© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Vogelwarte 43, 2005: 261–265
© DO-G, IfV, MPG 2005

Dienen die Zehensohlenballen von Singvögeln der Wärmeisolation oder der Lokomotion?

Fränzi Korner-Nievergelt & Bernd Leisler

Korner-Nievergelt, F. & B. Leisler 2005: What is the function of the toe pads in passerines, thermal isolation or locomotion? Vogelwarte 43: 261–265.

There exist two hypotheses of the evolutionary selection pressure which produced high toe pads in passerines: First, insulation of the foot soles in cold winter quarters, and second improved locomotion abilities in coniferous needles. In this study, we correlate the height of the proximal hind toe pad with the temperature in the winter quarter and the proportion of coniferous needles in the substrate for 88 passerine bird species belonging to 7 genera. Within 2 genera *(Carduelis, Carpodacus)* the temperature in the winter quarter is correlated with the height of the hind toe pad. In 3 genera *(Parus, Phylloscopus, Sitta)* the height of the hind toe pad is related to the substrate. Finally, in 2 genera *(Dendroica, Regulus)* both ecological factors are correlated with the height of the hind toe pad. The two ecological factors are not correlated with each other.

Both the temperature in the winter quarter and the proportion of coniferous needles in the substrate seem to play a role in the evolution of high toe pads in passerines. The degree to which each of the two ecological factors influenced the morphology of the hind toe pad seems to vary among the genera.

FK: oikostat, Biostatistische Analysen und Beratung , Ausserdorf, CH-6218 Ettiswil, e-Mail: fraenzi.korner@oikostat.ch;
BL: Max-Planck-Institut für Ornithologie, Vogelwarte Radolfzell, Schlossalllee 2, D-78315 Radolfzell, e-Mail: leisler@orn.mpg.de

1. Einleitung

Über die Funktion der Zehensohlenballen bei Singvögeln existieren in der Literatur zwei verschiedene Hypothesen. Blechschmidt (1929), Lennersted (1974, 1975a, b), Leisler & Thaler (1982), Korner-Nievergelt (2004) und Korner-Nievergelt & Leisler (2004) schliessen aus Zusammenhängen zwischen der Form und Ausprägung der Zehensohlenballen und dem Substrat (Mikrohabitat) bzw. der Fortbewegungsweise auf eine lokomotorische Funktion. Lennersted (1985) und Reichholf (2004) schreiben die Funktion der Zehensohlenballen der Wärmeisolation zu. Letztere begründen ihre Aussage mit der Beobachtung, dass einige wenige Vogelarten (Polarbirkenzeisig *Carduelis hornemanni* und Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*), die in gemässigten Breiten überwintern, im Vergleich zu nahe verwandten Arten, die in die Subtropen und Tropen ziehen, viel stärker ausgeprägte Zehensohlenballen besitzen. Das dicke Sohlenpolster soll die Vögel vor dem Kälteverlust beim Stehen auf kalter Unterlage schützen. Die durch die hohen Fußballen verbesserte Fortbewegung in Nadeln von Koniferen sei nach Reichholf (2004) sekundär zustande gekommen. In dieser Arbeit wird die Höhe des grossen Zehensohlenballens der Hinterzehe von 88 Singvogelarten aus 7 phylogenetischen Linien (Gattungen) verglichen und sowohl mit der Temperatur im Winterquartier als auch mit dem Anteil an Koniferennadeln im Substrat verglichen. Das Ziel ist es, den Zusammenhang jeder der beiden Faktoren, Temperatur im Überwinterungsgebiet und Substrat, mit der Ausprägung der Zehensohlenballen abzuschätzen. Damit können die beiden Hypothesen über die Funktion der Zehensohlenballen, Lokomotionshypothese und Wärmeisolationshypothese, überprüft und einander gegenüber gestellt werden.

