©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ornithol. Anz. 43: 49-54

Brut- und Schlafplätze hinter Wasserfällen: Evolutionsbiologische Betrachtung des außergewöhnlichen Verhaltens der brasilianischen Rußsegler *Cypseloides senex*

Josef H. Reichholf

Breeding and Roosting behind Waterfalls: Evolutionary Aspects of the Exceptional Behaviour of the Brazilian Great Dusky Swift *Cypseloides senex*

Great Dusky Swifts, *Cypseloides (Aerornis) senex*, nest and roost behind waterfalls in subtropical and tropical South America. This exceptional behaviour may not be simply the result of a step by step approach to the falls from the sides but it could be interpreted differently according to the ecological conditions during the Pleistocene era when water discharge of the rivers there was much lower than at present and also more seasonal. Swifts by their very nature have a number of predispositions for the use of waterfalls and coping with increasing amounts of water pouring over the falls should not have posed too big a problem for them. A striking convergence is found in the Southeast Asian Swiftlets of the *Collocalia*-group with the Waterfall Swiftlet *Collocalia (Hydrochous) gigas*, to which the evolutionary model presented here for the Great Dusky Swift is applicable likewise.

Prof. Dr. Josef H. Reichholf, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-81247 München; e-mail: Reichholf.Ornithologie@zsm.mwn.de

Einleitung

Der Ruß- oder Greisensegler *Cypseloides (= Aerornis) senex* kommt von Zentralbrasilien (Staaten Amazonas, Mato Grosso und Pará) bis Südbrasilien, Ostparaguay und zur nördlichsten Provinz Argentiniens, Misiones, in einem breiten Streifen vor. Er brütet und nächtigt in diesem Gebiet ausschließlich an felsigen Steilwänden hinter Wasserfällen und ist anscheinend auf solche Brutplätze spezialisiert. Zur Nahrungssuche hoch über den Wäldern werden die Wasserfälle frühmorgens verlassen und abends wieder aufgesucht (Chantler & Driessens 1995, Reichholf 1977, Sick 1993). Es gehört sicherlich zu den merkwürdigsten Eindrücken, unvorbereitet zu erleben wie abends an einem Wasserfall plötzlich ein Schwarm mauerseglerartig-schwarzer Vögel von irgendwo her auftaucht, über der Gischt herumwirbelt und plötzlich anfängt, sich Vogel um Vogel wie in selbstmörderischer Absicht in die Fälle zu stürzen. Hunderte können auf diese Weise in wenigen Minuten eintauchen und verschwinden. Am nächsten Morgen »schießen« sie daraus wieder hervor und fliegen, ohne erkennbar vom Wasser beeinträchtigt zu sein, über die Baumwipfel davon.

Sogar an so riesigen Wasserfällen, wie denen des Iguaçú zwischen Brasilien und Argentinien, lässt sich dies beobachten (Reichholf 1977). Soweit bekannt, brüten die Rußsegler in ihrem gesamten Areal nur hinter Wasserfällen. Wegen ausgeprägten morphologischen Unterschieden gegenüber der artenreichen Gattung *Cypseloides* wird dieser Segler davon abgegrenzt und gegenwärtig zumeist in eine eigene , nur diese eine Art umfassende (»monotypische«) Gattung *Aerornis* gestellt.

Zum Brutablauf hinter den Wasserfällen gibt es anscheinend kaum nähere Untersuchungen

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

(Sick 1993), doch kann die erste selbständige Aktivität der flügge gewordenen Jungvögeln zwangsläufig nur darin bestehen, durch die »Wasservorhänge« hindurch zu fliegen. Ist schon die Wahl des Schlafplatzes hinter Wasserfällen extrem genug, so müssen die mit dem Brüten an solchen Stellen verbundenen Herausforderungen für die Jungen wohl als noch extremer angesehen werden. Hieraus ergibt sich die Frage, wie die Rußsegler zu diesem Verhalten gekommen sind. Erlernt kann es nicht sein, denn sonst würde es auch mehr oder minder starke Abweichungen davon geben.

