentärer, wenig beweglicher Schwanz, 6. Bipedie, damit verbunden fester Zusammenhang des Beckens durch ein Symsacrum, Hinterextremität mit Intertarsalgelenk, 7. Hornschnabel (STRESEMANN 1934). Das alles sind Merkmale, die den Bauplan tiefgreifend bestimmen. Das Flugvermögen war neben der Endothermie eine Schlüsselanpassung der Vögel, die ihnen eine hohe Mobilität ermöglichte.

MORSE (1975) untersuchte, welche Nahrungskategorien und Großlebensräume von Vögeln in bedeutender Weise genutzt werden und fand bei den verschiedensten Ernährungsformen eine reziproke Dichtebeziehung zwischen Vögeln und anderen Tiergruppen. Das läßt vermuten, daß Konkurrenz zwischen höheren taxonomischen Einheiten bei der Ausbildung der heutigen Tiergemeinschaften eine gewisse Rolle gespielt hat und noch spielt. In Südamerika z. B. konnten Großräuber unter den Vögeln, die Phororhacoiden, zwar mit den Borhyaeniden (Beuteltieren) koexistieren, starben aber zusammen mit ihnen aus, als Ende des Tertiär

überlegene Raubsäuger über die Panamabrücke einwanderten (PATTERSON & PASCUAL 1968, MORSE 1975). In tropischen Süßwassergebieten haben möglicherweise Fische mit ihrem großen Individuen- und Artenreichtum Enten in ihrer Formenaufspaltung limitiert (REICHHOLF 1975). Durch ein hohes Maß an Beweglichkeit nutzen jedenfalls Vögel am stärksten diejenigen Nahrungsressourcen, die für andere Gruppen schwer erreichbar sind und die räumlich-zeitlich ungleichmäßig verteilt und/oder wenig voraussagbar sind. Zu beachten bleibt, daß die gegenteilige Häufigkeitsverteilung von Vögeln und anderen Tiergruppen in bestimmten Lebensräumen bzw. als bestimmte Lebensformen nur einen indirekten „Beweis“ für die Wirkung von Konkurrenz darstellt.

Daß den Vögeln kein bedeutendes Eindringen in den Boden gelang, daß sie keine Radiation als Gräber erlebten (STORER 1960), sei als ein Beispiel für Bauplanbeschränkungen genannt. Zwar dringt eine Anzahl von Arten zur Brutzeit in den Boden ein und wenige zeigen auch ein ausgeprägteres Bodenleben (z. B. die Kiwis oder die Kanincheneule, *Speotyto*). Vögel haben aber keine echt grabenden Lebensformen hervorgebracht. Für Graben nötige Körperanpassungen, wie starke Vorderbeine mit Krallen und/oder eine starke, starre Kopf-Halsregion sind unvereinbar mit Baumerkmalen fliegender Formen.

3. Ablauf einer adaptiven Radiation und die Wirkung von Kontrastbetonung

Das Phänomen der adaptiven Radiation wurde überwiegend an Inselvögeln studiert, wo das Alter der Inseln und der Einwanderung der Vogelgruppen einigermaßen bekannt ist und die Konkurrenzverhältnisse einfach sind. Bei den Kontinenten stellt sich dagegen die Frage viel stärker, ob eine bestimmte Radiationsgruppe in einem Gebiet entstanden ist und dort spezielle Radiationsmöglichkeiten hatte oder ob die entsprechende Fauna bei Eintreffen der Gruppe noch so ungesättigt war, daß sie Möglichkeiten zur Bildung sehr unterschiedlicher Nischen bot (MAYR 1972).

Die Kleidervögel auf Hawaii vermitteln uns eine gute Vorstellung der Einzelschritte einer Formenaufspaltung. Ein reich gegliederter, von Konkurrenten freier Lebensraum, günstige Separationsbedingungen und kleine Populationen waren Faktoren, die eine rasche Aufspaltung begünstigten. Die Kleidervögel zeigen auch, daß Mikroevolution (Speziation) und Makroevolution (transspezifische Evolution) in gleicher Weise vor sich gehen. Beide arbeiten mit denselben Mechanismen, indem sie sich der Population bzw. der Art als Evolutionseinheit bedienen (MAYR 1967, BOCK 1970, 1972a). Die eine Unterfamilie der Kleidervögel, die Psittirostrinen, enthält fünf Gattungen — *Loxops*, *Hemignathus*, *Pseudonestor*, *Psittirostra* und die erst kürzlich entdeckte *Melamprosops*. Drei Gattungen haben mehrere polytypische Arten. Die Unterfamilie ist dadurch geographisch stark gegliedert.

Wie AMADON (1950) und besonders BOCK (1970) gezeigt haben, sind die extremen Gattungsvertreter durch eine Reihe intermediärer Arten miteinander verbunden. Wir haben also unter den heute lebenden Formen eine Art „Pseudophylogenese“ der tatsächlichen Entwicklung der Gruppe vor Augen. Die Gattung *Loxops* ist eine primitive Stammform (AMADON 1950, RICHARDS & BOCK 1973) mit fünf Arten von denen drei weitverbreitet und polytypisch sind. Sie sind auf den meisten der Hauptinseln sympatrisch und fressen hauptsächlich kleine Insekten, etwas Nektar und selten Früchte. Wie in Inselfituationen häufig (z. B. NØRREVANG 1959, KEAST 1970) haben auch bei den Kleidervögeln Doppel- oder Mehrfachbesiedlungen von Inseln zu Artaufspaltungen geführt. Doppelbesiedlung von Inseln und darauf folgende Kontrastbetonung (character displacement) kamen im *Loxops virens*-Komplex zweimal vor (Abb. 1): Die Nominatform, der eine Kolonisator auf Hawaii, hat die Ernährung der Ausgangsform beibehalten, hat aber einen kleineren Schnabel als die übrigen Rassen. *Loxops sagittirostris*, der andere Einwanderer, hat einen größeren Sondierschnabel entwickelt, mit dem er größere Insekten erbeutet. Eine ähnliche Doppelbesiedlung trug sich auf der Insel Kauai zu: einmal durch den kleinen Insektenabklauber *L. parva*, zum anderen durch den größeren Sondierer *L. virens stejnegeri*, einem Fall extremer geographischer Variation.

Nach der Interpretation von BOCK (1970) ist die Entstehung der Arten in der Gattung *Loxops* das Ergebnis einer Serie solcher Doppelbesiedlungen mit anschließender aus Konkurrenz resultierender Kontrastbetonung. In dieser Gattung erfolgten größere Änderungen allerdings nur in der Art der Nahrungssuche, nicht in der Nahrung selbst. Bei der Evolution von *Hemignathus* und *Pseudonestor* fanden größere Änderungen auch in der Nahrungswahl statt. Von dem Sondierer und Nektarfresser *L. v. stejnegeri* aus führte eine Verlängerung des

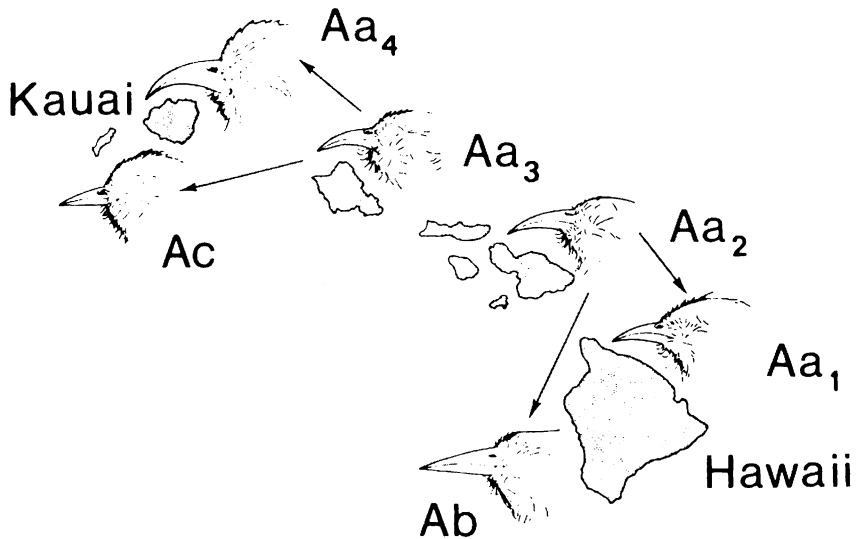


Abb. 1: Kontrastbetonung von Schnabellänge und -form in der *Loxops virens*-Gruppe nach Doppelbesiedlungen auf Kauai und Hawaii. Aa1: *Loxops virens virens*, Aa2: *L. v. wilsoni*, Aa3: *L. v. chloris*, Aa4: *L. v. stejnegeri*, Ab: *L. sagittirostris*, Ac: *L. parva* (nach BOCK 1970, verändert).

Oberschnabels nach der gegebenen Krümmung zu *Hemignathus lucidus*, einem Sondierer und Nektarfresser, der auch in Rinde hackt und klopft. Von ihm aus konnte durch *H. wilsoni* eine neue Nahrungszone erschlossen werden, nämlich durch Aufhebeln und -meißeln von Rinde (Abb. 2). Eine zweite Linie führte zu langen Sichelschnäbeln (*H. obscurus* und *H. procerus*), die eine stärkere Nektarnutzung erlauben, eine dritte zu dem beißenden *Pseudonestor*, der Insektengänge aufreißt und freilegen kann, die *Hemignathus* unzugänglich sind. *Pseudonestor* hat aber noch Merkmale der Röhrenzunge der Nektarfresser (AMADON 1950). Sein Beißschnabel war schließlich eine Präadaptation zur Aufnahme harter Pflanzennahrung. Dieser drastische Wechsel in den Nahrungsobjekten ermöglichte eine Aufspaltung in verschiedene Samenfresserformen, die so eingenischt waren, daß z. B. auf Hawaii fünf Arten nebeneinander leben konnten (Abb. 2). Nur etwa fünf Schritte sind von *Loxops virens* zu *Psittirostra kona* — also zur Entstehung der Vielfalt in der Unterfamilie notwendig.