2. Material und Methoden

Die 88 Singvogelarten wurden so ausgewählt, dass sie ein möglichst breites ökologisches Spektrum abdecken. Zuerst suchten wir weltweit nach Singvögeln, die in den äussersten Zweigen von Nadelbäumen Nahrung suchen (Nadelspezialisten). Dann wählten wir aus jeder Gattung weitere Vogelarten (Nicht-Nadelspezialisten) aus, so dass das gesamte ökologische Spektrum der betreffenden Gattung inklusive verschiedene Überwinterungsgebiete vertreten ist. Von diesen 88 Arten mass FK an durchschnittlich 7 Museumsbälgen (gesamt 656 Individuen) die Höhe des proximalen Hinterzehensohlenballens (Messmethode: Korner & Leisler 2004). Die Bälge wurden uns freundlich zur Verfügung gestellt von: British Museum of Natural History Tring, Museum Alexander Koenig Bonn, Museum für Naturkunde Berlin, Naturhistorisches Museum Bern, Naturhistorisches Museum Basel und Zoologisches Museum Zürich.

Die Gewichte wurden Dunning (1992) entnommen. Wenn vorhanden, nahmen wir das durchschnittliche Januargewicht.

Die Höhe des proximalen Hinterzehensohlenballens wurde für die Analyse auf die Körpergrösse korrigiert, indem sie durch die dritte Wurzel des Gewichtes geteilt wurde (Leisler & Winkler 1991).

Ökologisch wurden die Arten einerseits in Nadelspezialisten und Nicht-Nadelspezialisten eingeteilt, andererseits in

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tab. 1: Anzahl Arten pro Gattung je Substrattyp und Temperatur im Überwinterungsgebiet. Die Gattungen Dendroica und Parula sind genetisch nicht zu trennen (Lovette & Bermingham 2001), deshalb werden sie zusammen behandelt. – Number of species per genus and type of substrate as well as temperature in the winter quarter. The genera Dendroica and Parula are genetically not distinguishable (Lovette & Bermingham 2001). Therefore, they are lumped into one genus for the analysis in this study.

Gattung Genus	Nadelspezialist Needle specialist	Nicht-Nadelspezialist Non-needle specialist	Kaltes Wintergebiet Cold winter quarter	Warmes Wintergebiet Mild winter quarter
Carduelis	3	10	10	3
Carpodacus	1	8	7	2
Dendroica, Parula	7	11	2	16
Parus	7	8	13	2
Phylloscopus	4	14	2	16
Regulus	3	1	2	2
Sitta	3	8	6	5

Überwinterer in kalten Klimaten (gemässigte Breiten) und Überwinterer in warmen Klimaten (Tropen, Subtropen, Mittelmeergebiet). Wir konnten 28 Nadelspezialisten mit 60 Nicht-Nadelspezialisten und 42 Überwinterer in kalten Gebieten mit 46 Überwinterer in warmen Gebieten vergleichen (Tabelle 1).

Mit einem Chi-Test wurde getestet, ob die zwei ökologischen Faktoren miteinander korrelieren.

Der Einfluss der beiden ökologischen Faktoren, Substrat S und Temperatur im Überwinterungsgebiet T, auf die relative „Zehensohlenballenhöhe" (rZSH) wurde mit folgendem Modell ermittelt:

$$rZSH = a_0 + a_1 \bullet S + a_2 \bullet T + a_3 \bullet GAT$$

Der Faktor GAT (Gattung) wurde in das Modell hinein genommen, um für die Phylogenie zu korrigieren. Der Einfluss einzelner Faktoren im Modell wurde mittels F-Test ermittelt. Da die Interaktion S • T keinen Einfluss hatte, wurde sie im Schlussmodell weggelassen. Um die Modellannahmen zu überprüfen, betrachteten wir die Verteilung der Residuen. Die Analyse wurde im Statistikpakte R 2.0. durchgeführt (R Development Core Team 2004).

3. Ergebnisse

Die Faktoren Substrat und Temperatur im Überwinterungsgebiet sind nicht miteinander korreliert (Chi-Wert = 0.085, FG = 1, p = 0.77, Tab. 2).

Tab. 2: Verteilung der Arten auf die zwei ökologischen Faktoren Substrat und Temperatur im Überwinterungsgebiet (WG). – Distribution of the species among the two ecological factors substrate and temperature in the winter quarter (WQ).