Biologische Kurzcharakteristik des Rußseglers

Der englischsprachige Name »Great Dusky Swift« kennzeichnet die Art in groben Zügen: Es handelt sich um einen ziemlich großen, mit einer Länge von 18 cm den Mauersegler *Apus apus* ein wenig übertreffenden, matt dunkelbraunen Segler. Er ist am Kopf blass bis weißlich, daher sein anderer deutscher Name »Greisensegler«. Die Flügel weisen eine für Segler mittlere Breite auf. Im Flug wirkt der Rußsegler flattrig und weniger elegant als die meisten anderen seiner Familie. Das liegt am dickeren Körper und den verhältnismäßig kürzeren Flügeln. Wahrscheinlich ist auch die normale Fluggeschwindigkeit deutlich geringer als bei anderen Seglern; diesen Eindruck vermittelt sein Flug. Die Geschlechter sehen gleich aus und auch für die Jungvögel werden keine deutlichen Unterschiede zu den Adulten festgestellt (Chantler & Driessens 1995).

Die Rußsegler halten stets in Schwärmen zusammen. Sie nisten offenbar ausnahmslos an den Felsen hinter Wasserfällen, sofern sich Höhlungen ausgebildet haben, und zum Teil direkt hinter den abstürzenden Wassermassen. Die Jungen entwickeln ein dichtes graues Halbdunen-Gefieder, das als Wärmeschutz gegen die feuchtkühle Umgebung angesehen wird (Sick 1993), aber auch bei anderen *Cypseloides*-Arten vorkommt. An und hinter den Wasserfällen befinden sich außerhalb der Brutzeit auch die Schlafplätze dieser Segler. Wo Rußsegler vorkommen, sind die Wasserfälle in der örtlichen brasilianischen Bevölkerung als »Wasserfälle der Schwalben« (Cachoeiras das andorinhas) bekannt.

Die Brutbiologie des näher verwandten Rothalsseglers *Cypseloides rutilus* untersuchte Snow (1962) auf der Insel Trinidad vor der Nordostküste Südamerikas. Diese Segler nisten in schmalen feuchten Bachschluchten **neben** kleinen Wasserfällen unter überhängenden Felsen. Er fand auch je ein Nest unter einer Brücke und in einer Höhle am Meer. Der Rothalssegler ist somit weniger eng mit Wasserfällen verbunden als der Rußsegler. Mit 13 cm Körperlänge ist *C. rutilus* auch erheblich kleiner. Dennoch dauert das Brutgeschäft lange: Die nur zwei Eier pro Gelege werden gut drei Wochen lang bebrütet und die Jungen brauchen etwa 40 Tage bis sie flügge geworden sind. Snow (1962) hält dies für eine Folge des Nistens an so feuchtkühlen Stellen, wie auch die Entwicklung eines pelzartig-dicken Dunengefieders bei den Jungen. Doch mit einem Bruterfolg von durchschnittlich 1,6 Jungen pro Paar und Jahr (zwei Bruten pro Jahr mit etwa 63 % Erfolg pro Brutversuch) kommt im Hinblick auf die hohe Lebenserwartung der adulten Segler (<20 % Sterblichkeit/Jahr) ein gutes Resultat zustande. Für den ähnlich lebenden, größeren Rußsegler gibt aber Sick (1993) keine näheren Angaben zur Brutbiologie – außer dem Hinweis, dass Nester mitunter dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt seien.

Brüten hinter Wasserfällen

Die Segler (Apodidae) lassen sich ganz allgemein durch die Wahl besonderer, schwer zugänglicher Nistplätze kennzeichnen (Lack 1956). Mit ihren kurzen, schwachen Beinen, die zwar zum Hängen, kaum aber zum Gehen oder gar zum Laufen taugen, und mit ihrer Spezialisierung auf »Luftplankton« als Nahrung, dessen Nutzung einen besonders breiten und kurzen Schnabel voraussetzt, können sie sich so gut wie überhaupt nicht verteidigen. Feinden entziehen sie sich in hinreichendem Umfang mit ihrer Schnelligkeit im Flug. Nistplatz und Nestverluste bilden ihre Schwachstelle und tatsächlich fallen diese nach Snow (1962) mit 63 % auch nicht gerade gering aus. Doch wenn man berücksichtigt, dass Bachschluchten in tropischem Regenklima plötzlich starke Fluten bringen können, liegen die Jungenverluste mit 0,9/Paar und Jahr beim Rothalssegler gar nicht so schlecht. Doppelt so viele Jungsegler fliegen im Durchschnitt erfolgreich aus, obwohl die gesamte Brutzeit mehr als 60 Tage am Stück und somit vier Monate des Jahres bei zwei Bruten umfasst. So lange muss die Bachschlucht

 ©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

am Wasserfall mindestens Sicherheit bieten. Wie konnten die Segler »darauf kommen«, dass es nicht nur an den Wasserfällen, sondern auch dahinter ziemlich sicher ist zu nächtigen und zu brüten?