Ich habe die Kleidervögel als Beispiel einer adaptiven Radiation den bekannteren Galapagos-Finken aus folgenden Gründen vorgezogen:

1. weil sich hier deutlicher zeigen läßt, daß sich makroevolutionäre Änderungen durch wiederholte Formenaufspaltungen erklären lassen (Erobern einer neuen Adaptationszone — rasche Aufspaltung — Erreichen eines präadaptiven Plateaus — Erobern einer weiteren Adaptationszone usw.) und
2. weil hier Kontrastbetonungen durch Konkurrenz bei der sekundären Überlappung bzw. bei Doppelbesiedlung von Inseln die entscheidende Rolle gespielt haben dürften.

Ob bei der allopatrischen Artentstehung und bei Doppelbesiedlung von Inseln die Phasen der Separation oder die Phasen des sekundären Kontaktes (die Neosympatrie) größere Bedeutung für den Differenzierungsprozeß haben, ist heute noch ein Feld kontroverser Ansichten (für die Galapagos-Finken vgl. LACK 1947, 1969, BOWMAN 1961, SELANDER 1962, BOCK 1963). Unbestritten ist, daß die Aufteilung einer Ausgangspopulation in geographisch getrennte Populationen zur Ausbildung von Eigenschaftsunterschieden führt. Ausmaß und Bedeutung dieser Divergenz werden aber verschieden beurteilt.

Die eine Seite hält Konkurrenz während des sekundären Kontaktes für den entscheidenden Umweltfaktor, der zu Kontrastbetonung bzw. allgemeiner Merkmalsdivergenz führt. Das Entscheidende bei den Interaktionen zwischen zwei konkurrierenden Arten sei, daß sich die

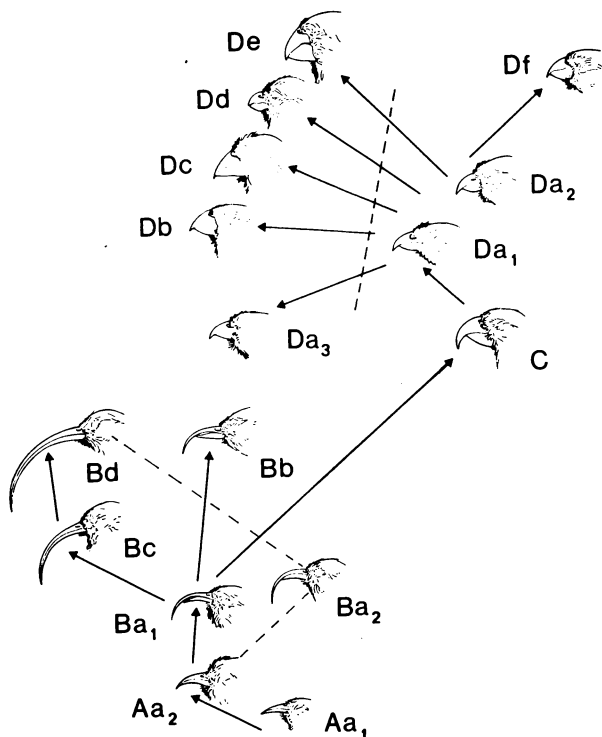


Abb. 2: Die vermutete Phylogenie der Psittirostrinen. A: *Loxops*, Aa1: *L. virens wilsoni*, Aa2: *L. v. stejnegeri*, B: *Hemignathus*, Ba1: *H. lucidus affinis*, Ba2: *H. l. hanapepe*, Bb: *H. wilsoni*, Bc: *H. obscurus*, Bd: *H. procerus*, C: *Pseudonestor xanthophrys*, D: *Psittirostra*, Da: *P. psittacea* (1 auf Maui, 2 auf Kauai, 3 auf Hawaii), Db: *P. flaviceps*, Dc: *P. palmeri*, Dd: *P. baillieui*, De: *P. kona*, Df: *P. cantans*. Gestrichelt: Die langschnäbeligen Rassen bzw. Arten *L. v. stejnegeri*, *H. l. hanapepe* und *H. procerus* sind auf Kauai, die fünf *Psittirostra*-Arten (Da3 — De) sind auf Hawaii sympatrisch (nach BOCK 1970, verändert).

zwischen ihnen ergebenden Selektionsdrucke gegenseitig beeinflussen und ändern. Die daraus resultierende gerichtete Selektion ist nach BOCK (1972b) der Evolutionsmechanismus, der die für Makroevolutionsschritte nötige rasche Aufspaltung liefert. Dazu im Gegensatz stünde die mehr „statische“ Selektion der übrigen Umwelt.

Die andere Seite erachtet die während der Allopatrie erworbenen Anpassungen als Hauptursache für Merkmalsunterschiede zwischen Geschwisterarten. Diese Anpassungen an die unterschiedlichen ökologischen Verhältnisse der Separationsgebiete sollen ein sekundäres Überlappen und die Koexistenz möglich machen. In Sympatrie erfolge durch Konkurrenz höchstens noch eine Feinabstimmung zwischen den Arten. SELANDER (1971) und besonders GRANT (1972, 1975) kommen zu der Ansicht, daß ökologische Kontrastbetonung als Evolutionsmechanismus in Ausmaß und Häufigkeit überschätzt worden sei und daß sich eher Beispiele für reproduktive Kontrastbetonung (Kontrastbetonung von Fortpflanzungsschranken) finden lassen (MAYR 1967, LEVIN 1970, BLAIR 1974). Das gilt auch für das klassische Beispiel für Kontrastbetonung, für die beiden Kleiber *Sitta tephronota* und *neumayr*, das GRANT (1975) neu untersucht hat. Er analysierte die geographische Variation von Körpermerkmalen und der Stimme, untersuchte die Ernährungsbiologie, machte Versuche über artkennzeichnende Merkmale und rekonstruierte die Ausbreitungsgeschichte des Artenpaares. GRANT kommt zu dem Ergebnis, daß die beiden Arten durch Anpassungen an die verschiedenen Vegetations- und Klimaverhältnisse der Separationsgebiete (ein mediterranes und ein kontinental asiatisches) ökologisch völlig isoliert und verträglich waren als sie sich trafen, Fortpflanzungsschranken

aber noch nicht voll entwickelt waren. Kontrastbetonung erfolgte nur bei Merkmalen, die als reproduktive Isolationsmechanismen dienen (Augenstreif, Körpergröße). GRANTS Analyse unterstreicht deutlich die Wichtigkeit des historischen Aspekts, also einer Rekonstruktion der Speziations- und Ausbreitungsgeschichte bei Untersuchungen von Geschwisterarten oder bei Untersuchung der Zusammensetzung von Vogelmgemeinschaften. Die Einschätzung von Konkurrenz wird dann von Fall zu Fall sehr verschieden ausfallen. Gute Hinweise darauf, daß die Verhältnisse ähnlich wie bei den beiden Felsenkleibern liegen, haben wir in Europa etwa bei folgenden Artenpaaren: Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*), Wald- und Gartenbaumläufer (*Certhia familiaris*, *C. brachydactyla*) und Sumpf- und Buschrohrsänger (*Acrocephalus palustris*, *A. dumetorum*).

4. Analyse von Formenaufspaltungen durch Untersuchung von Anpassungen

Untersuchungen der adaptiven Radiation können an verschiedenen taxonomischen Niveaus ansetzen (am Gattungs-, Familien-, Ordnungsniveau). Der Vergleich nahverwandter Arten einer Gattung ist ein besonders erfolgversprechender Weg, da Gattungen ökologische Grundeinheiten sind (ILLIES 1970, vgl. auch INGERS „Adaptive approach to genera“, 1958 und MILLER 1949). WRIGHT (1941) und HUXLEY (1943) empfehlen bei solchen Untersuchungen zwischen den Basisanpassungen der Gattung („adaptation of general importance“, „basic property“) und den spezialisierenden Anpassungen der einzelnen Arten zu unterscheiden („specializing adaptation“, „superimposed adaptation“). Es sollen also jeweils die Schlüsselanpassungen, die zum Erreichen der entsprechenden adaptiven Zone der Gattung geführt haben, getrennt werden von den bei der Formenaufspaltung erfolgenden Spezialisierungen der einzelnen Arten. Aus meinen Untersuchungen über die Formenaufspaltung von Grasmücken (Sylviidae) möchte ich an Hand von zwei Gattungen aufzeigen, wie das Eindringen in bisher nicht oder wenig besiedelte, konkurrenzfreie Lebensräume erfolgte. Auch hier steht die Frage nach den Verhaltensweisen und Körperstrukturen im Vordergrund, die die Basisanpassungen ausmachen bzw. die Spezialisierungen bei den einzelnen Arten. Beide sind von Gruppe zu Gruppe verschieden; zum Beispiel erfolgten bei Drosseln der Gattung *Turdus* die entscheidenden Habitatanpassungen in Körpergröße und Flugapparat (STORK 1968).

Ein Vergleich verschiedener ökologisch relevanter Strukturkomplexe (morphologische Funktionskomplexe) wie Schnabelbau, Fußbau, Hinterextremität soll durch Hauptkomponentenanalysen (Principal Components Analyses) zeigen, wo die Basisanpassungen bzw. Spezialisierungen der untersuchten Sylviiden liegen. Hat man an vielen Einheiten (Arten einer Gattung) viele (Körper-) Merkmale gemessen und will man die Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den Einheiten darstellen, steht man vor dem Problem, ob es möglich ist, diese Merkmalsvielfalt auf wenige „Faktoren“ zurückzuführen. Durch die Hauptkomponentenanalyse kann man Beziehungen der Merkmale untereinander aufdecken und bei geringem Informationsverlust wenige wesentliche Faktoren (Hauptkomponenten, Principal components) extrahieren. Die mit dieser Methode gewonnenen Komponenten sind mit den ursprünglichen Merkmalen korreliert. Mit Hilfe der Korrelationskoeffizienten lassen sich die einzelnen Komponenten funktionsmorphologisch interpretieren. Die mathematisch voneinander unabhängigen Komponenten können auch als neue „Merkmale“ gewertet werden, die bei den untersuchten Einheiten verschieden groß ausfallen. Daneben können Hauptkomponentenanalysen bisher nicht sichtbare Merkmalskombinationen innerhalb des untersuchten Funktionskomplexes aufdecken. Das ermöglicht ein besseres Verständnis der Struktur oder liefert Ansatzpunkte für neue funktionsmorphologische Untersuchungen. OXNARD (1973) gibt eine gute Einführung in multivariate morphometrische Verfahren und diskutiert die Auswahl von Variablen für solche Untersuchungen. Analysen der Principal components wurden in der Ornithologie bisher hauptsächlich in der Systematik und bei Analysen geographischer Variation verwendet (Zusammenfassung bei JOHNSTON 1972). KARR & JAMES (1975) wandten Hauptkomponentenanalysen bei ökomorphologischen Untersuchungen von Lebensformen in Vogelmgemeinschaften dreier Waldtypen an, indem sie acht verschiedene Balgmaße heranzogen.