	Warmes WG Mild WQ	Kaltes WG Cold WQ	Summe Sum
Nicht-Nadelspezialist Non-needle specialist	32	28	60
Nadelspezialist Needle specialist	14	14	28
Summe	**46**	**42**	**88**

Der Faktor Substrat hat einen signifikanten Einfluss auf die relative Höhe des Zehensohlenballens. Ein Zusammenhang mit der Temperatur im Überwinterungsquartier ist tendenziell vorhanden (Tab. 3). Beide Faktoren zusammen vermögen unter Berücksichtigung der Gattungszugehörigkeit 44% der Variabilität in der Zehensohlenballe zu erklären.

Die Zusammenhänge zwischen Substrat und Temperatur im Überwinterungsgebiet auf der einen Seite und Zehensohlenballenhöhe auf der anderen Seite sind innerhalb der Gattungen verschieden ausgeprägt (Abb. 1). Innerhalb *Carduelis* und *Carpodacus* korreliert die Temperatur im Überwinterungsgebiet stärker mit der Zehensohlenballenhöhe als das Substrat, hingegen ist dies bei *Phylloscopus, Sitta* und *Parus* umgekehrt. Innerhalb der *Dendroica* und *Regulus*-Arten korrelieren beide Faktoren stark mit der Höhe der Zehensohlenballe.

Tab. 3: Varianzanalyse des Modelles – Analysis of variance of the model $rZSH = a_0 + a_1 \bullet S + a_2 \bullet T + a_3 \bullet GAT$

rZSH: relative height of the toe pad, S: substrate, T: temperature, GAT: genus

Quelle	FG	SSQ	RSS	AIC	F-Wert	p
Intercept			0.17	-534.02		
S	1	0.01	0.18	-530.35	5.26	0.025
T	1	0.01	0.17	-532.24	3.47	0.066
GAT	6	0.07	0.24	-513.64	5.86	< 0.001

Gesamttest des Modelles:
Multiples R-S^2: 0.4895, korrigiertes R^2 = 0.44
F-Wert = 9.468, FG = 8 und 79, p < 0.001

Die Interaktion S x T wurde mit p = 0.51 nicht signifikant und deshalb aus dem Modell weggelassen. – The interaction S x T was not significant (p = 0.51) and, therefore, omitted from the model.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

4. Diskussion

Die Tatsache, dass die zwei ökologischen Faktoren Substrat und Temperatur im Überwinterungsgebiet nicht miteinander korrelieren, bedeutet, dass die gefundenen Einflüsse beider Faktoren auf die Zehensohlenballenhöhe unabhängig voneinander vorhanden sind.

Unsere Daten unterstützen sowohl die Lokomotionshypothese als auch die Wärmeisolationshypothese. Beide Faktoren spielen in der Evolution von hohen Zehensohlenballen eine Rolle, wobei die Wichtigkeit der einzelnen Faktoren je nach taxonomischer Gruppe unterschiedlich sein kann.

Hohe Zehensohlenballen ermöglichen einerseits ein besseres Zugreifen bei der Fortbewegung in Koniferennadeln (Leisler & Thaler 1982; Korner-Nievergelt 2004), anderseits fungieren hohe Zehensohlenballen vermutlich als Isolationsschicht, um den Kälteverlust