Zwei Möglichkeiten kommen in Betracht: Es kann sich um eine **Anpassung** brutbiologischer Art handeln, die den Fortpflanzungserfolg nach und nach steigerte und somit einer entsprechenden Begünstigung durch **natürliche Selektion** unterlag. Oder die Nutzung von Wasserfällen gehört einfach zur Bandbreite der Möglichkeiten, wie sie etwa beim Rothalssegler zum Ausdruck kommen, was **selektionsneutral** wäre.

Für eine spezielle Anpassung der Rußsegler spricht das Nächtigen hinter den Wasserfällen. Dass manche dabei mitunter von den abstürzenden Wassermassen, vor allem bei starker Wasserführung, ein gutes Stück mitgerissen werden, wie Sick (1993) das ausführt, aber dennoch daraus wieder erfolgreich »auftauchen« und davon fliegen, kann schwerlich individuellem Lernen der Segler zugeschrieben werden.* Flügge Nestjungen haben ohnehin keine Möglichkeit, das Durchfliegen durch Wasser zu lernen – und Jungsegler brauchen das Fliegen auch nicht üben, wie die Befunde an Mauerseglern gezeigt haben. Deren Junge können es, wenn die Zeit gekommen ist, ohne vorher die Flügel bewegt und trainiert zu haben. Beim Rußsegler kann es beim ersten Durchfliegen der Wasservorhänge keine Verluste, die selektive Bedeutung erlangen, gegeben haben, sonst würde eine entsprechende »Gegenselektion« eingetreten sein. Aus diesen Gründen lässt sich auch ohne genauere Kenntnis von Bruterfolg und -verlusten folgern, dass es sich bei der Wahl von Wasserfällen als Brut- und Schlafplätze beim Rußsegler um eine echte Anpassung handelt und nicht bloß um die allmähliche Nutzung eines Extrembereichs von Möglichkeiten, wie sie sich in der Brutplatzwahl beim Rothalssegler zeigen. Was erneut und verstärkt die Frage nach dem Ursprung dieses Verhaltens aufwirft.

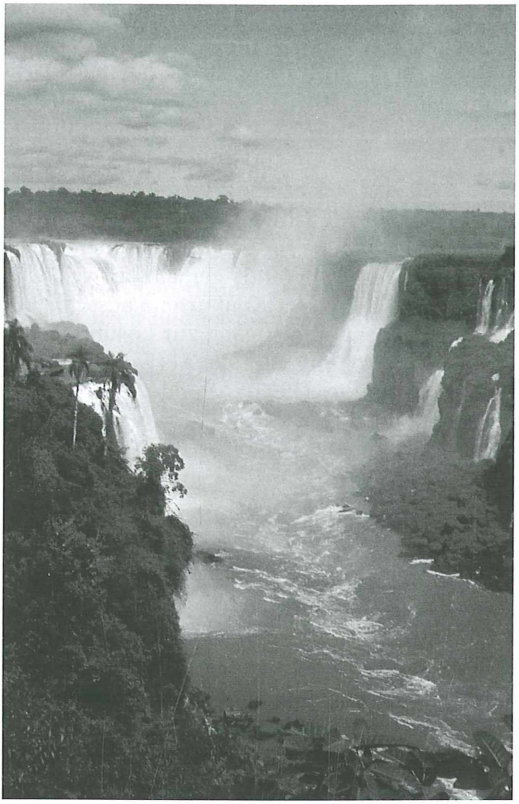

Abb. 1. Hinter diesen abstürzenden Wassermassen der Iguacu-Fälle zwischen Brasilien und Argentinien nisten und nächtigen die Rußsegler *Cypseloides (Aerornis) senex* zu Hunderten. – *Behind these pouring waters of the Iguazú-Falls between Brazil and Argentine Great Dusky Swifts Cypseloides (Aerornis) senex nest and roost by the hundreds.* – Foto: J. H. Reichholf.