Da hier die Bedeutung einzelner Funktionskomplexe für die Einnischung von Gattungen und Arten abgeschätzt werden soll, wurden die biometrischen Daten nicht zusammengeworfen, sondern für jeden unterschiedenen Funktionskomplex wurden gesondert Hauptkomponenten-

analysen durchgeführt¹⁾. Da der Körpergröße bei der Differenzierung einzelner der untersuchten Gattungen eine entscheidende Rolle zukommt, wurden in den Hauptkomponentenanalysen nur größenunabhängige Werte verwendet²⁾.

Die Sylviiden (Zweigsänger) eignen sich für Untersuchungen der adaptiven Radiation bzw. Einnischung besonders gut: 1. Haben innerhalb der Familie die einzelnen Gattungen getrennte Lebensraumausschnitte erobert und 2. zeigen innerhalb der Gattungen die einzelnen Arten meist eine unterschiedliche horizontale Habitatselektion längs bestimmter Habitatgradienten (z. B. zunehmende Vegetationshöhe oder -dichte etc. GASTON 1974, LEISLER 1975, 1977, CODY & WALTER 1976). Da also einerseits die Gattungen ökologisch gut abgegrenzt sind und kongenerische Arten räumlich durch die Wahl unterschiedlicher Habitate gesondert sind, lassen sich deutliche morphologische Anpassungen erwarten.

Die Rohrsänger (Gattung *Acrocephalus*) haben sich Schilffelder (Phragmitetea) als Lebensraum erschlossen. Röhrichte stellen durch die Summierung vieler vertikaler Halme für Vögel einen extremen Lebensraum dar (KOENIG 1952). Die Rohrsänger eroberten sich diesen Bereich durch Anpassungen in der Lokomotion und im Nestbau. Abb. 3 zeigt die untersuchten 6 mitteleuropäischen Arten, drei einfarbige (*Acrocephalus arundinaceus*, *A. scirpaceus*, *A. palustris*), drei gestreifte (*A. melanopogon*, *A. schoenobaenus*, *A. paludicola*) und ihre räumliche Sonderung durch unterschiedliche horizontale Habitatselektion längs des Habitatgradienten abnehmende Feuchtigkeit. Jede der 6 Arten findet sich an bestimmten Stellen der Verlandungszone in bestimmtem Pflanzenwuchs (LEISLER 1971, 1975). Insgesamt sind die drei einfarbigen Arten in ihrem Vorkommen stärker abhängig von Vertikalelementen als die drei gestreiften, die mehr Unterwuchsbewohner sind. Eine Basisanpassung an den Lebensraum ist die Nestanbringung. Die drei Einfarbigsten flechten ihre Nester kunstvoll zwischen vertikale Traghalm (Schilf, Rohrkolben oder Stengel von Hochstauden). Die drei gestreiften Rohrsänger flechten weniger als ihre einfarbigen Verwandten und zeigen eine Tendenz, das Nest mehr in die Vegetation zu stecken. Mit abnehmender Neststandshöhe nimmt diese Tendenz vom Mariskensänger über den Schilfrohrsänger bis zum Seggenrohrsänger zu (LEISLER 1971).

Die zweite Basisanpassung an den Lebensraum ist die Bewegung an Vertikalhalmen. Die Sitzhaltung eines Rohrsängers an einem senkrechten Halm mit aufgerichteten (B) und mit in die Horizontale gedrehtem Körper (A) ist in Abb. 4 dargestellt. Die Füße setzen an verschiedenen hohen Punkten der Unterlage an. Das untere Stemmbein ist stark gestreckt, das obere Zugbein stark gebeugt, um den Schwerpunkt so nahe wie möglich über den Kontaktpunkt des Stemmbeins mit der Unterlage zu drücken. Nach theoretischen Überlegungen fordern WINKLER & BOCK (1976), daß es für Vögel, die sich ohne Stützwischschwanz an senkrechten Substraten bewegen, am günstigsten sein müßte, lange, stark beugbare Beine zu besitzen. Funktionsmorphologische Untersuchungen von PALMGREN (1936) und RÜGGERBERG (1960) haben ergeben, daß für Arten, die sich häufig in dieser Weise hinhängen, auch lange Hinterzehen und starke Krallen wichtig sind.

¹⁾ Auch OXNARD (1973, 1975) betrachtet bei seinen Untersuchungen der morphologischen Evolution der Primaten getrennt ökologisch relevante Teilsysteme des Skeletts (z. B. Schulter-, Beckengürtel, Hand).

²⁾ Für den größenunabhängigen Vergleich wurden Längenmaße durch die Kubikwurzel des „Körpermaßes“ (K) dividiert. Das „Körpermaß“ stellt als Summenprodukt aus (Sternumlänge + Beckenlänge + Coracoidlänge) × (Sternbreite + Beckenbreite) × Crista sterni-Höhe ein brauchbares Maß der Rumpfgroße dar (HOERSCHELMANN 1966, STORK 1968, RÜGER 1972). Die Körpermaße der untersuchten Arten (Mittelwerte von je 10 Skeletten, Apa 3, Hi 6) sind:

Schlagschwirl	(Lf)	4562,9	Drosselrohrsänger	(Aa)	7080,4
Rohrschwirl	(Ll)	3736,6	Schilfrohrsänger	(Asch)	3162,1
Feldschwirl	(Ln)	3329,5	Sumpfrohrsänger	(Ap)	3150,9
			Seggenrohrsänger	(Apa)	2921,6
Sperbergrasmücke	(Sn)	5966,5	Teichrohrsänger	(As)	2739,8
Gartengrasmücke	(Sb)	4626,0	Mariskensänger	(Am)	2237,4
Mönchsgrasmücke	(Sa)	4495,2			
Dorngrasmücke	(Sco)	3517,1	Gelbspötter	(Hi)	3944,9
Klappergrasmücke	(Scu)	2576,7			

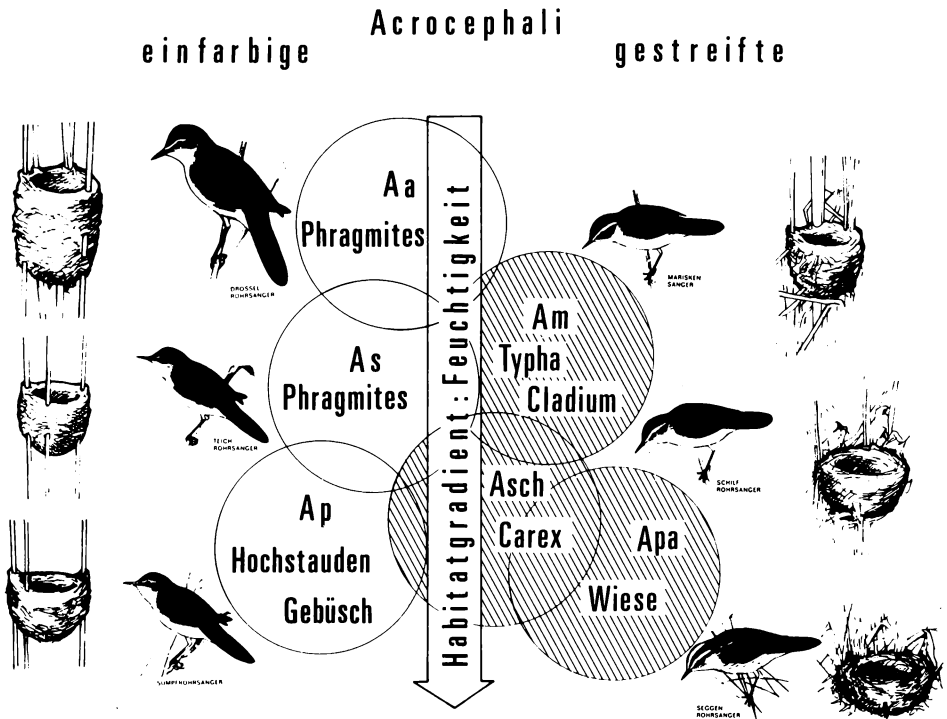


Abb. 3: Die ökologische Sonderung der sechs mitteleuropäischen *Acrocephalus*-Arten durch unterschiedliche horizontale Habitatselektion (Kreise) längs eines Habitatgradienten (Pfeil): abnehmende Feuchtigkeit von seeseitig (oben) nach landwärts (unten). Abkürzungen wie in Fußnote 2. Außen: Typische Nestanbringungen der einzelnen Arten.

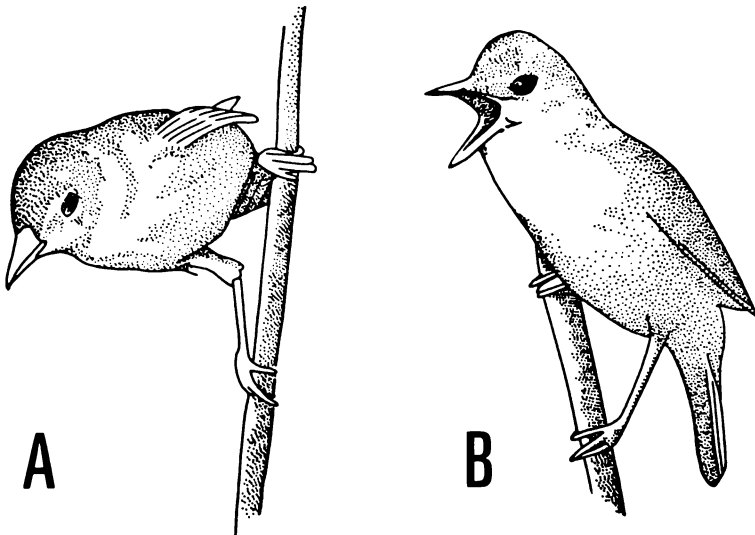


Abb. 4: Sitzhaltung eines einfarbigen Rohrsängers (*Acrocephalus*) auf weitgehend vertikalen Unterlagen mit horizontal gehaltenem (A) und aufgerichtetem Körper (B). Beachte die Lage des unteren Stemmbeines (aus WINKLER & BOCK 1976).