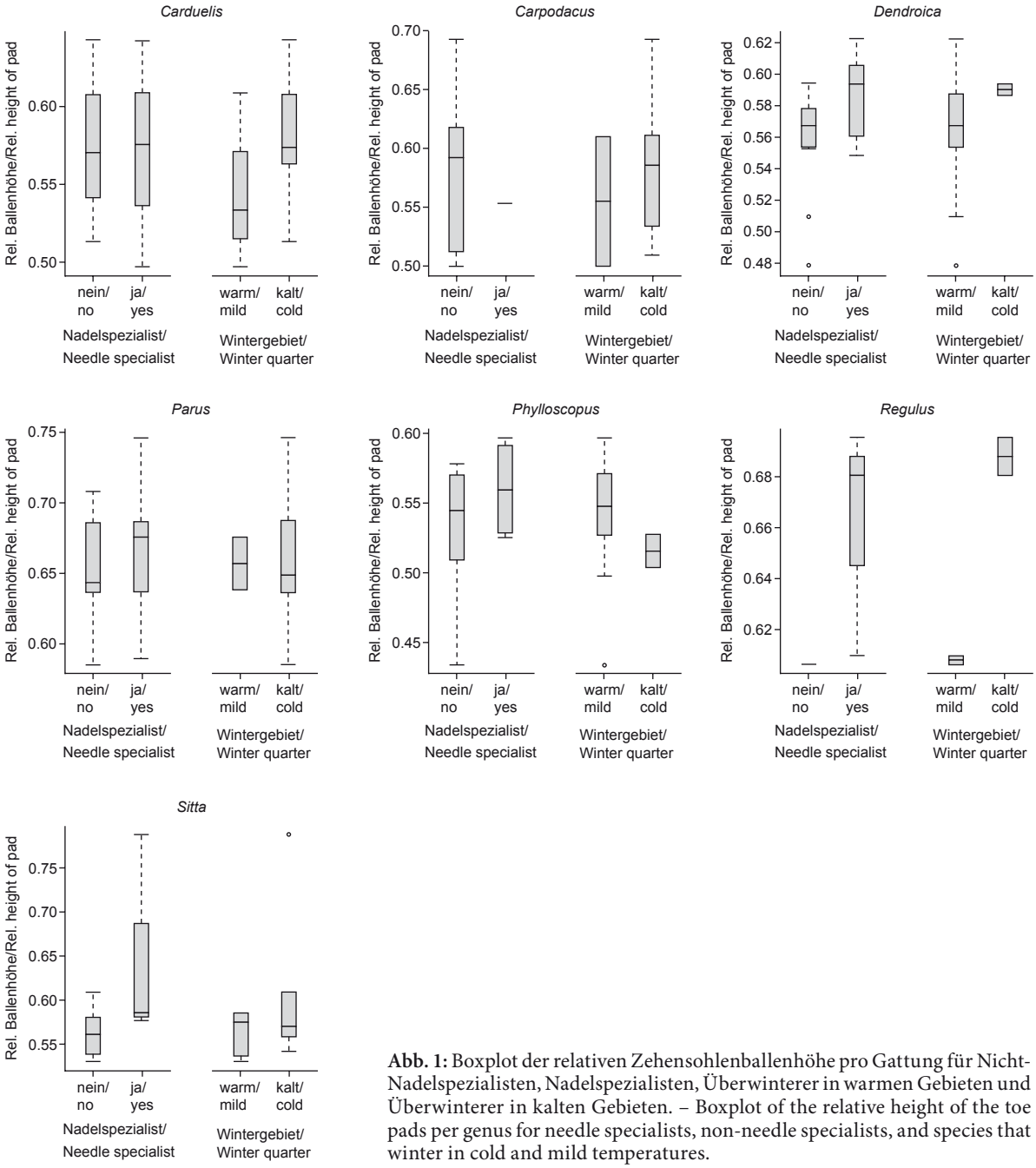

Abb. 1: Boxplot der relativen Zehensohlenballenhöhe pro Gattung für Nicht-Nadelspezialisten, Nadelspezialisten, Überwinterer in warmen Gebieten und Überwinterer in kalten Gebieten. – Boxplot of the relative height of the toe pads per genus for needle specialists, non-needle specialists, and species that winter in cold and mild temperatures.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

auf vereistem Substrat zu reduzieren (Lennersted 1985; Reichholf 2004).

Reichholf (2004) postuliert, dass die Notwendigkeit von kleinen Singvögeln, sich gegen Wärmeverlust zu schützen, der ursprüngliche Selektionsfaktor war, der die Zehensohlenballen von Singvögeln höher werden liess. Das verbesserte Zugreifen an Nadeln von Koniferen sei ein sekundärer Vorteil gewesen. Dem widerspricht die Tatsache, dass die zwei ökologischen Faktoren keinen Zusammenhang aufweisen und dass in 3 Gattungen *(Parus, Phylloscopus, Sitta)* nur das Substrat mit der Höhe des Zehensohlenballens korreliert, aber kein Zusammenhang zwischen Temperatur im Überwinterungsgebiet und Ausprägung des Zehensohlenballens besteht. Unsere Ergebnisse deuten eher darauf hin, dass beide Faktoren gleichzeitig, unabhängig voneinander eingewirkt haben.