Evolution des Wasserfall-Brütens

Es mag einfach – und daher auch verführerisch – erscheinen, das Verhalten der Rußsegler vom Rothalssegler ausgehend als allmähliches Vordringen in den Wandbereich hinter den Fällen zu erklären. Die Rothalssegler sind ja schon nahe genug daran! Wenn dem so (gewesen) wäre, warum zogen dann diese nicht auch mit in die größere Sicherheit hinter den Wasservorhängen? Sogar ohne Steigerung des Bruterfolgs hätten sie im Laufe der Zeiten darauf kommen können. Denn was für die eine Art »gut« ist, kann schwerlich und automatisch für die andere, ansonsten so nahe stehende »schlecht« oder bedeutungslos sein. Daher bringt das scheinbar passende Binde-

* Günther Ziesler fotografierte die Rußsegler an den Iguaçú-Fällen. Höchst eindrucksvolle Fotos davon sind im »Handbook of the Birds of the World« (Bd. 5, S. 396 und 397, Lynx Eds. Barcelona 1999) enthalten. Sie entstanden bei Niedrigwasserführung des Iguaçú.

© Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

glied, der Rothalssegler, keine Lösung für den Rußsegler, sondern eher noch größere Schwierigkeiten, fällt doch die Bandbreite der Nistplatzwahl beim Rothalssegler weit (Snow 1962), beim Rußsegler aber sehr eng (Sick 1993) aus. Da letzterer aber größer und kräftiger als ersterer ist, trifft auch das sonst häufig vorgebrachte Argument nicht zu, der Schwächere sei eben gezwungen gewesen sich zu spezialisieren. Zudem kommen beide Arten nirgends gemeinsam vor, was eine direkte (Nistplatz)Konkurrenz ausschließt.

Ein ganz anderer Zugang zur Lösung dieser Problematik kommt über die Verwertung eines Hinweises von Sick (1993) zustande, nämlich dass die Segler im allgemeinen in der Regenzeit brüten, weil dann das Insektenangebot am größten sei. Im Fall der Untersuchungen von Snow (1962) auf Trinidad erstreckte sich die Brutzeit der Rothalssegler über praktisch das ganze Nordsommer-Halbjahr von Mai bis Oktober.

Das Verbreitungsgebiet des Rußseglers liegt aber im Savannengürtel (Cerrado) am Rand des Regenwaldbereiches, wo es ausgeprägte jahreszeitliche Unterschiede in den Niederschlagsmengen gibt. In der Regenzeit schwellen die Flüsse stark an und führen wochen- bis monatelang Hochwasser. Während der Trockenzeit bei viel geringerer Wasserführung sollten die Felswände der Wasserfälle somit eigentlich günstigere Verhältnisse für das Brüten der Segler bieten. Doch das ist eben, was Sick (1993) betont, die insektenarme Zeit. Für die Rußsegler ergibt sich hieraus ein Dilemma: Sollten sie die für die Ernährung der Jungen schlechtere, zum Brüten aber bessere Zeit wählen – oder umgekehrt? Das Ergebnis ist klar. Sie haben die Regenzeit vorgezogen und sich zum Brüten hinter den Wasserwänden hin entwickelt – was bedeutet, dass die Trockenzeit ein sehr massiver Engpass für ihre Ernährung ist oder gewesen sein muss!

Darin steckt der entscheidende Punkt. Als Art existiert der Rußsegler nicht erst seit kurzem. Das geht schon aus seiner Einstufung als monotypischer Vertreter einer eigenen Gattung *Aerornis* hervor, die sich morphologisch deutlich genug von den anderen *Cypseloides*-Arten unterscheidet. Die Rußsegler müssen sich vor entsprechend langer Zeit schon von diesen abgespalten und differenziert haben. Auch ohne molekulargenetische Vergleichsdaten darf mit hoher Sicherheit angenommen werden, dass eine Differenzierung, die bei einer Ordnung der Nicht-Singvögel das Niveau der Gattung (fast) erreicht hat, zumindest weit bis ins frühe Eiszeitalter (Pleistozän) zurück reichen sollte oder gar bis ins späte Tertiär. Somit sind nicht allein die heutigen Lebensbedingungen entscheidend, sondern auch – und das ganz besonders – die Verhältnisse während des Pleistozäns. Haffer (1993) hat gezeigt, dass während des Eiszeitalters im tropischen Südamerika tiefgreifende landschaftsökologische Veränderungen im selben Rhythmus von Zehntausenden und Hunderttausenden von Jahren aufgetreten sind wie bei den Eisvorstößen und Zwischeneiszeiten auf der Nordhemisphäre. Und zwar als Wechsel zwischen Feuchtzeiten und Trockenphasen. Während der Vereisungsphasen war der Meeresspiegel um bis zu 120 m abgesunken, was in den Tropen, speziell auch in Amazonien und seinen Randbereichen, zu sehr starker Minderung der Niederschläge und massiven Schrumpfungen der Regenwälder geführt hatte. Die Regenwälder wurden inselartig auf Restvorkommen beschränkt, zwischen denen sich Trockenwälder und Savannen erstreckten. Als während der Warmzeiten Niederschläge und Meeresspiegel anstiegen, breiteten sich auch die Wälder wieder aus.