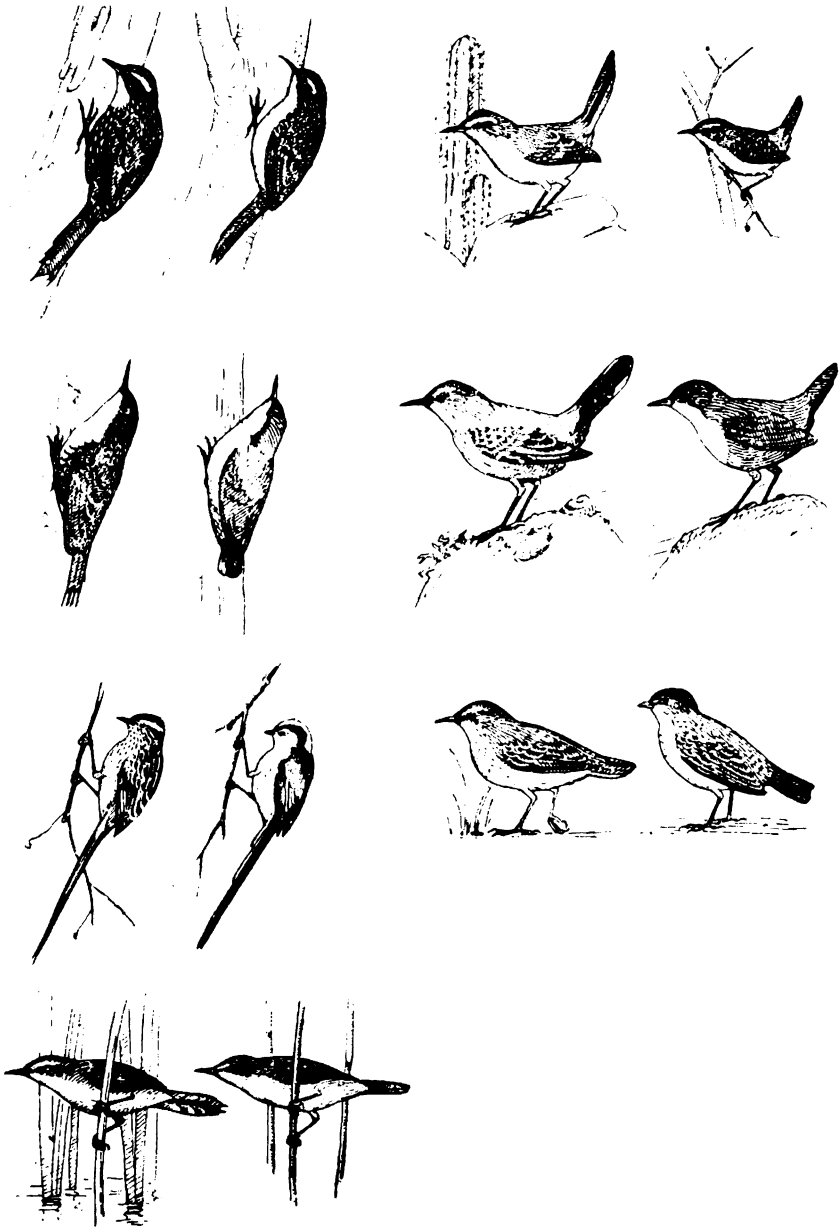


Abb. 5: Formenaufspaltung der Töpfervögel (Furnariidae). Der linke Vogel eines jeden Paares ist ein Furnariide, der rechte ein ihm in der Lebensform ähnelnder Vertreter einer anderen Sperlingsvogelfamilie. Linke Reihe von oben nach unten: *Margarornis* — *Certhia*, *Pygarrhicus* — *Sitta*, *Leptasthenura* — *Aegithalos*, *Phleocryptes* — *Acrocephalus*. Rechte Reihe von oben nach unten: *Asthenes* — *Troglodytes*, *Cinclodes* — *Cinclus*, *Geositta* — *Ammomanes* (aus: H. W. KOEPCKE, Die Lebensformen, Krefeld 1973).

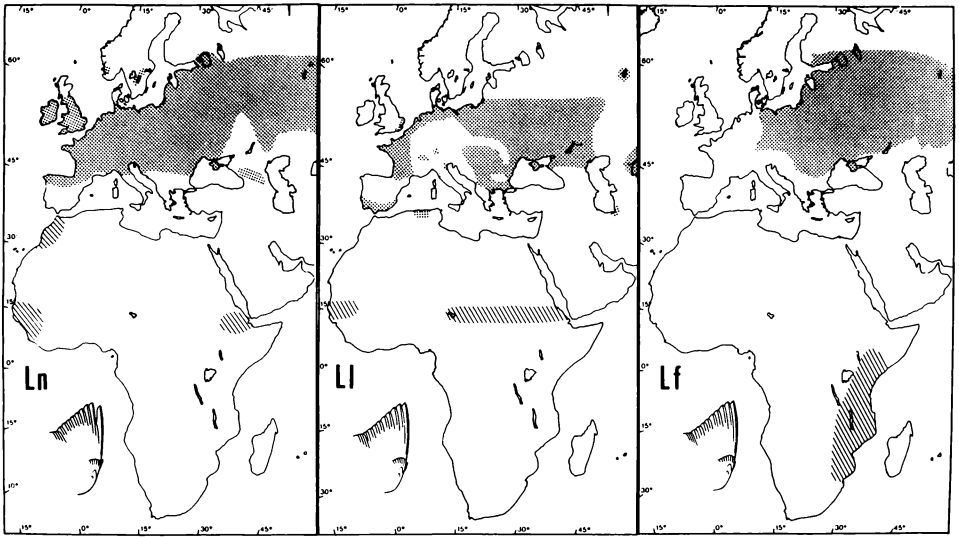


Abb. 6: Flügelform und Lage von Brutgebiet (punktiert) und Winterquartier (schraffiert) der mitteleuropäischen Schwirl- (*Locustella*) Arten: Ln — Feldschwirl, Ll — Rohrschwirl, Lf — Schlagschwirl. Beachte die fehlenden Einschnitte in den distalen Handschwingen bei *L. fluviatilis* und *L. luscinioides* (nach LEISLER 1977, verändert).

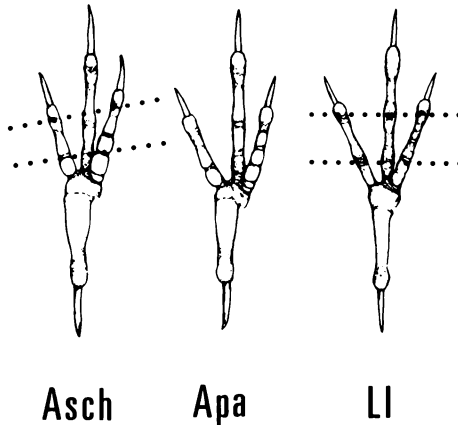


Abb. 7: Fußsohle und Verlauf der Achsen zwischen den Zehengliedern (punktiert) bei Hüpfern (Asch — Schilfrohrsänger) und Läufern (Ll — Rohrschwirl). Proximale und distale Achse sind bei Läufern als „Rollachse“ ausgebildet. Der Seggenrohrsänger (Apa) nimmt eine Zwischenstellung ein (nach LEISLER 1975, verändert).

Fußnote 3) informiert über die größenunabhängigen (relativen) Beinlängen von drei Sylviidengattungen (*Locustella*, *Acrocephalus*, *Sylvia*). Die drei Gattungen unterscheiden sich signifikant in den Mittelwerten dieses Merkmals (H-Test von KRUSKAL & WALLIS, $P < 0,01$).

$$^3) \text{ Relative Beinlänge} = \frac{(\text{Femur} + \text{Tibiotarsus} + \text{Tarsometatarsus})}{\sqrt{K}} \cdot \text{Locustella (3 sp.) } 4,29,$$

Acrocephalus (6 sp.) 4,62, davon einfarbige (3 sp.) 4,71, gestreifte (3 sp.) 4,52, *Sylvia* (5 sp.) 4,10.

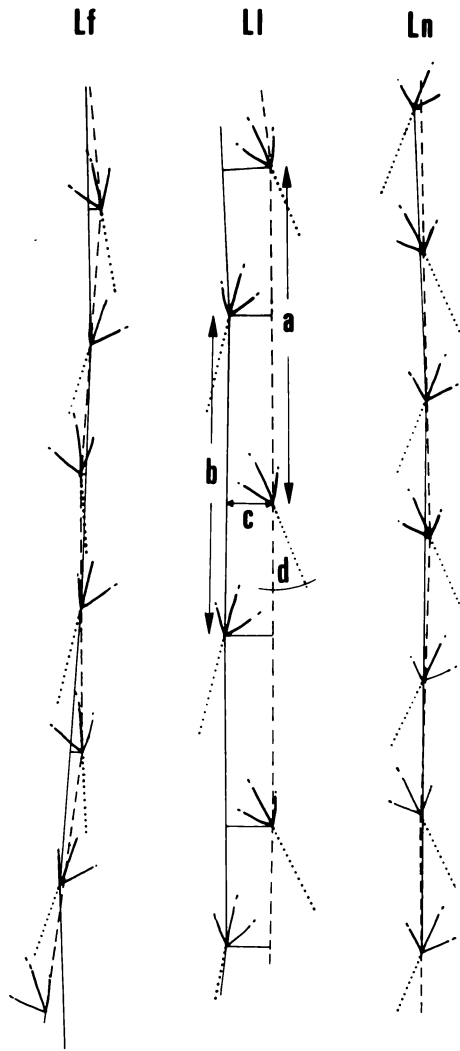


Abb. 8: Laufspuren der untersuchten Schwirl- (*Locustella*) Arten: Lf — Schlagschwirl, Ll — Rohrschwirl, Ln — Feldschwirl. a: Schrittlänge des rechten Beines (gestrichelt), b: Schrittlänge des linken Beines (durchgezogen), c: Schrittweite, d: Winkelstellung des Fußes (gepunktet) (aus LEISLER 1977).