Einige Untersuchungen über die lokomotorische Funktion der Zehensohlenballen bei Singvögeln fanden Zusammenhänge zwischen der Morpholgie der Zehensohlenballen und dem Fortbewegungsverhalten oder Substrat (Blechschmidt 1929; Lennersted 1974, 1975a, b; Korner-Nievergelt 2004; Korner-Nievergelt & Leisler 2004). In einem Vergleich von 37 Vogelarten aus 4 Gattungen *(Carduelis, Dendroica, Regulus, Parus)* fand Korner-Nievergelt (2004), dass Nadelbewohner und Vögel, die sich oft seitwärts an Zweigen halten, signifikant weniger, aber dafür größere Papillen besitzen als andere Vögel. Zehensohlenballen, die aus wenigen grossen Papillen aufgebaut sind, erscheinen gross und hervorstehend, während solche aus vielen kleinen Papillen der Zehensohle flach anliegen. Eine weitere Eigenschaft von grossen Papillen ist die starke Verzahnung zwischen der durchbluteten Dermis und der verhornten Epidermis. Eine solche Verzahnung trifft man dort an, wo die Haut starken mechanischen Belastungen ausgesetzt ist (Krättli 2001). Dies ist ein Hinweis auf eine mechanische Funktion der Zehensohlenballen. Filmaufnahmen von Erlenzeisigen *Carduelis spinus*, welche in Fichtennadeln klettern, zeigen, dass die Erlenzeisige beim seitwärts Hängen, einzelne Fichtennadeln zwischen Zehensohlenballen einklemmen (Korner-Nievergelt 2003). Weiter wird ersichtlich, dass die Füsse während der Fortbewegung relativ offen gehalten werden. Die Vögel verlassen sich darauf, dass die Zehensohlenballen zwischen die Nadeln greifen und Halt geben. Erlenzeisige brauchen die Zehensohlenballen für die Fortbewegung also effektiv.

Die wärmeisolatorische Funktion der Zehensohlenballen ist noch nicht gut untersucht. Die Wärmeisolationhypothese stützte sich bisher auf Beobachtungen an ein paar wenigen Arten (Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*, Reichholf 2004, Polarbirkenzeisig *Carduelis hornemanni*, Lennersted 1985). Mit dieser Arbeit ist die Hypothese breiter abgestützt. Bereits subtile morphologische Merkmale am Fuß, wie z.B. die Farbe des Tarsus, können grosse Effekte auf den Temperaturhaushalt im Vogelkörper ausüben (Burtt 1986). Deshalb ist es leicht vorstellbar, dass ein minimales Abheben durch erhöhte Zehensohlenballen vom kalten Substrat eine starke Verbesserung der Wärmeisolation mit sich bringt.

Die Frage, ob der primäre Selektionsfaktor das Substrat oder die Temperatur im Überwinterungsgebiet gewesen ist, lässt sich allenfalls mit vergleichenden Methoden beantworten, die unter Berücksichtigung molekulare Phylogenien ursprüngliche Merkmale berechnen können (zum Beispiel Pagel et al. 2004). Dazu fehlen aber zum heutigen Zeitpunkt Gensequenzen einiger in dieser Arbeit bearbeiteten Arten.

Die beiden ökologischen Faktoren, Substrat und Temperatur im Überwinterungsgebiet, spielen vermutlich in allen untersuchten Gattungen beide, unabhängig voneinander eine Rolle in der Evolution von hohen Zehensohlenballen. Je nach Gattung wird auf beide Faktoren reagiert *(Regulus, Dendroica*), stärker auf die Temperatur im Überwinterungsgebiet *(Carduelis, Carpodacus)* oder stärker auf das Substrat *(Phylloscopus, Sitta, Parus)*.