In diese pleistozäne Dynamik eingebunden sind nun auch die Segler mit ihrem Brüten hinter Wasserfällen zu betrachten. Während der Zehntausende von Jahren dauernden Trockenphasen musste die Wasserführung der Flüsse stark abgenommen haben. Wo heute »dicke« Wassermassen über die Fälle tosen, verblieben in jenen Zeiten auch während der »Regenzeiten« nur vergleichsweise dünne Wasservorhänge. Die flächenmäßige Schrumpfung der Regenwälder mit ihrem Luftplankton erzwang immer weitere Flugstrecken für die Segler, da die Wasserfälle ihre Positionen nicht veränderten. Größere Körpermasse vergrößert die Reichweite pro Tag im Flug. Rußsegler übertreffen wahrscheinlich mit ihren 18 cm Länge auch unseren Mauersegler etwas an Gewicht; die verwandten *Cypseloides*-Arten jedoch sicher ganz erheblich, sind sie doch um etwa ein Drittel größer als diese. Das würde ganz grob geschätzt auf den Rothalssegler bezogen etwa eine Gewichtsverdopplung bedeuten. Das größere Gewicht erleichtert das Überbrücken nahrungsarmer Perioden, in denen unter den Bedingungen innertropischer Klimaverhältnisse eine Stoffwechselabsenkung bis zum Starrezustand (Torpor) nicht in Frage kommt. Doch feucht-kühle Umwelt an Wasserfällen kann einer möglichen Stoffwechselreduktion während der 12-stündigen Tropennacht durchaus zuträglich sein. Unse-

 ©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

re Mauersegler machen es ähnlich, wenn sie bei zu kalter Sommerwitterung in Torpor verfallen. Auch jagen sie bevorzugt vor Regenfronten, weil diese das Schlüpfen der Kleininsekten aus den Gewässern auslösen (Reichholf 2003). Flüge durch Sturzbäche von Regen, wie sie in den Tropen noch stärker als in außertropischen Breiten bei Gewitterschauern auftreten, stellen für die Segler somit gar nichts so Besonderes dar. Die nahrungsarme Trockenzeit ist für sie weit problematischer, sind sie doch als Dauerflieger mit höchsten energetischen Leistungsstufen im vorwärts gerichteten Kraftflug auf ein gutes Angebot an Kleininsekten in der Luft angewiesen.

Zurückversetzt in die Jahrzehntausende der niederschlagsarmen Zeiten während des Pleistozäns bedeutet dies, dass damals dort, wo heute wasserreiche Flüsse zu den Regenzeiten über die Fälle rauschen, nur relativ dünne »Wasserwände« fielen. Für die Segler sollten diese überhaupt keine Schwierigkeiten geboten haben, müssten solche Wasservorhänge doch auch recht durchsichtig gewesen sein, wie etwa gegenwärtig an amazonischen Klarwasserflüssen. Wegen ihres Bedarfs an Kleininsekten mussten die Rußsegler jedoch zum Nisten erst recht die in den Trockenphasen schwächer ausgebildeten Regenzeiten nutzen. An den geologisch vorgegebenen Wasserfällen wurden dann in den darauf folgenden Warmzeiten, wie auch in unserer gegenwärtigen postglazialen Warmzeit, dem Holozän, die Wassermengen immer größer.

