BIBLIOTECA RESERVA

HANDBUCH DER ZOOLOGIE

EINE NATURGESCHICHTE DER STÄMME DES TIERREICHES

GEGRÜNDET VON

Dr. WILLY KÜKENTHAL

GEHEIMEM REGIERUNGSRAT
WEILAND O. Ö. PROF. AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

UNTER MITARBEIT
ZAHLREICHER FACHGELEHRTER

HERAUSGEGEBEN VON

Dr. THILO KRUMBACH

SIEBENTER BAND

Sauropsida: Allgemeines · Reptilia · Aves

Bearbeitet von
Prof. Dr. Thilo Krumbach in Berlin,
Dr. Erwin Stresemann in Berlin und Prof. Dr. Franz Werner in Wien

ZWEITE HALFTE
ERSTE LIEFERUNG

Bogen 1 bis 7

Ausgegeben am 22. April 1927

MUSEO DE LA PLATA

BERLIN UND LEIPZIG 1927
WALTER DE GRUYTER & CO.
VORMALS G. J. GÖSCHEN'SCHE VERLAGSHANDLUNG - J. GUTTENTAG, VERLAGS-BUCHHANDLUNG - GEORG REIMER - KARL J. TRÜBNER - VEIT & COMP.

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
BIBLIOTECA
Inventario nº. 23.183 Top. 592.1 K7 7-2 1
Fecha de ingreso .....
Compra Handbuch der Zoologie
Librería ..... Precio .....

BIBLIOTECA
592.1
K7
7-2
1

Bisher sind erschienen:

ERSTER BAND

Protozoa ∽ Porifera ∽ Coelenterata ∽ Mesozoa

Bearbeitet von Dr. Hjalmar Broch in Oslo, Prof. Dr. Max Hartmann in Berlin, Prof. Dr. Ernst Hentschel in Hamburg, Privatdoz. Dr. Viktor Jollos in Berlin-Dahlem, † Prof. Dr. Willy Kükenthal in Berlin, Prof. Dr. Thilo Krumbach in Berlin, Frau Dr. Fanny Moser in Berlin, Prof. Dr. Ferdinand Pax in Breslau, Prof. Dr. Ludwig Rhumbler in Hannöverisch-Münden

1925. Quart. Mit 868 Figuren. XIV, 1060 Seiten.
Geheftet Rm. 65.—, in Halbleder geb. Rm. 75.—

DRITTER BAND

Tardigrada ∽ Pentastomida ∽ Myzostomida
Arthropoda: Allgemeines ∽ Crustacea ∽ Arachnoidea

Bearbeitet von Prof. Dr. Heinrich Balß in München, Prof. Dr. Vinzenz Brehm in Eger, Dr. Hjalmar Broch in Oslo, Dr. P. A. Chappuis in Basel, Prof. Dr. Ulrich Gerhardt in Halle a. S., Hofrat Dr. phil. h. c. Anton Handlirsch in Wien, Prof. Dr. Richard Heymons in Berlin, Prof. Dr. Thilo Krumbach in Berlin, Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. O. W. Müller in Greifswald, Prof. Dr. Johannes Reibisch in Kiel, Prof. Dr. Ferdinand Richters in Frankfurt a. M., Prof. Dr. Rudolf v. Stummer-Traunfels in Graz, Prof. Dr. Johannes Thiele in Berlin, Prof. Dr. Erich Wagler in Langenargen am Bodensee, Prof. Dr. Carl Zimmer in Berlin

1. Lieferung: Bogen 1— 8 (S. 1—128). 1926. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 9—17 (S. 129—272). 1926. Subskriptionspreis Rm. 15.—
3. Lieferung: Bogen 18—24 (S. 273—384). 1927. Subskriptionspreis Rm. 12.—

VIERTER BAND

Progoneata ∽ Chilopoda ∽ Insecta

Bearbeitet von Dr. Carl Grafen Attems in Wien, Hofrat Dr. phil. h. c. Anton Handlirsch in Wien und Privatdozenten Dr. Josef Meixner in Graz.

1. Lieferung: Bogen 1—8 (S. 1—128). 1926. Subskriptionspreis Rm. 13.—
2. Lieferung: Bogen 9—15 (S. 129—240). 1926. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 16—22 (S. 241—352). 1926. Subskriptionspreis Rm. 12.—
4. Lieferung: Bogen 23—28 (S. 353—448). 1926. Subskriptionspreis Rm. 10.—
5. Lieferung: Bogen 29—36 (S. 449—576). 1927. Subskriptionspreis Rm. 13.—

FÜNFTER BAND

Solenogastres ∽ Mollusca ∽ Echinodermata ∽ Tunicata

Bearbeitet von Dr. Johan Huus in Bergen, Prof. Dr. J. E. W. Ihle in Amsterdam, Prof. Dr. Hans Lohmann in Hamburg, Prof. Dr. Günther Neumann in Dresden, Prof. Dr. August Reichensperger in Freiburg i. d. Schw. und Prof. Dr. Johannes Thiele in Berlin

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1925. Subskriptionspreis Rm. 10.—
2. Lieferung: Bogen 7—11 (S. 97—176). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.40
3. Lieferung: Bogen 12—16 (S. 177—256). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.—

INV. 23.183

BIBLIOTECA RESERVA -2 NOV 1927

METAZOA

(PARAZOA + EUMETAZOA)

PLEROMATA + COELENTERIA * COELENTERATA + ECTEROCOELIA + ENTEROCOELIA * PROTOSTOMIA (= GASTRAEADA + NEOPROCTA) + DEUTEROSTOMIA (= MESENCHYMATA + COELOMATA) * MODIFIZIERTE GASTRULATIERE + MODIFIZIERTE TROCHOPHORATIERE + MODIFIZIERTE CHORDATIERE * AMORPHA + RADIATA + EUMORPHOZOA *

EUMETAZOA

(RADIATA + BILATERIA)

ENTEROCOELA + COELOMOCOELA * PROTAXONIA + HETERAXONIA

BILATERIA

(VERMES + ARTHROPODA + MOLLUSCA + ECHINODERMATA + CHORDATA)

HETERAXONIA * CENTROPLANA * BILATERATA * BILATERALIA HYPOGASTRICA + BILATERALIA PLEUROGASTRICA * SPHENOTA * ZEUGITA * ZYGOMORPHA * ZYGOPLEURA * DIPLEURA * PLEROCOELIA + ENTEROCOELIA * ECTEROCOELIA + ENTEROCOELIA * PROTOSTOMIA + DEUTEROSTOMIA * ZYGONEURA + DIPLEURIDIA + CHORDONIA * SCOLIGENA + AMBULACRALIA + CHORDONIA * COELOMOCOELA * COELOMATA

Siebenter Stamm der Eumetazoa
Fünfter Stamm der Bilateria
CHORDATA

(TUNICATA + ACRANIA + CRANIOTA)

Hatschek: **CHORDONIA** = TUNICATA + VERTEBRATA (ACRANIA + CRANIOTA) * Harmer: **CHORDATA** = HEMICHORDATA (ENTEROPNEUSTA + PTEROBRANCHIA + PHORONIDEA) + UROCHORDATA (TUNICATA) + CEPHALOCHORDATA (AMPHIOXUS) + CRANIATA * Grobben: **CHORDONIA** = TUNICATA + ACRANIA + VERTEBRATA * Goette: **CHORDATA** = TUNICATA + CEPHALOCHORDIA + VERTEBRATA * Bütschli: **CHORDATA** = TUNICATA (UROCHORDA) + VERTEBRATA * Schneider: **CHORDATA** = TELOCHORDATA (TUNICATA) + EUCHORDATA (HOMOMERIA, ACRANIA + VERTEBRATA, CRANIOTA) * Börner: **NEUROPORATA** = TUNICATA + ACRANIA + VERTEBRATA * Harms: MODIFIZIERTE CHORDATIERE, **NEUROPORATA** = SALPAE + ASCIDIAE (ALS REGULATIONSFORMEN) + ACRANIA + HEMICRANIOTA + CRANIOTA (ALS HALBSTABILE TIERE) + APPENDICULARIA (ALS STABILE TIERE) * Clark: **VERTEBRATOIDEA** = ACRANIATA + CRANIATA

Dritter Unterstamm der Chordata
CRANIOTA

(CYCLOSTOMATA + EUICHTHYES + AMPHIBIA + REPTILIA + AVES + MAMMALIA)

AVERTEBRATA + VERTEBRATA * PINNATA + DIGITATA * PINNATA + TETRAPODA * CYCLOSTOMATA + GNATHOSTOMATA * AGNATHOSTOMATA + GNATHOSTOMATA * ANAMNIOTA + AMNIOTA * ANALLANTOIDEA + ALLANTOIDEA * MONORHINA + AMPHIRINA * ICHTHYOPSIDA + SAUROPSIDA + MAMMALIA (DIDELPHIA + MONODELPHIA)

Fünfte Klasse der Craniota
Zweite und zugleich letzte Klasse der Sauropsida

(AVES = VÖGEL.)

Fünfte Klasse der Craniota

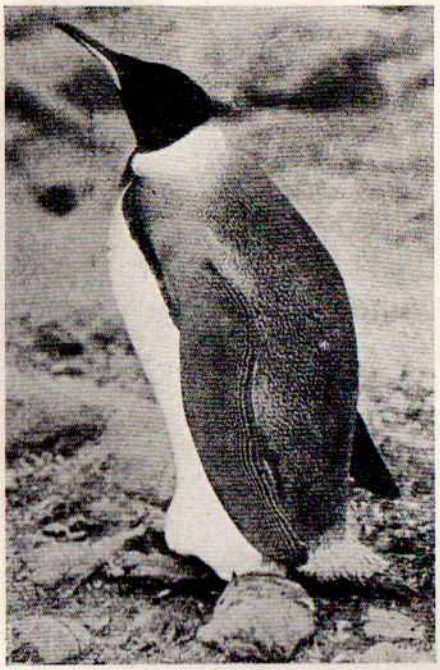
Zweite und zugleich letzte Klasse der Sauropsida

AVES = VÖGEL

(Von Erwin Stresemann in Berlin)

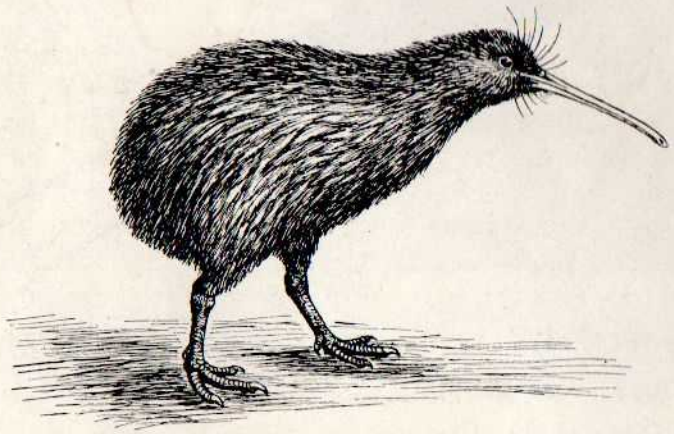
Figur 1. Steganopodes (Fregatidae). — *Fregata magnificens* Mathews *als Beispiel eines hochspezialisierten Segelfliegers.* Sehr stark gestrecktes Flügelskelett: Länge des Humerus 16 Dorsalwirbeleinheiten; sehr lange Ulna (Humerus: Ulna: Manus = 28:40:32); sehr lange Handschwingen und Steuerfedern. Füße kurz und schwach. Körperlänge 105 cm, Flügellänge 65 cm, Schwanzlänge 47 cm. Lebt an den tropischen Küsten Amerikas, wo er stoßtauchend Fische erbeutet. Geht zur Nachtruhe und zur Fortpflanzungszeit auf einsame Felsen, Büsche und Bäume. Wird oft über 100 geographische Meilen vom Lande entfernt angetroffen. (Nach G. Krause, 1908)

Figur 2. SPHENISCI. — *Aptenodytes patachonica* (Forster), *als Beispiel eines Vogels, der seine Flügel nur zur Fortbewegung im Wasser benutzt.* Humerus kurz (etwa 5 Dorsalwirbeleinheiten), Hand sehr lang Humerus : Ulna : Manus wie 31 : 23 : 45). Keine Schwungfedern. Schwanz dient zur Stütze des aufrecht getragenen Körpers. Länge 100 cm, Flügellänge 33 cm, Schwanzlänge 8 cm. Bewohnt die südliche kalte Zone. Eine der *Pinguin-Arten* dringt an der Westküste von Südamerika bis zum Äquator vor.



Der hier abgebildete Vogel bebrütet soeben ein Ei, das unten auf seinen Füßen ruht und im übrigen in eine Art Bruttasche des Bauches geschoben ist. Bei einem nahen Verwandten der abgebildeten Art, *Aptenodytes forsteri* Gray, findet das Brüten in der antarktischen Nacht, mithin bei sehr hoher Kälte (bis zu 41° C) statt. Am Brutgeschäft sind beide Geschlechter beteiligt.
Frißt Krebse, Fische, Mollusken.
(Nach Murphy, 1915)

Figur 2.



Figur 3. APTERYGES (Apterygidae). — *Apteryx australis* Shaw und Nodder, *als Beispiel eines hochspezialisierten Laufvogels.* Hintere Extremität sehr kräftig entwickelt, Flügel hochgradig verkümmert: Länge des Humerus 3,5 Dorsalwirbeleinheiten, Humerus der längste Abschnitt des Flügelskeletts (Humerus : Ulna : Manus wie 57:24:13). Keine Handschwingen, keine Steuerfedern. Von der Größe eines großen Haushuhnes. Auf Neu-Seeland, in waldigen Gebirgsgegenden. Lebt tagsüber in Erdlöchern oder hohlen Bäumen, geht nachts auf Nahrungssuche. Frißt Insecten und Würmer. (Nach einer Zeichnung von G. Keulemans)

Definition

Die Vögel sind Sauropsiden, welche sich von den Reptilien grundlegend unterscheiden

1. durch eine hohe und gleichbleibende Eigenwärme und gleichzeitig
2. durch den Besitz von Federn, welche die Haut überall da bedecken, wo der Schutz der Eigenwärme es erfordert, sowie
3. durch die Ausbildung der vorderen Extremität zu Rudern, die zur Fortbewegung in Luft oder Wasser dienen.

Der Erwerb der Homoeothermie steht zur Vervollkommnung des Flugvermögens, und diese wieder zur Ausbildung eines Federkleides in engster Wechselbeziehung. Gewandte Flugbewegungen haben einen raschen Ablauf nervöser Reaktionen zur Voraussetzung; die ihnen zugrunde liegenden chemischen Prozesse verlaufen schneller bei höheren als bei niederen Temperaturen. Erst dadurch, daß die Eigenwärme des Vogels unabhängig wurde von der Außentemperatur, wurde eine ständige Bereitschaft seines lokomotorischen Apparates erzielt. Mit der Homoeothermie des Vogels steht in engem Zusammenhang 1. die Ausbildung des Federkleides zu einer wärmenden Hülle, 2. die hohe Ausnutzung des Luftsauerstoffes im respiratorischen Lungenparenchym, begünstigt durch ein System von Luftkapillaren und Anastomosenbildung zwischen sämtlichen Luftwegen, 3. die relativ bedeutende Herzgröße, die große Pulsfrequenz, gute Ausnutzung des Blutsauerstoffes, völlige Trennung des arteriellen und des venösen Aortensystems, 4. die rasche Assimilation und sehr weitgehende Ausnutzung der in großer Menge aufgenommenen Nahrung, 5. die Ausbildung von Luftsäcken, die als blasenartige Fortsetzungen großer Bronchien zwischen die Muskulatur und die inneren Organe vordringen und den Organismus instand setzen, der Überhitzung bei starker Muskeltätigkeit zu steuern.

Ihren morphologischen Ausdruck findet die für gewandten Flug unerläßliche geistige Regsamkeit in der mächtigen Ausbildung assoziativer Zentren des Vorderhirns und des Kleinhirns, dessen großer Körper das Hauptorgan des Statotonus bildet.

Als Flugtiere haben die Vögel den Gesichtssinn auf Kosten des Geruchssinnes zu hoher Vollkommenheit gesteigert: daher Verkümmerung der Lobi olfactorii, mächtige Größenzunahme der Augen. Dies führte zu einer weitgehenden Umgestaltung des Schädels: Verkleinerung der Schläfengrube unter Verdrängung der dort entspringenden Muskeln in okzipitaler Richtung, Verkürzung des vorderen Schädelabschnittes, Komprimierung der Orbitosphenoidalia bis zur gegenseitigen Berührung im Septum interorbitale, Aufrichtung der Hirnachse.

Die Umgestaltung der vorderen Extremität zum Ruder, des Schwanzes zum Steuer brachte eine starke Umformung ihrer Skelettelemente und derjenigen des Brust-Schulterapparates mit sich. Die Aufgabe, als Greifwerkzeug zu dienen, wurde dem Maul übertragen, die Aufgabe dagegen, die Nahrung zu zerkleinern, dem Magen, dessen Muskulatur sich sehr kräftig entwickelte. Dadurch und durch die beträchtliche Größe der Lunge und der Luftsäcke wurde die Leber abwärts gedrängt; sie fand Raum zur Entwickelung in der Querrichtung,

und zwar vor allem in der rechten Körperhälfte. Unter dem Druck des großen rechten Leberlappens verkümmerte das rechte Ovar bis zum völligen Schwund; ihm folgte der rechte Eileiter.

Größte Leichtigkeit des Skeletts und des Integuments, überhaupt Verzicht auf jeden entbehrlichen Ballast waren Erfordernisse der Ökonomie des Fluges: daher feste, aber leichte, zum Teil lufthaltige Knochen, Fehlen aller Hautverknöcherungen, Fehlen der Harnblase, Ablage der Eier sofort nach Bildung der sekundären Hüllen im Abstande von 24 oder mehr Stunden.

Die Last des nicht völlig aufgerichteten Rumpfes ruhte nur noch auf der hinteren Extremität: daher Verstärkung des festen Zusammenhanges von Becken und Wirbelsäule durch synostotische Verbindung einer größeren Zahl präsakraler und postsakraler Wirbel mit den zwischen den Acetabula gelegenen Wirbeln zum Synsacrum.

Da die Orientierung im Raume hauptsächlich mit dem Gesichtssinn erfolgte, die Beweglichkeit der Augen aber mit der Größenzunahme der Bulbi abnahm, steigerte sich die Beweglichkeit und Länge der Halswirbelsäule.

Erforschungsgeschichte

Die Fülle des Stoffes, die sich beim Studium der Vögel bietet, hat von jeher ihren Ausdruck in einer weitgehenden SPEZIALISIERUNG DER ORNITHOLOGEN AUF KLEINE TEILGEBIETE DER VOGELKUNDE gefunden.

Diejenige Richtung in der Ornithologie, deren Vertreter sich die Feststellung der Artenzahl und sowohl die Abgrenzung und Kennzeichnung der Arten wie deren Gruppierung nach sogenannten äußeren Merkmalen zur Aufgabe gemacht haben, hat ihre Blütezeit heute überdauert, denn *die Zahl der bekannten Arten dürfte in der Folge keine wesentliche Steigerung mehr erfahren.* Sie beträgt gegenwärtig schätzungsweise 8000, von denen weitaus die Mehrzahl während des 19. Jahrhunderts entdeckt worden ist.

Die Klassifikatoren, welche ihren Stoff im wesentlichen nach äußeren Merkmalen beurteilen, haben sich HEUTE VORNEHMLICH DER AUFGABE zugewandt, *die Gliederung der Arten in geographische Rassen festzustellen und die Veränderungen zu ermitteln, welche die gleiche Art als Ausdruck der geographischen oder der individuellen Variation erfährt.* Das hat neben anderen wichtigen Ergebnissen zu einer beträchtlichen Reduktion der Artenzahl geführt, denn viele der guten Spezies früherer Systematiker gelten heute nur noch als geographische Rassen eines Rassenkreises (Formenkreises). *Die etwa 8000 Arten sind nach dem heutigen Stande der Unterscheidung in etwa 30000 mehr oder minder leicht kenntliche Rassen gegliedert.* Aus den neuen Aufgaben der Klassifikation ergibt sich die Notwendigkeit einer engen Verknüpfung der Variationsstudien mit der historischen Zoogeographie, der Ökologie und der Erblichkeitsforschung.

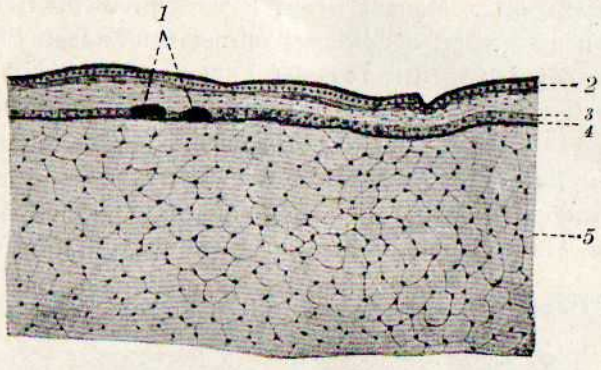
ERST IM LAUFE DES 19. JAHRHUNDERTS ist man ernstlich daran gegangen, den Bau des Vogelkörpers zu erforschen, solche Untersuchungen auf die Vertreter vieler Gruppen auszudehnen und die Ergebnisse des Vergleiches zur Verbesserung des Vogelsystems zu verwenden. MAX FÜRBRINGERS monumentales Werk »Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel« (1888) bezeichnet die größte Tat auf diesem Gebiete; spätere Untersuchungen, die der Kenntnis und dem Verständnis des Baues des Vogelkörpers dienen sollten, haben zwar neue Tatsachen in großer Zahl enthüllt, aber darunter nur wenige, welche an einzelnen Stellen zu einer Abänderung des Fürbringerschen Systems nötigten.

Auf dem Gebiete der Ökologie und Ethologie der Vögel ist eine STÄNDIG WACHSENDE ZAHL VON ORNITHOLOGEN tätig, die sich wiederum mehr oder minder eng umschriebenen Spezialaufgaben widmen (Erforschung des Vogelzuges, der Fortpflanzungsbiologie, der Soziologie und so weiter).

Morphologie

Haut und Hautgebilde. — Die Haut der Vögel ist in neuerer Zeit von Greschik (1915) eingehend untersucht worden. Sie besteht, wie die der *übrigen Vertebraten*, aus 2, ihrer Herkunft nach verschiedenen Schichten: der mesodermalen Lederhaut (Cutis) und der ektodermalen Oberhaut (Epidermis). Beide Schichten, besonders aber die Epidermis, zeichnen sich an den befiederten

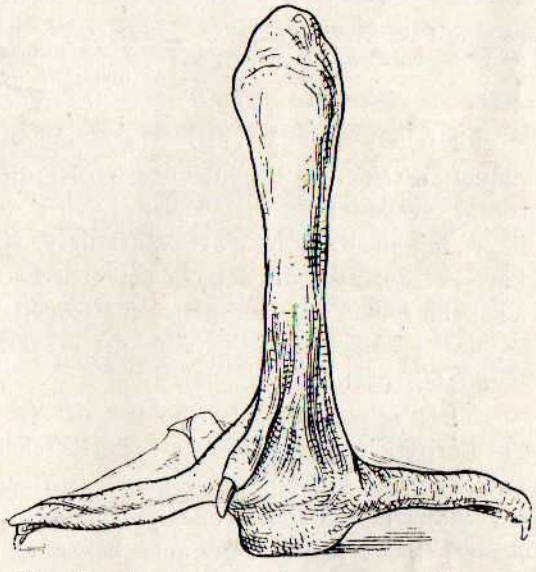
Hautstellen durch ihre geringe Mächtigkeit aus, wenn man die bei *Reptilien* und *Säugetieren* herrschenden Verhältnisse zum Vergleich heranzieht. Besonders dünn ist die Haut bei den *Caprimulgidae*, *Trogonidae*, *Striges*, relativ sehr dick bei den *Coliidae* und *Macrochires* (Figur 4).



Figur 4. PASSERES (Fringillidae). — *Coccothraustes coccothraustes: Schnitt durch die Haut des Bürzels.* (*1*) Querschnitte elastischer Sehnen von Federmuskeln; (*2*) Epidermis; (*3*) glatte Muskulatur; (*4*) Schicht elastischer Fasern; (*5*) lockeres, maschiges Bindegewebe der Subcutis. Vergrößerung 95 fach. (Nach Greschik, 1915)

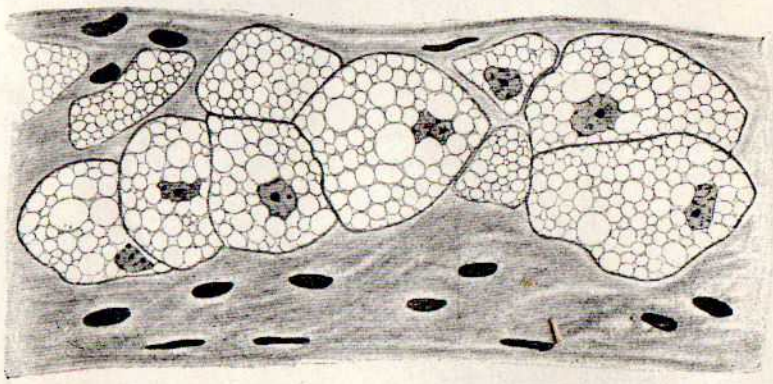
An der Cutis unterscheidet man zweckmäßigerweise eine tiefste, aus maschigem, lockerem Bindegewebe bestehende Schicht als Subcutis und die Summe der darübergelagerten Bindegewebselemente als Corium. Die Subcutis liegt den unter der Haut gelegenen Organen locker auf. Ihre Maschenräume werden an vielen Stellen, besonders im Bereich der Federfluren, durch aufgespeicherte Fettklümpchen ausgefüllt, welche zur Bildung ausgedehnter Fettpolster (Panniculus adiposus) zusammentreten können. Die Adiposität schwankt im Kreislauf des Jahres beträchtlich und ist bei *Zugvögeln* (bei welchen sie durch innersekretorische Vorgänge reguliert zu werden scheint) am größten während der beiden Zugperioden. Diejenigen Familien, welche dem Leben auf dem Wasser angepaßt sind (*Sphenisci*, *Alcidae*, *Colymbidae*), weisen eine besonders stark entwickelte Fettschicht auf; sie dient hier als Schutz gegen Wärmeausstrahlung. Neben der Aufgabe, Reservestoffe zu speichern oder den Wärmeschutz zu liefern, dient das Fettgewebe der Vögel in vielen Bezirken der Subcutis (und der inneren Organe) noch dem Zweck, als elastisches Polster zu wirken (plantare Zehenballen, Steißbeingegend) (Figur 5). Wo das der Fall ist, enthalten die Fettzellen nicht einen großen, sondern mehr oder minder zahlreiche kleine Fett-

Cutis



Figur 5. ANSERES. — *Anser anser* (Linnaeus): *Fuß mit großem Sohlenpolster*, von hinten gesehen. (Nach Böker, 1922)

tropfen (plurivakuoläre Fettzellen im Gegensatz zu den univakuolären), wodurch die Druckelastizität der Zelle beträchtlich erhöht wird. Dadurch, daß sich die plurivakuolären Fettzellen mit derben Kapseln umgeben, kann es zu Anklängen an den chordoiden und sogar den chondroiden Typus des Stützgewebes kommen (Clara, 1923) (Figur 6). Manche Gruppen zeichnen sich durch einen hohen Luftgehalt, die Pneumatizität, der Interstitien des subkutanen Bindegewebes aus, da dieselben mit den Luftsäcken und der Lunge in Verbindung stehen. Hier sind insonderheit zu nennen die *meisten Steganopodes, Palamedeidae, Podargidae, Coraciidae,* Formen also, welche zum überwiegenden Teil wärmeren Klimaten angehören. Endlich ist im Bereich der Subcutis noch die Anwesenheit quergestreifter Muskulatur erwähnenswert: es sind dies Muskeln, welche zur Bewegung ganzer Federfluren dienen (Musculi pterylarum). Über diese siehe Seite 93.



Figur 6. PASSERES (Corvidae). — *Corvus cornix* Linnaeus: *Plurivakuoläre Fettzellen,* von derben Kapseln umgeben, aus den tiefen Lagen des Fettgewebes in der Umgebung der Bürzeldrüse. Vergrößerung 900 fach. (Nach Clara, 1923)

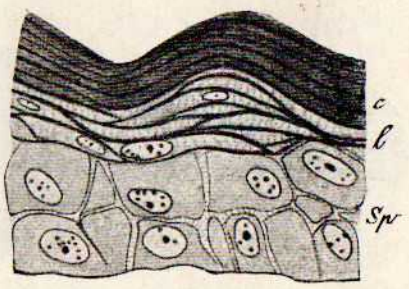
Die Grundsubstanz des Coriums besteht aus faserigem Bindegewebe. Zumal an seiner unteren Grenze werden die Fibrillen von einem feinen Netz horizontal verlaufender elastischer Fasern durchflochten. Quergestreifte Muskelfasern fehlen; dafür ist glatte Muskulatur stark entwickelt und bildet eine mittlere Lage des Coriums, die Schicht der Federmuskeln (Stratum musculare). Die Federmuskeln setzen sich an den Federbälgen mit elastischen Sehnen an, und zwar so, daß jeweils 2 Muskeln, einander kreuzend, 2 benachbarte Federn miteinander verbinden (siehe Figur 101).

Die schwache Entwickelung der Oberhaut macht es erklärlich, daß sich das Corium in den befiederten Hautbereichen nicht in Gestalt konischer Papillen zwischen das Hautepithel erhebt. Nur aus dem Schnabel und der Zehensohle, sowie aus besonderen Wülsten der Haut (Schnabelwinkellappen *sperrender Nesthocker*) sind derartige Bildungen bekannt. Die nackte Halshaut *mancher Hühnervögel* (*Meleagris, Numida*) und der Kamm wie die Schnabellappen von *Gallus* sind durch eine äußerst starke Vaskularisation der Cutis, vor allem ihres oberen Bereiches, ausgezeichnet. Kleine und kleinste Gefäße treten hier zur Bildung eines Schwammkörpers zusammen. Periodisch bildet sich ein solches Gefäßschwammnetz als dicke Schicht unter dem Brutfleck.

Epidermis

Die zarte und dünne Epidermis ist aus einem mehrschichtigen, an den meisten Körperstellen nur aus wenigen Zellagen bestehenden Epithel auf-

gebaut. Die Zellen, in der basalen Schicht noch von zylindrischer oder kubischer Gestalt, flachen sich nach der Oberfläche zu mehr und mehr ab. Zu oberst liegt, als Hornschicht (Stratum corneum) von den tieferen Zellagen, der Kern- oder Schleimschicht (Stratum germinativum sive malpighii) unterschieden, ein völlig verhorntes Oberhäutchen, das in ständiger Abschuppung begriffen ist (Figur 7).



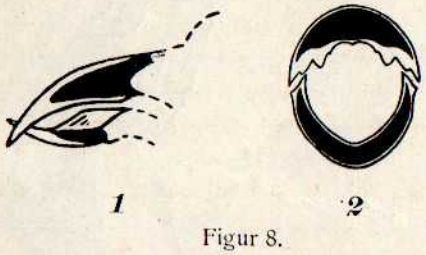
Figur 7.

Figur 7. Passeres (Fringillidae). — *Coccothraustes coccothraustes* Linnaeus: *Schnitt durch die Epidermis des Bauches vor der Analöffnung.* (*c*) Stratum corneum; (*l*) abgeplattete Zellen des Stratum germinativum mit Hornfäden im Plasma; (*Sp*) tiefste Lagen des Stratum germinativum. Vergrößerung 750 fach. (Nach Greschik, 1915)

Schnabel

Die Gestalt des Schnabels wird zum Teil durch diejenige des Zwischen- kiefers und des Unterkiefers bedingt. Indessen überzieht der diesen beiden Knochen von der Haut gelieferte Mantel nur in seltenen Fällen (zum Beispiel bei *Scolopax*) seine Unterlage in überall gleichbleibender Stärke. Meist verstärkt er sich lokal zu Wucherungen, die dem Schnabel erst sein charakteristisches Gepräge verleihen (Figur 8).

An der Basis des Oberschnabels ist die Haut *vieler Arten* bei häufig starker Verdickung und lebhafter lipochromatischer Färbung weich und umgibt als Wachshaut den äußeren Naseneingang; der distale Teil hingegen, mindestens die Schnabelspitze, pflegt durch mächtige Ausbildung des Stratum corneum ausgezeichnet zu sein, wodurch eine hornige Schnabelscheide (Rhamphotheca) zustande kommt. Hier ist im Schnittbild deutlich ein aus 2 bis 3 Zellschichten bestehendes Stratum granulosum zu erkennen, das zwischen Stratum germinativum und Stratum corneum eingeschaltet ist und dessen Zellen angefüllt sind mit groben Körnern von Eleidin (Keratohyalin), nach Ansicht mancher Autoren der Vorstufe des Keratins, welches die Zellen der Hornschicht zum größten Teil ausfüllt. Die Grenze zwischen Wachshaut und Rhamphotheca (Figur 9) ist vielfach scharf (*Accipitres, Psittaci*), jedoch nicht durchweg (*Columbae*). Zuweilen ist die Wachshaut dicht befiedert (*manche Psittaci*). Vielen Ordnungen geht die Wachshaut völlig ab; die Hornscheide reicht dann bis an die Schnabelwurzel und geht infolge allmählicher Verdünnung ohne deutliche Grenze in die Haut des



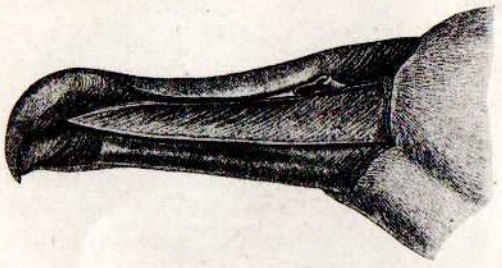
Figur 8.

Figur 9.

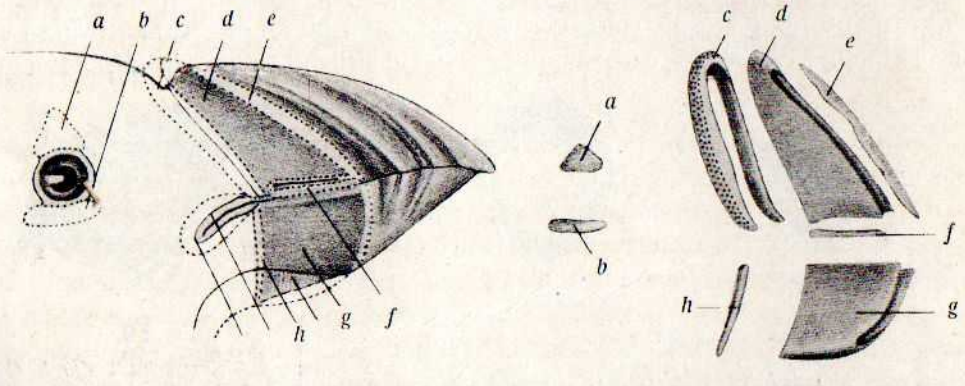
Figur 8. Passeres (Fringillidae). — *1*, *Loxia curvirostra* Linnaeus: *Längsschnitt durch Ober- und Unterschnabel.* *2*, *Chloris chloris* Linnaeus: *Querschnitt etwa durch die Mitte von Ober- und Unterschnabel.* Schwarz der knöcherne Schnabel, weiß der Hornmantel. (Schematisch nach E. Hesse, 1907)

Figur 9. Accipitres (Aquilidae). — *Accipiter gentilis* Linnaeus als Beispiel einer Art mit scharf abgesetzter *Wachshaut.* (Nach G. Krause)

Kopfes über. Sie ist in manchen Gruppen zeitlebens (besonders deutlich bei den *Tubinares*, weniger ausgeprägt bei *Stercocarius, Phalacrocorax, Anseres*) oder nur auf embryonalen Stadien (*Ardea*) aus mehreren Einzelstücken zusammengesetzt (Figur 10). Lönnberg (1904) hat die Homologisierung solcher noch deutlich abgrenzbarer Hornschilder des Vogelschnabels mit den Hornschildern durchzuführen versucht, welche bei den *Reptilien* die vor den Augen gelegene Schädelregion und den Unterkiefer bedecken. Mit dem Rostrale setzt er gleich das unpaare Spitzenstück, das die Kuppe des Oberschnabels bei *Tubinares, Phalacrocorax, Anser* bildet; in Seitenplatten des Oberschnabels von *Casuarius, Tinamus*, den *Impennes* glaubt Lönnberg das Labiale wiedergefunden zu haben und so weiter, doch sind diese Ableitungen noch sehr unsicher. Die Cutis ist im allgemeinen am Schnabel nur schwach entwickelt und trennt dann als dünner bindegewebiger Überzug das Periost von der Epidermis, zwischen deren verhornte Schichten sie Papillen aussendet. Diese sind um so länger, je mächtiger die Hornschicht entwickelt ist und behalten auch beim *erwachsenen Vogel* ihre funktionelle Bedeutung als Bindegewebskegel, in denen die zur Ernährung der Epidermiszellen wichtigen Blutgefäße verlaufen, da das Schnabelwachstum niemals zum endgültigen Stillstand gelangt. Die längs der Papillen stattfindende Bildung neuen Hornzellenmaterials führt meist dazu, daß die Hornscheide auf ihrer Unterlage nach vorn geschoben wird, und äußert sich dann in einer Verlängerung oder Gestaltsveränderung des Schnabels. Sie erfolgt bei *einigen Arten* unter Einhaltung einer strengen Periodizität. Am deutlichsten treten diese Verhältnisse bei *einigen Alcidae* (*Fratercula, Ceratorhina und Verwandten*) hervor, welche bei Beginn der Brutzeit eigentümliche Hornplatten an der Basis des Ober- und Unterschnabels, sowie in der Umgebung des Auges (*Fratercula*) erhalten und diese nach der Fortpflanzungs-



Figur 10. TUBINARES. — *Diomedea melanophrys* Temminck: *Schnabeldecke* aus mehreren Stücken zusammengesetzt.
(Nach G. Krause, aus Heilmann, 1914)



Figur 11. ALCAE (Alcidae). — *Fratercula arctica* (Linnaeus): *durch die* (rechts) *dargestellten Horngebilde* (*a–h*) *wird der Schmuck des Vogels während der Brutzeit am Schnabel und in der Augengegend vervollständigt.* Diese Teile fallen im Hochsommer ab. (Links) Schnabel und Augenumgebung während der geschlechtlichen Ruhezeit; mit punktierten Linien umgrenzt die Stellen, an denen sich der »Hochzeitsschmuck« entwickeln wird. (Nach Bureau, 1877)

zeit in mehreren Teilen wieder abwerfen, so daß der Vogel dann ein ganz anderes Aussehen annimmt (Bureau, 1877) (Figur 11). Ein ähnlicher Befund wird von *einem Pelikan, Pelecanus erythrorhynchus,* beschrieben, der nur während der Brutzeit epidermoidale Fortsätze auf dem Oberschnabel trägt. Die Gattung *Tetrao und ihre nächsten Verwandten* werfen nach der Brutzeit die alte Rhamphotheca (gleichzeitig mit den Krallen) als Ganzes ab, während *Aptenodytes* nach der Brutzeit das orangegelbe Hornschild an der Basis des Unterkiefers »vermausert«.

Die hornigen Schnabelschneiden mancher Arten sind gezähnt, wodurch ein besseres Festhalten der Beute ermöglicht wird (*Mergus, Momotus, Phytotoma*). Auch am Schnabelrande von *Papageienembryonen* (*Melopsittacus*) hat man zahnartige Höcker gefunden, welche *früher als Homologon echter Zähne angesprochen* worden sind, ihnen jedoch nach der Ansicht von Ihde und anderen neueren Autoren nur analog sind, da es nicht zur Dentinbildung kommt. Sie kommen dadurch zustande, daß sich die Cutispapillen schon sehr frühzeitig entwickeln und die interpapillären Räume anfänglich noch nicht durch Hornzellen ausgefüllt werden (Figur 12). Röse entdeckte am Ober- und Unterschnabel von *Sterna-Embryonen* Leisten, welche ganz die Lage der Zahnleisten bei *anderen Vertebraten* besitzen. Sie stellen bei *Sterna* Anschwellungen des Kieferepithels dar, die auf der Höhe der Entwickelung als kleine Hügel über die Oberfläche desselben hervorragen, später jedoch tief in das Mesoderm einsinken, ohne von einer Mesodermpapille vorgestülpt zu werden. Tjeenk Willink fand solche Leisten neben vielen anderen Leisten am *embryonalen Schnabel von Gallinula, Sterna, Haematopus, Oedicnemus und Numenius*; auch bei *Struthio* sind sie festgestellt worden. Im Gegensatz zu Röse, der es hier mit echten Zahnanlagen zu tun zu haben glaubte, nimmt Tjeenk Willink an, daß die Zahnleisten den anderen Leisten des Schnabels morphologisch gleichwertig sind und wie diese einzig und allein zum Verhornungsprozeß des Schnabels in Beziehung stehen. »Die Verdickung und Verhornung der Epidermis findet nicht gleichmäßig und überall zu gleicher Zeit statt, sondern es entstehen zuerst Leisten, welche, breiter werdend, untereinander in Verbindung treten und schließlich auch die Hornscheide entstehen lassen. Infolge der Leistenbildung und der dabei entstehenden Furchen ist die Oberfläche der Mundhöhle nicht flach, sondern wellenförmig, was mit Rücksicht auf das Fehlen der Zähne zum Festhalten der Körper von großer Bedeutung ist.« Aus den »Zahnleisten« im besonderen gehen die scharfen Schnabelränder hervor. *Limosa* besitzt runde Schnabelränder und entwickelt daher keine »Zahnleisten«.

Figur 12. PSITTACI. — *Melopsittacus undulatus* (Shaw und Nodder): *Kopf kurz vor dem Ausschlüpfen.* Länge des Oberschnabels 3 mm. (*Z. K.*) »Zahnkeime«. (Nach Ihde, 1912)

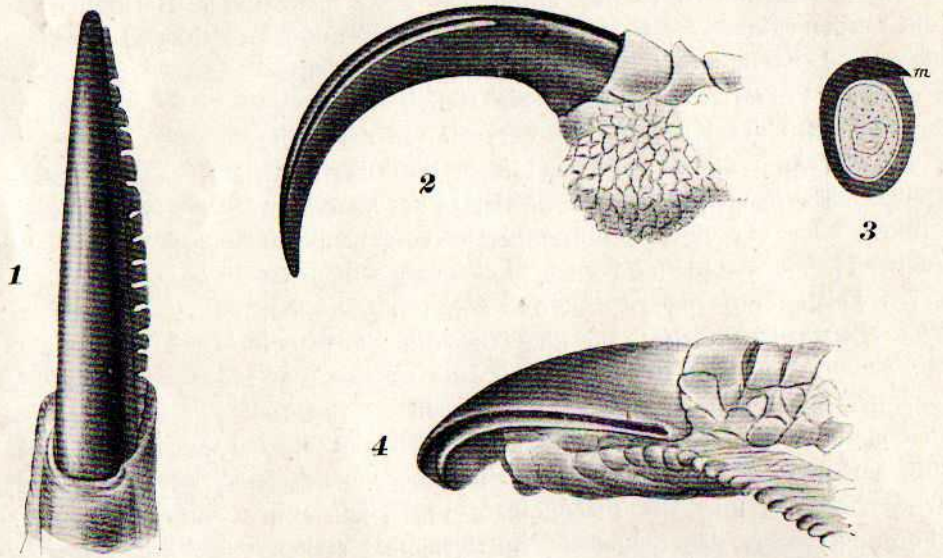
Stirnplatten

Als rückwärtige Fortsetzung des Hornschnabels haben manche Vögel federlose Stirnplatten von meist auffälliger lipochromatischer Färbung entwickelt (*viele Rallidae, Icteridae, Megacephalon, Musophaga*), die Exostosen der Stirnbeine als knöcherne Grundlage haben können (*Casuarius*).

Zehennägel

Die Endphalangen der hinteren Vogelextremität sind mit Nägeln versehen, welche im Nagelfalz, einer durch eine Hautfalte verdeckten Einwucherung der Epidermis in die Kutis, gebildet werden. Die dort sich ständig

vermehrenden Epidermiszellen verhornen allmählich, werden vorwärts geschoben und schließen sich zum Nagel zusammen, der meist gekrümmt ist und die Form einer Kralle besitzt. In der Regel läßt sich an dieser eine dorsale Nagelplatte aus härterer und eine Nagelsohle aus weicherer Hornsubstanz unterscheiden. *Viele Vögel*, die miteinander nicht näher verwandt sind, zeigen an dem fast symmetrisch gebauten Nagel der 3. Zehe eine eigentümliche Bildung: die Innenkante (*Ardeae, Phalacrocorax, Sula, Glareola, Limosa limosa, Podica, Tyto, Phodilus, Caprimulgus*), selten die Außenkante (*Podiceps*), der Nagelplatte ist nämlich mit kammartigen Zinken versehen, von denen man wohl ohne Grund angenommen hat, daß sie zum Striegeln des Gefieders, vornehmlich des am Kopf sitzenden, dienen (Boas, 1898) (Figur 13). Als Vorläufer dieser Bildung hat die Verbreiterung der Nagelplatte zu einem unsegmentierten »Schaber« zu gelten, der an der Mittelkralle sehr *vieler Vögel* vorkommt. Eine periodische Erneuerung der Zehennägel ist bisher nur von den *Tetraoniden* bekannt, wo sie nach Abschluß der Brutzeit



Figur 13. Aves. — *Mittelkralle von:* **1,** *Ardea* Linnaeus (Gressores, Ardeidae): linker Fuß, von oben; **2,** *Pandion* Savigny: (Accipitres, Pandionidae), rechter Fuß, von medial; **3,** *Pandion* Savigny: Kralle wie *(2)* im Querschnitt, an der Medialkante (*m*) stoßen die heller getönte, weichere Krallensohle und die dunkler getönte, harte Krallenplatte aneinander; **4,** *Cygnus* Bechstein (Anseres): rechter Fuß, von medial. (Nach Boas, 1898)

stattfindet (Figur 14). Bei *allen anderen Vögeln* hält die natürliche Abnutzung der Krallen mit deren Längenwachstum gleichen Schritt. *In Gefangenschaft gehaltene Vögel* erhalten bei mangelnder Abnutzungsgelegenheit übermäßig lange Krallen; dabei rückt gleichzeitig die Pulpa vor.

Fingernägel

Die Fingernägel sind bei den *meisten Vögeln* gänzlich zurückgebildet worden, finden sich jedoch bei *einigen Gruppen* noch in beachtlicher Größe, vor allem am Daumen (*Accipitres, Chionis, Anseres, Rhea, Chauna*), selten am 2. Finger (*Casuarii, Apteryx, Struthio, Rhea, Phoenicopterus, Opisthocomus*); *Struthio* trägt sogar zuweilen einen Nagel am 3. Finger (siehe Figur 15, 74, 76).

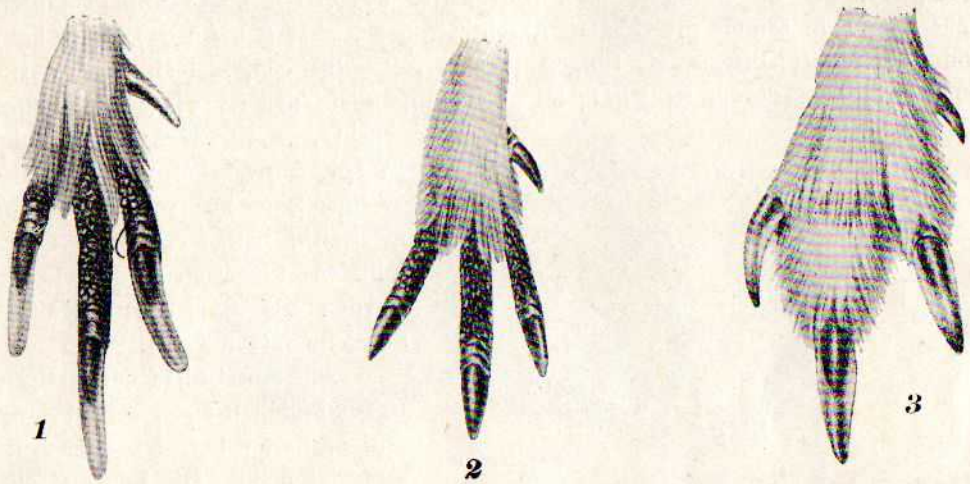
Sporen

Von den Nägeln sind die Sporen wohl zu unterscheiden. Dies sind spitze Hornkegel, welche als Angriffswaffe dienen und von einem Knochen-

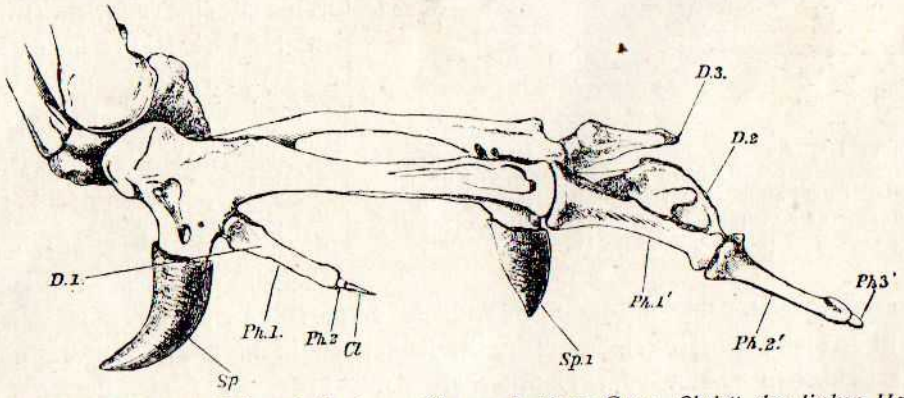
zapfen gestützt sein können. Wie die Schnabelscheide entstehen sie durch Verhornung von Epidermiszellen. Sie sitzen bald am Metatarsus (*Phasianidae*), bald auf den Metakarpalknochen (*Parridae, Chauna*) oder dem Os centrale radiale (*Plectropterus*) (Figur 15).

Federn

Von allen Integumentgebilden der Vögel zeigen die Federn den kompliziertesten Bau. Indem unter den ursprünglich wohl nach einheitlichem Typ gebauten Elementen des Gefieders eine weitgehende Differenzierung



Figur 14. GALLI (Tetraonidae). — *Lagopus lagopus* Linnaeus: *linker Fuß dreier Individuen, erlegt in Finnland am 19. Juni* (*1*), *29. Juni* (*2*) *und 18. September* (*3*). (*2*) hat die Krallen soeben vermausert; bei (*3*) sind sie bereits wieder ansehnlich gewachsen, zugleich haben sich die Zehen für den Winter dicht befiedert. (Nach Malmgren, aus Dresser, 1874)



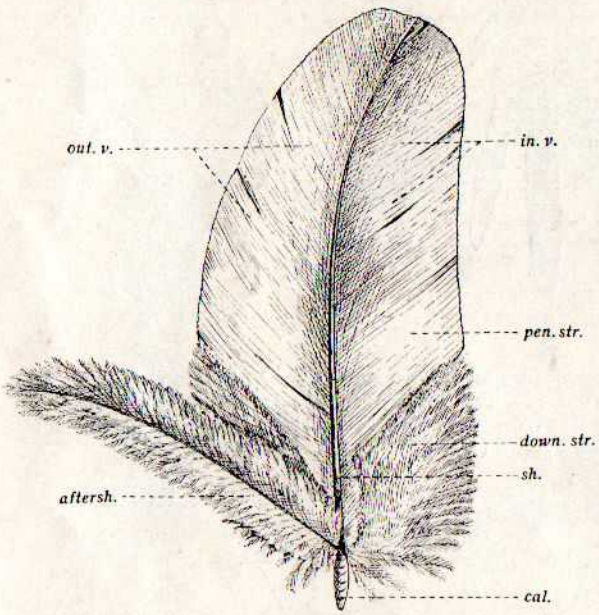
Figur 15. PALAMEDEAE (Palamedeidae). — *Chauna derbiana* Gray: *Skelett der linken Hand*, um die beiden von den Metacarpalia gestützten Hornsporen (*Sp, Sp.1*) zu zeigen. (*Cl*) Daumennagel; (*D.1, D.2, D.3*) 1., 2., 3. Finger; (*Ph*) Phalanx. Verkleinerung $^2/_3$. (Nach P. L. Sclater, 1886)

einsetzte, kam es zur Ausbildung von Federn, die nur noch der Erfüllung einer Aufgabe voll gewachsen sind, so daß jetzt an demselben Vogel große Schwung- und Steuerfedern auftreten können, welche den Flug ermöglichen, Deckfedern, die durch dachziegelartige Anordnung der Feuchtigkeit den Zutritt zur Haut verwehren und die Träger von Schmuckfarben sein können, Pelzdunen, die den Wärmeschutz übernommen haben, Puderdunen, welche einen talkartigen, die Deckfedern überpudernden Staub erzeugen, borstenartige

Federn, die im Dienste des Tastsinnes stehen oder, als Augenwimpern, das Sehorgan schützen, Pinselfedern, welche das ölige Sekret der Bürzeldrüse aufsaugen, endlich auch Fadenfedern, über deren Funktion noch nichts bekannt ist.

Konturfedern

In struktureller Hinsicht stehen die Deck- und Flugfedern obenan, die wegen ihrer nahen Verwandtschaft als Konturfedern zusammengefaßt werden. Alle anderen Typen lassen sich aus ihnen ableiten. An einer wohlentwickelten Konturfeder unterscheidet man eine Achse, den Kiel (Scapus), der die übrigen, als Federfahne (Vexillum), zusammengefaßten Teile trägt. In seinem proximalen Abschnitt, der Spule (Calamus), ist er hohl und unbefiedert; distalwärts hingegen ist er mit kugeligen, lufterfüllten »Markzellen« völlig ausgefüllt (Schaft, Rhachis) und dient den Ästen (Rami), zum Ansatz, welche rechts und links in spitzem Winkel von ihm abzweigen und ihrerseits wiederum zweiseitig befiedert sind. Diese feinsten Fiederchen der Feder werden als Strahlen (Radii) bezeichnet (Figur 16).



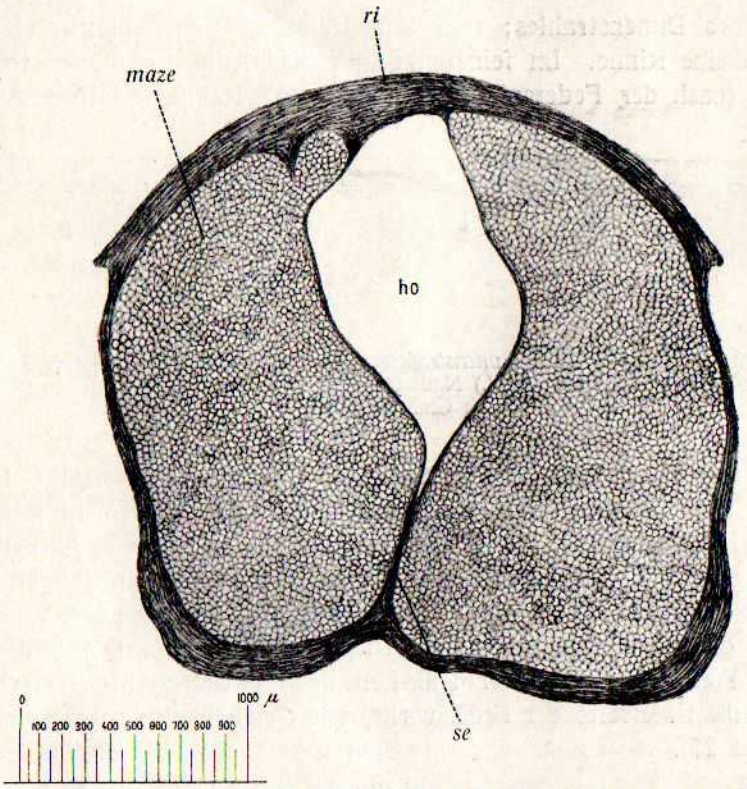
Figur 16. Aves. — *Schema einer Konturfeder.* (*aftersh.*) Afterschaft; (*cal.*) Spule; (*down. str.*) dunige Basalzone der Fahne; (*in. v.*) Innenfahne; (*out. v.*) Außenfahne; (*pen. str.*) exponierte Zone der Fahne; (*sh.*) Schaft. (Nach Chandler, 1916)

Kiel

Alle Abschnitte der fertigen Feder bestehen aus Hornsubstanz und enthalten kein lebendes Zellmaterial mehr. Die Spule steckt tief im Federbalg, einer Einsenkung der Epidermis in das Corium, und zeigt an ihrem unteren Ende eine rundliche Öffnung, den Nabel (Umbilicus inferior). Ihr Querschnitt ist rund, während derjenige des Schaftes mehr oder weniger viereckige Gestalt besitzt (Figur 17). Bezeichnend für den Schaft ist ferner eine longitudinale Rinne, welche an seiner dem Körper zugekehrten (ventralen) Seite bis in die Spitze hinein verläuft und an einer kleinen, als Grübchen, Umbilicus superior, bezeichneten Öffnung ihren Ursprung nimmt. Am Grübchen zweigt vom Hauptschaft der Afterschaft ab, dessen Formverhältnisse unten gesondert behandelt werden sollen.

Aste

Die Äste sind meist seitlich zusammengedrückt und dann oft von birnförmigem Querschnitt. Gewöhnlich kann man an ihnen 2 Schichten unterscheiden: eine zentrale Lage großer lufterfüllter »Markzellen«, welche umschlossen sind von der ganz aus Hornschuppen aufgebauten Rindenschicht. Ihr ventrales Ende ist zuweilen (am deutlichsten bei den Schwungfedern der *Anseres und einiger Phasianidae*) zu einer langen, distal gekrümmten Leiste ausgezogen, welche den folgenden Ramus umfaßt. Beiderseits sind sie mit gesimsartigen Vorsprüngen versehen; in die Zacken dieser Gesimse fügen sich die Wurzeln der Strahlen ein (Figur 18).

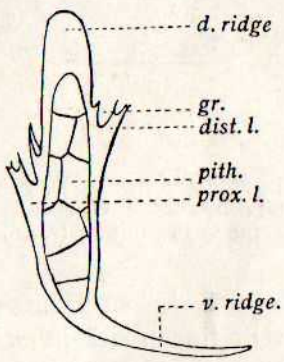


Figur 17. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *Querschnitt durch den Schaft einer Schwungfeder* im proximalen Abschnitt. (*ho*) der in den Schaft einbezogene dorsale Abschnitt der primären Pulpahöhle; (*ri*) Rindenschicht des Schaftes; (*maze*) Markzellen des Schaftes. (Nach R. Krause, 1922)

Strahlen

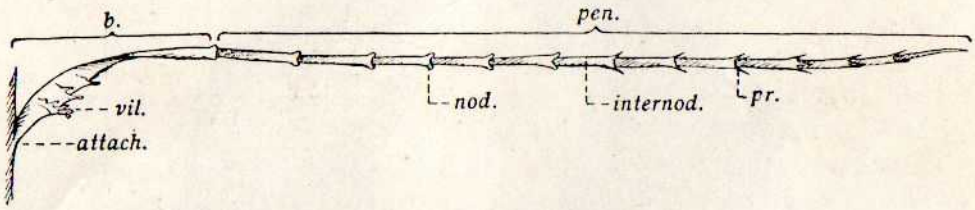
Die Strahlen zeigen sehr verschiedenen Bau, je nachdem sie dem proximalen oder distalen Abschnitt der Fahne entnommen werden. Die Radii des Fahnengrundes sind wie typische Dunenstrahlen gestaltet: sie sind sehr lange fadenförmige Gebilde, welche mit breiter flacher Basis dem Ast ansitzen und eine schachtelhalmartige Gliederung erkennen lassen. Man unterscheidet an ihnen demzufolge die langgestreckten, jeweils einer Zelle entsprechenden Internodien und deren distales, zur Aufnahme des angrenzenden Abschnittes der folgenden Zelle erweitertes Ende, den Knoten (Nodus), der mit einigen sehr kurzen, nach der Spitze des Strahles zu gekehrten dornigen Auswüchsen besetzt sein kann (Figur 19).

Wesentlich anders ist die Struktur der Strahlen, welche dem oberen Abschnitt der Feder angehören. Makroskopisch äußert sich der Unterschied in dem festen Gefüge der distalen Fahnenregion im Gegensatz zum lockeren Bau des Fahnengrundes. Die Radii sind dort seitlich stark abgeflachte, nach der Spitze zu in einen oft sehr dünnen, geißelförmigen Ausläufer sich verjüngende Gebilde. Der hohe flache Teil entspricht



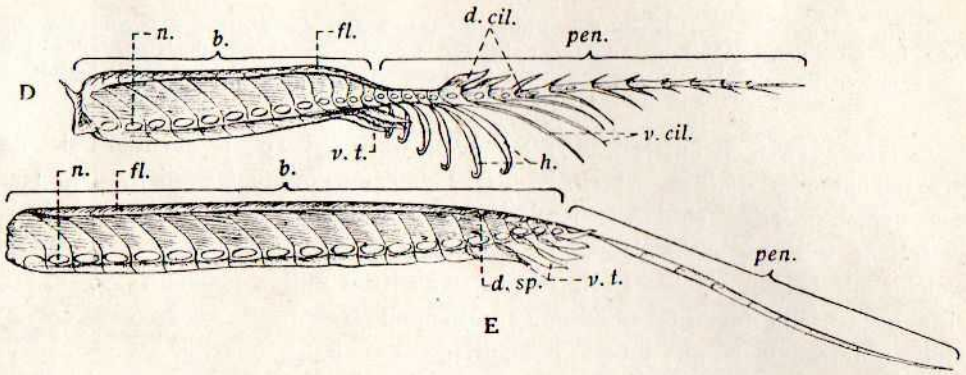
Figur 18. AVES. — *Schematischer Querschnitt durch einen Ramus.* (*dist. l.*) distales Gesimse; (*d. ridge*) Firste; (*gr.*) Grube zur Insertion des Hakenstrahles; (*pith.*) Markzelle; (*prox. l.*) proximales Gesimse, an dem der Bogenstrahl inseriert; (*v. ridge.*) ventrale Leiste. (Nach Chandler, 1916)

der Basis eines Dunenstrahles; sein Dorsalrand ist umgeschlagen (Krempe) und umgreift eine Rinne. Im feineren Bau weichen die proximalen Radii von den distalen (nach der Federspitze zu gerichteten) Radii desselben Astes ab.



Figur 19. Aves. — *Schema eines Dunenstrahles.* (*attach.*) Stelle des Ansatzes am Ramus; (*b.*) Basis; (*internod.*) Internodium; (*nod.*) Nodus; (*pen.*) Pennulum; (*pr.*) Dornen; (*vil.*) Zotten. (Nach Chandler, 1916)

Letztere, die Hakenstrahlen, entsenden an ihrer Ventralseite Häkchen (»Hamuli«) und besitzen eine glattrandige Krempe; erstere hingegen, die Bogenstrahlen, tragen keine Haken und sind nur für die Aufnahme der Häkchen eingerichtet, welche von den distalen Strahlen des proximal benachbarten Astes abgehen, indem ihre Krempe ausgebuchtet und mit Widerhaken versehen ist, die ihre Spitze gegen die Strahlenbasis kehren. Durch diese Vorrichtung wird ein Ausgleiten der Häkchen nach außen verhindert, wenn ein Druck gegen die Unterseite der Feder wirkt, wie dies beim Flügelschlag geschieht (Figur 20 und 21).

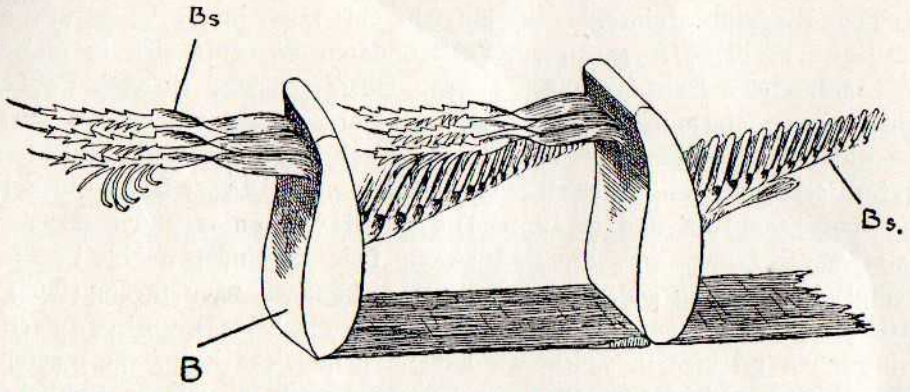


Figur 20. Aves. — D, *Schema eines Hakenstrahles.* E, *Schema eines Bogenstrahles.* (*b.*) Basis; (*d. cil.*) dorsale Wimpern; (*d. sp.*) dorsale Dornen; (*fl.*) Krempe; (*h.*) Haken; (*n.*) Zellkern; (*pen.*) Pennulum; (*v. cil.*) ventrale Wimpern; (*v. t.*) ventrale Zähne. (Nach Chandler, 1916)

Zwischen Dunenstrahlen einerseits, Bogen- und Hakenstrahlen andererseits finden sich in einer intermediären Federzone alle Übergänge. Beträchtlich sind die Unterschiede, die hinsichtlich der Ausbildung dieser Gefiederelemente zwischen den *Ordnungen der Vögel* bestehen (vergleiche hierüber Chandler, 1916).

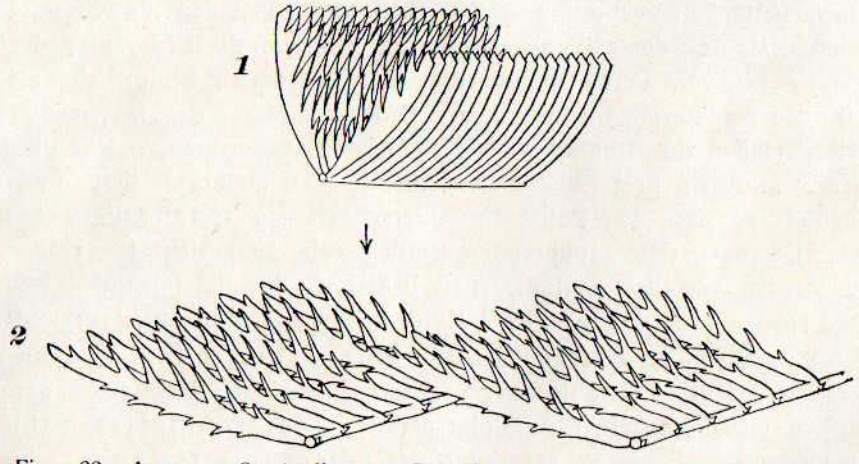
Im Dienste des Schmuckes werden die Radien oft weitgehend modifiziert. Eine solche Abänderung, welche den Samtton im Gefieder einiger Vögel hervorruft, ist von Rensch (1923) genauer untersucht worden. Bei den *samtschwarzen Paradiesvögeln* der Gattungen *Parotia, Loria, Seleucides* fand er, daß hier die Radien zu breiten kammartigen Gebilden umgewandelt sind, welche ihre Schmalseite dem Beschauer zuwenden. Durch die Stellung der

zahlreich aufragenden starken Dornen (Fortsätzen der Radiuszellen) wird erreicht, daß keinerlei Lichtreflex an der Feder entsteht (Figur 22).



Figur 21. Aves. — *Schematische Darstellung der Verankerungsweise der Hakenstrahlen in den Bogenstrahlen.* (*B*) Ramus; (*Bs.*) links: Hakenstrahl; rechts: Bogenstrahl. (Nach Pycraft, 1910)

Verwandt mit den Samtradien sind die Schillerradien. Ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen beiden ist der, daß die Schillerradien an ihrer Ansatzstelle eine Drehung um 90° erfahren haben und daher nicht ihre Schmalseite, sondern ihre Breitseite zeigen (siehe Figur 50). Oft findet sich Samtton und metallischer Schiller an ein und derselben Feder zu wirkungsvollem Kontrast kombiniert. Seidenglänzende Federn zeichnen sich durch die Länge, Schmalheit, Hakenlosigkeit und die parallele Lagerung ihrer Radien aus; deren Dicke beträgt an den gelben Bauchfedern von *Cosmopsarus regius* nur 7,5 μ, während die Fäden echter Seide etwa 15 μ dick sind.

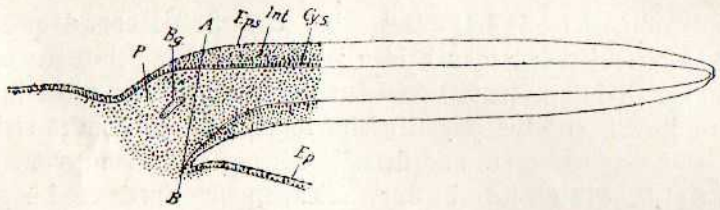


Figur 22. Aves. — *Samtradien von Paradiesvögeln* (*Passeres, Paradisaeidae*). — ***1.*** *Loria loriae* Salvadori: Ausschnitt aus dem distalen Teil eines Ramus vom Rückengefieder. Hakenstrahlen und Bogenstrahlen in gleicher Weise umgewandelt, dorsalwärts aufgerichtet und ihre langen Zellfortsätze in die Richtung des Lichteinfalles stellend. Vergrößerung 100 fach. ***2,*** *Parotia sefilata* (Pennant): Ausschnitt aus dem distalen Teil zweier benachbarter Rami vom Rückengefieder. Hier sind nur die Hakenstrahlen zur Dämpfung der Lichtreflexe herangezogen worden; die Bogenstrahlen sind völlig verkümmert. Vergrößerung 80 fach. (Nach Rensch, 1925)

Entwickelung der Konturfeder

Das Verständnis des Baues der Konturfeder wird erleichtert durch einen Blick auf ihre Entwickelung. Diese wird beim *jungen Vogel* in der Regel eingeleitet durch die Ausbildung einer Nestdune (Neoptil). Die

Haut beginnt sich infolge lokaler starker Vermehrung der Epidermis- und Coriumzellen zu einem flachen Hügel zu erheben, dessen Rand sich allmählich zu einem Ringgraben einsenkt. Es entsteht eine rasch in die Länge wachsende und meist kaudalwärts geneigte Papille, deren Elemente sich in diejenigen der angrenzenden Haut verfolgen lassen. Überzogen wird sie vom Periderm (Epitrichium), einer nahezu strukturlosen Hornschicht, welche der obersten Zellschicht der Nestlingshaut homolog ist. Nach innen folgen die Schichten des Stratum germinativum, welche hier eine Gliederung in innere Scheidenzellen, Intermediärzellen und (zu unterst) Zylinderzellen erkennen lassen. Die letzterwähnte Zellage wird am Federkeim (wie die bindegewebige Papille mit ihrem Epithelüberzug genannt wird) durch ein dünnes, nach Strong (1902) dem mittleren Keimblatt entstammendes Häutchen, die Basalmembran, von den Coriumzellen geschieden, welche als äußerst gefäßreiche Pulpa im Inneren des Federkeimes vordringen und einen in die Länge wachsenden, vom Epithel überzogenen Kegel bilden (Figur 23). Die inneren Scheidenzellen verfallen bald einem



Figur 23. Aves. — *Schematischer Längsschnitt eines jungen Dunenfederkeimes.* (*Bg*) Blutgefäß; (*Cy. s.*) Zylinderzellenschicht; (*Ep*) Epidermis; (*Ep. s.*) Peridermschicht; (*Int*) Intermediärzellenschicht; (*P*) Pulpa der Dunenpapille. (Nach Davies, aus Keibel)

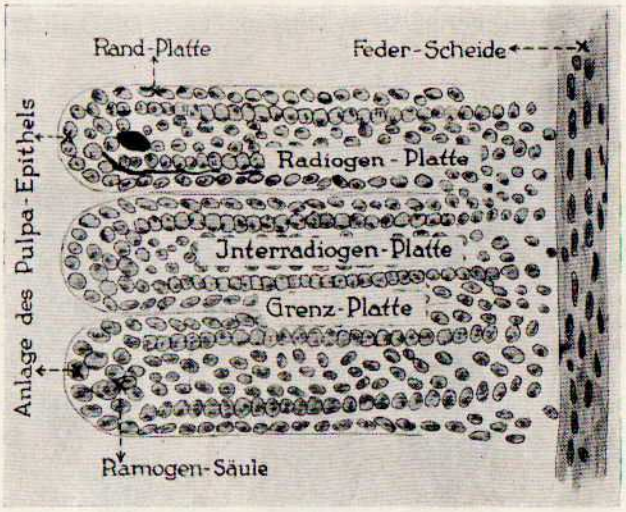
rasch fortscheitenden Verhornungsprozeß und verstärken den als Hornscheide bezeichneten Mantel, der sich als schützende Hülle um die Federanlage legt und anfänglich außen vom Periderm begrenzt wird; gleichzeitig beginnt sich als erste Andeutung der späteren Gliederung der Feder die Masse der Intermediärzellen und Zylinderzellen zur Bildung von Epithelleisten anzuordnen, welche die Pulpa kreisförmig umgeben und zwischen welche die Basalmembran tiefer und tiefer einschneidet, so daß die Pulpa im Querschnitt ein sternförmiges Aussehen gewinnt. Die nach dem ernährenden Bindegewebe zu gerichteten Flächen der Leisten werden von den Zylinderzellen bekleidet; für die folgenden Bildungsvorgänge spielen diese keine weitere Rolle und gehen schließlich zugrunde.

Es sind vielmehr ausschließlich die Intermediärzellen, aus denen die Anlagen der Äste und Strahlen hervorgehen, indem sich jene zu 3 parallelen Zellgruppen anordnen: einer Axialplatte (Interradiogenplatte), rechts und links begleitet von je einer Lateralplatte (Radiogenplatte).

In jeder Leiste entsteht aus der einen Radiogenplatte die distale Serie, aus der anderen die proximale Serie der Strahlen eines Federastes. An der inneren, der Pulpa zugekehrten Kante der Epithelleiste vereinigen sich die beiden Radiogenplatten zu einer Säule, die sich allmählich aus dem inneren Abschnitt der Interradiogenplatte abhebt und das Material für den zugehörigen Ramus liefert. Wir bezeichnen diese Säule mit Schüz (1927) als ramogene Säule. Die einzelnen ramogenen Säulen umschließen, nur durch die unauffälligen, rasch verödenden primären Pulpasepten voneinander getrennt, als Ramogenzylinder die Pulpa.

Schließlich werden die Pulpasepten von den Epithelleisten völlig erdrückt, so daß die einander gegenüberliegenden Zylinderzellschichten zweier benachbarter Leisten sich zur »Grenzplatte«, die die Ramogensäulen nach innen (pulpawärts) begrenzenden Zylinderzellen dagegen zum »Pulpaepithel« zusammenschließen (Figur 24).

Der weitere Bildungsvorgang besteht in der endgültigen Differenzierung der Epidermalabkömmlinge unter gleichzeitigem Fortschreiten des Verhornungsprozesses. Dabei ordnen sich die Elemente der Radiogenplatte zu einer einzigen Reihe anfänglich gleichgestalteter Zellen an, unter denen die distal gelegenen kurze Fortsätze treiben (die späteren Haken und Wimpern). In den Ramogensäulen hebt sich ein Kern mehr oder weniger polygonaler Zellen (die Anlagen der späteren Markzellen) heraus, welcher von abgeplatteten Zellen umgeben wird. Letztere liefern die Rindenschicht des Astes. Hand in Hand damit erfolgt der stufenweise Rückzug der Pulpa; schließlich platzt die Federscheide und gibt das sich ausbreitende Pinselchen der Nestlingsdune frei.



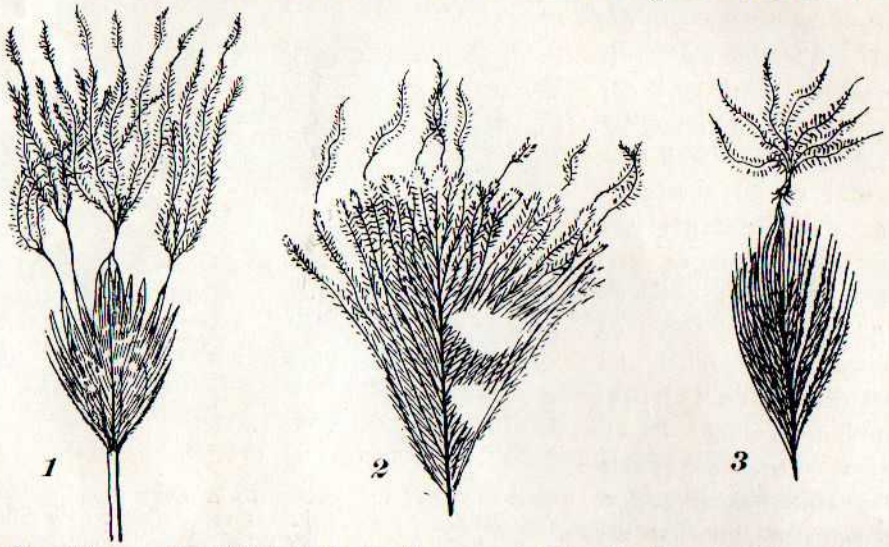
Figur 24. Aves. — *Schematische Darstellung dreier Epidermalleisten eines Federkeimes von Columba livia* Linnaeus, nach Abschluß der primären Septenbildung. (Nach Schüz, 1927)

Bei der Entwickelung der definitiven Feder hat man es mit etwas komplizierteren Vorgängen zu tun, da an einer solchen auch der Schaft (und Afterschaft) zur Ausbildung gelangt. Ist die definitive Feder die Nachfolgerin einer Nestlingsdune, so senkt sich zunächst der Follikel tiefer in das Corium ein und vergrößert sich.