Wie vorausgesagt, haben die Rohrsänger die längsten Beine; hier wiederum haben die spezialisierten Klammerer, die einfarbigen, längere Beine als die gestreiften, die mehr Unterwuchsbewohner sind. Die Schwirle (*Locustella*) besitzen als Bodenläufer mittellange, die Grasmücken (*Sylvia*) als Gebüschbewohner die kürzesten Beine. Auf die Bedeutung der Beinlänge im Funktionskreis Nahrungserwerb wird weiter unten eingegangen.

Erst nachdem Funktion und biologische Rolle einer Körperstruktur erkannt und analysiert wurden, kann diese Anpassung im Ähnlichkeitsvergleich überprüft werden, indem man konvergente Lebensformen untersucht (vgl. BOCK 1977). In unserem Fall stellt sich die Frage, ob Röhrichtbewohner in anderen Teilen der Welt in der Beinlänge ähnlich gebaut sind wie die Rohrsänger. Rohrsänger sind eine altweltliche Gruppe. In Südamerika haben zwei Tyrannidengattungen (*Tachuris*, *Pseudocolaptes*) und ein Furnariide (*Phleocryptes*) die Röhrichte besiedelt (KEAST 1972, KOEPCKE & KOEPCKE 1952), während nur wenige Vertreter der Zaunkönige,

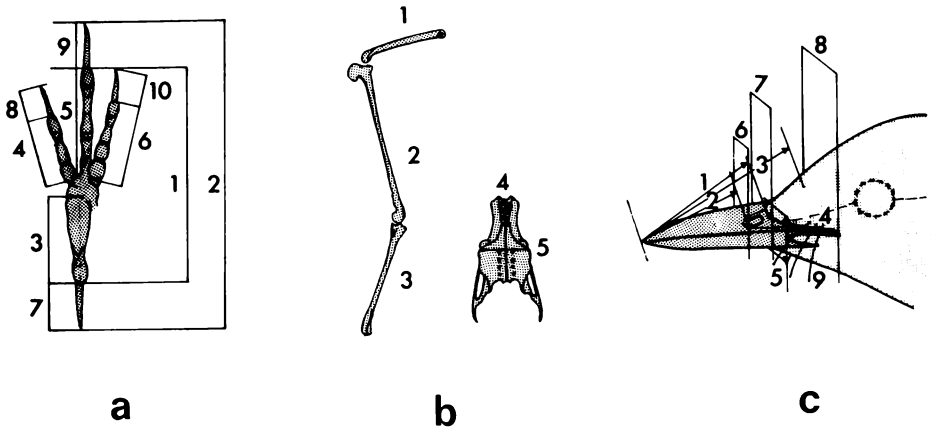


Abb. 9: Einzelmerkmale der mittels Hauptkomponentenanalysen (PCA) untersuchten Funktionskomplexe „Fuß“ (a), „Hinterer Bewegungsapparat“ (b) und „Nahrungsapparat“ (c). a: 1 — Fußspanne, 2 — Fußspanne mit Hinter- und Vorderkrallen, 3 — Hinterzehe, 4 — Innenzehe, 5 — Mittelzehe, 6 — Außenzehe, 7 — Hinterkrallen, 8 — Innenkrallen, 9 — Mittelkrallen, 10 — Außenkrallen. b: 1 — Femur, 2 — Tibiotarsus, 3 — Tarsometatarsus, 4 — Beckenlänge, 5 — Beckenbreite. c: 1 — Schnabellänge/Befiederung, 2 — Schnabellänge/Nasenloch, 3 — Schnabellänge/Stirn, 4 — Schnabellänge/Mundwinkel, 5 — Schnabelhöhe, 6 — Schnabelbreite/Nasenloch, 7 — Schnabelbreite/Basis, 8 — Schnabelbreite/Mundwinkel, 9 — Vibrissenlänge.

Stärklinge und Ammern in Nordamerika in die Randzonen dieses Lebensraumes eindringen konnten (UDVARDY 1958). Der hauptsächlich Typha- und Scirpusbestände bewohnende Töpfervogel *Phleocryptes melanops* ist ein besonders schönes Beispiel eines ökologischen Vertreters der Rohrsänger in der Neuen Welt (Abb. 5). Vergleicht man seine relative Beinlänge (4,79, $n = 3$) mit der einfarbiger *Acrocephalus*-Arten (4,71), so sehen wir, daß der ökologische Vertreter konvergent genauso lange Beine entwickelt hat wie die vertikal kletternden Rohrsänger. Der *Phleocryptes* am nächsten stehende Töpfervogel *Phacellodomus* (untersucht wurde ein *rufifrons*), ein Gebüschbewohner (SHORT 1971), hat so kurze Beine (4,18) wie die altweltlichen Grasmücken der Gattung *Sylvia* (4,10), etwa wie eine Sperbergrasmücke (*Sylvia nisoria* 4,19).

Den Rohrsängern ökologisch nahe steht die Sylviidengattung *Locustella*, die Schwirle. Auch sie zeigen, wie es einer Gruppe möglich war, einen für andere Arten unökonomischen Lebensraum zu erschließen. Die Schwirle besiedelten die dichte, weiche Bodenvegetation in den gemäßigten Breiten Eurasiens. Bewohner dichter Bodenvegetation finden sich sonst überwiegend in den Tropen (GASTON 1975, LEISLER 1977). Dichte Bodenvegetation in den gemäßigten Breiten ist für Insektenfresser, die den Winter im Süden verbringen müssen, ein ungünstiger Lebensraum, da die Selektionsdrucke für spitze (Zug) bzw. runde Flügel (Habitat) entgegengesetzt wirken. Die Schwirle erschlossen sich die Zone durch Laufen, bei weitgehend eingeschränktem Gebrauch der Flügel, die überwiegend nur noch dem Zuge dienen. Die Flügel sind nicht, wie nach der Habitatstruktur zu erwarten rund und durch Einschnitte in den äußeren Handschwingen manövrierfähig, sondern kurz und spitz und oft ohne „Spaltflügel“ (Abb. 6).

Eine Basisanpassung der Gattung war also die Entwicklung von Lauffüßen, bei denen die Gelenke zwischen den Zehngliedern so angeordnet sind, daß sie auf Rollachsen, mehr oder weniger senkrecht zur Laufrichtung liegen (Abb. 7). Bei der alternierenden Beinbewegung kann daher der Fuß stets über eine breite Stützfläche abrollen. Nach Erreichen dieser Adaptationszone wurde bei der Formenaufspaltung der Gattung die Laufbewegung in Anpassung an die verschiedenen Habitatstrukturen modifiziert. Schlag- und Feldschwirl sind Läufer am Boden, die bei der Schwerpunktverlagerung die Füße mehr oder weniger in einer Linie voreinandersetzen (Abb. 8). Das ermöglicht eine geradlinige Vorwärtsbewegung am Boden und extreme Kriechstellungen bzw. ein langsames Schleichen, weil das Körpergewicht am Standbein lange ausbalanciert werden kann. Der Rohrschwirl, der ein mehr hüpfender Bewohner des überschwemmten Halmdickichts ist, läuft am Boden mit großer Schrittweite (LEISLER 1977).

Tabelle 1: Hauptkomponentenanalyse des Funktionskomplexes „Fuß“

Merkmal (s. Abb. 9a)	Hauptkomponente (PC)	
	I	II
1 Fußspanne	0.62	0.74
2 Fußspanne + Hinter- und Mittelkrallen	0.94	0.27
3 Hinterzehe	0.97	-0.19
4 Innenzehe	-0.09	0.99
5 Mittelzehe	-0.06	0.98
6 Außenzehe	0.55	0.69
7 Hinterkrallen	0.97	-0.03
8 Innenkrallen	0.93	-0.34
9 Mittelkrallen	0.89	-0.42
10 Außenkrallen	0.87	-0.44
Prozent der erklärten Varianz	59.53	35.08
		Gesamt: 94.61

Um die Fußmorphologie der Arten der beiden Gattungen genauer zu analysieren, wurde eine Hauptkomponentenanalyse von zehn Fußmerkmalen gemacht (Abb. 9a, Mittelwerte der Arten). Tabelle 1 informiert über die Korrelationen der extrahierten beiden Komponenten mit den Merkmalen. Der Faktor I hat hohe positive Korrelationen mit allen Krallenlängen (am stärksten mit der Hinterkrallen), mit der Hinterzehenlänge und beiden Spannmaßen. Nach unseren funktionsmorphologischen Kenntnissen läßt sich diese Komponente als „Klammerfußfaktor“ interpretieren. Komponente II hat hohe positive Korrelationen mit allen Vorderzeihen, besonders mit Innen- und Mittelzehe und eine schwach positive mit der Fußspanne. Sie kann als „Standfußfaktor“ interpretiert werden.

Abb. 10 läßt bei *Acrocephalus* eine starke Trennung der Arten erkennen, das heißt, daß während der Formenaufspaltung der Gattung eine starke Spezialisierung im Fußbau in Anpassung an die verschiedenen Habitatstrukturen erfolgte. Die Schwirle gruppieren sich

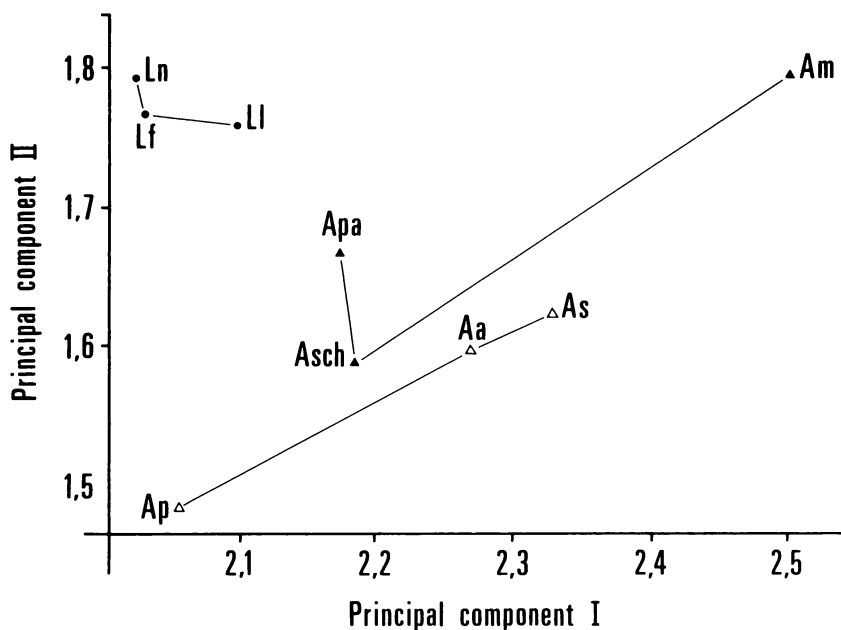


Abb. 10: Hauptkomponentenanalyse (PCA) des Funktionskomplexes „Fuß“ der mitteleuropäischen Schwirl- (*Locustella*) und Rohrsänger- (*Acrocephalus*) Arten. Korrelationen der zehn Merkmale mit den Hauptkomponenten (Principal components) I und II in Tab. 1. Abkürzungen wie in Fußnote 2.