So betrachtet, sollten die Vorfahren der heutigen Rußsegler nicht erst mühsam nach und nach von den offenen Seiten her hinter die Wasserfälle vorgedrungen sein. Die Ränder sind stets mehr oder weniger dicht bewachsen und damit weit weniger höhlenartig ausgebildet als die Felsnischen hinter dem abstürzenden Wasser. Die Seiten wären wohl vielfach auch (zu) offen und zu gut einsehbar oder erreichbar gewesen – für Feinde aus der Luft zumindest!

Vielmehr konnten sie im Schwarm direkt, wie gegenwärtig, durch die Wasserfälle hindurch fliegen, die Wände dahinter erreichen und besiedeln, so diese geeignete, genügend trockene Nischen aufwiesen. Schwach fließende Fälle eignen sich natürlich besser dazu als solche mit großen Wassermassen.

Mehr noch: Bei einem brutbiologisch vorgegebenen Gesamtbudget an Zeit für Nestbau, Eiablage, Brüten und Aufzucht der Jungen von rund (oder gut)zwei Monaten sollte ein Beginn der Brutzeit zu Anfang der Regenzeit gerade gepasst haben, dass später, wenn die Jungen so weit waren, ihr Ausfliegen wieder in eine Phase geringer Wasserführung hinein kam; die Zeitverzögerung des Abflusses nach Ende der Regenzeit mit eingerechnet. Unvermeidlich auftretende Verluste, verursacht von Fluktuationen der Witterung, hätten dabei die Gewinne an Sicherheit für die Nistplätze auszugleichen gehabt. Zu Zeiten, in denen die innertropische Regenzeit nur etwa 6 Wochen dauerte, passen Abflussregime und Brutzeit-Budget der Segler bestens zusammen. War das Verhalten, hinter Wasserfällen zu brüten und zu nächtigen, sodann einmal fixiert, durfte die Wasserführung zunehmen, sofern sie nur keine allzu starken Verluste verursachte, weil mehr Wasser die Sicherheit der Nistplätze erhöhte. Größere Wasserfälle ermöglichen zudem ein seitliches Ausweichen, wenn im Hauptfall zu viel Wasser kommt. Denn auch – und gerade auch – bei den großen Fällen gibt es breite Abschnitte mit dünnen Wasserbändern an den Seiten.

Die Rußsegler müssen somit nicht als »unter die Fälle gerutschte *Cypseloides*« angesehen werden, sondern im Einklang mit ihrer systematischen Sonderstellung als eigenständige Entwicklungsrichtung. Ihr Nächtigen hinter den Wasservorhängen stellte, so betrachtet, nicht den Anfang einer Entwicklung dar, die schließlich auch zum Brüten an so außergewöhnlicher Stelle führte, sondern dessen Folge. Segler, die beim Brüten und Versorgen der Jungen auf dem Nest hinter dem Wasser sitzen, brauchen keinen großen (Anpassungs)Schritt zu vollziehen, um außerhalb der Brutzeit an so sicherem Ort zu nächtigen.

Ein ganz anderer Segler in der Tropenwelt Südostasiens stimmt in konvergenter Entwicklung von Brutbiologie und Verhalten mit dem Rußsegler bis ins Detail überein. Es ist dies die Riesensalangane *Hydrochous gigas*. Diese im Englischen »Wasserfall-Segler« (Waterfall Swift) genannte Salangane hat sogar ähnliche Zwitscherrufe wie der südamerikanische Rußsegler und sie gilt mit 16 cm Körperlänge für Salanganen als »atypisch groß« (Chantler & Driessens 1995). Ihr Vorkommen wird als »mysteriös« bezeichnet und die Art gibt es inzwischen anscheinend nur noch auf Java. Ihre Brutbiologie lässt sich hinter den Wasserfällen »nicht untersuchen«, was auch als Hinweis darauf gewertet werden kann, wie sicher solche Brutplätze tatsächlich sind. Werden doch Salanganen-Nester in Südostasien als höchst

© Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

wertvolle »essbare Schwalbennester« aus den schwierigsten Höhlen und unter abenteuerlichsten Bedingungen eingeholt (Becking 1971, King 1986). Riesensalanganen schlafen auch hinter den Wasservorhängen und die Eigenständigkeit ihrer monotypischen Gattung *Hydrochous* gilt systematisch als ähnlich umstritten wie die von *Aerornis* – eine weitere Übereinstimmung, die auf einen ähnlichen zeitlichen Abstand in der Art- bzw. Gattungs-Differenzierung verweist. Tatsächlich gab es starke Rückgänge der Niederschläge in den Kaltzeiten des Pleistozäns, verbunden mit Absinken des Meeresspiegels, auch in der südostasiatischen Inselwelt. Dabei wurden viele der Inseln untereinander und mit dem jeweiligen asiatischen oder australischen Festland verbunden (Morley 2000, Morley & Flenley 1987).