Schon frühzeitig macht sich dann am Keim die Anlage des Schaftes bemerkbar, indem an der dorsalen Seite die Zerlegung der intermediären Zellmasse in Leisten unterbleibt und somit hier ein größerer Zellkomplex ungegliedert bleibt. An ihm setzen die Leisten, welche in der Federanlage einen spiraligen Verlauf besitzen, mit ihrem unteren Ende an. Während der Schaft von der Spitze der Feder nach der Basis hin immer dicker und breiter wird, kommen an ihm 2 ventral gegeneinander wachsende Wülste zur Ausbildung, welche eine Rinne in sich schließen (die an der fertigen Feder noch deutlich ist) und gleichzeitig die Pulpahöhle in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt zerlegen. Der dorsale Abschnitt wird in den Schaft einbezogen und setzt sich in die Höhle der Spule fort, während der ventrale Hohlraum am späteren Grübchen blind endigt (siehe Figur 17). Nach abgeschlossener Differenzierung des Federkeimes setzt der Verhornungsprozeß rasch ein; gleichzeitig wird die ernährende Pulpa resorbiert und ragt schließlich nur noch als kleine Papille durch den Nabel in das Lumen der Spule. Auf ihrem Rückzug hat sie eine größere Anzahl trockener,

durch Schichten von Luft oder einem anderen Gasgemenge getrennter Hornkappen (hervorgegangen aus den die Pulpa überkleidenden Zylinderzellen) in der Spule hinterlassen (Federseele). Die Entwickelung der Feder beginnt an ihrer Spitze; hier wird die aus den oberflächlichsten Lagen des Federkeimes (bei der definitiven Feder aus den äußeren Intermediärzellen) hervorgegangene Hornscheide frühzeitig gesprengt und die bisher in einem Rohr eingezwängten Äste breiten sich nunmehr flächenhaft aus, wobei die der Pulpa zugekehrte Seite der Feder zur ventralen Federfläche wird. An der Basis der Anlage bleibt die schützende Hülle bis zum Abschluß des Wachstumsvorganges haften.

Über die Aufeinanderfolge von Nestdune (Neoptil) und definitiver Feder (Teleoptil) ist zu bemerken, daß sie als Wachstumsunterbrechung desselben Gebildes zu deuten ist. — Nach Ausbildung der ersten Äste, welche in Anpassung an eine besondere Funktion dunig sind, tritt eine längere oder kürzere Pause des normalen Wachstums ein. Die Differenzierung der Intermediärzellen



Figur 25. Aves. — *Schulterfedern des Nestlings von 1, Tyto alba* Scopoli (Striges); *2, Nyctea nyctea* Linnaeus (Striges) und *3, Falco peregrinus* Tunstall (Accipitres), *um drei verschiedene Formen der Verbindung zwischen Nestlingsdune und definitiver Feder zu zeigen.* Die durch eine strahlenlose Zone nach unten zu abgegrenzten dunigen Spitzen der 3 Federn sind echte Neoptile und einander homolog; die in (*1*) darauf folgende, neoptilartige Dune ist homolog der ganzen Jugendkleidfeder in (*2*) nach Abzug ihrer Neoptilspitze. Die feste Fahne, welche in (*1*) die Trägerin zweier duniger Federgenerationen bildet, gehört dem 1. Jahreskleid an. In Figur (*2*) ist der allmähliche Übergang duniger in straffe Struktur an der 2. Federgeneration zu beachten, ein Ausdruck der erst allmählich gesteigerten Wachstumsgeschwindigkeit der Feder. (Nach Kleinschmidt, 1914)

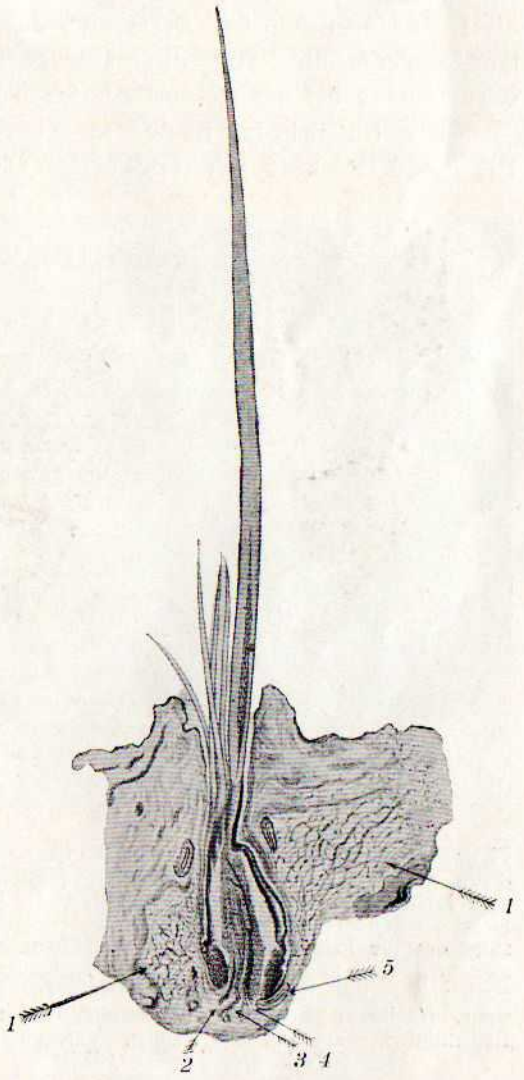
in Schaft, Äste und Strahlen kann dabei unterbrochen werden und es kann ein Rohr entstehen, das sämtliche Bestandteile der Feder, sowohl Schaft wie Fahne, in undifferenziertem Zustand enthält, wodurch der Eindruck eines Dunenschaftes erweckt wird. Wenn das Hauptwachstum der Feder einsetzt, schiebt sie das Neoptil über die Oberfläche der Haut hinaus. Das Neoptil haftet ihrer Spitze meist noch längere Zeit an, da die Äste der Nestdune nichts anderes sind als die direkte Fortsetzung von Ästen der definitiven Feder (Figur 25).

Schmuckfedern

Aus der typischen Konturfeder lassen sich mancherlei andere Gebilde ableiten, welche als Vervollständigung der Körperbedeckung des Vogels auftreten und durch hochgradige Spezialisierung zuweilen absonderliche Formen an-

genommen haben. Hierher gehören die vielerlei Arten von Schmuckfedern der Paradiesvögel. Bei denjenigen von *Paradisaea* zum Beispiel, stark verlängerten Federn der Pteryla gastraei, inserieren die Äste am Schaft in weiten Abständen und tragen nur winzige, ihrem Ast eng angeschmiegte Strahlen. *Andere Paradiesvogelgattungen* zeichnen sich durch Schmuckfedern aus, an denen die Differenzierung des Federrohres in Schaft, Äste und Strahlen völlig unterblieb (hierher auch das bandförmige mittlere Steuerfederpaar von *Paradisaea rubra*). Die bei *manchen Vögeln* (*Cariama, Bucerotidae, Dasylophus, Geococcyx*) wohlausgebildeten Augenwimpern entsprechen starren, bis zum Grund unbefiederten Schäften. Als Tastfedern sind vermutlich die borstenartigen Federn (Vibrissae) zu deuten, welche am Schnabelwinkel *vieler Insectenfresser*, aber auch *mancher Fruchtfresser* (*Capitonidae*), in großer Zahl stehen und dazu dienen dürften, dem Vogel die »mundgerechte« Orientierung eines über die Schnabelschneiden seitlich hinausragenden Bissens zu erleichtern. Bei den *Eulen* beschreibt Küster (1905) das Vorhandensein zahlreicher Tastkörper, welche den Federbalg der an der Schnabelwurzel nach vorn gerichteten Vibrissen umgeben und nach ihm in der Nachbarschaft von Schwellgewebe liegen, so daß in diesen Federn völlige Analoga der Sinushaare zu erblicken seien. Es leuchtet ein, daß *Vögel mit nächtlicher Lebensweise* einer Unterstützung ihres Orientierungsvermögens durch weiteste Heranziehung des Tastsinnes bedürftig sind, und daß daher Elemente des Federkleides zur Reizleitung herangezogen werden. In der Tat sind nicht nur bei den *Eulen*, sondern auch bei *anderen Nachtvögeln*, wie *Apteryx, Stringops, Podargus, Caprimulgus* die Vibrissen stark ausgebildet. Bei *Caprimulgus* sind sie sehr starr und lang und könnten hier auch dazu dienen, ein seitliches Entweichen der in den aufgesperrten Schnabel gelangenden Beute zu verhindern. Mit den echten Konturfedern sind die Vibrissen durch zahlreiche Übergänge verbunden (Figur 26)

Augenwimpern
Tastfedern



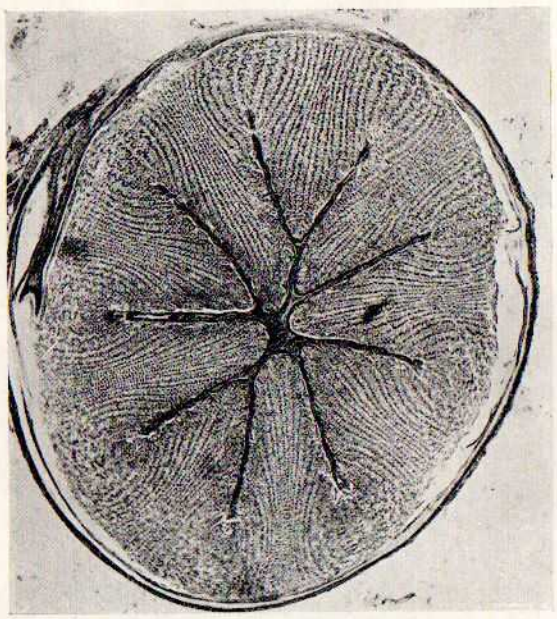
Figur 26. STRIGES. — *Tyto alba* Scopoli: *vor dem Wachstumsabschluß stehende Tastfeder vom Schnabelwinkel.* (*1*) Schwellkörper. In die Pulpa dringen ein die Arterie (*2*) und ein (vasomotorischer?) Nerv (*3*); (*5*) die herausführende Vene. Der Schaft trägt nur an seiner Basis, und auch da nur auf einer Seite, einige Rami. (Nach Küster, 1905)

Pelzdunen

Die Pelzdunen (Plumae) wurden, wohl mit Unrecht, lange Zeit als primitiver Federtyp betrachtet. Ihr einfacher Bau erklärt sich durch weitgehende Anpassung an eine Sonderaufgabe. Sie treten (außer am Halse von *Pelecanus*) gewöhnlich nicht mehr an die Oberfläche, sondern bilden, von den Konturfedern verdeckt, unter diesen eine die Erhaltung der Eigenwärme fördernde Schicht. Völlig fehlen sie nur den »*Ratiten*« sowie den *Pinguinen*, bei denen der lange dunige Afterschaft ihre Funktion erfüllt. Ihre üppigste Entwickelung erreichen sie bei vielen Wasserbewohnern (*Anseres*). Zwischen allen Vogelgruppen besteht hinsichtlich des Baues der Pelzdunen große Übereinstimmung. Ihr Kiel ist kurz und besitzt eine Spule, die gewöhnlich ganz in die Haut eingelassen ist. Der schwach entwickelte Schaft trägt zahlreiche sehr lange, fadenförmige Äste; diese sind zweizeilig mit Dunenstrahlen besetzt, wie solche bereits bei der Konturfeder beschrieben wurden.

Puderfedern

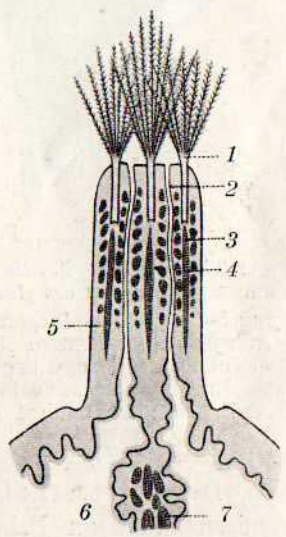
Die Fähigkeit, Puder zu erzeugen, hat man lange Zeit als eine Eigentümlichkeit hochspezialisierter »Puderdunen« angesehen, die nur *wenigen Vogelgruppen* zukommen. Schüz (1927) hat indessen nachweisen können, daß Puder im Gefieder *sehr vieler Vögel* gebildet wird, und daß die Puderdunen mit unbeschränktem Wachstum nur den Endpunkt einer langen Entwickelungsreihe darstellen, die sich noch heute von den ersten Anfängen an verfolgen läßt. Die Muttersubstanz des Puders sind die Zellen der Interradiogenplatte (Axialplatte) und der (aus der Zylinderzellschicht hervorgehenden) Grenzplatte, Elemente also, die am Aufbau der Radien und Ramen keinen Anteil nehmen (Figur 24 und 27). Sie erfahren als »pulverogene Substanz« in den Federn, welche das Pulver in reichlicher Menge zu liefern haben, eine sehr starke Vermehrung und Quellung und zerfallen bei der Verhornung in Körnchen oder Stäbchen, die eine Dicke von durchschnittlich 1 μ haben (die feinsten Puderkörnchen messen höchstens 0,3 μ). Letztere werden frei, wenn die wachsende Feder die Hornscheide sprengt. Schüz stellte fest, daß ebenso wie die Dunen auch die Basalteile der Konturfedern, in geringerem Maße auch deren distale Fahnen Puder zu erzeugen vermögen. »Die Puderleistung einer Feder und die Stabilität ihres Astwerkes stehen in Wechselbeziehung zueinander. Straffe, feste Fahnen



Figur 27. PSITTACI. — *Amazona-Spezies: Querschnitt durch eine fast reife Puderdune.* Pulpaquerschnitt nicht kreisförmig, sondern sternförmig, da es zur Ausbildung sekundärer Septen gekommen ist (Vergrößerung der die Ernährung vermittelnden Grenzfläche zwischen Pulpa und Epidermalmantel!) Radienreihen stark pigmentiert, dazwischen die pulverogene Substanz. An ihrem proximalen Ende vereinigen sich die Radienlinien paarweise zum Ramus. Vergrößerung etwa 80fach. (Nach Schüz, 1927)

brauchen die ganze Muttersubstanz auf, und reiche Ausbildung von Puder hemmt die kräftige Gestaltung der Ramen und Radien. Deshalb pudern *Wasservögel* und *Hühner* so gut wie nicht, dagegen *Vögel mit lockerem Gefieder* reichlich, und daher konnte auch nur die Puderdune unter den Puderfedern bis zur äußersten Steigerung der Puderleistung fortschreiten.« Von der pudernden Konturfeder führt der nächste Spezialisierungsschritt zu einer Dune mit Wachstumsverlängerung, wobei der Schaft immer stärker reduziert wird (Reihe: *Artamus—Circus—Rhinochetus—Podargus*). Schließlich wird auch die Spule reduziert, und es kommt zum Dauerwachstum der Puderdunen (*Ardeidae, Tinami, Mesites, Leptosoma*). Diese Elemente sind, wenn sie eine bedeutende Höhe der Spezialisierung erreicht haben, gewöhnlich zu »Puderflecken« geschart, die ihren Sitz in der Regel an den Bauchseiten oder am Unterrücken haben (siehe Figur 32). Da der Puder aus fein verteilter Hornmasse besteht, ist er seiner Beschaffenheit nach mit Talkpulver vergleichbar; er ist durch Wasser nicht benetzbar und erfüllt daher die Aufgabe, als Nässeschutz zu wirken. *Da vielen Vögeln mit reichlicher Puderproduktion die Bürzeldrüse fehlt, ist es naheliegend, hier eine Wechselbeziehung anzunehmen.* Nicht gering ist auch die Bedeutung des Puders als Färbungsfaktor: er verleiht metallischem Glanz (bei *Ducula, Leptosoma*) eine charakteristische Bereifung und ist oft für das Zustandekommen der Graufärbung von Belang.

Pinselfedern umgeben die Ausführungsgänge der Bürzeldrüse vieler Vogelgruppen. Sie dienen, wie bei der Besprechung der Glandula uropygii näher ausgeführt werden wird, zur Aufsaugung und Ansammlung des austretenden Sekrets. Ihre lange Spule ist tief in die Haut der Zitzenkuppe eingepflanzt; ein sehr kurzer Schaft entsendet eine große Zahl langer Rami, welche mit kurzen, dicht anliegenden Strahlen besetzt sind (Schumacher, 1919), (Figur 28).



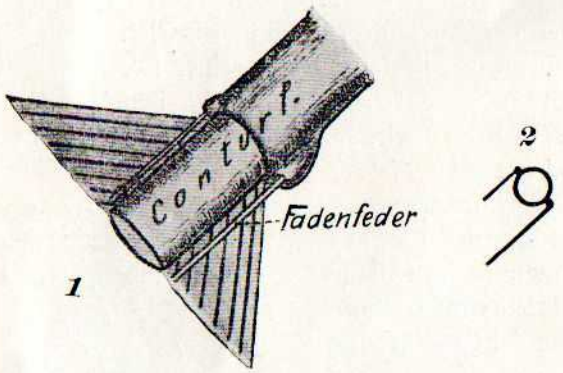
Pinselfedern

Fadenfedern

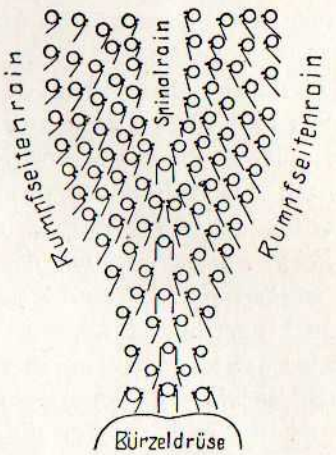
Figur 28. Galli. — *Tetrao urogallus* Linnaeus: *Bürzelzitze in Frontalansicht.* (*1*) Pinselfederchen des Dochtes; (*2*) Ausführungsgang der Bürzeldrüse; (*3*) Längsmuskulatur; (*4*) Ringmuskulatur; (*5*) Bürzelzitze; (*6*) Drüsenlumen; (*7*) Federmuskulatur, welche in die Scheidewand der beiden Drüsenlappen ausstrahlt. (Schematisch nach Schumacher, 1919)

Als Fadenfedern (Filoplumae) bezeichnet man kleine Federchen, welche sich in größerer oder geringerer Zahl (1 bis 10) im engsten Umkreis einer Konturfeder oder Pelzdune finden und mit ihr eine Federgruppe bilden. Der Follikel solcher Fadenfedern senkt sich meist eine Strecke weit in den um vieles dickwandigeren Follikel der Konturfeder ein. Der Bau pflegt ein höchst einfacher zu sein: ein sehr langer und dünner Schaft trägt nur am oberen Ende eine kleine Fahne oder bleibt völlig fahnenlos. Stets fehlt eine hohle Spule; auch das Grübchen, mithin auch der Afterschaft, ist nie vorhanden. Die Fahne wird entweder durch wenige strahlentragende Äste gebildet oder kommt dadurch zustande, daß die Strahlen unmittelbar am Schaft inserieren. Gewöhnlich bleiben die Fadenfedern unter den Deckfedern verborgen; bei einigen Gruppen, insbesondere vielen Gattungen der *Pycnonotidae*, ragen sie jedoch

in der Region des Nackens und Oberrückens über die Kontur als deutlich wahrnehmbare Haare hervor. Eine beachtliche Rolle im Federkleid spielen sie ferner bei den *Phalacrocoracidae*. Hier treten sie besonders am Hals infolge ihrer weißen Farbe deutlich in die Erscheinung. Über die funktionelle Bedeutung der Fadenfedern, welche den Gattungen *Struthio* und *Casuarius* gänzlich fehlen, ist nichts bekannt. Aus ihrer regelmäßigen Anordnung, die zuletzt von Fehringer (1912) studiert wurde, schließt Steiner (1918) auf Beziehungen zur Deckungsweise der Konturfedern (Figur 29 und 30).



Figur 29.



Figur 30.

Figur 29. Aves. — *1, Schema eines Konturfeder-Follikels,* in den 2 Fadenfeder-Follikel versenkt sind. *2, Diagramm des gleichen Objektes* zum Verständnis von Figur 30. (Nach Fehringer, 1912)

Figur 30. Aves. — *Diagramm der Anordnung und Zahl der Fadenfedern als Begleiterinnen der Konturfedern im hinteren Abschnitt der Rückgratsflur von Larus ridibundus* Linnaeus. Zum Verständnis der Darstellung ist Figur 29, (*1*) und (*2*) zu vergleichen; jedes an der Peripherie eines Kreises angebrachte Pünktchen bezeichnet die Insertionsstelle einer Fadenfeder im Konturfeder-Follikel; die mittlere Konturfeder der hintersten Reihe ist also hier von 6 Fadenfedern begleitet. (Nach Fehringer, 1912)

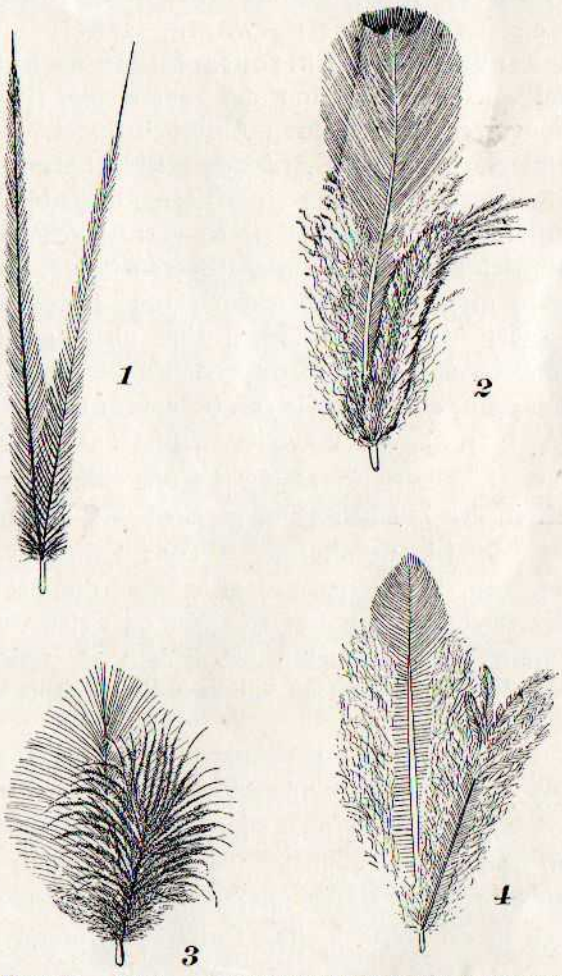
Afterschaft

Der Afterschaft (Hyporhachis), welcher nicht nur an Deckfedern, sondern auch an Pelzdunen auftritt, ist kein selbständiges Gefiederelement. Es ist vielmehr ein Teil der Feder. Diese gabelt sich am distalen Ende der Spule in Haupt- und Afterschaft, wobei letzterer stets an der ventralen Seite liegt und am Grübchen entspringt. Seine Größe ist innerhalb der Klasse der Vögel starken Schwankungen unterworfen: bei *Casuarius* und *Dromaeus* steht sie hinter der des Hauptschaftes nicht zurück (daher denn dort auch die Neoptile den Afterschaft enthalten), bei den übrigen Vögeln ist sie geringer, ja nicht wenige, so *Struthio, Rhea, Apteryx, Alcedinidae, Bucerotidae, Columbae, Steganopodes,* die *meisten Striges,* unter den *Passeres* nahezu alle *Clamatores,* lassen diese Bildung nicht mehr erkennen. An den Flugfedern ist sie nur selten noch andeutungsweise vorhanden. Äste und Strahlen sind am Afterschaft stets von dunigem Bau. Ontogenetisch legt sich der Afterschaft wie der Hauptschaft aus der Masse der undifferenzierten Intermediärzellen an, die zur Verbindung der Äste im Federkeim stehen bleiben müssen, und wie die Rhachis dem dorsalen Teil des Rohres entspricht, so wird die Hyporhachis aus Zellen der ventralen Seite des Federtubus gebildet. Steiner (1918) sucht ihre Entstehung dadurch zu erklären, daß er die Feder auf eine Reptilienschuppe

zurückführt, deren Unter- und Oberseite eine Firste ausbildete. Längsspaltung dieser Schuppe führte nach ihm zur gesonderten Anlage von Haupt- und Afterfeder, wobei die Firste zu Schäften wurden. Diese Deutung hat jedoch wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Es dürfte vielmehr der Afterschaft eine Neubildung sein, die dem Bedürfnis nach Verdichtung des Federkleides nachkommt. Bei manchen Gruppen (*Sphenisci*, *Galli*) ersetzt der Afterschaft funktionell die Pelzdunen oder unterstützt diese in ihrer Aufgabe. Es ist vermutlich falsch, sein Fehlen als sekundären Zustand anzusehen (Figur 31).

Nestdunen

Die Nestdunen (Neoptile) sind, wie schon erwähnt wurde, nicht als eigene Federgeneration anzusehen, sondern als die für den Zweck des Wärmeschutzes dunig umgewandelten Spitzen der bleibenden Feder. *Manche Höhlenbrüter*, wie die *Picidae* und *Alcedinidae*, aber auch *gewisse Offenbrüter* wie die Mehrzahl der *Corvidae*, bilden keine Neoptile aus. Wo sie vorkommen, sind sie am *jungen Vogel* nicht allein die Vorläufer der Konturfedern, sondern sitzen in gleicher Ausbildung auch den Pelzdunen, Puderdunen und Fadenfedern auf. Konturfederneoptile sind entweder ohne Schaft, wenn nämlich die oben (Seite 20) erwähnte Wachstumsunterbrechung der ersten Federgeneration oberhalb der eigentlichen Schaftspitze erfolgt: sie sind dann lediglich die Spitzen der distalen Äste der bleibenden Feder — oder der oberste Teil des Schaftes wird in das Neoptil einbezogen (*Casuarius*, *Struthio*; *Anseres*, bei denen es daher zur Bildung eines langen »Nestlingsschwanzes« kommt) und der Schaft des Teleoptils ist nach Abbrechen des Neoptils ohne echte Spitze. Die Strahlen der Nestdunen pflegen typischen Dunenbau zu zeigen (siehe Figur 25). *Bei einigen Vogelgruppen* (*Platalea*, *Ciconia*, *Nycticorax*, *Falco*, *Anas*) sitzt das Neoptil an den Schwungfedern auffälligerweise nicht der Spitze des Teleoptils unmittelbar auf, sondern es ist zwischen beiden ein Federstück mit meist dunigen oder verkümmerten Ästen eingeschaltet, welches sich mit Andeutung einer 2. Spulen-



Figur 31. Aves. — *Konturfedern mit großem Afterschaft von:* **1**, *Casuarius* Brisson (Casuarii); **2**, *Phasianus* Linnaeus (Galli); **3**, *Carphibis* Reichenbach (Gressores); **4**, *Pharomachrus* ! De la Llave (Trogones). (Nach de W. Miller, 1924)

bildung deutlich gegen das Teleoptil abgrenzt. In diesen beiden Spulenbildungen dürften sich Ernährungsstörungen der wachsenden Feder ausdrücken. Beachtenswert ist, daß sich bei *vielen Vogelarten* das Konturfederkleid erst allmählich im Laufe der Ontogenese verdichtet. Die Nachzügler unter den Konturfedern bleiben in diesem Falle ohne dunige Vorläufer (*Tetrao*). *Rallus* hat ein schwarzes dichtes Dunenkleid, zwischen dessen Elementen die bleibenden Federn sprossen.

Stellung der Federn

Die Federn wurzeln nicht senkrecht in der Haut, sondern schräg: ihre Spitze zeigt kaudalwärts und (sofern die Feder nicht auf der Medianlinie steht) auch mehr oder minder lateralwärts.

Anordnung der Federn

Aus einem Zustand, in welchem die Elemente des Gefieders einander noch gleich und in geometrischer Anordnung über die Vogelhaut verteilt waren, scheint sich der gegenwärtig herrschende Zustand herausgebildet zu haben. Sein Merkmal ist eine weitgehende Differenzierung des Federkleides (Pterylose), die auch in den Anordnungsverhältnissen ihren Ausdruck findet. Noch heute ist, wie Schaubs (1907) Untersuchungen an *Ardeiden* gelehrt haben, die Stellung der Federn in jenen Komplexen, die aus gleichartigen Elementen zusammengesetzt oder noch wenig differenziert sind, eine streng geometrische, indem sie in kontinuierliche, unter 90° sich kreuzende Reihen angeordnet sind. Diese primitive Gruppierung, die sich wohl ursprünglich über den ganzen Körper erstreckte, ist jedoch fast überall gestört. Die Konturfedern sind nicht mehr über alle Hautbezirke verteilt, sondern auf gewisse Körperstellen beschränkt und bilden dort dichtgedrängte Gruppen: die Federfluren (Pterylen), geschieden durch konturfederlose Raine (Apterien). Am verbreitetsten ist das Vorkommen folgender Federfluren:

1. Die Rückgratsflur, Pteryla spinalis, vom Nacken zum Schwanz ziehend, oft in der Lumbalgegend gegabelt und einen Rain einschließend.

2. Die Schulterflur, Pteryla humeralis. Paarig. Entspringt meist kurz vor dem Schultergelenk, zieht über die Schulter nach dem proximalen Ende des Oberarms, um dort zu enden oder sich ventral in die Unterflur fortzusetzen. Ihrem Bereich gehören die Federn an, welche als Skapularen zum Schulterfittich zusammentreten und sich über die proximalen Teile des gefalteten Flügels legen können.

3. Die Oberschenkelflur, Pteryla femoralis. Eine paarige, kurze Flur auf der Außenseite des Oberschenkels.

4. Die Unterflur, Pteryla gastraei. Sie bildet einen meist breiten (an der Brust zuweilen gegabelten) Streifen, der sich über die Brustseiten erstreckt und bis in die Aftergegend fortsetzen kann. Rechte und linke Unterflur werden durch den in der Regel breiten Unterrain (Apteria mesogastraei) getrennt.

5. Die Kopfflur, Pteryla capitis, die sich oft auf die Halsseiten fortsetzt.

6. Die Flügelflur, Pteryla alaris, der alle Schwungfedern und ihre oberen und unteren Deckfedern angehören.

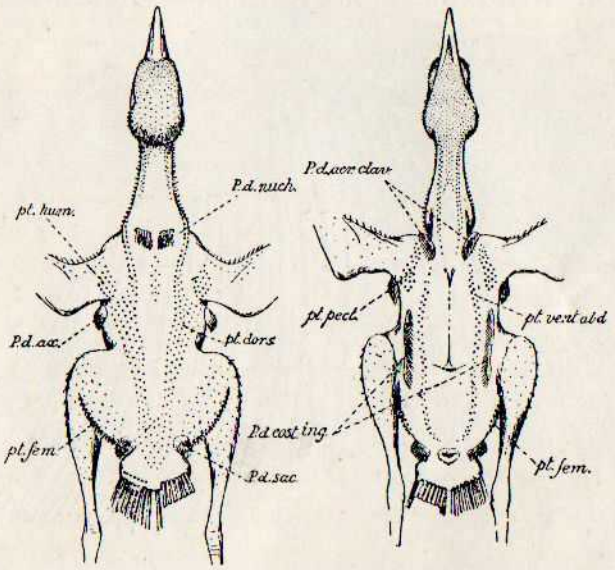
7. Die Unterschenkelflur, Pteryla cruralis, bei *Pterocletes*, einigen *Striges*, *Lagopus* bis auf die distalen Phalangen fortgesetzt.

8. Die Schwanzflur, Pteryla caudae, mit den Steuerfedern und ihren oberen und unteren Deckfedern, oft in Zusammenhang tretend mit Rückgratsflur, Unterflur und Oberschenkelflur.

9. Die Afterflur, Pteryla ani, einen zirkumanalen Ring von Konturfedern entsendend.

Während die Konturfedern auf den Fluren noch immer eine schachbrettartige Anordnung einzuhalten pflegen, haben die Dunen eine sekundär diffuse Gruppierung angenommen.

Ein lückenloses Gefieder besitzen nur mehr solche Gruppen, welche ihr Flugvermögen eingebüßt haben (»*Ratiten*«, *Sphenisci*). Bei ihnen ist es fraglich, ob es sich dabei um primitive oder pseudoprimitive Verhältnisse handelt, um so mehr, als die Nestlingspterylose der *Ratiten* das Vorhandensein von Rainen erkennen läßt. Bei *Palamedea* rücken die Konturfedern nur an wenigen Stellen etwas auseinander und lassen schmale Raine frei, welche von Dunen besetzt sind.



Figur 32. GRUES (Mesoenidae). — *Mesoenas variegatus* Geoffroy: *Pterylose.* (*P.d.acr.clav.*, *P.d.ax.*, *P.d.cost.ing.*, *P.d.sac.*) 4 Puderdunenflecke; (*pt.dors.*) Rückgratsflur; (*pt.fem.*) Schenkelflur; (*pt.hum.*) Schulterflur; (*pt.pect.*) Brustzweig der Unterflur; (*pt.vent.abd.*) Hauptzweig der Unterflur. (Nach Lowe, 1924)

Deutlicher noch ist bei den *Ardeae*, *Galli*, *Striges*, *Caprimulgi* der Umstand ausgeprägt, daß die Konturfedern und die Pelzdunen in getrennten Hautbezirken stehen, indem diese als Dunenflecke (Maculae plumosae) die Apterien, jene die Pterylen bedecken. Eine gleichmäßig diffuse Verteilung der Dunen über Apterien und Pterylen hinweg zeichnet die meisten Wasserbewohner aus: *Colymbi*, *Steganopodes*, *Anseres*, *Alcidae*, sie kehrt bei den *Accipitres*, *Psittacidae*, *Alcedinidae* wieder. Gänzlich nackt sind die Raine nur bei den *Crypturi*.

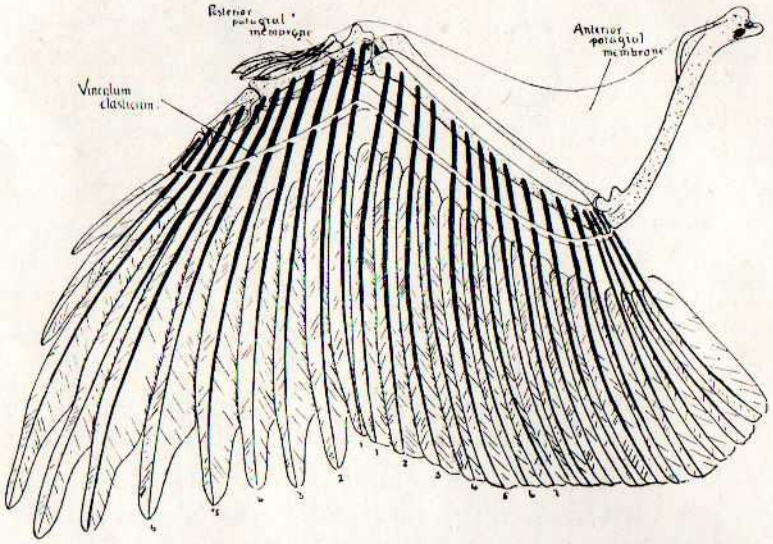
Flugfedern

Schon frühzeitig sind im Verlauf der Vogelphylogenese die am Unterrand der vorderen Extremität und zweizeilig an der Schwanzwirbelsäule ansetzenden Federn in den Dienst der Fortbewegung getreten und haben sich zu den Schwung- und Steuerfedern entwickelt, die an Größe und Stärke die übrigen Konturfedern mächtig überragen und darum wohl auch als Großgefieder der Summe der Deckfedern (dem Kleingefieder) gegenübergestellt werden.

Schwungfedern

Man teilt die Schwungfedern (Remiges) nach ihrer Befestigung am Skelett der vorderen Extremität ein in Handschwingen (Remiges primariae) und Armschwingen (Remiges secundariae sive cubitales). Die Handschwingen werden von den Knochen der Flugfinger (Digiti II und III) und des Metacarpus getragen, während sich die Armschwingen an der Ulna befestigen und dabei auf deren Dorsalfläche Exostosen erzeugen, welche als Ansatzstellen für die sehnigen Ligamente der Schwungfederspulen dienen (Figur 33).

Mit Ausnahme der »*Ratiten*« und *Sphenisci* (flugunfähigen Formen, welche von fliegenden abstammen) beträgt die Zahl der Handschwingen fast nirgends weniger als 10 (die flugunfähige *Ralle Pennula* hat nur 8 Handschwingen!) und nirgends mehr als 12, wobei die terminale häufig sehr stark verkürzt ist. Weit beträchtlicher schwankt die Anzahl der Armschwingen:



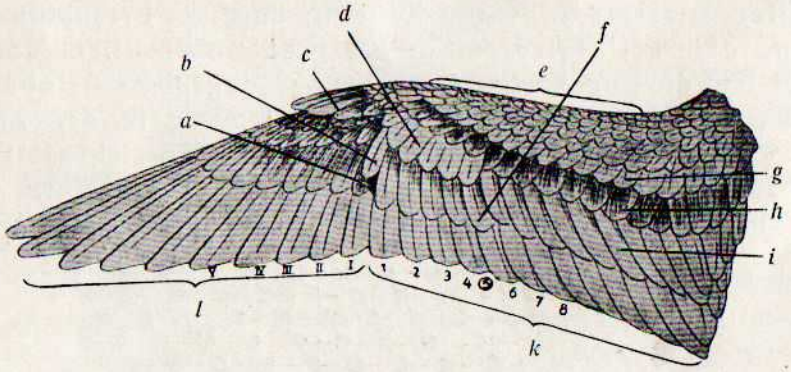
Figur 33. Aves. — *Schematische Darstellung der Befestigungsweise der Handschwingen und der Armschwingen am Skelett.* »Anterior patagial membrane« = Metapatagium; »Posterior patagial membrane« = Propatagium. Man zählt, wie es auf dieser Figur dargestellt ist, zweckmäßig die Handschwingen von proximal nach distal, die Armschwingen von distal nach proximal. (Nach Pycraft, 1910)

sie ist bei den *Trochilidae* auf 6 beschränkt und wird bei den *Tubinares* bis auf 37 (*Diomedea*) vermehrt. Im allgemeinen ist ihre Zahl am größten bei Formen mit großer Streckung des Unterarms. Dabei erfolgt die sekundäre Vermehrung an der proximalen Seite der Ulna. Es können sogar (wie am Gleitflügel von *Diomedea*) zur Verlängerung der Segelfläche am Humerus ansetzende Konturfedern (umgewandelte Tectrices minores) herangezogen werden, welche dann ganz die Gestalt von Armschwingen annehmen und als doppelte (dorsale und ventrale) Reihe den Raum zwischen Körperwand und proximalen Armschwingen ausfüllen (Remiges tertiariae sive humerales).

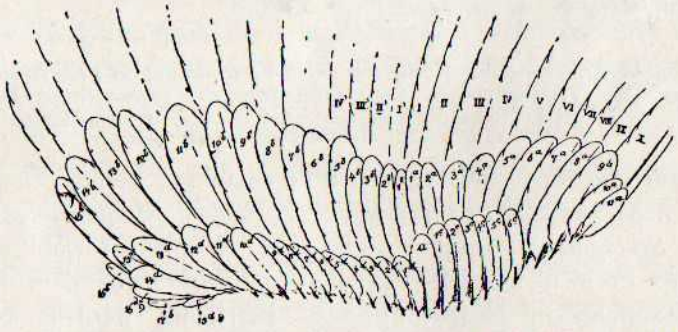
Deckfedern

Zu jeder Schwungfeder gehört eine Reihe Deckfedern auf der Ober- und Unterseite des Flügels. Die den Schwungfedern zunächstliegenden werden als große Deckfedern (Tectrices majores) bezeichnet; unter ihnen sind die distal von ihrer Schwungfeder inserierenden Handdecken und die proximal von ihr inserierenden großen Armdecken zu unterscheiden,

welche im Handgelenke zusammentreffen. Auf die großen Deckfedern folgt eine Reihe mittlerer Deckfedern (Tectrices mediae), auf diese folgen einige Reihen kleiner Deckfedern (Tectrices minores). Alle diese Deckfedern inserieren distal von der nächstunteren, so daß sie schräg nach vorn-aufwärts laufende Querreihen bilden. Ein Rain trennt gewöhnlich die oberste Reihe kleiner Deckfedern von den Randfedern (Tectrices marginales) (Figur 34). Merkwürdig ist das Verhalten der großen und mittleren Deckfedern der Unterseite, insofern diese ihre morphologische Unterseite nicht gegen den Flügel kehren, sondern in ihrer Orientierung mit den Federn der Flügeloberseite übereinstimmen (Tectrices aversae).



Figur 34. Aves. — *Schematische Darstellung eines diastataxischen Flügels in Dorsalansicht.* (*a*) »Carpal remex«; (*b*) »Carpal covert«; (*c*) Alula; (*d*) »Interkalare Reihe« der mittleren Flügeldecken, nach Steiners Deutung der aufwärts verschobene distale Teil der (ursprünglichen) großen Flügeldecken; (*e*) Tectrices marginales; (*f*) Textrix major 5; (*g*) Tectrices minores; (*h*) Tectrices mediae; (*i*) Tectrices majores; (*k*) Remiges secundariae; bei ⑤ die diastataxische Lücke; (*l*) Remiges primariae. (Nach Steiner, 1918)



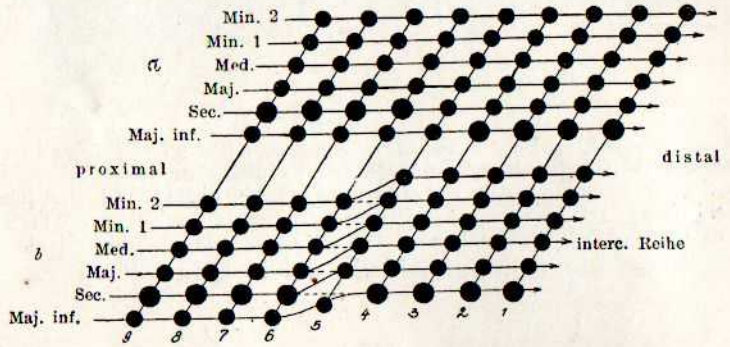
Figur 35. Anseres. — *Pteronetta hartlaubi* Cassin: *Flügelunterseite.* (*I—X*) Handschwingen; (*I'—IV'* und so weiter) Armschwingen; (*1a—11a*) zur Hand gehörige Tectrices majores inferiores; (*1b—16b*) zum Arm gehörige Tectrices majores inferiores; (*1c—6c*) zur Hand gehörige Tectrices mediae inferiores; (*1d—16d*) zum Arm gehörige Tectrices mediae inferiores; (*a*) »überzählige« Deckfeder im Handgelenk. — Die großen Deckfedern stimmen in der Deckungsweise mit den Schwingen überein, die mittleren Deckfedern decken einander bis zu (*10d*) entgegengesetzt. (Nach Bates, 1918)

Embryonal werden sie auf der Oberseite angelegt und erst später auf die Unterseite verschoben. Von diesen beiden Reihen reicht die der großen Deckfedern bis zur distalen Flügelspitze, die der mittleren hingegen endet schon in der Höhe der 6. Handschwinge oder noch früher. Bates (1918), der die Deckungsweise der Tectrices aversae untersuchte, fand von dem häufigsten Verhalten, daß sich nämlich die Reihe der großen Elemente ebenso deckt wie die von

unten betrachteten Schwungfedern, die Reihe der mittleren dagegen entgegengesetzt, viele interessante Ausnahmen, die sich teils historisch, teils mechanisch erklären lassen (Figur 35). 2 auffällige Federn, die sich den Anordnungsverhältnissen der übrigen nicht fügen, befinden sich im Handgelenk des Flügels auf dessen Oberseite. Sie wurden von Degen »Carpal remex« und »Carpal covert« getauft und stellen nichts anderes als die äußerst reduzierte ursprüngliche 1. Armschwinge und ihre Deckfeder dar, deren Verkümmerung veranlaßt wurde durch die Schwierigkeiten, die sich nach stärkerer Ausbildung der Schwingen beim Falten des Flügels im Handgelenk ergab.

Diastataxie

Unter Diastataxie wird die sehr häufige Erscheinung verstanden, daß am Unterarm die 5. große obere Deckfeder ausgebildet ist, die zugehörige Armschwinge dagegen scheinbar fehlt, während man mit Eutaxie die Übereinstimmung in der Zahl der Armschwingen und großen oberen Armdecken bezeichnet. Eutaxisch sind alle *Passeres* und *Pici*, die *Meropidae*, *Upupidae*, *Cuculi*, *Tinami*, *Cracidae*, *Gallidae* und so weiter, diastataxisch hingegen alle *Ciconiae*, *Anseres*, *Accipitres*,



Figur 36. Aves. — *Erklärung der Diastataxie durch Verschiebung der Federreihen nach aufwärts.* ***a***, vor, ***b***, nach der Verschiebung. (*Sec.*) Armschwingen; (*interc. Reihe*) interkalare Reihe. In der 5. Transversalreihe die »diastataxische Lücke«. (Nach Steiner, 1918)

Psittaci, *Coraciidae* und andere. Eine vermittelnde Stellung nehmen ein die *Alcedinidae*, *Micropodidae*, *Palamedeidae*, *Turnicidae*, *Megapodiidae*, *Peristerinae*, *Trochilidae*, *Scolopacinae*, insofern, als diese Gruppen sowohl eutaxische als diastataxische Formen in sich begreifen. Mithin kann dem Merkmal eine besondere taxonomische Bedeutung nicht zuerkannt werden. Nach Steiners scharfsinniger und wohlbegründeter Erklärung (1918) ist die Diastataxie ursprünglicher als die Eutaxie. Die heutigen horizontalen Reihen gleichgearteter Flügelfedern setzen sich nach ihm aus 2 Teilen zusammen, von denen sich jeweils der distale Teil ursprünglich in den proximalen Teil der nächstunteren Reihe fortsetzte, um mit ihm eine einheitliche Reihe zu bilden. Der Übergang von einer ursprünglichen Horizontalreihe in ihre abwärts verschobene Fortsetzung findet gerade bei der diastataxischen Lücke statt, wobei die 5. Transversalreihe zwischen den ursprünglich zusammengehörenden Federn noch eine vermittelnde Stellung einnimmt. Infolge dieses Umstandes unterblieb die Ausbildung einer Schwungfeder in dieser Transversalreihe, obwohl sie heute noch aus genau ebenso vielen Elementen besteht wie alle übrigen Transversalreihen. Eutaxische Anordnung entwickelt sich aus der diastataxischen auf Grund einer

Verkürzung des Unterarmes, denn diese Verkürzung führt zum Schluß der (embryonal angelegten) diastataxischen Lücke. Die Verschiebung wirkt sich auch in der Anordnung der Tectrices aversae aus. »Angefangen bei der untersten Reihe, den Tectrices mediae inferiores, gehören die vordersten Federn 1 bis 4 zu einer noch kleineren, darüberliegenden Reihe, die nicht mehr vorhanden ist. Deshalb ihre geringere Größe und höhere Insertionslage. Tectrices majores inferiores 1 bis 4 gehören zur Reihe von Tectrices mediae inferiores 6 bis 10 und so weiter, wodurch gleicherweise ihre Kleinheit und höhere Ansatzstelle erklärlich ist. Die Reihe der Tectrices majores inferiores setzt sich von der 5. an in jene der Schwungfedern Secundariae 4 bis 1 fort« (Steiner) (Figur 36).

Afterflügel

Wie die eigentlichen Flugfinger, Digiti II und III, so trägt auch der Daumen Schwung- und Deckfedern, welche den Afterflügel (Ala spuria sive Alula) bilden. Die Zahl der Schwingen beträgt in der Regel 4, selten ist sie bis auf 3 reduziert (*kleine Passeres*, *viele Picidae*) oder bis auf 6 vermehrt (*Turacus*). Alle *Vögel* mit runden kurzen Flügeln (»Ruderflügel«), zum Beispiel *Gallus*, weisen einen kräftig entwickelten Afterflügel auf, diejenigen mit langen Segelflügeln hingegen, wie *Diomedea*, einen sehr kleinen. Eine ganz besondere Ausbildung hat der Afterflügel bei dem *neotropischen Kuckuck Tapera* erreicht, wo er sich durch hohe Beweglichkeit auszeichnet und beim Balzspiel, abgespreizt vom Flügel, quer über die Brust gelegt wird. Die flugmechanische Bedeutung dieser Federgruppe ist wohl allgemein die, am Vorderrand des Flügels eine Schranke zu bilden, welche besonders beim Abflug in Tätigkeit tritt und ein Abfließen der Luft nach vorn verhindert, mithin der Vorwärtsbewegung des Vogels förderlich ist.

Oberarmdecken

Die Tectrices minores setzen sich vom Unterarm auf den Oberarm fort, auf seiner Oberseite die Tertiären (Parapteron sive Tectrices humerales superiores), auf seiner Unterseite die Achselfedern (Hypopteron sive Tectrices humerales inferiores) bildend. Beide können eine bedeutende Länge erreichen, in welchem Falle dann die obere Reihe (welche nicht zu verwechseln ist mit dem in der Schulterflur wurzelnden Schulterfittich!) den zusammengelegten Flügel bedeckt und zur Vergrößerung der Flugfläche beiträgt, die Elemente der unteren Reihe als Schmuckgebilde entwickelt sein können, welche bei der Balz zur Schau gestellt werden.

Steuerfedern

Wesentlich einfacher als am Flügel stellen sich die Befiederungsverhältnisse in der Schwanzgegend dar. Als Steuer wirken beim Fluge die den Schwungfedern meist ähnlich gebauten Steuerfedern (Rectrices), deren Zahl zwischen 8 (*Crotophaga*) und 24 (*einige Phasianidae*, zum Beispiel *Crossoptilon auritum*; ferner *Pelecanus onocrotalus*) wechselt. Am häufigsten finden sich 12 oder 10 Elemente, also 6 bis 5 Paare, eine vielleicht nicht zufällige Übereinstimmung mit der Normalzahl der zum Pygostyl verschmolzenen Schwanzwirbel, an denen die Steuerfedern ihren Stützpunkt suchen. Sie können wie die Steuerfedern hochgradig verkümmern (*Podiceps*). Die Basis der Steuerfedern wird von den proximal inserierenden oberen und unteren Schwanzdeckfedern (Tectrices caudales superiores et inferiores) bedeckt, von welchen jene der Dorsalseite, diese der Ventralseite des Schwanzes anliegen. Die unmittelbar auf die Steuerfedern folgenden Oberschwanzdecken werden als große Oberschwanzdecken von dem Rest unterschieden. Sie kommen in gleicher,

geringerer oder größerer Zahl als die Steuerfedern vor; das Zahlenverhältnis ist nicht ohne taxonomisches Interesse (Clark, 1918). Zuweilen übertreffen sie die Steuerfedern an Länge und bilden dann den physiognomischen Schwanz (zum Beispiel *Pavo*, *Pharomacrus*). Die beiden Schwanzflaggen *des Kolibris Loddigesia mirabilis*, welche die Steuerfedern weit überragen, sind zu Schmuckfedern umgewandelte Unterschwanzdecken.

Mauser

Mauser (Ekdysis) ist die Bezeichnung für einen die fertige Feder ergreifenden Vorgang, der darin besteht, daß die am Grunde jeden Federbalges gelegene Papille ihre Tätigkeit aufs neue aufnimmt und bei ihrem Wachstum den alten Federkiel aus dem Follikel hinausdrängt.

Bei den *Sphenisci* und *Casuarii* geschieht dies in der Weise, daß der neue Federkeim ein Stück weit durch den Nabel in die alte Spule eindringt, sich in ihr festklemmt und so ein Zusammenhang beider Generationen für einige Zeit hergestellt wird. Erst nachdem die junge Feder ein gutes Stück über die Hautoberfläche hinausgewachsen ist, fällt die alte von ihrer Spitze ab oder wird, wie bei den *Pinguinen*, mit Schnabel und Füßen abgekratzt. *Alle übrigen Vögel* zeigen ein anderes Verhalten, indem bei ihnen der Entwickelungsbeginn der neuen Federgeneration von der völligen Abstoßung der alten begleitet ist.

Der rascheste Ersatz wird in der Regel den Elementen des 1. Federkleides zuteil, welche vielfach schon nach einigen Wochen wieder abgeworfen werden, ja zuweilen noch vor dem Verlassen des Nestes (*Oriolus*). Bei den späteren Konturfedergenerationen kommt eine derart kurze Tragdauer nur ganz vereinzelt vor. Die obere Altersgrenze ist bei ihnen gewöhnlich nach höchstens einem Jahre erreicht. Eine Ausnahme bilden *manche Kraniche*, welche nicht jährlich, sondern aller 2 Jahre ihre Schwungfedern erneuern.

Den Japanern ist es gelungen, im *Phönixhuhn* eine Rasse von *Gallus gallus* zu züchten, bei der im männlichen Geschlecht nach Erreichung des 3. Lebensjahres das Wachstum des zentralen Steuerfederpaares und der Oberschwanzdecken nicht eher zum Abschluß gelangt, als bis die Feder durch ihr eigenes Gewicht ausfällt, was häufig erst eintritt, nachdem 4 bis 6 Jahre vergangen sind und die Federn eine Länge von 2 bis $2^1/_2$ Meter, ja (nach Beebe, 1921) in Rekordfällen sogar eine Länge von über 6 Meter erlangt haben.

Pearl und Boring (1914) haben beim *Haushuhn* Versuche über die Regenerationsfähigkeit der Federpapille angestellt. Sie fanden, daß eine gewöhnliche Konturfeder nicht öfters als 3mal ersetzt werde, wenn das Ausziehen zur Zeit der Gefiederruhe erfolgte. Es trat dann eine Zeit völliger Untätigkeit des Follikels ein, die aber bei Eintritt der Mauserperiode des Vogels sogleich neuer Aktivität wich. Schwungfederfollikel erwiesen sich gegenüber den anderen Follikeln als die regenerationsfähigeren.

Schnelligkeit des Federwachstums

Die Schnelligkeit des Federwachstums ist von Heinroth (1906) in vielen Fällen genau ermittelt worden. Im allgemeinen erfolgt das Wachstum am raschesten, wenn die Feder etwa die Hälfte ihrer Länge erlangt hat; kurz vor Erreichung der vollen Länge verlangsamt sich das Tempo erheblich. Für die Gesamtlänge einer Armschwinge *des Haussperlings* von 50 Millimetern ergab sich eine Wachstumsdauer von 12 Tagen oder ein täglicher mittlerer Zuwachs von 4 Millimetern. Längere Elemente des Großgefieders der gleichen Art wachsen

entsprechend ihrer größeren Länge etwas rascher. Je größer aber die absolute Länge der Feder, um so geringer ist auch der relative tägliche Zuwachs. Die nur 57 Millimeter messende längste Handschwinge von *Sylvia curruca* (Linnaeus) schiebt sich in 24 Stunden um $^1/_{17}$, die 285 Millimeter lange Handschwinge von *Corvus cornix* (Linnaeus) in der gleichen Zeit um $^1/_{32}$ ihrer Länge vor; das besagt, daß jene in 17, diese in 32 Tagen ausgewachsen ist. Die längsten Handschwingen des *Klunkerkranichs* (*Bugeranus carunculatus* Gmelin) erreichen in 54 Tagen eine Länge von 480 Millimetern (mittlere Wachstumsgeschwindigkeit vom 15. bis 26. Tag fast 13 Millimeter täglich). Da die *Kraniche* bei der Mauser alle Schwingen gleichzeitig abwerfen, stellt ein so rascher Ersatz vieler langer Federn an den Organismus beträchtliche Anforderungen. Ebenso verhalten sich die *Anseres*: *kleinere Enten-Arten* sind 21 Tage, *Casarca ferruginea* (Pallas) ist 35 Tage, *Cygnus musicus* (Linnaeus) 42 Tage, *Cygnus olor* (Linnaeus) 49 Tage nach dem Abwerfen der Schwingen wieder flugfähig. Der Ersatz ausgerissener Federn erfolgt langsamer als derjenige vermauserter Federn.

Das Federwachstum ist kein gleichmäßiges, sondern es lösen sich im Verlaufe von 24 Stunden Zeiten starken Wachstums (Tag, erste Nachtstunden = Stunden günstiger Ernährungsbedingungen) mit Zeiten des nahezu völligen Stillstandes (spätere Nachtstunden = Stunden herabgesetzter Ernährung) ab. Viele Federn lassen infolge dieser Periodizität die nahezu senkrecht zum Schaft verlaufenden, schmalen Zonen des täglichen Zuwachses deutlich erkennen. Während des Federwachstums auftretende Ernährungsstörungen gelangen in »Hungerstreifen« zum Ausdruck. Hierunter versteht man Querzonen der Federfahne, in denen die Radien auf niedriger Differenzierungsstufe stehen geblieben sind und sich (durch Schlankheit und Fortsatzlosigkeit ihrer Zellen) den Dunenradien nähern. Krankhafte Veranlagung des Individuums äußert sich bei *Gallinula chloropus* zuweilen darin, daß der Fahne sämtlicher Elemente des Kleingefieders das normale feste Gefüge fehlt, weil die Radien keine Haken ausbilden. Mit dieser Strukturveränderung geht Pigmentarmut einher.

Riddle (1908) hat aus dem Auftreten duniger Hungerstreifen der straffen Fahne weitergehende Schlüsse gezogen und den Satz aufgestellt, daß alle Dunenstrukturen, gleichgültig, ob sie (als Neoptil) am distalen oder (als Basalstruktur) am proximalen Ende der Feder erscheinen, eine Periode langsamen Wachstums unter schlechten Ernährungsbedingungen anzeigen. Nehmen die hemmenden Faktoren weiter zu, so kommt es zunächst zur Spulenbildung, endlich zum völligen Wachstumsstillstand. Neoptile werden meist während des Embryonallebens gebildet; nach dem Ausschlüpfen wachsen sie zuweilen noch so lange, bis der Eidotter aufgebraucht ist. Dann aber hört, als Folge einer Wachstumshemmung, die Differenzierung der Anlage in Strahlen (und Äste) auf und setzt nicht eher wieder ein, als bis der Organismus sich auf die vom Darm ausgehende Ernährung umgestellt hat.

Mauserperioden

Primitiv ist offenbar das Verhalten jener Arten, bei denen sich die Mauser auf einen kurzen Zeitraum zusammendrängt und zwischen 2 Mauserungen eine lange Spanne völliger Gefiederruhe eingeschaltet ist. *Nicht alle Vögel* lassen jedoch derartige Mauserperioden noch erkennen (hierher *Struthio*); insbesondere ist es der Wechsel der Schwung- und Steuerfedern, der sich bei guten Fliegern über das ganze Jahr verteilen kann. Gerade deren Ausbildung

bedingt ja einen gewaltigen Stoffverbrauch. Chandler hat ausgeführt, daß allein an einer mittleren Steuerfeder von *Circus hudsonius* nach niedriger Schätzung 1250000 Strahlen sitzen; aneinandergereiht, würden dieselben einen Streifen von mehr als 1000 Meter Länge bilden.

Umfang der Mauser

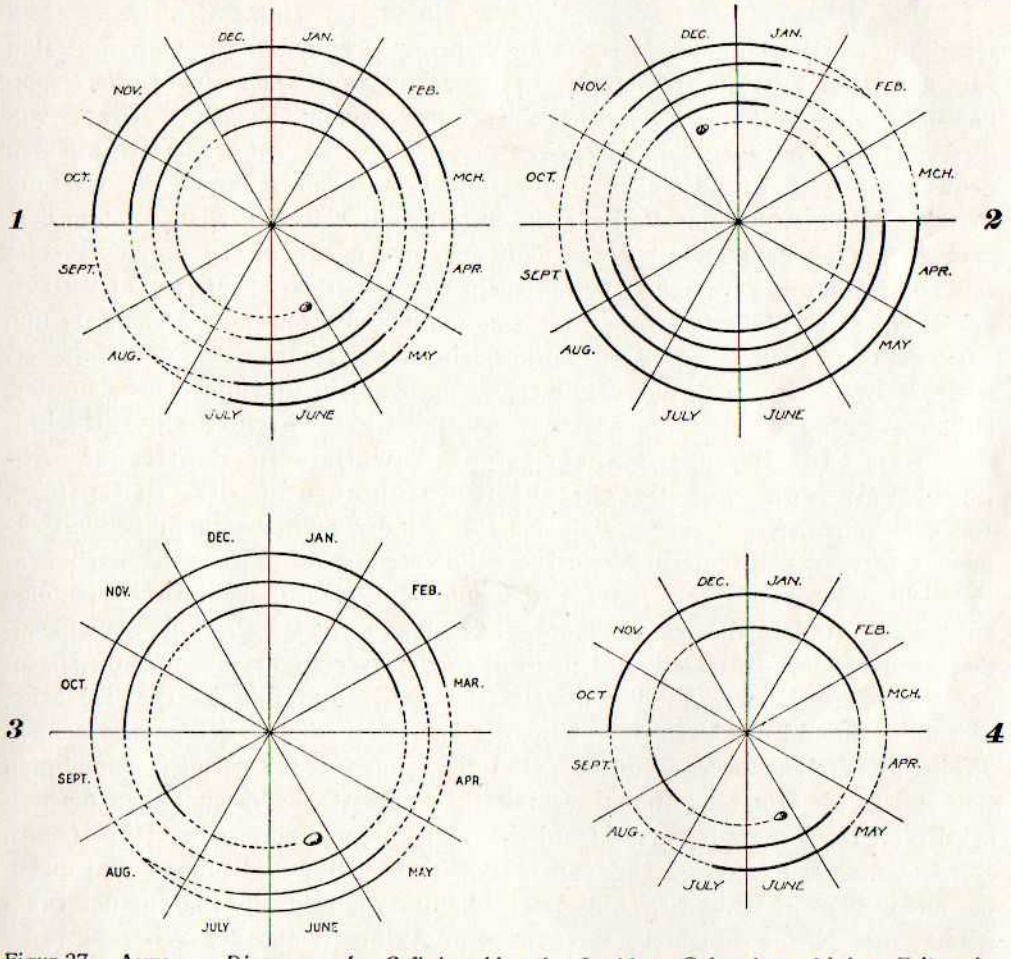
Der Umfang des Gefiederwechsels innerhalb einer Periode ist sehr verschieden und kann sogar bei derselben Art nach Geschlecht, Alter und Jahreszeit wechseln. Eine Vollmauser machen sehr viele Arten im Anschluß an die Brutzeit durch; auch bei *jungen Vögeln*, welche ihre erste Gefiedergarnitur (Jugendkleid) ablegen, ist diese Form der Mauser weit verbreitet. Schon unter diesen begegnen wir jedoch zahlreichen Ausnahmen, wobei dann zusammen mit dem Rumpfgefieder am Flügel zunächst nur die meisten Deckfedern erneuert werden, während die Flugfedern vom Wechsel nicht ergriffen und erst während einer der folgenden Mauserperioden ersetzt werden (Teilmauser). Daraus ergibt sich dann die Bildung eines kombinierten Gefieders, in welchem Federgenerationen verschiedenen Grades (zum Beispiel Elemente der 1. und solche der 2. Generation) eine Zeitlang zur Befiederung des Vogels zusammentreten. Viele Arten (zumeist *Zugvögel*, die in der holarktischen Region brüten) treten nicht einmal, sondern zweimal jährlich in eine Mauserperiode ein, und mindestens ein Teil der Federpapillen eröffnet somit zweimal im Jahre seine Tätigkeit aufs neue. Diese Mauserungen pflegen sich dann so zu verteilen, daß die eine mit dem Aktivitätsbeginn der Keimdrüsen zusammenfällt, während die andere nach Beendigung der Fortpflanzungsperiode einsetzt. Letztere ist meist, erstere selten eine Vollmauser (Figur 37). An *vielen Vögeln* äußert sich der doppelte Federwechsel darin, daß sie während geschlechtlicher Aktivität ein durchaus anderes Aussehen besitzen als während der geschlechtlichen Ruhezeit: Wechsel zwischen Brutkleid und Ruhekleid; dabei wird nicht nur die Färbung, sondern zuweilen auch die Form und relative Länge der Federn (sogar der Steuerfedern: *Cisticola*) verändert. Die zum Austausch des Brutkleides gegen das Ruhekleid führende Mauser (die »Brutmauser«) ist bei *Uria* und *Alca* am Rumpf noch nicht ganz beendet, wenn die Mauser des Ruhekleides ins Brutkleid (die »Ruhemauser«) am Kopf einzusetzen beginnt. Ein solches Übereinandergreifen zweier Mauserungen wurde auch bei *Colymbus* und *Podiceps* festgestellt. Der Fall, daß Konturfederpapillen *des erwachsenen Vogels* im Kreislauf des Jahres dreimal zu neuem Leben erwachen, ist nur von gewissen *Phasianidae*, zum Beispiel *Lagopus*, sowie von den *Pteroclidae* bekannt. Hier beschränkt sich die Erscheinung auf die Befiederung von Kopf und Hals.

Doppelte und 3fache Mauser

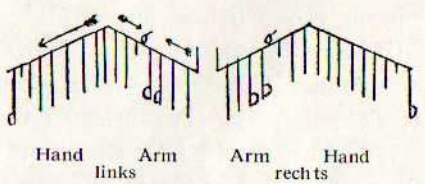
Reihenfolge des Federwechsels

Über die Reihenfolge des Federwechsels innerhalb einer Mauserperiode läßt sich nichts allgemein Gültiges sagen. Die Vollmauser spielt sich sehr oft in der Weise ab, daß sie mit dem Wechsel des Großgefieders beginnt und dann zunächst auf die Konturfedern des Rumpfes übergreift, um sich zuletzt im Bereich der Kopfflur zu äußern (*viele Passeriformes*). Mancherlei Bemerkenswertes bietet der Wechsel der Flugfedern. Die Schwingenmauser kann zu gleichzeitigem Verlust aller Schwungfedern und somit zu temporärer Flugunfähigkeit führen (*alle Megalornithidae, Rallidae, Anseridae* [außer *Anseranes*], *Colymbidae, Alcidae, Phoenicopterus, Anhinga*); bei den *meisten Vögeln* geht sie jedoch allmählich und ohne wesentliche Beeinträchtigung der Flugbarkeit vonstatten. In diesem Falle bilden sich beiderseits zu gleicher Zeit mindestens

3 »Mauserzentren«, von denen aus der Schwingenwechsel sukzessive fortschreitet: 1 Zentrum für die Mauser der *Remiges primariae* und 2 für die Mauser der *Remiges secundariae*. Dann ist die Mauser der Handschwingen symmetrisch und deszendent (das heißt: der Wechsel beginnt mit der proximalen und schreitet allmählich nach der Flügelspitze fort), die Mauser der Armschwingen hingegen nach der Mitte konvergent (indem sie gleichzeitig von der distalen und der proximalen Armschwinge aus ihren Anfang nimmt) (Figur 38).



Figur 37. Aves. — *Diagramm der Gefiederzyklen der Laridae.* Gebrochene Linien: Zeiten des Federwachstums oder der Mauser; ausgezogene Linien: Zeiten der Gefiederruhe. Die Spirale beginnt am Tage des Schlüpfens (Anfangspunkt: das Ei). ***1***, 4-Jahreszyklus der großen Arten der Nordhalbkugel (*Larus argentatus* Brünnich); ***2***, 4-Jahreszyklus der großen Arten der Südhalbkugel (*Larus dominicanus* Lichtenstein); ***3***, 3-Jahreszyklus mittelgroßer Arten der Nordhalbkugel (*Larus heermanni* Cassin); ***4***, 2-Jahreszyklus kleiner Arten der Nordhalbkugel (*Larus ridibundus* Linnaeus). (Nach Dwight, 1925)



Figur 38. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Diagramm der Schwingenmauser.* Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher der Wechsel fortschreitet. Alte (ungewechselte) Schwingen sind im Gegensatz zu den bereits erneuerten durch ein distales Köpfchen bezeichnet, nachwachsende Schwingen in ihrer relativen Länge angedeutet. Bei (*0*) ist eine Schwinge ausgefallen und noch ohne Ersatz geblieben. Typus der symmetrischen, deszendenten Handschwingenmauser und der nach der Mitte zu konvergenten Armschwingenmauser. (Nach Heinroth, 1898)

Bei *sehr langflügeligen Arten* erfahren diese Verhältnisse fernere Komplikationen: es können dann sowohl an der Hand, wie am Arm weitere Mauserzentren auftreten, deren Lage individuell verschieden ist. Bei schlechten Fliegern, wie *Centropus*, ist der Ersatz einer Handschwinge auf der rechten Seite sehr oft nicht vom Ersatz der entsprechenden linken Handschwinge begleitet. — Ein von Heinroth gekäfigter *Haussperling* verlor seine 9 Handschwingen in 70 Tagen, also durchschnittlich in Abständen von 9 bis 10 Tagen.

Der Wechsel der Steuerfedern nimmt im einfachsten Falle einen zentrifugalen Verlauf, wobei er unter Wahrung der Symmetrie vom innersten zum äußersten Paare fortschreitet. Hierher gehören *fast alle Passeres*, die *Rhamphastidae*, *Alcedinidae*, *Perdicinae*. Einer sehr zweckmäßigen Abweichung von diesem Modus begegnen wir bei *einigen Formen*, die sich beim Klettern auf den Schwanz stützen, nämlich *allen Picidae* und (unter den *Passeres*) der Gattung *Certhia*. Bei ihnen beginnt die Erneuerung nicht mit dem zentralen, sondern dem nächstfolgenden Paar. Das zentrale fällt erst aus, nachdem alle übrigen ersetzt sind; bis zu diesem Zeitpunkt trägt es allein die Körperlast. Zentripetal verläuft der Wechsel der Steuerfedern bei den *Phasianinae*, während der *Argusfasan* und *seine nächsten Verwandten* (*Argusianinae*) ein Mauserzentrum bei der 3. Steuerfeder besitzen, von dem aus der Wechsel nach außen und innen fortschreitet. Bei den *Cuculidae* und *Psittaci* ist der unsymmetrische Wechsel sehr verbreitet.

Abhängigkeit der Mauser von äußeren und inneren Einflüssen

Der Eintritt der Mauser steht zuweilen in deutlicher Abhängigkeit von den Geschlechtsfunktionen und der Brutpflege. Bei den *Entenweibchen* richtet sich der Eintritt der kontemporären Schwingenmauser (der zu zeitweiligem Verlust des Flugvermögens führt) ganz nach dem Entwickelungszustand der *Jungen*; *spätbrütende Weibchen* mausern demzufolge auch spät. Anders die *Entenmännchen*: bei ihnen richtet sich die Schwingenmauser nach der Jahreszeit und nicht nach der Nachkommenschaft, da sie an der Brutpflege keinen Anteil nehmen (Heinroth). Auffällig ist die Tatsache, daß die Mehrzahl der Vögel mit doppelter Mauser zu den in der *palaearktischen Region heimischen Zugvögeln* gehört; sind die Arten von der nördlich gemäßigten Zone bis in die tropische hinein verbreitet, so mausern in vielen Fällen die holarktischen Rassen zweimal, die tropischen dagegen nur einmal im Jahre (*Anas*, *Dafila*, *Mareca*, *Podiceps*). Unter den *eurasischen Brutvögeln* pflegen diejenigen, die mit weitem Ziel wandern, eine Herbstmauser vor ihrem Abzug aus der Brutheimat und eine Frühjahrsmauser vor dem Aufbruch aus der Winterherberge durchzumachen (im Gegensatz zu ihren seßhaften Verwandten), oder sie vollziehen den Federwechsel nicht wie die *eurasischen Standvögel* nach Abschluß der Brutperiode, sondern erst im Winterquartier (*Hirundo*, *Micropus*, *Carpodacus erythrinus*, *Cuculus*). Indessen erleidet diese Regel einige Ausnahmen.

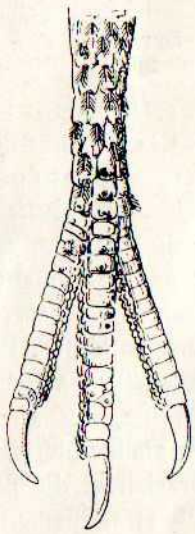
Was im vorstehenden von den Mauserverhältnissen gesagt wurde, bezieht sich im wesentlichen nur auf die Erneuerung der Konturfedern. Die übrigen Befiederungselemente halten zum Teil eine von der Konturfedermauser ganz unabhängige Periodizität ihrer Regeneration ein. Unter den Puderdunen gibt es solche mit Dauerwachstum (*Ardeidae*), andere von sehr kurzer Lebensdauer, so daß wahrscheinlich im Laufe eines Jahres viele Generationen aufeinanderfolgen. Die weißen Fadenfedern, die den sogenannten Hochzeitsschmuck von *Phalacrocorax* bilden, werden zur Zeit der Konturfederruhe an- und wieder abgelegt;

etwa 9 Monate lang bleiben sie dann ohne Ersatz. Über die Mauser der Pelzdunen sind wir noch wenig unterrichtet. Bei den Weibchen von *Anas* werden die den Winter über getragenen Pelzdunen vor der Brutzeit durch längere, stärker pigmentierte ersetzt, welche bei Beginn des Brutaktes wieder ausfallen und zur Auskleidung der Nestmulde verwendet werden (A. J. Jackson, 1915).

Unter abnormen Bedingungen (Gefangenschaft) kommt es leicht zur Unterdrückung einer Mauser; umgekehrt kann man auch durch Darreichung von *Insecten-Nahrung* zur Winterzeit (*Mehlwürmer*) Vögel im Winter zu plötzlichem anomalen Wechsel ihrer Schwungfedern bringen. Kastration übt auf den Federwechsel einen deutlichen Einfluß aus.

Deck-, Laufschuppen

Der distale Teil der unteren Extremität der Vögel pflegt vom Intertarsalgelenk an mit Schuppen bekleidet zu sein, welche in ihrer Gesamtheit als Podotheca bezeichnet werden und im einfachsten Fall (*Steganopodes*) aus nahezu gleich großen, dicht aneinandergereihten »Körnchen« bestehen. Bei den *meisten Ordnungen* macht sich eine Differenzierung der Laufbeschuppung bemerkbar insofern, als die Streck- (Dorsal-) Seite des Fußes mit viel größeren Gebilden bedeckt ist als die Beugeseite. Wenn die (durch die Ontogenese der Laufbeschilderung gestützte) Anschauung richtig ist, daß große Schuppen aus der Verschmelzung mehrerer kleiner hervorgegangen sind, so stellt die Fußbekleidung der *Passeriformes* die höchste Entwickelungsstufe dar: bei ihnen kann der Tarsometatarsus seitlich und vorn von einer einheitlichen »Laufschiene« bedeckt sein (*Turdus*). Völlig fehlen die Deckschuppen den *Eisvögeln* der Gattungen *Alcedo* und *Corythornis*, ferner den bis auf die Endphalangen befiederten Formen.



Figur 39. Columbae. — *Columba livia, domestica* (Linnaeus): *federfüßige Rasse*. Fuß von vorn. Die kleinen Lauffederchen sind kurz abgeschnitten, um ihre Ansatzstellen und die verdickten Erhebungen der Laufschilder zu zeigen, welche Federrudimente anzeigen. (Nach Davies, aus Keibel)

Die embryonale Anlage der Schuppen stimmt mit derjenigen der Feder zunächst überein, da auch sie sich in einer Vermehrung der Epidermiszellen und der obersten Coriumschichten bemerkbar macht. Während jedoch von diesem Zeitpunkt an die Federpapille radiär-symmetrisch weiterwächst, erfolgt bei der Schuppenpapille ein bilateral symmetrisches Wachstum, das zu flächenhafter Ausbreitung führt und durch Verhornung der Epidermiszellen ihren Abschluß erfährt. Die fertige Schuppe besteht aus dem mesodermalen »Schuppenkern« und einem verhornten epidermoidalen Überzug. Nach der Anschauung von Davies (1889) stellen auch die Deckschuppen modifizierte Federn dar. Sie werden nicht vermausert, sondern unterliegen einer ständigen Abnutzung (Figur 39 und 40).