Tabelle 2: Hauptkomponentenanalyse des Funktionskomplexes „Hinterer Bewegungsapparat“

Merkmal (s. Abb. 9b)	Hauptkomponente (PC)	
	I	II
1 Femurlänge	0.82	0.45
2 Tibiotarsuslänge	0.92	—0.31
3 Tarsometatarsuslänge	0.80	—0.54
4 Beckenlänge	0.69	0.65
5 Beckenbreite	—0.64	0.17
Prozent der erklärten Varianz	61.19	20.67
		Gesamt: 81.86

enger — ihr Lauffuß hat sich weniger modifiziert. Der Rohrschwirl hat allerdings beim Eindringen in einen Rohrsängerlebensraum den Lauffuß etwas in Richtung auf einen Klammerfuß entwickelt, ohne daß dadurch der Grundbauplan geändert worden wäre. Bei den Rohrsängern haben die einfarbigen stärkere Klammerfüße als die gestreiften (Ausnahme Sumpfrohrsänger). Seggenrohrsänger und Mariskensänger nehmen gewisse Sonderstellungen ein. Bei der Besiedlung von Wiesenvegetation mußte sich der Seggenrohrsänger im Fußbau in Richtung auf die Schwirle hin entwickeln (s. auch Abb. 7). Sowohl Merkmale eines starken Klammerfußes wie Eigenschaften eines Standfußes vereinen sich beim Mariskensänger. Als ein spezialisierter Bewohner des überschwemmten Unterwuchses ist er einerseits ein Klammerer an groben Strukturen, wobei er häufig kopfüber hängt, andererseits hüpfert er auch oft horizontal auf flottierendem Pflanzenmaterial (LEISLER 1971).

Die den meisten Sylviiden eigene Form der Nahrungssuche erfolgt beim Durchschlüpfen der Vegetation, doch haben sich einige Gattungen stärker auf verschiedene Formen der Flugjagd spezialisiert (GASTON 1975). Rohrsänger und die ökologisch an sie anschließenden Grasmücken (*Sylvia*) führen bei der Nahrungssuche häufig Stoßbewegungen nach Beuteobjekten mit dem ganzen Körper aus, bei denen neben der Halslänge die Streckung der Beine eine entscheidende Rolle spielt. In einer Hauptkomponentenanalyse des hinteren Bewegungsapparates wurden fünf Merkmale berücksichtigt (Abb. 9b). Die sich ergebende Komponente I (Tab. 2) ist mit den drei Beinsegmenten hoch positiv korreliert, ferner positiv mit der Beckenlänge und negativ mit der Beckenbreite. Einer Zunahme der Komponente entspricht eine Zunahme der Beinlänge und eine Streckung des Beckens. Die Komponente kann eindeutig als „Vertikalkletterfaktor“ interpretiert werden. Komponente II hat nurmehr wenige herausstechende Merkmalskorrelationen, so eine positive mit der Beckenlänge. Schwach positiv ist die Oberschenkelänge, schwach negativ die Lauflänge korreliert. Funktionsmorphologisch läßt sich Faktor II noch nicht voll verstehen. Die reziproke Ausbildung von Oberschenkel und Lauf sowie lange Becken finden sich bei einigen Läufern unter den Singvögeln und eine stärkere Verkürzung des Tarsus gegenüber einer geringeren Verkürzung des Oberschenkels ist für viele baumbewohnende Passeres kennzeichnend. Abb. 11 verdeutlicht, daß sich die Gattungen nach Merkmalen des hinteren Bewegungsapparates deutlich trennen, das heißt, die Gattungen haben sich in der Fortbewegungsweise unterschiedlich eingenischt. Unter den Rohrsängern sind die gestreiften weniger spezialisiert, nur der Mariskensänger fällt in den Bereich der einfarbigen Gattungsvertreter, die sich als bessere Vertikalkletterer ausweisen. Unter den Grasmücken gibt es zwei Gruppen, die man als Hüpfert auf waagerechten Zweigen (Garten- und Mönchsgrasmücke) und mehr schlüpfende Formen (Sperber-, Klapper- und Dorngrasmücke) charakterisieren könnte. Die Gruppe schlüpfender Formen umfaßt sowohl euryöke (Klappergrasmücke) wie stenöke (Sperbergrasmücke) Arten (SIMEONOW 1972—1974, MAZZUCCO 1974). Die Schwirle gruppieren sich wieder besonders dicht. Der Rohrschwirl zeigt größere Beziehungen zu den Rohrsängern, während der Feldschwirl den Schlüpfern näher steht. Die gattungstypisch langen Beine der Rohrsänger (besonders der einfarbigen) ermöglichen ihnen beim Insektenfang aus dem Klammersitz große Reichweiten. Die Schwirle erreichen bei der Nahrungssuche am Boden durch Durchstrecken der Beine mittlere Weiten. Die geringsten Reichweiten erzielen die mehr auf Ästen hüpfenden, blattabklaubenden *Sylvia*-Arten wie Mönchs- und Gartengrasmücke.

In gleicher Weise wurde der Nahrungsapparat, die Schnabelausbildung und die Ausbildung der Schnabelborsten (Vibrissen) untersucht. Vier Längen-, drei Breitenmaße, ein Höhenmaß des Schnabels und die Länge der Vibrissen wurden untersucht (Abb. 9c). Aus

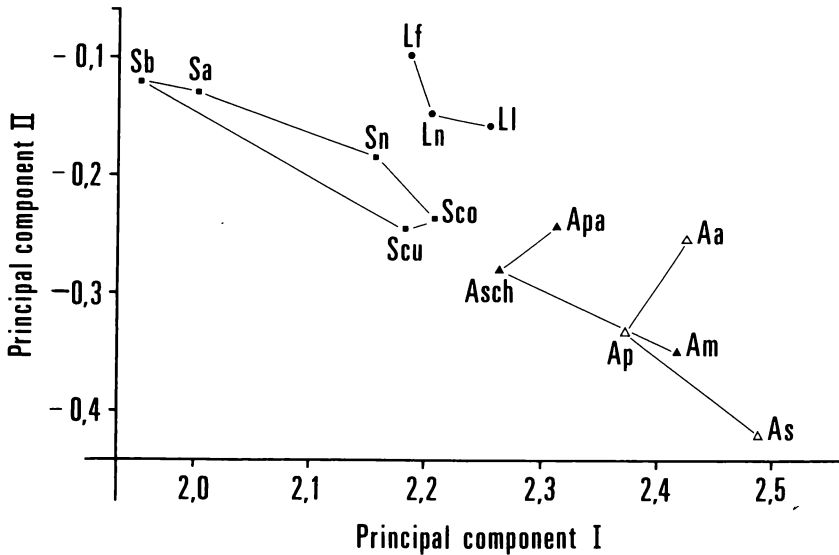


Abb. 11: Hauptkomponentenanalyse (PCA) des Funktionskomplexes „Hinterer Bewegungsapparat“ der mitteleuropäischen Schwirl- (*Locustella*), Rohrsänger- (*Acrocephalus*) und Grasmücken- (*Sylvia*) Arten. Korrelationen der fünf Merkmale mit den Hauptkomponenten (Principal components) I und II in Tab. 1. Abkürzungen wie in Fußnote 2 (aus LEISLER 1977).

technischen Gründen konnte leider die Anzahl der Schnabelborsten bei der Auswertung noch nicht berücksichtigt werden. Funktionsmorphologisch ist der Schnabelbau der Vögel gut untersucht (z. B. BOCK 1964, 1966). Die Funktion der Schnabelborsten ist dagegen noch nicht völlig abgeklärt (STETTENHEIM 1974). Die Ausbildung der Vibrissen dürfte in indirektem Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb stehen. Da fliegende Insekten stets mit der Schnabelspitze ergriffen werden (LEDERER 1972), dürften die Vibrissen als Tastfedern dem Vogel hauptsächlich die „mundgerechte“ Orientierung einer über die Schnabelschneiden hinaus ragenden Beute erleichtern (STRESEMANN 1934) und in Beziehung zu Beutegröße und zur Größe der untersuchten Lücken stehen.

Wie aus Tabelle 3 ersichtlich, besitzt Komponente I hohe positive Korrelationen mit der Schnabelbreite und Vibrissenlänge und eine schwächer positive mit der Schnabelhöhe. Komponente II ist negativ mit allen Schnabellängenmaßen korreliert. Eine Zunahme dieser Komponente entspricht einer Verkürzung des Schnabels. Komponente I faßt für den Fang beweglicher Beute wichtige Schnabelmerkmale zusammen: Breite, lange Schnäbel mit langen Vibrissen.