Die Riesensalangane unterlag somit in ihrer Entwicklung und Anpassung ganz ähnlichen äußeren Bedingungen wie der Rußsegler – mit praktisch dem gleichen Ergebnis, was die Anpassungen an die Wasserfälle betrifft. Beide Segler nutzen die »Pseudo-Höhlen« hinter den Wasservorhängen an sonst offenen Felswänden zum Nisten und zum Schlafen, obwohl sie nicht näher miteinander verwandt sind. Die massiven eiszeitlichen Klimaveränderungen liefern den Schlüssel zum Verständnis ihrer gleichartig konvergenten Anpassungen wie auch für die Artbildungprozesse selbst.

Dank. Für aufschlussreiche Hinweise und Ergänzungen danke ich Herrn Dr. Jürgen Haffer in kollegialer Verbundenheit.

Zusammenfassung

Rußsegler *Cypseloides senex* nisten im randtropischen und tropischen Südamerika an Felswänden hinter Wasserfällen und fliegen zum Nächtigen, auch außerhalb der Brutzeit, dorthin. Dieses außergewöhnliche Verhalten wird nicht als Ergebnis eines allmählichen Vordringens unter die Wasservorhänge von den Seiten her betrachtet, sondern im Zusammenhang mit den stark veränderten Wasserführungsverhältnissen während des Eiszeitalters (Pleistozän) interpretiert. In den Kaltphasen (»Eiszeiten«) führten die Flüsse viel weniger und jahreszeitlich erheblich eingeschränkter Wasser als in den niederschlagsreichen Warmphasen der Zwischeneiszeiten. Segler bringen eine Reihe von Eigenschaften und Fähigkeiten mit, die es ihnen erlauben »Wasservorhänge« zu durchfliegen und den Raum dahinter zu nutzen. Der südamerikanische Rußsegler spezialisierte sich darauf. Doch in ganz ähnlicher, konvergenter Entwicklung kam eine solche Lebensweise auch bei der südostasiatischen Riesensalangane *Hydrochous gigas* zustande. Die hier vorgelegte, evolutionsbiologische Interpretation lässt sich auf sie in gleicher Weise anwenden.

Literatur

Becking, J. H. (1971): The breeding of *Collocalia gigas*. Ibis 113: 330-334.

Chantler, P. & G. Driessens (1995): Swifts. A Guide to the Swifts and Treeswifts of the World. Pica Press, Mountfield.

Haffer, J. (1993): Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. Biogeographica 69: 15-45.

King, B. (1987): The Waterfall Swift *Hydrochous gigas*. Bull. Brit. Ornithol. Club 107: 36-37.

Lack, D. (1965): A review of the genera and nesting habits of swifts. Auk 73: 1-32.

Morley, R. J. (2000): Origin and evolution of tropical rain forests. Wiley, New York.

Morley, R. J. & J. R. Flenley (1987): Late Cainozoic vegetational and environmental changes in the Malay Archipelago. In: T. C. Whitmore (ed.) Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago. Oxford Monogr. Biogeography 4. Oxford.

Reichholf, J. H. (1977): Schornsteine und Wasserfälle als Schlafplätze von Seglern in Südbrasilien. Verh. Ornithol. Ges. Bayern 23: 83-88.

(2003): Mauersegler *Apus apus* und Wasserqualität. Ornithol. Mitt. 55: 84-89.

Sick, H. (1993): Birds in Brazil. A Natural History. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

Snow, D. W. (1962): Notes on the Biology of Some Trinidad Swifts. Zoologica (N.Y.) 47: 129-139.

Eingereicht am 21. Februar 2003
Angenommen am 4. August 2003

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ornithologischer Anzeiger

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: 43_1

Autor(en)/Author(s): Reichholf Josef

Artikel/Article: Brut- und Schlafplätze hinter Wasserfällen: Evolutionsbiologische Betrachtung des außergewöhnlichen Verhaltens der brasilianischen Rußsegler Cypseloides senex 49-54