Figur 40. Columbae. — *Columba livia, domestica* (Linnaeus): *frisch ausgeschlüpfter Nestling einer nicht federfüßigen Rasse*. Längsschnitt durch die Haut der Laufseite. 4 Schuppenanlagen, durch Rinnen voneinander getrennt. 3 von ihnen umschließen einen rudimentären Federkeim (*RF*). (Nach Davies, aus Keibel)

Fersenschuppen

Außer den bisher besprochenen Deckschuppen, welche nur als Hornpanzer der unteren Extremität angesehen werden können, treten *bei den Jungen vieler Höhlenbrüter* Schuppen auf, die den Sitzschwielen mancher Säuger analog sind. Sie befinden sich an der Ventralseite des Intertarsalgelenks und sind zu Knollen, Dornen oder Hornzähnen entwickelt, auf denen die Körperlast der Nestlinge ruht und mit deren Hilfe sie sich an der Innenwand der Nisthöhle bis zum Flugloch emporstemmen dürften. Ihre vollkommenste Ausbildung haben diese Fersenschuppen bei den *Rhamphastidae*, *Capitonidae* und *Picidae* erreicht; bald nach dem Verlassen des Nestes fallen sie ab (Figur 41).

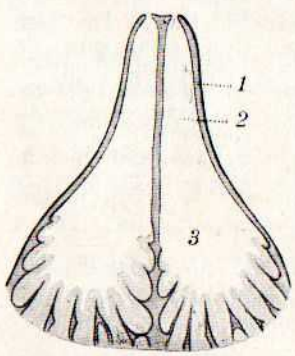
Figur 41.

Figur 41. Pici (Capitonidae). — *Cyanops faiosticta* Temminck: linker Lauf eines jungen Vogels in Seitenansicht, um die kräftig entwickelten Fersenschuppen zu zeigen. (Nach Gyldenstolpe, 1917)

Hautdrüsen

Die Haut der Vögel unterscheidet sich durch gänzlichen Mangel von Schweißdrüsen fundamental von derjenigen der Säugetiere. Talgdrüsen kennt man nur aus dem Gehörgangwulst der *Phasianidae* und aus der Bürzelregion, wo sie zur Bildung der großen paarigen, vom dorsalen Zweig eines der letzten Spinalnerven innervierten Bürzeldrüse (Glandula uropygii) zusammentreten. Diese liegt auf den letzten Schwanzwirbeln als ein kompakter Körper von meist nierenförmiger Gestalt und richtet ihre Ausführungsgänge kaudalwärts. Jede Drüsenhälfte besteht aus unverästelten, radiär gestellten Schläuchen, welche in ein Sammelbecken münden. Aus diesem führt ein Ausführungsgang an die Oberfläche. Indem die Innenwandungen beider Gänge sich aneinanderlegen, kommt es bei manchen Arten zur Bildung einer unpaaren Bürzelzitze, die häufig lang ausgezogen ist.

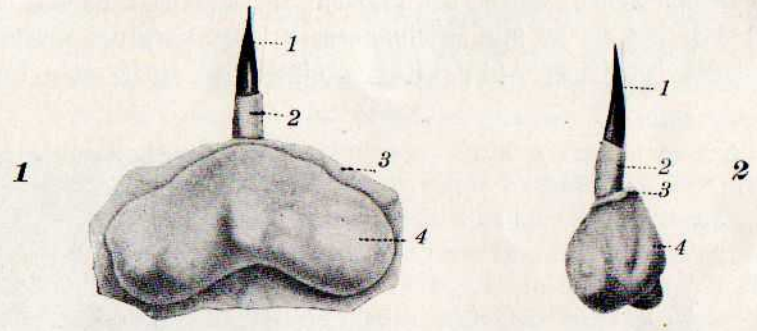
Hinsichtlich der Struktur dieser Zitze bieten sich bemerkenswerte Unterschiede. Im einfachsten Fall sind die Ausführungsgänge weit und entbehren in ihrer Wandung jeglicher Muskulatur; die Zitze pflegt hier nackt zu sein, da die Gestalt der Gänge es dem Vogel ermöglicht, durch bloßen Schnabeldruck einen Sekrettropfen heraufzubefördern (*Columbidae*). (Figur 42.) Ist das Lumen der ausführenden Gänge hingegen sehr eng, wie bei *Tetrao urogallus*, so dürfte es dem Vogel unmöglich sein, durch Ausquetschen der Zitze sein Ziel zu erreichen. Hier erfolgt die Ausstoßung des Sekrets automatisch durch Wirkung zirkulär um die Ausführungsgänge angeordneter glatter Muskeln, welche durch Längsmuskeln miteinander verbunden sind. Die austretenden Sekrettropfen werden durch pinselförmige, die Mündung der Ausführungsgänge umgebende Federchen (Figur 28) aufgefangen, hier angesammelt und können nun jederzeit mittels des Schnabels ihrer Bestimmung zugeführt werden (Figur 43). Diese besteht in einer Einfettung des Gefieders, vor allem der Konturfedern, wodurch sich die besonders mächtige



Figur 42. Macrochires (Micropodidae). — *Micropus apus* (Linnaeus): *Bürzelzitze* im Frontaldurchschnitt (schematisch). (*1*) Zitze; (*2*) Ausführungsgang; (*3*) Sammelbecken der Bürzeldrüse. (Nach Schumacher, 1919)

Entwickelung der Drüse bei *Schwimmvögeln* und ihr Fehlen bei den locker befiederten »*Ratiten*« (bei denen sie aber noch embryonal angelegt wird) erklärt. Bei *Podargus*, einigen *Psittaci*, *Columbae*, *Otis* scheinen die Puderfedern die fehlende Bürzeldrüse funktionell zu ersetzen.

Das Sekret der Bürzeldrüse bildet sich in Gestalt sehr kleiner Fetttröpfen in den Epithelzellen der Drüsenschläuche; indem die Zellen zerfallen, wird ihr Sekret frei und erfüllt dann das Lumen der Schläuche zusammen mit den Überresten der Mutterzellen als gleichmäßig körnige Masse.



Figur 43. GALLI (Tetraonidae). — *Tetrao urogallus* Linnaeus: *Bürzeldrüse*. *1*, Ventralansicht; *2*, Seitenansicht. (*1*) zum Bürzeldocht verklebte Pinselfederchen; (*2*) Bürzelzitze; (*3*) äußere Haut; (*4*) Bürzeldrüse. (Nach Schumacher, 1919)

Ontogenetisch entsteht die Bürzeldrüse in der Weise, daß sich 2 Hauteinstülpungen bilden (bei *Gallus* am 10. Bebrütungstage), deren Wände Knospen treiben.

Färbung von Haut und Hautgebilden: Melanine und Lipochrome

Unter den Pigmentfarben, welche in der Vogelhaut und ihren Abkömmlingen auftreten, unterscheidet man gegenwärtig 2 Hauptgruppen: die Melanine und die Lipochrome (Fettfarbstoffe). Die Melanine sind von gelblichbräunlicher bis schwärzlicher Farbe und zeigen stets eine scharf umrissene Körnchen- oder Stäbchengestalt, während die (in der Regel gelben, gelbroten oder roten, selten violetten, blauen oder grünen) Lipochrome entweder in Fetten diffus gelöst sind, oder (ausnahmsweise) als sehr kleine, undeutlich abgegrenzte Körnchen oder Flocken in der Hornmasse eingebettet liegen. Zum Nachweis der Lipochrome dient die Lipozyanreaktion: sie färben sich in konzentrierter Schwefelsäure blau. Ein weiteres Charakteristikum gegenüber den Melaninen wird durch den Umstand gebildet, daß sie in Narkotika leicht löslich sind.

Eumelanin und Phaeomelanin

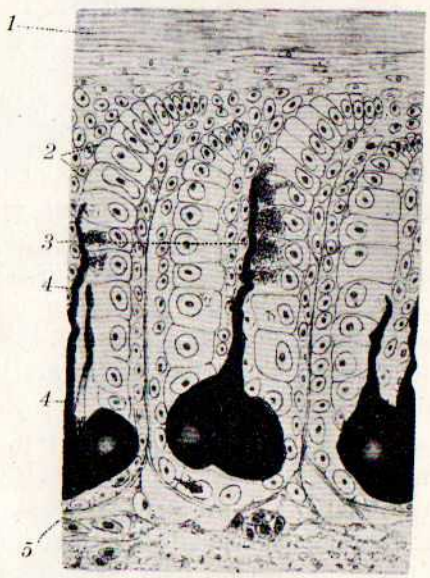
Durch Görnitz (1923) wurde zum ersten Male der Nachweis geführt, daß unter den Melaninen der Vogelfeder 2 Gruppen zu unterscheiden sind: das Eumelanin und das Phäomelanin, die niemals aus der gleichen Mutterzelle hervorgehen und in der fertigen Feder stets deutlich getrennt sind, aber beide sowohl in den Radien, wie in der Rindenschicht und den Markzellen der Rami und in den Zellelementen des Schaftes auftreten können. Die Träger des Eumelanins sind von dunkler Färbung und mehr oder minder stäbchenförmiger Gestalt, im Gegensatz zu den Trägern des Phäomelanins, die von gelblichen bis bräunlichen Tönen variieren und von rundlicher Gestalt zu sein pflegen. Zum Unterschied vom Eumelanin ist ferner das Phäomelanin in Alkalien ziemlich leicht löslich. Alle schwarzen und grauen Tönungen der Vogelfeder werden durch Eumelanin,

die meisten braunen, braungelben, rotbraunen hingegen durch Phäomelanin hervorgerufen. Treten beide Melaninformen im gleichen Radius auf, so erfüllen die Eumelanine gewöhnlich die Spitze, die Phäomelanine den proximalen Teil des Federstrahls (Figur 44).

Bildungsort der Melanine

Die Bildung der in der Feder abgelagerten Melaninkörner erfolgt nach Strongs klassischen Untersuchungen (1903) im Zytoplasma amöboider Zellen, differenzierten Abkömmlingen der Intermediärzellen, welche die Epithelleisten des Federkeimes aufbauen. Diese amöboiden Chromatophoren entsenden zu den Zellen, welche das Pigment zu empfangen haben, lange Fortsätze und versorgen sie so mit Melaninkörnern. Der Vorgang, welcher mit der Annahme eines osmotischen Austausches erklärt wird, findet sein Ende, bevor

Figur 44.



Figur 45.

Figur 44. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus. Pigmentverteilung im Schnittbild durch einen Nestlingsdunen-Keim.* Eumelaninstäbchen schwarz, Phäomelaninkörner braun. 2 Eumelanin- und 2 Phäomelanin-Chromatophoren entsenden Ausläufer, welche das Pigment an die Radiuszellen abgeben. (Nach Glasewald, 1926)

Figur 45. Laro-Limicolae (Laridae). — *Sterna hirundo* Linnaeus: *Querschnitt durch den Keim einer Armschwinge.* (*1*) Federscheide; (*2*) Radiuszellen; (*3*) Pigmentgranula, die von dem Ausläufer einer von Eumelanin erfüllten Chromatophore an die Radiuszellen abgegeben worden ist; (*4*) Ausläufer einer Chromatophore; (*5*) »Basalmembran«. (Vergrößerung 495 fach). (Nach Strong, 1902)

die Verhornung abgeschlossen ist. Glasewald (1926) konnte zeigen, daß Eumelaninkörner und Phäomelaninkörner aus getrennten Chromatophoren hervorgehen; ihre Entstehung in der Mutterzelle ist an die Mitochondrien geknüpft (Rényi, 1924). Die Pigmentkörner bestehen offenbar aus einer Grundsubstanz und »adsorbiertem« Melanin.

Lipochrome: Modifikationen

Über die Lipochrome sei dem darüber bereits Gesagten noch hinzugefügt, daß ihrer mehrere zu unterscheiden sind, die sich sowohl der Färbung wie (nach Ausweis des spektroskopischen Befundes) dem chemischen Aufbau nach

voneinander abweichen; über ihre Konstitution ist jedoch noch nichts Näheres bekannt. Görnitz und Rensch (1925) haben die blauen, violetten und roten Pigmente aus der Kopfplatte *einiger Fruchttauben* der Gattung *Ptilinopus* als Ptilopin zusammengefaßt und nachgewiesen, daß sich alle Färbungsphasen dieses Lipochroms bei Behandlung mit Alkalilauge in die Reihe Blau — Violett — Rot — Orange einordnen. Unterschieden wurden ferner: ein weitverbreitetes gelbes Lipochrom (wie es in den Federn von *Oriolus oriolus* enthalten ist) als Zoofulvin, ein nahe verwandtes und nicht minder häufiges rotes Lipochrom (Typus: *Chrysolophus pictus*) als Zoonerythrin; das grüne Lipochrom im Kopfgefieder *einiger Tauchenten* (*Somateria*, *Arctonetta*) und in den Schwingen von *Parra* als Zooprasinin (Rensch, 1925), das grüne Lipochrom von *Ithaginis* als Phasianoverdin, das violettrote der gleichen Gattung als Phasianorubin (Goetz, 1925), das grüne Pigment von *Turacus* als Turacoverdin und so weiter; doch vermögen wir über die Natur dieser Farbstoffe bisher größtenteils nichts anderes auszusagen, als daß sie nicht miteinander identisch sind, was auch schon vor ihrer Benennung angenommen werden konnte. Einigermaßen abseits steht das Kotingin (Görnitz und Rensch, 1924), das im Gegensatz zu den bisher genannten Fettfarbstoffen in Gestalt kleiner Körnchen von kurzer Stabform in den Federn *vieler Arten der Cotingidae* auftritt und sie rot oder violett färbt. Von einem weiteren eigenartigen Federfarbstoffe, der den Lipochromen nicht verwandt ist: dem roten Turazin, ist neuerdings (H. Fischer, 1923) die Konstitution bekannt geworden; es handelt sich hier um das Kupfersalz des Uroporphyrins. Dieser Farbstoff ist der Familie *Turacidae* eigentümlich und tritt hauptsächlich in den Schwungfedern auf. Nach Krukenberg enthalten auch die roten Federn der Kopfseiten von *Dasylophus* (*Cuculidae*) Turazin.

Bildungsort der Lipochrome

Über den Bildungsort der Lipochrome und die Art ihres Eindringens in die Federelemente ist noch nichts bekannt. Krukenberg hält es für wahrscheinlich, daß ein sehr häufiges, zuerst aus der Tarsalhaut von *Milvus* beschriebenes, orangegelbes Lipochrom, das »Koriosulfurin«, die Muttersubstanz aller übrigen Fettfarbstoffe sei, denn es wird fast in allen fettreichen Geweben bei den *verschiedenartigsten Vögeln* angetroffen und könnte daher der Haut durch die Blutbahnen zugeführt werden. Für alle übrigen Lipochrome nimmt er an, daß sie am Ort ihrer Ablagerung aus dem Koriosulfurin entstanden seien.

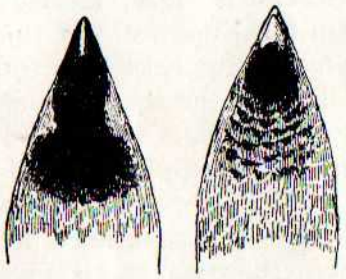
Verbreitung der Pigmente

Periodischer Färbungswechsel

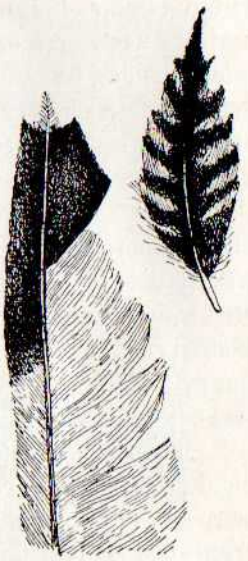
Melanine wie Lipochrome können an der Erzeugung der Färbung von Haut, Schnabel, Nägeln, Schuppen und Federn beteiligt sein. Nicht selten kombiniert sich ihre Farbwirkung, wovon bei der Besprechung der Gefiederfärbungen die Rede sein wird. Eine histologische Untersuchung verlangt noch die auffällige Erscheinung, daß die Färbung des Schnabels *vieler Vögel* (*Passer domesticus*, *Fringilla coelebs*, *Sturnus vulgaris*, *Lampronessa sponsa*) einem periodischen Wechsel unterworfen ist, welcher offenbar mit der Periodizität der Geschlechtsfunktionen in Verbindung steht und sich den Färbungsunterschieden von Ruhekleid und Brutkleid *doppelt mausernder Vögel* an die Seite stellen läßt. Gleichzeitig vollzieht sich bei *einigen Arten* (*Sturnus vulgaris*) ein Wechsel in der Fußfärbung, ohne daß es zur Erneuerung der Hornbedeckung kommt. Hier offenbart sich also der Rhythmus der inneren Konstitution des Vogels in seiner Abhängigkeit von den Jahreszeiten durch gleitenden Farbenwechsel. Bei den Federn ist das nicht so: sie zeigen durch ihre Färbung jeweils nur den inneren Zustand an, in

dem sich der Vogel zur Zeit des Wachstums der betreffenden Feder befand. *Junge Vögel*, deren Rumpfgefieder von hinten nach dem Kopfe zu fortschreitend gewechselt wird, können daher in der vorderen Region eine viel fortschrittlichere Färbung zeigen als in der hinteren (*Tragopan* und *Chrysolophus* nach der Jugendmauser). Zieht man Vögeln, die im Verlaufe der Ontogenese oder in Abhängigkeit von den Jahreszeiten ihr Aussehen durch Mauser verändern, Federn zur Zeit der Gefiederruhe aus, so nimmt die nachwachsende Feder eine Färbung und Zeichnung an, welche zwischen den normalen Färbungsalternativen vermittelt. Beebe (1914) führte an *Piranga erythromelas*, einem Vogel mit rotem Brutkleid und grünem Ruhekleid, folgenden lehrreichen Versuch aus. Durch reichliche Fütterung und Dunkelhaft bewirkte er, daß die (zum Tausch des roten Brutkleides gegen das grüne Ruhekleid führende) Brutmauser im Herbste unterblieb. Im Frühjahr versetzte er die Tiere wieder unter normale Bedingungen; sie mauserten nun und ersetzten ihr altes rotes Gefieder durch ein neues von gleicher Farbe. Das grüne Ruhekleid war also (wie eigentlich auch zu erwarten stand) gänzlich übersprungen worden.

Im wesentlichen nicht oder gar nicht durch Hautpigmente, sondern durch starke Vaskularisation der Haut wird die rote Farbe der Hautlappen am Kopfe vieler Vögel (*Gallus*, *altweltliche* und *neuweltliche Geier*) erzeugt (vergleiche oben, Seite 8). Unter der Wirkung der Vasokonstriktoren »erbleichen« daher *einige Neuwelt-Geier* (*Cathartes aura*), wenn sie (etwa durch den Anblick des Futters) erregt werden.



Figur 46.



Figur 47.

Figur 46. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus, *Männchen: Kopf und Kehle in Ventralansicht*, rechts in frischem Gefieder (Herbst), links in abgeriebenem Gefieder (Frühjahr). Schnabel im Herbst hornfarben, im Frühjahr schwarz. (Nach Pycraft, 1910)

Figur 47. Aves. — *Stark abgenutzte Federn, welche die Widerstandsfähigkeit der pigmentierten Bezirke zeigen.* Links: Spitze einer Schwungfeder von *Larus*; rechts: Feder von *Numenius arquata*. (Nach Pycraft, 1910)

Färbungsänderungen des Gefieders können auch ohne Mauser auf mehrfache Weise entstehen. Im einfachsten Falle werden sie dadurch hervorgerufen, daß helle Federkanten bei längerer Tragdauer des Gefieders abbrechen und dabei die intensiver gefärbten Federteile freigelegt werden. Beim *Hänfling* (*Carduelis cannabina*), welcher diese »Umfärbung« gegen den Frühling hin besonders deutlich zeigt, brechen die unpigmentierten distalen Federstrahlen und die unpigmentierte Ramusspitze ab; am Ramus wird dieser Vorgang dadurch erleichtert, daß er im unpigmentierten Spitzenteil ein hohles, lufterfülltes Rohr darstellt, dessen Wand an der Übergangsstelle zur pigmentierten (von Zoonerythrin erfüllten) Zone besonders dünn ist. Für nur melanotisch gefärbte Federn gilt allgemein, daß die Federelemente um so widerstandsfähiger gegen mechanische Angriffe sind, je dichter sich die Melaninkörner in ihnen zusammendrängen (Figur 46 und 47).

Eine große Rolle spielt ferner die Farbenveränderung als Folge der Ausbleichung von Pigmenten. Betrifft sie Melanine, so ist es lediglich ein hellerer Farbton die Folge: schwarze Federn können bräunlich, braune isabellfarben werden. Auch Lipochrome sind zum Teil sehr lichtempfindlich. Grüne Federn mancher Arten (*Merops, Cissa*) werden mit der Zeit blau infolge Ausbleichens des gelben Farbstoffes, der sich an der frischen Feder in der Rindenschicht der Äste findet; die rote Färbung der dunigen Federbasis von *Otis*, die lachsrote Tönung des Bauchgefieders von *Mergus merganser* und *einiger Sterna-Arten* bleicht nach dem Tode des Vogels außerordentlich rasch aus, wenn die Federn dem Lichte ausgesetzt werden, obgleich das färbende Lipochrom in den Hornteilen der Feder eingeschlossen ist und ihnen nicht etwa nur äußerlich anhaftet. Bei allen diesen Farbänderungen der fertigen Feder handelt es sich also um eine Verminderung der Farbenintensität; niemals kommt eine Umfärbung durch Zufluß neuer Pigmente zustande.

Federzeichnung

Über die Entstehung der oft sehr komplizierten Federzeichnungen, welche fast immer durch ungleichmäßige Verteilung von Eumelanin bewirkt werden, sind wir noch nicht hinreichend unterrichtet. Aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgt die endgültige Pigmentverteilung von den Chromatophoren aus bereits in einem Stadium, in welchem sich die Elemente des Federkeimes noch nicht zu Ramus- und Radiusanlagen differenziert haben. Dadurch, daß die proximalen Ramusanlagen sich nach Empfang des Pigmentes stärker strecken als die (vor ihnen gebildeten) distalen Ramusanlagen, kann die Tropfenzeichnung entstehen, wie sie für die *Jugendkleidfedern vieler Singvögel* bezeichnend ist: Umwallung eines blassen, phäomelanotisch gefärbten Apikalfleckes durch schwärzliche (eumelanotische) Randsäume (Görnitz, M. S.). Werden Federn, die im Spitzenteil ein anderes Zeichnungsmuster tragen als in den proximalen Teilen, während des Wachstums ausgerupft, so wiederholt die alsbald nachwachsende Feder genau die Zeichnung ihrer Vorgängerin und setzt diese nicht etwa dort fort, wo die Vorgängerin endete. Das zeugt für eine weitgehende Autonomie der einzelnen Federpapille hinsichtlich des Zeichnungsmusters.

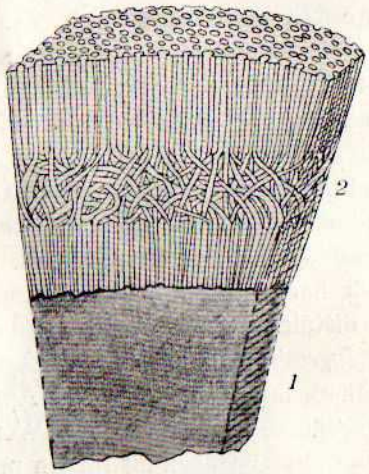
Die Zeichnung des Federindividuums steht gewöhnlich in engster Beziehung nicht nur zur Zeichnung, sondern auch zur Deckungsweise der Nachbarfedern. Auffällige Zeichnungen und Färbungen treten in solchem Falle nur im exponierten Federteil auf, während der Teil der Fahne, welcher von der darüber inserierenden Feder zugedeckt wird, schlicht gefärbt ist. Heinroth hat mit Beziehung auf diese Zweckmäßigkeit den guten Ausdruck »Psychologie der Feder« geprägt. So erhalten sich auch umgekehrt primitive Zeichnungen (wie die Querbänderung als Vorstufe der Einfarbigkeit) zuweilen nur in den verdeckten Federbezirken, beispielsweise an den Federn der Körperseiten, soweit sie unter dem gefalteten Flügel verborgen bleiben, oder dicht proximal vom exponierten Teil der Federspitze.

Farbeneindruck

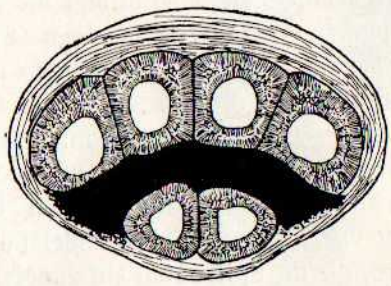
Da der gleiche oder ein ähnlicher Farbeneindruck auf sehr verschiedene Weise in der Feder erzeugt werden kann, so wird das bisher über die Federpigmente Gesagte nicht genügen.

Schwarz entsteht durch dichte Scharung von Eumelaninkörnern. Sind diese Körner dilut verteilt, so ergibt sich eine schwarzbraune Färbung. Die Wirkung dunkel Rotbraun bis dunkel Braungelb wird durch dichte, die

Wirkung hell Rostbraun bis Lehmgelb durch lockere Einlagerung von Phäomelaninkörnern hervorgerufen. Graue Federn sind in den Rami und der Basis der Radii pigmentfrei, in der Radiusspitze dagegen von Eumelaninkörnern dicht erfüllt. Blaß gelbbraune (wüstenfarbige) Federn führen gleichfalls in den Rami und der Basis der Radii kein Pigment; die Spitze der letzteren wird von Phäomelanin eingenommen. Olivenbraune und braungraue Federn enthalten beide Melaninarten. Weiß, als einfachste Strukturfarbe, kommt dadurch zustande, daß die farblose Hornmasse der Feder an bestimmten Stellen (meist in den Markzellen der Rami und des Schaftes) mit Luft erfüllt ist. Gelb, Orange und Rot werden stets durch Lipochrome hervorgerufen, welche die Rindenschicht der Rami, selten auch die verhornten Radiuszellen, diffus durchtränken oder (Kotingin) in ihr als Körnchen eingebettet liegen. Blau verdankt sein Entstehen nur bei *Ptilinopus monachus* der Wirkung eines Lipochroms; in allen anderen Fällen ist es eine optische Farbe, und zwar eine Farbe trüber Medien.



Figur 48.



Figur 49.

Figur 48. Aves. — *Schematischer Ausschnitt aus einer Kästchenzelle.* (*1*) der lufterfüllte Hohlraum des Zellinneren; (*2*) die Zone der lufterfüllten Kanälchen, welche die Hornsubstanz der dicken Zellwand mit radiärem Verlauf durchsetzen und sich in einer mittleren Zone knäuelartig durchflechten. (Nach Kniesche, 1914)

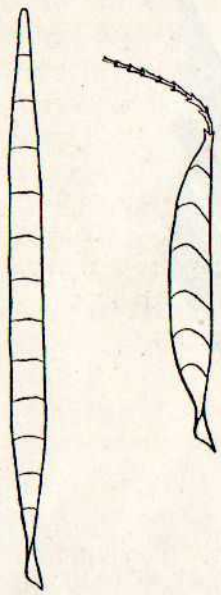
Figur 49. Aves. — *Schematischer Querschnitt durch einen blauen Ramus von Thraupis* Boie (*Passeres, Tanagridae*). 4 dorsale und 2 ventrale Kästchenzellen, durch eine mächtige pigmentierte Zone voneinander geschieden und von der Rindenschicht umhüllt. Die dicken Wandungen der Kästchenzellen begrenzen einen lufterfüllten Raum. (Nach Rensch, 1925)

Das gilt sowohl für die Haut wie für die Federn. An den Federästen kommt der Eindruck »Blau« in der Regel dadurch zustande, daß die Wandung der Markzellen, welche einen großen lufterfüllten Raum umschließt, sich verdickt und von einer sehr großen Zahl radiär verlaufender, lufterfüllter Kanälchen durchzogen wird, deren Dicke in einem bestimmten Verhältnis zur umgebenden Hornmasse steht (»Kästchenzellen«) (Figur 48 und 49). Bedingung für das Zustandekommen der Erscheinung ist ferner, daß sich an der ventralen Seite des Astes dunkles, als Schirm wirkendes Melanin anhäuft. Fehlt das Melanin, so entsteht bei gleichbleibenden sonstigen Bedingungen lediglich ein ganz schwacher bläulicher Schimmer der weiß erscheinenden Feder (*Halcyon sauro-phaga*, Flügelfleck von *Pitta elegans*). Die grüne Färbung wird nur in seltenen Fällen, deren bereits gedacht worden ist (*Turacus, Somateria, Parra, Ithaginis*) durch grünes Lipochrom erzeugt; in der Regel kommt sie durch Kombinierung

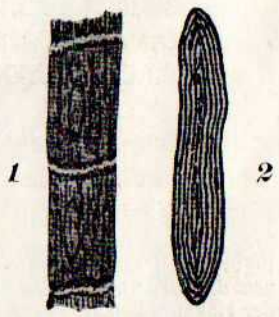
von Blaustruktur der Markzellen und Gelbfärbung der dorsalen Rindenschicht an den Rami zustande. Das gelbliche Olivengrün, wie es sich in den Rückenfedern von *Parus maior* findet, entsteht auf anderer Basis: Zoofulvin im Ramus und in der Basis des Radius, dichte Massen von Eumelanin in den distalen Teilen des Radius. Violett geht bei einigen *Cotingiden* und *Fruchttauben* auf ein violettes Pigment (Kotingin, Ptilopin) zurück; in den meisten Fällen aber finden wir in den violetten Federn Blaustruktur mit rotem Lipochrom (*Nyctiornis, Conurus cycanoephalus*) oder Blaustruktur mit Melanin kombiniert, so zwar, daß sich Eumelanine in diluter Verteilung (*Thraupis sclateri*) oder Phäomelanin in dichter Ansammlung (*Poëphila gouldiae, Granatina, Coracias caudata*) unter den blauerzeugenden Kästchenzellen ausgebreitet hat (Görnitz und Rensch, 1924).

Schillerfarben

Sehr verbreitet ist unter den *Vögeln* der Besitz schillernder Federn, deren Farbton bei Vergrößerung des Einfallswinkels nach dem blauen Ende des Spektrums wandert. Wie die Untersuchungen von Elsässer (1925) ergeben haben, handelt es sich bei dem Schiller um Interferenzfarben, die durch ein einziges dünnes Blättchen erzeugt werden; als solches wirkt der unpigmentierte, äußerst dünne Hornüberzug der Radien. Die schillernden Radien zeigen den nichtschillernden gegenüber mehrere Abweichungen: sie sind stark verbreitert und haben, um ihre Breitseite dem Beschauer zuzuwenden, eine Drehung an der Ansatzstelle um 90 Grad ausgeführt; zudem sind sie fast stets außerordentlich stark pigmentiert (Figur 50). Rensch (1925) hat in dieser Überladung der Zellen schillernder Radien mit Melaninkörnern eine wesentliche Ursache für das Zustandekommen des Schillers erkannt. Die Pigmenteinwanderung hat, da das Zellinnere nicht hohl ist, eine Volumenvergrößerung der Zelle zur Folge. Deren von Pigment freibleibende äußerste Schicht wird dabei mehr und mehr ausgedehnt, »bis sie schließlich anfängt zu schillern, ähnlich wie die Haut einer Seifenblase durch Aufblasen immer dünner und dünner wird und dann das bekannte Farbenspiel zeigt« (Elsässer). In der Regel sind nur die Hakenstrahlen zu schillernden Federelementen umgewandelt, die Bogenstrahlen nicht; bei den *Trochilidae*, *Nectariniidae* und bei *Pavo* aber nehmen auch diese an der Erzeugung des Schillers teil. Albinos von *Schillervögeln* schillern nicht

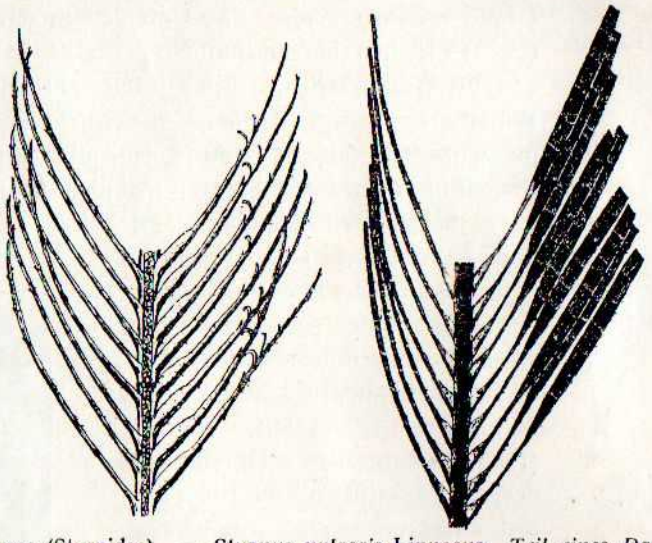


Figur 50. Aves. — Links: *Schillerradius einer Feder aus dem Flügelspiegel von Anas* (*Anseres*), der in seiner ganzen Länge modifiziert ist. Rechts: *Schillerradius einer Rückenfeder von Eugenes* (*Trochilidae*). Hier sind nur die basalen Zellen zur Erzeugung des Schillers herangezogen. Zu beachten die Drehung um 90°, die der Radius in beiden Fällen an der Basis erfahren hat. (Nach Rensch, 1925)



Figur 51. Passeres (Sturnidae). — *Sturnus vulgaris* Linnaeus: *Schillerradien.* **1**, 2 Radienzellen in Dorsalansicht, mit durchschimmernden Zellkernen, Vergrößerung etwa 450 fach; **2**, eine Radiuszelle im Querschnitt, um die regelmäßige Anordnung der Pigmentkörner in Längsreihen zu zeigen, Vergrößerung etwa 1200fach. (Nach Elsässer, 1925)

und haben an Stelle der breiten dünnwandigen Schillerradien Radiuszellen von viel geringerem Volumen (Figur 52). Sehr selten ist der Schiller nicht an die Anwesenheit von Melanin geknüpft (hierher der schwache Schiller am Halsgefieder weißer *Haustauben*). In der Regel erfüllt Eumelanin, hier und da (so bei *Phasianus*) Phäomelanin die Schillerradien. Bei *Pipra opalizans* und *Pitta* sind es nicht die Radien, sondern die Rami, welche den Schiller hervorrufen, doch ist derselbe dann von sehr geringer Intensität. An hochspezialisierten Schillerradien (*Lophophorus*, *Lamprocolius*, *Cinnyris*) werden Interferenzfarben erzeugt, die der 2. Ordnung der Newtonschen Farbenreihe angehören; bei Vergrößerung des Einfallswinkels können sich hieran Farben der 3. Ordnung anschließen. Der Brechungsquotient liegt bei stark schillernden Federn sehr hoch: bei *Lophophorus* beträgt er etwa 1,75 bis 1,8 und kommt somit dem des Diamanten nahe. Ebenfalls für *Lophophorus* berechnete Elsässer die Dicke des optisch wirksamen Blättchens und erhielt für Rot 0,28 μ, für Gelb 0,25 μ, für Blau 0,20 μ.



Figur 52. PASSERES (Sturnidae). — *Sturnus vulgaris* Linnaeus: *Teil eines Ramus mit Radien von der Brustfeder eines albinotischen* (*links*) und *normalen* (*rechts*) *Vogels.* Die distalen Zellen der Hakenradien des normalen Stares sind durch eingewandertes Melanin stark verbreitert worden und schillern, beim albinotischen Star sind sie schmächtig geblieben und bewahrten den Bau eines typischen nichtschillernden Hakenradius. (Nach Rensch, 1925)

Farbaberrationen

In neuerer Zeit sind die Farbaberrationen der Vögel in den Kreis wissenschaftlicher Untersuchungen einbezogen worden, da sich aus ihnen vielfach wertvolle Hinweise auf den Chemismus entnehmen lassen, der den normalen Färbungen zugrunde liegt. Rensch (1925) unterscheidet bei den erblichen Farbabweichungen (genotypische Heterochrosis) zwischen 3 Hauptgruppen: abnormem Farbstoffmangel = Hypochromatismus, abnormer Pigmentausbreitung = Hyperchromatismus und mutativen Änderungen komplizierter Natur.

Hypochromatismus

Der Hypochromatismus tritt im extremen Falle als totaler Albinismus auf (dem vermutlich das Fehlen eines pigmentfällenden Ferments zugrunde liegt). Allen Hautgebilden mangelt dann das Pigment, ebenso den Augen und der Epidermis selbst. Die Vererbung ist streng alternativ und gleichzeitig rezessiv. Weniger ausgesprochen ist der Defekt beim Leukismus, bei dem nur die Federn keinen Farbstoff enthalten, während die Augen und die Epidermis

pigmentiert bleiben. Der Leukismus vererbt sich vielfach dominant, ja man kennt sogar leukistische *Vogel-Rassen*, die nachweislich mutativ aus pigmentierten entstanden sind, wie *Accipiter novae hollandiae* auf Tasmanien. Auch die *weißen Reiherarten* (*Egretta alba, Egretta garzetta*) sind wohl leukistische Abkömmlinge pigmentierter Vorfahren. Partieller Albinismus äußert sich darin, daß das Pigment einem Teil des Gefieders völlig fehlt, dem anderen Teil nahezu oder völlig unvermindert erhalten bleibt. Solche Vögel sind also mehr oder minder ausgesprochen gescheckt, doch tritt der Pigmentausfall niemals völlig symmetrisch auf. Einige individuenreiche Populationen, so die *Kolkraben der Färöer* (*Corvus corax varius*) und die *Sporenkuckucke* von *Neu-Pommern* (*Centropus ateralbus*) bestehen zu einem erheblichen Prozentsatz aus Schecken.

Schizochroismus

Als Schizochroismus hat zuerst Haecker (1908) die Erscheinung bezeichnet, daß im Gefieder eines Vogels eine Pigmentart erhalten blieb, eine andere dagegen völlig mangelt. Typische Fälle von Schizochroismus zwischen beiden Melaninarten sind von mehreren Spezies bekannt geworden; besonders beim *Rebhuhn* (*Perdix perdix*) werden sie nicht selten gefunden. Hier fällt also entweder nur das Eumelanin oder nur das Phäomelanin aus. Häufiger ist der Schizochroismus zwischen Melanin und Lipochrom. In der Regel ist es dann das Melanin, dessen Ausbildung unterblieb; hierher gehört die *rein gelbe Domestikationsrasse des Kanarienvogels*, hierher auch insbesondere eine nicht ganz seltene *Aberration des Stieglitzes* (*Carduelis carduelis*), deren Vertreter völlig weiß sind und kein Irispigment haben, dabei aber die lipochromatischen Färbungen: rote Gesichtsmaske, gelbe Flügelbinde, bewahrten. Weit seltener fällt das Lipochrom aus, dagegen nicht das Melanin. Als typisches Beispiel sei hier die *blaue Zuchtrasse des Wellensittichs* (*Melopsittacus undulatus*) genannt.

Chlorochroismus

Chlorochroismus nennen wir mit Rensch die Aberrationsform, bei der alle Pigmentarten gleichmäßig abgeblaßt erscheinen. In extremen Fällen kann sie den Übergang zum Albinismus herstellen. Rensch vermutet als Ursache des Chlorochroismus die Überproduktion eines oxydierenden Fermentes, das die Umwandlung des Eumelanins in braunes, phäomelaninartiges Pigment zur Folge haben kann. Die Aberration vererbt sich rezessiv, bei *Kanarienvögeln* und *Haustauben* liegt der Faktor für Chlorochroismus zudem im Geschlechts-Chromosom.

Hyperchromatismus

Hyperchromatismus kann sich in abnormer Vermehrung der Melanine oder der Lipochrome äußern. Im ersteren Falle spricht man von Melanismus und gliedert diesen wiederum, nach den Pigmenten, die abnorm vermehrt werden können, in Eumelanismus und Phäomelanismus. Bei der Vererbung des Eumelanismus tritt vielfach klare Spaltung auf; so kennt man *eine ganze Reihe »dichromatischer« Vogelarten*, die in *einer normalen* und *einer völlig geschwärzten* (eumelanotischen) *Phase* auftreten. Selten ist die gleichzeitige abnorme Ausbreitung des Eumelanins und des Phäomelanins. Als Lipochromatismus wird die abnorme Ausbreitung der Lipochrome bezeichnet; bei dieser (seltenen) Aberrationsform ist besonders bemerkenswert, daß die Lipochrome zu Stellvertretern des normalerweise vorhandenen Melanins werden können. So ist vom *Graupapagei* (*Psittacus erithacus*) eine Spielart bekannt, deren Rückenfedern zum größeren oder geringeren Teil durch Zoonerythrin rot statt durch Eumelanin

grau gefärbt sind (Zoonerythrismus), was auf eine nahe Verwandtschaft der beiden Pigmentgruppen in physiologischer Beziehung hindeutet.

Komplizierte Mutationen

Mutativ tritt *bei vielen Vogelarten* in größerer oder geringerer Häufigkeit eine streng symmetrische Veränderung der Färbungsweise auf, die sich nicht nur im Ersatz eines Farbstoffes durch einen anderen (sogar von Eumelanin durch Zoonerythrin: *Poëphila »mirabilis«*), sondern auch in ganz neuer Zeichnungsweise des Gefieders (Steuerfedern von *Chrysolophus »obscurus«*) äußern kann. Über die Vorgänge, die dem Entstehen solch komplizierter Mutationen zugrunde liegen, wissen wir noch nicht hinreichend Bescheid. Der Faktor für die neue Färbungs- oder Zeichnungsweise liegt oft im Geschlechts-Chromosom.

Skelett

Skelettsystem. — *Die charakteristischen Züge, durch welche sich der Vogelknochen von dem der Säugetiere und Reptilien unterscheidet, können mit dem Erwerb des Flugvermögens in Verbindung gebracht werden.* Die Elemente des Skelettes sind bei möglichster Festigkeit mit größter Materialersparnis aufgebaut; dies wird dadurch erreicht, daß viele Knochen in ihrem Inneren nicht Mark, sondern Lufträume enthalten und die Knochensubstanz infolge eines hohen Gehaltes an Salzen eine in der *Amnioten-Reihe* nicht wiederkehrende Härte und Sprödigkeit angenommen hat.

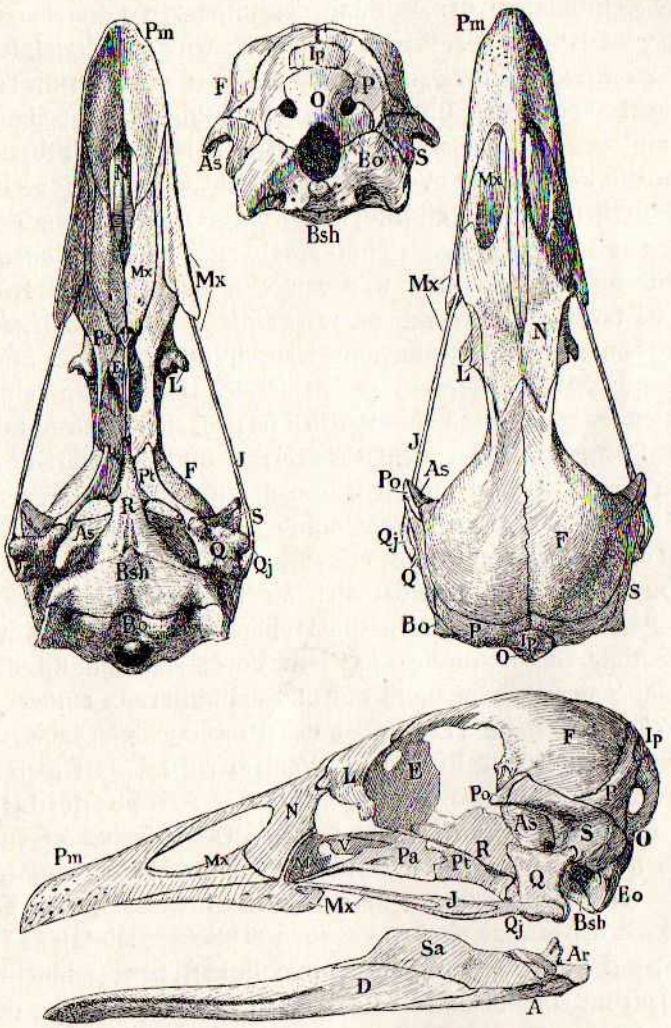
Schädel

Zur allgemeinen Kennzeichnung des Vogelschädels verdienen folgende Momente in erster Linie hervorgehoben zu werden.

Von großem Einfluß auf seine Gestalt ist die mächtige Ausbildung der Augen. In noch höherem Maße als bei den *Reptilien* hat sie zur Folge, daß der vordere Abschnitt der Schädelhöhle stark reduziert wird. Unter dem Druck der Bulbi sind die Orbitosphenoidalia bis zur gegenseitigen Berührung (im Septum interorbitale) zusammengepreßt, die Riechfäden, welche in einer flachen Rinne zur Ethmoidalregion ziehen, ganz dorsalwärts verlagert und die Ethmoidalia von der Schädelkapsel völlig abgedrängt worden. Je größer die Orbita wurde, um so stärker mußte sich ferner die Hirnachse aufrichten, deren Verlauf in der Lage des Foramen magnum zum Ausdruck gelangt. Letzteres ist daher bei den mit den größten Augen versehenen Formen (*Striges*, *Accipitres*, *Charadriidae*) auch am weitesten an die Schädelbasis verlagert worden und blickt nach unten, nicht mehr wie bei primitiven und kleinäugigen Gruppen (*Anseres*, *Galli*, *Psittaci*) bis zur völligen vertikalen Lage nach hinten. Die Größenzunahme der Augen hat sich ferner auf Kosten der Schläfengrube abgespielt, was die kaudale Verlagerung einiger bei den *Reptilien* hier entspringender Muskeln erforderlich machte und zur Deformierung der ursprünglich schön gerundeten Hirnkapsel führen kann. Auf Kosten des Maxillare hat das Praemaxillare eine überaus kräftige Entwickelung erfahren. Das Primordialcranium wird schon in sehr frühen Embryonalstadien durch perichondral entstandene Knochen fast völlig ersetzt. Die meisten knöchernen Elemente des Schädels, insbesondere die das Cavum cranii begrenzenden, synostosieren so vollkommen miteinander, daß schon bei wenige Monate alten Individuen die Nähte völlig verstrichen sind (nur *Struthio* und die *Sphenisci* machen hiervon eine gewisse Ausnahme) und die Lufträume benachbarter Knochen miteinander kommunizieren.

Die am Aufbau des Oberschädels beteiligten Komponenten verteilen sich in folgender Weise auf die beiden Kategorien der (perichondral entstandenen) Ersatzknochen und der Belegknochen.

a) Ersatzknochen: in der Okzipitalregion 1 Basioccipitale, 2 Exoccipitalia, 1 Supraoccipitale; in der Otikalregion Opisthoticum, Epoticum, Prooticum (sämtlich paarig); in der Orbito-Temporalregion 1 Basisphenoidale, 2 Alisphenoidalia, 2 Orbitosphenoidalia, 2 Praesphenoidalia, 1 Mesethmoid; in der Ethmoidalregion mehrere zur Bildung des knöchernen Ethmoidalskelettes zusammentretende Ossifikationen.



Figur 53. Anseres. — *Anser anser* Linnaeus: *jugendlicher Schädel.* (*A*) Angulare; (*Ar*) Articulare; (*As*) Alisphenoidale; (*Bo*) Basioccipitale; (*Bsh*) Basitemporale; (*D*) Dentale; (*E*) Mesethmoid; (*Eo*) Exoccipitale; (*F*) Frontale; (*Ip*) »Interparietale«; (*J*) Zygomaticum; (*L*) Praefrontale; (*Mx*) Maxillare; (*N*) Nasale; (*O*) Supraoccipitale; (*P*) Parietale; (*Pa*) Palatinum; (*Pm*) Praemaxillare; (*Po*) Postfrontale; (*Pt*) Pterygoid; (*Qu*) Quadratum; (*Qj*) Quadratojugale; (*R*) Rostrum parasphenoidale; (*S*) Squamosum; (*Sa*) Supraangulare; (*V*) Vomer. (Nach Schiöler, 1925)

b) Deckknochen des Neuralkraniums: Parietale, Frontale, Nasale, Praefrontale, Squamosum, Zygomaticum, Maxillare (sämtlich paarig); Praemaxillare, Vomer (paarig entstehend, später unpaar); Parasphenoid (dreiteilig aus dem paarig angelegten Basitemporale und dem Rostrum parasphenoidale entstehend, später unpaarig).

c) Deckknochen am Palatoquadratum: Quadratum, Pterygoid, Palatinum, Quadratojugale.

Ersatzknochen

Das Foramen magnum wird begrenzt vom Basioccipitale, den Exoccipitalia und dem das dorsale Schlußstück bildenden Supraoccipitale. Von diesen Knochen, welche anscheinend aus 2 bis 3 kranial gelegenen Wirbelanlagen hervorgehen, beteiligt sich entweder, wie bei den *Accipitres*, *Pici*, *Corvidae*, nur das Basioccipitale an der Bildung des unpaaren Condylus occipitalis (der nach Hayek vom Körper des Proatlas geliefert wird), oder letzterer greift, was für die *meisten übrigen Vögel* zutrifft, in größerer oder geringerer Ausdehnung auch auf die Exoccipitalia über. Aus selbständiger knorpeliger Anlage, der Cartilago metotica, verknöchert der »Okzipitalflügel« (Processus paroccipitalis), welcher die Paukenhöhle von hinten bedeckt. Das Supraoccipitale begrenzt in seinen Seitenteilen die hinteren Enden der vorderen Bogengänge des Labyrinthes.

Die 3 zur Bildung der Gehörkapsel zusammentretenden Otica verschmelzen frühzeitig miteinander und mit den benachbarten Knochen. Unter ihnen ist das Prooticum das größte. Bei *einigen Vögeln* (*Lari*, *Passeres*) reicht das Opisthoticum, das zwischen dem Exoccipitale und dem oft winzigen, zuweilen (*Anseres*, *Corvus*, *Apteryx*) gar fehlenden Epoticum eingeschaltet ist, bis ans Foramen magnum. Gemeinschaftlich formen sie den Grund der geräumigen Paukenhöhle, in welche außer dem Gehörorgan und der Ohrtrompete auch die Luftzellen der Schädelkapsel münden, und deren äußere Begrenzung oben vom Squamosum, hinten vom Exoccipitale, unten von der »Basitemporalplatte«, vorn vom Basisphenoidale geliefert wird.

Das Basisphenoidale bildet sich als Ersatzknochen des Knorpels, der auf frühen ontogenetischen Stadien die Hypophysengrube umgibt. Es schließt sich oralwärts dem Basioccipitale an. Sein Vorderrand nimmt die Verbindung mit dem Schnabel des Parasphenoid auf und artikuliert in *einigen Gruppen* noch (wie bei *manchen Reptilien*) vermittelst des Processus pterygoideus oder »Basipterygoidfortsatzes« mit dem Pterygoid. Ventral wird es fast ganz von der Basitemporalplatte verdeckt. Seitlich liegt ihm das Alisphenoidale an. Dieser Ersatzknochen nimmt am Aufbau der hinteren Orbitalwand wesentlichen Anteil und ist in den meisten Gruppen, aber nicht oder kaum bei den *meisten Passeres*, zum Processus orbitalis posterior ausgezogen, in welchem Bittner (1912) ein Homologon des Postfrontale *vieler Reptilien* erblickt. Die Praesphenoidalia und Orbitosphenoidalia der rechten und linken Seite endlich verschmelzen zum größten Teil miteinander und beteiligen sich an der Bildung des knöchernen Septum interorbitale, das oft von einem oder mehreren Fenstern durchbrochen ist und sich nach vorn in das vom Mesethmoid gelieferte Septum nasi fortsetzt. Bei den *Carinaten* (außer *Tinami*) tritt in der ursprünglich einheitlichen Knorpelanlage des Mesethmoid frühzeitig eine Fontanelle auf, die sich zu einer vom Dach zum Boden der hinteren Nasenhöhle ziehenden Spalte, der Schädel-Gesichtsspalte (Fissura cranio-facialis), verlängert und das Mesethmoid in 2 Teile zerlegt: einen hinteren, der sich am Aufbau des Septum interorbitale beteiligt, und einen vorderen, der zum Nasenseptum wird. Der hintere Rand der Spalte geht oft sanft in den unteren Rand des Interorbitalseptums über.

Das Ethmoidalskelett ossifiziert von mehreren Zentren aus, jedoch, gerade wie das Interorbitalseptum, bei *vielen Gruppen* nur sehr unvollständig.

So bleibt das Septum nasi knorplig bei den *Phasianidae, Charadriidae, Anseres, Lari*; ja es können sogar beide Nasenvorhöfe in Höhe der äußeren Nasenlöcher miteinander kommunizieren (Nares perviae im Gegensatz zu den Nares imperviae).

Deckknochen

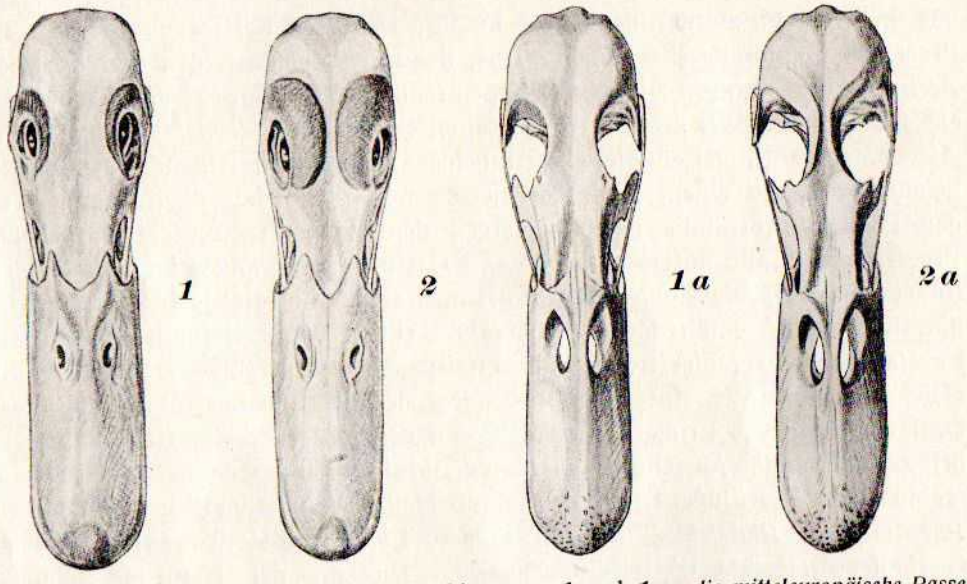
Das Squamosum deckt zum größten Teil die Periotica und legt sich über die Ränder des Parietale und Alisphenoidale, nimmt jedoch (mit Ausnahme von *Struthio*) mit seinem oberen Rande auch an der Begrenzung der Schädelhöhle teil. Gemeinsam mit dem Alisphenoidale grenzt es bei den *Sphenisci, Anseres* und *Bucerotidae* an den Processus orbitalis posterior sive sphenoticus, der zwar nach Bittner als selbständiger Hautknochen (»Postfrontale«) angelegt wird, später aber mit den angrenzenden Knochen völlig verschmilzt und wie ein Muskelfortsatz derselben erscheint. Gewöhnlich dicht unter diesem ist der Vorderrand des Squamosum zu einem zweiten nach vorn unten gerichteten Fortsatz ausgezogen, dem Processus temporalis sive zygomaticus, der nur *Dromaeus*, den *Anseres*, vielen *Accipitres* und wenigen anderen Gruppen fehlt und bei den *Fringillidae* die Form eines langen Stachels besitzt. Nicht selten (so bei *Numida, Didunculus und den Alaudidae*) verschmelzen die Enden beider Fortsätze miteinander, so daß die Schläfengrube zu einem Loch geschlossen wird. Bei den *Anseres* nähert sich der Processus orbitalis posterior stark dem vom Praefrontale ausgehenden Processus orbitalis anterior, ja in den Gattungen *Dendrocygna* und *Stringops* findet eine Verschmelzung beider Fortsätze zur Suborbitalspange statt, so daß die Bulbi völlig von Knochen eingerahmt sind. Dieser Befund kehrt bei den *Cacatuinae* wieder; hier treten Suborbitalspange und geschlossene Schläfengrube gleichzeitig auf. Mit seinem Hinterrand legt sich das Squamosum auf die laterale Okzipitalplatte des Primordialschädels und den Oberrand der Gehörkapsel und bringt dadurch den Ausschnitt zwischen der okzipitalen und der auditiven Schädelregion zum Verschluß. Dieser Verschluß bleibt unvollständig bei den *Anseres, Phoenicopteri, Plataleidae, Megalornithidae, Limicolae*: sie bewahren zeitlebens ansehnliche laterale Okzipitalfontanellen. Die an der Kreuzungsstelle von Sagittalnaht und Koronalnaht auf frühen Stadien bestehende Fontanelle schließt sich bei allen Gruppen sehr bald.

An den hinteren Deckknochen des Schädelgewölbes, den paarigen Parietalia, die in ihrem ganzen Umfange an der Begrenzung des Cavum cranii teilnehmen, zeigt sich bei *vielen Vögeln*, deren Schnabel zum Zerkleinern harter Körper dienen, wie *Coccothraustes* und *Loxia*, eine stark hervortretende Linea temporalis.

Die Frontalia besitzen eine beträchtliche Ausdehnung; sie bilden nicht nur den größten Teil des Schädeldaches, sondern auch den oberen Teil der Hinterwand und das Dach der Orbita und liefern, indem ihr Processus nasalis die Verbindung mit den Nasalia und den aufsteigenden Ästen des Praemaxillare aufnimmt, die Ansatzfläche für die Schnabelwurzel. Bei *einigen Vögeln* (*Casuarius, Numida*) tragen die Stirnbeine in der Mittellinie kammartige Exostosen. Zu einer halbmondförmigen, die Nasendrüse aufnehmenden Grube ist die Dorsalfläche des Processus nasalis vertieft bei den *Lari, Tubinares, Charadriidae, Colymbi, Chionidae, Sphenisci* und so weiter. Der Entwickelungsgrad der Nasendrüse ist es, welcher die Tiefe dieser Grube bestimmt. Da der Drüse offenbar die Aufgabe zugeteilt ist, die Nasenschleimhaut vor der Benetzung mit See-

wasser zu schützen, so ist sie bei *Seevögeln* viel stärker ausgebildet als bei *solchen Wasservögeln*, die ihre Nahrung aus dem *Süßwasser* aufnehmen. Schiöler (1925) konnte zeigen, daß die *grönländische Rasse der Stockente* (*Anas platyrhynchos conboscas*) als halber Meeresvogel eine viel größere Nasendrüse und daher auch eine ganz andere Konfiguration der Frontalia zeigt als die mitteleuropäische Rasse derselben Art (*Anas platyrhynchos platyrhynchos*) (Figur 54).

Das Praefrontale (von vielen Autoren in seinem dem Bulbus dorsal und dorsolateral anliegenden Abschnitt als Lacrimale gedeutet) ist in den *meisten Vogelordnungen* zu einem Schutzapparat für das Sehorgan geworden und oft hochgradig pneumatisch. Es entsteht am vorderen Rand der Orbita und legt sich mit einem kräftigen Fortsatz (der besonders stark bei *Accipitres*,



Figur 54. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: ***1*** und ***1a***, *die mitteleuropäische Rasse platyrhynchos* mit kleinen Nasendrüsen; ***2*** und ***2a***, *die grönländische Rasse conboscas* mit mächtig entwickelten Nasendrüsen, welche den Schädel deformieren. (Nach Schiöler, 1925)

Laridae, *Turnicidae*, *Struthio* entwickelt ist) über die Augäpfel, wobei es mit Frontale oder Nasale starr, sehnig oder gelenkig (letzteres bei den *Anseres*, *Charadriidae*, *Pelecanus*) verbunden ist. Der vom Praefrontale gelieferte Schutz der Bulbi wird bei einigen Arten noch dadurch erhöht, daß sein oberer, horizontaler Fortsatz, der Processus supraorbitalis (*Accipiter*, *Psophia*, *Struthio*, *Megalornis*) oder unterer, vertikaler Fortsatz, der Processus orbitalis anterior (*Sterna*, *Rhea*, *Anhinga*, *Phalacrocorax*), durch einen oder mehrere ihm lose angefügte kleine Knochenplatten (Supra- beziehungsweise Infraorbitalknochen) verlängert und verbreitert ist. Sehr stark zurückgebildet, zum Teil in die Nasenhöhle schauend und außer Berührung mit dem Frontale ist das Praefrontale nur in der Ordnung der *Oscines*.

Die stets wohlentwickelten, durch die aufsteigenden Äste des Praemaxillare voneinander getrennten Nasalia entsenden 3 Fortsätze: den Processus praemaxillaris, der sich seitlich an den aufsteigenden Ast des Praemaxillare anlegt, den Processus maxillaris, welcher zum Oberkiefer herabzieht, und endlich den

das Dach der Nasenkapsel überwuchernden Processus frontalis. Dabei wird vom Processus praemaxillaris die mediane, vom Processus maxillaris die hintere und laterale Umwandlung des Nasenloches gebildet. — Die Beziehungen der Nasenbeinfortsätze zu den benachbarten Knochen hat Garrod taxonomisch zu verwerten gesucht. Er nannte holorhin die Vögel, bei welchen der die Nasenöffnung hinten begrenzende Rand der Nasalia konkav ist, schizorhin hingegen diejenigen Arten, deren Nasenlöcher sich nach hinten in einen schmalen Spalt fortsetzen, so zwar, daß eine Verbindungslinie des Hinterrandes beider Nasenlöcher hinter der Praemaxillo-Frontalnaht vorbeiführt.

Am Aufbau des Oberschnabels ist hauptsächlich beteiligt das paarig angelegte Praemaxillare, dessen beiderseitige Hälften frühzeitig miteinander verschmelzen. Man kann an ihm einen Körper unterscheiden, der den vorderen Teil des knöchernen Schnabels bildet, und 3 nach hinten gerichtete Fortsätze, die nach den Knochen, an denen sie eine Stütze suchen, als Processus palatinus, maxillaris und frontalis unterschieden werden. Die beiderseitigen Stirnfortsätze, welche sich zwischen die Nasalia drängen und die Nasenlöcher voneinander trennen, sind stets sehr dünne, federnde Lamellen und verwachsen mit den Frontalia.

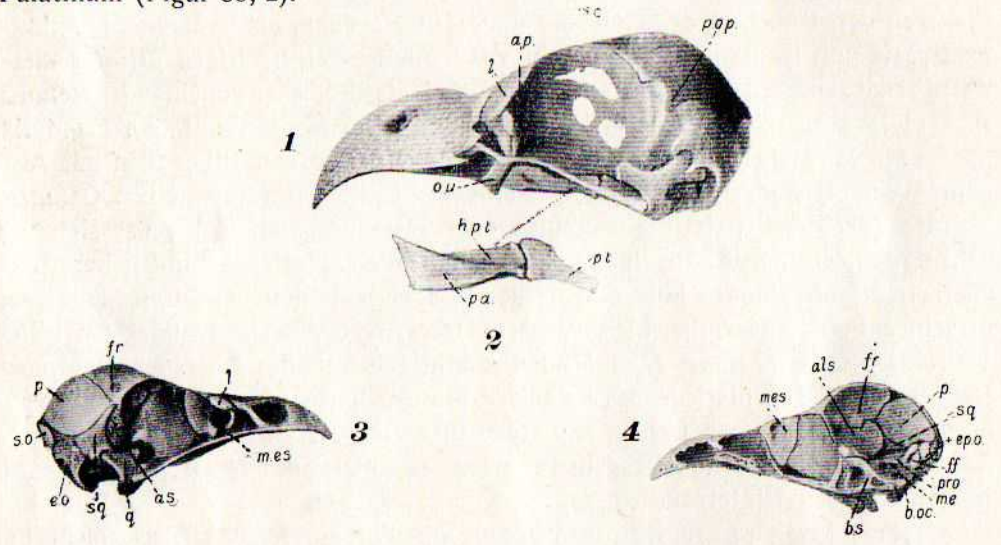
Das Maxillare liegt am hinteren Ende des Oberschnabels. Sein mit Ausnahme von *Apteryx* stets sehr klein bleibender Körper entsendet einen Gaumenfortsatz (Processus palatinus maxillae oder »Maxillo-palatinum«), der sich mit dem der anderen Seite zu einer knöchernen Gaumenplatte verbinden kann und vielfach die Verbindung mit dem Boden des Nasenvorhofs aufnimmt, übrigens in seiner Form außerordentlich variiert. Der Alveolarfortsatz bildet bei *vielen Vögeln* (*Anseres, Laridae, Upupidae*) den hinteren Teil des Oberschnabelrandes. Der Processus zygomaticus des Maxillare nimmt die Verbindung mit dem Zygomaticum auf, die fast immer zur Synostose führt. Der kurze Nasenfortsatz des Maxillare endlich kommt dem Processus maxillaris des Nasale entgegen und legt sich dessen Hinterrand an.

Der paarig entstehende Vomer wird *in der Regel* (jedoch nicht bei den *Picidae* und *Rhamphastidae*) bald durch Verschmelzung unpaar. Meist besitzt er Stäbchenform und ruht mit seinem hinteren Ende auf dem Rostrum parasphenoidale oder den Palatina, während sich sein vorderes Ende an das Praemaxillare oder die Gaumenfortsätze des Maxillare anlehnt. Zuweilen fehlt er gänzlich.

Das Parasphenoid geht aus 3 Anlagen hervor, die später miteinander verwachsen. Die vordere besteht in einem langen, spitz zulaufenden Knochenstück, dem Rostrum parasphenoidale, das bis in die Nasenhöhle reichen kann. Es ist bei *vielen Gruppen* mit dem Pterygoid gelenkig verbunden. In seinem hinteren Abschnitt, der vorübergehend vom Hypophysenstiel durchbohrt wird, schließt es die Hypophysengrube von unten. Die beiden anderen paarigen Anlagen des Parasphenoides verschmelzen frühzeitig zu einer einheitlichen dünnen Knochenlamelle, dem sogenannten »Basitemporale«, das der unteren Fläche des Basisphenoidale aufliegt und bei *Phasianidae* einen besonders großen Umfang erreicht. Sein postero-lateraler Rand kann einen ventral gerichteten Processus mamillaris entsenden.

Das Pterygoid ist ein stabförmiger Knochen, der, an seinem vorderen Ende mit dem Palatinum und an seinem hinteren Ende mit dem Quadratum

gelenkend, bei *einigen Gruppen* auch noch im mittleren Abschnitt eine Gelenkfläche trägt; letztere verbindet sich einer an der Basis des Rostrum parasphenoidale (*Anseres, Charadriidae, Phasianidae, Columbidae*) oder am Processus pterygoideus des Basisphenoidale (*Struthio, Casuarius, Striges, Turnices, Crypturi*) gelegenen Artikulationsstelle. Das Palatino-Pterygoid-Gelenk ist bei den *Accipitres* (außer *Falconidae*), *Pygopodes, Tubinares, Lari, Oscines* eigentlich eine Artikulation zwischen 2 Teilen des Pterygoides. Bei den Nestjungen dieser Gruppen endet das letztere nicht an der Berührungsstelle mit dem Palatinum, sondern entsendet einen pyramidenförmigen Fortsatz, der sich über die Dorsalseite des Palatinum bis zur Begegnung mit dem okzipitalen Ende des Vomer erstreckt. Später gliedert sich der auf dem Palatinum ruhende Fortsatz des Pterygoides, das Hemipterygoid (Pycraft), vom Pterygoid ab und verwächst mit dem Palatinum (Figur 55, 2).

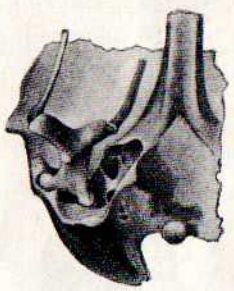


Figur 55. Cuculi. — *1, Crinifer zonurus* Rüppell (Musophagidae): *Schädel in Lateralansicht.* (*l*) Praefrontale; (*o.u*) das bei dieser Gattung sehr große Os uncinatum; (*p.o.p.*) Processus orbitalis posterior. *2, Centropus* Illiger (Cuculidae): *distales Ende des Pterygoids* (*p.t.*), um die Auflagerung des Hemipterygoids (*h.p.t.*) auf das Palatinum (*pa*) zu zeigen. Vom Schädel des Nestlings. *3, Centropus* Illiger (Cuculidae): *Schädel des Nestlings in Lateralansicht.* *4, derselbe Schädel, Ansicht von medial.* (*als*) Alisphenoid; (*b.oc.*) Basioccipitale; (*b.s.*) Basisphenoidale; (*e.o.*) Exoccipitale; (*ep.o.*) Epoticum; (*ff*) Grube für den Flocculus des Kleinhirnes; (*fr.*) Frontale; (*l*) Praefrontale; (*me*) Meatus acusticus internus; (*mes*) Mesethmoid; (*p*) Parietale; (*pro*) Prooticum; (*q*) Quadratum; (*so*) Supraoccipitale; (*sq*) Squamosum. (Nach Pycraft, 1903)

Das Palatinum ist zwischen Pterygoid und Praemaxillare eingeschaltet. Es trägt hauptsächlich zur Bildung des knöchernen Gaumens bei, der jedoch, da die Palatinbogen der rechten und linken Seite mehr oder weniger weit voneinander getrennt bleiben, kein vollständig geschlossener ist, sondern in der Mittellinie gewöhnlich in einem langen, vom Vomer beziehungsweise den Gaumenfortsätzen des Maxillare nur unvollkommen ausgefüllten Spalt klafft. Mit dem Processus palatini des Maxillare und Praemaxillare ist das vordere Ende des Palatinum in der Regel (jedoch nicht bei *Psittaci* und *Coccothraustes*) unbeweglich verschmolzen, während das hintere mit dem Parasphenoidschnabel eine Gleitverbindung, mit dem Pterygoid (außer bei den *Palaeognathae*) eine Gelenk- oder Gleitverbindung eingeht.

Palatinum und Praefrontale sind in einigen Gruppen (*Tubinares, Laridae, Cuculi, Cariama*) durch ein kleines Knöchelchen, das Os uncinatum sive lacrimo-palatinum, verbunden, dessen Bildungsweise noch unklar ist (siehe Figur 55, *1 ou*).

Das Quadratum legt sich als selbständiges knorpliges Element an und nimmt erst später die Verbindung mit dem Schädel auf. Es ist von unregelmäßig viereckiger Gestalt. Es entsendet einen oberen Fortsatz, den Processus oticus, der dicht lateral vor der Öffnung des Recessus tympanicus anterior in die Paukenhöhle entweder mit dem Prooticum allein oder, wenn sich die Gelenkfläche lateral ausdehnt, auch noch mit dem Squamosum artikuliert. Bei den *Grues, Laro-Limicolae, Striges, Accipitres* ist es zur Teilung dieser hantelförmigen Gelenkfläche gekommen: die eine Hälfte steht mit dem Prooticum, die andere (laterale) mit dem Squamosum in Verbindung (Figur 56). Ein 2. Fortsatz (Processus orbitalis), dem Musculus protractor quadrati zum Ansatz dienend, ragt in die Orbita. Dieser Fortsatz wird auf embryonalen Frühstadien sehr groß angelegt und bildet sich später zurück. Er entspricht vielleicht der pterygoiden Apophyse des Quadratums *einiger Reptilien.* Nach unten erstreckt sich ein 3. Fortsatz, der sich dreifach gabelt: ein nach außen gewandter Höcker ist mit dem Jochbogen, und zwar dem Quadratojugale, ein 2., abwärts gerichteter, mit dem Unterkiefer und ein 3., einwärts gekehrter mit dem Pterygoid gelenkig verbunden.



Figur 56. LARI (Laridae). — *Larus-Spezies: ein Teil des Schädels in Ventralansicht*, um die Artikulation des Quadratums mit dem Squamosum und dem Prooticum zu zeigen. (Nach Lowe, 1925)

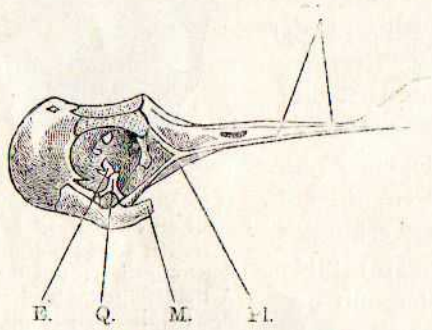
Das Quadratojugale (Quadratomaxillare) bildet den hinteren Teil des Jochbogens und artikuliert mit dem Quadratum, wobei es den Gelenkhöcker liefert. Vorn berührt es in der Regel den Processus zygomaticus des Maxillare; die so entstehende schmale Knochenbrücke wird (außer bei *Falco*) durch das Zygomaticum in der Mitte verstärkt. Synostose der 3 Knochen bildet die Regel.

Bewegungen im Schädel

Der Kiefergaumenapparat, dessen sämtliche Elemente wir nunmehr besprochen haben, wird dadurch in Tätigkeit gesetzt, daß das Quadratum durch Kontraktion der an ihm inserierenden Adduktorenfaser nach vorn gedreht wird. Der Druck überträgt sich auf die beiden, in der Regel mit dem Oberkiefer beziehungsweise Zwischenkiefer starr verbundenen und vorn gegeneinander konvergierenden Knochenspangen: Jochbogen und Pterygoid-Palatinum. Sie pressen den Oberschnabel nach oben. Die Biegungszone liegt in der Regel hinter der Ansatzstelle des hornigen Schnabelüberzuges und im Gebiet der Orbitae (»mesokinetischer« Schädel nach der Terminologie von Versluys). Hier wird das Schädeldach durch die Nasalia und die zwischen ihnen aufsteigenden Stirnfortsätze der Praemaxillaria gebildet, welche sich durch große Elastizität auszeichnen. Unter der Biegungszone öffnet sich (außer bei den *Palaeognathae*) die nur bindegewebig verschlossene Schädel-Gesichtsspalte, durch welche der Zusammenhang von Augenseptum und Nasenseptum gelöst worden ist, so daß eine erhebliche vertikale Exkursion des vorderen Schädelteiles gegen das Schädeldach zustande kommen kann. Ohne Ausnahme liegt die Biegungszone am Schädeldach mitten im Knochen und nicht etwa an der Grenze zwischen Frontale und

Praemaxillare; lateral fällt sie zuweilen (*Anseres, Tubinares*) mit der Naht zwischen Nasale und Praefrontale zusammen. Bei den *Psittaci* bildet sich (wie schon der treffliche Nitzsch — 1816 — betont hat, dem wir die gründlichsten Untersuchungen über diesen Gegenstand verdanken) erst im Laufe der Ontogenese eine tiefe Querfurche vor der Stirn, das sogenannte »Fronto-Nasalgelenk«, aber auch dieses entspricht keineswegs einer Grenzlinie zweier Knochen, sondern die Furche schneidet nur darum so tief ein, weil in ihrem Bereich die pneumatische Auftreibung des Schädels unterbleibt. Eine ähnliche Furche findet sich bei den *Striges, Anseres, Eurylaemidae, vielen Fringillidae.*

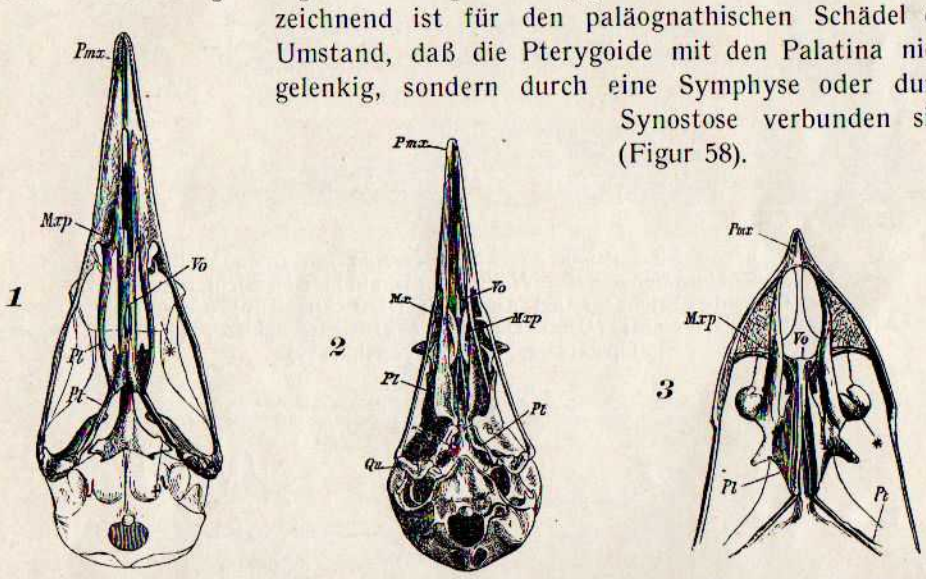
Zu dieser »frontalen« Biegungsstelle tritt bei einigen *Limicolen* (*Charadrius*) noch eine zweite, die mitten im Schnabel gelegen ist und den Vogel instand setzt, nur die Spitze des Oberschnabels zu erheben. *Gewisse langschnäblige Limicolen* (*Scolopax, Capella, Calidris*) haben die frontale Bewegungsmöglichkeit des Oberschnabels ganz eingebüßt; bei ihnen erhebt sich, wenn der Kiefergaumenapparat in Tätigkeit tritt, nur die distale Hälfte oder das distale Drittel des Oberschnabels, und zwar fällt die Biegungszone zusammen mit der Vereinigungsstelle des Processus frontalis des Prämaxillare mit dem rechten und linken Processus maxillaris des Praemaxillare, welch letztere als schlanke »Gräten« ausgebildet sind. So bilden die 3 Fortsätze dieses Knochens 3 Kanten eines hinten offenen räumlichen Dreiecks; die nach oben gerichtete wird durch den Nasenfortsatz dargestellt, der starr mit dem Schädeldach verbunden ist, den nach unten gerichteten Kanten entsprechen die Maxillarfortsätze: sie können durch die Palatina nach vorn geschoben werden. Sobald diese Bewegung einsetzt, wird die Spitze des Dreiecks aufwärts gebogen (Figur 57).