Tabelle 3: Hauptkomponentenanalyse des Funktionskomplexes „Nahrungsapparat“

Merkmale (s. Abb. 9c)	Hauptkomponente (PC)	
	I	II
1 Schnabellänge/Befiederung	0.27	—0.91
2 Schnabellänge/Nasenloch	0.38	—0.92
3 Schnabellänge/Stirn	0.36	—0.93
4 Schnabellänge/Mundwinkel	0.39	—0.88
5 Schnabelhöhe	0.68	0.36
6 Schnabelbreite/Nasenloch	0.87	—0.20
7 Schnabelbreite/Basis	0.93	0.19
8 Schnabelbreite/Mundwinkel	0.91	0.10
9 Vibrissenlänge	0.81	—0.14
Prozent der erklärten Varianz	54.33	30.17
		Gesamt: 84.50

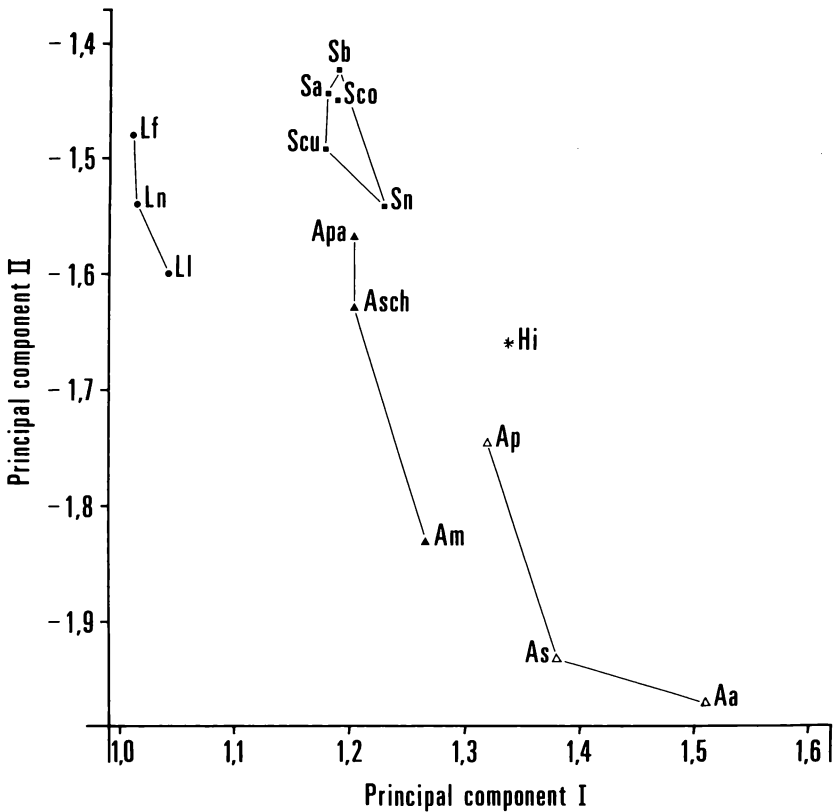


Abb. 12: Hauptkomponentenanalyse (PCA) des Funktionskomplexes „Nahrungsapparat“ der mitteleuropäischen Schwirl- (*Locustella*), Rohrsänger- (*Acrocephalus*) und Grasmücken- (*Sylvia*) Arten und des Gelbspöters (*Hippolais icterina*). Korrelationen der neun Merkmale mit den Hauptkomponenten (Principal components) I und II in Tab. 3. Abkürzungen wie in Fußnote 2.

Komponente II repräsentiert zum Abklauben geeignete Dimensionen. Wiederum trennen sich die untersuchten Sylviidengattungen deutlich nach den extrahierten Faktoren (Abb. 12). Die Schwirle besitzen relativ kurze Schnäbel ohne Vibrissen, mit denen sie kleine, unbewegte Beuteobjekte abklauben. Ausgesprochen klaubende Formen sind auch die *Sylvia*-Arten, die sich sehr dicht gruppieren, und von den gestreiften Rohrsängern Seggen- und Schilfrohrsänger. Der Mariskensänger, der ziemlich versteckt lebende Beute jagt (LEISLER 1971), besitzt unter den gestreiften einen langen Sondierschnabel. Die einfarbigen Rohrsänger und der Gelbspöter (*Hippolais icterina*) sind an den Fang sehr beweglicher Beute angepaßt (breite, lange Schnäbel, lange Vibrissen). Weitere in der Hauptkomponentenanalyse nicht berücksichtigte Merkmale unterstützen diese Interpretation. Sowohl *Hippolais* wie die einfarbigen *Acrocephalus*-Vertreter (im Gegensatz zu den gestreiften) können mit dem Schnabel knappen (bill snapping). Sie verfügen wahrscheinlich über einen Mechanismus, der es ihnen als Fluginsektenjägern ermöglicht, den Schnabel durch Ligamente schneller zu schließen als durch Muskelkraft (BOCK & MORONY 1972). Weitere in der Analyse nicht berücksichtigte ökologisch bedeutsame Merkmale betreffen bestimmte Baueigentümlichkeiten des *Sylvia*-Schnabels, die den Grasmücken im Vergleich zu den Rohrsängern ein besseres Beißen mit den Schnabelkanten ermöglichen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß der Vergleich einzelner Funktionskomplexe mittels Hauptkomponentenanalysen ein geeignetes Verfahren ist, die Bedeutung der verschiedenen Komplexe bei der Formenaufspaltung von Gruppen (Gattungen, Familien) abzuschätzen. Wie gezeigt, haben sich z. B. die mitteleuropäischen Grasmücken (*Sylvia*) im Schnabelbau

kaum differenziert. Entscheidende Anpassungen sind also woanders zu suchen. Sie erfolgten bei ihnen in Körpergröße (s. Fußnote 2, vgl. auch MAZZUCCO 1974) und wahrscheinlich in der Flugapparatur (die noch nicht untersucht wurde). Die mitteleuropäischen Rohrsänger (*Acrocephalus*) konnten sich dagegen wohl durch die dichte Struktur der von ihnen bewohnten Vegetation in der Körpergröße kaum differenzieren (Ausnahme: Drosselrohrsänger). Eine bedeutende Rolle bei ihrer Einnischung spielten Hinterextremität und besonders Fuß- und Schnabelbau. Die Schwirle (*Locustella*) haben sich in der Körpergröße differenziert, aber nur wenig in den untersuchten drei Funktionskomplexen.

In keinem Funktionskomplex überlappen sich die Gattungen, das heißt die einzelnen Sylviidengattungen haben unterschiedliche Lebensraumausschnitte erobert, die ihre Entsprechung in unterschiedlichen morphologischen Anpassungen finden.

Voraussetzung einer derartigen Anwendung der Hauptkomponentenanalyse ist allerdings, daß Vorstellungen über die Funktion des Merkmalskomplexes bestehen. Die Hauptkomponentenanalyse liefert dann ein schärferes Bild der funktionellen Zusammenhänge bei einzelnen Arten (Gattungen), wodurch gezielt die aufwendigeren Labor- und Freilanduntersuchungen angesetzt werden können.

Herrn Dr. H. Winkler danke ich für eine kurze Einführung in die multivariate Statistik. Er berechnete die Hauptkomponentenanalysen am Limnologischen Institut der Österr. Akademie der Wissenschaften. Herrn Professor W. Bock danke ich für Literaturhinweise und die Bereitstellung von Abbildungsunterlagen. Mit beiden konnte ich wichtige Punkte der Arbeit diskutieren.

5. Summary

Eco-morphological aspects of speciation and adaptive radiation in birds

1. The constraints of the environment, as well as the ecological potential of the species itself (behaviour, morphology and physiology) and lack of superior competitors determine the direction and range of adaptive radiation.
2. High mobility was the crucial factor for the radiation of birds. Some examples are given, where existing adaptations and/or the existence of superior competitors could have prevented birds from occupying certain habitats or developing certain „life-forms“ or niches.
3. The course of an adaptive radiation is demonstrated by the Hawaiian honeycreepers (Drepanididae): reaching a new adaptive zone — fast radiation — coming up to a new preadaptive level — then reaching a new adaptive zone. The significance of fast speciation and radiation in the evolution of higher categories (macroevolution) is discussed.
4. Reference is made to the disputed role of ecological character displacement as an evolutionary factor, as its extent and frequency has previously been overestimated. If the importance of competition has to be evaluated in studies of sibling species or the species composition of bird communities, then aspects of the history of speciation and dispersal must be taken into account more than in the past.
5. An investigation of radiation at a low taxonomic level searches for adaptations which are of particular importance to any one genus, and which in the past may have led to a new adaptive zone (basic property). It also searches for the specializing adaptations of particular species. A useful procedure to find the adaptations which emerge in the course of radiation is introduced: the analysis of particular ecological and morphological functional complexes (e.g. pelvic and shoulder girdle, foot structure, feeding apparatus, etc.) with the aid of Principal Component Analysis (PCA). The PCA of many characters of one functional complex show how far the various groups have stayed similar or differentiated in the respective functional complex. Furthermore, it reveals previously hidden combinations of characters which eventually may lead to new morphological investigations.
6. The basic properties of two Sylviid genera (*Acrocephalus*, *Locustella*) are investigated and compared with those of their ecological counterparts. The specializing adaptations of the Central European species of these two genera in the functional complexes of feet, hind limb, and feeding apparatus are determined. These are also compared with adaptations of the genera *Sylvia* and *Hippolais*.

The *Locustella* and *Sylvia* warblers have mainly differentiated in body size and less in the analyzed functional complexes. For the radiation of *Acrocephalus* species differentiation of feet and bill as well as legs were crucial. The genera do not overlap in any of the analyzed functional complexes. The individual Sylviid genera have occupied different habitats which are also reflected in their different structural adaptations.