5. Zusammenfassung

Die Funktion der Zehensohlenballen bei Singvögeln wird einerseits der Lokomotion anderseits der Wärmeisolation zugeschrieben. In dieser Arbeit untersuchen wir die Beziehung zwischen Höhe des proximalen Zehensohlenballens der Hinterzehe von 88 Singvogelarten aus 7 Gattungen mit der Temperatur im Überwinterungsgebiet und dem Anteil an Koniferennadeln im Substrat, auf dem sich die Vögel während der Nahrungssuche fortbewegen. In 2 Gattungen *(Carduelis, Carpodacus)* korrelierte die Temperatur im Überwinterungsgebiet mit der Höhe des Zehensohlenballens. In 3 Gattungen *(Parus, Phylloscopus, Sitta)* zeigte das Substrat einen starken Zusammenhang mit der Zehensohlenballenhöhe. Und in 2 Gattungen *(Dendroica, Regulus)* korrelierten beide ökologischen Faktoren mit der Höhe des Zehensohlenballens. Die beiden ökologischen Faktoren sind nicht miteinander korreliert.

Sowohl die Temperatur im Überwinterungsgebiet als auch der Anteil an Koniferennadeln im Substrat scheinen einen evolutiven Einfluss auf die Ausbildung von hohen Zehensohlenballen auszuüben. Der Einfluss jeder der ökologischen Faktoren ist pro Gattung unterschiedlich ausgeprägt.

6. Literatur

Blechschmidt H 1929: Messende Untersuchungen über die Fußanpassungen der Baum- und Laufvögel. Gegenbaurs Morphol. Jahrb. 61: 517-547.

Burtt EH 1986: An analysis of physical, physiological, and optical aspects of avian coloration with emphasis on wood-warblers. Ornithol. Monographs 38: 37-57.

Dunning JB 1992: CRC Handbook of Avian Body Masses. CRC Press, London.

Korner-Nievergelt F 2003: Relations of Substrate Use and Morphology: Morphological Convergence in Conifer-dwelling

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Passerines (Passeriformes, Aves). Dissertation an der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät, Universität Zürich, Zürich.

Korner-Nievergelt F 2004: Correlation of foot sole morphology with locomotion behaviour and substrate use in four passerine genera. In: Elewa AMT (Hrsg.): Morphometrics, Applications in Biology and Paleontology. Springer-Verlag, Berlin: 175-196.

Korner-Nievergelt F & Leisler B 2004: Morphological convergence in conifer-dwelling passerines. J. Ornithol. 145: 245-255.

Krättli H 2001: Struktur und Funktion des Extremitäteninteguments bei einheimischen Mäuseartigen (Muridae, Rodentia). Mathematisch-naturwissenschaftliche Fakultät. Universität Zürich.

Leisler B & Thaler E 1982: Differences in morphology and foraging behaviour in the Goldcrest *Regulus regulus* and Firecrest *R. ignicapillus*. Ann. Zool. Fenn. 19: 277-284.

Leisler B & Winkler H 1991: Ergebnisse und Konzepte ökomorphologischer Untersuchungen an Vögeln. J. Ornithol. 132(4): 373-425.

Lennersted I 1974: Pads and papillae on the feet of nine passerine species. Ornis Scand. 5: 103-111.

Lennersted I 1975a: A functional study of papillae and pads in the foot of passerines, parrots, and owls. Zool. Script. 4: 111-123.

Lennersted I 1975b: Pattern of pads and folds in the foot of European Oscines (Aves, Passeriformes). Zoologica Scripta 4: 101-109.

Lennersted I 1985: Foot papillae and pads. In: Campbell B & Lack E (Hrsg): A dictionary of birds. T & A Poyser, Calton. 1: 670.

Lovette IJ & Bermingham E 2001: Mitochondrial perspective on the phylogenetic relationships of the *Parula* wood-warblers. Auk 118(1): 211-215.

Pagel M, Meade A & Barker D 2004: Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. Syst. Biol. 53: 673-684.

R Development Core Team 2004: R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. http://www.R-project.org

Reichholf JH 2004: Funktion der Zehensohlenballen von Goldhähnchen *Regulus* sp. Ornithol. Mitt. 56(6/7): 184-187.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: 43_2005

Autor(en)/Author(s): Korner-Nievergelt Fränzi, Leisler Bernd

Artikel/Article: Dienen die Zehensohlenballen von Singvögeln der Wärmeisolation oder der Lokomotion? 261-265