Figur 57. Limicolae. — *Calidris alpina* Linnaeus: *Schädel von rechts.* Punktiert die Stellung des Oberschnabels bei weitester Vorwärtsschiebung des Kiefergaumenapparates. Unterkiefer bei (*M.*) abgeschnitten. (*E.*) Musculus protractor quadrati; (*Q.*) Quadratum; (*Pl.*) Palatinum; (*P.m.*) Fortsätze des Praemaxillare. (Nach Pycraft, 1893)

Die wechselnde Konfiguration des Kiefergaumenapparates ist von Huxley (1867) zur Grundlage eines *Systems der Carinaten* verwendet worden. Wenn sich auch in der Folge gezeigt hat, daß Huxley die taxonomische Bedeutung dieses Merkmalkomplexes weit überschätzte und zwischen den von ihm unterschiedenen Typen mancherlei Übergänge vorkommen, so wird seine Terminologie doch noch vielfach angewandt. Sie ist von W. K. Parker (1876) weiter ausgebaut worden. Man unterscheidet gewöhnlich: 1. Dromäognathismus: der breite Vomer stößt vorn an die Gaumenfortsätze des Maxillare, hinten gelenkt er mit den okzipitalen Enden der Palatina und mit dem Pterygoid, welch letzteres mit dem Rostrum parasphenoidale nicht in Berührung tritt. (Hierher die *Crypturi.*) 2. Schizognathismus: Vomer vorn spitz, hinten zur Aufnahme der Spitze des Rostrum gegabelt. Palatina und Pterygoide miteinander, nicht aber mit dem Vomer artikulierend. Gaumenfortsätze des Maxillare in der Mittellinie nicht vereinigt und auch das Nasenseptum nicht erreichend. (Hierher die *Limicolae, Columbae, Tubinares.*) 3. Desmognathismus: Vomer fehlend oder sehr un-

ansehnlich und vorn spitz, Gaumenfortsätze des Maxillare entweder nur mit dem knöchernen Boden des Nasenvorhofs verwachsen, ohne sich in der Mittellinie zu berühren (*indirekter Desmognathismus*) oder miteinander zusammenstoßend (*direkter Desmognathismus*), übrige Merkmale wie beim Schizognathismus. (Hierher als besonders bezeichnende Beispiele *die Anseres* und *Palamedeae.*) 4. Ägithognathismus: Vomer breit, vorn abgestutzt oder gegabelt, hinten zur Aufnahme des Rostrum tief ausgeschnitten, Gaumenfortsätze des Maxillare weder einander noch den Vomer berührend, keine knöcherne Verbindung zwischen Vomer und Nasenseptum. (Hierher die *Passeres*, *Micropodidae.*) — In der Beschaffenheit des knöchernen Gaumens stimmen die *Crypturi* (also die »*Dromaeognathae*« unter den *Carinaten*) viel besser mit den *Ratiten* überein als mit den übrigen Vögeln. Pycraft vereinigte daher *Ratiten* und *Crypturi* zur Gruppe der »*Palaeognathae*«, welcher er *alle übrigen Vögel als* »*Neognathae*« gegenüberstellte. Besonders bezeichnend ist für den paläognathischen Schädel der Umstand, daß die Pterygoide mit den Palatina nicht gelenkig, sondern durch eine Symphyse oder durch Synostose verbunden sind (Figur 58).

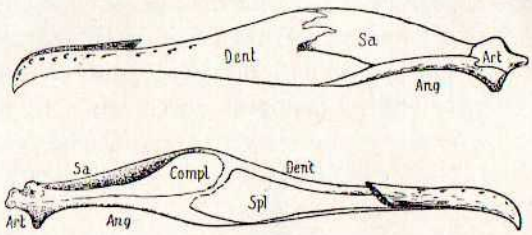


Figur 58. Aves. — *1. Dromaeognather Gaumen*: *Tinamus robustus* Sclater (Crypturi). *2, Schizognather Gaumen*: *Charadrius apricarius* Linnaeus (Limicolae). *3, Ägithognather Gaumen*: *Micropus apus* Linnaeus (Macrochires). (*Mx*) Maxillare; (*Mxp*) Processus palatinus des Maxillare; (*Pl*) Palatinum; (*Pmx*) Praemaxillare; (*Pt*) Pterygoid; (*Vo*) Vomer. (Nach Huxley, 1867)

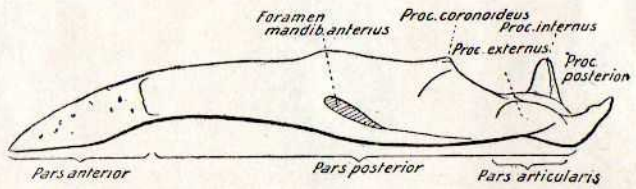
Unterkiefer

Dieselbe Muskeltätigkeit, welche zur Aufwärtsbiegung des Oberschnabels führen kann, drückt den am Quadratum gelenkenden Unterkiefer in der Regel nach unten. Bei *einigen Accipitres* erfolgt die Ossifikation des Meckelschen Knorpels von 2 Zentren aus, indem sich an seinem distalen Ende das Mentomandibulare, an seinem proximalen Ende das Articulare anlegt, bei den *übrigen Vögeln* tritt nur ein Verknöcherungszentrum, das Articulare, auf. Letzteres verdankt seinen Namen dem Umstande, daß es die Gelenkfläche trägt, die zur Artikulation des Unterkiefers mit dem Quadratum dient; es bildet ferner gewöhnlich einen medianwärts vorspringenden Processus mandibularis internus aus. Der Ersatzknochen verschmilzt frühzeitig mit den 5 Deckknochen des Unterkiefers. Von diesen bildet das Dentale den vorderen Teil der Unterkieferspange; rechtes und linkes Dentale vereinigen sich frühzeitig durch Verknöcherung der Symphyse. Der Raum zwischen Dentale und Articulare wird

durch das Supraangulare sive Coronoideum ausgefüllt, welches den hinteren oberen Teil des Unterkiefers bildet; sein oberer Rand dient dem Musculus adductor mandibulae externus zum Ansatz. Das Angulare liefert den hinteren unteren Teil der Mandibel. Es setzt sich rückwärts meist in einen (bei *Anseres* hakenförmig aufgekrümmten) Fortsatz, den Processus angularis posterior fort, an dem (wie am Processus mandibularis internus) kräftige, das weite Öffnen des Schnabels ermöglichende Muskelzüge des Musculus depressor mandibulae ansetzen. Das Operculare (= Spleniale) bedeckt teilweise, der Innenfläche des Unterkieferastes anliegend, das Dentale und Angulare. Endlich liegt das Complementare (oder Goniale nach der Deutung von M. Voit) als kleines Knochenstück der Innenfläche des Supraangulare an; einigen Gruppen fehlt es (so den *Sphenisci, Striges, Columbae, Gallus, Struthio*) (Figur 59 und 60).



Figur 59. Tubinares. — *Oceanodroma leucorrhoa* Vieillot: *linker Unterkieferast eines Nestlings*; oben in Lateralansicht, unten in Medialansicht. (*Ang*) Angulare; (*Art*) Articulare; (*Compl*) Complementare; (*Dent*) Dentale; (*Sa*) Supraangulare; (*Spl*) Operculare. (Nach Pycraft, 1899)



Figur 60. Galli (Penelopidae). — *Crax alector* Linnaeus: *Unterkiefer* in Lateralansicht. (Nach Lebedinsky, 1920)

Gewöhnlich ankylosieren alle Knochen des Unterkiefers miteinander; bei den *Anseres* erhält sich jedoch eine Naht zwischen dem Dentale und seinen Nachbarn, bei *Caprimulgus* bildet sich hier sogar eine gelenkige Verbindung aus.

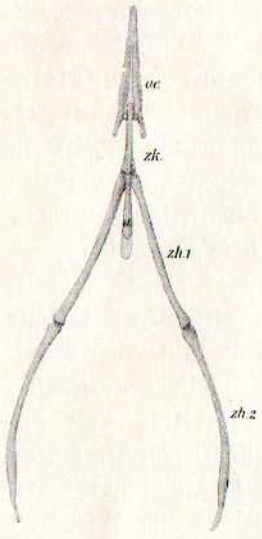
2. Schlundbogen

Aus der prochondralen Anlage des 2. Schlundbogens (Hyoidbogens) differenzieren sich 2 Knorpelstücke heraus, nämlich ein die Ohrkapsel berührendes Hyomandibulare und ein kurzes Stylohyale, welche miteinander zur Bildung der Columella auris verschmelzen.

3. Schlundbogen

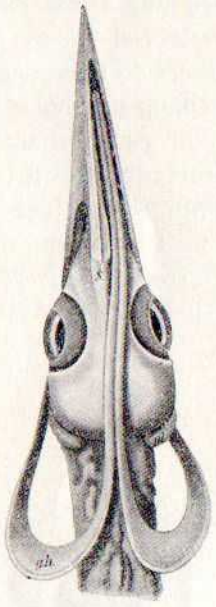
In der Anlage des 3. Schlundbogens gelangen jederseits ein vorderes Teilstück, das sich mit seinem ventralen Ende an die zugehörige Copula anlegende Keratobranchiale, und ein mit ihm gelenkendes hinteres, das Epibranchiale, zur Ausbildung. Sie bilden zusammen das Zungenbeinhorn (Figur 61). Bei den *meisten Vögeln* krümmen sich die (zuweilen knorplig bleibenden) Zungenbeinhörner nach der Hinterhauptgegend empor; bei *vielen Pici* und *Trochili* erstrecken sie sich, indem sie sich über das Schädeldach legen, bis an die Schnabelwurzel.

Bei den Arten der *Gattung Picus* steigen sogar beide Zungenbeinhörner neben dem rechten Nasenloch in den Hohlraum des Zwischenkiefers hinab, während sie sich bei *Dryobates villosus* um den Bulbus legen (Figur 62).



Figur 61.

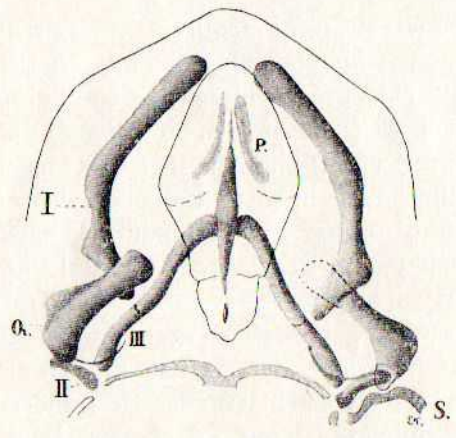
Dadurch, daß sich an die ursprünglich einheitliche Copula die Zungenbeinhörner anlegen, wird ein Zerfall desselben in 2 Teile herbeigeführt, einen aboralen, als Urohyale bezeichneten, von dessen Ende ein Band nach hinten zum Larynx zieht, und einen oralen, Entoglossum genannten. Dorsal von letzterem bilden sich als Stützen des aus dem Tuberculum impar hervorgehenden medialen Teiles des Zungenkörpers 2 Knochenspangen, die Paraglossumspangen (»Zungenkerne«), aus, welche sich mit der unpaaren Copulaspitze (dem Entoglossum) gelenkig verbinden und bei *vielen Arten* eine mehr oder weniger ausgedehnte



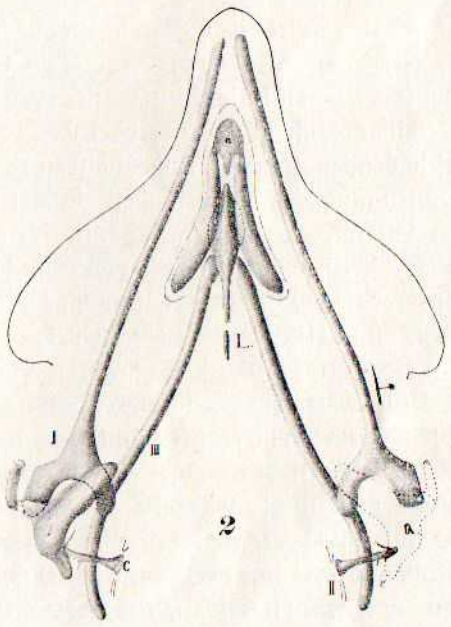
Figur 62.

Figur 61. Passeres (Certhiidae). — *Certhia familiaris* Linnaeus: *Zungenbein.* (*oe.*) Paraglossumspangen; (*u*) Urohyale; (*zk.*) Entoglossum; (*zh.1*) Keratobranchiale; (*zh.2*) Epibranchiale. Vergrößerung 3 fach. (Nach Leiber, 1907)

Figur 62. Pici (Picidae). — *Picus viridis* Linnaeus: *Kopf abgebalgt und Schnabel rechts aufgebrochen, um die Endigung beider Zungenbeinhörner in der Höhlung des rechten Os praemaxillare zu zeigen.* (*gh*) M. kerato-mandibularis. (Nach Leiber, 1907)



1



2

Figur 63. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Knorpelskelett des Mundbodens eines Embryos von 8,5 mm Länge* (*1*) und eines frischgeschlüpften Vogels (*2*). In beiden Figuren sind die Konturen der Zunge und des Unterkieferrandes angedeutet. (*I*) Meckelscher Knorpel; (*II*) Columella; (*III*) Knorpel des 3. Schlundbogens; (*C*) Columella; (*L*) Larynx; (*P*) Paraglossumspangen; (*Q*) Quadratum; (*a*) unpaares vorderes Knorpelstück. (Nach Kallius, 1905)

Lücke zwischen sich lassen, bei anderen medial zu einer Platte verschmelzen. Gewöhnlich schicken sie eine knorplig bleibende, mediale (bei den *Pittaci* paarige) Bildung in die Zungenspitze vor (Figur 63).

Bei *Picus*, *Rhea*, *Sula* und anderen setzen sich die Zungenbeinhörner am aboralen Ende der Copula an, so daß die bei den meisten Arten beobachtete Zweiteilung derselben unterbleibt.

Pneumatizität der Schädelknochen

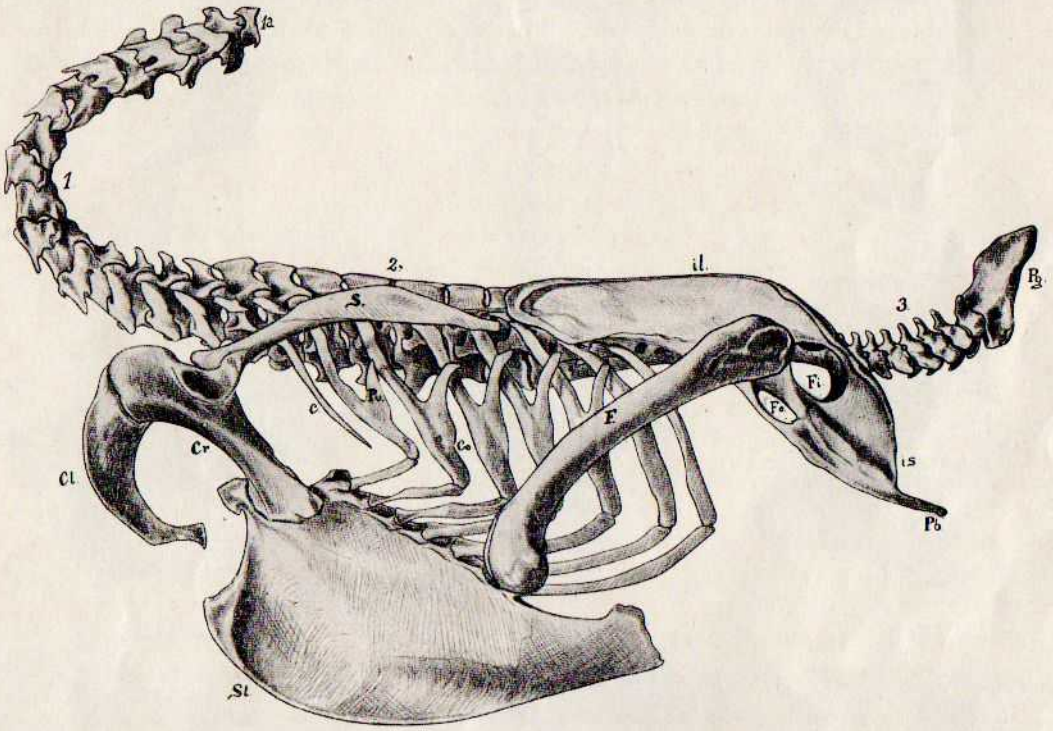
Außerordentliche Verschiedenheiten bieten sich im Betrag der Lufthaltigkeit der Schädelknochen dar. Ganz apneumatisch sind *Apteryx* und *Alca impennis*; in gewissen Gruppen, so den *Podiceps-Arten*, sind nur Schädelbasis und Begrenzung der Paukenhöhle luftführend. Das andere Extrem wird von den *Bucerotidae*, *Corvidae*, *Striges* gebildet, bei welchen die Pneumatizität sämtliche Knochen mit Ausnahme des Jochbogens ergriffen hat. Das im Gebiet des Oberschnabels (Maxillare, Praemaxillare, Mesethmoid, Nasale, Praefrontale) sich ausdehnende System lufthaltiger Räume nimmt seinen Ausgang von der Nasenhöhle und wird durch die Choanen mit Luft versorgt, während die Pneumatisation der Schädelkapsel und des Septum interorbitale von der Paukenhöhle und ihren Nebenräumen her erfolgt. Selten kommt es zur Kommunikation beider Lufthöhlensysteme. Auch der Unterkiefer pflegt (mindestens in seinem hinteren Abschnitt) pneumatisch zu sein und die Luft durch Vermittelung einer membranösen Röhre zu empfangen, welche, von der Paukenhöhle ausgehend, in einem mehr oder weniger kreisförmigen Foramen der nach oben schauenden Fläche des Processus mandibularis internus mündet. Das Leitungsröhrchen verknöchert bei *vielen Passeres* und wird dann als Siphonium bezeichnet (Figur 64).

Figur 64. PASSERES (Corvidae). — *Corvus corax* Linnaeus: *Gelenkteil des linken Unterkieferastes in Dorsalansicht.* (*a*) Foramen pneumaticum; (*b*) Siphonium; (*c*) Processus mandibularis internus. (Nach Nitzsch, 1811)

Wirbelsäule

Die Zahl der Wirbel schwankt zwischen 39 (*einige Oscines*) und 63 (*Cygnus*). Ihr typischer Bau tritt uns am klarsten an den hinteren Elementen des Halsabschnittes der Wirbelsäule entgegen. Ein solcher Halswirbel besteht aus einem Körper oder Centrum, von welchem die den Spinalkanal umschließenden dorsalen Bogenhälften (Neurapophysen) abgehen. Letztere stoßen zur Bildung des Neuralbogens in der Mittellinie zusammen und erheben sich an der Vereinigungsstelle meist zum Processus spinosus. Zur Verbindung benachbarter Wirbel entspringen von den Neurapophysen 1 Paar vorderer und 1 Paar hinterer Gelenkfortsätze (Processus obliqui); das vordere Paar, die Präzygapophysen, artikuliert mit aufwärts und vorwärts gerichteten Facetten mit den Postzygapophysen des kranial benachbarten Wirbels, deren Gelenkflächen ab- und rückwärts schauen. Unterhalb der Gelenkfortsätze geht von den Dorsalbögen jeden Wirbels ein rechter und ein linker Querfortsatz (Processus transversus oder Diapophyse) ab, der mit dem Höcker (Tuberculum) der zugehörigen Rippe artikuliert, während deren Kopf (Capitulum) sich an eine Gelenkfläche des Wirbelkörpers (nahe dessen kranialem Rand) ansetzt. Rippenhals und Wirbel rahmen so das Foramen transversum ein, das der Vertebralarterie, der Vertebralvene und dem Halsstrang des Nervus sympathicus zum Durchtritt dient. Ventrale, vom Zentrum ausgehende Fortsätze werden als Hypapophysen zusammengefaßt. Ihre Gestalt ist äußerst wechselnd; sie können einfach oder paarig auf-

treten, fassen im letzteren Falle (als »Katapophysen«) im Halsabschnitt die Karotiden zwischen sich und können sich unterhalb derselben (wie bei den *Steganopoden, Ardeiden, einigen Pici*) zum Kanal schließen, während sie im ersteren Falle dem Ansatz von Muskeln dienen. Die Körper der freien Wirbel pflegen im Hals- und Brustabschnitt nach dem heterozölen Typus gebaut zu sein, das heißt durch Sattelgelenke miteinander zu artikulieren. Ihre Vorderfläche ist dann auf dem Sagittalschnitt konvex, auf dem Transversalschnitt konkav gebaut; an ihrer Hinterfläche ist das Verhältnis umgekehrt. Opisthozöl sind die Gelenke der Brustwirbel bei den *Sphenisci, Laro-Limicolae, Phalacrocorax, Anhinga, Psittaci*;

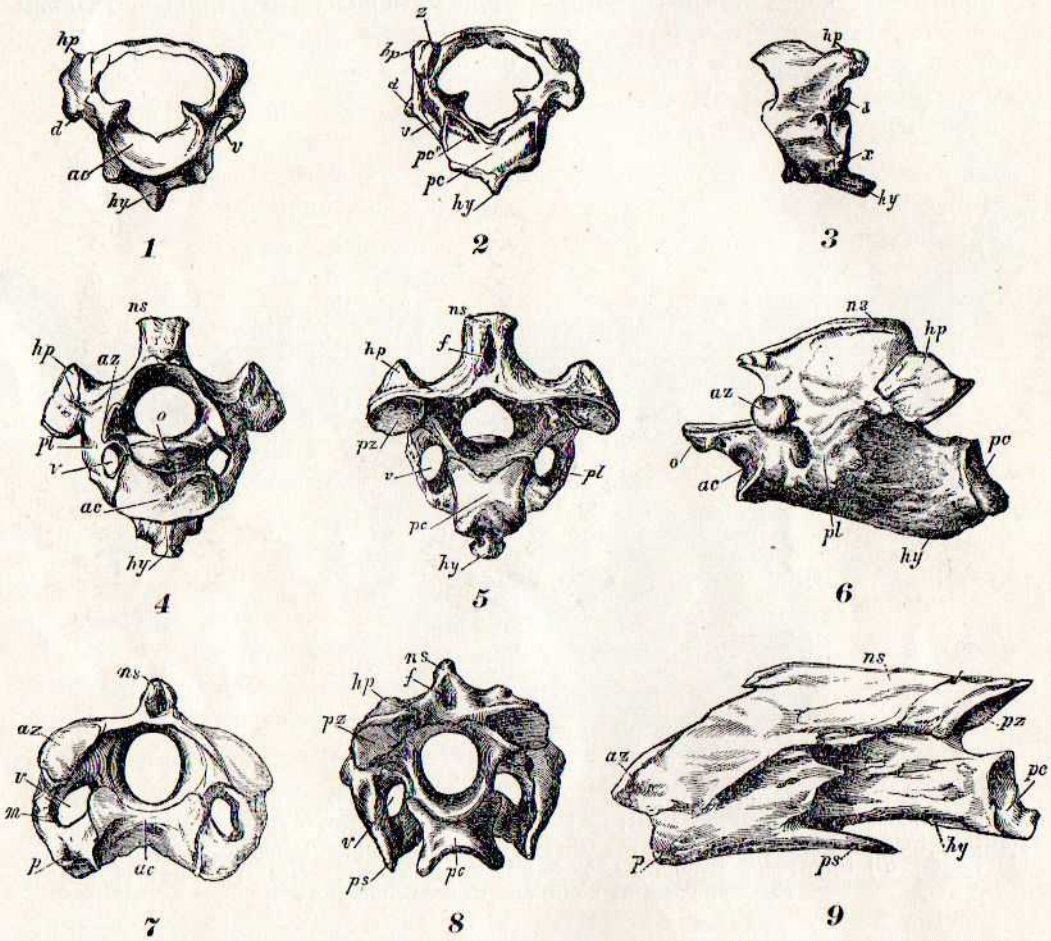


Figur 65. Accipitres (Aquilidae). — *Haliaëtus albicilla groenlandicus* Brehm: *Rumpfskelett und Femur*. (*1*) Halswirbel; (*2*) Brustwirbel; (*3*) Schwanzwirbel; (*1a*) Atlas; (*Cl*) Clavicula; (*Cr*) Korakoid; (*c*) freie Rippe; (*Co*) echte Rippe; (*F*) Femur; (*Fi*) Foramen ischiadicum; (*Fo*) Foramen obturatum; (*il*) Ilium; (*is*) Ischium; (*Pb*) Pubis; (*Pg*) Pygostyl; (*Pu*) Processus uncinatus; (*S*) Scapula; (*St*) Sternum. (Nach Schiöler, 1925)

hier sind also die Körper an ihrem hinteren Ende ausgehöhlt zur Aufnahme eines knopfartigen Vorsprunges des folgenden Wirbels. Im Schwanzabschnitt dagegen bildet der prozöle oder der amphizöle Typ die Regel; nahe dem Synsakrum wird die Höhlung so flach, daß man fast von platyzölen Wirbeln reden kann.

Zwischen je 2 benachbarte Wirbelkörper ist, sofern sie nicht synostotisch miteinander verbunden sind, eine faserknorplige Bandscheibe (Meniscus) eingeschaltet. Durch eine ihr Zentrum durchbohrende Öffnung verläuft mit longitudinalen Faserzügen das Ligamentum suspensorium, das in frühen ontogenetischen Stadien die Chorda umhüllt. Sekundäre Bandapparate verlaufen zwischen den Fortsätzen benachbarter Wirbel und beschränken deren Beweglichkeit; sie neigen besonders im Dorsalabschnitt der Wirbelsäule zur Verknöcherung.

Halswirbel. — Rechnet man dem Halsabschnitt alle vorderen Wirbel zu, deren Rippen das Sternum nicht erreichen, so setzt er sich aus 11 (*Ara*) bis 25 (*Cygnus olor*) Elementen zusammen. Ihre Zahl ist bei langhalsigen Arten individueller Schwankung unterworfen. Ihr Bau wurde soeben besprochen. Durch bewegliche Rippen sind die kaudalsten Wirbel des Halsabschnittes ausgezeichnet; die übrigen (mit Ausnahme des 1. und 2.) tragen nur Rippenrudimente (Pleurapophysen), welche ein Foramen transversum begrenzen helfen. Die 2 vordersten Wirbel sind, wie bei *allen Amnioten*, zum Atlas und Epistropheus umgestaltet.

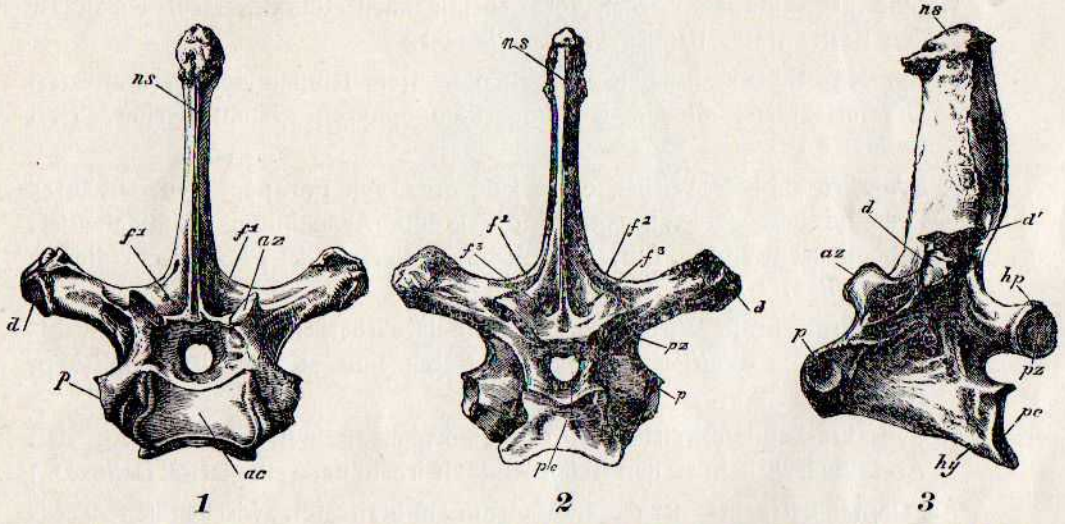


Figur 66. Struthiones. — *Struthio camelus* Linnaeus: ***1, 2, 3***, *Atlas*; ***4, 5, 6***, *Epistropheus*; ***7, 8, 9***, *4. Halswirbel.* Links Vorderansicht, rechts Seitenansicht, in der Mitte Rückansicht. (*ac*) vordere Gelenkfläche des Wirbelkörpers; (*az*) Präzygapophyse; (*d*) Pseudo-Diapophyse; (*f*) Grube für ein Ligament; (*hp*) Hyperapophyse; (*hy*) Hypapophyse; (*m*) Metapophyse; (*ns*) Processus spinosus; (*p*) Diapophyse; (*pc*) hintere Gelenkfläche des Wirbelkörpers; (*pl*) Pleurapophyse; (*ps*) Parapophyse; (*pz*) Postzygapophyse; (*v*) Foramen transversum; (*z*) Postzygapophyse. (Nach Mivart, 1874)

Ersterer bildet mit Konkavitäten seiner fortsatzlosen Bogenstücke im Verein mit dem (aus dem Körper des Atlas hervorgegangenen) Zahnfortsatz des Epistropheus die Gelenkpfanne für den Condylus occipitalis. Der ventrale Teil des Atlas (der der hypochordalen Spange entspricht) verknöchert oft nur unvollständig. Lediglich bei den *Anseres* und bei *Dromaeus* findet sich am Atlas ein Foramen

transversum zum Durchtritt der Vertebralarterie. Der Epistropheus, welcher aus dem zum Zahnfortsatz gewordenen Körper des Atlas, der hypochordalen Spange des Epistropheus, dem Körper des Epistropheus und dem dorsalen Bogen des Epistropheus hervorgeht (Sonies, 1907), trägt einen gut entwickelten Dornfortsatz und 1 Paar Postzygapophysen; die Bänder, die ihn mit dem Atlas verknüpfen, ossifizieren bei vielen Arten der *Bucerotidae* völlig (Figur 66).

Brustwirbel. — Zum Thorakalabschnitt werden hier alle Wirbel gezählt, deren Rippen das Sternum erreichen und die gleichzeitig an der Bildung des Synsakrum nicht teilnehmen. Ihre Zahl beläuft sich auf 3 bis 10. Da ihre Fortsätze durch Ligamente viel starrer miteinander verbunden sind und diese Bänder obendrein häufig ossifizieren, ja, nicht selten sogar Ankylose der Körper, Gelenk- und Dornfortsätze von 3 bis 5 benachbarten Wirbeln (zuweilen selbst im Verband mit 1 bis 3 Halswirbeln) zum Os dorsale eintritt (einige *Accipitres, Phasianidae,*



Figur 67. Struthiones. — *Struthio camelus* Linnaeus: *1*, *2*, *3*, *letzter freier Brustwirbel. 1*, Vorderansicht; *2*, Rückansicht; *3*, Seitenansicht. (*ac*), (*az*), (*f*), (*hp*), (*hy*), (*ns*), (*pc*), (*pz*), wie in Figur 66, dazu noch: (*d*) Diapophyse; (*p*) Facette für den Rippenkopf. (Nach Mivart, 1874)

Columbae, Podiceps, Rallidae und so weiter), ist die Beweglichkeit dieses Abschnittes weit geringer als die des Halsabschnittes. Es äußert sich darin das Bestreben, dem Rumpfe, der teilweise den Flugmuskeln Ansatz gewährt, größere Kompaktheit zu verleihen. Eine Ausnahme machen die *Sphenisci*, welche ihre Flügel nur als Ruder benutzen und sich eine große Beweglichkeit der Brustwirbel bewahrt haben. Doch wird auch bei den Formen, die ein Os dorsale besitzen, die Gelenkigkeit dieses Komplexes gegen das Synsacrum stets dadurch gesichert, daß mindestens der letzte Brustwirbel frei bleibt. Die Dornfortsätze der Brustwirbel sind kräftig ausgebildet, vielfach auch die Hypapophysen (von welchen hier eine Portion des Musculus longus colli anticus entspringt) (Figur 67).

Synsacrum. — Die Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule wird ursprünglich besonders innig durch die Wirbel hergestellt, welche zwischen den Acetabula liegen und als Träger des Beckens starke Sakralrippen (Homologe echter Rippen) ausgebildet haben. Bei den *rezenten Vögeln* pflegen diese Sakralwirbel im engsten Sinne oder Acetabularwirbel in der Zweizahl aufzutreten;

Apteryx hat ihrer 3, *Fulica, Larus, Charadrius* haben nur 1. Sie sind ausgezeichnet durch den Besitz starker ventraler Schenkel ihrer gespaltenen Querfortsätze, die als Parapophysen bezeichnet werden, während die Benennung Diapophysen den dorsalen Schenkeln verbleibt. Die Parapophysen enthalten Rudimente echter Rippen; sie verschmelzen mit ihren verdickten Enden untereinander und mit den Diapophysen und verbinden sich obendrein in der Regel synostotisch mit dem Ilium. Verstärkt wird dieser feste Verband zwischen Wirbelsäule und Becken nun noch dadurch, daß eine größere Zahl vor und hinter den Acetabularwirbeln gelegener Wirbel mit diesen und dem Ilium unter gleichzeitigem Schwund der Menisci zur Bildung des starren »Synsacrums« verschmelzen. Die Zahl der synsakralen Wirbel beträgt bei den Vögeln 10 bis 22. Du Toit (1913) unterscheidet beim *Haushuhn* im Bereich dieses Wirbelkomplexes von kranial nach kaudal:

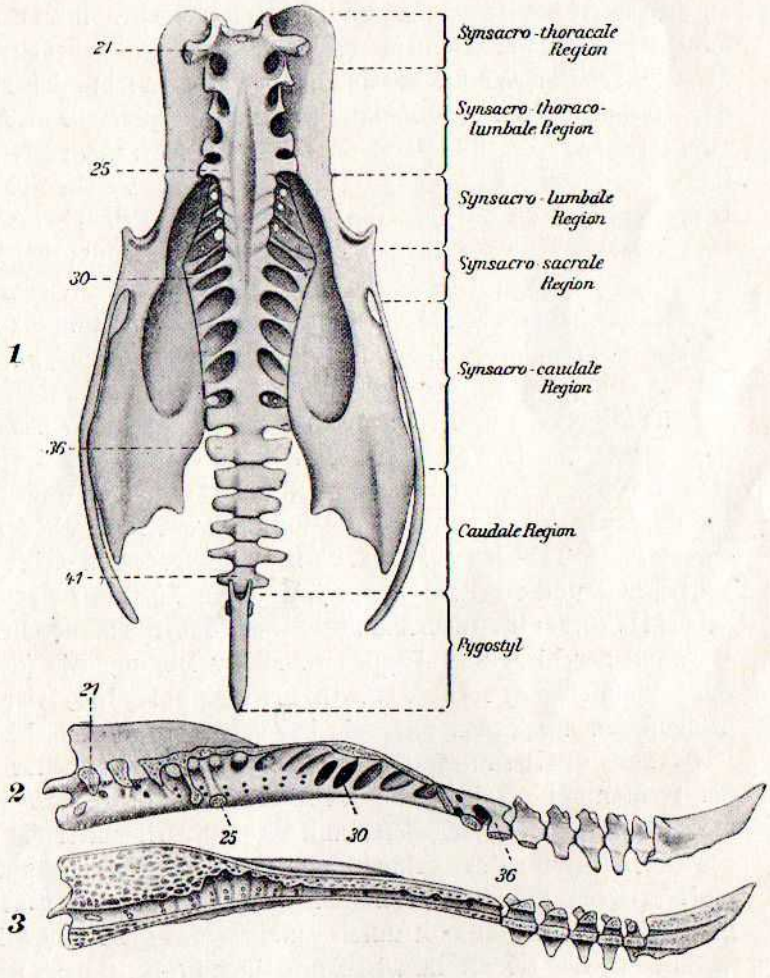
1. Synsakro-thorakale Wirbel, von den folgenden stets unterschieden durch den Besitz freier Rippen. (Bei *Gallus*: 1.)
2. Synsakro-thorako-lumbale Wirbel, ohne freie Rippen, mit verbreiterten Querfortsätzen, die in Di- und Parapophysen gespalten sind. (Bei *Gallus*: 4.)
3. Synsakro-lumbale Wirbel, ohne jede Spur von Parapophysen. In ihrer Zone erreicht der Wirbelkanal die größte Ausdehnung (Lumbalwulst, Lendenanschwellung, Austritt der großen Wurzeln des Plexus ischiadicus). (Bei *Gallus*: 4.)
4. Synsakro-sakrale Wirbel oder Acetabularwirbel, homolog den Sakralwirbeln der *Reptilien*, mit Diapophysen und starken Parapophysen. (Bei *Gallus*: 2.)
5. Synsakro-kaudale Wirbel, die den morphologischen Übergang von den Acetabularwirbeln zu den freien Kaudalwirbeln herstellen. (Bei *Gallus*: 5.)

Als Ganzes betrachtet ist das Synsacrum am breitesten zwischen den Acetabula. Besonders innig wird es mit dem Becken verbunden durch die Parapophysen des 2., durch die Di- und Parapophysen des 4. und die breiten Parapophysen des 5. Abschnittes. Bei *Casuarius* und *Struthio* treten die vordersten synsakralen Wirbel nicht nur mit dem Ilium, sondern auch mit Ischium und Pubis durch ihre Querfortsätze in Verbindung; sehr beweglich dagegen bleibt der Zusammenhang, wie später zu schildern sein wird, bei den *Sphenisci*.

Die Spinae dorsales der synsakralen Wirbel verschmelzen zu einer einheitlichen Crista, die bei *Gallus* in der synsakro-lumbalen Region stark an Höhe verliert und im Bereich der Acetabularwirbel völlig verstreicht. Der obere Rand dieses Kammes, von welchem der kräftige Musculus latissimus dorsi oder auch der Musculus ilio-tibialis internus entspringen, verwächst in vielen Gruppen mit dem mediodorsalen Rand des Ilium, oder aber die Ränder der rechten und linken Darmbeinschaufel erheben sich über die Crista und verschmelzen dorsal von dieser miteinander, so daß eine vorn offene, hinten geschlossene Höhle, das Cavum ilio-lumbale dorsale, entsteht (*Accipitres, Psittaci, Anseres, Ciconiae*) (Figur 68).

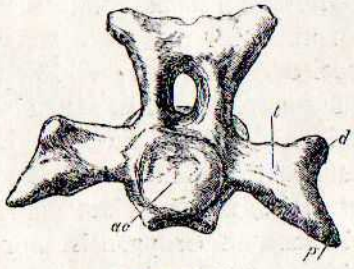
Die Schwanzwirbel haben Dornfortsätze, die häufig gegabelt sind, und kräftige Querfortsätze, welche nach du Toit Parapophysen entsprechen. Ihre Zahl ist gewöhnlich etwa 13, wovon annähernd die eine Hälfte beweglich und nach

dem prozölen Typ gebaut zu sein pflegt, während die Wirbel der anderen, kaudalen Hälfte in der Regel miteinander zu einer länglich dreieckigen, aufrechten Knochenplatte, dem Pygostyl (Figur 65, *Pg*), verschmolzen sind, welche den Steuerfedern als Ansatzfläche dient. Den *meisten* »*Ratiten*« und den *Tinami*, deren Rectrices stark verkümmert sind, fehlt ein eigentliches Pygostyl; die 2 bis 3 letzten Wirbel sind hier zu einem kleinen konischen Anhang vereinigt. Nur *Struthio unter den* »*Ratiten*« besitzt noch eine leidlich ausgebildete Vertikalplatte, eines der Zeugnisse für seine Abstammung von flugbegabten Vorfahren (Figur 69).



Figur 68. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus*: **1**, *Becken und Schwanzwirbelsäule in Ventralansicht*; **2**, *Synsacrum und Schwanzwirbelsäule in Seitenansicht*; **3**, *Dasselbe im median geführten Sagittalschnitt.* Verkleinerung in allen Fällen $^4/_5$. Die Zahlen geben die Ordnungszahl der Wirbel an. (Nach du Toit, 1913)

Figur 68.



Figur 69. STRUTHIONES. — *Struthio camelus* Linnaeus: *6. freier Schwanzwirbel in Vorderansicht.* (*ac*) vordere Gelenkfläche des Wirbelkörpers; (*d*) Diapophyse; (*p*) Parapophyse; (*t*) Processus transversus. (Nach Mivart, 1874)

Figur 69.

Der Unterseite der Menisci, welche die hinteren Schwanzwirbel voneinander trennen, ist im Embryonalstadium ein kleines Knorpelstück, die Hämapophyse oder »Hypophyse«, beweglich angefügt, welches den letzten Rest kaudaler unterer Bögen repräsentiert. Diese Hämapophysen rücken später unter den Körper des nach hinten benachbarten Wirbels und verknöchern dort, um dem am Pygostyl sich befestigenden Musculus depressor coccygis zum Ansatz zu dienen.

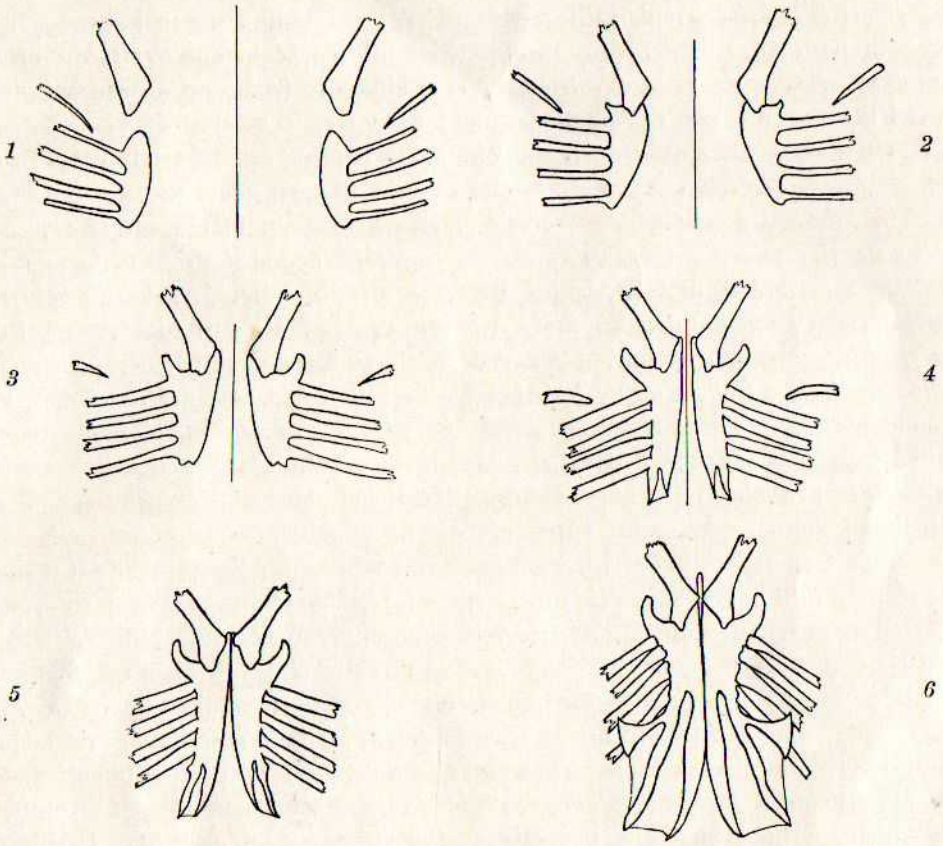
Rippen

Die beweglichen Rippen sind in der Weise mit dem Wirbel verbunden, daß ihr Capitulum mit dem Zentrum artikuliert, während ihr Tuberculum sich an den Querfortsatz anlehnt und mit ihm gelenkt. Ihr Schaft besteht aus 2 verknöcherten Abschnitten, dem vertebrokostalen und dem sternokostalen Teil, welche etwa im rechten Winkel miteinander gelenkig verbunden sind. Bei *allen Vögeln, mit Ausnahme der Palamedeidae*, entsendet der vertebrale Abschnitt jeder echten Rippe (bis auf die hinterste) an seinem Hinterrand einen hakenförmigen Fortsatz, Processus uncinatus (Figur 65, *Pu*), welcher sich über die folgende Rippe legt und so zur größeren Festigkeit des Brustkorbes beiträgt. Diese Fortsätze verknöchern von einem eigenen Zentrum aus; bei *Eudyptes* bleiben sie zeitlebens knorpelig. Die Zahl der das Sternum erreichenden (echten) Rippen wechselt zwischen 3 (*einige Columbae, Bucerotidae*) und 9 (*Cygnus*); dazu können 1 bis 3 »inkomplette« Thorakalrippen treten (Figur 65, *c*).

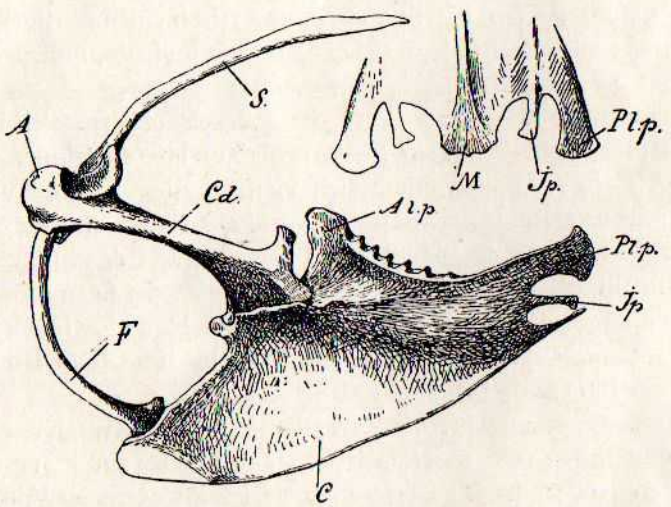
Sternum

Aus der Ontogenese des Vogelsternums sind folgende Tatsachen für das Verständnis der definitiven Form von Wichtigkeit. *Beim Hühnchen* wachsen gegen Ende der 1. Woche etwa 10 Rippen beträchtlich in die Länge, deren ventrale Enden zu einer rechten und linken knorpligen Sternalleiste verschmelzen. Bald darauf wird die laterale Portion der vordersten 2 oder 3 Rippen resorbiert; der sternale Teil jeder Leiste verliert infolgedessen seine Verbindung mit der Wirbelsäule und wird zu einem rippenlosen Fortsatz, dem späteren Processus lateralis anterior (dem Manubrium der *Säuger* entsprechend). Ein gleichartiger Schwund der hintersten Rippen führt zur Bildung des (dem Xiphosternum der *Säuger* homologen) Processus lateralis posterior, welcher sich beträchtlich nach hinten ausdehnen und, wie bei den *Phasianidae*, einen seitlichen Fortsatz, Processus obliquus, treiben kann. Zur gleichen Zeit verschmilzt die Sternalleiste der rechten mit derjenigen der linken Seite zur Brustbeinplatte; auf der Verwachsungslinie ihrer medialen Ränder erhebt sich später der (nur einigen fluglosen Formen fehlende) Brustbeinkamm, Crista sive Carina sterni. Die Brustbeinplatte erfährt oft durch sekundäres Wachstum eine bedeutende Verlängerung in kaudaler Richtung; hierdurch entsteht das die Eingeweide stützende »Metasternum«, das seinerseits wiederum einen Fortsatz nach hinten entsenden kann. Dies ist der Processus intermedius, welcher in die zwischen Metasternum und Processus lateralis posterior einschneidende Bucht hineinragt und sie teilt. Zur Bildung von Fenstern am Hinterrand des Metasternums kommt es, wenn diese Buchten durch Knorpel oder Knochen geschlossen werden (Figur 70 und 71).

Am Vorderende der Sternalplatte bildet sich eine rechte und linke Gelenkfurche aus, in die sich die beiden Korakoide einfügen. Das zwischen diesen Furchen stehenbleibende Stück des Brustbeinrandes ragt als schmaler Fortsatz rostralwärts vor; wenn er gegabelt ist, unterscheidet man eine Spina externa und eine Spina interna; bei manchen Gruppen ist nur einer dieser beiden Zipfel entwickelt, welche in Beziehung zur Membrana sterno-coraco-clavicularis stehen.



Figur 70. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus*, domesticus: *Brustbein in Ventralansicht*, Schema der ontogenetischen Entwickelung. (Nach Knopfli, 1919)



Figur 71. STEGANOPODES (Phaëthonidae). — *Phaëton lepturus Daudin*: *Sternum und Schultergürtel* von links. Figur oben rechts: *kaudales Ende des Sternums in Ventralansicht.* A) Akrokorakoid; (*Al.p.*) Processus lateralis anterior; (*C*) Crista sterni; (*Cd.*) Korakoid; (*F*) Clavicula; (*Ip*) Processus intermedius: (*M*) Metasternum; (*Pl.p.*) Processus lateralis posterior; (*S*) Scapula. (Nach Pycraft, 1898)

Bei *fluglosen Formen* fehlen die Spinae sterni oft völlig, ja, es kann sogar an ihrer Stelle eine Einbuchtung im Spatium intercoracoideum auftreten (*Rhea*, *Apteryx*). Am Seitenrand der Sternalplatte sind die (während der embryonalen Entwickelung sich von ihr abgliedernden) Ossa sternocostalia eingelenkt.

Die Lebensweise des Vogels ist von hohem Einfluß auf die Gestalt des Brustbeins. *Arten, die von ihren Flügeln* (sei es zum Fliegen oder, wie die *Sphenisci*, zum Schwimmen) *ausgiebigen Gebrauch machen, besitzen in der Regel eine hohe Crista sterni, da durch deren Ausbildung die Ansatzfläche für die großen Flugmuskeln, Musculus pectoralis* und *Musculus supracoracoideus, vergrößert wird; bei fluglosen Formen kann die Crista nahezu oder völlig fehlen.* Dies ist nicht nur bei den als »*Ratiten*« zusammengefaßten Arten der Fall, sondern auch bei der *pleistozänen neuseeländischen Gans Cnemiornis*, bei *Didus* und *Stringops, deren nächste Verwandte noch mit einem wohlentwickelten Sternalkamm ausgestattet sind.* An den Seitenflächen der Crista tritt die Linea interpectoralis meist deutlich hervor, welche die kristalen Ursprünge des oberflächlichen Musculus pectoralis und des von ihm bedeckten Musculus supracoracoideus voneinander abgrenzt.

Schultergürtel

Der Schultergürtel wird gebildet von Korakoid, Scapula und Clavicula der rechten und linken Seite; sie umfassen an ihrer Vereinigungsstelle das Foramen triosseum, durch das die Sehne des Musculus supracoracoideus hindurchtritt.

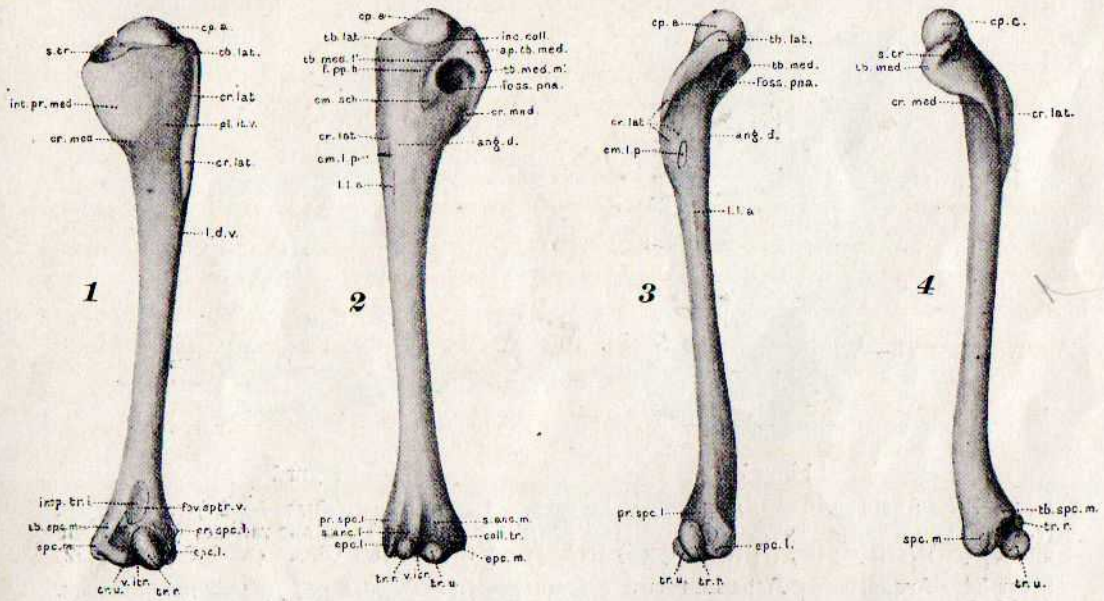
Die als starke Säule entwickelten Korakoide sind mit ihrem nach hinten und innen gerichteten Ende in die beiderseits der Sternalspina befindlichen Gruben eingelassen; zuweilen treffen ihre Enden in der Mittellinie zusammen und können dann miteinander verwachsen (*Fregata, Opisthocomus*) oder sich übereinanderlegen (*Ardeidae, Musophagidae*). An der Innenfläche des oberen Korakoidabschnittes erhebt sich ein Fortsatz, der Processus procoracoidalis, der (soweit es sich nicht um analoge Bildungen handelt, was bei den *Carinaten* meist der Fall zu sein scheint) als Homologon des Prokorakoids der *Reptilien* gelten darf und bei *Struthio* als ansehnliches Skelettelement persistiert. Das obere Ende des Korakoids ist nur bei den *Carinaten* zu einem mächtigen Akrokorakoid ausgebildet; an dasselbe legt sich innen die Clavicula, außen der Humeruskopf an.

Die säbelförmige Scapula liegt, der Wirbelsäule parallel laufend, dem Brustkorb auf und reicht bei *guten Fliegern* bis zur letzten Rippe. Sie trägt wie bei den *Säugern* ein Akromion, dem sich vielfach die Clavicula verbindet; ein solches fehlt nur den *Ratiten*. Mit dem Korakoid bildet die Scapula bei *guten Fliegern* einen Winkel von 45 bis 90 Grad; nach Verlust des Flugvermögens verringert sich die Winkelstellung, da sowohl Korakoid wie Scapula an Länge einbüßen und ihre kaudalen Enden in Beziehung zum Rumpfe einigermaßen fixiert sind: *Nannopterum, Ocydromus, Stringops* 90 bis 105 Grad, *Didus* 108 Grad, *Apteryx* 122 bis 150 Grad, *Struthio* 150 bis 160 Grad.

Die als Belegknochen auftretenden Claviculae konvergieren in der Regel nach hinten und unten und vereinigen sich dann meist zur Furcula, einem V- oder U-förmigen Knochen. Im letzteren Falle ist ihr sternaler Abschnitt häufig in der Symphyse zu einem blatt- oder knopfförmigen knöchernen Vorsprung, dem (zuweilen selbständig ossifizierenden) Hypocleidium, ausgezogen, das der Crista sterni oder (seltener) der Spina sterni anliegen und durch Syndesmose oder selbst Synostose mit ihr verbunden sein kann, häufiger jedoch in einiger

Entfernung vom vorderen Sternalrand endet. In gewissen Gruppen ist der sternale Abschnitt der Schlüsselbeine (unter Lösung der Furcula) reduziert und wird durch das zur Crista sterni ziehende Ligamentum claviculare ersetzt (*Casuarii, Stringops, Platycercus, Capito*). In ihrer ganzen Länge ligamentös rückgebildet beziehungsweise völlig geschwunden sind die Claviculae endlich bei *Apteryx, Struthio, Rhea* und *Mesites* (= *Mesoenas*).

In der Regel stehen die Knochen des Schultergürtels miteinander in beweglicher Verbindung; bei den *fluglosen Ratiten* und bei *Didus* verschmelzen jedoch im Laufe der Ontogenese Scapula und Korakoid miteinander, ja, in der zum Segelflug übergegangenen Gattung *Fregata* (siehe Figur 1) wird ein völlig starrer Schultergürtel dadurch erzielt, daß nicht nur Scapula, Korakoid und Clavicula mit ihren humeralen Enden ankylosieren, sondern die Claviculae sich auch noch synostotisch der Crista sterni anfügen. Beweglich bleibt hier einzig die Verbindung zwischen dem Sternum und den beiden kaudal miteinander verschmolzenen Korakoiden.



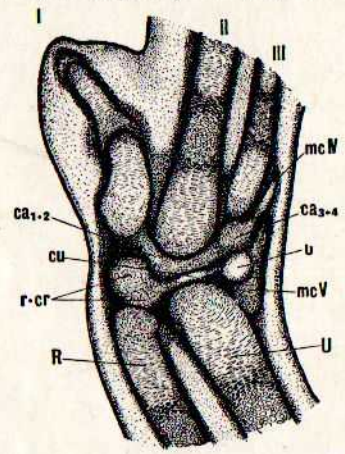
Figur 72. Anseres. — *Branta bernicla* Linnaeus: *linker Humerus*. *1, ventral; 2, dorsal; 3, lateral; 4, medial.* (*ang. d.*) Angulus dorsalis; (*ap. tb. med.*) Apex tuberculi medialis; (*coll. tr.*) Collum trochleae; (*cp. a.*) Caput articulare; (*cr. lat., cr .med.*) Crista lateralis et medialis; (*epc. l., epc. m.*) Epicondylus lateralis et medialis; (*f. pn. h.*) Foramen pneumaticum humeri; (*foss. pna.*) Fossa pneumo-anconaea; (*fov. sptr. v.*) Fovea supratrochlearis ventralis; (*imp. br. i.*) Impressio m. brachialis inferioris; (*inc. coll.*) Incisura collaris; (*int. pr. med.*) Intumescentia processus medialis; (*l. d. v.*) Linea m. deltoidis ventralis; (*l. l. a.*) Linea m. latissimi anterioris; (*pr. spc. l.*) Processus supracondyloideus lateralis; (*s. anc. l., s. anc. m*) Sulcus anconaeus lateralis et medialis; (*s. tr.*) Sulcus transversus des Tuberculum mediale; (*tb. lat., tb. med.*) Tuberculum laterale et mediale; (*tb. spc. m.*) Tuberculum supracondyloideum mediale; (*tr. r., tr. u.*) Trochlea radialis et ulnaris; (*v. itr.*) Vallis intertrochlearis. (Nach Fürbringer, 1888)

Vordere Extremität

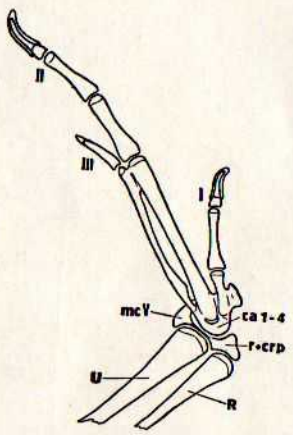
Der Humerus, welcher vermittelst einer ellipsoiden Gelenkfläche in der geräumigen Fossa glenoidalis mit Korakoid und Scapula artikuliert, ist bei *den meisten Carinaten* recht gut entwickelt. Im allgemeinen ist er um so kürzer, je kräftiger die an ihm sich befestigende Muskulatur ausgebildet ist. Die Ansatzfläche wird an stark verkürzten Humeri durch Komplizierung der Kontur

vergrößert (*Trochilidae, Micropodidae*). Im proximalen Abschnitt erheben sich zum Ansatz der Flugmuskulatur ein seitlicher und ein medialer Kamm, die mit einem meist ansehnlichen Tuberculum laterale beziehungsweise mediale beginnen. Distal vom Tuberculum mediale liegt eine zuweilen (*Anseres, Striges*) weite und tiefe Grube, die Fossa pneumatica; sie gestattet der Luft den Eintritt in den Knochen durch eine oder mehrere an ihrem Grunde befindliche Öffnungen. Distal endet der Humerus mit den Gelenkflächen für den Unterarm, die Trochlea radialis und Trochlea ulnaris. Diese ist groß und rundlich, jene klein und länglich gestaltet (Figur 72).

Die Ulna übertrifft in der Regel den Radius an Stärke, da sie den Armschwingen als Stütze dient (siehe Figur 33). Ihrem proximalen Ende, das mit dem Humerus in einem Schiebegelenk artikuliert, liegt oft ein sesamoides Gebilde, die Patella ulnaris, auf; ein weiterer kleiner Sesamknochen, an dem die Endsehne der Musculus propatagialis longus inseriert (siehe Figur 96), findet sich in manchen Ordnungen (*Passeres*) am distalen Ende des Radius.



Figur 73.



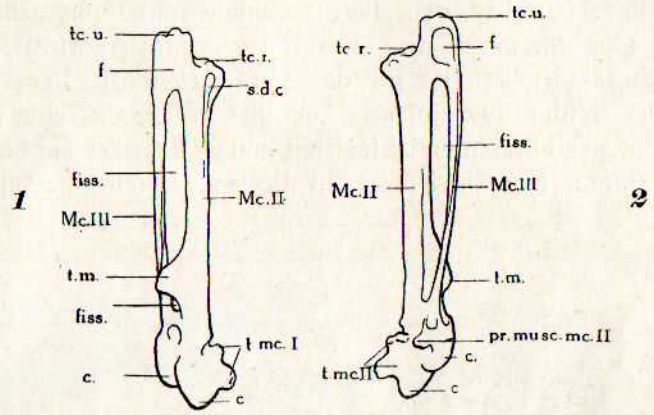
Figur 74.

Figur 73. ANSERES. — *Anser anser* Linnaeus: *Carpusanlage eines 10 tägigen Embryos.* (*I, II, III*) die entsprechenden Strahlen; (*ca*) Carpale distale; (*cr*) Centrale radiale; (*cu*) Centrale ulnare; (*mc*) Metacarpale; (*r*) Radiale; (*R*) Radius; (*u*) Ulnare; (*U*) Ulna. (Nach Steiner, 1922)

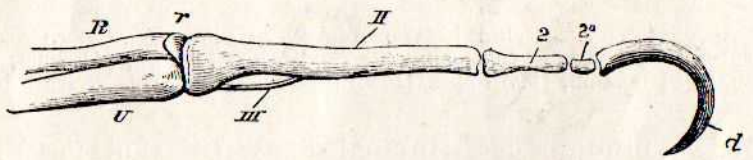
Figur 74. ANSERES. — *Anas* Linnaeus: *Schema des Handskelettes auf jugendlichem Stadium.* (*I, II, III*) die entsprechenden Strahlen; (*ca*) Carpale distale; (*crp*) Centrale radiale proximale; (*mcV*) Metacarpale des V. Strahles; (*r*) Radiale; (*R*) Radius; (*U*) Ulna. (Nach Steiner, 1922)

Nach beendeter Ossifikation besteht die Handwurzel nur noch aus höchstens 2 freien Elementen: dem Centrale radiale an der radialen Seite und einem aus dem Metacarpale des V. Strahles hervorgegangenen Knochen an der ulnaren Seite. Prochondral und knorpelig werden jedoch noch mehrere, in 2 Reihen angeordnete Elemente angelegt. In der proximalen Reihe verschmilzt frühzeitig das Radiale mit dem Centrale radiale. Das Intermedium und ebenso das Ulnare, an dessen Stelle sich das Metacarpale des V. Strahles zu einem großen, mit Ulna und ulnarem Rand des Carpo-metacarpus artikulierenden Karpalknochen entwickelt, gehen zugrunde. Die Elemente der distalen Reihe (Carpalia distalia I bis IV) vereinigen sich untereinander und verschmelzen mit dem proximalen Ende der Metacarpalia zum Carpo-metacarpus (Figur 73 und 74). Die ulnare Abduktion des Flügels im Handgelenk

erreicht bei Annahme der Ruhestellung meist Werte zwischen 40 und 60 Grad; weit geringer ist sie nur am Ruder der *Pinguine* (siehe Figur 2), denn hier verhindert der außerordentlich große, vom Metacarpale V sich ableitende Handwurzelknochen, zwischen Ulna und Carpo-metacarpus eingeklemmt, die Verkleinerung der Winkelstellung und nimmt an der Bildung einer festen Ruderplatte teil. *Casuarius* besitzt nur noch ein Karpalelement (Mc. V); bei *Apteryx* und *Dromaeus* fehlt sogar dieses.



Figur 75. PASSERES (Corvidae). — *Corvus corax* Linnaeus: *linker Metacarpus.* Verkleinerung $^2/_3$. *1*, Ansicht von außen; *2*, Ansicht von innen; (*c.*) Carpalia distalia 1 bis 4; (*f.*) Fornix metacarpi; (*fiss.*) Fissura metacarpi; (*Mc. II*) Metacarpale II; (*Mc. III*) Metacarpale III; (*pr. musc. mc. II*) Processus muscularis metacarpi II; (*s. d. c.*) Sulcus tendinis Musculi extensoris digitorum communis; (*t. m.*) Tuberositas muscularis, zur Insertion des Musculus extensor metacarpi ulnaris; (*tc. r.*) Tuberculum radiale; (*tc. u.*) Tuberculum ulnare. (Nach Lambrecht, 1914)



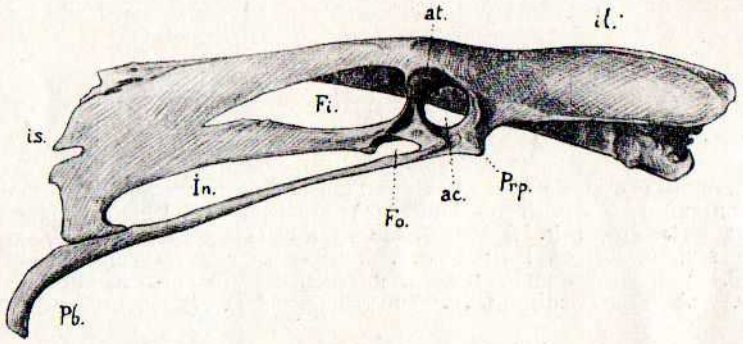
Figur 76. CASUARII. — *Dromaeus novae-hollandiae* Latham: *Handskelett.* (*R*) Radius; (*U*) Ulna; (*r*) Carpale radiale; (*II*) Metacarpale II; (*III*) Metacarpale III; (*2, 2a*) Phalangen des 2. Fingers; (*d*) Fingernagel. (Nach W. K. Parker, 1888)

Von den übrigen 4 zur Anlage kommenden Metacarpalia, welche dem Mc. I bis IV der pentadaktylen Extremität entsprechen (H. Steiner, 1922), bleibt das äußere (Mc. IV) stets rudimentär und atrophiert meist schon auf frühem Embryonalstadium; Mc. I ankylosiert mit Mc. II und trägt 1 bis 2 radial abduzierte Phalangen, an denen sich die Schwingen des Afterflügels befestigen. Mc. II und III legen sich mit ihrem proximalen und distalen Ende aneinander und verschmelzen dort; in ihrem mittleren Bereich weichen sie auseinander und fassen die Fissura metacarpi zwischen sich (Figur 75). Unter ihnen ist Mc. II am längsten und trägt häufig noch 3, seltener 2 Phalangen, während sich Mc. III allgemein in Rückbildung befindet und bei *Dromaeus* nahezu, bei *Apteryx* ganz geschwunden ist (Figur 76). Im Laufe der Ontogenese verliert Mc. III, soweit es vorhanden ist, 2 Phalangen; die verbleibende Phalanx legt sich dicht an die Grundphalanx des 2. Fingers an. Eine Ausnahmestellung nimmt *Struthio* mit 2 persistierenden Gliedern des 3. Fingers ein. — In der Gruppe der »*Carinaten*« bleibt bei der Reduktion der Phalangenzahl am 1. und 2. Finger gewöhnlich die Endphalanx erhalten; sie trägt dann meist,

zumindest während des Embryonallebens, eine Kralle, unter denen aber nur die am 1. Finger sitzende gut ausgebildet zu sein pflegt (doch findet sich bei *Phoenicopterus*, *Opisthocomus* und *jungen Psittaci*, *Laridae*, *Limicolae* auch am 2. Finger eine deutliche Kralle). Abweichend verhalten sich *alle Passeres*, *Picidae*, *Rhamphastidae*, *Alcedinidae*: ihnen fehlt die distale Phalanx am 1. und 2. Finger, mithin auch ein Nagel (W. K. Parker).

Beckengürtel

Das nach unten weit offene, in der Längsrichtung stark ausgedehnte Becken wird von 3 Paar Knochen, dem Ilium, Ischium und Pubis gebildet, welche am Acetabulum (das nur durch eine Membran verschlossen wird) zusammentreffen. Besonders charakteristisch ist für das Vogelbecken die Lage seiner ventralen Elemente, des Ischium und Pubis, welche nahezu parallel zum postacetabularen Teil des Ilium nach hinten gerichtet sind und sich (außer bei *Struthio* und *Rhea*) nicht zur Bildung eines geschlossenen Beckens in einer Symphyse vereinigen (Figur 77).



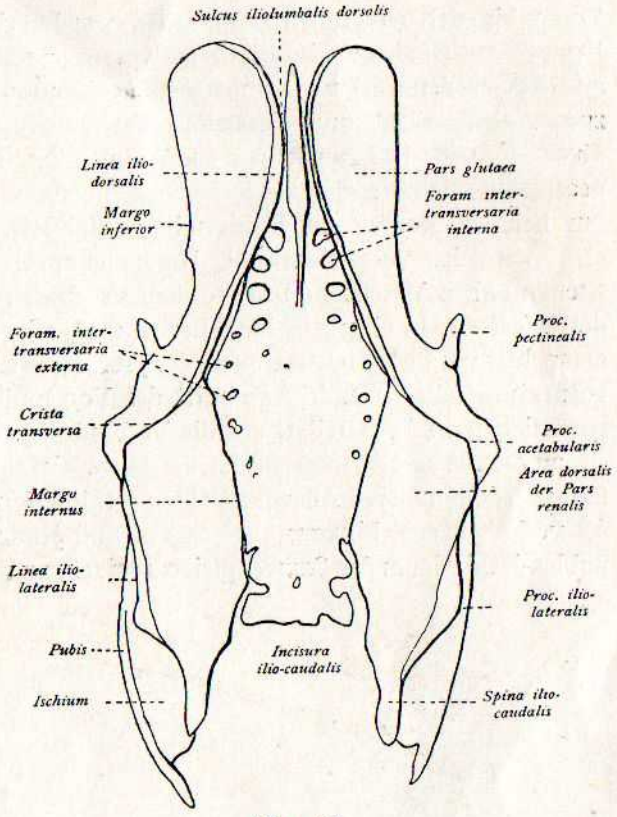
Figur 77. ANSERES. — *Anser anser* Linnaeus: *Becken in Seitenansicht.* (*ac.*) Acetabulum; (*at.*) Antitrochanter; (*Fi.*) Foramen ischiadicum; (*Fo.*) Foramen obturatum; (*il.*) Ilium; (*In.*) Foramen oblongum; (*is.*) Ischium; (*Pb.*) Pubis; (*Prp.*) Processus pectinealis. (Nach Schiöler, 1925)

Die Verbindung des Ilium mit der Wirbelsäule findet in der Weise statt, daß seiner Ventralfläche die Querfortsätze der vorderen synsakralen Wirbel angeheftet sind, während mit seinem mediodorsalen Rand das übrige Synsacrum verschmilzt. Im präacetabularen Abschnitt erhebt sich dieser Margo medialis bei *einigen Gruppen* dergestalt, daß die Spinae lumbales in eine Rinne zu liegen kommen; ja, rechter und linker Darmbeinrand können sich sogar, die Dornfortsätze der vor den Acetabularwirbeln liegenden synsakralen Wirbel überwachsend, in der Medianlinie vereinigen und einen Kanal oder eine hinten geschlossene Höhle begrenzen, wie dies bereits auf Seite 64 angegeben wurde. Die Dorsalseite des Ilium wird durch die Crista transversa in einen vorderen, oben konkaven Abschnitt, die Pars glutaea, und einen hinteren, oben konvexen Abschnitt, die Pars renalis, geteilt. Die Pars glutaea dient der Gruppe der Musculi ilio-femorales zum Ansatz; die Pars renalis bildet auf ihrer Ventralseite die Fovea renalis, in der die Nieren eingebettet liegen, und umschließt gemeinsam mit dem Sitzbein das Foramen ischiadicum (an dessen Stelle auf ontogenetisch frühen Stadien, sowie bei den *Crypturi* und *einigen Ratiten*, noch eine hinten offene Incisura ischiadica besteht) (Figur 78 und 79).

Der Oberrand des nach hinten allmählich an Breite zunehmenden Ischium verwächst, mit Ausnahme der Strecke, die den Unterrand des Foramen ischiadicum

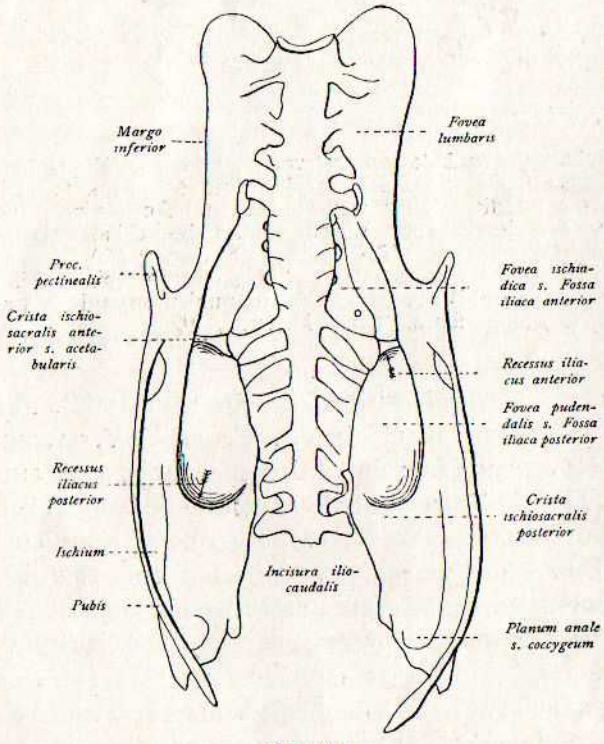
bildet, innig mit dem Unterrand des postacetabularen Ilium zur »Ilio-ischium-platte«. *Rhea* zeigt eine Besonderheit insofern, als sich hier die beiderseitigen Sitzbeine unterhalb der Nieren in einer langgestreckten Symphyse aneinanderlegen und distal mit den ersten Schwanzwirbeln verwachsen.

Das Pubis ist ein meist langgestreckter, bandförmiger Knochen, der dem Ischium mehr oder weniger parallel läuft und mit ihm außer am Acetabulum noch eine 2. Vereinigung in seinem mittleren Abschnitt eingehen kann, wodurch das dem distalen Kopf des Musculus obturator zum Austritt aus dem Becken dienende Foramen obturatum zustande kommt. Legen sich beide Knochen in ihrem hinteren Bereich noch ein oder mehrere Male aneinander, so entstehen Foramina oblonga von oft beträchtlicher Ausdehnung. Bei *Struthio* konvergieren die kaudalen Enden des Pubis bis zur Berührung und bilden so ein geschlossenes Becken, das zur Stütze des Eingeweideknäuels dient; ihrem Unterrande sitzt in dieser Gattung eine kleine Knochenplatte auf, welche als Homologon des



Figur 78.

Figur 78. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus*: *Becken* in Dorsalansicht.
(Nach Lebedinsky, 1913)

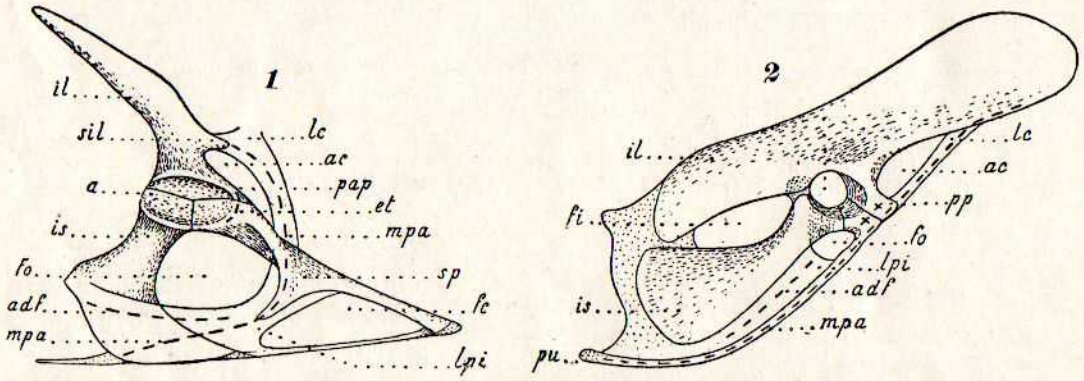


Figur 79.