Literatur

- Amadon, D. (1950): The Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepanididae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 95: 151—262. • Blair, W. F. (1974): Character displacement in frogs. *Amer. Zool.* 14: 1119—1125. • Bock, W. J. (1963): Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos finches. *Auk* 80: 202—207. • Bock, W. J. (1964): Kinetics of the avian skull. *J. Morphol.* 114: 1—42. • Bock, W. J. (1966): An approach to the functional analysis of bill shape. *Auk* 83: 10—51. • Bock, W. J. (1970): Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models. *Evolution* 24: 704—722. • Bock, W. J. (1972a): Examination of macroevolutionary events by sequential species analysis. XVII Congr. Intern. Zool.: 1—17. • Bock, W. (1972b): Species interactions and macroevolution. *Evol. Biol.* 5: 1—24. Eds. T. Dobzhansky, M. K. Hecht, W. C. Steere. Appleton-Century-Crofts, New York. • Bock, W. J. (1977): Toward an ecological morphology. *Vogelwarte* 29, Sonderheft: 127—135. • Bock, W. J., & J. Morony (1972): Snap-closing jaw ligaments in flycatchers. *Amer. Zool.* 12: 729—730. • Bowman, R. (1961): Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos finches. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 58: 1—302. • Cody, M. L., & H. Walter (1976): Habitat selection and interspecific interactions among Mediterranean Sylviiid warblers. *Oikos* 27: 210—238. • Gaston, A. J. (1974): Adaptation in the genus *Phylloscopus*. *Ibis* 116: 432—450. • Grant, P. R. (1972): Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.* 4: 39—68. • Grant, P. R. (1975): The classical case of character displacement. *Evol. Biol.* 8: 237—337. Eds. T. Dobzhansky, M. K. Hecht & W. C. Steere, Plenum Press. • Hoerschelmann, H. (1966): Allometrische Untersuchungen an Rumpf und Flügel von Schnepfenvögeln (Charadriidae und Scolopacidae). *Z. zool. Syst. Evol. Forsch.* 4: 209—317. • Huxley, J. (1943): *Evolution, the modern synthesis*. New York, Harper and Brothers. • Illies, J. (1970): Die Gattung als ökologische Grundeinheit. *Faunist. ökol. Mitt.* 3: 369—372. • Inger, R. F. (1958): Comments on the definition of genera. *Evolution* 12: 370—384. • Johnston, R. F. (1972): Ecological differentiation in North American birds. In: R. T. Allen & F. C. James (eds.): *A symposium on ecosystematics*. Univ. Arkansas Mus. Occ. Pap. 4: 101—132. • Karr, J. R., & F. C. James (1975): Eco-morphological configurations and convergent evolution on species and communities. In: M. L. Cody & J. M. Diamond (eds): *Ecology and Evolution of Communities*: 258—291. • Keast, A. (1970): Adaptive evolution and shifts in niche occupation in island birds. *Biotropica* 2: 61—75. • Keast, A. (1972): Ecological opportunities and dominant families, as illustrated by the neotropical Tyrannidae (Aves). *Evol. Biol.* 5: 229—277. T. Dobzhansky, M. K. Hecht & W. C. Steere (eds.). • Koenig, O. (1952): *Ökologie und Verhalten der Vögel des Neusiedlersee-Schilfgürtels*. *J. Orn.* 93: 207—289. • Koepcke, H. W. (1971—1973): *Die Lebensformen*, Bd. 1 u. Bd. 2. Goecke & Evers, Krefeld. • Koepcke, H. W., & M. Koepcke (1953): *Die warmen Feuchtluftwüsten Perus*. *Bonn. Zool. Beitr.* 4: 79—146. • Lack, D. (1947): *Darwin's finches*. Cambridge, Univ. Press. • Lack, D. (1969): Subspecies and sympatry in Darwin's finches. *Evolution* 23: 252—263. • Lederer, R. J. (1972): The role of avian rictal bristles. *Wilson Bull.* 84: 193—197. • Leisler, B. (1971): Vergleichende Untersuchungen zur ökologischen und systematischen Stellung des Mariskensängers (*Acrocephalus (Luscinola) melanopogon*, Sylviidae), ausgeführt am Neusiedler See. *Diss. Univ. Wien*. • Leisler, B. (1975): Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (*Acrocephalus*) und Schwirle (*Locustella*). *J. Orn.* 116: 117—153. • Leisler, B. (1977): Die ökologische Bedeutung der Lokomotion mitteleuropäischer Schwirle (*Locustella*). *Egretta* 20: 1—25. • Levin, D. A. (1970): Reinforcement of reproductive isolation: plants versus animals. *Amer. Nat.* 104: 571—581. • Mayr, E. (1967): *Artbegriff und Evolution*. Parey, Hamburg, Berlin. • Mayr, E. (1972): Geography and ecology as faunal determinants. *Proc. XV. Int. Orn. Congr.*: 551—561. • Mayr, E. (1975): *Grundlagen der zoologischen Systematik*. Parey, Hamburg, Berlin. • Mazzucco, K. (1974): Die ökologische Bedeutung des Körpergewichts von Vögeln am Beispiel mitteleuropäischer Grasmücken (Gen. *Sylvia*, Fam. Sylviidae). *Diss. Univ. Wien*. • Miller, A. H. (1949): Some ecological and morphological considerations in the evolution of higher taxonomic categories. In: E. Mayr & E. Schüz (eds): *Ornithologie als biologische Wissenschaft*: 84—88. • Morse, D. H. (1975): Ecological aspects of adaptive radiation in birds. *Biol. Rev.* 50: 167—214. • Nørrevang, A. (1959): Double invasions and character displacement. *Vidensk. Dansk. naturh. Foren.* 121: 171—180. • Osche, G. (1972): *Evolution*. Herder, Freiburg. • Oxnard, C. E. (1973): Form and pattern in human evolution. Some mathematical, physical and engineering approaches. Univ. Chicago Press, Chicago, London. • Oxnard, C. E. (1975): Uniqueness and diversity in human evolution: Morphometric studies of Australopithecines. Univ. Chicago Press, Chicago, London. • Palmgren, P. (1936): Bemerkungen über die ökologische Bedeutung der biologischen Anatomie des Fußes bei einigen Kleinvogelarten. *Ornis Fenn.* 13: 53—58. • Patterson, B., & R. Pascual (1968): Evolution of mammals on Southern continents. V. The fossil mammal fauna of South America. *Quart. Rev. Biol.* 43: 409—451. • Reichholf, J. (1975): Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. *Anz. orn. Ges. Bayern* 14: 1—69. • Richards, L. P., & W. J. Bock (1973): Functional anatomy and adaptive evolution of the feeding apparatus in the Hawaiian Honeycreeper genus *Loxops* (Drepanididae). *Orn. Monogr. Nr.* 15. • Rüger, A. (1972): Funktionell-anatomische Untersuchungen an Spechten. *Z. wiss. Zool.* 184: 63—163. • Rüggeb-berg, T. (1960): Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. *Z. wiss. Zool.* 164: 1—118. • Selander, R. K. (1962): Feeding adaptations in Darwin's finches. *Evolution* 16: 391—393. • Selander, R. K. (1971): Systematics and speciation in birds. In: Farner, D. S. & J. R.

King (eds.). *Avian Biology* 1: 57—147. Academic Press, New York. • Short, L. L. (1971): A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 154: 165—352. • Simeonow, S. D. (1972—1974): (Ökologische Adaption der Arten aus der Gattung *Sylvia*.) *Godisn. Sofijsk. Univ. Biologo Fakultet* 66: 111—124. • Stettenheim, P. (1974): The bristles of birds. *Living Bird* 12 (1973): 201—234. • Storer, R. W. (1960): Adaptive radiation in birds. In: A. J. Marshall (ed.). *Biology and Comparative Physiology of Birds* 1: 15—55. • Stork, H. J. (1968): Morphologische Untersuchungen an Drosseln. Eine Analyse von Anpassungsstrukturen im Körperbau von sechs europäischen Arten der Gattung *Turdus* L. *Z. wiss. Zool.* 178: 72—185. • Stresemann, E. (1934): Aves. In: W. Kükenenthal & Th. Krumbach. *Handbuch der Zoologie*, Bd. 7, 2. Hälfte, Berlin, Leipzig. • Udvardy, M. D. F. von (1958): Ecological and distributional analysis of North American birds. *Condor* 60: 50—66. • Winkler, H., & W. J. Bock (1976): Analyse der Kräfteverhältnisse bei Klettervögeln. *J. Orn.* 117: 397—418. • Wright, S. (1941): The „age and area“ concept extended. *Ecology* 22: 345—347.

Anschrift des Verfassers: Dr. B. Leisler, Vogelwarte Radolfzell, Am Obstberg, D 7760 Moeckingen

Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 153—159

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

Die Programmierung von Vogelgesängen

Von Gerhard Thielcke

1. Die Rolle von Genom und Gedächtnis

Auslöser oder Signale sind Körpermerkmale und/oder Verhaltensweisen, die bei anderen Tieren eine Antwort auslösen (IMMELMANN 1974). Sie treten im Tierreich in allen Sinnesmodalitäten auf und sind in der Regel unter Ausschluß von Lernen genetisch festgelegt. Auch Vogelgesänge und Vogelrufe sind Auslöser (Zusammenfassung: THIELCKE 1970a).

Seit langem ist bekannt, daß viele Singvogel- und Papageien-Arten andere Arten nachahmen können (Zusammenfassung: KOEHLER 1951). Dagegen war bis zu Anfang der 1950er Jahre unklar, ob die nicht von Artfremden übernommenen Anteile des Gesanges¹⁾ erlernt oder angeboren sind. POULSEN (1951) und THORPE (1954, 1955, 1958) zogen Buchfinken *Fringilla coelebs*, die andere Arten gar nicht oder nur in geringem Umfang nachahmen, akustisch isoliert von Hand auf. Diese Vögel entwickelten einen Gesang, der von den Strophen wildlebender Artgenossen verschieden war. Mit dem Nachweis, daß Teile des Wildgesanges von Individuen der eigenen Art erlernt werden müssen, wurde ein neues Programmier-Verfahren für artspezifische Auslöser aufgedeckt, das nahezu einmalig im Tierreich ist²⁾: Anstelle der wenig stör anfälligen Speicherung der Information im Genom, die jedem Individuum automatisch mitgeliefert wird, kommt nunmehr der persönlichen Erfahrung des Individuums eine entscheidende Bedeutung zu. Ein viel unsicherer Weg, wie uns zunächst erscheinen mag, wenn man an die für einen Auslöser notwendige Uniformität denkt, aber auch ein Weg mit neuen Möglichkeiten. In dieser Arbeit wird aufgezeigt, wie Vögel das evolutionistisch neue Programmier-Verfahren anwenden.

Inzwischen wurden Junge von 27 Singvogel-Arten von erwachsenen Artgenossen akustisch isoliert aufgezogen (Kaspar-Hauser-Versuch) mit nachfolgender spektrografischer Analyse ihres Gesanges. LADE & THORPE (1964) fanden bei fünf Taubenarten, die von artfremden Tauben ausgebrütet und aufgezogen wurden, normale Gesänge. Junge von zwei weiteren

¹⁾ Mit Gesang ist in dieser Arbeit immer der vor allem während der Fortpflanzungszeit von wildlebenden Männchen vorgetragene Gesang gemeint und nicht der leise Jugendgesang oder die Entwicklungsstufen zwischen Jugendgesang zum voll ausgereiften Gesang.

²⁾ Manche Säugetier-Arten scheinen Gesänge ebenfalls lernen zu können (Übersicht bei NOTTEBOHM 1972).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [29_1977_SH](#)

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

Artikel/Article: [Ökomorphologische Aspekte von Speziation und adaptiver Radiation bei Vögeln 136-153](#)