Figur 79. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus*: *Becken* in Ventralansicht.
(Nach Lebedinsky, 1913)

Praepubis der *Dinosaurier* angesehen worden ist. Dieselbe Deutung ist dem Processus pectinealis zuteil geworden, einem kranial gerichteten Vorsprung an der vorderen Umwandung des Acetabulum, der dem Musculus ambiens zum Ansatz dient und dessen Größe in Korrelation zur Ausbildung dieses Muskels steht. Es kann jedoch kaum einem Zweifel unterliegen, daß der Processus pectinealis nichts anderes als ein Muskelfortsatz des Ilium ist, an dessen Bildung nur bei den *Ratiten* das Pubis mitbeteiligt ist.

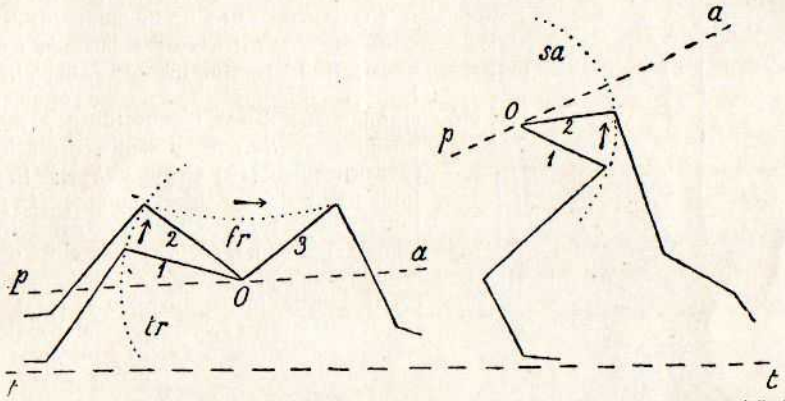
Vergleichend-anatomische Untersuchungen in Verbindung mit ontogenetischen haben Marcucci (1923) zu dem Ergebnis geführt, daß das knöcherne Pubis der *Vögel* nur in einem kleinen Bezirk demjenigen der *Reptilien* homolog ist. Es entspricht nämlich nach Marcucci der proximalste, an der Begrenzung des Foramen obturatum teilnehmende Abschnitt des Vogelpubis der Spina pubica der *Saurier* zuzüglich jenes Pubisteiles, der die Verbindung mit Ilium und Ischium vermittelt (Ramus externus). Hingegen ist der lange distale, dem Ischium parallel laufende und mit dem anderen Abschnitt einen rechten Winkel bildende Ast des Vogelpubis als verknöchertes Ligament zu deuten und jenem Bezirk des Ligamentum spina pubica-ischiaticum der *Saurier* gleichzusetzen, an dem die Bauchmuskeln inserieren.



Figur 80. SAUROPSIDA. — *Rechte Beckenhälfte in Lateralansicht* von *1*, *Lacerta viridis* Goßner (REPTILIA, SAURIA) und *2*, *Gallus gallus* Linnaeus (GALLI); beide etwas schematisiert. Die grob gestrichelten Linien bezeichnen die Insertionsstellen von Muskeln. (*a*) Acetabulum; (*ac*) Apertura cruralis; (*adf*) M. adductor femoris (bei den Vögeln = M. pub.-ischio-femoralis); (*et*) M. extensor tibiae (bei den Vögeln = M. ambiens); (*fi*) Foramen ischiadicum; (*fo*) Foramen obturatum; (*il*) Ilium; (*is*) Ischium; (*lc*) Ligamentum crurale; (*lpi*) Ligamentum spina-pubica-ischiaticum; (*mpa*) Muskeln der Bauchdecke; (*pap*) Processus acetabularis pubicus; (*pp*) Processus pectinealis; (*pu*) Pubis; (*sil*) Spina iliaca. (Nach Marcucci, 1923)

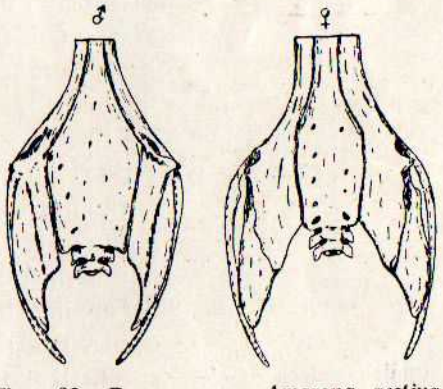
Der gesamte Ramus internus des *Reptilienpubis* wird bei den *Vögeln* vermißt. Zur Erklärung dieser beträchtlichen Differenzen dient die Verschiedenheit der Gangbewegungen in beiden Klassen der *Sauropsiden*: dort kriechender, hier halb aufrechter Gang. Bei den *Reptilien* wird die Extremität etwas vom Boden abgehoben (1. Phase), dann nach vorn gedreht (2. Phase). Das Femur hat also hier 2 Rotationsbewegungen auszuführen. Die 1. Bewegungsphase erfordert nur geringe Muskeltätigkeit (Kontraktion des unansehnlichen Musculus extensor ilio-tibialis und des Musculus ilio-femoralis), bei der 2. Phase hingegen tritt ein großer Muskelkomplex in Aktion, der vom inneren Pubisast entspringt (Musculus extensor femoris und mehrere Rotatoren des Femur). Bei den *Vögeln* hingegen wird das Bein bei der Vorwärtsbewegung nur hochgehoben, und der Femurkopf rotiert

nur um eine Achse, welche senkrecht auf der Körperachse steht und der Frontalebene parallel gerichtet ist. Diese Bewegung entspricht der 1. Phase beim *Reptiliengang*; sie hat bei den *Vögeln* eine unvergleichlich größere Bedeutung erlangt, und dementsprechend sind hier die Musculi ilio-trochanterici, Musculi ilio-tibiales und der Musculus ilio-femoralis externus sehr mächtig entwickelt. Hand in Hand damit hat sich die vordere Region des Ilium, von der diese Muskeln entspringen, stark verbreitert (Figur 80 und 81).



Figur 81. SAUROPSIDA. — *Schema der Schreitbewegungen der hinteren Extremität bei einem* ***Reptil*** (links) *und einem* ***Vogel*** (rechts). (*1, 2, 3*) die — im Text näher erläuterten — Stellungsphasen des Femur. (*O*) Acetabulum; (*a*) vorn; (*p*) hinten; (*p–o–a*) eine Gerade, die der Längsachse des Körpers parallel läuft; (*sa*) Parasagittalebene, in welcher sich das Femur aus Stellung *1* nach Stellung *2* bewegt; (*tr*) Transversalebene, in der sich das Femur aus Stellung *1* nach Stellung *2* bewegt; (*t–t*) Unterlage. (Nach Marcucci, 1923)

Miß Knobel (1924) hat für die *Papageien* nachgewiesen, was wahrscheinlich für *viele Vogelfamilien* gilt, daß in der Form des Beckens beträchtliche Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen bestehen. Diese äußern sich am auffälligsten darin, daß der gegenseitige Abstand der kaudalen Pubisenden beim Weibchen viel größer ist als beim Männchen, was mit der Größe der weiblichen Geschlechtsprodukte zusammenhängt (Figur 82).



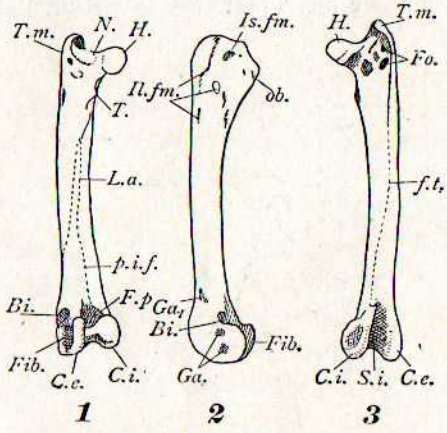
Figur 82. PSITTACI. — *Amazona aestiva* Linnaeus: *Geschlechtsdimorphismus in der Gestalt des Beckens.* Links Männchen, rechts Weibchen. (Nach Knobel, 1924)

Das Becken ist bei *Laufvögeln* und *Klettervögeln* relativ am breitesten; mit zunehmender Tauchfähigkeit verschmälert es sich, bis schließlich bei den *Podicipedidae* und *Colymbidae* die Schmalheit einen extremen Grad erreicht, »da bei diesen die hinter dem Körper horizontal liegenden Füße bei einer Außenrotationsstellung des ganzen Beines zusammengeschlagen werden und die Außenrotationsstellung nur möglich ist, wenn die Femurköpe möglichst nahe beieinander liegen« (Dabelow, 1925).

Hintere Extremität

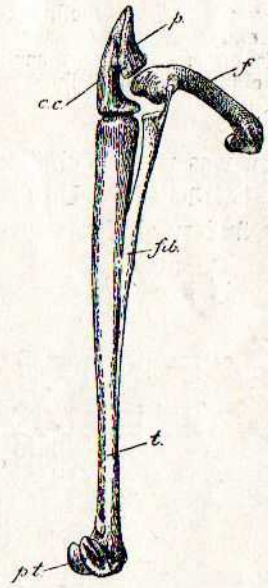
Das häufig, immerhin aber seltener als der Humerus pneumatische Femur ist relativ kurz, nämlich stets kürzer als der Unterschenkel. Fast rechtwinklig entspringt von seiner oberen Apophyse der Hals. Distal endet der zylindrische

Schaft in zwei nach hinten schauende Gelenkköpfe, von denen der Condylus medialis mit der Tibia, der Condylus lateralis mit der Tibia und Fibula artikuliert. Zwischen 2 an der Vorderseite der unteren Apophyse vorspringende Leisten lagert sich die Patella genu ein, welche am größten bei den *Sphenisci* und anderen guten Schwimmern ist und nur sehr selten (*Haematopus*) gänzlich fehlt (Figur 83).



Figur 83.

Figur 83. GALLI (Phasianidae). — *Pavo cristatus* Linnaeus: *linkes Femur von hinten* (**1**), *lateral* (**2**) *und vorn* (**3**). (*Bi.*) Einbuchtung für den M. biceps cruris; (*C.e.*, *C.i.*) Condylus lateralis, Condylus medialis; (*Fib.*) Facette für die Artikulation mit dem Kopf der Fibula; (*F.p.*) Fossa poplitea; (*f.t.*) Ursprungsgebiet des M. femoro-tibialis; (*Fo.*) Foramina pneumatica; (*Ga.*) Ansatzstellen der Sehnen des M. gastrocnemius; (*H.*) Caput humeri; (*Il.fem.*) Insertionsstellen des M. ilio-femoralis; (*Is.fem.*) Insertionsstelle des M. ischio-femoralis; (*N.*) Hals des Femurkopfes; (*p.i.f.*) Insertionsgebiet des M. pub.-ischio-femoralis; (*ob.*) Insertionsstelle des M. obturator; (*S.i.*) Sulcus intercondyloideus; (*T.*) Trochanter minor; (*T.m.*) Trochanter major.
(Nach Gadow, 1896)

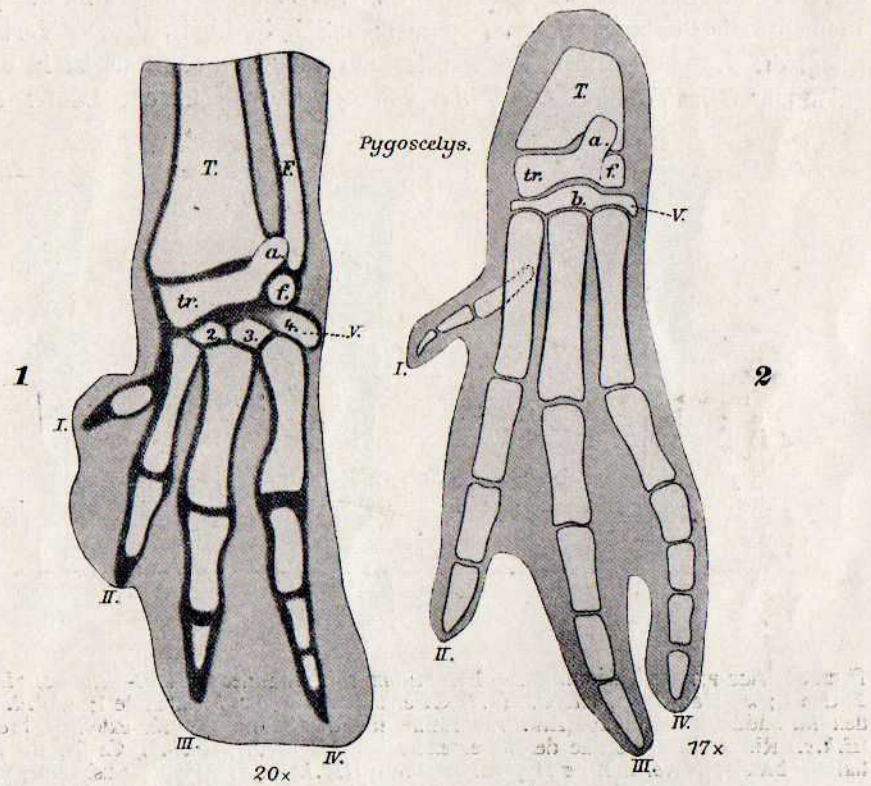


Figur 84. PYGOPODES (Podicipedidae). — *Podiceps cristatus* Latham: *Femur und Unterschenkel eines jungen Vogels* in Außenansicht. (*c.c.*) Processus rotularis; (*f*) Femur; (*fib.*) Fibula; (*p.*) Patella genu; (*p.t.*) Gelenkflächen, von der proximalen Reihe der Tarsalia geliefert; (*t*) Tibia.
(Nach Pycraft, 1899)

Tibiotarsus und Fibula bilden zusammen den Unterschenkel, welcher distal mit dem Tarsometatarsus gelenkt. *Das Fußgelenk der Vögel ist wie das der Reptilien mitten in den Tarsus hineinverlegt*; jedoch schließen sich hier bei der Bewegung die proximale Tarsalreihe dem Unterschenkel, die distale Tarsalreihe den Mittelfußknochen nicht nur an, sondern sie geben ihre Selbständigkeit sogar völlig auf. Dabei verschmilzt das Tibiale (Tritibiale) und, da die Fibula in ihrem Wachstum stark hinter dem Schienbein zurückbleibt und an ihrem distalen Ende verkümmert, auch das Fibulare frühzeitig mit dem unteren Ende der Tibia. Sie bilden am distalen Ende des so entstandenen Tibiotarsus 2 durch eine tiefe Rinne (Fossa intercondyloidea) geschiedene Gelenkköpfe aus. Dicht oberhalb der erwähnten Rinne liegt an der Vorderseite des Knochens eine Vertiefung, welche meist von einer knöchernen Brücke überdeckt wird; unter ihr läuft die Sehne des Musculus extensor digitorum communis hindurch. Der proximale Kopf des Tibiotarsus weist 2 Facetten zur Artikulation mit dem Femur auf; von seiner Vorderfläche erheben sich 2 scharfe Kämme (Cristae tibiae), die sich bei den *Colymbi* zu einem gewaltig langen, das Kniegelenk nach oben weit überragenden Vorsprung (Processus rotularis) vereinigen und den bei diesen ausgezeichneten Tauchern besonders mächtig entwickelten Streckern und Beugern des Beines zum Ansatz dienen. An die Außenfläche des Tibiakopfes lehnt sich die Fibula an, welche meist in weiter Erstreckung mit dem viel stärkeren Nachbar-

knochen verschmilzt, distal sich zu einer Spitze verjüngt und niemals an der Bildung des Intertarsalgelenks unmittelbaren oder mittelbaren Anteil nimmt, wiewohl sie bei *Anhinga* und *Fregata* erst dicht proximal vom Gelenk endet. Der Kopf der Fibula artikuliert mit dem äußeren Condylus des Femur (Figur 84).

Die Metatarsalia II, III, IV und V verschmelzen frühzeitig untereinander; ihrem proximalen Ende verbindet sich synostotisch die distale Reihe der Tarsalia: so entsteht der Tarso-metatarsus oder Laufknochen, der oben mit dem Unterschenkel, unten mit den Phalangen II bis IV artikuliert. Die Anlage des Mt. V verkümmert meist schon auf prochondralem Stadium, doch lassen sich bei *Apteryx* Rudimente desselben noch in postembryonaler Zeit nachweisen (Figur 85).

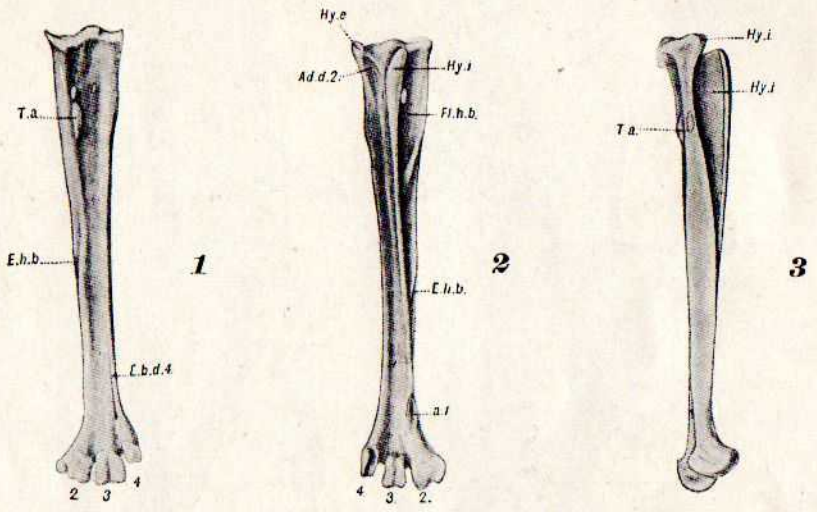


Figur 85. Sphenisci. — *Pygoscelis papua* Forster: *linke vordere Extremität eines Embryos von 15 mm Länge (1) und von 28 mm Länge (2).* (*I—V*) die entsprechenden Strahlen; (*2, 3, 4*) Tarsalia distalia (Basalia) (*2—4*); (*a*) Processus ascendens des Tritibiale; (*b*) Basale commune, aus den Basalia (*2—4*) hervorgegangen; (*f*) Fibulare; (*F*) Fibula; (*T*) Tibia; (*tr*) Tritibiale. (Nach Sieglbaur, 1911)

Das Mt. I wird bei den *meisten Vögeln* frühzeitig auf die Hinterseite des Mt. II gedrängt, ossifiziert nur in seinem distalen Abschnitt und bleibt, mit dem Laufknochen artikulierend, nur als kurzes, den Hallux tragendes Knochenstück erhalten. Die 3 Hauptkomponenten des Tarsometatarsus sind leicht gegeneinander verschoben, so zwar, daß das obere Ende des in der Mitte liegenden Mt. III weiter zurückliegt, sein die Gelenkrolle für die 3. Zehe tragendes unteres Ende hingegen weiter vorspringt als bei den benachbarten Elementen. Eine Ausnahme hiervon machen die *Sphenisci*, bei welchen die Metatarsalia infolge unvollkommener

Synostose eine gewisse Selbständigkeit bewahrt haben; Ähnliches wiederholt sich bei *Fregata*. Von taxonomischer Bedeutung ist die Ausbildung des Hypotarsus, worunter die hintere Fläche des zurückgedrängten proximalen Abschnittes des Mt. III verstanden wird. Seine Oberfläche, welcher die Sehnen verschiedener Beuger aufliegen, ist großer Veränderlichkeit unterworfen und erhebt sich zu 2 oder mehr hohen Kämmen (Figur 86).

Die Anzahl der Zehen ist in der Regel 4, niemals erreicht sie 5, wohl aber kann sie auf 3 oder gar 2 (*Struthio*) reduziert sein. Ist die volle Zahl von 4 Zehen vorhanden, so besteht in der Regel die 1. Zehe aus 2 Phalangen, die 2. aus 3, die 3. aus 4 und die 4. aus 5 Phalangen. Eine Ausnahme macht unter anderem das Genus *Micropus*, in dem infolge von Verschmelzung der proximalen Elemente die Phalangenzahl der Reihe nach 2, 3, 3, 3 beträgt. Der Verkümmerung pflegt die 1. Zehe (Hallux) am meisten ausgesetzt zu sein; sie ist in den Spechtgattungen *Picoides* und *Dinopium* von der Hautdecke des Laufes überkleidet



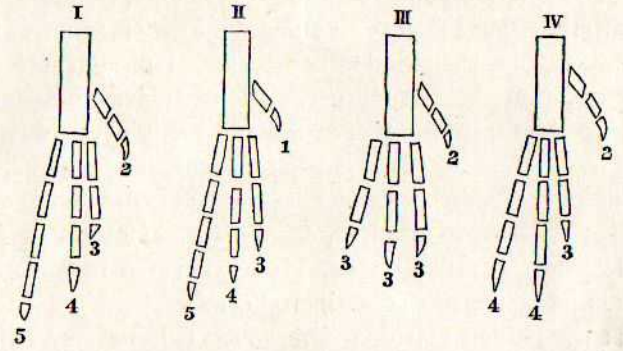
Figur 86. Accipitres (Falconidae). — *Falco tinnunculus* Linnaeus: *Tarso-metatarsus in 3 Ansichten.* ***1***, dorsal; ***2***, plantar; ***3***, lateral. (*a.1*) Gelenkfläche für das Metatarsale 1; (*Ad.d.2*) Grube für den M. adductor digiti 2; (*E.b.d.4*) Rinne für die Sehne des M. extensor brevis digiti 4; (*E.h.b.*) Rinne für die Sehne des M. extensor hallucis brevis; (*Fl.h.b.*) Grube für den M. flexor hallucis brevis; (*Hy.e.*) äußerer Hypotarsuskamm; (*Hy.i.*) innerer Hypotarsuskamm; (*T.a.*) Höcker für die Insertion der Sehne des M. tibialis anticus. (Nach Suschkin, 1905)

und fehlt völlig in vielen Gattungen der *Charadriidae*, bei den *Alcidae*, *Otididae* und den *Ratiten* (außer *Apteryx*). Wo vorhanden, ist sie in der Regel (als einzige Zehe: anisodaktyler Fuß) nach hinten gerichtet; bei einigen *Micropodidae*, den *Sphenisci* und *Steganopodes* ist sie jedoch nach vorn gestellt und bei den *Coliidae* und einigen *Caprimulgiden* wendbar. Die 2. Zehe ist nur bei den *Trogonidae* nach hinten gerichtet (heterodaktyler Fuß); in Rückbildung ist sie bei *Ceyx* und *Alcyone* begriffen, bei *Struthio* endlich völlig geschwunden. Willkürlich nach vorn oder hinten wendbar ist die 4. Zehe der *Eulen*, *Coliiden*, *Musophagiden*, sowie von *Leptosoma* und *Pandion*, da hier der ovalkonvexe Kondylus des Mt. IV nach außen schaut. Ständig nach hinten gestellt ist die 4. Zehe in vielen Gruppen, die zum Teil, wie die *Psittaci* und die *Pici*, nicht näher miteinander verwandt sind (zygodaktyler Fuß). Endlich ist bei der den *Paridae* nahestehenden

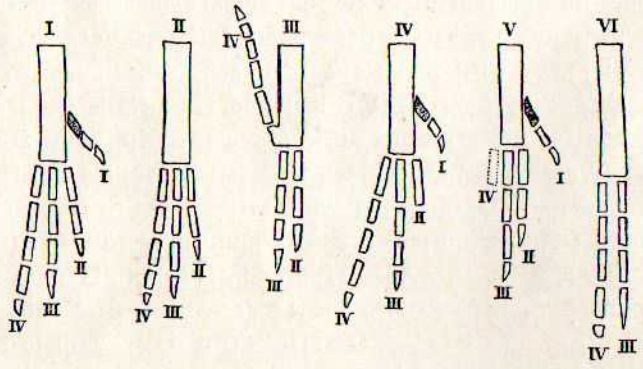
Gattung *Cholornis* von der 4. Zehe nur noch ein kurzer, krallenloser Stumpf vorhanden (Figur 87 und 88).

Pneumatizität des Rumpf- und Extremitätenskeletts

Wie die Schädelknochen und der Unterkiefer, so können auch andere Skeletteelemente der Vögel Lufträume enthalten; sie gehören jedoch in diesem Fall einem anderen System an und stehen nicht mit Paukenhöhle und Nasenraum, sondern mit der Lunge in Verbindung. Während der Ontogenese treten Ausstülpungen der Luftsäcke durch oft sehr kleine Öffnungen in die Knochen ein und breiten sich im Inneren aus, ein Vorgang, der eine Änderung der Gewebsspannung innerhalb des Markraumes zur Folge hat und von Schrumpfung des



Figur 87. Aves. — *Schemata der Fußbildung mit Eintragung der Phalangenzahl:* (*I*) der häufigste Typus; (*II*) *Tubinares außer Pelecanoides;* (*III*) *Micropus und Panyptila;* (*IV*) *Pterocletes und Caprimulgus.* (Nach W. A. Forbes, 1882)



Figur 88. Aves. — *Schema von 6 verschiedenen Typen der Zehenzahl und Zehenstellung.* (*I*) häufigster Typus des »anisodaktylen« Fußes; (*II*) Verlust der 1. Zehe, wie bei *Rhea, Otis, Pelecanoides, Turnix, Alcidae, Rissa;* (*III*) Verlust der 1. Zehe bei »zygodaktyler« Zehenstellung, wie bei *Sasia und Jacamaralcyon;* (*IV*) Verkümmerung der 2. Zehe bis auf die Grundphalanx, wie bei *Ceyx und Alcyone;* (*V*) Verkümmerung der 4. Zehe: *Cholornis;* (*VI*) Verlust der 1. und 2. Zehe: *Struthio.* (Nach W. A. Forbes, 1882)

Markgewebes und Resorption der Spongiosabalken begleitet ist. Die Öffnung entsteht in der Knochenwandung vermutlich als Folge des Druckes, den der herantretende Luftsack ausübt. Ist dieser in den Markraum eingetreten, so wird seine Wandung äußerst dünn, ja Kennel (1910) hat sie überhaupt nicht wahrnehmen können und stellt ihre Existenz ganz in Frage; nach seiner Ansicht steht die Luft unmittelbar mit dem Knochenmark in Berührung und wirkt oxydierend und

austrocknend auf dasselbe ein. Bei *Gallus* ist die Resorption des Knochenmarks im Humerus in 5 Wochen beendet. Tritt eine Fraktur des pneumatischen Röhrenknochens ein, so regeneriert sich das Knochenmark distal vom Kallus, gewissermaßen unter seinem Schutze, wieder. »Gewöhnlich werden Humerus, Sternum, Korakoid, Becken, die Wirbel, seltener Femur, Scapula und Furcula pneumatisch« (Gadow). Die in dieser Hinsicht zwischen den Familien und Ordnungen bestehenden Unterschiede sind sehr beträchtlich. In einigen Gruppen erstreckt sich der Luftgehalt selbst auf die Extremitätenknochen mit Einschluß der Phalangen (*Buceros, Palamedea*), in anderen wird die von der Lunge ausgehende Pneumatizität des Skelettes völlig vermißt (*Colymbi, Rallidae, Laridae, Apteryx*). Die Pneumatisation der Markknochen bedingt eine erhebliche Gewichtseinsparung, entfallen doch vom Gewicht des Humerus eines Hühnchens in den 1. Lebenswochen $^2/_5$ auf das Gewicht des Markes. Dieser Bedeutung der Pneumatisation entspricht es, daß vorzugsweise große und für die Bewegung wichtige Skelettelemente von ihr befallen werden: so bei *Struthio* das Femur, aber nicht das knöcherne Gerüst der vorderen Extremität; umgekehrt bei großen Fliegern in erster Linie der Humerus, aber nicht das Femur. Unter den Angehörigen der gleichen Familie pflegt das Skelett der großen Formen in höherem Grade pneumatisch zu sein als dasjenige der kleinen Formen.

Ossifikation der Markknochen

Im Gegensatz zu den von den *Säugetieren* bekannten Verhältnissen ist die Ossifikation der Markknochen bei den *Vögeln* keine enchondrale oder »intrakartilaginöse«, sondern eine »intramedullare«. Der Knochen entsteht nicht im Knorpel, sondern auf Knorpel, als Auskleidung des Markraumes. Während *bei den Säugern* Ossifikationszone und Wachstumszone des Knochens zusammenfallen, besteht *bei den Vögeln* zwischen beiden in der ersten Zeit der Verknöcherung kein Zusammenhang. Vielmehr wird (bei *Gallus*) zunächst ein langer, verkalkter (also nicht mehr wachsender) Achsenknorpel gebildet. In diesem tritt (bei langen Knochen) ein zentraler Markraum auf, von dem epiphysenwärts Kanäle vordringen; an der Wand des Markraumes und seiner Kanäle lagert sich Knochen ab, der mitsamt dem Achsenknorpel wieder resorbiert wird, nachdem letzterer eine Zeitlang als »Leistungsknorpel« die Stützfunktion erfüllt hat (Lubosch, 1924). Währenddessen kommt es zur Ausbildung einer sekundären Ossifikationszone, die unter der Epiphyse liegt (bei *Gallus* 14 Tage nach dem Ausschlüpfen).

Muskelsystem

Muskelsystem. — Die wesentlichsten Unterschiede, welche in der Verteilung und Ausbildung der Muskulatur zwischen *Reptilien und Vögeln* bestehen, finden ihre Erklärung in der verschiedenen Art der Fortbewegung. Ein großer Teil der Muskeln ist beim *Vogel* in den Dienst der zum Ruder umgewandelten vorderen Extremität getreten; dieser Kategorie gehören die mächtigsten Muskeln des Vogelkörpers an, und ihr gegenüber treten die am Becken konzentrierten Muskelgruppen zurück.

Viszeralmuskulatur

Dem Kau- und Schlinggeschäft sind in erster Linie Muskeln dienstbar gemacht worden, welche bei *niederen Vertebraten* die Viszeralbögen miteinander und dem Schädel verbinden und noch ontogenetisch aus der viszeralen Platte des Branchiozöloms der 3 vordersten Schlundbögen hervorgehen (viszerale oder branchiale Muskulatur im Gegensatz zur somatischen Muskulatur).

Die vom 3. Ast des Trigeminus innervierte Muskelblastemmasse des 1. Schlundbogens (Kieferbogens) sondert sich frühzeitig in ein dorsal von

der knorpeligen Anlage des Unterkiefers gelegenes und in ein ventrales, am Boden der Mundhöhle sich ausbreitendes Stück. Aus der dorsalen Partie entwickelt sich eine Anzahl von Muskeln, die beim Schließen des Schnabels in Funktion treten. T. Lakjer (1926), dessen Nomenklatur hier angewandt sei, teilt sie folgendermaßen ein:

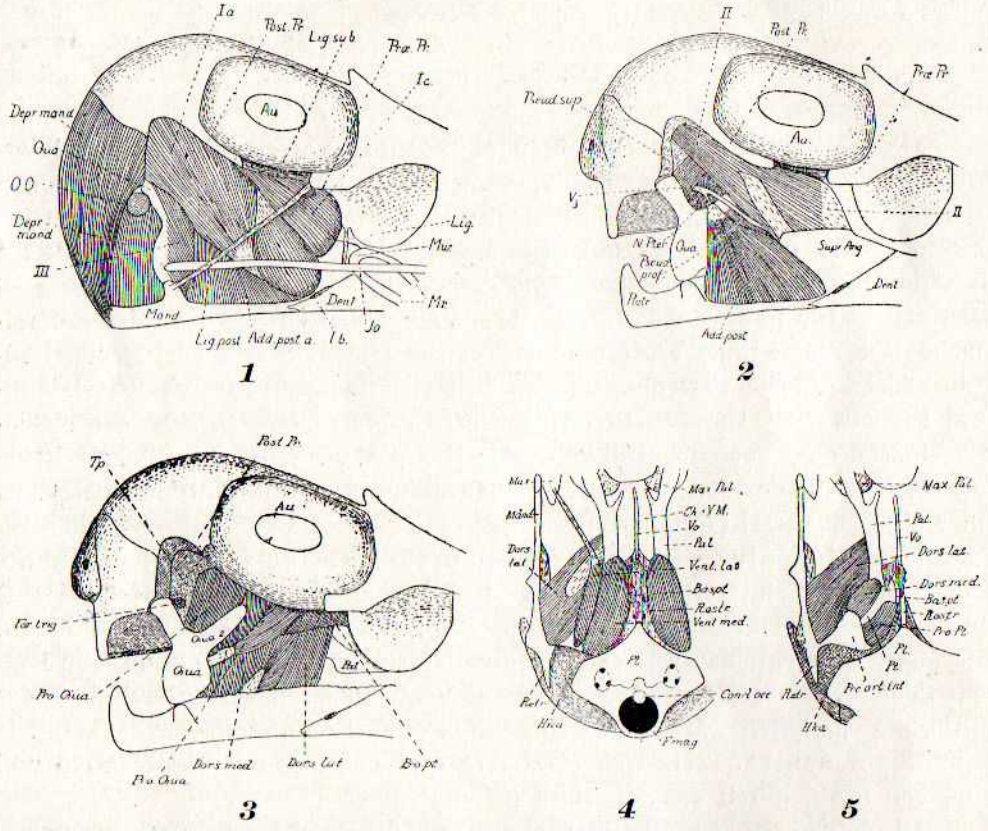
Constrictor I Dorsalis	M. protractor pterygoidei	M. protractor pterygoidei s. str.
		M. protractor quadrati
	M. levator bulbi	M. tensor periorbitae
		M. depressor palpebrae inferioris
Adductor mandibulae	Add. mandibulae externus	a) superficialis b) medialis c) profundus
	Add. mandibulae posterior	
	Add. mandibulae internus	M. pseudotemporalis
		M. pterygoideus

»Der Musculus protractor pterygoidei s. str. entspringt am interorbitalen Gebiet des Basisphenoids, ventralwärts vom Foramen Nervi optici (*Gallus*, *Corvus*) oder zugleich am kaudalen Gebiet der Lateralfläche des Rostrum parasphenoidei (*Crypturus*, *Uria*). Die Fasern ziehen ventral-lateral-kaudal; die Insertion nimmt die Mediodorsalfläche der Portio posterior pterygoidei ein.« — »Der Musculus protractor quadrati nimmt seinen Ursprung an der Lateralfläche des Prooticums, ventral vom Foramen trigemini und am Corpus basisphenoidei ... Die Fasern erstrecken sich steil ventralwärts schwach lateral- und kaudalwärts. Die Insertion findet bei *Crypturus* und *Uria* an der Mediodorsalfläche des Processus orbitalis quadrati statt ... Wo der Muskel zweiteilig ist, inseriert die dorsolaterale Partie am Orbitalfortsatz, die ventralmediale auch am Corpus quadrati (*Buteo*, *Aprosmictus*).«

»Der Musculus depressor palpebrae inferioris entspringt an der Dorsalkante der Interorbitalpartie des Basisphenoids ... Die Periorbita setzt an der nämlichen Strecke der Hirnkapsel an; die transversal ziehenden Fasern des Muskels beschreiben während ihres Verlaufes zur Insertion am unteren Lide einen dorsalwärts offenen Bogen, erst der Ventral-, dann der Lateralfläche der Periorbita peripheriewärts dicht angeschmiegt.« Die Fasern des Musculus tensor periorbitae verlaufen etwa rechtwinklig zu den Depressorfasern und sind von ihnen durch die Periorbita getrennt.

Die Adductores mandibulae, früher als Musculi »temporales« zusammengefaßt, entspringen sämtlich kaudal vom Auge und ziehen längs dessen Kaudoventralfläche mit ventrorostralem Verlauf zur Insertion an der Mandibel unterhalb des Auges; dabei füllen der Adductor mandibulae internus und posterior das mediale Gebiet der Schläfengrube aus, während der Adductor mandibulae externus mehr lateral liegt. Bei Arten mit stark entwickelter Kaumuskulatur dehnen diese Muskeln ihr Ursprungsgebiet am Schädel dorsal und kaudal weit aus und graben sich tief in die Schädelwand ein, den Schädel dabei zuweilen geradezu deformierend (*Colymbus*); gleichzeitig kann eine sekundäre, sehr beträchtliche Vergrößerung der Schläfengrube in Gestalt kaudaler oder dorsokaudaler Ausbuchtungen die Folge sein. Bei *Phalacrocorax*, der zum Festhalten musku-

löser Fische besonders kräftiger Schließmuskeln des Schnabels bedarf, ist die Ursprungsstelle des Musculus adductor mandibulae externus sogar ans Hinterhaupt verlagert. Zur Vergrößerung der sich dort bietenden Ansatzfläche hat sich ein langer, stabförmiger Sesamknochen gebildet, der sich freibeweglich an das Supraoccipitale anlegt und seine freie Spitze kaudalwärts richtet. Unter den Adductores mandibulae erlangt der Musculus pterygoideus die kräftigste Entfaltung. Die Hauptmasse seiner Fasern inseriert medial vom Kiefergelenk am Processus mandibularis internus, der vom Articulare oder von Articulare und Angulare gebildet wird. Seinen Ursprung nimmt der Muskel teils an der Ventralfläche der hinteren Partie des Palatinums und an der Ventralfläche des Pterygoids, teils an der Lateralkante des hinteren Teils des Palatinums und an der mediokaudalen Ecke des Maxillare (Figur 89).



Figur 89. Anseres. — *Oidemia nigra* Linnaeus: *Kaumuskulatur*. ***1***, nach Abtragung der Haut; ***2***, nach Entfernung der Mm. adductor mandibulae externus superficialis und profundus; ***3***, nach Entfernung der Mm. adductor mandibulae externus und posterior, sowie des M. pseudotemporalis; ***4***, Ventralansicht; ***5***, Ventralansicht nach Entfernung des M. pterygoideus ventralis. (*Add. post.*) M. adductor mandibulae posterior; (*Au*) Auge; (*Baspt.*) Basipterygoidfortsatz; (*Ch*) Choane; (*Depr. mand.*) M. depressor mandibulae; (*Dors. lat., Dors. med.*) laterale und dorsale Portion des M. pterygoideus dorsalis; (*Hka*) Hirnkapsel; (*Lig. post.*) Ligamentum postorbitale; (*Lig. sub.*) Ligamentum suborbitale; (*Mr*) Mundrand; (*O, O.*) Ohröffnung; (*Pl*) Basitemporalplatte; (*Pt*) Pterygoid; (*Post. Pr.*) Processus orbitalis posterior; (*Pro. pt.*) M. protractor pterygoidei; (*Pro. Qua.*) M. protractor quadrati; (*Pseud. prof.*) M. pseudotemporalis profundus; (*Pseud. sup.*) M. pseudotemporalis superior; (*Retr.*) Processus angularis posterior; (*Tp.*) Temporalgrube; (*Vent. lat., Vent. med.*) laterale und mediale Portion des M. pterygoideus ventralis; (*Ia.*) M. levator anguli oris; (*Ib.*) M. adductor mandibulae externus superficialis; (*Ic.*) M. retractor anguli oris; (*II*) M. adductor mandibulae externus medialis; (*III*) M. adductor mandibulae externus profundus. (Nach Lakjer, 1926)

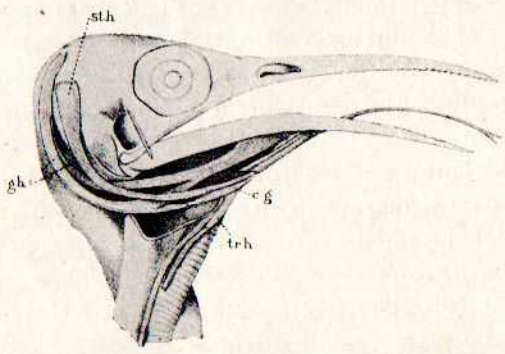
Die ventrale Trigeminusmuskulatur scheidet sich gleichfalls in mehrere Schichten. Von ihren Abkömmlingen ziehen der Musculus mylohyoideus (= Musculus intermandibularis) und der Musculus hyomandibularis transversus mit quer verlaufender Faserrichtung von einem Unterkieferast zum anderen. Sie drücken, da die Raphe des letzteren mit dem Urohyale in Verbindung steht, bei ihrer Kontraktion nicht nur die Zunge, sondern auch den Kehlkopf gegen den Gaumen und stehen darum auch zum Atmungsgeschäft in wichtiger Beziehung.

Die Fazialismuskulatur breitet sich vom 2. Schlundbogen allmählich nach hinten zum Kopf und nach unten zum Hals hin aus. Aus ihr geht ein wichtiger Kaumuskel, Musculus depressor mandibulae, hervor, der am Exoccipitale seinen Ursprung zu nehmen pflegt und sich am Processus mandibularis internus, sowie am Processus angularis posterior mandibulae ansetzt. Da seine Insertionsstelle hinter dem Unterkiefergelenk sich befindet, so öffnet er den Schnabel. Seine mächtigste Ausbildung erreicht er bei den *Anseres*, dagegen fehlt er den *Sphenisci* (welche dementsprechend auch des Processus angularis posterior ermangeln), sowie den *Laridae* und *Passeres*.

Der Kaumechanismus verläuft nach der Darstellung T. Lakjers folgendermaßen: »Im Vorstadium öffnet sich das Maul durch Kontraktion des Musculus depressor mandibulae. 1. Stadium: Die Kontraktion des Musculus protractor quadrati (und, falls vorhanden, des Musculus protractor pterygoidei) zieht das Ventralende des Quadrates eine Strecke nach vorn und oben; derselben Verschiebung unterliegen das Pterygoid und dann das Palatinum und der Vomer; der Innengaumenbogen gleitet also rostralwärts am Rostrum parasphenoidei entlang, wodurch die Hebung des Schnabels erzielt wird. Die Versetzung des Quadrates in die Protraktionsstellung bewirkt ferner eine Rostralverschiebung des Jochbogens; auch diese Brücke vermittelt die Übertragung des den Oberschnabel hebenden Druckes. 2. Stadium: Der Musculus depressor mandibulae erschlafft; die Kontraktion des Musculus protractor pterygoidei (und quadrati) dauert fort, das heißt der Oberschnabel wird in dorsaler Lage fixiert. Durch die Kontraktion der dorsalen Adduktormuskeln wird die Mandibel gehoben und ein bißchen kaudalwärts verschoben; außer der Schließung des Maules bedeutet dieses, daß ein nach hinten, ein bißchen nach außen wirkender Druck aufs Ventralende des Quadrates ausgeübt wird, der im nächsten Moment nachgibt, denn: 3. Stadium: (1.) Die Musculi protractor quadrati und protractor pterygoidei erschlaffen, das heißt die Fixation des beweglichen Teiles des Maxillarsegmentes hört auf. (2.) Der Musculus pterygoideus kontrahiert sich; das bedeutet in erster Linie, daß das Pterygo-Palatinum mit großer Kraft niedergedrückt, retrahiert und abgezogen wird, und der Oberschnabel somit gesenkt wird, zugleich aber, daß das Quadrat jetzt unbehindert dem obenerwähnten mandibularen Drucke folgen kann: es erreicht seine Retraktionsstellung. Die bewegliche Partie des Maxillarsegmentes ist in ihrer ventrolateralsten Lage fixiert. (3.) Dann bewirkt die fortdauernde Kontraktion des Musculus pterygoideus teils ein kräftiges Anpressen der Mandibel gegen die Unterfläche des Schädels, teils eine geringere, nach innenvorn gerichtete Verschiebung der Mandibel. . . Beide Musculus levator bulbi-Portionen kontrahieren sich gleichzeitig mit dem vom selben Nerv versorgten Musculus protractor pterygoidei, das heißt mit der Hebung des Oberschnabels. Der Depressor palpebrae inferioris senkt das untere Augenlid, der Tensor peri-

orbitae spannt die Periorbita und hebt den Bulbus oculi synchron mit dem Aufhören des Protractor pterygoidei, und (ungefähr) mit der Senkung des Oberschnabels erschlaffen die Muskeln. Die aktiv zustande gebrachten Verschiebungen des Auges sind also seinen von der Umgebung aus aufgezwungenen, passiven Mitbewegungen gleichgerichtet.«

Am Hals sich ausbreitend, läßt die vom Nervus facialis versorgte Blastemmasse einen flachen Hautmuskel, den Musculus constrictor colli, hervorgehen, der sich vorn mit Abkömmlingen des Trigeminusblastems verbindet. Seine Funktion: Zusammenziehung der Haut des Halses, zuweilen zum Zwecke einer Einwirkung auf den Kropfinhalt oder (wie bei *Machetes* und einigen *Paradisaeidae*) zur Aufrichtung am Halse sitzender langer Schmuckfedern. Oral von diesem flachen Hautmuskel entsteht der Musculus hyomandibularis medialis, welcher, von der Außenfläche des hinteren Abschnittes des Unterkiefers entspringend, sich mit einer Raphe am Urohyale ansetzt. Mit ihm teilt den Ursprung der Musculus hyomandibularis lateralis; er inseriert an dem dorsalen oralen Teile des Zungenbeinhornes. Bei *manchen Vögeln*, zum Beispiel den *Passeres* und *Phasianidae*, sind die beiden letztgenannten Muskeln zu Zurückziehern der Zunge geworden; eine besonders mächtige Entwickelung hat der laterale Muskel bei den *Trochilidae* erreicht, bei denen er das Zungenbeinhorn bei seiner Umfassung des Schädels bis zur Schnabelwurzel begleitet und sich an der Stirn ansetzt (Figur 90). Der Rückziehmuskel der *Spechte* hat, wie wir sehen werden, genetisch mit diesem Muskel nichts zu schaffen, da er aus dem Musculus sterno-hyoideus hervorgeht.



Figur 90. PASSERES (Nectariniidae). — *Cinnyris splendidus* Shaw: *Zungenmuskulatur* nach Entfernung des M. mylo-hyoideus; (*cg*) M. kerato-hyoideus, innerviert vom N. hypoglossus; (*gh*) M. kerato-mandibularis; (*sth*) M. hyomandibularis lateralis; (*trh*) M. tracheo-hyoideus. (Nach Gadow, 1883)

Aus der am 3. Schlundbogen gebildeten Glossopharyngeus-Muskulatur entsteht unter anderem der Musculus kerato-mandibularis von Kallius (Musculus genio-hyoideus, Gadow), der vom medialen Rande des Unterkiefers entspringt, in Bandform an das Zungenbeinhorn zieht und an dessen aboralen Ende inseriert. Bei seiner Kontraktion läßt er die Zunge vorschnellen. Gadow vergleicht »die besonders bei *Spechten*, *Kolibris* und *Nectarinien* stark von Muskeln umwickelten Zungenbeinhörner einem Stabe, um den eine an dem einen Ende befestigte Stahlspirale gewunden ist«. Andere vom Glossopharyngeus innervierte Blastemmassen ziehen zum Pharynx, so der Musculus genio-thyreoideus, der bei den *Picidae* an der Innenfläche der Unterkieferäste entspringt, in seinem weiteren Verlauf die Längsmuskulatur des Mundhöhlenbodens bildet und an der Ventralfläche des Ösophagus sowie an der Dorsalseite der Trachea inseriert, bei seiner Kontraktion den Kehlkopf mit dem gesamten Zungenapparat nach vorn ziehend.

Somatische Muskulatur

Die somatische Muskulatur entsteht aus Myotomen, welche sich an der medialen, perichordalen Seite des Coeloms als zahlreiche, in Reihen angeordnete

Muskelglieder abschnüren; dieser Vorgang spielt sich in der Kopfhöhle auf ähnliche Weise ab wie in der Körperhöhle.

Augenmuskulatur

Aus der medialen Wandung des 1. Kopfsomiten gehen beim Embryo die Anlagen der Augenmuskulatur hervor, welche die Verbindung mit dem III. Hirnnerven (Nervus oculomotorius) aufnehmen; ein Musculus rectus superior, rectus inferior, rectus internus und obliquus inferior. Aus dem Musculus rectus superior sondern sich Faserzüge als Heber des oberen Augenlides ab. Ein weiter kaudal gelegenes Kopfsomit, das 3., läßt den Musculus rectus externus und die Muskulatur der Nickhaut (Musculus pyramidalis und Musculus quadratus) aus sich hervorgehen; diese Muskulatur wird vom Nervus abducens (VI.) innerviert (siehe Figur 113 und 114). [Ein weiterer Muskel des Bulbus oculi, der Musculus obliquus superior, gehört zur viszeralen Muskulatur; Innervierung durch den Nervus trochlearis (IV.).]

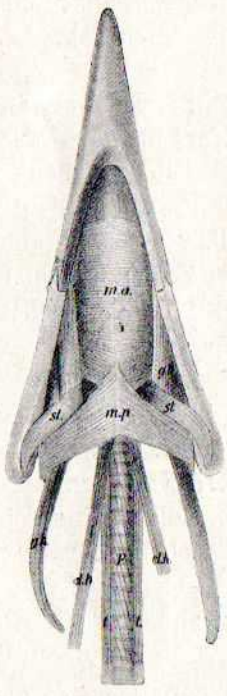
Parietale Muskeln

Die Muskulatur des Stammes und der Extremitäten geht aus den Myotomen der Körperhöhle hervor. Beim *Hühnchen* bildet sich am 5. Tage in jedem Myotom eine einheitliche Seitenrumpfmuskelmasse, die aus der medialen Lamelle entsteht. Aus ihr sondern sich dorsal von der (durch eine Einknickung angedeuteten) Seitenlinie alle dorsalen Stammesmuskeln, ventral von ihr alle ventralen Stammesmuskeln; die Extremitätenmuskulatur entwickelt sich aus Zellen, die aus der ventralen Myotomkante austreten und in das embryonale Bindegewebe der Extremitätenanlage einwandern (Figur 106, *g*).

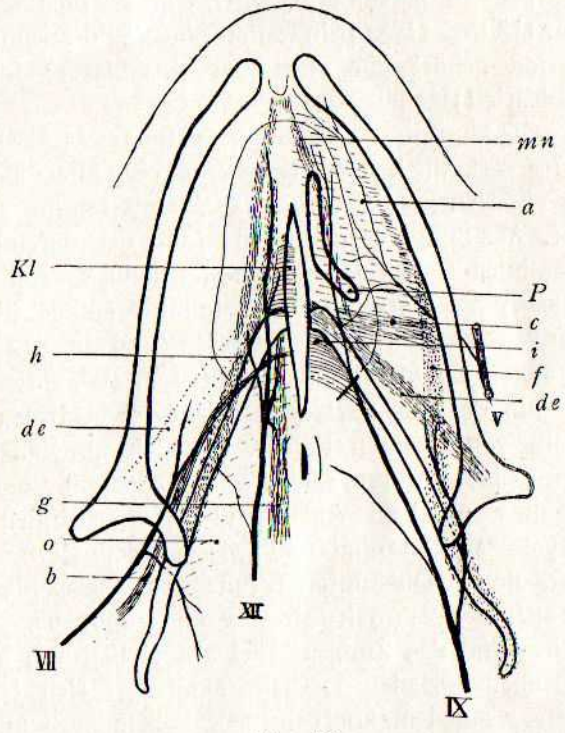
Aus dem vordersten Abschnitt der ventralen Stammesmuskulatur geht eine Anzahl von Muskeln hervor, die sich am Zungengerüst befestigen und vom Hypoglossus (ursprünglicher Spinalnerv!) versorgt werden. Sie entstehen aus einer paarigen Anlage, die wahrscheinlich den Fortsätzen des 6. bis 9. Myotoms entstammt und zwischen dem Herzen und der medialen Thyreoideaanlage liegt. Die hinteren Teile der Muskelanlage heften sich bei *Apteryx* als Musculus sterno-hyoideus einerseits ans Sternum, andererseits an die Trachea und das Zungengerüst an, stellen also noch einen einheitlichen Brust-Zungenbeinmuskel dar. Dieser gliedert sich *bei vielen Arten* infolge seines Ansatzes am Ringknorpel in 2 voneinander unabhängig gewordene Muskeln, den Musculus laryngo-hyoideus, welcher Zungenbeinkörper und Kehlkopf miteinander verbindet, und den Musculus sterno-laryngeus, der zum Rückzieher des Kehlkopfes wird. Dieses Verhalten findet sich zum Beispiel bei *Buteo*. Hier setzt der Musculus sterno-laryngeus noch unmittelbar hinter dem Musculus laryngo-hyoideus am ventralen Stück des Ringknorpels an und zieht längs der Trachea abwärts, um sich an der Spina externa des Brustbeines zu befestigen. Statt am Larynx, erfolgt die Insertion der beiden aus dem Brust-Zungenbeinmuskel hervorgegangenen Muskeln häufig unterhalb desselben, an der Trachea. So haben die *Galli*, *Accipitres* und *Pici* einen Musculus tracheo-hyoideus, der bei den letztgenannten zum Hauptrückzieher der Zunge geworden ist, und viele Gruppen einen Musculus sterno-trachealis, welcher am Processus lateralis anterior des Brustbeines oder (*Pici*) an der 1. Thorakalrippe entspringt und sich in wechselnder Höhe seitlich an der Luftröhre ansetzt, um sie bei seiner Kontraktion herabzuziehen. Von ihm kann sich als Musculus ypsilo-trachealis ein zweiter Herabzieher der Trachea abspalten (*Anseres*, *Palamedeidae*), der dann über dem Musculus sterno-trachealis liegt und an der Clavicula oder

der Membrana coraco-clavicularis entspringt. Weitere Differenzierungen des Musculus sterno-trachealis, die schließlich zur Bildung der Syrinxmuskulatur führen, sollen beim Syrinx erwähnt werden.

Das vorderste Ende der Hypoglossusmuskulatur wächst weit oralwärts und nimmt dort die Verbindung mit den Belegknochen des Meckelschen Knorpels auf. Die dorsale Partie liefert den Musculus genioglossus, welcher von der Copula zum vorderen Unterkieferwinkel zieht, die ventrale den Musculus geniohyoideus, der, wie der vorige vom Unterkieferwinkel entspringend, sich im Bindegewebe verliert, das zwischen den Unterkieferästen ausgespannt ist (*Anas*,



Figur 91.



Figur 92.

Figur 91. Passeres (Corvidae). — *Corvus frugilegus* Linnaeus: *Unterkiefer und oberflächliche Zungenmuskulatur* in Ventralansicht. (*cl.h.*) M. cleido-hyoideus; (*g.h.*) M. kerato-mandibularis; (*m.a.*) M. mylo-hyoideus; (*m.p.*) M. hyomandibularis medialis; (*st.*) M. hyomandibularis lateralis; (*t.*) M. trachealis; (*F.*) Fascie zwischen beiden Muskelzügen, von Muskelfasern durchzogen. (Nach Leiber, 1907)

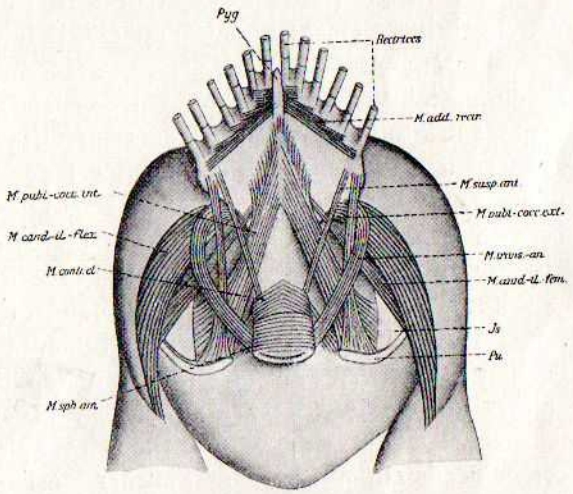
Figur 92. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Rekonstruktion des Skelettes, der Muskulatur und der Nerven von Mundboden und Zunge eines Embryos von 12,5 mm Länge.* Knorpel stark umrandet, Quadratum und Columella nicht dargestellt. Konturen von Kieferrand und Zunge angedeutet. (*P*) Paraglossumspange; (*a*) M. mylohyoideus, V; (*b*) M. styloglossus, VII; (*c*) M. hyomandibularis transversus, V; (*de*) M. hyomandibularis med. et lat., VII; (*f*) M. keratomandibularis, IX; (*g*) M. tracheo-hyoideus, XII; (*h*) M. kerato-hyoideus, XII; (*i*) M. interkeratohyoideus; (*kl*) M. hyoglossus, XII; (*mn*) M. genio-hyoideus und genio-glossus, XII; (*o*) M. constrictor colli; (*V, VII, IX, XII*) die Hirnnerven. Vergrößerung 30fach. (Nach Kallius, 1905)

Passer). Andere Partien der Hypoglossusmuskulatur bilden als Musculi hyoglossi die Muskulatur der Zungenspitze und inserieren am medianen Knorpel des Zungengerüstes und am Paraglossale; bei den *Papageien* ist diese Muskelgruppe in nicht weniger als 7 Portionen gegliedert, bei den *Spechten* wird sie von Leiber als die Gruppe der Musculi ceratoglossi bezeichnet (Figur 91 und 92).

Die übrigen parietalen Muskeln werden von Spinalnerven versorgt. Ihre ursprüngliche metamere Anordnung haben sie *bei den Vögeln* völlig eingebüßt.

Die vom dorsalen Myotomabschnitt sich ableitenden Muskeln sind besonders im Bereich der sehr beweglichen Halswirbelsäule gut ausgebildet und dienen teilweise, wie der Musculus biventer cervicis und Musculus complexus, als Heber und Strecker des Kopfes, während sie im hinteren Rumpfabschnitt stärker zurücktreten. Ein zu dieser Gruppe gehöriger Muskel bildet, von den übrigen völlig abgesondert, als Musculus levator coccygis die dorsale Muskulatur des Schwanzes.

Von den ventralen Muskeln fällt in der Halsregion mehr als die übrigen der Musculus longus colli anticus auf, der, an der Unterseite der Brust- und Halswirbelsäule gelegen, den dorsalen Muskeln dieses Abschnittes entgegenwirkt und von den Hypapophysen der Wirbel entspringt. Er setzt sich kranialwärts fort in einen der Beuger des Kopfes, den Musculus rectus capitis anticus, der sich unmittelbar vor dem Kondylus am Basioccipitale befestigt. Die thorako-abdominalen Muskeln der *Amphibien und Reptilien* sind von den am langen Brustbein entspringenden Flugmuskeln zum größten Teil ganz in die schmale Abdominalregion gedrängt worden. Nur der von der Innenfläche der Sternalenden der Rippen zum Processus lateralis anterior sterni ziehende Musculus costi-sternalis und die Musculi intercostales haben sich als Abkömmlinge solcher Muskeln im Bereich des Thorax erhalten. Ersterer ist nämlich homolog dem Transversus, letztere entsprechen morphologisch dem Musculus obliquus internus, welcher, als mittlere Schicht der Bauchmuskeln, thorakalwärts in sie übergeht. Der oberflächliche Musculus obliquus externus, ein wichtiger Exspirationsmuskel, behält seine ursprünglichen Beziehungen zum Brustkorb insofern bei, als er noch von der Außenfläche der meisten Rippen am oder dicht unter dem Processus uncinatus entspringt, um mit schräger Faserrichtung an die Außenfläche des Schambeines zu ziehen. Die Bauchpresse wird vervollständigt durch den tiefsten Abdominalmuskel, den Musculus transversus und durch den Musculus rectus abdominis, der sich aponeurotisch an der letzten Sternalrippe und den Seitenrändern des Metasternum befestigt und zur distalen Hälfte des Os pubis zieht. Er ist in der Regel ungegliedert; nur bei *einigen Ratiten* (*Struthio*, *Apteryx*) treten noch



Figur 93. GALLI (Phasianidae.) – *Gallus gallus* Linnaeus: *Muskulatur des Schwanzes und des Anus*. Ansicht direkt von hinten, Schwanz nach oben gebogen. (*Is.*) hintere, untere Spitze des Ischium; (*M. add. rectr.*) M. adductor rectricum; (*M. caud.-il.-fem.*) M. caud-ilio-femoralis; (*M. caud.-il.-flex.*) M. caud-ilio-flexorius; (*M. contr. cl*) M. contractor cloacalis; (*M. pubi-cocc. ext.*) M. pubi-coccygeus externus; (*M. pubi-cocc. int.*) M. pubi-coccygeus internus; (*M. sph. ani*) M. sphincter ani; (*M. susp. ani*) M. suspensor ani; (*M. trans. an.*) M. transverso-analis; (*Pu.*) distales Pubisende; (*Pyg.*) Pygostyl. (Nach du Toit, 1913)

2 oder 3 deutliche Zwischensehnen auf. — Im Schwanzabschnitt erscheinen wieder, wie im Hals- und Brustabschnitt, einige subvertebrale Muskeln, und zwar solche, welche den Schwanz nach unten, nach der Seite oder nach oben ziehen: Musculus depressor coccygis, Musculus ilio-coccygeus (Heber der Steuerfedern), Musculus pubi-coccygeus externus (Spreizer und Abwärtszieher der Steuerfedern), Musculus pubi-coccygeus internus (Herabzieher des Schwanzes), Musculus adductor rectricum. Ferner entspringen am Schwanz 2 (vom Plexus ischiadicus innervierte) Muskeln der hinteren Extremität, der Musculus caud-ilio-femoralis und der Musculus caud-ilio-flexorius. Die Erweiterung, Schließung und Hebung der Afteröffnung übernehmen folgende, vom Plexus pudendus aus versorgte Muskeln: Musculus sphincter ani, Musculus contractor cloacalis, Musculus suspensor ani, Musculus dilatator ani; dazu kommt der Musculus transversoanalis, der bei seiner Kontraktion einen Druck auf den Bauch und damit auch auf die Kloake ausübt (Figur 93).

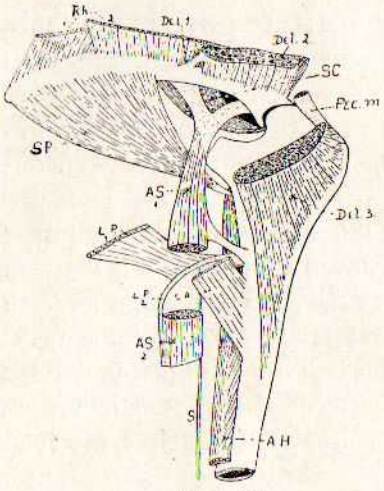
Die Muskeln der Schulter und der vorderen Extremität werden von Fürbringer (1888) und Gadow (1891) folgendermaßen eingeteilt:

1. Musculus cucullaris (dem Musculus cucullaris und Musculus sterno-cleido-mastoideus der *Reptilien* entsprechend), entspringt in der hinteren Kopfregion sowie subkutan von der dorsalen Mittellinie des Halses und inseriert meist an der Clavicula, auch an der Haut der Schulter. Meist nur als oberflächlicher dünner Zug ausgebildet, der mehr oder minder vom Musculus constrictor colli bedeckt ist. Innervation durch die Mehrzahl der Zervikalnerven und den Ramus accessorius externus des Vago-accessorius.

2. System der Musculi thoracici superiores, bestehend aus den Musculi rhomboidei (Ursprung: Dorsalkante des hinteren Hals- und Rückenbereiches, Insertion am Dorsalrand der Scapula und dem dorsalen Teil der Clavicula) und den Musculi serrati (welche von den Rippen zur Scapula ziehen).

3. System des Musculus thoracicus inferior: Musculus sterno-coracoideus, ein meist unansehnlicher Muskel; Ursprung: am Sternum und den Rippen, Ansatz: am Korakoid, Funktion: vorderer Rippenheber.

4. System der Musculi brachiales inferiores, die im wesentlichen an der ventralen (flexorischen) Seite der freien Extremität inserieren. Sie entspringen am Sternum, im ventralen Bereiche des Brustgürtels und an der ventralen Humerusfläche; ihre Insertion erfolgt hauptsächlich an der ventralen Zirkumferenz des Humerus und des Vorderarmes. In diese Gruppe gehören die beiden mächtigsten Flugmuskeln, der Musculus pectoralis und der Musculus supracoracoideus, welche beide am Brustbein ihren Ursprung nehmen und zusammen $^1/_{11}$ des Körpergewichtes ausmachen können (*Anser*). Der Musculus pectoralis zieht zum Tuberculum majus und der Crista superior humeri. Er ist es vornehmlich, welcher den Oberarm beim Fluge herabzieht, und ist bei guten Fliegern bei weitem der ansehnlichste aller Muskeln. Der Musculus supracoracoideus verläuft, in dem von Corpus und Crista sterni gebildeten Winkel entspringend und vom Musculus pectoralis größtenteils verdeckt, sehnig über die Gelenkkapsel und inseriert am Tuberculum majus des Humeruskammes. Er wirkt dem Musculus pectoralis entgegen, denn seine Funktion ist die Abduktion des Oberarmes bei gleichzeitiger Drehung. Mächtig entfaltet ist er bei denjenigen *Tauchvögeln*, welche ihre Flügel als Ruder verwenden. Bei den fluglosen »*Ratiten*« ist der

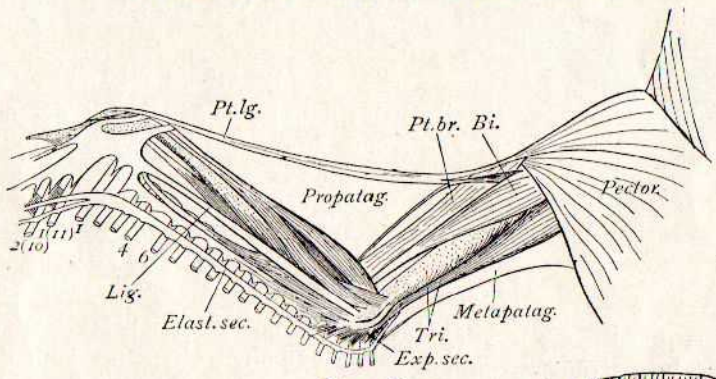


Figur 94.

Musculus pectoralis sehr schmächtig, und der Musculus supracoracoideus erreicht das Sternum meist nicht, sondern entspringt vom Korakoid (Figur 94).

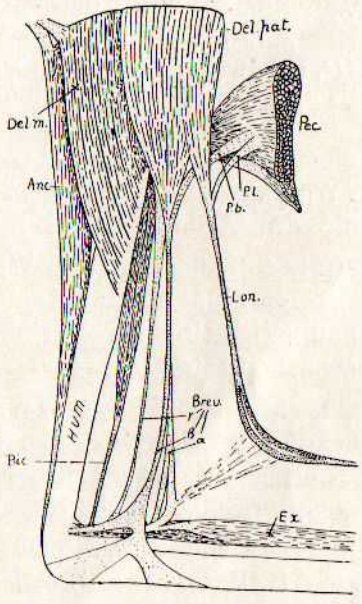
5. System der Musculi brachiales superiores. Sie entspringen im dorsalen Bereich des Rumpfes und vom Brustgürtel und inserieren im dorsalen (extensorischen) Bereich der Extremität. Hierzu zählen die Gruppen des Musculus latissimus dorsi, der Musculi deltoidei, Musculi scapuli-humerales, Musculi subscapulares und so weiter.

Figur 94. ARDEAE (Balaenicipitidae). — *Balaeniceps rex* Gould: *Scapula und proximales Humerusende der rechten Seite* von außen, mit den inserierenden Muskeln. (*AH*) M. triceps, pars humeralis; (*AS*) M. triceps, pars scapularis; (*Del 1, 2, 3*) M. deltoideus major; (*LA*) Insertion des M. latissimus dorsi, pars anterior; (LP_1) M. latissimus dorsi, pars posterior; (LP_2) Insertionssehne dieses Muskels; (*Pec m*) Insertionssehne des M. supracoracoideus; (Rh_1, Rh_2) M. rhomboideus profundus et superficialis; (*SC*) M. subscapularis externus; (*SP*) M. scapuli-humeralis posterior. (Nach Mitchell, 1913)



Figur 95.

Figur 95. ANSERES. — *Anser anser* Linnaeus: *Muskulatur des Flügels*. Ansicht von innen. (*Bi.*) M. biceps; (*Elast. sec.*) Vinculum elasticum secundariorum; (*Exp. sec.*) M. expansor secundariorum; (*Metapatag.*) hintere Flughaut = Metapatagium; (*Pector.*) M. pectoralis; (*Propatag.*) vordere Flughaut = Propatagium; (*Pt. br.* und *Pt. lg.*) Mm. propatagiales brevis et longus; (*Tri.*) M. triceps. (Nach Gadow, 1894)



Figur 96.

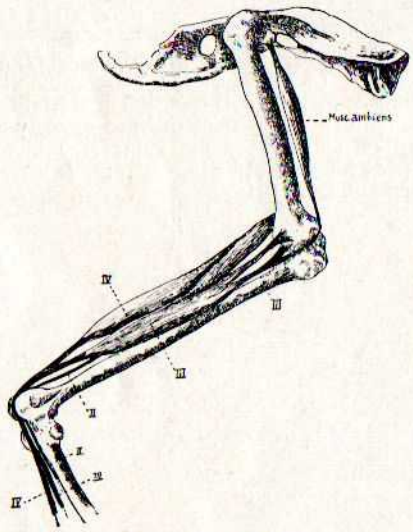
Figur 96. ARDEAE (Balaenicipitidae). — *Balaeniceps rex* Gould: *Muskulatur des Oberarmes und Spannsehnen der vorderen Flughaut*. Ansicht von außen. (*Anc.*) M. triceps (= M. anconaeus); (*Bic.*) M. biceps; (*Brev.*) kurze Spannsehnen des Propatagiums; (*Del. m.*) M. deltoideus major; (*Del. pat.*) M. deltoideus major, pars propatagialis; (*Ex.*) M. expansor metacarpi radialis; (*Lon.*) lange Spannsehne des Propatagiums; (*Pec.*) M. pectoralis; (*P. b.*) Sehne des M. pectoralis zum kurzen Spanner des Propatagiums; (*P. l.*) Sehne des M. pectoralis zum langen Spanner des Propatagiums. (Nach Mitchell, 1913)

6. System der vom Nervus radialis innervierten Streckmuskeln des Unterarmes und der Hand, zu denen unter anderem der kräftige Musculus triceps brachii zählt.

7. System der vom Nervus medio-ulnaris innervierten Beugemuskeln des Unterarmes und der Hand, unter denen der Musculus biceps brachii am mächtigsten zu sein pflegt (Figur 95 und 96).

Muskulatur des Beckens und der hinteren Extremität

Die Muskulatur des Beckengürtels und der hinteren Extremität hat bisher keine so meisterliche Bearbeitung erfahren, wie sie durch Fürbringer den Muskeln von Brust und Flügeln zuteil geworden ist; doch ist sie von Gadow und anderen eingehend beschrieben worden. Neuerdings ist es Marcucci (1923) gelungen, die Homologisierung der am Becken entspringenden Muskeln der *Reptilien* und *Vögel* beträchtlich zu fördern. In Anlehnung an Gadow (1891) sei diese Muskulatur wie folgt gruppiert:



Figur 97. Galli (Phasianidae). — *Pavo cristatus* Linnaeus: *Becken und hintere Extremität, um Ursprung und Insertion des Musculus ambiens zu zeigen; (II, III, IV)* Musculi flexores perforati der II., III. und IV. Zehe. (Nach Brauer, 1911)

1. System der dorsalen Musculi ilio-femorales, von der dorsalen Fläche des Ilium zum Trochanter externus oder etwas distal von letzterem zum Femurschaft ziehend.

2. Musculus ilio-femoralis internus, dem Musculus iliacus der menschlichen Anatomie entsprechend. Innervation aus dem Kruralplexus.

3. Musculus ambiens, der als Streckmuskel vom Processus pectinealis des Beckens zur Außenseite des Kniegelenkes zieht, um sich an der Patella anzusetzen oder mit seiner Sehne den einen Ursprungskopf des Musculus flexor perforatus digiti (II oder) III zu bilden. In letzterem Falle streckt er nicht nur den Unterschenkel, sondern er beugt auch gleichzeitig die (II. und) III. Zehe. Ganz fehlt dieser Muskel den *Alcidae*, *Ardeae*, *Podicipedidae*, *Trogones*, *Striges*, *Micropodidae*, *Pici*, *Passeres* (»*Anomalogonatae*« Garrods im Gegensatz zu den »*Homalogonatae*«, die den Ambiensmuskel besitzen). Er ist dem Musculus extensor tibiae der *Reptilien* homolog (Figur 97).

4. Musculus sartorius (ilio-tibialis internus), ein Heber des Oberschenkels und gleichzeitig Strecker des Unterschenkels, dem gleichnamigen Muskel des Menschen entsprechend. Innervation aus dem Kruralplexus.

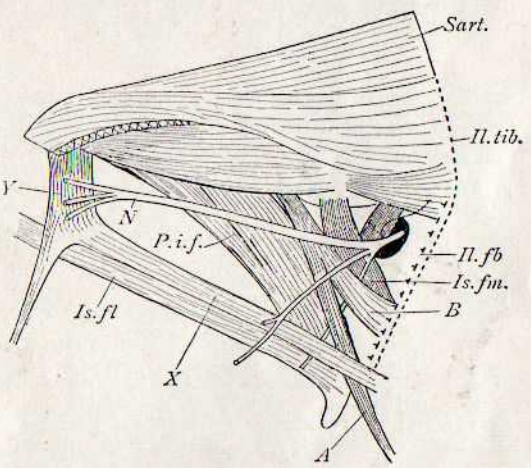
5. Die Gruppe der vom Nervus obturator innervierten Adduktoren, von den ventralen Beckenknochen zum Femur ziehend. Unter ihnen ist der mächtige Musculus obturator Gadows samt seinen akzessorischen Bündeln dem Musculus flexor femoris der *Reptilien*, der Musculus pub-ischio-femoralis Gadows dem Musculus adductor femoris der *Reptilien* homolog.

6. Die Gruppe der Musculi femori-tibiales, vorwiegend Strecker des Unterschenkels. Innervation aus dem Kruralplexus.

7. Musculus caud-ilio-femoralis, der bei seiner Kontraktion den Oberschenkel nach hinten an den Stamm und gleichzeitig den Schwanz schräg ab- und seitwärts zieht. »Durch die direkte Verbindung des Oberschenkels mit dem Schwanze wird die wippende Bewegung desselben bei schreitenden *Hühnern* hervorgebracht« (Gadow). Innervation durch einen Ast des Plexus ischiadicus.

8. Eine Gruppe von Adduktoren des Unterschenkels, darunter ein Musculus ischio-flexorius, Musculus caud-ilio-flexorius (= »Musculus semitendinosus«) und Musculus ilio-fibularis. Innervation aus dem Plexus ischiadicus.

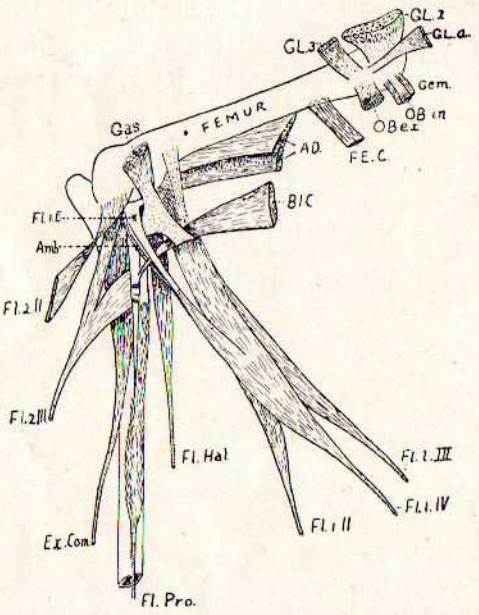
Garrod hat die Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Musculus caud-ilio-femoralis und Musculus caud-ilio-flexorius taxonomisch auszuwerten gesucht. Er bediente sich für seine Darstellung einer Formel (die noch häufig Verwendung findet) und bezeichnete darin das Caput caudale des Musculus caud-ilio-femoralis mit *A*, das Caput iliacum desselben Muskels mit *B*; weiterhin die Pars suralis des Musculus caud-ilio-flexorius mit *X*, seine Pars femoralis mit *Y*. »Die Formel *ABXY* scheint die primitivsten Verhältnisse zu gewähren, aus denen vermutlich *ABX*, *AXY* und *BXY* durch verschiedenartige einseitige Rückbildung hervorgegangen sind. Vielleicht ist es auch keine ganz zufällige Erscheinung, daß *Y* sämtlichen *Grallatores* zukommt, dagegen der Mehrzahl der *Natatores* fehlt. Weitere Rückbildungen haben zu *AX*, *BX*, *XY* und *A* geführt ... Daß aber die letzterwähnten Stadien, selbst dasjenige, welches allein noch *A* aufweist (*Fregata* und *Gypo-Falconidae*, *Strigidae*; *Macrochires*), höchst heterogene Abteilungen umfassen, somit auf recht verschiedenen Bahnen zu ähnlichen Endzielen gelangt sind, erscheint mir nicht zweifelhaft« (Fürbringer), (Figur 98).



Figur 98. *Ralli: Muskulatur des linken Oberschenkels in Ansicht von außen nach Entfernung der oberflächlichen Muskeln* M. ilio-fibularis (*Il.fb.*) und M. ilio-tibialis (*Il.tib.*). *Als Beispiel für die Garrodsche Formel ABXY;* (*A*) kaudale, (*B*) iliacale Portion des M. caud-ilio-femoralis; (*X*) M. caud-ilio-flexorius; (*Y*) femorale Portion dieses Muskels; (*Is.fl.*) M. ischio-flexorius; (*Is. fem.*) M. ischio-femoralis; (*P.i.f.*) M. pub.-ischio-femoralis; (*Sart.*) M. sartorius. (Nach Gadow, 1894)

9. Muskeln, die vom Ramus I (dem durch die Schlinge für den Musculus ilio-fibularis gehenden Ast) des Nervus ischiadicus versorgt werden (Extensorengruppe). Hierzu zählen der Musculus tibialis anticus, der sich an der Dorsalfläche des Tarsometatarsus in dessen proximalem Abschnitt befestigt und den Mittelfuß hebt; weiterhin die Strecker der I., III. und IV. Zehe, der Musculus abductor digitis II, der die II. Zehe von der III. Zehe abspreizt und der zur gleichzeitigen Streckung der II. bis IV. Zehe führende Musculus extensor digitorum communis; ferner der ansehnliche Musculus peroneus superficialis sive longus, der sich an der proximalen Tarsuskante befestigt, und der bei den meisten Gruppen viel schwächere Musculus peroneus profundus sive brevis (Insertion gewöhnlich an der Außenkante des proximalen Tibiotarsus-Endes).

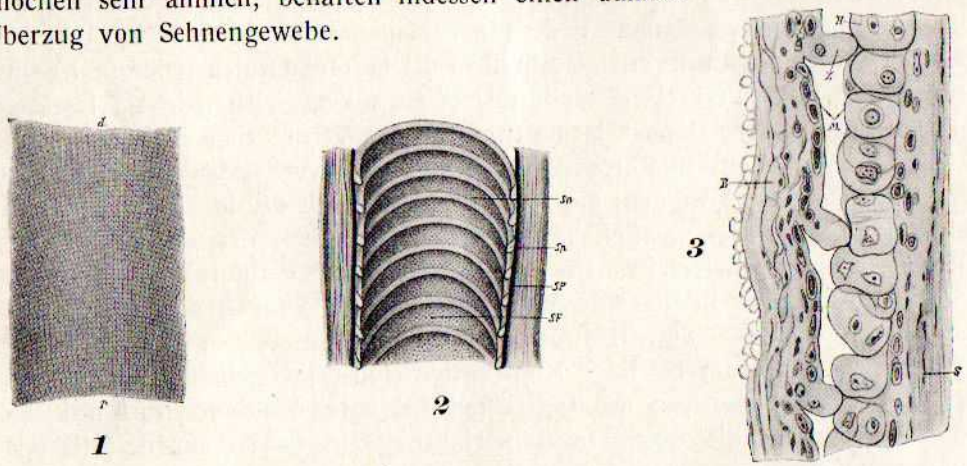
10. Muskeln, die von den übrigen Zweigen des Nervus ischiadicus versorgt werden (Flexorengruppe). Der mächtigste unter ihnen und zugleich der kräftigste aller Muskeln des Unterschenkels ist der Musculus gastrocnemius, dessen starke und breite Sehne, der Achillessehne vergleichbar, auf der Hinterfläche des Intertarsalgelenkes eine Kapsel bildet und sich am Tarsometatarsalknochen und den Phalangen befestigt. Ferner gehören hierher die langen und kurzen Zehenbeuger. Die ersteren sind in 3 Lagen angeordnet, deren Endsehnen einen komplizierten Verlauf nehmen: diejenigen der oberflächlichsten Schicht werden am Fuße von den Endsehnen der mittleren und diese wieder von den Endsehnen der tiefsten Schicht durchbohrt: Musculi flexores perforati, Musculi flexores perforantes et perforati, Musculus flexor perforans (mit dem Musculus flexor hallucis longus). Entsprechend der sehr wechselnden Zehenzahl und Zehenstellung treten zwischen den einander kreuzenden und fast stets (außer bei den *Passeres*) durch ein Band zusammenhängenden Sehnen der tiefsten Zehenbeuger zahlreiche Kombinationen auf, deren Studium einige Anhaltspunkte für die Systematik geliefert hat (Figur 99).



Figur 99. ARDEAE (Balaenicipitidae). – *Balaeniceps rex* Gould: *linkes Bein in Lateralansicht*, Muskeln gestreift, Sehnen punktiert. (*AD*) M. pub.-ischio-femoralis; (*Amb*) Ambiens-Kopf des M. flexor perforatus; (*BIC*) M. ilio-fibularis, durch eine Schlinge tretend; (*Ex. com.*) M. extensor digitorum communis; (*FEC*) M. caudilio-femoralis; (*Fl1E*) Caput externum des M. flexor perforatus; (*Fl1II, III, IV*) Sehnen des M. flexor perforatus zur II., III., IV. Zehe; (*Fl2II, III*) Mm. flexores perforantes et perforati der II. und III. Zehe; (*Fl. Hal.*) M. flexor hallucis longus; (*Fl. Pro.*) M. flexor perforans; (*Gas.*) äußerer Kopf des M. gastrocnemius; (*Gl.a.*) M. ilio-femoralis externus; (*Gl2*) M. ilio-trochantericus posterior; (*Gl.3*) M. ilio-trochantericus anterior medius; (*OB.ex.*) M. obturator externus; (*OB.in.*) M. obturator internus. (Nach Mitchell, 1913)

Eine eigenartige Vorrichtung, die an den Sehnen des Musculus flexor perforans auftritt, ermöglicht es dem Vogel, sich an einem einmal umklammerten Zweige ohne Muskelanstrengung festzuhalten. Ihre plantare Oberfläche trägt nämlich einen harten, knorpelartigen Belag, der sie »wie ein Pflaster aus halbkugeligen Steinen« bedeckt. Die dieser gerauhten Oberfläche der Sehnen gegenüberliegende Wand der Sehnenscheide wird von einer dünnen, knorpeligen Platte gebildet, aus welcher im Abschnitt zwischen Capitulum und Basis der Phalangen regelmäßig angeordnete, zahnartige Vorsprünge sich erheben. Wenn der *Vogel* sich auf einen Zweig niederläßt, so werden durch das Körpergewicht diese »Zahnschneiden« zwischen die Knorpelhöcker der Beugesehne gedrückt, welche sich ihrerseits fest an die Plantarseite der Phalangen legt. So kommt eine Verzahnung zustande, welche die Sehne so lange am Zurückweichen verhindert, als der Gegendruck des Zweiges von unten wirkt. Am vollkommensten ist diese Einrichtung bei den *Baumvögeln* ausgebildet; bei den *Bodenvögeln* ist sie in mehr oder weniger hohem Grade rudimentär geworden, doch gelang es bisher nicht, einen *Vogel* zu untersuchen, dem sie völlig abgeht (Figur 100).

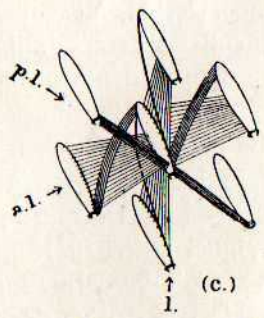
Bei *vielen Laufvögeln* verknöchern die Beugesehnen des Fußes im Bereiche des Laufes mit zunehmendem Alter des Vogels und werden gewöhnlichen Skelettknochen sehr ähnlich, behalten indessen einen dünnen Überzug von Sehnengewebe.



Figur 100. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Sperrvorrichtung an den Zehen.* **1**, plantare Oberfläche der Sehne des Musculus flexor perforans im distalen Abschnitt; (*p*) proximal; (*d*) distal. **2**, ein Stück der isolierten Sehnenscheide dieser Sehne von der Innenfläche betrachtet; (*SF*) knorpelartige Scheide von der Fläche; (*S P*) desgleichen im Durchschnitt; (*Sp*) Sperrschneide von der Fläche; (*Sp*^{1}) desgleichen im Durchschnitt. **3**, aus einem sagittalen Längsschnitt durch die Hinterzehe. Sehne und Sehnenscheide miteinander verzahnt. (*z*) Sperrschneide. Vergrößerung in (**1**) und (**2**) 37 fach, in (**3**) etwa 330 fach. (Nach Schaffer, 1903)

Federmuskeln

Von der dem Einfluß des Sympathicus unterworfenen glatten Muskulatur soll hier nicht ausführlicher die Rede sein; nur die Federmuskeln, die bereits bei der Behandlung der Koriumschichten (Seite 8) kurz erwähnt wurden, verdienen wegen ihres interessanten Verhaltens im Rahmen dieser Darstellung eine Besprechung. Es wurde oben hervorgehoben, daß die Konturfedern nicht senkrecht in der Haut wurzeln, sondern schräg, so zwar, daß ihre Spitze kaudalwärts und (mit Ausnahme der in der Medianlinie stehenden Federn) mehr oder weniger weit lateralwärts gerichtet ist, und daß sie ferner in Reihen angeordnet sind, die sich unter annähernd 90 Grad kreuzen. Jeder Federbalg ist daher, wie Figur 101 zeigt, von 6 Nachbarn umstellt, von denen 2 auf der nach vorn-außen gerichteten (anterolateralen), 2 auf der nach hinten-außen gerichteten (posterolateralen) und 2 auf der longitudinalen Reihe stehen. Eine jede Feder ist nun in der Regel mit ihren 6 Nachbarn durch Züge glatter Muskulatur verbunden, wobei sich 3 Möglichkeiten der Verknüpfung ergeben: (1.) Der Muskel zieht vom distalen Ende (»Hals«) des Balges zum proximalen Ende (»Bulbus«) des Balges einer davor gelegenen Feder. (2.) Der Muskel zieht vom Hals des Balges zum Bulbus des Balges einer dahinter gelegenen Feder. (3.) Der Muskel verbindet den Hals des Balges mit dem Hals einer benachbarten Feder. Im 1. Falle liegt ein Erector, im 2. ein Depressor vor; im 3. Falle kann sich die Kontraktions-



Figur 101. AVES. — *Diagramm aller Muskeln, die sich an einer Feder* (der zentral gelegenen) *befestigen.* Es sind nur die Federbälge gezeichnet. (*a.l.*) anterolaterale, (*l.*) longitudinale, (*p.l.*) postero-laterale Federreihe. (Nach Langley, 1903)

wirkung weder im Aufrichten noch im Niederlegen der Feder, sondern nur in der Annäherung zweier benachbarter Federn äußern, Langley spricht daher von einem Retractor. Die Musculi depressores sind fast stets kräftiger als die Musculi erectores. Figur 101 zeigt die zwischen den Federn im Zervikalteile der Rückgratflur bestehenden Muskelverbindungen. Wir gewahren in der anterolateralen Reihe (a. l.) einen schmalen Erector und einen breiten Depressor, der gleichzeitig als Retractor wirkt; in der posterolateralen Reihe (p. l.) ist das Verhältnis das gleiche, konnte jedoch auf der Figur infolge der perspektivischen Verhältnisse nicht klar zur Darstellung gebracht werden; auch die Verbindung in der longitudinalen Reihe zeigt nur geringe Besonderheiten, insofern nämlich hier der Erector zu einem dünnen Strang reduziert ist. Die hier geschilderten Verhältnisse erfahren auf anderen Federfluren interessante Modifikationen, die von Langley (1903) näher beschrieben wurden. Sowohl Erector wie Depressor werden von Fasern des Sympathicus versorgt; bei ihrer Kontraktion sind sie voneinander unabhängig. Sträuben und Niederlegen des Gefieders wird vorwiegend von diesen kleinen Muskeln bewirkt; die quergestreiften Hautmuskeln haben auf derartige Bewegungen nur geringen oder keinen Einfluß (Figur 101).

Hautmuskeln

Die zur Bewegung der Federfluren dienenden Muskeln sind Ausstrahlungen der Skelettmuskulatur. Vom Zungenbein verlaufen in manchen Gruppen zur Haut des Halses Bündel des vom Hypoglossus innervierten Musculus sternohyoideus. Vom Musculus pectoralis leiten sich ab der Musculus subcutaneus thoracis als Beweger der Brusthaut, der Musculus subcutaneus abdominis als Beweger der Bauchhaut. Der erstere ist es, der bei manchen *Paradiesvögeln* (*Paradisaea*, *Seleucides* und so weiter) die Schmuckfedern der Pteryla gastraei sträubt, der letztere (der am Pubis befestigt ist) legt sie wieder nieder. Teile des von Zervikalnerven innervierten Musculus cucullaris ziehen zur Schulterflur und zur Spinalflur, auch wohl zur Haut der Scheitelregion; an der Spinalflur setzen auch vielfach Bündel des (aus dem Hauptgeflecht des Brachialplexus innervierten) Musculus latissimus dorsi an; sie können mit Bündeln des Musculus cucullaris derart innig verschmelzen, daß ein einheitliches, vom Kopf bis zum Becken reichendes dorsales Muskelband entsteht.

Den Hautmuskeln sind ferner zuzurechnen diejenigen Muskeln, welche die beiden elastischen Hautfalten des Flügels zu spannen haben, nämlich die vordere Flughaut (Propatagium), ausgespannt zwischen den Vorderflächen von Ober- und Unterarm, und die hintere Flughaut (Metapatagium), die den Winkel zwischen Rumpf und Innenfläche des Oberarms ausfüllt (Figur 95).

Die vordere Flughaut wird durch 1 oder 2 sehnige Muskeln gespannt, die beide von der vorderen Schultergegend entspringen: den Tensor longus, der am Carpus inseriert, und den Tensor brevis, welcher sich in der Nähe des Ellenbogengelenks an einer Faszie oder an der Ursprungssehne eines Streckmuskels der Hand anzusetzen pflegt. An der Bildung dieser beiden Muskeln beteiligen sich bis zu 4 Muskeln des Brust-Schulterapparates, darunter der Musculus pectoralis und der Musculus deltoideus.

An der Bildung des Spanners der hinteren Flughaut nehmen teil der Musculus serratus und der Musculus latissimus dorsi, welche sich am subkutanen Bindegewebe des Metapatagiums befestigen (Figur 96).

Von der Hautmuskulatur der Analgegend war bereits die Rede.

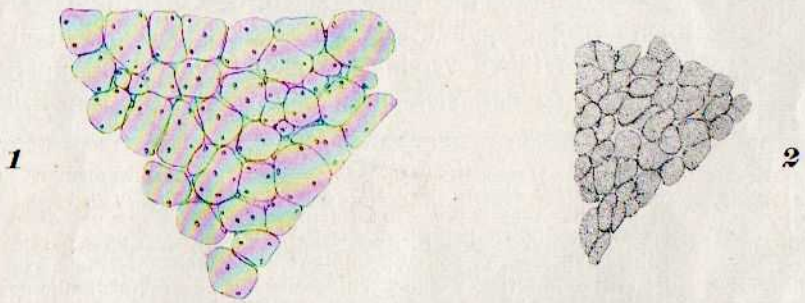
Rote und weiße Muskulatur

Bei vielen Vögeln, und zwar bei solchen, welche einige Muskelgruppen weit seltener in Anspruch nehmen als andere Muskelgruppen, ist es zu einer mehr oder weniger scharfen Sonderung der blassen und der roten Muskulatur gekommen.

Die roten Muskeln setzen sich aus trüben Fasern von geringem Kaliber zusammen, die reich an Protoplasma sind und deren Sarkoplasma eine große Zahl von Körnchen (Sarkosomen) einschließt. Ihre Kerne sind in der Mehrzahl randständig. Rot sind die Muskeln, welche sehr oft in Tätigkeit treten, also vor allem die Muskeln der unteren Extremität.

Die weißen (blassen) Muskeln bestehen aus blassen, großkalibrigen Fasern, für welche die Armut an Protoplasma und Sarkosomen und die Verlagerung der Kerne ins Innere bezeichnend ist. Manche Autoren nehmen an, daß diese Muskulatur zwar zu rascherer Kontraktion befähigt sei als die rote, dafür aber schneller ermüde. Blaß sind die weniger oft benutzten Muskeln.

Der Musculus pectoralis ist nach den Untersuchungen von Knoll (1891) rot bei *Falco, Passer, Corvus, Larus, Perdix*, dagegen weiß bei *Gallus, Meleagris, Phasianus* (und — nach Heinroth — bei den *Crypturi*). Bei *Columba* sind in diesem Muskel beide Faserarten durcheinander gemischt, die trüben aber weitaus in der Überzahl; röter noch ist bei *Columba* der Musculus supracoracoideus.



Figur 102. Aves. — *Muskelfasern aus dem (weißen) Musculus pectoralis* von *Gallus gallus* Linnaeus (*1*) *und dem (roten) Musculus pectoralis* von *Falco tinnunculus* Linnaeus (*2*) bei gleicher Vergrößerung. (Nach Knoll, 1891)

Nach den Feststellungen von Heinroth (1927) fällt die rote Muskulatur, wenn sie längere Zeit nicht benutzt wird (*Käfigvögel*), raschem Schwund anheim, während die weiße Muskulatur auch bei lange anhaltendem Nichtgebrauch an Gewicht nichts einbüßt (Figur 102).

Muskelkerne

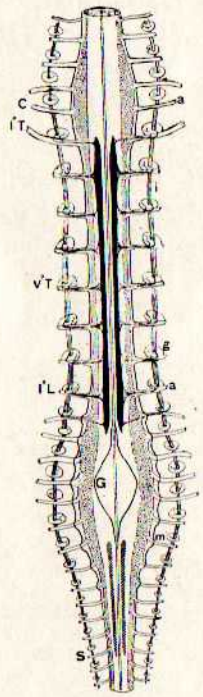
Schiefferdecker (1913) fand, daß die Vogelmuskeln sich durch großen Kernreichtum auszeichnen. Die Kerne sind klein und dabei sehr lang gestreckt; sie besitzen also eine im Verhältnis zum Volumen recht beträchtliche Oberfläche, was den Stoffwechsel zwischen Kern und Zelle begünstigt. Der Durchmesser verhält sich zur Länge bei *Gallus* wie 1 zu 25 bis 1 zu 40 (beim Menschen wie 1 zu 3 bis 1 zu 5,7). Kernvolumen im Musculus pectoralis von *Gallus* etwa 23,75 μ^3 (beim Menschen 54 bis 107 μ^3).

Rückenmark

Nervensystem. — Das Rückenmark durchzieht den ganzen Vertebralkanal bis zu den letzten Schwanzwirbeln. Selbst im Bereich des Pygostyls gibt es *bei einigen Arten* noch metamere Nerven ab, bei *Gallus* und *Columba* jedoch treten solche schon zwischen den beiden letzten Kaudalwirbeln nicht mehr aus.

Vor den *Reptilien* zeichnen sich die *Vögel*, entsprechend ihrer bedeutenden Halslänge, durch eine größere Zahl von Zervikalsegmenten aus. *Struthio* hat 51 dorsale und ventrale Wurzelpaare (15 zervikale, 8 thorakale, 19 lumbosakrale, 9 kokzygale), *Columba* deren 38 (12 zervikale, 8 thorakale, 12 lumbosakrale, 6 kokzygale).

Eine Halsanschwellung und eine Lendenanschwellung sind stets deutlich ausgeprägt. Ihr Umfang ist abhängig von dem zu innervierenden Areal. So besitzt *Struthio* eine kleine Intumescentia cervicalis für die Flügelstummel, dagegen eine sehr ansehnliche Intumescentia lumbalis für die mächtig entwickelte hintere Extremität. Bei *Flugvögeln* kehrt sich das Verhältnis um. Auch bei ihnen ist zwar das Rückenmark in der Lumbalgegend stark angeschwollen, aber nicht als Ausdruck einer beträchtlichen Vermehrung der grauen Substanz; vielmehr wird die Anschwellung in erster Linie hervorgerufen durch das Auftreten des Lumbalwulstes (Sinus rhomboidalis) (Figur 103). Hierunter ist ein den *Vögeln* eigentümlicher, locker gebauter Gewebspfropf zu verstehen, der stets präsakral im Gebiet der Ischiadicuswurzeln liegt und die Hinterstränge des Rückenmarks voneinander trennt. Imhof (1905) hat die Bildung des Lumbalwulstes rein mechanisch erklären wollen und angenommen, daß die Hinterstränge durch den Zug der Spinalnerven, die sich im Ischiadicusgebiet unter spitzem Winkel vereinigen, nach hinten und unten gezerrt werden, so daß sie, auseinanderweichend, dem Stützgewebe



Figur 103.

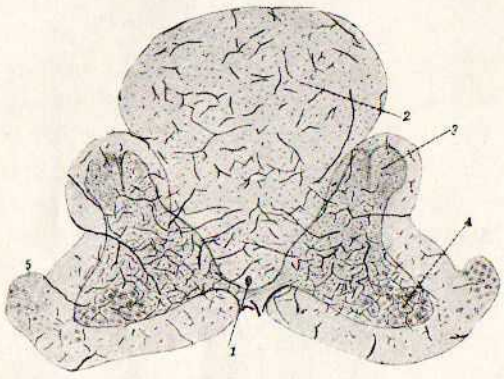
Figur 103. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Schema des Rückenmarkes eines Embryos kurz vor dem Ausschlüpfen*, vom 10. Zervikalsegment bis zum 2. Schwanzsegment, in Dorsalansicht, um die Verbindung der somatomotorischen Rückenmarkzentren mit dem Grenzstrang des Sympathicus zu zeigen. Schwarzpunktiert die somatomotorische Säule, schwarz die visceromotorische Säule, schrägschraffiert die sakrale Säule des parasympathischen Systems. Eingetragen sind ferner die Austritte der motorischen Wurzeln der Spinalnerven (*a*); (*C*) letzter Zervikalnerv; (*G*) Grenzstrangganglion; (*G*) Bereich des Lumbalwulstes; (*IL*) 1. Lumbalnerv; (*IT*) 1. Thorakalnerv; (*S*) letzter Sakralnerv; (*V T*) 5. Thorakalnerv. Halsanschwellung und Lendenanschwellung des Rückenmarkes deutlich ausgeprägt. Im Bereich des letzteren bei (*m*) die durch die Hoffmannschen Großkerne hervorgerufenen Vorbuchtungen. (Nach Terni, 1923)

der Medialzone zu üppiger Wucherung Raum geben, während neuerdings Terni (1924) erneut gezeigt hat, daß in den gliösen Zellen des Lumbalwulstes Glykogen in großer Masse gespeichert ist und daher die Annahme naheliegt, daß dieser Körper (für den Terni den Ausdruck Corpus glycogenicum spinale vorschlägt) im Energiehaushalt des Vogels eine wichtige Rolle spielt. Stets überragt der Wulst das Rückenmark in der Medianebene um ein Beträchtliches (Figur 104 und 105).

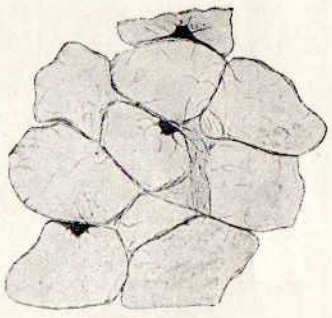
Der Umfang der Vorderhörner des Rückenmarks, aus welchen die ventralen (motorischen) Wurzeln der Spinalnerven austreten, ist bei *Struthio*, aber auch bei *vielen anderen Vögeln*, beträchtlicher als derjenige der Hinterhörner, in welche die dorsalen (sensiblen) Wurzeln gelangen.

In den Vorderhörnern gruppieren sich die motorischen Elemente zu einer größeren Anzahl von Kernen, die sich einteilen lassen in (1.) eine mediale Gruppe,

welche vermutlich die Muskulatur des Stammes innerviert, (2.) die seitlich davon gelegenen lateralen und dorsolateralen Gruppen, welche die Extremitätenmuskulatur innervieren. Die Zellen, welche den mächtigsten Flugmuskel, den Musculus pectoralis, versorgen, liegen im »großen Zentralkern« der Halsanschwellung. Im Gebiet des Lumbalmarks bilden 7 bis 8 Paare peripherer Nervenkerne deutliche Verdickungen seitlich vom Austritt der Vorderwurzeln. Es sind dies die »Hoffmannschen Großkerne«, welche den motorischen Wurzeln der an der Bildung des Cruroischiadicus-Geflechts beteiligten Spinalnerven unmittelbar vorgelagert sind und, wie Terni (1924) nachgewiesen hat, außerordentliche Mengen von Glykogen enthalten (Figur 104, 5). Im medialen und lateralen Abschnitt der Vorderhörner des apikalen Zervikalmarks hat v. Lenhossek Fasern entdeckt, welche nicht durch die Vorderwurzeln, sondern durch die Hinterwurzeln austreten; um Fasern des autonomen Systems handelt es sich dabei nicht.



Figur 104.



Figur 105.

Figur 104. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Transversalschnitt durch das Lumbalmark eines frisch ausgeschlüpften Kükens.* Gefäße mit gefärbter Gelatine injiziert. (*1*) Zentralkanal; (*2*) Lumbalwulst; (*3*) Kopf des Hinterhornes; (*4*) motorische Vorderhornzellen; (*5*) Hoffmannscher Großkern. Vergrößerung 22fach. (Nach Terni, 1924)

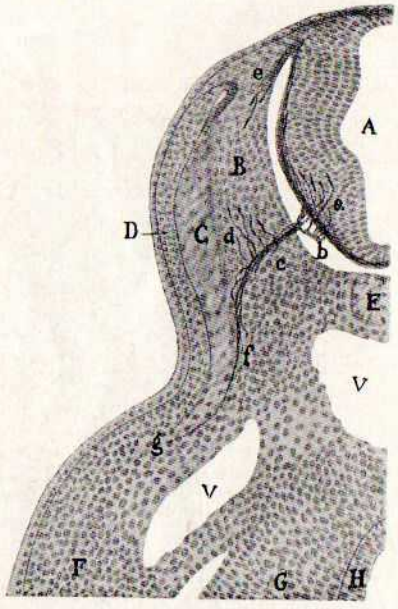
Figur 105. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Schnitt durch den Lumbalwulst eines erwachsenen Vogels.* Blasige Zellen, die von Glykogen erfüllt sind. Kerne ganz an die Wand gedrückt. Vergrößerung etwa 350fach. (Nach Terni, 1924)

Durch die Hinterwurzeln tritt die Gesamtheit der viszerosensiblen und der somatosensiblen Fasern von den extraspinalen Ganglien her in das Rückenmark ein.

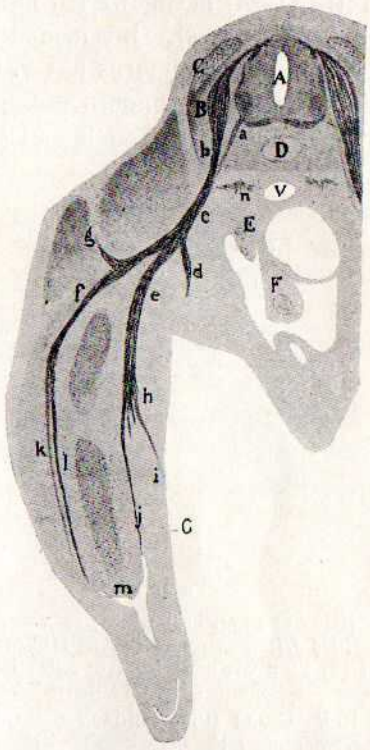
Die aus auf- und absteigenden Ästen der sensiblen Hinterwurzeln bestehenden Hinterstränge sind bei den *Vögeln* schmaler und weniger entwickelt als bei den *Reptilien* und *Säugern*. Dies erklärt Kappers (1920) mit der Annahme, daß bei den *Vögeln* die Mehrheit der Hinterstrangfasern bald in die graue Substanz der Hörner eintritt und es somit nicht, wie bei den *Reptilien*, zur Ausbildung vieler langer, über zahlreiche Segmente hinwegziehender Fasern kommt; nur ein ziemlich kleiner Teil derselben steigt bis zum Beginn der Medulla oblongata auf. Hiermit steht die Tatsache im Zusammenhang, daß der Bewegungsapparat der *Vögel* stark lokalisiert ist und die Bewegungen der vorderen und der hinteren Extremität einander nicht in gleichem Ausmaße wie bei *Reptilien* und *Säugern* koordiniert sind. Bedingt dürfte die schwache Ausbildung der Hinterstränge ferner noch dadurch werden, daß die periphere Sensibilität der *Vögel* (deren Haut

ja nur in kleinen Bezirken mit der Umgebung in direkte Berührung kommt) ziemlich gering ist.

Wie bei den Hintersträngen, so handelt es sich auch bei den Seiten- und Vordersträngen der *Vögel* in der Mehrzahl um kurze Neuronen, die zur Vereinigung ziemlich nahe benachbarter Segmente dienen. Sie nehmen in der Hals- und besonders in der Lendenanschwellung stark an Umfang zu. Zur Verstärkung der Lokalisation der Reflexe dienen die sehr zahlreichen Kommissurzellen des Rückenmarks, welche in der grauen Substanz der Hörner liegen und deren kurze Neuriten (Hissche Bogenfasern) von den sensiblen Hinterhörnern zu den motorischen Vorderhörnern leiten.



Figur 106.



Figur 107.

Figur 106. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Embryo von 50 Stunden, Transversalschnitt auf der Höhe des Anfangs der hinteren Extremität.* (*A*) Rückenmark; (*B*) Anlage des Spinalganglions; (*C*) Muskelplatte (Myotom), (*D*) Kutisplatte des Somiten; (*E*) Chorda; (*F*) Extremitätenknospe, aus undifferenzierten Zellen bestehend; (*V*) Blutgefäß; (*a*) motorische Zone des Rückenmarkes; (*b*) Austritt der motorischen Wurzel (Spaltraum künstlich); (*c*) Vereinigung der motorischen und der sensiblen Wurzel; (*d*) sensible Wurzel; (*e*) sensible Hinterwurzelfasern, welche vom Spinalganglion zum Rückenmark ziehen; (*f*) erste Fasern des N. ischiadicus; (*g*) unterer Umschlagsrand des Somiten. Vergrößerung 133 fach. (Nach Tello, 1922)

Figur 107. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Embryo von 5 Tagen, Transversalschnitt auf der Höhe der hinteren Extremität.* (*A*) Rückenmark; (*B*) Spinalganglion; (*C*) dorsaler Abschnitt des Myotoms; (*D*) Notochorda, umgeben von der Wirbelanlage; (*a*) motorische, (*b*) sensible Wurzel; (*c*) Stamm des N. ischiadicus; (*d*) Äste für die Musculi ischio-femoralis und ischio-flexorius, obliquus externus und transversus analis, biceps femoralis; (*e*) N. ischiadico-femoralis posterior; (*f*) N. ischiadico-femoralis anterior; (*g*) Ast des N. tibialis anterior; (*h*) Zweig für die tiefen Beinmuskeln und den M. gastrocnemius; (*i, j*) Hautäste; (*k*) N. peronaeus superficialis; (*R*) Nervus peronaeus profundus; (*m*) Gefäßschlinge; Becken, Femur, Tibia bereits knorplig angelegt. (Nach Tello, 1922)

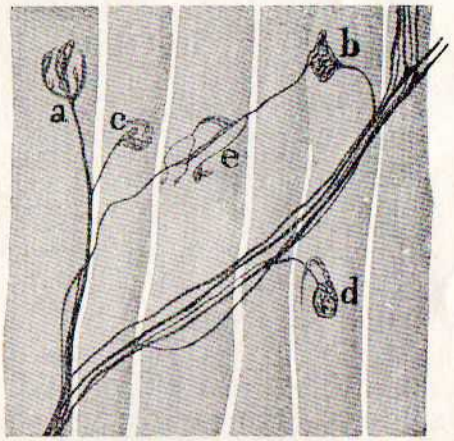
Von längeren aufsteigenden Bahnen, welche im Vorderstrang und in den Seitensträngen verlaufen, seien erwähnt: die spino-bulbären und spino-mesenzephalen Bahnen, welche den Schmerz- und Temperatursinn und das all-

gemeine Berührungsgefühl zum Dach des Mittelhirns leiten; sodann die stark entwickelten Bahnen, die, mit vielen Fasern schon im Lumbalmark beginnend, am Seitenrand des Rückenmarks zum Kleinhirn ziehen (Tractus spino-cerebellaris).

Unter den vom Hirn zum Rückenmark absteigenden Neuronen fallen besonders auf: eine Bahn, die vom Kleinhirn bis zum Lumbalmark verfolgt werden kann und den aufsteigenden Tractus spino-cerebellaris an der medialen Seite begleitet; ferner ein mächtiger Faserzug, der im Tectum opticum und den Kernen des Nervus vestibularis (den Gleichgewichtszentren der Medulla oblongata) seinen Ursprung nimmt und im Vorder- und Vorderseitenstrang verläuft; er dürfte für die Regulierung des Gleichgewichts von hoher Bedeutung sein. Eine Pyramidenbahn (Vorderhirn-Rückenmarksbahn) fehlt den Vögeln.

Spinalnerven

Ganz wie bei den *übrigen Cranioten* streben die dorsalen (sensiblen) Wurzeln und die ventralen (motorischen) Wurzeln der Spinalnerven einander schon innerhalb des Durasackes zu; nach dem Austritt aus demselben schwillt die sensible Wurzel zum Ganglion spinale an, in welchem die Mehrzahl ihrer Ursprungskerne liegt, und vereinigt sich darauf mit der motorischen Wurzel zum gemischten Spinalnerven. Dieser teilt sich in einen (im Rumpfgebiet äußerst schwachen) Ramus posterior für die dorsalen Hautbezirke und die Dorsalmuskeln, einen (im vorderen Halsgebiet nur unansehnlichen) Ramus anterior für Haut und Muskulatur der ventralen Bezirke und der Extremitäten, sowie einen Ramus communicans, der die Hauptverbindung mit dem Ganglion sympathicum herstellt (Figur 106 und 107).



Figur 108. ANSERES. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *motorische Endplatten* aus der Zunge eines 30 Tage alten Embryos. Vergrößerung 1200fach. (Nach Tello, 1922)

Zum Plexus brachialis vereinigen sich die ventralen Äste (Rami anteriores) der 4 bis 6 letzten Zervikalnerven, selten nimmt auch der 1. Thorakalnerv daran teil oder schließt sich der letzte Zervikalnerv davon aus. Dieses Geflecht gliedert sich in 2 Abschnitte: den dorsalen Nebenplexus, aus Zweigen von 2 bis 4 Spinalnerven gebildet, die für die Serratus- und Rhomboideusmuskeln bestimmten Nerven enthaltend, und den Hauptplexus mit den Nerven für den Musculus sterno-coracoideus und die Muskulatur und Haut des Flügels.

Im Bereich des Beckens treten 3 Nervengeflechte auf: Plexus cruralis (lumbalis), Plexus ischiadicus (sacralis), Plexus pudendus.

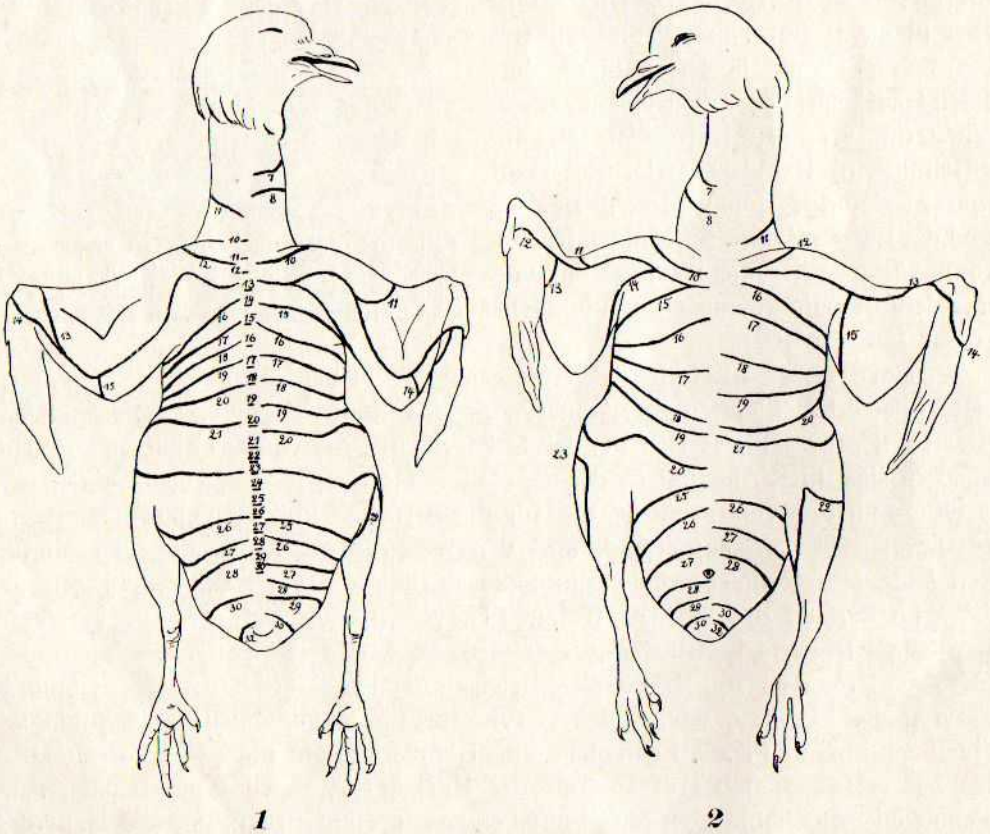
Am Plexus cruralis beteiligen sich in der Regel 3 (selten 4 oder 2) Spinalnerven; der hinterste davon, der Nervus furcalis, spaltet sich zuvor und gibt einen Zweig zum Plexus ischiadicus ab. Die aus diesem Plexus hervorgehenden Nerven versorgen den größten Teil der Muskulatur, welche vom Becken zum Femur oder zur Tibia oder aber vom Femur zur Tibia ziehen, und die Haut des Oberschenkels; der mächtigste davon ist der Nervus obturator, der sich zum Musculus obturatorius und Musculus pub-ischio-femoralis begibt.

Der Plexus ischiadicus nimmt 5 bis 6 Wurzeln auf; der hinterste an ihm beteiligte Spinalnerv teilt sich häufig und gibt einen Ast an den Plexus pudendus ab. Aus dem Ischiadicusgeflecht geht der starke Stamm des Nervus ischiadicus hervor, der sich mit der Hauptmasse seiner Züge zur Muskulatur und Haut des Unterschenkels und Fußes begibt.

Nur schwach ist in der Regel der unmittelbar anschließende Plexus pudendus ausgebildet, der aus 4 oder mehr ventralen Stämmen von schräg distalem Verlauf hervorgeht. Dieselben innervieren die Muskulatur der Analgegend, einen Teil der Schwanz- und Steißbeinmuskulatur und kaudale Hautbezirke und lassen für die in den Plexus nicht aufgenommenen kaudalsten unter den ventralen Spinalnervenästen, die sich zum schwanzwärts ziehenden Nervus caudalis zusammenschließen, nur die Innervierung des Musculus depressor coccygis und der hintersten Hautbezirke übrig.

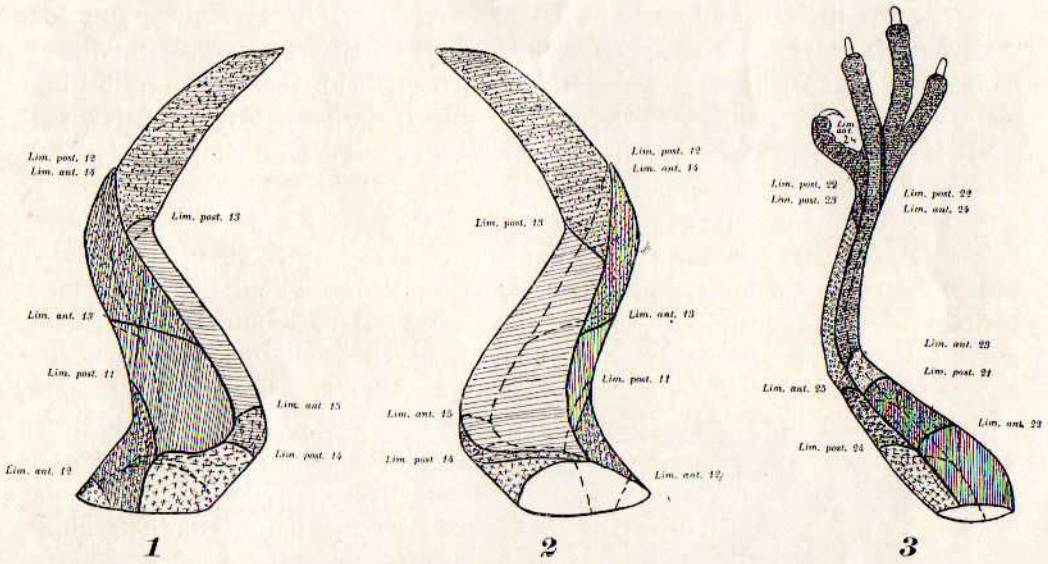
Dermatome

Die Untersuchungen Kaisers (1924) an der *Taube* haben gezeigt, daß die Innervierungsgebiete der Haut im Hals-Rumpfgebiet die Form von Gürteln besitzen, welche ventral breiter sind als dorsal und sich zu $^1/_4$ bis $^1/_2$ ihrer Breite überdecken. Es ergaben sich, entsprechend der Zahl der Spinalnervenpaare, 32 solcher Dermatome. Der vorderen und der hinteren Extremität kommen davon je 5 Dermatome zu, die hier natürlich ihre regelmäßige zonare Anordnung völlig eingebüßt haben (Figur 109 und 110).



1 *2*

Figur 109. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Dermatome*. *1*, *Dorsalseite*; *2*, *Ventralseite*. In beiden Figuren sind links die kranialen, rechts die kaudalen Grenzen der Dermatome durch Linien angedeutet. (Unter Benutzung einer Figur von Kaiser, 1924)



Figur 110. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *Dermatome der Extremitäten.* ***1***, *rechter Flügel*, Außenfläche; ***2***, *rechter Flügel*, Innenfläche; ***3***, *rechtes Bein*, Streckseite. (Nach Kaiser, 1924)

Die von Kaiser ermittelten Grenzen der von je einem Spinalnervenpaar versorgten Hautfelder gelten für das Berührungsgefühl; die Grenzen der Domänen des Schmerz- und des Temperatursinnes fallen nahezu, aber nicht völlig damit zusammen.

Gehirn

Das Gehirn der Vögel ist durch seine relative Größe ausgezeichnet; *stets übertrifft es an Volumen dasjenige gleich großer Reptilien.* Was bei der Betrachtung seiner äußeren Formen am meisten auffällt, ist die bedeutende Entwickelung der Hemisphären, welche meist 4 deutliche Vorragungen: Stirnteil, Schläfenteil, Scheitelteil und Okzipitalteil, erkennen lassen. Das zu den großen, halbkugeligen Lobi optici entwickelte Dach des Mittelhirnes wird von ihnen manchmal (*Accipitres, Galli*) nur berührt, häufiger aber dorsal völlig überdeckt.

Stark fällt ferner das fast allein aus dem Mittelstück (dem »Wurm«) bestehende Cerebellum ins Auge, das durch tief einschneidende Querfurchen eine beträchtliche Vergrößerung seiner Oberfläche erfahren hat und sich nach vorn mehr oder weniger weit über das »Vierhügeldach« (das Tectum opticum) legt, oft bis zur Berührung mit dem okzipitalen Pol der Hemisphären; im letzteren Falle kommt ein dreiseitig begrenzter Spalt zustande, durch den die Epiphyse zu den Hirnhäuten emporragt (Figur 120).

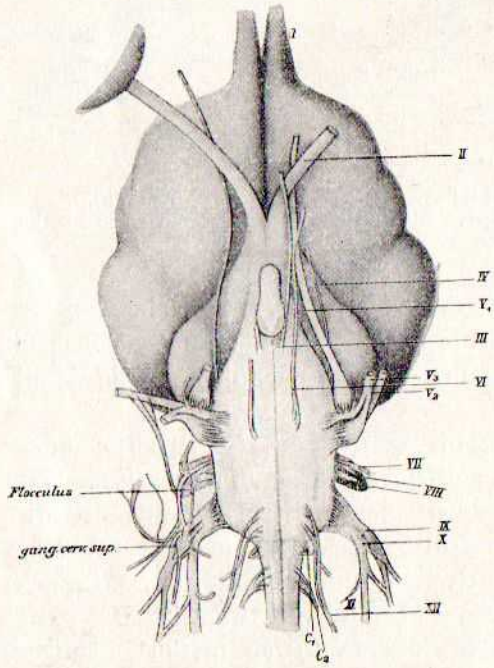
Die Eigenart des Vogelhirnes tritt aber erst bei der Untersuchung seines feineren Baues deutlich hervor. Er wird uns nach Besprechung der Kranialnerven beschäftigen.

Gehirnnerven III—XII

Unter den eigentlichen Kranialnerven besitzen 3 einen ventralen Wurzelaustritt. Es sind dies diejenigen motorischen Nerven, welche die Innervierung der somatischen Muskulatur besorgen (vergleiche oben, Seite 84): der Nervus hypoglossus (XII), abducens (VI) und oculomotorius (III). Sie entsprechen den ventralen Wurzeln der Spinalnerven (Figur 111).

Die Kranialnerven hingegen, welche an die Viszeralmuskulatur herantreten, verlassen die Oblongata zusammen mit den sensiblen Hinterwurzelfasern (viszeromotorische Nerven): Nervus accessorius (XI, motorisch), vagus (X, sensibel und motorisch), glossopharyngeus (IX, sensibel und motorisch), octavus (VIII, sensibel), facialis (VII, sensibel und motorisch), trigeminus (V, sensibel und motorisch), trochlearis (IV, motorisch).

Die Tast- beziehungsweise Geschmacksfasern der 3 eigentlichen Kiemennerven (X, IX, VII) vereinigen sich in der Oblongata zu einem großen, absteigenden Bündel, dem Fasciculus solitarius, das bis zum oberen Teil des Zervikalmarks verfolgt werden kann und (besonders bei *Casuarius*) recht ansehnlich ist. Die motorischen Kerne des Accessorius, Vagus und Glossopharyngeus bilden eine hintere viszerale Säule der Oblongata, welche sehr weit nach vorn (bis über das Niveau des Eintritts der Glossopharyngeuswurzel) reicht, während sich die motorischen Kerne des Facialis und Trigeminus zur vorderen viszeralen Säule zusammenschließen. Der erstere hat bei den Vögeln eine weit frontale Lage.



Figur 111. Anseres. — *Anser anser* Linnaeus: *Gehirn in Ventralansicht.* (*I—XII*) die betreffenden Hirnnerven; (C_1, C_2) 1. und 2. Zervikalnerv. (Nach Cords, 1904)

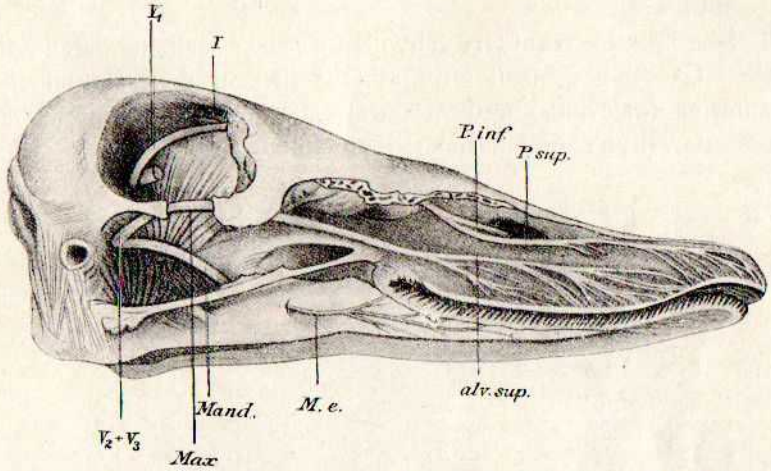
Peripherer Verlauf der Hirnnerven III bis XII.

III. Die Wurzel des Nervus oculomotorius verläßt das Nachhirn ganz ventral und dicht hinter dem Hypophysenstiel. Nachdem er unter dem Foramen opticum in die Orbita eingetreten ist, teilt sich der Nerv in einen schmäleren Ramus superior, der zum Musculus rectus superior (und dem Heraufzieher des oberen Augenlides) zieht, und einen Ramus inferior, der die Hauptmasse der Fasern führt, sich mit dem Ganglion ciliare in Verbindung setzt und im Musculus rectus inferior, rectus intermedius und obliquus inferior endet. Auf dem Wege zum Musculus obliquus inferior gibt er Zweige zur Innervierung der Harderschen Drüse ab (Slonaker, 1918). Mit dem Ganglion ciliare setzt sich bald der obere, bald der untere Ast durch einen sehr kurzen Strang in Verbindung (Figur 113, 114).

IV. Der Nervus trochlearis versorgt den Musculus obliquus superior, nachdem er zuvor einen dünnen Zweig zum Ramus ophthalmicus des Trigeminus entsandt hat.

V. Der Nervus trigeminus tritt in 2 Portionen aus dem vorderen Teile der Oblongata aus: die sensible Portio major mehr dorsal (und lateral), die motorische Portio minor mehr ventral (und medial). Die sensible Trigeminuswurzel bildet das Ganglion semilunare (Gasseri) und teilt sich darauf in 2 Äste: den Ramus ophthalmicus (Ramus I) und den Truncus maxillo-mandibularis,

aus welch letzterem der dorsal ziehende II. Ast, Ramus maxillaris, und der ventral verlaufende III. Ast, Ramus mandibularis, hervorgehen. Die motorische Trigeminuswurzel (Portio minor) schließt sich, nachdem sie ventral am Ganglion semilunare vorbeigezogen ist, größtenteils dem Ramus mandibularis und nur mit einem schwachen Bündel, dessen motorische Natur noch zweifelhaft ist, dem Ramus ophthalmicus an.

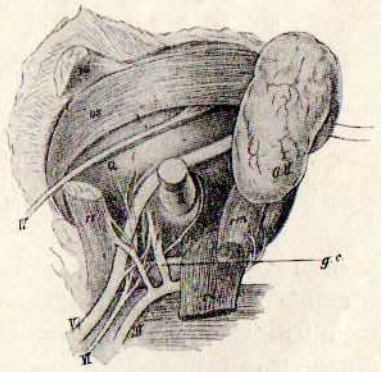


Figur 112. ANSERES. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Verlauf der Hauptäste des Nervus trigeminus.* (*I*) Nervus olfactorius; (*alv. sup.*) Ramus alveolaris superior; (*Mand.*) Ramus mandibularis; (*Max*) Ramus maxillaris; (*M. e.*) Ramus mandibularis externus; (*P. inf.*) Ramus praemaxillaris inferior; (*P. sup.*) Ramus praemaxillaris superior des 1. Trigeminusastes. (Nach Cords, 1904)

Der Ramus ophthalmicus nimmt distal vom Ganglion ciliare die Verbindung mit den langen Ciliarnerven auf (siehe Figur 122). Er gibt sensible Zweige ab zur medialen Bulbusfläche, zur Stirnhaut, Nasenhöhle, äußeren Nasenöffnung, den vorderen Schnabelpartien, der Schleimhaut des Munddaches und dem Schnabelrücken.

Der Ramus maxillaris versorgt mit seiner (ausschließlich sensiblen) Faserung die Tränendrüse, die Konjunktiva, das obere und untere Augenlid, die Hautregion vor dem Auge, einen Teil des Schnabels und den hinteren lateralen Gaumen.

Der Ramus mandibularis gibt kurz nach (bei *Crypturus* kurz vor) seinem Austritt aus dem Foramen trigemini einen großen Teil seiner motorischen Fasern an den sogenannten IV. Trigeminusast ab, der die Abkömmlinge des Musculus constrictor I dorsalis versorgt. Mit dem Rest seiner motorischen Fasern tritt er an die Abkömmlinge des Musculus adductor mandibulae und an die ventrale Trigeminusmuskulatur, während seine sensiblen Fasern sich zur Schleimhaut des Schnabelwinkels, den Mundhöhlen-

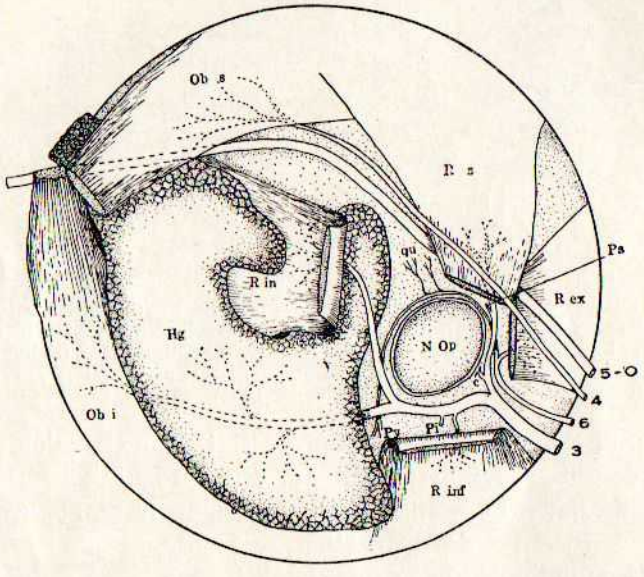


Figur 113. ANSERES. — *Anser anser* Linnaeus: *linkes Auge in Medialansicht.* (*III—VI*) die betreffenden Hirnnerven; (*g. c.*) Ganglion ciliare; (*G. H.*) Hardersche Drüse; (*os.*) Musculus obliquus superior; (*Py.*) Musculus pyramidalis; (*Q.*) Musculus quadratus; (*ri.*) Musculus rectus inferior; (*rm.*) Musculus rectus medialis; (*rs.*) Musculus rectus superior; (*os*) Musculus obliquus superior. (Nach Cords, 1904)

drüsen, der Außen- und Innenfläche der vorderen Schnabelhälfte und dem Unterschnabel begeben. In allen 3 Hauptästen verbindet sich der Trigeminus mit dem Facialis (Figur 112).

VI. Der Nervus abducens endet im Musculus rectus externus. Zuvor schickt er Zweige zu den beiden Muskeln der Nickhaut: Musculus pyramidalis und Musculus quadratus, sowie einen feinen Strang zum Ganglion ciliare (Figur 113 und 114).

VII. Der Nervus facialis schwillt an seiner Gabelungsstelle zu dem unansehnlichen Ganglion geniculi an und teilt sich in den schwachen, sensiblen Ramus anterior (palatinus) und den weit stärkeren, größtenteils motorischen Ramus posterior (hyomandibularis) (Figur 116).



Figur 114. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Auge von hinten*, um die Lage der Nerven, Muskeln und Drüsen zu zeigen. (*3, 4, 6*) die entsprechenden Hirnnerven; (*5–0*) Ramus ophthalmicus V; (*c*) Ganglion ciliare; (*Hg*) Hardersche Drüse; (*N Op*) N. opticus, quergetroffen; (*Ob i*) M. obliquus inferior; (*Ob s*) M. obliquus superior; (*Pi*) Zweig des 3. Nerven, der zum unteren Lid zieht; (*Ps*) hinterer Ziliarnerv; (*Py*) M. pyramidalis; (*qu*) M. quadratus; (*R ex*) M. rectus externus; (*R in*) M. rectus inferior; (*Rs*) M. rectus superior. (Nach Slonaker, 1918)

Sein Ramus anterior tauscht Fasern aus mit dem Glossopharyngeus und Sympathicus, um sich dann mit einem Aste zum Ganglion ethmoidale, mit einem anderen zum Boden der Nasenhöhle zu begeben. Dort verzweigt er sich, nachdem er sich mit Fasern des II. Trigeminusastes verband, unter der Schleimhaut des Nasenseptums und des Bodens der Nasenhöhle, er innerviert auch den hinteren Teil des Gaumens und die vordere Orbitalwand.

Der Ramus posterior des Facialis versorgt die Muskulatur des 2. Schlundbogens, aus welcher der Musculus depressor mandibulae und der Musculus mylohyoideus posterior hervorgingen, ferner die Wand des äußeren Gehörganges und die Umgebung der äußeren Ohröffnung. In seinem Verlaufe kommuniziert er mit dem II. Aste des Trigeminus, dem Glossopharyngeus und dem Sympathicus;

von ihm zweigt sich die Chorda tympani ab, welche durch die Paukenhöhle schräg vorwärts und aufwärts zur medialen Seite des Quadratomandibular-Gelenkes zieht und durch ein kleines Loch des Os articulare in den Unterkiefer eintritt. In diesem begibt sie sich, streckenweise nur vom Periost verdeckt, nach vorn, wird dabei vom Unterzungenzweig des III. Trigeminusastes aufgenommen und zieht mit ihm zu den Unterzungendrüsen.

VIII. Der Nervus octavus (acusticus) verläßt mit 2 Wurzeln, der des Nervus vestibularis (= Ramus anterior) und des Nervus cochlearis (= Ramus posterior) das Nachhirn, um gemeinsam mit dem Facialis zum Meatus acusticus internus zu ziehen. Der Ramus anterior teilt sich in 3 Äste, welche an der Ampulla anterior, der Ampulla externa und am Utriculus (bei *Columba* und *Turdus* auch am Sacculus) enden, während der Ramus posterior die Ampulla posterior, den Sacculus, die Macula neglecta, ferner die Papilla lagenae und die Papilla basilaris Cochleae innerviert.

IX. Der Glossopharyngeus bildet, bevor er den Schädel gemeinsam mit dem Vagus durch das Foramen jugulare oder (*Accipitres, Garrulus*) durch eine eigene, oral davon gelegene Öffnung verläßt, das Ganglion jugulare; hierauf schwillt er in der Nähe des sympathischen Ganglion cervicale supremum zu einem weiteren Ganglion, dem Ganglion petrosum, an. Er tauscht nunmehr Fasern mit dem Facialis aus und nimmt 1 bis 2 starke Äste des Vagus auf, die vermutlich den motorischen Anteil des Glossopharyngeus liefern. In seinem weiteren Verlaufe teilt er sich in:

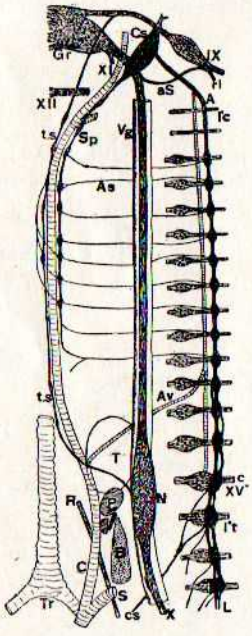
1. den Ramus lingualis, seinen Hauptzweig, der mit seinen motorischen Fasern den Musculus kerato-mandibularis innerviert und mit seinen sensiblen Fasern zum oberen Teil des Pharynx, zum Eingang des Larynx, zu den Unterzungendrüsen (Glandulae mandibulares) und zur Zunge zieht, die er bis zur Spitze des unverhornten Anteils durchläuft, offenbar die größeren Tastkörperchen und die Geschmacksknospen versorgend.
2. den Ramus pharyngeus; dieser sendet einen Zweig an der Lateralwand des Ösophagus bis zum Syrinx herab, einen anderen schickt er zum Zungengrund, der Kehlkopfschleimhaut und dem Sphincter und Dilatator des Kehlspaltes.

X und XI. Der Nervus vagus entspringt mit vielen Wurzeln von der lateralen Fläche der Oblongata, tritt dann durch das Foramen jugulare aus dem Schädel aus, erfährt eine Verstärkung durch Aufnahme des Nervus accessorius und schwillt sodann zum Ganglion radicis vagi (dem Ganglion jugulare der Säuger homolog) an. Bei seinem Vorbeizug am Ganglion cervicale supremum des Sympathicus (von dem er Fasern erhält) entsendet der Vagus einen Teil der Accessoriusfasern als Ramus accessorius externus zur Hautmuskulatur des Halses (Musculus cucullaris), gibt 1 bis 2 starke Äste an den Glossopharyngeus ab und setzt sich durch einen dünnen Zweig mit dem Hypoglossus in Verbindung. Hierauf zieht er zwischen Ösophagus und Carotis abwärts und schwillt in Höhe des Syrinx zum Ganglion thoracicum sive nodosum (Terni, 1924) an. Kaudal von diesem gibt er sensible und motorische Äste ab zur Innervierung der Schilddrüse, des Herzens und Perikards, der Bronchien und Lungen und, vereint mit Sympathicuszweigen, des Drüsen- und Muskelmagens. An der Kreuzungsstelle mit dem Aortenbogen geht vom

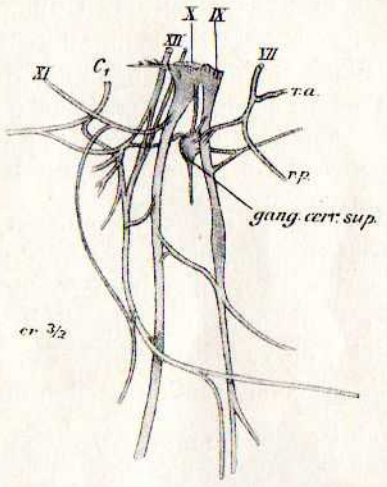
Vagus der Ramus recurrens ab, der im scharfen Bogen zurückbiegend zwischen Ösophagus und Trachea emporzieht und beide in ihren unteren Abschnitten versorgt (Figur 115).

XII. Der aus 2 bis 3 spino-okzipitalen Nerven hervorgegangene Nervus hypoglossus entspringt mit ebenso vielen Wurzeln aus der ventralen Fläche der Oblongata, zieht anfänglich neben dem Vagusstamm nach der medialen Seite des Unterkiefers, erhält einen Zuschuß von 1 bis 2 Zweigen des 1. Zervikalnerven, ferner in der Regel auch einige Fasern vom Vagus (Nervus hypoglosso-cervicalis Haeckers) und teilt sich in einen absteigenden Ast (Ramus laryngeus superior) und einen aufsteigenden Ast (Ramus lingualis) (Figur 116).

Der wohl rein motorische Ramus laryngeus superior zieht seitlich an der Trachea herab und löst sich dabei in Zweige auf, welche den Brust-Zungenbeinmuskel bzw. dessen Derivate (Musculus laryngo-hyoideus, Musculus sterno-laryngeus, Musculus tracheo-hyoideus, Syrinxmuskulatur) versorgen.



Figur 115.



Figur 116.

Figur 115. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen: Schematische Darstellung des Verlaufs des Vagus und der Sympathicus-Stränge an der linken Seite des Halses.* (*IX*, *X*, *XI*, *XII*) die entsprechenden Hirnnerven; (*A*) kraniale Fortsetzung des Grenzstranges; (*As*) Anastomosen des Sympathicus, vom medianen Strang zum Grenzstrang ziehend; (*aS*) Anastomose vom Glossopharyngeus zum Vagus; (*B*) Corpus ultimobranchiale; (*Av*) Arteria vertebralis; (*C*) primitive Carotis; (*Cs*) Ganglion cervicale supremum des Sympathicus; (*cs*) Ramus cardiacus des Sympathicus; (*Gr*) Ganglion radicis vagi et glossopharyngei; (*L*) Fortsetzung des Grenzstranges in die thorako-lumbäre Strecke; (*N*) Ganglion thoracicum (nodosum) des Vagus; (*P*) Parathyreoidea; (*R*) eine Strecke des Ramus recurrens vagi; (*rl*) Ramus lingualis glossopharyngei; (*S*) Arteria subclavia; (*Sp*) medianer Strang des Sympathicus; (*T*) Thyreoidea; (*Tr*) Trachea und Bronchen; (*ts*) vor der Carotis verlaufender Strang des Sympathicus; (*Vg*) Vagus; (*Ic*, *cXv*) 1. und letzter Zervikalnerv; (*It*) 1. Thorakalnerv. (Nach Terni, 1924)

Figur 116. ANSERES. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *die letzten Hirnnerven in Lateralansicht.* (*VII*, *IX*, *X*, *XI*, *XII*) die betreffenden Hirnnerven; (C_1) 1. Zervikalnerv; (*gang. cerv. sup.*) Ganglion cervicale supremum; (*r.a.*) Ramus anterior, (*r.p.*) Ramus posterior des Facialis. (Nach Cords, 1904)

Die Fasern des Ramus lingualis sind teils motorischer, teils sensibler Natur. Erstere begeben sich zu den Muskeln, welche die einzelnen Abschnitte des Zungenbeins gegeneinander bewegen (Musculi hyoglossi) oder die Copula mit dem Unter-

kieferwinkel verbinden (Musculus genioglossus und so weiter). Die sensiblen Fasern ziehen zur Zungenspitze und innervieren die dort meist dicht gescharten Tastkörperchen und Kolbenkörperchen.

Kleinhirn

Das reich gefaltete Kleinhirn legt sich vorn über das Vierhügeldach, hinten bedeckt es die Rautengrube der Oblongata. Man unterscheidet an ihm das große Corpus, dem Wurm des Säugerhirnes entsprechend, und beiderseits davon, als kleine (bei *Pavo* gestielte) Lappen erscheinend und durch die Fissura paraflocculari vom Corpus getrennt, die Flocculi (Auriculi). Zur Hemisphärenbildung ist es bei den *Vögeln* nicht gekommen. Unter den Furchen des Corpus schneiden 2 besonders tief ein und grenzen 3 Teile: den Lobus anterior, Lobus medius und Lobus posterior, undeutlich voneinander ab. Das Corpus verdankt seine mächtige Entwickelung hauptsächlich einer (im Vergleich zu den *Reptilien*) stark vermehrten Zufuhr spinozerebellärer Fasern, welche aus dem ganzen Rückenmark entstehen. Es bildet das Hauptorgan des Statotonus, das heißt der »zusammengeordneten und unter dem Einfluß der Schwerkraft ständig wechselnden Muskelspannung, die erforderlich ist, um neben und innerhalb der Bewegung Gang, Haltung und so weiter zu sichern«. Daher ist es bei fluglosen Formen, wie den *Ratiten*, nicht weniger gut entwickelt als bei tüchtigen Fliegern, denn die Anforderungen, welche die Gangbewegungen an diesen Zentralapparat stellen, sind nicht geringer als diejenigen, die sich beim Fluge ergeben.

Mittelhirn

Die dorsalen Partien des Mittelhirnes werden von den Großhirnhemisphären fast ganz überlagert und sind von ihnen zur Seite und nach unten gepreßt worden. Entsprechend der Größe der Augen hat das Tectum opticum einen gewaltigen Umfang erreicht und bildet jederseits einen mächtigen weißen Höcker (Lobus opticus), der seitlich über die Mittelhirnbasis herabhängt und sich über das Zwischenhirn legt, mit dessen Außenseiten es verschmilzt. Nicht nur Opticusfasern, sondern auch sekundäre vitale Bahnen des Trigeminus verlaufen im Mittelhirndach, während das Grau der Lobi optici einen mächtigen assoziativen Apparat formt, in welchen auch ein vom Okzipitalteil des Großhirns kommender Faserzug eintritt und damit die Grundlage für das psychische Sehen der Vögel liefert.

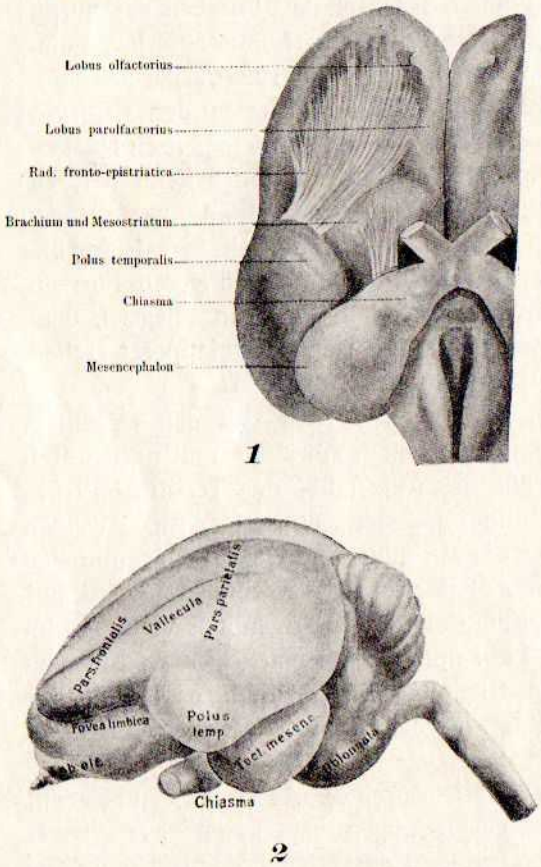
Zwischenhirn

Der Thalamus des Zwischenhirnes ist durch das Auftreten von Kernen, die den *Reptilien* noch fehlen, und neuer Verbindungen recht kompliziert gebaut. Wichtig ist vor allem, daß die von den sensiblen Endstationen des Rückenmarks und der Oblongata anlangenden Bahnen ihre Rezeptionen durch Vermittelung des ventralen Thalamuskernes bis ins Großhirn gelangen lassen können. Die zentrifugalen Großhirnbahnen ziehen wahrscheinlich sämtlich ohne Unterbrechung über den Thalamus hinweg. Der Hypothalamus ist wie bei den *Reptilien* nur sehr gering ausgebildet, was wohl mit dem schwachen Geruchsvermögen zusammenhängt. Die am Zwischenhirndach sich ausstülpende Epiphyse ist stark nach hinten verlagert und ruht auf dem Kleinhirn; dicht vor ihr stülpt sich auf frühem Embryonalstadium (bei *Gallus* und *Columba*) die Anlage eines Parietalorganes aus, das nach kurzer Zeit wieder verschwindet. Über ihr bildet sich zu dieser Zeit im Epithel eine Pigmentanhäufung, die dem Scheitelfleck *mancher Reptilien* entspricht. Infundibulum und Hypophyse sind wenig entwickelt.

Vorderhirn

Die mächtige Ausdehnung, die das Vorderhirn gewonnen hat, beruht (ganz wie bei den *Cheloniern*) vorwiegend auf der erstaunlichen Entwicke-

lung des Stammganglions (Corpus striatum), über das sich ein nur kleines Mantelstück legt. Eigenartige Abweichungen vom *Reptilien-Typ* treten schon im Riechapparat auf. Da das Geruchsvermögen bei den *meisten Vögeln* eine starke Rückbildung erfahren hat, so pflegen auch die Lobi olfactorii klein zu sein; sie liegen als kegelförmige Vorragungen am Stirnpol der Hemisphären oder entspringen nahe demselben an der Ventralseite; zuweilen sind sie in der Dorsalansicht nicht sichtbar. Abweichungen vom Normaltyp, wie sie einige *Tubinares* und *Apteryx* zeigen, sollen beim Geruchsorgan besprochen werden.

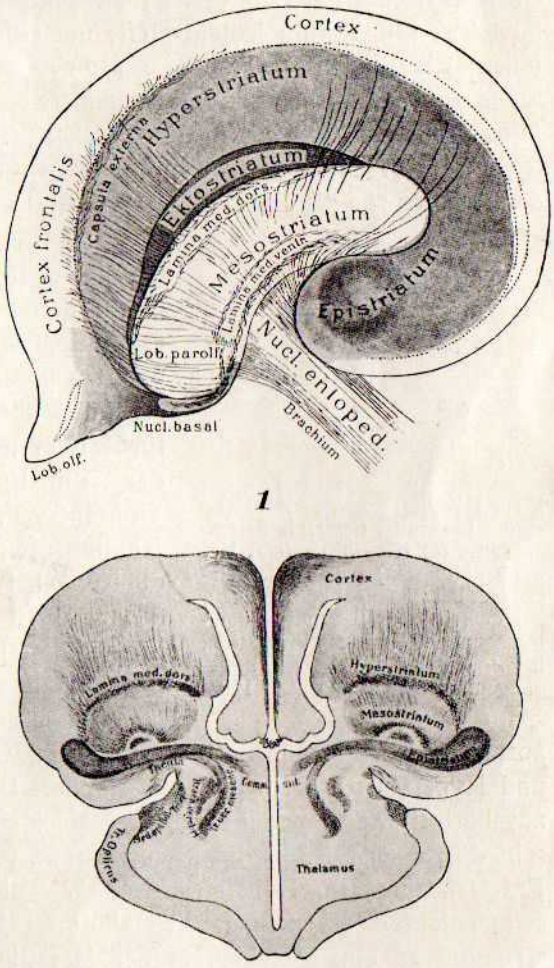


Figur 117. Psittaci. – *Amazona aestiva* Linnaeus: *Gehirn* in Ventralansicht (*1*) und Lateralansicht (*2*). (Nach Edinger, 1903)

Der Palliumteil der Hemisphären ist glatt; während der Ontogenese vereint er sich im lateralen und dorsalen Abschnitt unter Verdrängung des Ventrikels so innig mit dem Stammganglion, daß es dort sehr schwierig ist, die Grenze zwischen beiden zu ermitteln. Kalischer nimmt (im Gegensatz zu Edinger) an, daß überall dort, wo der Ventrikel fehlt, das Pallium nur als dünner, funktionsloser Überzug das Striatum bekleide und hat insbesondere (bei *Psittaci*) gezeigt, daß am hinteren Gehirnpol, in welchem sich wie am medialen und mediodorsalen Rande der Ventrikel als schmaler Spalt erhält, das Pallium eine äußerst dünne, an Nervenfasern und Ganglienzellen arme Schicht darstellt, welche auf die Bezeichnung »Rinde« keinen Anspruch erheben kann. Nach ihm kommt als Hirnrinde nur der »Wulst« in Frage, eine durch große Ganglienzellen ausgezeichnete Region des freien Pallium, die dem mediodorsalen Abschnitt der Hemisphäre entspricht, medialwärts in das Septum übergeht und lateral mit dem Striatum verwachsen ist; die Verwachsungslinie wird durch eine flache, der Fissura longitudinalis parallellaufende Einsenkung der dorsalen Oberfläche (Vallecula) bezeichnet. Im Hinblick auf den rudimentären Geruchssinn der *Vögel* kann es nicht wundernehmen, daß sich das mit dem Riechapparate verbundene Rindenstück *anderer Vertebraten*, das Ammonshorn, mit seiner Kommissur (Psalterium) nicht hat nachweisen lassen. *Obwohl also den Vögeln eine Großhirnrinde fast völlig fehlt, stehen doch viele von ihnen, voran die Papageien, auf einer ziemlich hohen Stufe psychischer Entwickelung.* Sitz des Assoziationsapparates ist eben offenbar weniger die Rinde, als vielmehr das mächtige Corpus striatum, wie auch Versuche Kalischers ergaben, die in doppelseitiger Exstirpation des Wulstes, des

freien Palliums und anderer oberflächlicher Hirnpartien bestanden (Figur 117 und 118).

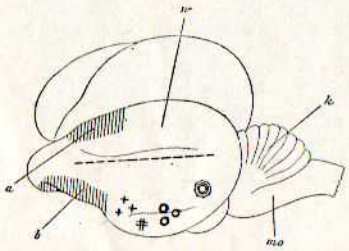
Es ist Kalischer gelungen, bei *Papageien* durch Exstirpation und Reizversuche die Bedeutung der aus Figur 119 ersichtlichen einzelnen Abschnitte des Stammganglions in weitgehendem Maße klarzustellen. Im Mesostriatum wurde das wichtigste Großhirnzentrum für die Funktionen der Bewegung und Empfindung erkannt. Doppelseitige leichte Schädigung einer bestimmten Stelle des vorderen Mesostriatums (des sogenannten »Kopfes des Mesostriatums«, von Edinger als Lobus parolfactorius bezeichnet und als Zentrum für die vom Trigeminus innervierten Gebiete des Schnabels und seiner Umgebung gedeutet) hatte schwere motorische »Sprech«-Störungen im Gefolge; nach Verletzung eines anderen Teiles dieser Region traten Freßstörungen ein. »Auch die übrigen Bewegungsformen waren nach schweren Schädigungen des Mesostriatums sehr eingeschränkt; nur vereinzelte Bewegungen blieben dank der Selbständigkeit gewisser tieferer motorischer Zentren bestehen.« Das Hyperstriatum erwies sich als sensomotorisches Zentrum höherer Ordnung; nach seiner Verletzung wurden vornehmlich Störungen der Umdrehung nach der einen oder anderen Seite beobachtet. Ähnliche Störungen ergaben sich als Folge der Verletzung des Ektostriatums; da es die hauptsächlichen, den hinteren Teil des Mesostriatums durchziehenden zentripetalen Fasern in sich aufnimmt, dient es nach Kalischers Annahme dazu, »die mannigfachen, von anderen Hirnteilen ihm zugeleiteten sensorischen Einflüsse zu sammeln und sie dem Hyperstriatum zuzuführen«. Das den Okzipitalpol einnehmende Epistriatum ist wahrscheinlich das Hauptzentrum für alle Sinnesnerven; gewiß ist, daß es zum Sehen in Beziehung steht. Es verlaufen nämlich zu ihm Fasern aus den sekundären, an der Basis des Mittelhirndaches gelegenen Endstätten des Opticus. Bei den *Psittaci* sind es jedoch nur bestimmte Teile der Retina, und zwar (da eine vollständige Kreuzung der Opticusfasern statthat)



Figur 118. Psittaci. — *Gehirn*: *1*, Seitenansicht mit schematischer Eintragung der Hauptteile; *2*, Frontalschnitt dicht hinter der Commissura anterior. (Nach Edinger, 1903)

der gegenseitigen Retina, die ihm zugeordnet sind, mit der zentral gelegenen Fovea des einäugigen Sehens als Hauptpunkt; denn die Sehfasern, die ihren Konzentrationspunkt in den temporalen, dem binokularen Sehen dienenden Retinateilen besitzen, enden bereits im Mittelhirn (Figur 119).

Der Verlauf der Nervenzüge im Großhirn ist von Edinger und Wallenberg bei der *Taube*, von Kalischer bei den *Papageien* verfolgt worden. Bei den letzteren leitet vom Wulst, dem nach Kalischer als funktionell wichtige Rinde einzig in Betracht kommenden Teil des Palliums, und zwar von seiner vorderen Spitze ein motorischer Faserzug (der Pyramidenbahn der *Säuger* vergleichbar, aber nicht homolog) im Septum kaudalwärts, um sich vor dem Beginn des Thalamus zu teilen; der eine Teil (Tractus septo-mesencephalicus) verliert sich am Außenrande des Mittelhirns, während der andere als ventrales Bündel weiter nach hinten, mit einzelnen Fasern bis in die distalsten Teile der Medulla oblongata sich verfolgen läßt (Tractus cortico-septo-spinalis). Dieser Zug ist es, der die Erregungen des Wulstes für die Extremitäten nach abwärts leitet.

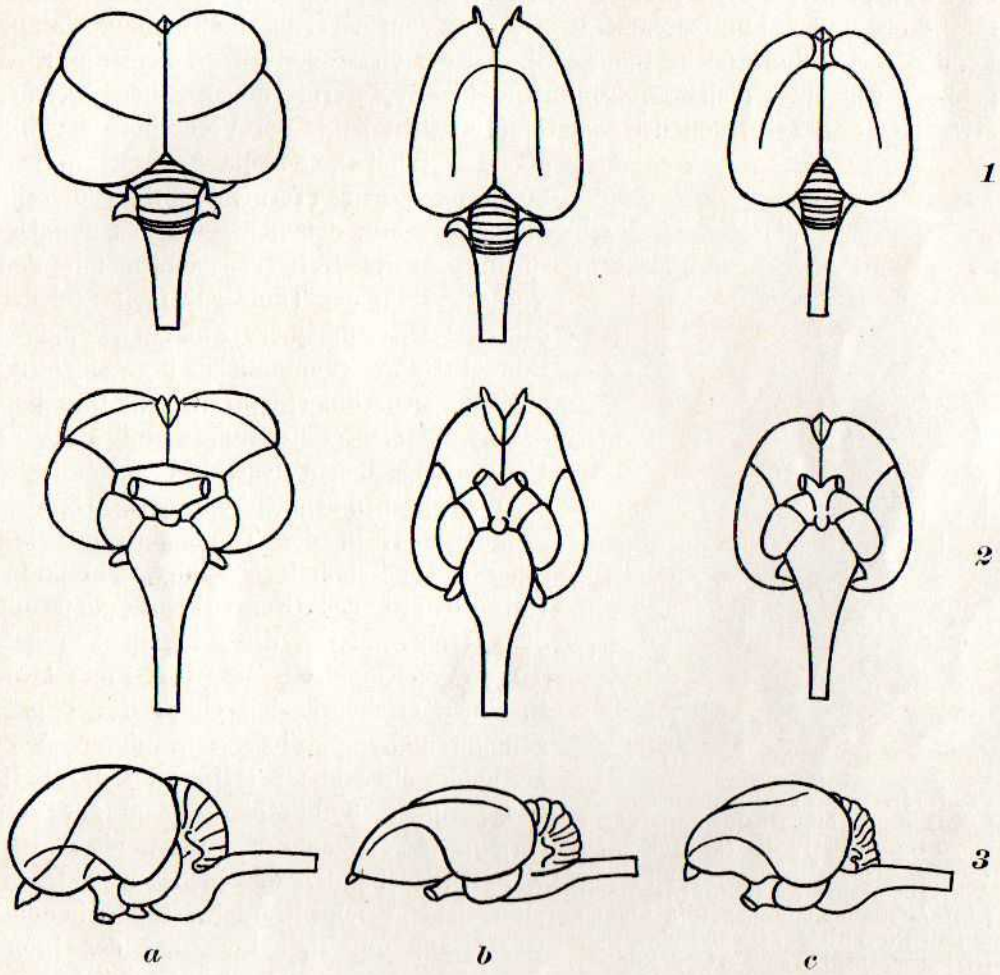


Figur 119. Psittaci. — *Amazona aestiva* Linnaeus: *Gehirn* in Seitenansicht. (*k*) Kleinhirn; (*mo*) Medulla oblongata; (*w*) Wulst. Reizerfolge: bei ◎ Augenbewegungen, bei o Bein-, Fuß- und Flügelbewegungen, bei ♯ Phonation, bei + Kiefer- und Zungenbewegungen. (Nach Kalischer, 1905)

Im Bereich des Striatums entspringt und endet eine Reihe von Faserzügen, die sich nach ihrem Verlauf, wie anscheinend auch nach ihrem Charakter in Schrägfaserung und Querfaserung gliedern lassen. Die Schrägfaserung enthält wahrscheinlich nur zentripetale, die Querfaserung zentrifugale Nervenbahnen sowie die zentripetalen Bahnen der zum Epistriatum in Beziehung stehenden Sinnesnerven. Ein Teil der Querfasern bildet Kommissuren, welche die beiden Epistriata und die Köpfe bei der Mesostriata miteinander verbinden (Commissura inter-epistriatica beziehungsweise inter-mesostriatica). Andere Züge verlassen bald die Kommissurenfasern, um zu den unteren Gehirnteilen (zum großen Teil bis zur Medulla oblongata) abzusteigen; sie nehmen ihren Ursprung teils im Epistriatum, teils im Meso- und Hyperstriatum sowie im Stirnteile. Die zentripetalen, der Schrägfaserung angehörigen Züge, deren Ursprungsgebiet meist in den Thalamuskernen gelegen sein dürfte, enden teils im Mesostriatum, teils (mit oder ohne Vermittelung des Ektostriatums) im Hyperstriatum. Wie die Fasern eines Pinsels am Stiel zusammenlaufen, so sammeln sich alle diese Züge an der Ventralseite des Mesostriatums zu einem dicken, weißen Markbündel, dem Brachium cerebri, das frei an die Hirnbasis austritt. Die zentripetalen Verbindungen mit dem Thalamus liegen in ihm vorwiegend dorsal, die Verbindungen mit dem Mittelhirn mehr ventral; zu unterst verläuft der Tractus cortico-septo-spinalis. Ins Kleinhirn gelangt keine direkte Vorderhirnbahn; vom Rückenmark ist dies zum wenigsten noch sehr zweifelhaft.

Hier sei angefügt, daß sowohl hinsichtlich der Konfiguration des ganzen Gehirnes, wie auch besonders des Großhirnes, sehr beträchtliche Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Ordnungen bestehen und das bisher Gesagte *nicht für alle Arten* in gleicher Weise gilt. *Viele abseits stehende Typen*, wie *Apteryx*, sind überhaupt noch nicht nach neueren Gesichtspunkten gehirnanatomisch

untersucht worden. Nach Edingers Urteil »*ist das Gehirn der Taube von dem der Gans mindestens so unterschieden, wie dasjenige des Kaninchens von dem Gehirn des Hundes, ja, von dem Papageiengehirn steht das Taubengehirn reichlich so weit ab, wie etwa das Hundegehirn vom Affengehirn*«. Ordnet man die *Vögel* nach dem Anteil, der dem Vorderhirn am Gesamtgewicht des Hirnes zukommt, so nehmen die *Psittaci*, die *Pici* und die *meisten Passeres* die erste, die *Galli* und *Columbae*



Figur 120. Aves. — *1*, Dorsal-, *2*, Ventral-, *3*, Lateralansicht des *Gehirnes von*: *a*, *Corvus corone* Linnaeus (Passeres, Corvidae); *b*, *Lorius garrulus* Linnaeus (Psittaci, Loriidae); *c*, *Picus viridis* Linnaeus (Pici, Picidae). (Nach Küenzi, 1918)

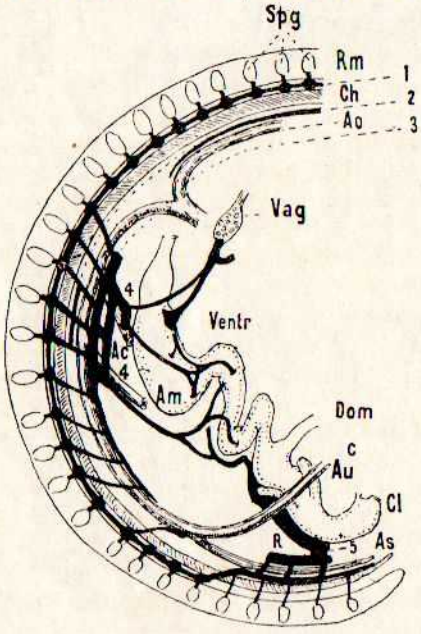
die letzte Stelle ein. Das Gewicht der Hemisphären verhält sich zu dem des übrigen Gehirns bei jenen wie 2,8 bis 2,0 : 1, bei diesen wie 1,1 bis 0,95 : 1. Einen sehr gut ausgebildeten Schläfenvorsprung und langen Stirnteil besitzen *Papageien*, *Spechte*, *Raben*; mehr der Kugelform nähert sich das Großhirn der *Möven*, *Tauben*, der meisten *Passeres* und von *Struthio*. Der beste Gradmesser für die Intelligenz bietet sich aber wohl in der Entwickelung der Großhirnrinde. *Sie ist am stärksten bei den Papageien, schwach bei Struthio und Columba* (Figur 120).

Autonomes Nervensystem

Die Ausbildung des autonomen Nervensystems zeigt bei den Vögeln nur wenige Züge, die nicht auch bei den übrigen Amnioten wiederkehren.

Die autonome Säule des Zentralnervensystems ist in 3 Abschnitte, einen kranialen, einen thorako-lumbalen und einen sakralen, scharf geschieden.

Das Rückenmarkszentrum (prägangliäre Zentrum) des thorako-lumbalen oder sympathischen Systems reicht von der kranialen Grenze des Thorakalmarks bis zum 2. Lumbalsegment, also etwa von der Halsanschwellung bis zur Lendenanschwellung (siehe Figur 103). Dieses viszeromotorische Zentrum wird gebildet von einer gleichförmigen Säule kleiner, sternförmiger Zellen, welche, etwa 11000 an Zahl, von der somatomotorischen Säule der Vorderhörner völlig geschieden sind und dorsolateral in der grauen Substanz liegen (Terni, 1923). Die sehr dünnen Fasern, denen diese Zellen den Ursprung geben, treten zusammen mit den Vorderwurzeln der Thorakalnerven und der beiden ersten Lumbalnerven als ein kompaktes Bündel (Ramus communicans praegangliaris) aus, das sich zum entsprechenden Ganglion des Sympathicusgrenzstranges begibt. Diese Grenzstrangganglien liegen in nächster Nähe des dem gleichen Segment angehörigen Spinalganglion, ja, in der Thorakalgegend sind sogar beide miteinander vereinigt, während im Halsabschnitt das Grenzstrangganglion mit dem Ramus anterior des gemischten Spinalnerven verschmolzen ist (siehe Figur 115). In ihnen erschöpft sich ein Teil der prägangliären Sympathicusfasern durch Verzweigung, ein anderer Teil setzt sich fort in das periphere Sympathicussystem zur Versorgung des Herzens, der Eingeweide und so weiter, wieder andere Fasern biegen zu kleinen Bündelchen vereint kranialwärts oder kaudalwärts ab, um sich im Zuge der intergangliären Fasern (Rami internodiales) zu anderen sympathischen Ganglien der Grenzstrangkette zu begeben. Diese Kette begleitet als Nervus sympathicus vertebralis die Wirbelsäule auf beiden Seiten; im Bereich der Schwanzwirbel vereinigen sich der rechte und der linke Grenzstrang, kranialwärts setzen sie sich, in der Halswirbelsäule die Foramina transversaria durchlaufend, bis zum sympathischen Ganglion cervicale supremum fort, das den vereinigten Wurzelaustritten von Glossopharyngeus und Vagus anliegt und mit diesen beiden Hirnnerven sowie mit dem Hypoglossus in Verbindung tritt. Weiterhin entsendet dieses oberste Grenzstrangganglion einen Ast (Nervus caroticus), der die Karotis abwärts begleitet (Figur 121).

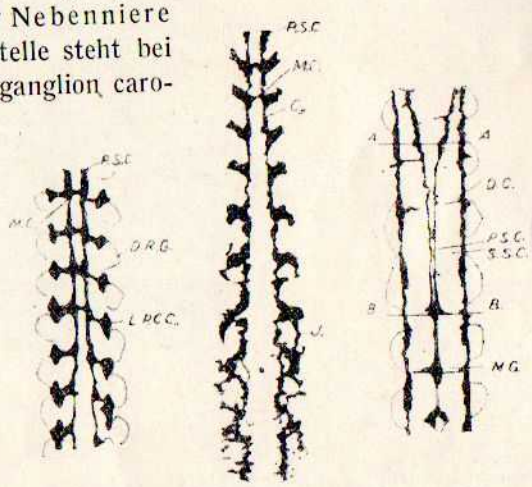


Figur 121. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Sagittalschnitt durch einen Embryo am 10. Bruttag, im Schema.* (*Ac*) Arteria coeliaca; (*Am*) Arteria omphalo-mesenterica; (*Ao*) Aorta; (*Au*) Arteria umbilicalis; (*Ch*) Chorda dorsalis; (*Cl*) Kloake; (*Dom*) Dottergang; (*R*) Remakscher Darmnerv; (*Rm*) Rückenmark; (*Spg*) Spinalganglien; (*Vag*) Nervus vagus; (*Ventr*) Magen; (*1*) sekundärer Grenzstrang des Sympathicus; (*2*) primärer Grenzstrang (der bald zurückgebildet wird); (*3*) Aortengeflecht des Sympathicus; (*4*) splanchnisches Geflecht; (*5*) Remakscher Darmnerv. (Nach His jun., 1897)

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
BIBLIOTECA
Inventario nº 23.184 Top. 592.1 K7 7-2 2
Fecha de ingreso .....
Compra ..... Donación .....
Librería ..... Precio .....
15 FEB 1928 BIBLIOTECA RESERVA

An der Bildung des primären Grenzstranges, der sich dorsolateral von der Aorta anlegt (Figur 121, 2), ferner des nach ihm in der Nähe der Vereinigungsstelle der beiden Wurzeln des Spinalnerven entstehenden sekundären (definitiven) Grenzstranges (Figur 122) und mehrerer mit ihm in Verbindung stehender Geflechte, so des Plexus coeliacus, beteiligen sich Elemente durchaus heterogener Abkunft: nämlich erstens nervöse Elemente, die im Zuge der Vorderwurzeln der gemischten Spinalnerven aus dem präganglionären Zentrum des sympathischen Systems sprossen, und zweitens Zellen, die sich aus dem Mesenchym der Sklerotome differenzieren und demnach mesodermaler Abkunft sind. Sie treten vor dem Erscheinen der nervösen Elemente auf und werden zu chromaffinen Zellen, die wichtige Hormone (das Adrenalin sowohl als auch dessen Vorstufen) produzieren. Aus solcher Vereinigung von Sympathicusganglien mit dem chromaffinen Gewebe gehen die »Paraganglien« (Kose, 1907) hervor, deren mächtigstes die »Marksubstanz« der Nebenniere darstellt (siehe dort). An zweiter Stelle steht bei den Vögeln die Carotisdrüse (Paraganglion caroticum), die hier nicht wie bei den Säugern in der Gabel der dorsalen Carotis zu suchen ist, sondern in der Nähe des Ganglion nodosum und der Parathyreoideae; sie empfängt von der Carotis dorsalis, der sie sich dicht anschmiegt, in der Regel ein eigenes Hauptgefäß. In Figur 115 (Seite 106) ist sie als schwarzer, schmaler Körper angegeben, ventral von der kranialen Parathyreoidea (*P*) und links von der kranialen Spitze des ultimobranchialen Körpers (*B*) gelegen. Bei einigen Vogelarten stülpt die Carotisdrüse eine der Parathyreoideae ein und versenkt sich tief in ihr Gewebe, ähnlich wie die Marksubstanz der Nebenniere in die Rindensubstanz eindringt. Aufgebaut wird das Organ stets von marklosen und feinen markhaltigen Nervenfasern, die in Verbindung mit einem großen Sympathicusganglion stehen und zahlreiche »farblose« chromaffine Zellen umspinnen.

Paraganglien

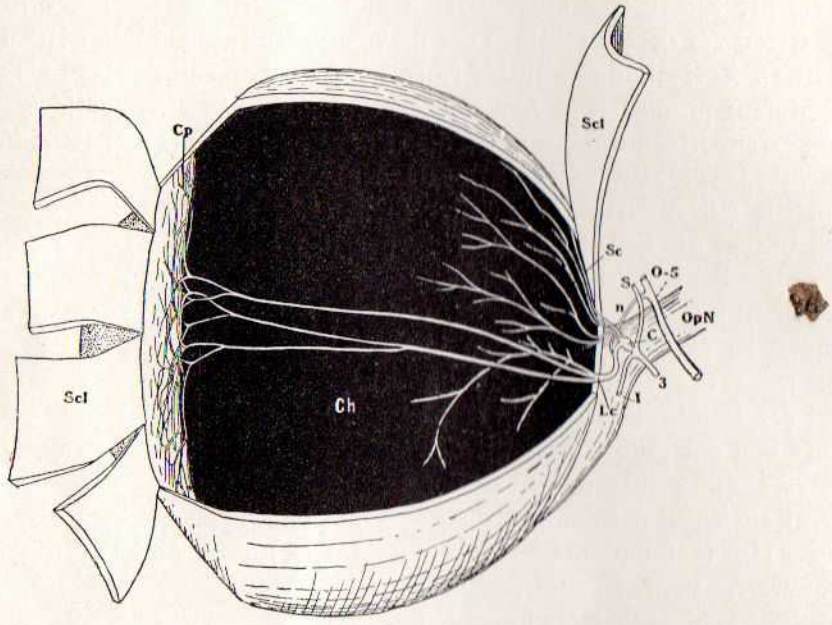


Figur 122. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Umbildung des primären Grenzstranges in den sekundären, in der vorderen Thorakalgegend, von ventral gesehen.* (*1*) embryonales Stadium, dem des Hühnchens nach $5^1/_2$ tägiger Bebrütung entsprechend. Der primäre Grenzstrang (*P.S.C.*) hat seitliche Fortsätze (*L.P.C.C.*) in Richtung auf das Ganglion der Hinterwurzel des Spinalnerven (*D.R.G.*) getrieben, welche sich nach kranial und kaudal ausdehnen. (*2*) Stadium, dem des Hühnchens nach 6 tägiger Bebrütung entsprechend. Die unter (*1*) erwähnten Fortsätze von (*L.P.C.C.*) vereinigen sich bei (*J*) zur Bildung des sekundären Grenzstranges. (*3*) ein noch weiter fortgeschrittenes Stadium. Sekundärer Grenzstrang (*S.S.C.*) in ganzer Länge ausgebildet. Seine Verbindungen mit dem primären Grenzstrang (*P.S.C.*) degenerieren (*D.C.*). (Nach Rau & Johnson, 1923)

Kleine Paraganglien von ähnlichem Aufbau, also aus chromaffinen Zellen und nervöser Grundsubstanz bestehend und ohne eigene bindegewebige Hülle (nur von Epineurium umschlossen), liegen zerstreut im System des Halssympathicus, an verschiedenen Stellen der Vorhöfe des Herzens, am Arcus aortae, im Plexus coeliacus und so weiter.

Parasympathisches System

Das parasympathische System gliedert sich in den sakralen und den kranialen Bezirk. Die sakrale Säule (Nucleus paracentralis sacralis) nimmt im Rückenmark dieselbe Lage ein wie (weiter kranialwärts) die thorako-lumbale Säule. Sie reicht etwa vom 8. bis zum 14. lumbo-sakralen Segment; somit werden diese beiden Säulen durch eine weite Strecke (den ganzen Bereich des Sinus rhomboidalis) voneinander geschieden. Vermutlich entsendet dieses System vasodilatatorische Fasern für Rumpf und Extremitäten als Antagonisten der Fasern des sympathischen Systems (siehe Figur 103).



Figur 123. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *linkes Auge in Lateralansicht*, um den Verlauf der langen und kurzen Ziliarnerven zu zeigen. (*C*) Ganglion ciliare; (*Ch*) Chorioidea; (*Cp*) Plexus ciliaris an der Oberfläche des Ziliarkörpers; (*I*) Ramus inferior des N. oculomotorius; (*Lc*) lange Ziliarnerven; (*n*) Verbindungsast vom Ramus ophthalmicus V zum N. oculomotorius; (*Op N*) N. opticus; (*0—5*) Ramus ophthalmicus V; (*S*) Ramus superior des N. oculomotorius; (*Sc*) kurze Ziliarnerven; (*Scl*) Sclera; (*3*) N. oculomotorius. (Nach Slonaker, 1918)

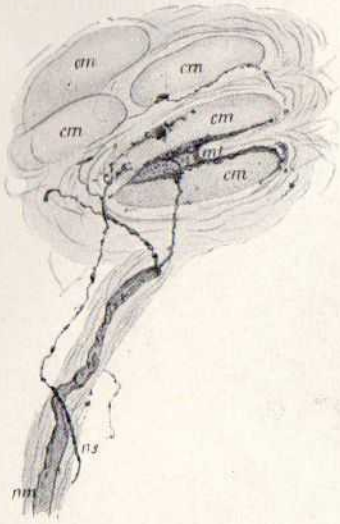
Wie im Bereich des Lumbalwulstes, so fehlt auch in dem des Zervikalmarks die viszeromotorische Säule. Die Zentren des kranialen parasympathischen Systems sind bei den *Vögeln* noch nicht hinreichend untersucht. Sie werden, wie bei den *Säugern*, einmal im Mittelhirn liegen (Zentrum für die Kontraktion des Sphincter iridis und des Musculus ciliaris), sodann in der Medulla oblongata (Ursprung der sekretorischen Fasern für die Tränen- und Speicheldrüsen und für die Vasodilatatoren des Kopfes und aller Abkömmlinge des Urdarms).

Über den Verlauf der vom Ganglion ciliare ausgehenden Fasern, welche an die Binnenmuskulatur des Auges treten, unterrichtet Figur 123.

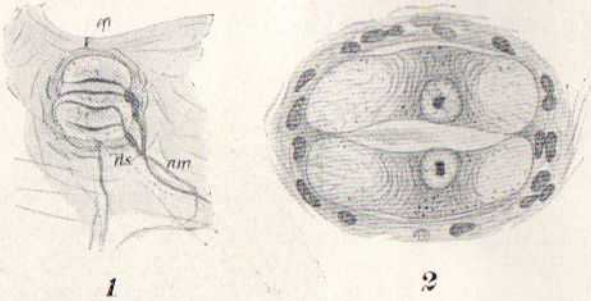
Hautsinnesorgane Epidermale Endapparate

Sinnesorgane. — In der Haut der Vögel liegt eine große Zahl verschiedenartiger sensibler Endapparate. Die Epidermis ist besonders in den nackten Hautstellen mit solchen reich versorgt; intraepitheliale Nervenenden dringen ins Stratum germinativum ein, verästeln sich und enden nach zickzackförmigem Verlauf mit kleinen Terminalscheiben, welche den Epithelzellen dicht anliegen. Vermutlich werden durch sie Schmerz- und Temperaturempfindungen perzipiert.

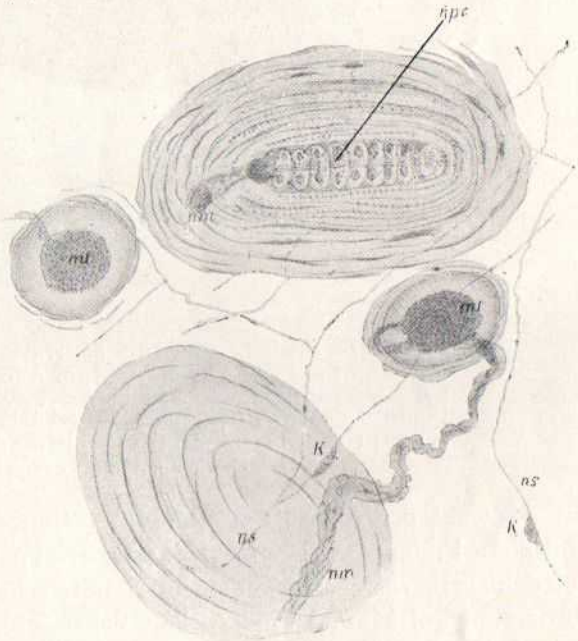
Häufiger noch findet man nervöse Endapparate unter der Epidermis, nämlich im Bindegewebsstroma. Diese kutanen Sinnesorgane enden entweder frei (mit baumartigen, knäuelartigen oder lockeren Endnetzen) — in solcher Ausbildung kommen sie vornehmlich in den Papillen des Gaumens und der Zunge vor —, oder sie treten in Beziehung zu besonders geformten Zellen epidermalen Ursprungs, die ins Bindegewebe hinuntergerückt sind. Im letzteren Falle handelt es sich um Tastkörperchen.



Figur 124. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus*: *Gruppe Merkelscher Körperchen* (*cm*) *aus dem Gaumen.* (*nm*) markhaltige Nervenfaser, die ihr Mark verliert und sich in 2 Achsenfasern gabelt, von denen die eine mit 2 Tastscheiben (*mt*) endet; (*ns*) marklose Nervenfaser, an den Merkelschen Körperchen ein perizelluläres Fibrillennetz bildend. (Nach Botezat, 1906)



Figur 125. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Grandrysche Körperchen.* (*1*) zeigt die Innervierung durch 2 markhaltige Nerven (*nm*) und eine marklose Faser (*ns*); (*ep*) Epithel. (Nach Botezat, 1906)
(*2*) Längsschnittbild. (Nach Szymonowicz, 1897)



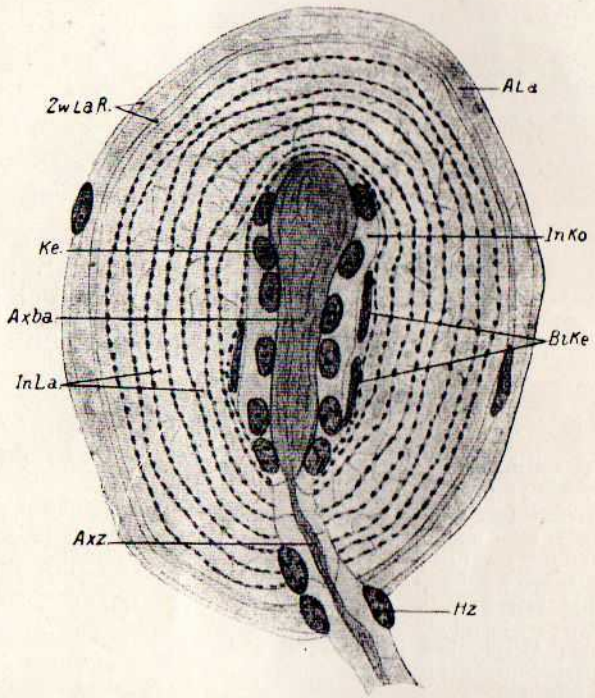
Figur 126. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Schnitt durch die Schnabelhaut.* Oben ist ein Herbstsches Körperchen, darunter rechts und links je 1 Grandrysches Körperchen getroffen. Die dicken markhaltigen Nervenfasern (*nm*) bilden die Achsenfaser des Herbstschen Körperchens und die Tastscheiben (*mt*) der Grandryschen Körperchen. (*ns*) dünne marklose, bei (*K*) mit Kernen versehene Nervenfasern. (Nach Botezat, 1906)

Figur 126.

Tastkörperchen

Die Tastkörperchen stellen 1- oder mehrzellige Gebilde dar, die teils frei im kutanen Bindegewebe liegen (Merkelsche Körperchen), teils von einer besonderen Bindegewebshülle umgeben sind (Grandrysche Körperchen). Ihre Innervation ist eine doppelte. Den Endapparat des einen Nerven bildet eine Tastscheibe, die sich der großen, blasigen Tastzelle anlegt, während der des 2. Nerven in einem lockeren, perizellulären Neurofibrillennetz besteht (Figuren 124 bis 126).

Treten mehrere Zellen zur Bildung des Tastkörperchens zusammen, so formen sie entweder unregelmäßige Gruppen oder lagern sich regelmäßig zu Säulen übereinander. In ihrer einfachsten Form erscheinen solche »Säulenkörperchen« als Zwillingstastzellen; sie bestehen dann aus 2 zelligen, brotlaibförmigen Elementen, welche von einer gemeinsamen Tastscheibe innerviert werden (die gewöhnliche Gestalt der Grandryschen Körperchen). Während die Grandryschen Körperchen bisher nur aus dem *Gaumen und der Zunge von Anseres und Striges* bekannt geworden sind, hat man Merkelsche Körperchen in den *Mundteilen von Vertretern sehr vieler Vogelordnungen* nachweisen können.

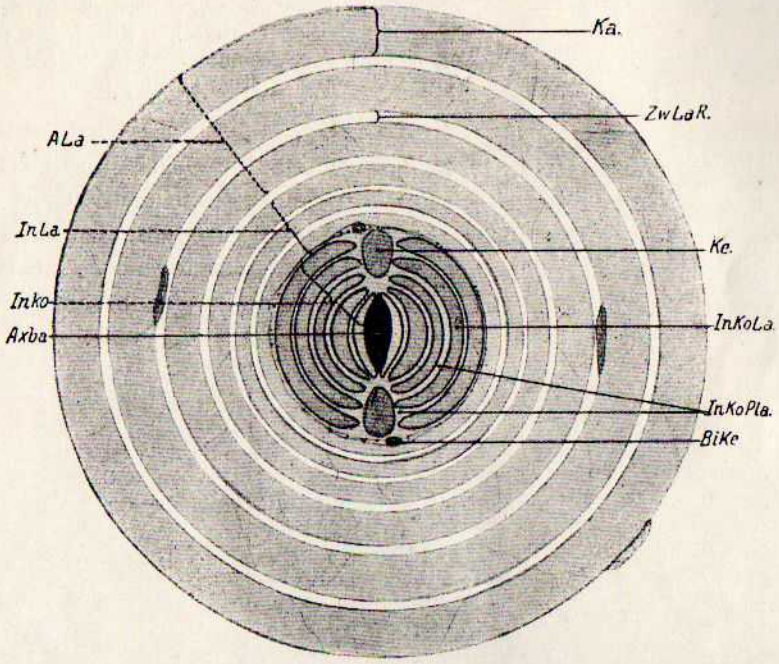


Figur 127. ANSERES. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Herbstsches Körperchen aus dem Schnabel.* (*ALa*) Außenlamellen, von denen nur die 2 innersten dargestellt sind; (*Axba, Axz*) Achsenzylinder; (*BiKe*) Bindegewebskerne; (*Hz*) Hüllzellen des Achsenzylinders; (*InKo*) Innenkolben; (*InLa*) Innenlamellen; (*Ke*) Kerne des Innenkolbens; (*ZwLaR*) Zwischenlamellenräume. (Nach Clara, 1925)

Sowohl der Abkunft wie der Funktion nach scheint sich eine 2. Gruppe sensibler Endapparate, die Lamellenkörperchen (Kolbenkörperchen), von den Tastkörperchen grundlegend zu unterscheiden. Sie lassen sich nach heutiger Auffassung nicht von epidermalen Zellen ableiten, sondern entsprechen einer von konzentrisch angeordneten Bindegewebslamellen umhüllten, marklosen Nervenfaser. In der *Klasse der Vögel* haben sie eine viel höhere Entwickelungsstufe erreicht als *bei den Reptilien* und werden hier als Herbstsche Körperchen bezeichnet. Man unterscheidet an diesen einen zentralen Teil als Innenkolben und einen peripheren Teil als Außenkolben. Der Innenkolben wird gebildet von der axial verlaufenden, wohl sympathischen Nervenfaser, welche in einer Anschwellung endet, und einer dieselbe umhüllenden Scheide, die wohl vom Neurilemm abzuleiten ist und bei den *Anseres* noch ziemlich homogen erscheint, sonst aber

Herbstsche Körperchen

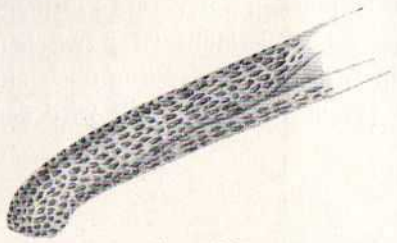
meist eine deutliche Lamellenstruktur zeigt. In den Innenkolben sind ferner Reihen von Kernen eingelagert, welche den Kernen des synzytialen Plasmamantels der Innenkolbenscheide entsprechen (Figur 127). Umhüllt wird dieses innere System des Herbstschen Körperchens von einer äußeren Kapselschicht, die wiederum von konzentrisch angeordneten Bindegewebslamellen gebildet wird. Nach Clara (1925) ist eine jede dieser Kapseln aufgebaut »aus einem kollagenen Faser- und Fibrillennetz, welches von homogener Grundsubstanz erfüllt und verklebt ist«; zwischen den einander zugekehrten Wänden zweier Kapseln ist seiner Auffassung nach ein von Flüssigkeit erfüllter Spaltraum eingeschaltet (Figur 128). Umhüllt wird das



Figur 128. Aves. — *Innenteil eines Herbstschen Körperchens im Querschnitt.* Schematisch. Im Zentrum der Achsenzylinder (*Axba*), umhüllt vom Innenkolben (*InKo*), dessen Lamellen zu Halblamellen (*InKoLa*) differenziert sind. Zwischen diesen Halblamellen breitet sich eine plasmaartige Masse (*InKoPla*) aus. An den Innenkolben schließt sich peripheriewärts an das System der inneren (*InLa*) und schließlich der äußeren Lamellen (*ALa*) des Außenkolbens; diese Systeme bestehen aus Hohllamellen oder Kapseln, welche durch Zwischenlamellenräume (*ZwLaR*) getrennt werden. (Nach Clara, 1925)

Ganze in der Regel von einer deutlichen Kapsel aus dicken Bindegewebsfasern. Die Gestalt solcher Körperchen ist gewöhnlich die Eiform; im Gegensatz zu den Tastkörperchen, welche zumeist dicht unter der Basalmembran auftreten, liegen sie stets in den tieferen Schichten der Cutis, ja sie rücken sogar in die bindegewebigen Hüllen der Muskeln, der Knochen, des Auges, ins Mesenterium und so weiter. Sehr groß ist ihre Zahl in der *Zunge* (besonders der *Spechte*), ferner am *Gaumen und Schnabel* (insbesondere der *Anseres und Scolopacinae*). Auch in den Wülsten am Schnabelwinkel junger Nesthocker hat man sie in reicher Menge nachgewiesen. Des weiteren sind sie überall *in der äußeren Haut* der Vögel zu finden, vornehmlich in der Umgebung der Konturfedern und (nach Küster) besonders reichlich an den Follikeln der Tastfedern. Clara (1925), der den Bau der Herbstschen Körperchen und deren Beziehungen zum umgebenden Bindegewebe und zum Blutgefäßsystem

am *Schnabel von Scolopax* untersuchte, gelangte zu dem Ergebnis, daß sie schwerlich im Dienste des Tastsinnes stehen dürften; er schreibt ihnen vielmehr eine druckregistrierende Tätigkeit zu, »die sich in der Aufnahme der Veränderungen im osmotischen Druck, vielleicht auch bei den Verschiebungen in der Isoionie in den Geweben und Gewebssäften äußert« (Figuren 129 bis 131). Wir werden darauf bei der Besprechung der arterio-venösen Anastomosen zurückkommen.

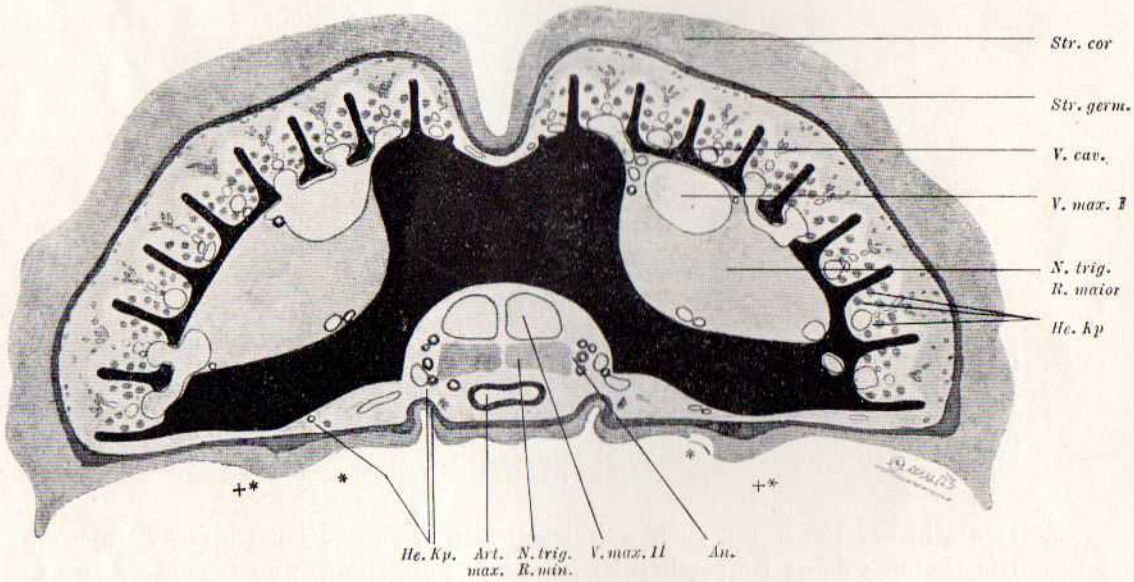


Figur 129.

Figur 129. LIMICOLAE. — *Scolopax rusticola* Linnaeus: *Ende des Oberschnabels*, skelettiert. In den Knochenwaben liegen die Herbstschen Körperchen versenkt »wie Eier in einem Vogelnest«. Vergrößerung etwa 6 fach. (Nach Leydig, 1868)

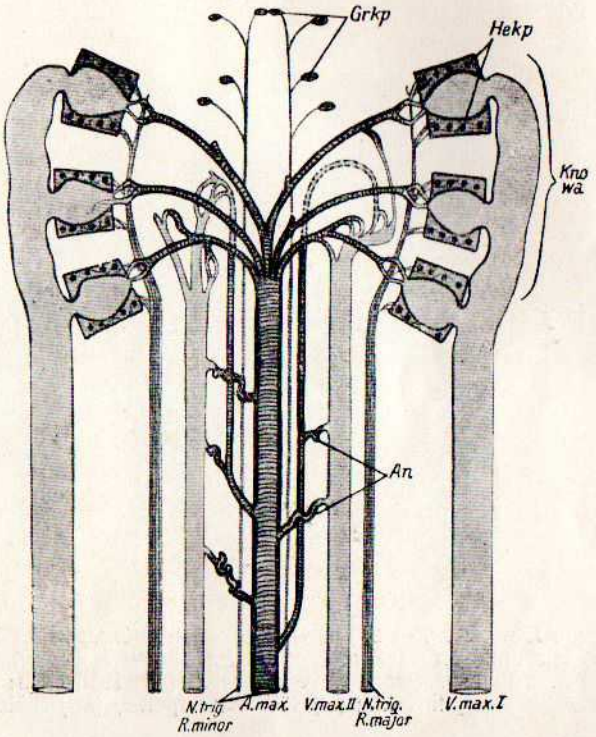
Geschmacksorgan

Bis in die neuere Zeit hat man — wiewohl Beobachtungen an lebenden Vögeln, insbesondere *Papageien*, auf einen ausgesprochenen Geschmackssinn schließen ließen — angenommen, daß eigentliche Geschmacksknospen den Vögeln fehlten; der Nachweis ihres Vorkommens ist erst 1904 durch Botezat erbracht worden. Sie treten nie im vorderen Zungenabschnitt und ebenso-



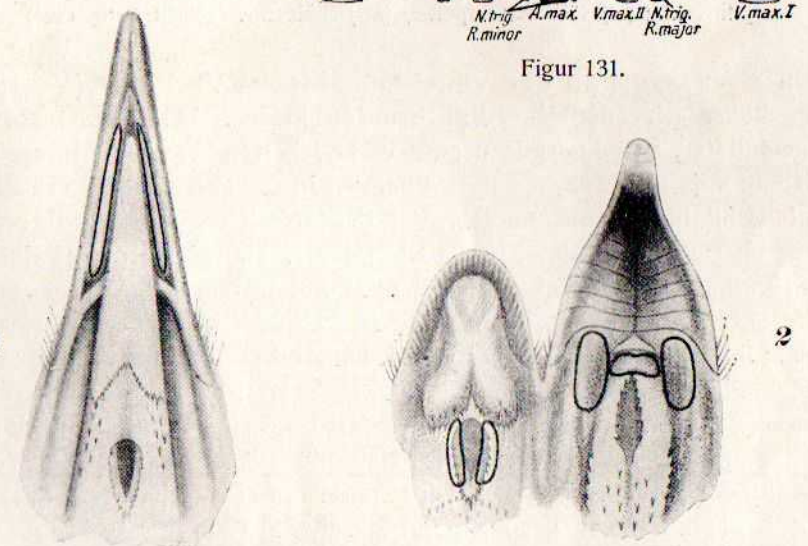
Figur 130. LIMICOLAE. — *Scolopax rusticola* Linnaeus: *Querschnitt durch den Vorderteil des Oberschnabels, ein wenig schematisiert.* »Das (schwarz gehaltene) Knochengerüst des Schnabels bildet beiderseits einen exzentrisch gelegenen Knochenkanal, in dem der Ramus maior nervi trigemini (*N. trig. R. maior*), sowie die Vena maxillaris (*V. max. I*) mit ihren Ästen und venösen Räumen, die aus den Knochenwaben kommen (*V. cav.*), und kleinere Arterienzweige verlaufen. Die Herbstschen Körperchen (*He. Kp.*) in den Knochenwaben sind durch einen dunkleren Farbton besonders hervorgehoben. — In der knöchernen Halbrinne über der Medianlinie der Mundhöhlenleiste verlaufen die Arteria maxillaris (*Art. max.*), der Ramus minor des Nervus trigeminus (*N. trig., R. min.*), sowie ein größerer Venenast (*V. max. II*); auch die arterio-venösen Anastomosen (*An.*) finden sich in dieser Gegend. — Die mächtig entwickelte Epidermis mit ihrem Stratum corneum (*Str. cor.*) und Stratum germinativum (*Str. germ.*) bildet an der Mundhöhlenseite beiderseits eine etwas stärkere Leiste (bei +*) und geht dann (bei *) in das eigentliche Mundhöhlenepithel über; gerade im Bereich dieser Übergangszone kommen vereinzelte Herbstsche Körperchen (*He. Kp.*) ziemlich regelmäßig vor.« (Text und Figur aus Clara, 1925)

wenig im vorderen harten Gaumen auf, sondern finden sich, und zwar zerstreut, vorwiegend im Bereich der Mundhöhlendrüsen: im hinteren Teil des Zungenrückens, in der Schleimhaut unter der Zunge, vor allem aber am weichen Gaumen und in der Umgebung des Kehlkopfhügels (Figur 132). An Papillen sind sie nicht gebunden. Ihre Gestalt ist meist birnförmig bis spindelförmig. Sie enden auf der Oberfläche des Schleimhautepithels mit einem Geschmacksgrübchen, in welches die kurzen Sinnesstiftchen der Geschmackszellen hineinragen (Figur 133).



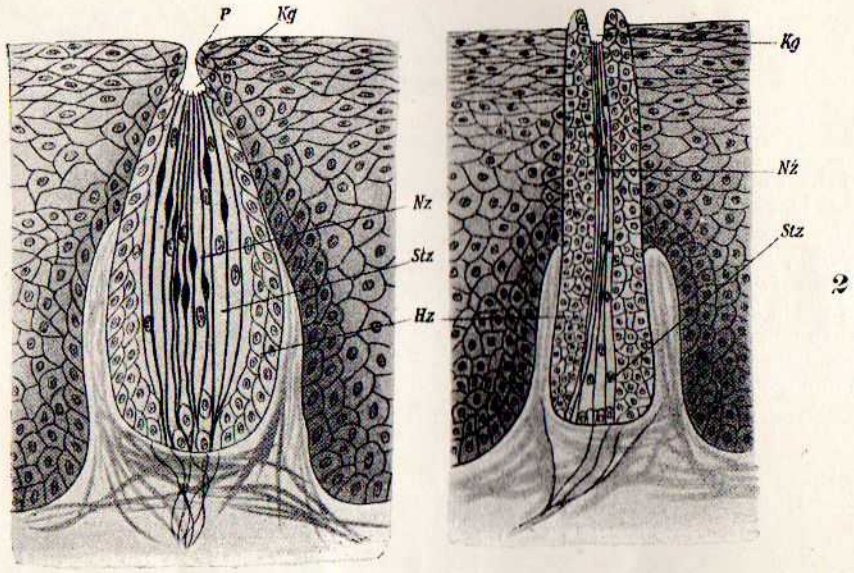
Figur 131. LIMICOLAE. — *Scolopax rusticola* Linnaeus: *stark schematisiertes Übersichtsbild der Anordnung von Gefäßen, Nerven und Herbstschen Körperchen im Schnabel.* Bezeichnungen wie in Figur 130; dazu noch: (*Grkp*) Grandrysche Tastkörperchen an der Mundhöhlenseite, versorgt von Ramus minor des Nervus trigeminus. (Nach Clara, 1925)

Figur 131.



Figur 132. AVES. — *Sitz der Geschmacksknospen* (durch eine schwarze Linie umgrenzt): (*1*) am Boden der Mundhöhle von *Turdus merula* Linnaeus (Passeres); (*2*) am Dach und Boden der Mund-Rachenhöhle von *Melopsittacus undulatus* Shaw (Psittaci). (Nach Bath, 1906)

Experimentelle Untersuchungen über den Geschmackssinn der Vögel sind von Rensch und Neunzig (1925) angestellt worden. Es ergab sich, daß die untere Reizschwelle der Geschmacksempfindungen etwa auf der gleichen Stufe steht wie beim *Menschen*, und daß die Vögel für alle 4 Geschmacksqualitäten: salzig, sauer, bitter, süß, Empfindungen bieten. Die *meisten Vögel*, *insbesondere Körnerfresser*, sind unterempfindlich für Bittergeschmack, wohl infolge der Gewöhnung an bitterschmeckende Nahrung. Der Geschmack »süß« ist stets mit positiver Gefühlsbetonung verbunden.

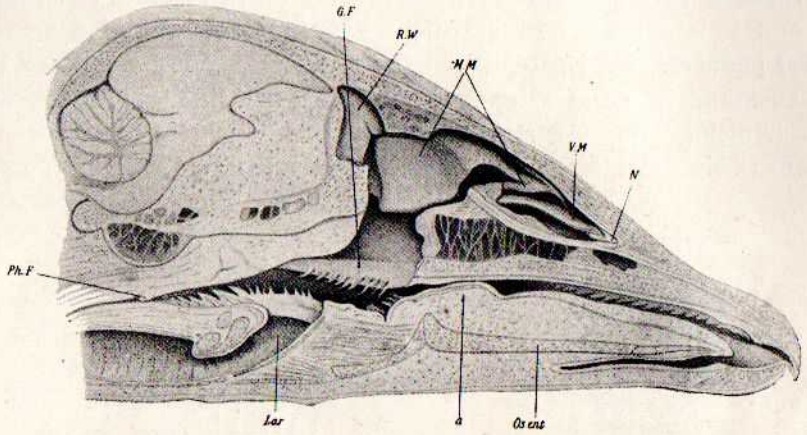


Figur 133. Aves. — *2 Typen der Geschmacksknospen im Schema*: (*1*) zeigt den bei den meisten Vogelordnungen (außer *Psittaci*, *Phoenicopteri* und *Anseres*) auftretenden Typ; (*2*) ist für *Anseres* und *Phoenicopteri* bezeichnend. (*Hz*) Hüllzellen; (*Kg*) Knospengrübchen; (*Nz*) Neuroepithelzelle; (*P*) Geschmacksporus; (*Stz*) Stützzelle. (Nach Eath, 1906)

Geruchsorgan

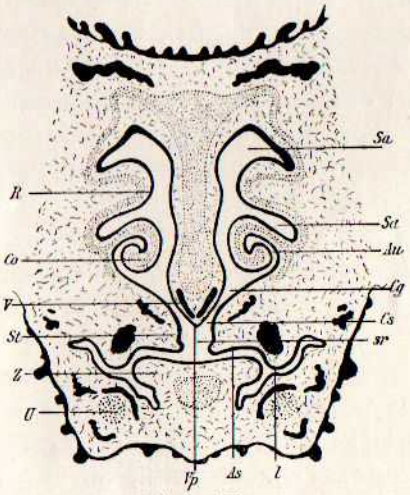
Am Geruchsorgan der Vögel läßt sich eine Vorhöhle (Vestibulum) und eine höher gelegene Riechhöhle unterscheiden. Letztere ist ein unregelmäßig gestalteter, von knorpligen oder verknöcherten Wänden begrenzter Sack, aus welchem unten die spaltförmigen Choanen in das obere Stockwerk der Mundhöhle, die Orbitalmulde, ausmünden. Von der lateralen Wand ragt die sogenannte mittlere Muschel (Concha) in die Riechhöhle. Sie entspricht der einzigen, bei *Reptilien* vorhandenen Muschel sowie dem Maxilloturbinale der *Säuger* und bleibt in der Regel zeitlebens knorpelig. Bei den *Papageien* stellt sie noch einen einfachen Wulst dar; mit zunehmender Länge jedoch krümmt sie sich nach unten und außen um. Die maximale Einrollung ist bei den *Anseres* erreicht, wo die mittlere Muschel $2^1/_2$ Umgänge macht. In postembryonaler Zeit trägt sie überall nur noch niedriges Respirationsepithel. Das Riechepithel, welches in frühembryonaler Zeit die einzige Auskleidung der Riechgrube bildet, wird später auf eine (selten fehlende) Muschel beschränkt, die dorsal von der mittleren Muschel in einem geräumigen Divertikel der primären Riechhöhle als eine vom Sinus orbitalis aus vorgetriebene und aufgeblähte Einragung der Seitenwand entsteht: die obere Muschel, Gegenbaurs »Riechhügel« (Postconcha) (homolog dem Nasoturbinale der *Säuger*). Sie ragt

in der Regel nur als Hügel vor, ist jedoch bei *Fulmarus* stark eingerollt. Die 3. Nasenmuschel der Vögel ist die Vorhofsmuschel (Praeconcha), die, wie ihr Name besagt, in der Vorhöhle gelegen ist. Sie tritt *in keiner anderen Klasse der Wirbeltiere* auf und läßt sich, da sie nicht im Bereich des ursprünglichen Sinnesepithels entsteht, sondern aus indifferentem, eingestülptem äußeren Epithel hervorgeht, genetisch den echten Muscheln nicht gleichsetzen. Gewöhnlich stellt sie eine von der Decke des Vorhofs herabhängende Platte dar, welche sich konvex nach innen und vorn vorwölbt, oder sie zieht von der lateralen Wand der Nasen-



Figur 134. Anseres. — *Anser anser* Linnaeus: *Medianschnitt durch den Kopf.* Nasenseptum entfernt. (*a*) hinterer Zungenwulst; (*G.F*) Orbitalfalte; (*Lar*) Larynx; (*M.M*) mittlere Muschel; (*N*) Durchblick durch die äußere Nasenöffnung; (*Os ent*) Os entoglossum; (*Ph.F*) Rachenpapillenreihe; (*R.W*) Riechhügel oder obere Muschel; (*V.M*) Vorhofsmuschel. (Nach Göppert, 1903)

höhle schräg zum Septum hinüber. Ihre Funktion ist wahrscheinlich die, das Eindringen von Fremdkörpern in die Nasenhöhle zu erschweren (Figuren 134, 136). Stets besitzen die Vorhöfe eine knorpelige Seitenwand, deren unterer Rand nach innen umgeschlagen ist und zur Bildung eines knorpeligen Vorhofsbodens beiträgt. Bei den *Falconidae* erreicht dieser Rand sogar das Nasenseptum und verwächst mit ihm. Einen recht verwickelten Bau zeigt die Vorhöhle bei den *Galli*. In die Nares öffnen sich hier 2 Ausgänge, ein vorderer und ein hinterer, durch eine schmale Knorpelwand voneinander getrennt. Nur die vordere Öffnung führt in den eigentlichen Nasenraum, in dem zunächst die muschelförmig nach auswärts gekrümmte Vorhofsmuschel auffällt.

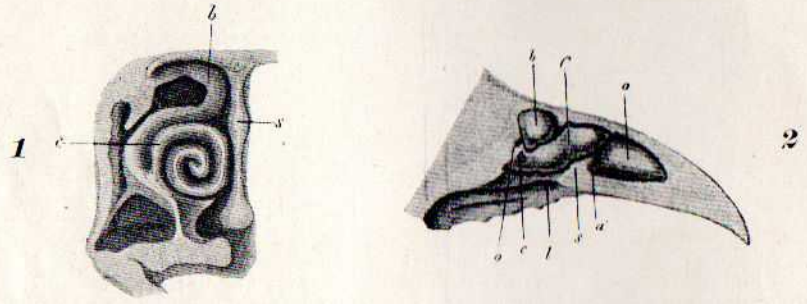


Figur 135.

Figur 135. Limicolae. — *Vanellus vanellus* Linnaeus, *Embryo von 21 mm Kopflänge: Querschnitt durch die Nasenregion.* Knorpel punktiert, Epithel und Knochen schwarz. (*Au*) unter der mittleren Muschel gelegene Seitentasche der Nasenhöhle: »Aulax«; (*Cg*) Choanengang; (*Co*) mittlere Muschel; (*Cs*) Choanenspalte; (*l*) Grenzleiste; (*R*) Riechhügel; (*Sa*) über der mittleren Muschel gelegene Seitentasche der Nasenhöhle, »Sakter«; (*sr*) Subchoanalraum; (*U*) Meckelscher Knorpel; (*V*) Vomer; (*Vp*) Vomerpolster; (*Z*) Zunge. (Nach Sippel, 1908)

Durch die hintere Öffnung dagegen (im Querschnitt Figur 136, *1* links unten eröffnet) gelangt man in einen geräumigen, von Schleimhaut ausgekleideten Blindsack, dessen Bedeutung unklar ist. Plate (1924) vermutet, daß diese feuchte Höhle »wie der *Nasenspiegel der Säuger*« zur Prüfung der Windrichtung diene.

Das Jacobsonsche Organ wird in embryonaler Zeit als längliche Rinne an der Innenseite des Nasensackes angelegt; später schwindet diese Bildung vollkommen. Hinter der mittleren Muschel führt ein trichterförmiger Spalt in einen Luftraum des Maxillare, den Sinus orbitalis Gegenbaurs, welcher in die benachbarten Knochen vordringt und sich auch in die obere Muschel erstreckt. Zum Feucht- und Reinhalten der Nasenschleimhaut dient das wässerige Sekret einer oft dunkel pigmentierten Drüse, deren Gang meist am Vorderrand der Vorhofsmuschel ausmündet. Diese »Nasendrüse« ist den seitlichen Nasendrüsen der *Reptilien* homolog. Ihre Gestalt und Ausdehnung wechseln sehr. Meist findet sie sich am Orbitalrand der Stirnbeine; wenn sie (wie bei den *Lari*, *Sphenisci*,



Figur 136. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus*: (*1*) *senkrechter Querschnitt durch die Nasenhöhle*; (*2*) *Medianschnitt durch die Nasenregion des Kopfes.* (*a*) Vorhofsmuschel; (*a'*) deren septaler Teil; (*b*) Riechhügel; (*C*) mittlere Muschel; (*l*) Mündung des Ductus nasolacrimalis; (*o*) Kommunikation der Nasenhöhle mit dem Sinus orbitalis; (*s*) Nasenseptum. (Nach Gegenbaur, 1871)

Tubinares) stark ausgebildet ist, rückt sie auf die Dorsalseite der letzteren und liegt dort zwischen den Orbitae in Gruben des Knochens eingebettet; ist sie hingegen klein (*Sula, Cuculi, Caprimulgidae*), so kann sie in den Sinus orbitalis einbezogen werden. Den *Columbae* fehlt sie völlig; ebenso vermißte sie Nitzsch bei *Cuculus, Scolopax* und *Coracias*. Dagegen besitzen *die Anseres und Accipitres, Gallinula, Sterna, Numenius, Haematopus und Vanellus* 2 Paar derartige Drüsen mit getrennten Ausführungsgängen, deren einer sich am Septum narium in die Vorhöhle öffnet. Die mächtigste Entfaltung erreichen die Nasendrüsen bei Vögeln, welche viel mit dem Meereswasser in Berührung kommen; hier erfüllt ihr Sekret wohl die Aufgabe, die Benetzung des Riechepithels mit der Salzlösung zu verhindern (siehe Figur 54 auf Seite 52).

Große Verschiedenheiten bestehen hinsichtlich der Gestalt der äußeren Nasenöffnungen. Sie sind häufig schlitzförmig verengt oder durch eine Hautklappe (Operculum) verschließbar, *bei vielen Arten* auch durch dichtstehende »Borsten«, welche Fremdkörpern den Durchgang verwehren, bedeckt. In der *Gattung Sula* sind sie (vielleicht in Anpassung an das Stoßtauchen aus großer Höhe, aber eher wohl noch im Zusammenhang mit der Entwickelung eines gewaltig ausgedehnten nasopharyngealen Luftsacksystems) völlig zugewachsen; die Nasenhöhle ist, unter Verlust der Vorhofsmuschel und der mittleren Muschel, auf den

hintersten Abschnitt reduziert und steht durch sehr weite Choanenspalten mit der Orbitalmulde und der Mundhöhle in Verbindung. Da Riechnerv und Riechepithel gut entwickelt sind, vermutet Göppert, daß das Organ hier noch zur Prüfung des Mundhöhleninhaltes verwendet wird, also die Geschmacksempfindung unterstützt. Es scheint, daß *auch andere Vögel* die zu prüfende Luft durch die Choanen aufnehmen. So berichtet Heinroth von *Strix aluco*: »Wie alle Verwandten nehmen sie nur ganz frisches Fleisch; etwas anrüchiges wird zwar mit der Schnabelspitze erfaßt, dann aber weggeworfen; genau so machen es auch *die Falken*. Man hat dabei die Vorstellung, daß sie nicht durch die Nasenlöcher, sondern durch die Choanen eine Geruchsempfindung haben.« Damit dürfte auch die auffällige Länge des Orbitalspaltes (der »sekundären Choanen«) der Vögel ihre Erklärung finden.

Von den Riechzellen des olfaktorischen Epithels ziehen die Fila olfactoria, zum Riechnerven sich vereinigend, zu den Riechlappen des Vorderhirns, und zwar gewöhnlich in einem an der Unterfläche der Nasalfortsätze des Stirnbeins gelegenen Kanal, der lateral und ventral nur durch Bindegewebe geschlossen ist. An der hinteren Begrenzung der Orbita angelangt, treten sie jederseits durch eine gemeinsame Öffnung zwischen Os frontale und Septum interorbitale in die Schädelhöhle ein, um sich dort an der Oberfläche der Lobi olfactorii auszubreiten. Hier treten sie mit ihren Glomeruli an die Ausläufer von Mitralzellen heran, und zwar in der Weise, daß die von 10 bis 20 Fila olfactoria zugeführten Impulse von nur einer Mitralzelle zur sekundären Riechbahn des Vorderhirns weitergeführt werden. Durch diese Summation wird erreicht, daß auch schwache Geruchsreize noch eine Wirkung ausüben.

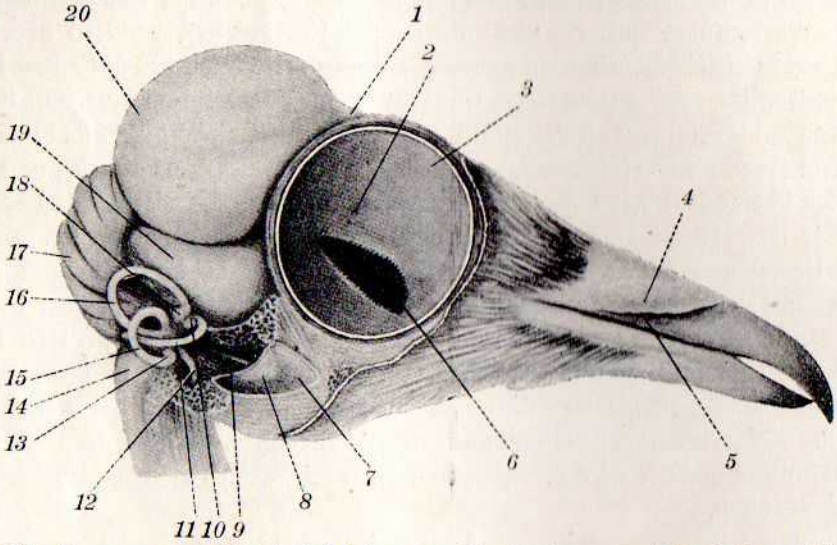
Die Riechlappen sind zuweilen (so *bei allen Ratiten* und *vielen Psittaci*) weit voneinander getrennt, meist aber liegen sie einander dicht an (Figuren 117, 120).

Schon die Tatsache, daß das Riechepithel auf eine kleine Fläche des Nasenraumes beschränkt ist und daß Riechlappen wie Riechnerv meist wenig ansehnlich sind, läßt auf ein geringes Geruchsvermögen der Vögel schließen. Daß diese Annahme richtig ist, haben die planvoll ausgeführten Versuche R. M. Strongs (1911) erwiesen. Die schlechte Ausbildung des Geruchssinnes *bei den meisten Vögeln* erklärt R. Hesse damit, daß »alle uns bekannten Stoffe, die den Geruchssinn reizen, verflüchtigt ein hohes spezifisches Gewicht haben; daher lastet der Riechstoff am Boden und kommt für die Orientierung des fliegenden Vogels nicht in Betracht«. Relativ wohlentwickelt sind Riechlappen und Riechnerv noch bei den *Anseres und Charadrii, also Bodenvögeln*; durch besonders große und lange, bis zur Nasenkapsel reichende Riechlappen zeichnen sich *Dromaeus, Fulmarus* und *Diomedea* aus. Wenn auch *bei diesen Gattungen* und *wohl bei allen Tubinares* überdies der komplizierte Bau der oberen Muschel auf das Vorhandensein eines verhältnismäßig guten Geruchssinnes schließen läßt, der bereits durch einige Experimente bestätigt worden ist (*Puffinus* und *Oceanodroma* riechen Leber durch dichten Nebel, aber auch *Megalestris* wird — nach E. A. Wilson — durch Blutgeruch angezogen), so sind sie doch noch durch eine weite Kluft von *Apteryx* getrennt. *Der Kiwi* nimmt nämlich *unter allen Vögeln* eine Sonderstellung ein. Seine nächtliche Lebensweise hat zur Verkümmerung des Sehvermögens geführt; bei der Nahrungssuche läßt er sich wohl fast ausschließlich durch den Geruchssinn leiten. An der Spitze seines langen Schnabels öffnen sich die Nasenlöcher. Obere und mittlere Muschel sind von äußerst verwickeltem Bau, und die ganze Riechhöhle, nicht

nur die obere Muschel, ist mit Ausnahme ihrer medialen Wand noch mit olfaktorischem Epithel bekleidet. Zudem treten die Fila olfactoria genau wie *bei den Säugern* durch eine Siebplatte (nicht durch eine gemeinsame Öffnung) in die Schädelhöhle ein.

Gehörorgan

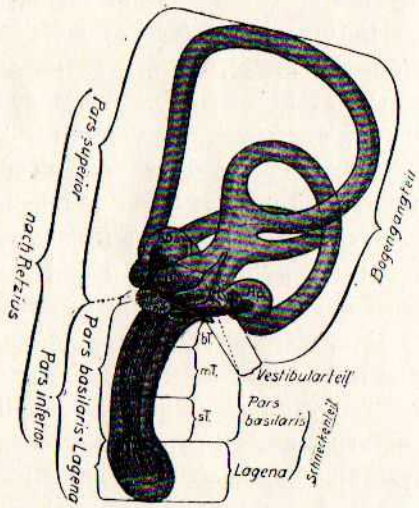
Gehörorgan. — Bei der Beschreibung des Gehörorganes soll der Stoff hier in folgender Weise angeordnet werden: (1) Labyrinth, (2) Mittelohr, (3) äußerer Gehörgang. Über seine Topik unterrichtet Figur 137.



Figur 137. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Kopf in Lateralansicht. Gehirn und knöchernes Labyrinth freigelegt, distale Bulbushälfte abgetragen.* (*1*) Lobus olfactorius; (*2*) Fovea centralis; (*3*) Auge; (*4*) Operculum des Nasenloches; (*5*) äußere Nasenöffnung; (*6*) Pecten; (*7*) äußerer Gehörgang; (*8*) Trommelfell; (*9*) Columella; (*10*) Ampulle des äußeren Bogenganges (*11*); (*12*) Cochlea; (*13*) Ampulle des hinteren Bogenganges; (*14*) Nachhirn; (*15*) hinterer Bogengang; (*16*) oberer Bogengang; (*17*) Kleinhirn; (*18*) Ampulle des hinteren Bogenganges; (*19*) Mittelhirn; (*20*) Vorderhirn. (Nach R. Krause, 1922)

Labyrinth

Schneckenteil



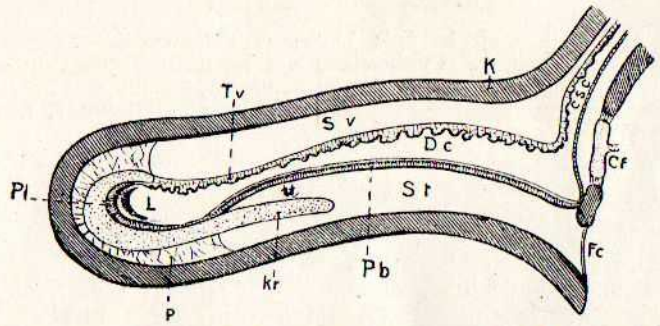
Figur 138. Aves. — *Die Gliederung des Labyrinths.* (*Aa., Ae., Ap.*) die 3 Ampullen; (*S*) Sacculus; (*U*) Utriculus; (*bT., mT., sT.*) basaler, mittlerer und Spitzenteil der Pars basilaris. (Nach Satoh, 1917)

Das Labyrinth zeigt *in der Klasse* einen ziemlich einheitlichen Bau und schließt sich am engsten an das der *Crocodilier* an. Von dem häufigsten Typ entfernen sich beträchtlicher nur *Struthio, Rhea, Apteryx* und die *Crypturi*.[1]

Die häutige Schnecke (Cochlea) der Vögel zeichnet sich in der Regel durch ihre beträchtliche Länge aus und hat eine doppelte, wenn auch nur leichte Krümmung erfahren; sie ist nämlich sowohl nach unten und innen gebogen, als um ihre Längsachse in geringem Grade spiralig gedreht, so daß die Enden beider Schnecken gegeneinander gerichtet sind und einander *bei Vögeln mit hochentwickeltem Gehör* (*wie den Striges*) sehr nahe liegen. Entstanden ist die häutige Vogelschnecke durch fast völlige Verschmelzung

der Lagena und der Pars basilaris. Sie wird von der dünnwandigen, knöchernen Schnecke eingeschlossen, welche die Lagena völlig umgibt, beim Übergang derselben in die Pars basilaris dagegen zwei auseinander strebende Knorpelschenkel bildet, die vestibularwärts wieder bogenförmig zusammentreffen. Zwischen diesen beiden Schenkeln spannt sich unten die Membrana basilaris, oben das Tegmentum vasculosum aus. Man bezeichnet den einen von ihnen (den hinteren) nach seiner Gestalt als den 3eckigen Knorpel, den anderen (vorderen) aber als den 4eckigen Knorpel oder Nervenschenkel, denn er enthält einen Kanal, der einen Teil des Ganglion cochleare beherbergt und durch den ferner die Fasern des Ramulus basilaris des hinteren Octavusastes zur Papilla acustica basilaris ziehen.

Die häutige Schnecke liegt der knöchernen nicht überall dicht an, sondern sie wird auf größere Strecken von ihr durch 2 von Perilymphe erfüllte Räume, die Scala vestibuli und die Scala tympani, getrennt, die an der Spitze der Schnecke mehr oder weniger breit miteinander durch Vermittelung des hier

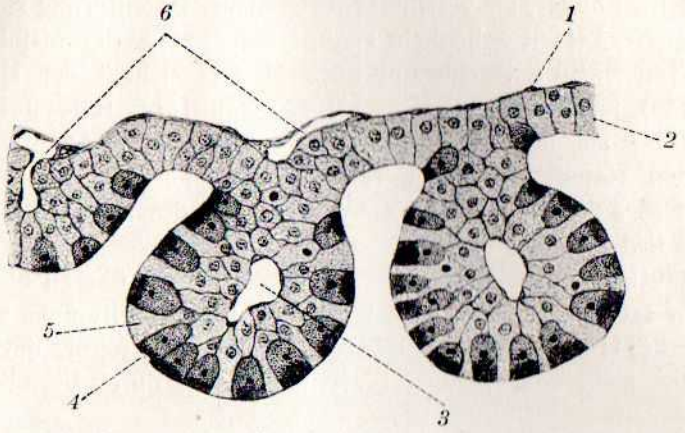


Figur 139. Aves. — *Schematischer Medianschnitt durch den Schneckenteil des Labyrinths.* (*Cf*) Fußplatte der Columella im Vorhofsfenster; (*CSC*) Canalis sacculo-utricularis; (*Dc*) Ductus cochlearis; (*Fc*) Schneckenfenster; (*K*) Knochenkapsel; (*kr*) Knorpelrahmen; (*L*) Lagena; (*P*) perilymphatischer Raum; (*Pb*) Papilla acustica basilaris mit Membrana basilaris; (*Pl*) Papilla acustica lagenae mit Otolithen; (*St*) Scala tympani; (*Sv*) Scala vestibuli; (*tt*) Blindtasche der Scala tympani; (*Tv*) Tegmentum vasculosum. (Nach Satoh, 1917)

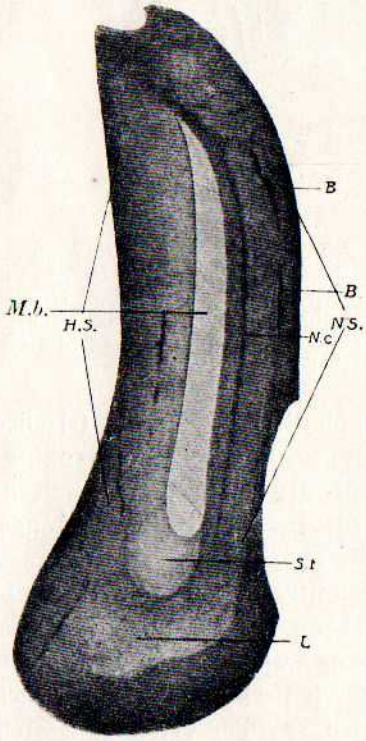
von lockerem Bindegewebe durchzogenen perilymphatischen Raumes (»Helicotrema«) miteinander kommunizieren. Die Schwingungen, in welche das Trommelfell durch Schallwellen versetzt wird, werden auf die Perilymphe durch die Columella übertragen, deren Fußplatte dem in die Scala vestibuli führenden Vorhofsfenster (Fenestra ovalis) beweglich eingefügt ist; sie pflanzen sich in der Perilymphe auf dem Wege über den Spitzenteil der Schnecke bis in die Scala tympani fort und setzen, dort angekommen, die Basilarmembran in Schwingung, gleichzeitig aber auch die Membran, welche das Schneckenfenster (Fenestra rotunda) verschließt und durch perilymphatische Drucksteigerungen gegen die Paukenhöhle vorgewölbt wird. An der Vereinigungsstelle der Schnecke mit dem Vorhof erweitert sich die Scala tympani zu einem geräumigen Blindsack (Recessus perilymphaticus) von meist ovaler Gestalt, aus dem der Aquaeductus cochleae (Ductus perilymphaticus) als meist ziemlich ansehnliches Röhrchen herausführt, das die Kommunikation mit dem Subduralraum herstellt.

Diese beiden perilymphatischen Räume umgeben den von Endolymphe erfüllten Ductus cochlearis, der gegen die Scala vestibuli hin (also nach oben)

abgeschlossen wird durch das Tegmentum vasculosum und gegen die Scala tympani hin durch die Membrana basilaris; seine Fortsetzung bildet der Ductus endolymphaticus des Sacculus (Figur 139).



Figur 140. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *3 Falten des Tegmentum vasculosum.* (*1*) Epithel der Scala vestibuli; (*2*) Epithelzellen des Tegmentum; (*3*) Venensinus im Inneren der Tegmentumfalte; (*4*) granulierte Zelle; (5) ungranulierte Zelle; (*6*) Arterien. (Nach R. Krause, 1922)

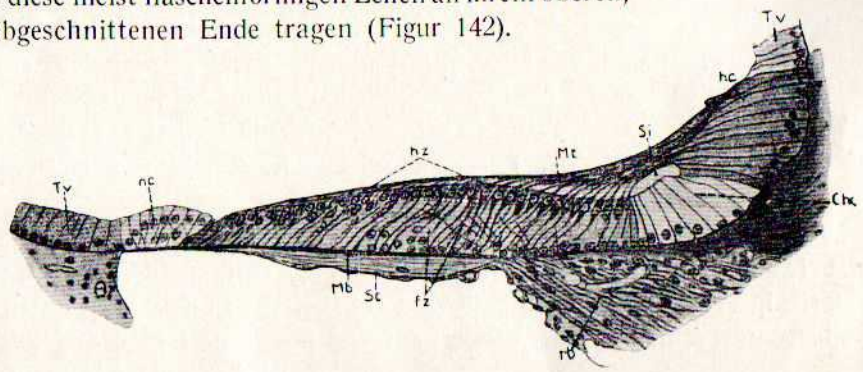


Figur 141. Psittaci. — »*Papagei*«. *Membrana basilaris* (*M.b.*) *im Knorpelrahmen eingespannt*, gesehen von der tympanalen Fläche. (*B*) Blutgefäße; (*L*) Lagena; (*H.S.*) 3eckiger Knorpel; (*N.c.*) Durchtrittstelle des abgeschnittenen Nervus cochlearis durch den Nervenschenkel; (*N.S*) Nervenschenkel; (*S.t.*) Blindsack der Scala tympani. (Nach Denker, 1906)

Das Tegmentum vasculosum dehnt sich über die ganze Pars basilaris bis gegen den Beginn der Lagena oder selbst noch eine Strecke über diese hinweg aus: als eine sehr dünne Membran, die zahlreiche dunkle Querstreifen zeigt. Hervorgerufen wird diese Streifung durch zottige oder traubenartige Bildungen, welche in das Lumen des Ductus cochlearis herabhängen und in denen zahlreiche grobe, von einem Ast der Arteria cochlearis ausgehende Kapillaren ihren Lauf nehmen. Diese Gefäße erweitern sich im Zentrum jeder Tegmentumfalte zu einem venösen Sinus. Jeder dieser Sinus ist, wie Figur 140 zeigt, von Epithel eingehüllt, das einen Aufbau aus mindestens 2 Schichten erkennen läßt: eine aus hellen und eine aus granulierten Zellen, welch letztere sekretorische Funktionen erfüllen und als Dialysatoren an der Produktion der Endolymphe beteiligt sind (Romieu, 1923).

Die Membrana basilaris spannt sich zu zwei Dritteln bis drei Vierteln ihrer Breite frei zwischen den beiden Knorpelschenkeln aus, im übrigen überzieht sie den Nervenschenkel. In ihrem Bau unterscheidet sie sich nicht wesentlich von der Basilarmembran der *Säuger*. Ihre Fasern durchziehen mit etwas schrägem

Verlauf eine gelatinöse Grundsubstanz (Figur 141). Nach Denker (1906) beträgt deren Zahl *beim »Papageien«* etwa 1200, also viel weniger als *beim Menschen* (wo die Anzahl der Fasern auf 13500 bis 24000 geschätzt wird). Sie sind an der Basis der Basilarmembran 0,28, in der Mitte 0,41, am distalen Ende 0,50 Millimeter lang, also nach ihrer Länge nur wenig abgestuft. Denker folgert daraus unter Zugrundelegung der Helmholtzschen Resonanzhypothese, daß im *Papageien-Ohr* sowohl die Unterschiedsempfindlichkeit für verschieden hohe Töne, wie auch der Umfang der perzipierten Tonskala weit geringer sei als im Menschenohr. Die oberste Schicht der Membrana basilaris wird von der (dem Cortischen Organ entsprechenden) Papilla acustica basilaris geliefert, welche sich in ihrem Hauptabschnitt aus nur 2 Zellschichten aufbaut. Es sind dies die Haarzellen und die Fadenzellen. Die Fadenzellen sind feine, fadenförmige Gebilde, welche nur eine Stützfunktion zu erfüllen haben und ohne Verbindung mit den zwischen sie aufsteigenden Nervenendigungen bleiben. Diese verbinden sich vielmehr dem unteren Ende der Haarzellen, so genannt nach dem kurzen, konischen Schopf von Hörhaaren, welche diese meist flaschenförmigen Zellen an ihrem oberen, quer abgeschnittenen Ende tragen (Figur 142).



Figur 142. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Membrana basilaris* (*Mb*) *mit den Haarzellen* (*hz*) *und Faserzellen* (*fz*) *der Papilla acustica basilaris.* Die Haarschöpfe der ersteren verbinden sich fest der Membrana tectoria (*Mt*). Der Ramus posterior des 8. Hirnnerven tritt mit seinem Ramulus basilaris (*rb*) durch einen Kanal des Nervenschenkels an die Papilla basilaris; (*Sc*) Belagzellen der Scala tympani; (*Tv*) Tegmentum vasculosum. (Nach Satoh, 1917)

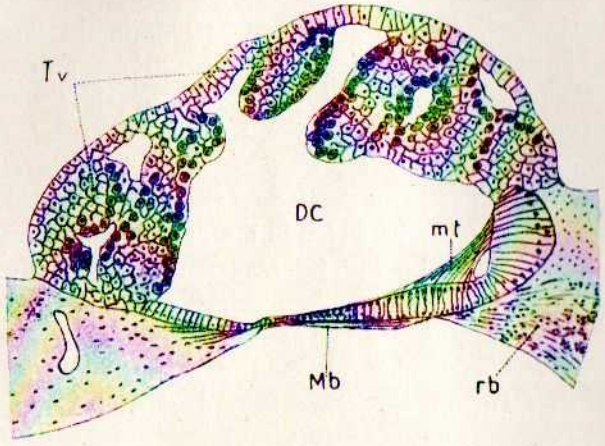
Den Hörhaaren liegt die Membrana tectoria (homolog der Cortischen Membran der *Säuger*) dicht auf; sie steht mit ihnen in fester Verbindung und wird nach Ansicht einiger Autoren durch die Bewegungen der Endolymphe, welche von den Schallwellen in der Scala vestibuli ihren Ausgang nehmen, in Schwingungen versetzt, um diese zu den Haarzellen weiterzuleiten (Figur 143).

Zieht man die Verhältnisse bei den Säugern zum Vergleich heran, so ist zu bemerken, daß die Papilla acustica basilaris der Vögel relativ kürzer, dafür aber breiter ist; es stehen nicht, wie dort, nur 4, sondern bis zu 30 Haarzellen nebeneinander.

Einen ähnlichen Bau wie die Papilla acustica basilaris besitzt die 2. Nervenendstelle der Schnecke: die Papilla acustica lagenae, deren Lage aus Figur 139 hervorgeht; doch fehlt ihr die Membrana tectoria, andererseits kommt hier noch eine Otolithenansammlung hinzu. Die Otolithen liegen als dichte Masse feiner Krümchen kohlensauren Kalkes einer strukturlosen Membran, der Otolithenmembran, auf, welche die Haarzellen der ganzen Papilla acustica lagenae überkleidet.

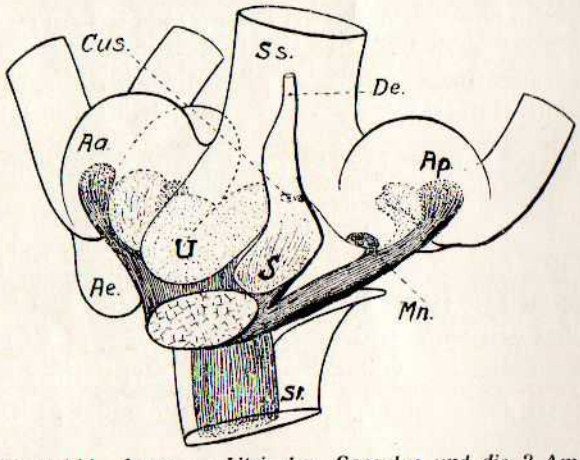
Vestibularteil

Die Verbindung des Schneckenteils mit dem Vestibularteil stellt der enge Canalis reuniens her, in den sich der Ductus cochlearis, überspannt vom Tegmentum vasculosum, fortsetzt, um zu einem ovalen, dem Vestibulum angehörigen Bläschen, dem Sacculus, zu ziehen. Der Ductus cochlearis, hier als Ductus endolymphaticus bezeichnet, verläßt den Sacculus an einer oberen Öffnung (Apertura aquaeductus vestibuli), tritt durch die Knochenkapsel des Labyrinthes hindurch und endigt innerhalb der Schädelkapsel in dem kurzen, flachen Saccus endolymphaticus. Am Boden des Sacculus befindet sich eine kleine Nervenendstelle, die Macula acustica sacculi, welche einen der Nervenendstelle der Lagena ähnlichen Bau zeigt und gleichfalls eine Otolithenansammlung trägt.



Figur 143. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Querschnitt durch die Pars basilaris der Schnecke.* (*DC*) Ductus cochlearis; (*Mb*) Membrana basilaris; (*mt*) Membrana tectoria; (*rb*) Nervenfasern des Ramulus basilaris; (*Tv*) Tegmentum vasculosum. (Nach Satoh, 1917)

Wesentlich größer als der Sacculus und von viel verwickelterem Bau ist der Utriculus, der mit jenem nur durch eine enge Öffnung, den Canalis sacculo-utricularis, in Verbindung steht. Sein vorderes Ende ist zu dem nach unten gerichteten, blasenförmigen Recessus utriculi aufgetrieben. Der Boden dieses Recessus wird von einer Nervenendstelle mit Otolithenkristallen eingenommen, während von oben die Ampullen des vorderen und des äußeren Bogenganges in ihn einmünden. Nach hinten gabelt sich der Utriculus in 2 weite Schläuche, den Sinus utriculi superior und Sinus utriculi posterior. Ersterer setzt sich unmittelbar fort in den hinteren Bogengang und nimmt ferner das obere Ende des vorderen Bogenganges auf. Der Sinus utriculi posterior dagegen öffnet sich in die Ampulle des hinteren Bogenganges. Am Boden des Verbindungsstückes zwischen Sinus utriculi posterior und der Ampulle liegt als kleine Nervenendstelle (ohne Otolithen) die Macula acustica neglecta (Figur 144).



Figur 144. Aves. — *Utriculus, Sacculus und die 3 Ampullen des Labyrinthes mit ihren Maculae im Schema.* (*Aa., Ae., Ap.*) Ampulla anterior, externa, posterior; (*Cus.*) Canalis sacculo-utricularis; (*De.*) Ductus endolymphaticus; (*Mn.*) Macula neglecta; (*S*) Sacculus; (*Ss.*) Sinus utriculi superior; (*St.*) Basalteil des Schneckenteiles; (*U*) Utriculus. (Nach Retzius, aus Satoh, 1917)

Bogengangteil

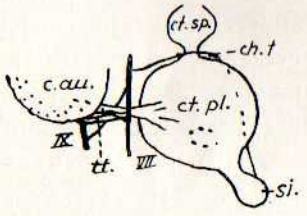
Die 3 Ampullen zeigen einen ziemlich übereinstimmenden Bau; jede ist der Sitz einer Nervenendstelle, Crista acustica ampullaris. Unter den Bogengängen ist der vordere stets der größte, der hintere in den meisten Fällen der kleinste.

Es bleibt noch übrig, die Verzweigung des Nervus octavus zu erwähnen. Dessen Ramus anterior findet seine Endstellen an der vorderen und der äußeren Ampulle sowie am Recessus utriculi; der Ramus posterior begibt sich mit seinen Zweigen zum Sacculus, der hinteren Ampulle, der Macula neglecta, ferner zur Papilla basilaris und zur Papilla lagenae.

Die Physiologie der statischen Apparate des Vogellabyrinthes können wir hier übergehen, da dem, was über die Aufgaben der Bogengänge, der Endolymphe und der Otolithenorgane aus Untersuchungen an Säugern bekannt geworden ist, nichts Wesentliches hinzuzufügen wäre.

Mittelohr

Der zur Paukenhöhle erweiterte äußere Abschnitt der 1. Kiemenspalte (Spirakularspalte) ist bei den Vögeln sehr ausgedehnt; dorsal reicht diese Höhle bis über das Intercalare hinaus, ventral bis zum Unterkiefer und kaudal bis hinter das Stylohyale. Der eigentliche Paukenhöhlenraum (Cavum tympani) hat eine kleinere, medial gerichtete Ausbuchtung, den Recessus stapedialis, über deren Dach der Canalis caroticus verläuft, und eine nach abwärts und etwas nach vorn gerichtete, schmale Fortsetzung, den Recessus inferior cavi tympani, die *bei vielen Formen* durch den Processus mandibularis internus in den Unterkiefer eintritt und an ihrer Eintrittsstelle in einem bindegewebigen oder knöchernen Röhrchen, dem Siphonium, verläuft (Figur 64 auf Seite 60, sowie Figur 145). Dieser Recessus inferior hat wohl die Aufgabe, als Luftpolster das Trommelfell vor der Einwirkung der Bewegungen des Quadratum zu schützen.



Figur 145. Aves. — *Schematische Darstellung des Verlaufes der Chorda tympani (ch.t) und der Innervierung des Musculus tensor tympani (tt.). (c.au)* Capsula auditiva; *(ct.pl.)* Cavum tympani [plicale]; *(ct.sp.)* Recessus stapedialis; *(si.)* Siphonium; *(VII)* Nervus facialis; *(IX)* Nervus glossopharyngeus. (Nach Dombrowsky, 1925)

Gegen den äußeren Gehörgang wird die Paukenhöhle durch das Trommelfell (Membrana tympani) abgeschlossen, das nicht, wie bei den Säugern, in einem Annulus tympanicus ausgespannt ist, sondern sich unmittelbar an den Schädelknochen befestigt, und zwar unten am Basisphenoidale, hinten am Okzipitalflügel, oben am Squamosum. Am Processus oticus des Quadratum, der ja bei den Schnabelbewegungen seine Stellung verändert, heftet sich das Trommelfell nicht an, vielmehr verbindet es sich in dieser Region (seiner vorderen Zirkumferenz) mit einem starken Ligament, das sich über den Ohrfortsatz des Quadratum spannt, so daß die Spannung des Trommelfells auch bei Kaubewegungen keine Änderung erfährt (Pohlman, 1921).

Die Übertragung der Schwingungen des Trommelfells auf die Perilymphe übernimmt die Columella, die ganz aus dem 2. Schlundbogen oder Hyoidbogen hervorgegangen ist. Sie gliedert sich in 2 Abschnitte:

(1) Ein inneres, verknöchertes Element von der Gestalt eines sich an seinem proximalen Ende zur Bildung einer Platte verbreiternden Stabes. Dies ist der Stapes, der sich *wie bei den Säugern* aus dem Hyomandibulare (dem dorsalen

Teil des Hyoidbogens) entwickelt hat. Seine Endplatte schließt das am Grunde des Recessus stapedialis gelegene Vorhofsfenster (Fenestra ovalis) ab, das in die Scala vestibuli führt. Durch ein elastisches Ringband (Ligamentum annulare), welches die Verbindung der Fußplatte mit dem Rahmen des Vorhofsfensters herstellt, werden kleine Exkursionen der Fußplatte gegen den perilymphatischen Raum der Scala vestibuli zugelassen. Die Basis dieser Endplatte ist zuweilen (*Casuarius*, *Pelecanus*) von einer feinen Arterie, der Arteria stapedia, durchbohrt.

(2) Ein knorpelig bleibendes, mit dem Trommelfell in Verbindung tretendes Element, das mit dem Stapes beweglich, wenn auch nicht gelenkig verbunden ist: die Extracolumella, hervorgegangen aus dem ventralen Abschnitt des Hyoidbogens. Die Extracolumella entsendet, einem Dreifuß gleich, von ihrem breiten Mittelstück 3 Fortsätze, die mit diesem beweglich vereinigt sind:

(a) Den distalen Processus extracolumellaris (nach Dombrowsky, 1925, homolog dem Processus distalis columellae der *Lacertilier*), der, dem Mittelpfahl eines Zeltes vergleichbar, das Trommelfell nach außen vorstülpt. Dieser Knorpel stellt die nahezu geradlinige Fortsetzung des Stapes dar, während die beiden anderen Fortsätze der Extracolumella mit den Stapes einen rechten Winkel bilden. Seine, das Trommelfell berührende Spitze ist mit einem Ligament, dem Ligamentum ascendens (= extrastapediale) verbunden, das von der lateralen Wand der Tuba Eustachii zum Trommelfell zieht.

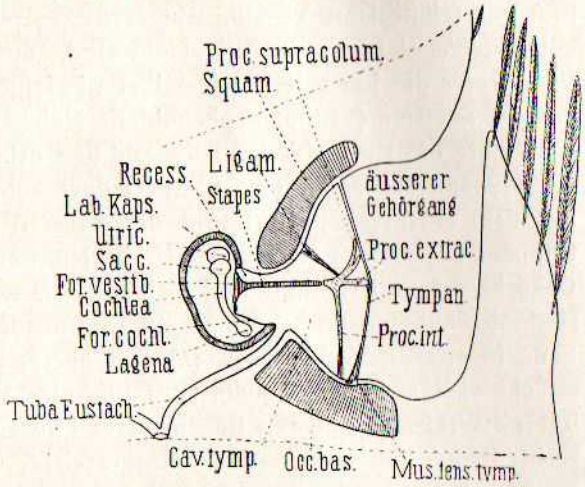
(b) Den Processus supracolumellaris, einen gedrungenen, schräg aufwärts und rückwärts gerichteten Fortsatz (homolog dem Ligamentum intercalarecolumellare der *Lacertilier*), in welchem das Intercalare (Versluys, 1903) enthalten ist. Er berührt den Rand des Trommelfells hinten oben.

(c) Den Processus infracolumellaris, schlanker und länger als der Processus supracolumellaris und in derselben Ebene wie dieser gelegen, aber schräg abwärts gekehrt. Er ist in 2 Teile gegliedert: einen kurzen proximalen Abschnitt, den eigentlichen Processus infracolumellaris, und einen längeren distalen. Dieser distale Anteil entspricht dem Stylohyale. Seiner Spitze, die in den Rand des Trommelfelles eingeschlossen ist, heftet sich ein Band an, das vom Boden der Tuba Eustachii entspringt. Dicht vor seiner Spitze geht bei einigen Arten ein weiteres Band ab, das zum Unterkieferwinkel zieht.

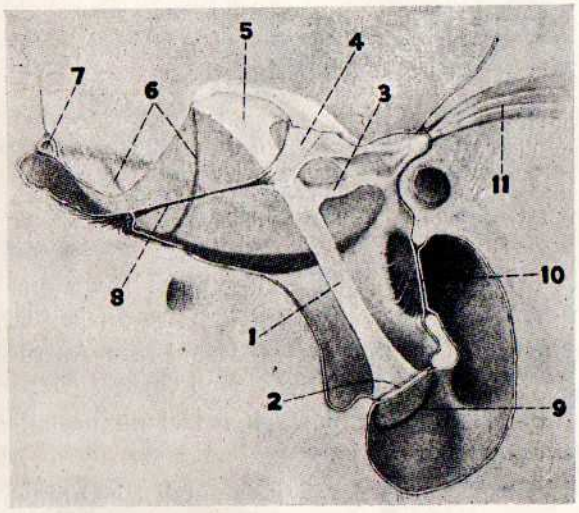
Weiterhin entspringt von der Extracolumella, und zwar im Winkel zwischen Processus extracolumellaris und Processus supracolumellaris, ein kräftiges Band, das Ligamentum Platneri (nach Dombrowsky homolog dem Processus internus der *Lacertilier*), das, mit dem Stapes einen rechten Winkel bildend, quer durch die Paukenhöhle zieht, um sich an dem das Gelenk zwischen Squamosum und Quadratum überbrückenden Bandapparat zu befestigen. Dieses Ligament wirkt dem Zuge des Musculus tensor tympani entgegen; seine weitere Aufgabe besteht offenbar darin, den Processus extracolumellaris, der das Trommelfell vorzustülpen hat, in seiner Lage zu fixieren. Es bildet so mit Processus supracolumellaris und Processus infracolumellaris eine der 3 Stützen dieses »Zeltmittelpfahles« (Figuren 146 und 147).

Am Processus extracolumellaris, an der Spitze des Processus infracolumellaris und mit anderen Fasern breit am Hinterrande der Innenseite des Trommelfells heftet sich der Musculus tensor tympani an, der, nachdem er am hinteren unteren Rand des Trommelfells die Paukenhöhle verlassen hat, durch eine große

Öffnung des Okzipitalflügels nahe dem Foramen stylo-mastoideum austritt und nach hinten um den Schädel zieht, um sich in einer flachen Grube des Exoccipitale nahe dem Condylus occipitalis zu befestigen. Die Innervation erfolgt durch einen feinen Zweig des Nervus facialis, wodurch sich dieser kleine Muskel als ein Derivat der Muskulatur des 2. Schlundbogens (Hyoidbogens) zu erkennen gibt. Nach Wada (1924) hat dieser Muskel die Aufgabe, als Tonusmuskel einen bestimmten Spannungszustand des Trommelfells zu erhalten, das bei seiner Kontraktion vorgebuchtet wird, und zwar dadurch, daß der Muskel die Extracolumella nach unten, hinten und außen zieht; auf Schalleinwirkungen hin verkürzt er sich nicht, übernimmt daher keine Schutzfunktion für die Elemente der Papilla acustica basilaris. Seiner Innervation nach entspricht er dem Musculus stapedius *der Säuger*.



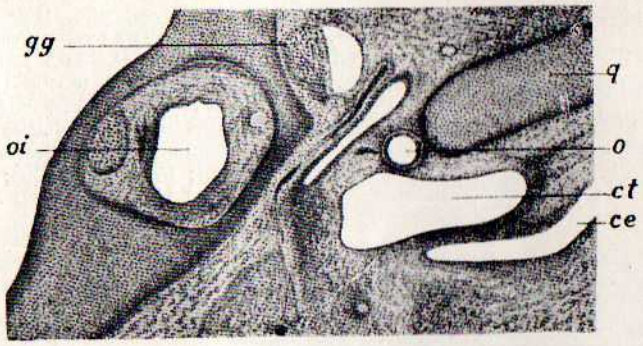
Figur 146. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *schematischer Schnitt durch den äußeren Gehörgang, die Paukenhöhle und das Labyrinth.* (*For. cochl.*) Fenestra rotunda; (*For. vestib.*) Fenestra ovalis; (*Lab. Kaps.*) Knochenkapsel des Labyrinthes; (*Ligam.*) Ligamentum Platneri; (*Mus. tens. tymp.*) Musculus tensor tympani; (*Occ. bas.*) Basisphenoidale; (*Proc. extrac.*) Processus extracolumellaris; (*Proc. int.*) Processus infracolumellaris; (*Proc. supracolum.*) Processus supracolumellaris; (*Recess.*) Recessus stapedialis cavi tympani; (*Sacc.*) Sacculus; (*Squam.*) Squamosum; (*Utric.*) Utricus. (Nach Plate, 1924)



Figur 147. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Mittelohr.* (*1*) Stapes; (*2*) dessen Endplatte; (*3*) Processus infracolumellaris; (*4*) Processus supracolumellaris; (*5*) Processus extracolumellaris; (*6*) Ligamentum ascendens; (*7*) Siphonium; (*8*) Ligamentum Platneri; (*9*) Ligamentum annulare des Vorhofsfensters; (*10*) Schneckenfenster, verschlossen durch die Membrana tympani secundaria; (*11*) Musculus tensor tympani. (Nach Pohlman, 1921)

Die Chorda tympani (Figur 144, *ch. t.*) zweigt sich bei den meisten Vögeln (außer *Gallus*) vom Hauptstamm des Nervus facialis ab, kurz bevor dieser den Schädel durch das Foramen stylo-mastoideum verläßt, und verläuft nach ihrem Eintritt in die Paukenhöhle ganz oberflächlich zwischen dem Processus extracolumellaris und dem Trommelfell, quert dann den ersteren und begibt sich im Zuge des Ligamentum Platneri zur hinteren Fläche des Quadratum. Bei *Gallus* umgeht die Chorda tympani die Paukenhöhle dorsalwärts, da sie sich viel eher vom Facialis abzweigt als *bei den übrigen Vögeln*.

Vom Grunde der Paukenhöhle führen Öffnungen in pneumatische Höhlen, welche sich zum Teil in die das Labyrinth umschließenden Knochen ausdehnen und bei feinhörigen Vögeln, wie *Striges*, *Accipitres*, *Corvidae*, besonders groß, bei *Struthio* hingegen auffällig klein sind. Suschkin (1899) beschreibt für *Falco tinnunculus* die Lage der 3 Divertikel wie folgt: (1) Das vordere, Recessus tympanicus anterior (= Sinus sphenoidalis Ruhwandels) dehnt sich an der Schädelbasis über die Eustachische Tube aus und dringt durch den Canalis caroticus in die Hypophysenregion ein; nach Gadow kommuniziert es im Basisphenoidale mit dem entsprechenden Raum der anderen Seite. (2) Das hintere, Recessus tympanicus posterior (= Sinus posterior Ruhwandels) dringt in den Raum zwischen Gehörkapsel und Okzipitalflügel ein, und zwar vorn unten vor der Kreuzungsstelle des äußeren und des hinteren Bogenganges; es steht mit dem der anderen Seite in offener Verbindung. (3) Das obere, Recessus tympanicus superior, erstreckt sich zwischen Squamosum und der Wand der Gehörkapsel, über den lateralen Teil des äußeren Bogenganges hinweg. Durch die Kommunikation der rechten und linken Divertikel wird erreicht, daß sich die Druckschwankungen von der einen Paukenhöhle auf die andere übertragen.



Figur 148. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus, *Embryo von 8,5 mm Kopflänge: Transversalschnitt durch die Region der Paukenhöhle*, um die Lage des paratympanischen Organes (*o*) zu zeigen. (*ce*) äußerer Gehörgang; (*ct*) Paukenhöhle; (*gg*) Ganglion geniculatum; (*oi*) Labyrinth; (*q*) Quadratum. (Nach Vitali, 1912)

Von ihrer Einmündungsstelle in die Paukenhöhle ab, welche gewöhnlich unmittelbar unter dem Eingang in den Recessus tympanicus anterior gelegen ist, verläuft die Tuba Eustachii in einem langen, knöchernen Kanal zum Antrum tubarum des Rachenraumes, in ihrem Verlauf eingeschlossen vom vorderen Rand des Basisphenoidale und dem Hinterrand des Rostrum parasphenoidei und begleitet von den obenerwähnten elastischen Bändern.

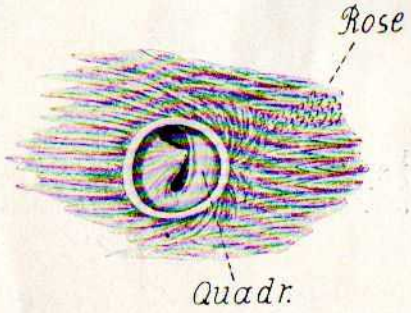
Paratympanisches Organ

Aus dem Ektoderm der 1. Kiemenspalte entwickelt sich durch Einstülpung ein kleines, bläschenförmiges Sinnesorgan von unbekannter Funktion, das paratympanische Organ, das zuerst von Vitali (1911, 1912) genauer untersucht worden ist. Seine Innervation erfolgt von einem selbständigen peripheren Ganglion aus, das sich frühzeitig vom Ganglion geniculi des Facialis abscheidet und mit ihm in Verbindung bleibt. Das Lumen des Bläschens, das bei ausgewachsenen Vögeln sehr geringe Dimensionen beibehält (*Columba* 670 × 1000 μ, *Gallus* 200 × 400 μ, *Passer* 200 × 500 μ), wird medial begrenzt von einem hohen Zylinder-

epithel, an dessen Basis die Nervenfasern eindringen; die Zellen der lateralen Bläschenwandung bleiben niedriger und ohne Kontakt mit den Nervenfasern. Nach Abschluß der Ontogenese liegt das Organ dicht über der dorso-medialen Wand der Paukenhöhle (Figur 148) in dem Knochenkanal, der die Arteria stapedia, die Vena auris und den Ramus anterior des Nervus facialis einschließt, und zwar in nächster Nähe der Gelenkung zwischen Quadratum und Squamosum. Für eine kurze Strecke ist dieser Kanal gegen die Paukenhöhle hin nicht durch Knochen, sondern durch Bindegewebe umwandet. Trotzdem ist es unwahrscheinlich, daß Druckschwankungen im Mittelohr unmittelbar zum paratympanischen Organ geleitet werden können (Oldenstam, 1925).

Äußerer Gehörgang

Der äußere Gehörgang pflegt eine kurze, membranöse Röhre zu sein, deren Wandung vorn und hinten eine knöcherne Stütze findet (rostral am Processus oticus des Quadratum, okzipital am Okzipitalflügel). Meist ist die äußere Öffnung fast kreisrund und nach außen und ein wenig nach hinten oben gestellt. Die auffälligste Abweichung von der Norm begegnet uns, wenn wir von *den Eulen* absehen, bei der *neuseeländischen Gattung Acanthidositta* (*Passeres*). Hier ist der äußere Gehörgang zu einer sehr geräumigen Tasche geworden, die sich mit einem horizontalen Schlitz dorsalwärts öffnet. Nur selten ist die äußere Öffnung des Gehörganges nackt (*Struthio, Casuarius, Gyps*), vielmehr ist sie gewöhnlich von modifizierten Konturfedern verhüllt, welche, ohne die Schalleitung wesentlich zu behindern, das Trommelfell schützen. Ein weiterer Schutz des Trommelfelles wird *in einigen Gruppen* (*Columbae, Galli*) durch eine quergestellte Hautfalte (»Gehörgangwulst«) geliefert, die in den äußeren Gehörgang von dessen okzipitaler Wand einragt und bei den *Galli* mit Talgdrüsen versehen ist (Figur 149). Innervierung durch den Ramus auricularis des Nervus facialis.



Figur 149. GALLI (Phasianidae). — *Tetrao urogallus* Linnaeus: *äußerer Gehörgang* der rechten Seite in Lateralansicht mit vorspringendem »Gehörgangwulst«. (Nach Plate, 1924)

Das Gehör ist offenbar bei keinem Vogel schlecht entwickelt, aber in keiner Gruppe zu solcher Verfeinerung gediehen wie bei den *nächtlich jagenden Striges* mit ihrem auffallend großen Labyrinth. *Einige Gattungen dieser Ordnung* sind durch den Besitz zweier mächtiger Hautfalten ausgezeichnet, welche sich von vorn und hinten über die sehr geräumige äußere Gehörkammer legen und von denen die vordere, der »Schleier« (Operculum), da mit quergestreifter Muskulatur ausgestattet, willkürlich aufgerichtet werden kann, um die von hinten kommenden Schallwellen aufzufangen. Dieser Schleier ist bei den *Nachteulen* stärker ausgebildet als bei den *Tageulen*. *Die Gattungen*, in welchen diese Reliefbildungen am äußeren Ohr besonders stark entwickelt sind, *wie Strix, Asio, Aegolius*, weisen hier sehr auffällige Störungen der bilateralen Symmetrie auf. Die Differenz zwischen rechtem und linkem Gehörgang betrifft unter anderem die Höhe und Richtung der Ausmündung und kommt *in der Gattung Aegolius* sogar an der knöchernen Begrenzung der Paukenhöhle und des äußeren Gehörganges zum Ausdruck; sie dürfte für die Lokalisierung der Schallquelle von Be-

deutung sein (Figur 150). Beim Lauschen pflegen *die Eulen* den Kopf um die Sagittalachse zu bewegen, also die eine Ohröffnung nach unten, die andere nach oben zu kehren.

Auge

Das Sehorgan der Vögel ist, da es den Typus des Wirbeltierauges in seiner höchsten Vollkommenheit zeigt, Gegenstand äußerst zahlreicher Untersuchungen geworden und verdient daher hier eine eingehendere Behandlung.

Retina

In der Epithelschicht der Retina überwiegen bei den *Tagvögeln* die Zapfen, bei den *Dämmerungs- und Nachtvögeln* (*Striges, Caprimulgi*) hingegen die Stäbchen weitaus, eine Tatsache, die im Einklang steht mit der Theorie, daß die Zapfen dem Farbensehen, die Stäbchen hingegen dem Helldunkelsehen dienen. Den *Striges* schließen sich hinsichtlich des Stäbchenreichtums ihrer Netzhaut die *Hirundinidae und Micropodidae* an.

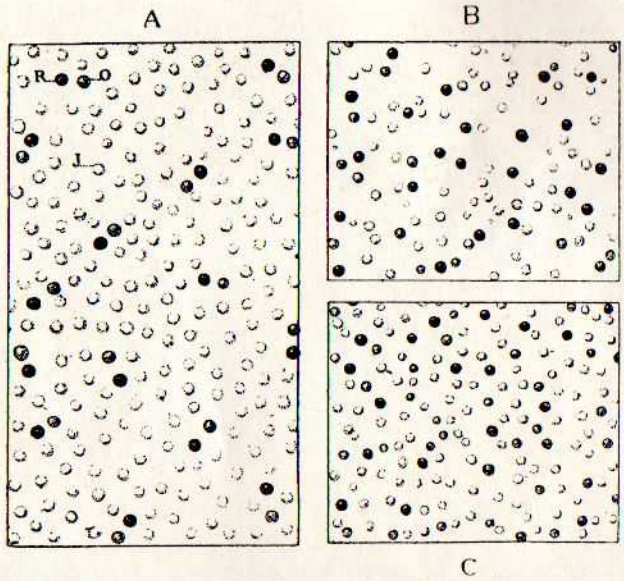
Figur 150. Striges. — *Aegolius tengmalmi* Gmelin: *Asymmetrie in der Gestalt des äußeren Gehörganges und der ihn stützenden Knochen.* (*1*) Ansicht von links; (*2*) Ansicht von rostral; (*3*) Ansicht von rechts. (*q.j.*) Quadratojugale; (*p.o.p.*) Processus orbitalis posterior; (*t.w.ex.* = *t.w.sq.*) Processus paroccipitalis. (Nach Pycraft, 1898)

Die Zapfen *der Tagvögel* stehen im Augenhintergrund nicht nur sehr dicht, sondern sie zeichnen sich bei vielen Arten auch durch große Schlankheit des Außengliedes aus und übertreffen darin sogar die fovealen Zapfen der menschlichen Retina. Rochon-Duvigneaud zählte in einem Quadrat der zentralen Fovea von 10 μ Seitenlänge *bei Buteo* 100 Zapfen (gegen 16 bis 20 *beim Menschen*); nach seiner Schätzung ist das Auflösungsvermögen des Bussardauges dem unserigen um das 4- bis 5fache überlegen. Doppelzapfen (in einem längeren, schmaleren »Hauptzapfen« und einem kürzeren, dickeren »Nebenzapfen« bestehend) sind sehr häufig.

Dem Innenglied der Zapfen ist *bei allen Vögeln* dicht an der Übergangsstelle in das Außenglied eine große, meist farbige Ölkugel eingefügt, die hier die ganze Breite des Zapfens einnimmt. *Bei den Tagvögeln* ist die Farbe dieser Ölkugeln in den am stärksten beanspruchten Netzhautteilen blaßgelb, gelb, gelbrot oder rubinrot, *bei Athene, Bubo und Micropus* hingegen blaßgelb oder bläulichgrün, bei der *lichtscheuesten aller Eulen*, der *Schleiereule* (*Tyto*), sogar durchweg bläulichgrün. Zum Außenglied der Zapfen vermag kein Lichtstrahl zu gelangen, ohne daß die so gefärbten Ölkugeln auf ihn als Farbenfilter gewirkt haben. *Diejenigen Tagvögel*, in denen die gefärbten Ölkugeln gegenüber den farblosen weitaus überwiegen (zum Beispiel *Falco tinnunculus und Charadrius*, die in der Gegend der Fovea nur Zäpfchen mit gelb gefärbten Ölkugeln haben), erblicken daher, wie die Untersuchungen von C. Hess gezeigt haben, die Außenwelt etwa so, wie *der*

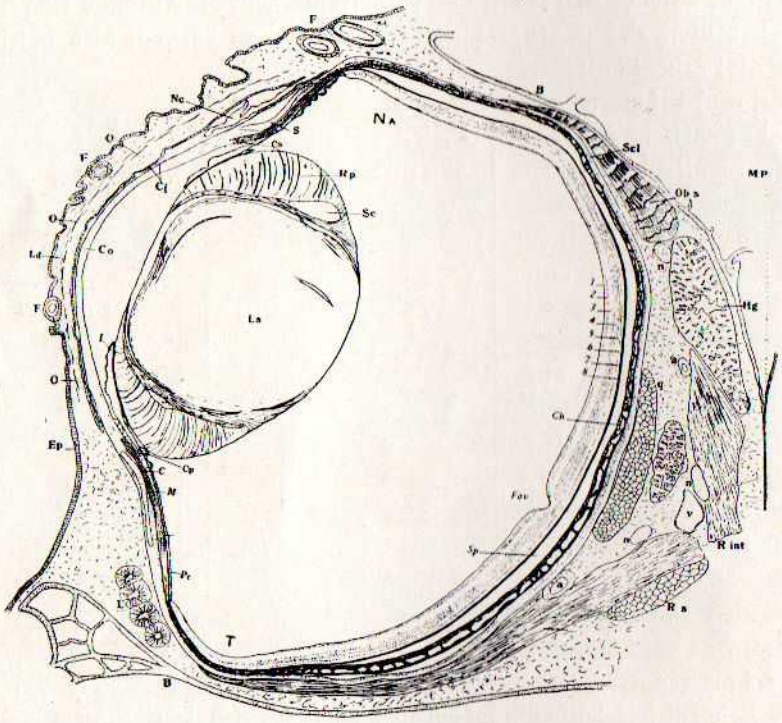
Mensch, der durch eine rötlichgelb gefärbte Brille sieht. Alle grünblauen, blauen und violetten Gegenstände erscheinen ihnen nur wenig gesättigt: als grünlichgrau, blaugrau beziehungsweise farblos grau. Die dem langwelligen Ende des Spektrums benachbarten Farben hingegen dürften *diese Vögel* in dem gleichen Sättigungsgrade erblicken wie wir.

Zur Erklärung der funktionellen Bedeutung der farbigen Ölkugeln sind mehrere Theorien aufgestellt worden. Hess ist der Ansicht, daß sie nach Art einer Kugellinse wirken, welche das Licht sammelt und damit die ganze auf sie fallende Lichtmenge zu dem feinen Außengliede gelangen läßt. Aber das erklärt nicht die Bedeutung ihrer Färbung. Neuerdings hat Erhardt (1924) den Fragenkomplex eingehend behandelt. Er neigt dazu, der Ansicht von Garten beizupflichten, welcher den roten und gelben Ölkugeln die Aufgabe zuspricht, nach Art des Gelbfilters der photographischen Technik zu wirken, also bei heller Beleuchtung die Farbenkontraste zu erhöhen und bei Dunst die störende chromatische Aberration auszuschalten. »Jedes Wassertröpfchen lenkt die kurzwelligen Strahlen stärker ab als die langwelligen. Wenn nun auch nur recht wenige kurzwellige Strahlen durchgelassen werden, so würde auf diese Weise doch die Gestalt eines Körpers, welcher beide Strahlengruppen enthält, wegen ihrer verschiedenen Brechbarkeit verzerrt und verwischt werden. Fängt man die störenden kurzwelligen Strahlen ab, so müßte man also ein schärferes Bild bekommen.« Erhardt bezeichnet aber mit Recht die Tatsache als rätselhaft, »daß die Ölkugeln *im Tagvogelauge* nicht alle gleich gefärbt sind, etwa hellorangegelb, sondern daß farblose, hellgelbe, hellorangegelbe und rotorange Farben vorkommen« (vergleiche Figur 151), und es wäre von Wichtigkeit, festzustellen, ob etwa die Verästelungen einer bipolaren Retinazelle nur an Zapfen mit übereinstimmend gefärbten Ölkugeln treten, oder ob solche Zellen zum Teil die Perzeptionen von Zapfen mit weißen, gelben und roten Ölkugeln sammeln. (Die Ölkugeln sind im Nebenzapfen der Doppelzapfen oft von anderer Farbe als im Hauptzapfen!) Nach dem histologischen Befund ist die Möglichkeit zuzugeben, daß *diejenigen Tagvögel*, bei denen die nahezu oder völlig farblosen Ölkugeln etwa $^1/_3$ der Gesamtzahl ausmachen, blauempfindlich sind, doch ist das mit den Versuchsergebnissen von Hess, Honigmann und Erhardt nicht in Einklang zu bringen.



Figur 151. Aves. — *Farbige Ölkugeln der Retinazapfen, gesehen von der äußeren Retinafläche.* (*A*) von *Falco tinnunculus* Linnaeus, (*B*) von *Gallus gallus* Linnaeus, (*C*) von *Anser anser* Linnaeus. Die hell gehaltenen Kugeln (*J*) sind gelb; die schwarzen (*R*) sind rot; die dunklen mit weißem Spiegel (*O*) sind orangefarben. Letztere sind in Figur *A* stets mit einer roten Kugel verkoppelt. (Nach Rochon-Duvigneaud, 1920)

Diesen Forschern gegenüber weist Heinroth (1925) auf die Erfahrungen hin, die er *an gekäfigten Vögeln* gemacht hat. Einige Arten, insbesondere solche, welche Gelb im Gefieder führen (*Goldammer, Schafstelze, Gelbhaubenkakadu*) legen eine ausgesprochene Blauscheuheit an den Tag. *Eine Schafstelze* (*Motacilla flava*) »flatterte beim Anblick eines dunklen Matrosenanzuges genau so wie bei dem einer hellschieferfarbigen Bluse, die für das menschliche Auge kaum blau wirkte, war aber sofort zufrieden, wenn man im schwarzen, weißen, hell- oder dunkelgrauen Anzug ins Zimmer kam«. Heinroth vermutet daher, daß *viele* Vögel nur bei schwacher Beleuchtung des Objektes zwischen Blau und Grau nicht zu unterscheiden vermögen. Auch Plate (1924) hält die Ergebnisse der Hess'schen Versuche nicht für einen Beweis der Blaublindheit.

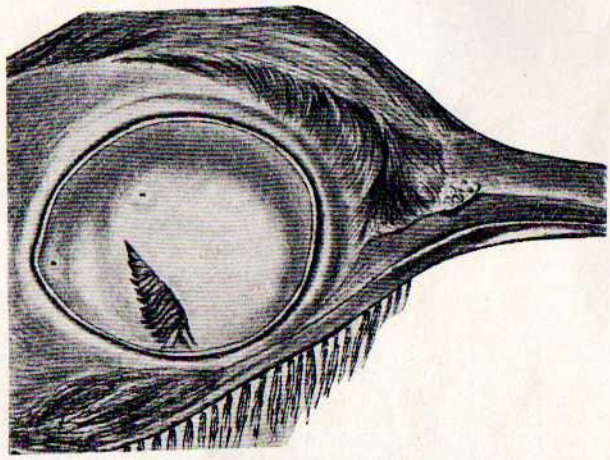


Figur 152. PASSERES. — *Passer domesticus* Linnaeus: *Horizontalschnitt durch das Auge.* Linse und Fovea zentral getroffen. (*1* bis *8*) die 8 Schichten der Retina; (*a*) Arterie; (*B*) knöcherne Begrenzung der Orbita; (*C*) Cramptonscher Muskel; (*Ch*) Chorioidea; (*Co*) Cornea; (*Cj*) Conjunctiva; (*Cp*) Ziliarfortsätze; (*Cs*) Schlemmscher Kanal; (*Ep*) Epithel; (*F*) Federbalg; (*Fov*) Fovea; (*Hg*) Hardersche Drüse; (*I*) Iris; (*L*) Tränendrüse; (*Ld*) unteres Lid; (*Ls*) Linse; (*M*) Brückescher Muskel; (*MP*) Medianebene des Kopfes; (*n*) Nerven; (*Na*) nasale Augenseite; (*Nc*) Nickhaut; (*O*) Ringmuskelfasern des Augenlides; (*Ob.s*) Musculus obliquus superior; (*Pc*) Pars ciliaris retinae; (*q*) Musculus quadratus; (*R.int*) Musculus rectus internus; (*Rp*) Ringwulst der Linse; (*Rs*) Musculus rectus superior; (*S*) Sklerotikalringplatte; (*Scl*) Sclera; (*Sc*) Linsenkammer, von Sekret erfüllt; (*Sp*) künstlicher Spaltraum zwischen Chorioidea und Retina; (*T*) temporale Augenseite. (Nach Slonaker, 1918)

Die Retina *der Tagvögel* ist dicker, das heißt zellenreicher als die *der Nachtvögel*, und von ihren beiden Segmenten übertrifft das obere, welches das Bild des Bodens empfängt, sowohl an Ausdehnung wie an Zahl der bipolaren Zellen und Ganglienzellen das untere, in dem sich der Himmel abbildet. *Viele Raubvögel* verdrehen daher, wenn sie im Sitzen den Teil des Himmels absuchen wollen, der über und etwas vor ihnen sich ausdehnt, den Kopf derart, daß das Abbild des

Himmels in das obere Segment der Retina fällt. Sie werfen dazu den Kopf entweder weit auf den Rücken oder bücken sich, um den Kopf vor dem Bauche umzukehren (*Accipiter gentilis*).

Orte deutlichen Sehens, in denen die Schicht der Opticusfasern und der Opticusganglienzellen stark reduziert ist, fehlen nie; sie treten gewöhnlich in Einzahl oder Zweizahl, zuweilen sogar in Dreizahl auf. Nur eine zentrale Area kommt den *meisten Passeres* (Figur 152, *Fov.*), ferner *den Pici, Galli, Ardeae und Columbae* zu; sie besitzt hier stets eine runde Gestalt und ist stets (außer *beim Haushuhn*, dessen Sehschärfe durch die Domestikation beeinträchtigt wurde) zu einer Grube (Fovea) vertieft. Die *Accipitres, Psittaci, Micropodidae und Alcedinidae* besitzen außer der zentralen, runden Fovea noch eine laterale (Figur 153); in anderen Gruppen weist die Netzhaut eine horizontal verlaufende, streifenförmige Area auf, welche zuweilen nicht vertieft ist und in deren Mitte dann die runde Fovea centralis sitzt (hierher wohl *alle Limicolae außer Gallinago und Verwandten*, ferner die *Laridae, Alcidae, Anseres, Oenanthe, Saxicola und Motacilla*), ja die ausgezeichnet fliegenden und ihre Beute im Flug erspähenden *Gattungen Sterna und Hirundo* sind nach Chievitz sogar durch den Besitz dreier Foveae ausgezeichnet. Dieser Autor fand, daß *Hirundo rustica* auf der streifenförmigen Fovea 2 runde trägt, und daß *Sterna* sich wie *Larus* verhält, aber dazu noch eine weit oben und hinten gelegene Fovea aufweist. *Die Striges* weichen bekanntlich fast von allen übrigen Vögeln dadurch ab, daß ihre Augen fast ganz nach vorn gerichtet sind; dementsprechend tritt an ihrer Retina nur eine weit lateral verschobene Fovea auf, in welcher (nach Rochon-Duvigneaud) nicht nur Zapfen, sondern auch Stäbchen stehen. Wie *die Striges* soll sich *Podargus* verhalten.

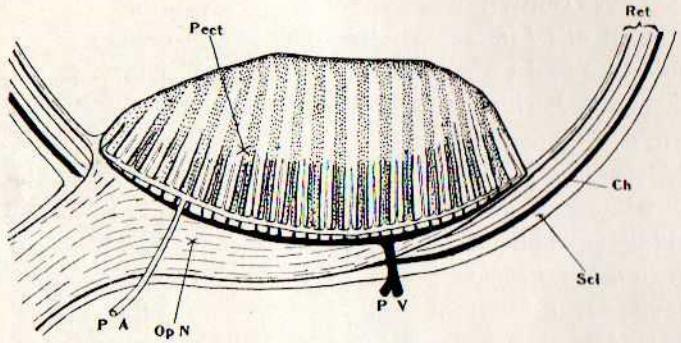


Figur 153. Coraciae (Alcedinidae). — *Alcedo atthis* Linnaeus: *Fundus des in situ belassenen rechten Auges, mit Pecten und den beiden Foveae*, von denen die temporale in einer besonderen Ausbuchtung des Bulbus liegt. Vergrößerung etwa 5 fach. (Nach Kolmer, 1924)

Pecten

Lateral vom Sehnerveneintritt, in der spaltförmigen Papilla nervi optici wurzelnd, ragt frei in den Glaskörperraum eine sehr stark pigmentierte Gliawucherung, der Fächer (Pecten), *homolog dem Zapfen der Reptilien*. Er hat in der Regel die Gestalt einer 4eckigen, wellblechartig gefalteten Platte, die so im Glaskörperraum orientiert ist, daß eine Fläche nasalwärts, die andere Fläche temporalwärts schaut (Figur 153). Die breitere Basis ist länger als der der Linse zugekehrte schmälere First (die »Brücke«); infolgedessen konvergieren die beiden Seitenränder in dieser Richtung. Die Zahl der Falten, die dicht nebeneinander liegen und nach ihrer Länge oft wie die Elemente einer Hirtenflöte abgestuft sind, wechselt zwischen 2 und 30. Die geringste Zahl zeigen *Striges, Podargus, Caprimulgus und Casuarius*, mit Ausnahme des letzteren *also schlecht*

akkommodierende Nachtvögel. Bei *Apteryx* wird das Organ zwar noch embryonal angelegt, verkümmert aber im Laufe der Ontogenese bis auf unbedeutende Reste. Relativ am größten ist das Gebilde bei den *Passeres*, wo es bis nahe an die Linse reichen kann. Von einer Basalarterie her treten Gefäße in den Pecten ein, die ein reichlich anastomosierendes Netzwerk bilden; diese Anastomosen übertreffen an Kaliber die Körperkapillaren ganz bedeutend (Figur 154, 155). Die Gliazellen senden ihnen zahlreiche protoplasmatische Fortsätze entgegen, welche mit kolbenartigen Verdickungen enden; mit anderen Fortsätzen treten sie untereinander in Verbindung und bilden so ein retikuläres Syncytium, dessen Zwischenräume mit Flüssigkeit gefüllt sind (Figur 156). Die Gliazellen, welche die »Brücke« aufbauen, senden protoplasmatische Zipfelchen in den Glaskörper (Figur 157); an ihnen nehmen die Glaskörperfibrillen ihren Ursprung, und daher haftet der Glaskörper stets fest an diesem Teil des Fächers (v. Husen, 1913).

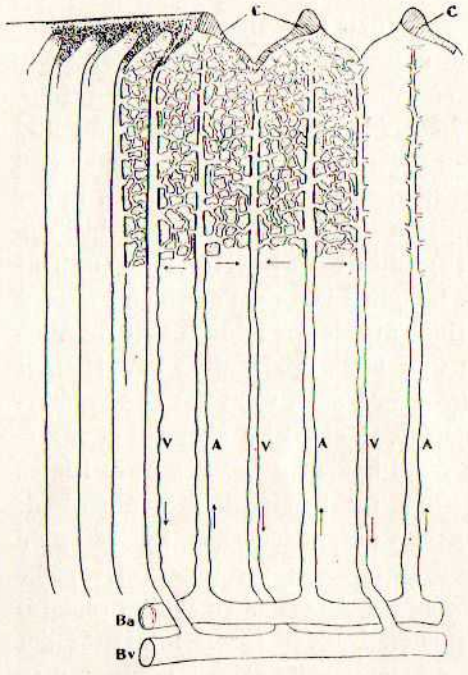


Figur 154. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Schema des Pecten, seiner Gefäßversorgung und seiner Lagebeziehung zum Eintritt des Nervus opticus.* (*Ch*) Chorioidea; (*OpN*) Nervus opticus; (*Pect*) Pecten; (*PA*) Arteria basilaris des Pecten, welche einen Zweig in jede Pectenfalte hinein entsendet; (*PV*) Vena basilaris des Pecten, deren Zweige zwischen je 2 benachbarten Pectenfalten herabziehen; (*Ret*) Retina; (*Scl*) Sclera. (Nach Slonaker, 1918)

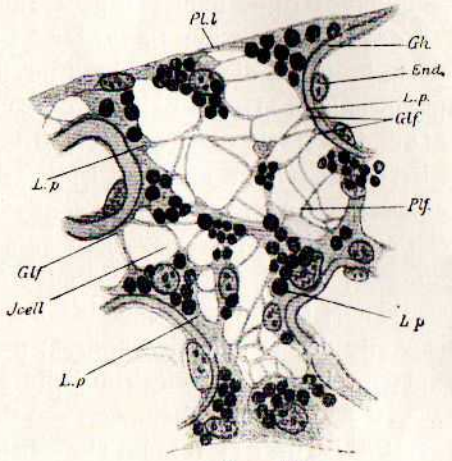
Die Funktionen des Fächers sind noch nicht geklärt. Sicher scheint, daß zu seinen Aufgaben die Regelung des intraokularen Druckes beim Akkommodationsvorgang gehört (daher Verkümmerung des Gebildes bei gering akkommodierenden Formen), ferner die Produktion und Ernährung des Glaskörpers und vielleicht auch der Retina, wodurch er die den Vögeln fehlende Arteria centralis retinae funktionell ersetzen würde. Die Faltenbildung würde dann dem Bedürfnis nach Vergrößerung der Oberfläche entspringen, während die dichte, schwarze Pigmentierung (bei *Circus* Pigmentgranula bis zu 10 μ Durchmesser!) wohl die Entstehung störender Lichtreflexe am Fächer verhindern soll. Erwähnt sei, daß Kajikawa (1923) dem Pecten noch die weitere Aufgabe zuspricht, das Auge zu erwärmen.

Die embryonale Entwickelung des Fächers haben neuerdings unter anderen Lindahl und Jokl (1923) verfolgt. Sie fanden, daß der Fächer als Differenzierungsprodukt der Sehnerveninsertion entsteht. Beim Verschluß der embryonalen Augenbecherspalte bleibt anfänglich im proximalen Abschnitt desselben eine Öffnung erhalten, die sich zu einer in proximo-distaler Richtung auswachsenden Spalte verlängert. Durch die proximale Wandung dieses Schlitzes ziehen die ersten Nervenfasern der Retina zur zentralen Wand des Becherstieles.

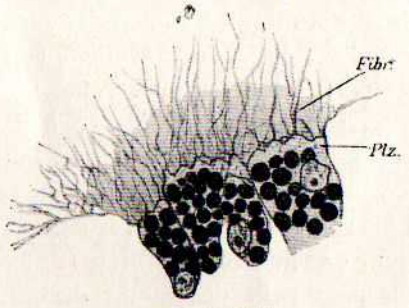
Dadurch kommt entsprechend der raschen Zunahme der zum Becherstiel strebenden Nervenfasern an der Außenwand des Bechers ein Wulst zustande, der die Sehnerveninsertion bezeichnet. Ihm liegt auf der Innenseite des Bechers gleichfalls eine wulstartige Erhebung gegenüber, welche sich gleichzeitig mit dem äußeren Wulst in den von nasal außen nach temporal innen verlaufenden Rest der Augenbecherspalte vorschiebt und den völligen Verschluß derselben herbeiführt. So entsteht ein Keil. Der innere Teil dieses Keils ist die Anlage des Pecten; sie wird ganz von Gliazellen aufgebaut, die aus dem Bereich der Opticusanlage stammen und gegen die Becherhöhle zustreben.



Figur 155.



Figur 156.



Figur 157.

Figur 155. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Schema der Gefäßversorgung des Pecten.* Die »Brücke« ist bei (*C*) durchschnitten, um die Falten des Pecten auseinanderklappen zu können. (*Ba*) Basalarterie; (*Bv*) Basalvene; (*A*) Arterie; (*V*) Vena. Die Pfeile zeigen die Stromrichtung an. (Nach Slonaker, 1918)

Figur 156. Striges. — *Strix aluco* Linnaeus: *Frontalschnitt durch das Gewebe des Pecten.* (*End*) Gefäßendothel; (*Gh*) Gefäßhülle; (*Icell*) Interzellularräume; (*Lp*) Limitans perivascularis; (*Pll*) Plasmalappen; (*Plf*) Plasmafüßchen. (Nach von Husen, 1913)

Figur 157. Accipitres (Falconidae). — *Falco tinnuculus* Linnaeus: *4 Zellen der Brücke des Pecten*, aus deren Plasmazipfeln (*Plz.*) Glaskörperfibrillen (*Fibr.*) in den Glaskörper austreten. (Nach von Husen, 1913)

Glaskörper

Der Glaskörper hat im Vogelauge eine ziemlich feste, gelatinöse Beschaffenheit; er haftet der Ora serrata und der Spitze des Pecten, aber nicht der Retina an.

Iris

Die Iris ist zu außerordentlicher Beweglichkeit befähigt; ihre Muskulatur nimmt bis zu einem gewissen Grade an den vom Ziliarmuskel ausgehenden Akkommodationsbewegungen teil, und die Weite der Pupille kann daher (*bei Corvus*)

durch Entfernungsänderungen von Reizobjekten beeinflußt werden. *Bei den Tauben* wird jeder Lidschlag, *bei Ardea und Eurypyga* jeder Nickhautschlag von einer Pupillenverengerung begleitet, und *bei den Psittaci* rufen Schreie und Kaubewegungen ein lebhaftes Pupillenspiel hervor. Dieser Beweglichkeit der Iris entspricht es, daß ihr quergestreifter Sphincter in der Regel sehr stark ausgebildet ist. Seine Fasern, welche äußerst reich an Sarkoplasma sind und nur wenige quergestreifte Fibrillen enthalten, verlaufen teils zirkulär, teils mehr oder weniger radiär und bilden ausgedehnte Syncytien, ja an dem der Linse zugekehrten Teil des Irisstroma von *Gallus* fand Boeke (1916) sogar sich verzweigende Muskelfasern, in denen die Fibrillen zum Teil aus dem zirkulären Verlauf in den radiären umschwenken. Der proximalen Fläche des Sphincter liegt ein dünner Dilatator der stark pigmentierten Bruchschen Membran (welche die Grenzschicht zwischen Irisstroma und Pars iridica retinae bezeichnet) an; seine radiär verlaufenden Fasern sind glatt. Sehr schwach ist die gesamte Irismuskulatur vor allem *bei Caprimulgus, aber auch bei Charadrius, Calidris, Striges*; stark bei den *Galli, Columbae, vielen Passeres und ganz besonders bei Phalacrocorax. Bei Falco* und *den Psittaci* kann eine Kontraktion der Iris am ziliaren Rande erfolgen, ohne daß die Weite der Pupille sich ändert; umgekehrt können hier Veränderungen in der Pupillenweite ohne Einfluß auf die Konzentration der äußeren Iriszone bleiben.

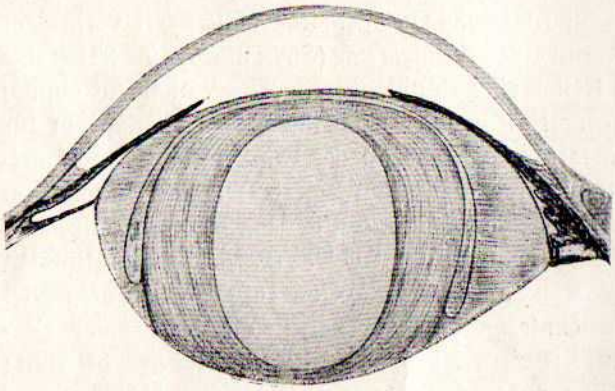
Nach den Untersuchungen von Bond (1919) geht die äußerlich wahrnehmbare Färbung der Iris im einfachsten Falle lediglich von dem dunklen Pigment aus, das im vorderen Blatt der Pars iridica retinae abgelagert ist und voll zur Wirkung gelangt, weil das Irisstroma sehr dünn und völlig pigmentlos ist. Hierher gehören die dunklen Augen der *Nestlinge vieler Vögel*, auch wohl die der *Schleiereule und der Chiaradiae-Mutante von Athene noctua.* Meist wird aber ein schwärzliches oder dunkelbraunes Auge nicht durch die Pigmentierung der Pars iridica retinae, sondern durch dichte Melaninablagerung im Irisstroma hervorgerufen; die Pigmentgranula tritt hier in verästelten Zellen auf, welche ihre Fortsätze im Bindegewebe und selbst zwischen den Fasern des Sphincter ausbreiten. Die gelbe und die rötlichbraune Iris verdanken ihre Färbung der Anwesenheit von Chromatophoren, die mit so gefärbten rundlichen Körnchen beladen sind. Im Laufe der Ontogenese geht das dunkeläugige Stadium oft dem gelbäugigen voraus; man findet dann, daß sich die schwarzen Chromatophoren auf den Hintergrund des uvealen Teiles der Iris zurückgezogen haben und daß an ihrer Stelle Chromatophoren mit hellerfarbigem Pigment ins Stroma eingewandert sind, die entweder reich verzweigt sind (*Columbae*) oder aller Fortsätze entbehren (*Striges*). Lagern sich gelbe Chromatophoren um die Blutgefäße der Iris, so kann eine orangerote Färbung resultieren (*manche Columbae*). In grauen und weißen Augen ist das Stroma sehr reich an farblosen, aber mehr oder weniger trüben Körnchen, welche das Licht wieder zurückwerfen und das retinale Pigment nicht durchscheinen lassen. Bei blauen Augen verstärkt sich wahrscheinlich die Wirkung des trüben Mediums, das nach Bond bei *Parotia lawesi* in feingestreiften Spindelzellen des Stroma zu suchen sein soll. Durch Kombination solcher »Blaustruktur« und darüberliegender gelber Chromatophoren entsteht vermutlich das grüne Auge von *Phalacrocorax*. Außer vielfach beträchtlicher individueller Variation tritt zuweilen auch ein ausgesprochener Sexualdimorphismus (*Xenorhynchus asiaticus*) oder ein periodischer Wechsel (*Lampronessa sponsa*) in der Irisfärbung auf.

Die Pupille, welche nicht genau in der Mitte des Irisringes, sondern ein wenig nach vorn unten von ihr zu liegen pflegt, ist fast immer kreisrund und bleibt es auch in kontrahiertem Zustand, von wenigen Ausnahmen abgesehen. So zieht sich die im erweiterten Zustande nahezu kreisrunde *Iris von Rynchops, einem Dämmerungsvogel, wie bei den Feliden* zu einem schmalen, senkrechten Spalt zusammen (Wetmore). Bei *Aptenodytes patachonica* ist die Pupille (nach Murphy) in kontrahiertem Zustande 4eckig, erweitert besitzt sie den polygonalen Umriß einer »Irisblende« photographischer Apparate. Von rhombischer Form ist die verengerte Iris bei *Pygoscelis papua. Columba palumbus* hat eine schrägovale Pupille. Ein an der nasalen Begrenzung der Pupille gelegener schwarzer Fleck, der anscheinend vom Pigment der obersten Schichten des Irisstroma gebildet wird, erweckt *beim Schwarzspecht* (*Dryocopus martius*) den Eindruck eines birnenförmigen Sehloches. Pupille

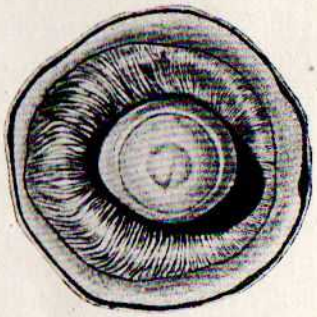
Fast bei allen Vögeln erfolgt der Adaptionsvorgang sehr rasch. Nicht nur die *Tagvögel, sondern sogar diejenigen Eulen, deren Irisstoma gefärbt ist*, vermögen ohne »geblendet« zu werden, also ohne irgendwelche Herabsetzung ihrer Unterschiedsempfindlichkeit, in die Sonne zu blicken. Schaltet man nach vorheriger völliger Verdunkelung vor den Augen einer *Waldohreule* (*Strix aluco*) eine 25kerzige Glühbirne ein, so ist der einzige Reflex eine Pupillenverengerung, die nicht einmal so stark ist wie *beim Menschen*. Häufig tritt nach längerer Helladaption für kurze Zeit eine gewisse Pupillenstarre ein, während das dunkeladaptierte Vogelauge auf Lichteinfall sofort mit Pupillenverengerung reagiert. Die Dunkeladaption ist *bei vielen Tagvögeln* mangelhaft, vor allem *bei Gallus*, der in noch höherem Maße als *der Mensch* hesperanop und in der Dämmerung für Rot stark unterempfindlich ist (während dieser Vogel im Zustand der Helladaption rote Farben sehr viel heller sieht als wir). In welchem Umfange die Stäbchen in der Retina der *Tagvögel* die Dunkeladaptierung unterstützen, ist noch nicht hinreichend bekannt; sie scheinen hier wenig Sehpurpur zu bilden. Hess spricht den *Hühnern und Tauben* nur verschwindende Mengen von Sehpurpur zu. Anders liegen die Verhältnisse *bei den Nachtvögeln*, vor allem den *Striges und Caprimulgi*. Deren Stäbchen sind überaus lang und vermögen in ihrem Außenglied Sehpurpur in reichlicher Menge zu bilden. Sie stehen so dicht, daß sie sich über den kurzen Zapfen wie ein Wald über dem Unterholz zusammenschließen. Wahrscheinlich ist *die Netzhaut dieser Vögel* im wesentlichen nur für Unterschiede der Helligkeit und nur in ganz geringem Maße auch für Farbenunterschiede empfindlich. Dem entspricht, daß im Gefieder der *Eulen und Nachtschwalben*, denen nach dem Bau der Netzhaut auch *die Segler* (*Micropodidae*) anzureihen sind, bunte Farben völlig fehlen. Es ist bekannt, daß *Eulen* selbst bei ganz schwachem Sternenlicht, in dem der Mensch nichts zu unterscheiden vermag, gut sehen. Noch größer als bei diesen dürfte die Adaptionsfähigkeit *bei einigen Salanganen* (*Collocalia*) sein, welche im Sonnenschein nach Schwalbenart Insecten jagen, ihre Schlaf- und Niststätten dagegen in völlig finsteren Grotten und Klüften haben, zuweilen viele 100 Meter vom Höhleneingang entfernt. Wie sie sich dort zu orientieren und ihre Nester zu finden vermögen, ist ein noch völlig ungelöstes Rätsel. Adaption

Die Linse des Vogelauges (Figur 158, 160) ist im allgemeinen von mäßiger Härte, bei gewissen, stark akkommodierenden Formen (*Phalacrocorax*) sogar von großer Elastizität. Sie ist niemals kugelförmig, sondern meist mehr oder weniger Linse

eiförmig, zuweilen stark asymmetrisch. Bei *jungen Nesthockern* ist die Linse in der Regel zunächst noch milchig getrübt, eine Folge des Umstandes, daß die Kerne des Linsenepithels ihre Färbung erst einbüßen und schwinden, wenn der Vogel nahezu flügge ist. *Die Jungvögel dieser Arten* dürften also bis zu diesem Zeitpunkt nur ein sehr undeutliches Netzhautbild empfangen. In ihrer Äquatorialzone wird die Linse von einer weicheren Schicht umgeben, in der das aus der Vorderwand des embryonalen Linsenbläschens hervorgegangene Linsenepithel sehr hoch ist: dem Ringwulst. Er ist von einem Spaltraum, der Linsenkammer (einem Rest der embryonalen Linsenhöhle) von der härteren Hauptfasermasse der Linse getrennt. Diesen Spaltraum erfüllt ein wässeriges Sekret, das offenbar von den Zellen des Ringwulstes ausgeschieden wird (Slonaker, 1918). Der Ringwulst steht in inniger Verbindung mit den Falten des Ziliarkörpers und trägt daher einen deutlichen Abdruck der von den Ziliarfortsätzen ausgehenden Stempelchen. Vielfach ist wie die Hauptfasermasse, so auch der Ringwulst stark asymmetrisch gebaut und temporal breiter als nasal.



Figur 158.



Figur 159.

Figur 158. Caraciae (Alcedinidae). — *Alcedo atthis* Linnaeus: *Temporo-nasaler Radiärschnitt durch den vorderen Augenabschnitt.* Links nasal, rechts temporal. Zu beachten ist die Asymmetrie in der Ausbildung der Linse und besonders des durch die Linsenkammer von ihr getrennten Ringwulstes, sowie des Ziliarkörpers. (Nach Kolmer, 1924)

Figur 159. Coraciae (Alcedinidae). — *Alcedo atthis* Linnaeus: *Vorderer Augenabschnitt mit Ziliarkörper und Linse, von rückwärts gesehen.* Linse eiförmig, mit dem spitzen Pol temporalwärts schauend; Ziliarkörper temporal viel breiter als nasal, seine Falten gegen den stumpfen Pol der Linse zu immer enger und zarter werdend. (Nach Kolmer, 1924)

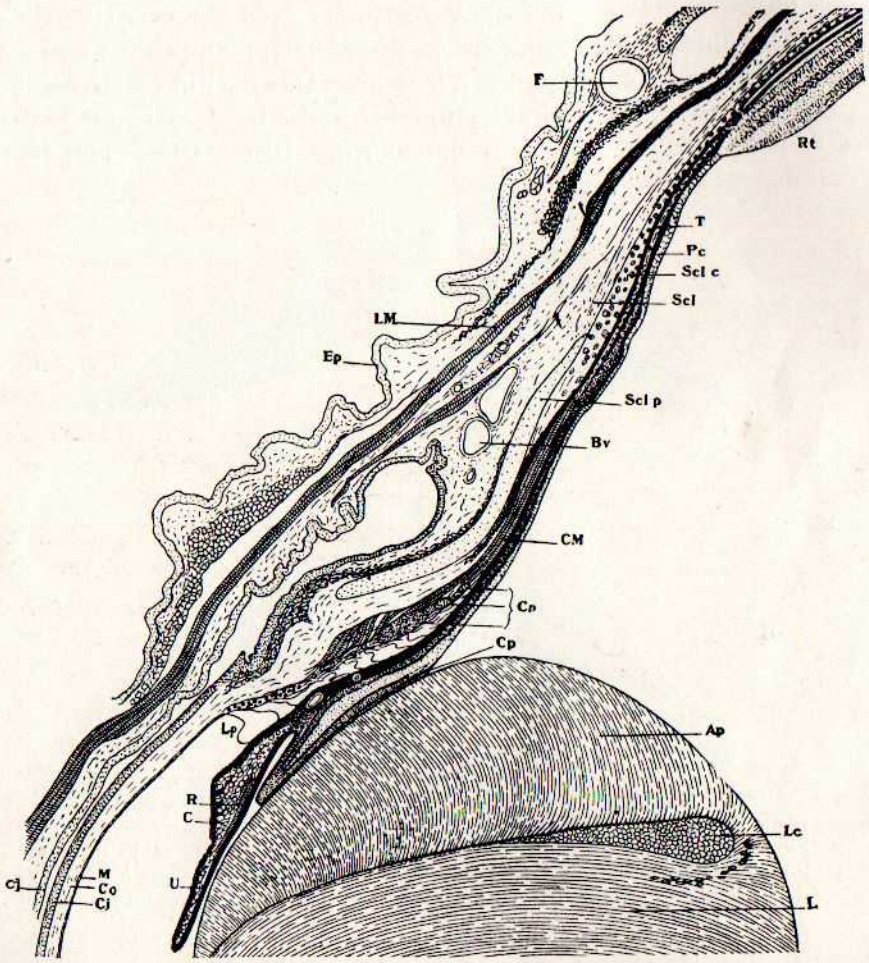
Ziliarkörper

Der Ziliarkörper des Vogelauges pflegt eine dem Ringwulst gleichsinnige Asymmetrie zu zeigen (Figur 159). Seine sehr zahlreichen Falten (100 und mehr) gewinnen nach der Linse zu an Höhe. Von ihrer Befestigung am Ringwulst war schon die Rede. Außerdem wird eine Verbindung von Ziliarkörper und Linse noch durch die Fasern der Zonula Zinnii hergestellt, welche schwächer ausgebildet ist als bei den *Säugern*.

Akkommodation

Das Vogelauge ist auf das Fernsehen eingestellt bis zu dem Augenblick, an dem der Akkommodationsvorgang einsetzt. Dieser verläuft nach der Darstellung von C. Hess *beim Vogel* wesentlich anders als *beim Menschen* und nimmt seinen Ausgang vom Musculus ciliaris (Figur 160, *CM*), einem quergestreiften Muskel von radiärem Faserverlauf, welcher *bei vielen Vögeln*

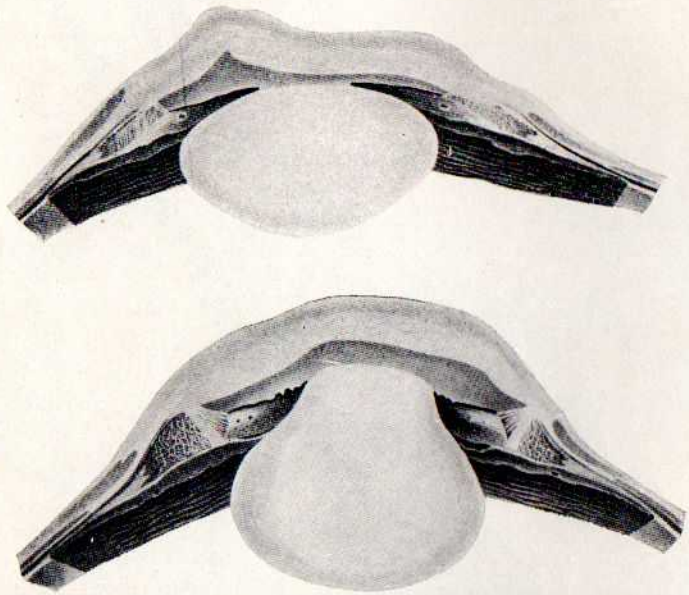
sehr stark entwickelt ist und (außer bei *Uria*?) in 2 Portionen zerfällt. Die proximale Partie entspringt als Musculus protractor corporis ciliaris (»Brückescher Muskel«) an der Innenseite der Sclera und verläuft von da nach hinten innen, um an der Außenfläche des Ziliarkörpers zu inserieren. Die distale Partie (»Cramptonscher Muskel«), welche ein wenig vor der proximalen an der Sclera ihren Ursprung nimmt, zieht nach vorn und befestigt sich innen an der Corneo-Skleralgrenze.



Figur 160. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Vertikalschnitt durch das untere Lid und den Ziliarkörper mit einem Teil der Linse.* (*Ap*) Ringwulst; (*B*) Blutgefäß; (*C*) Musculus sphincter iridis; (*Cj*) Conjunctiva; (*CM*) Ziliarmuskel; (*Cn*) Ziliarnerven; (*Co*) Substantia propria der Cornea; (*Cp*) Ziliarfortsätze; (*Ep*) Epithel; (*F*) Federbalg; (*L*) Linse; (*Lc*) Linsenkammer; (*LM*) Musculus depressor palpebrae inferioris; (*Lp*) Ligamentum pectinatum; (*M*) Descemetsche Membran der Cornea; (*Pc*) Pars ciliaris retinae; (*R*) Musculus dilatator pupillae; (*Rt*) Retina; (*Scl*) Sclera; (*Scl c*) Scleraknorpel; (*Scl p*) Scleraplatte; (*T*) hintere Sehne der Ziliarmuskeln, an der Sclera rückwärts von der Ora serrata befestigt; (*U*) uvealer Teil der Iris. (Nach Slonaker, 1918)

Der erste unter diesen beiden Muskeln hat die Aufgabe, den Ziliarkörper bei der Akkommodation nach vorn zu ziehen; ihm wirkt ein elastischer Bandapparat, das Ligamentum pectinatum entgegen, welches, vorn mit starken, hinten mit schwachen Fasern den Fontanaschen Raum durchziehend, derart zwischen

der Sclera und den mittleren Partien des Ziliarkörpers ausgespannt ist, daß es letzteren bei Erschlaffung des Muskels in die Ruhelage zurückführt (Figur 160, *Lp.*). Bei der Kontraktion des Cramptonschen Muskels hingegen wird die Corneo-Skleralgrenze beträchtlich gegen das Augeninnere verschoben. Das Gemeinsame in der Wirkungsweise beider Muskeln besteht darin, daß, sobald sie sich zusammenziehen, die Ziliarfortsätze eine Verlagerung nach der Augenachse zu erfahren. Dadurch werden nach Hess die elastischen Kräfte der Ziliarfortsätze frei und üben einen Druck auf die Vorderfläche der Linse aus, ermöglicht durch die innige Verbindung, welche zwischen den ziliaren Stempelchen und den ihnen anliegenden Teilen des Ringwulstes besteht. Gleichzeitig erhält der Sphincter iridis den erforderlichen Spielraum, um bei seiner Kontraktion mittelbar einen verstärkten Druck auf die Linse auszuüben. Dieser Druck nun führt dazu,



Figur 161. STEGANOPODES (Phalacrocoracidae). — *Phalacrocorax carbo* Linnaeus: *Sagittalschnitt durch ein in Formol gehärtetes Auge* in Ruhe (**1**) und Akkommodation (**2**): Linsenvorderfläche des akkommodierenden Auges durch den von Ziliarkörper und Iris auf sie ausgeübten Druck im pupillaren Teil stark vorgewölbt, Ligamentum pectinatum gespannt. Die sehr dicke Hornhaut ist postmortal kollabiert. (Nach C. Hess, 1910)

daß die in der Ruhelage gleichmäßig gewölbte Vorderfläche der Linse in der Umgebung ihres vorderen Poles stärker gewölbt wird. Am größten ist die Gestaltsveränderung *bei den Tauchervögeln, wie Phalacrocorax*, deren Auge den Anforderungen deutlichen Sehens sowohl über wie unter Wasser angepaßt ist (Figur 161). Hess fand bei der genannten Gattung — bei der übrigens noch eine 3. Portion des Ziliarmuskels hinzukommt, deren Fasern einen zirkulären Verlauf nehmen — eine Akkommodationsbreite von 40 bis 50 Dioptrien (wogegen *der Mensch* eine solche von nur 14 bis 15 Dioptrien besitzt). Bei den *meisten übrigen Vögeln* ist die Akkommodationsbreite viel geringer: sie beträgt *bei Hühnern und Tauben* 8 bis 12, *bei Nachtvögeln wie den Eulen* gar nur 2 bis 4 Dioptrien. Diese Befunde von Hess stimmen aufs beste überein mit

den anatomischen Feststellungen Rochon-Duvigneauds, nach denen die ziliare Muskulatur und die Irismuskulatur *bei Eulen, Schwalben und Seglern* sehr gering entwickelt ist, und ebenso mit den Beobachtungen Heinroths (1926), der unter anderem folgende Angaben darüber macht: »*Alle Eulen* können offenbar nichts in nächster Nähe erkennen, insbesondere nicht die großäugigen Formen. Wirft man zum Beispiel einer *Zwergohreule* (*Otus scops*) einen Mehlwurm hin, auf den sie sofort mit den Fängen herunterstößt, so kommt es vor, daß sie ihn auf der glatten Tischfläche nicht richtig gepackt hat und er dann unmittelbar vor ihr liegt. Sie kann nun nicht einfach nochmals zugreifen, sondern muß erst ein paar Schritte zurückgehen, um ihn wieder von neuem ins Auge zu fassen.« Ähnliche Wahrnehmungen machte Heinroth am *Mauersegler* (*Micropus apus*). Die Zonula Zinnii ist am Vogelauge nicht wesentlich an der Formveränderung der Linse beteiligt. Sie bleibt — da ihre Aufgabe hier allein in der Herstellung einer festen Verbindung zwischen Linse und Ziliarkörper besteht, die durch sehr viele, äußerst feine Fasern bewirkt wird — auch während der Akkommodation gespannt. Nicht Entspannung, sondern Kompression verleiht also der Vogellinse die zur Akkommodation erforderliche Form (Hess). Mit dieser Tatsache steht die Ausbildung des Ringwulstes in Verbindung, welchem nach Hess die Aufgabe zukommt, »den von der Binnenmuskulatur des Auges auf die Linsenvorderfläche ausgeübten Druck in zweckmäßiger Form auf die Linsenmasse selbst zu übertragen«. Die größte Dicke des Ringwulstes findet sich im allgemeinen *bei denjenigen Vögeln*, die bei der Nahrungssuche ihr Auge auf ziemlich kurze Entfernung einstellen müssen, ohne dabei über eine starke Irismuskulatur zu verfügen. Sehr bedeutend ist sie *vor allem bei den Hirundinidae* und *Micropodidae*, Formen also, welche ihre aus kleinen, fliegenden Insecten bestehende Beute in rasendem Fluge entdecken und darum zu äußerst rascher Akkommodation befähigt sein müssen. Der Ringwulst macht bei *Micropus* etwa $^1/_2$, bei *Bubo* $^1/_{10}$ der gesamten Linsenmasse aus. Bei *Alcedo* (sehr schwache Irismuskulatur) beträgt das Verhältnis 1 : 3 (Figur 158), bei *Phalacrocorax* (sehr starke Irismuskulatur) 1 : 20 (Figur 165).

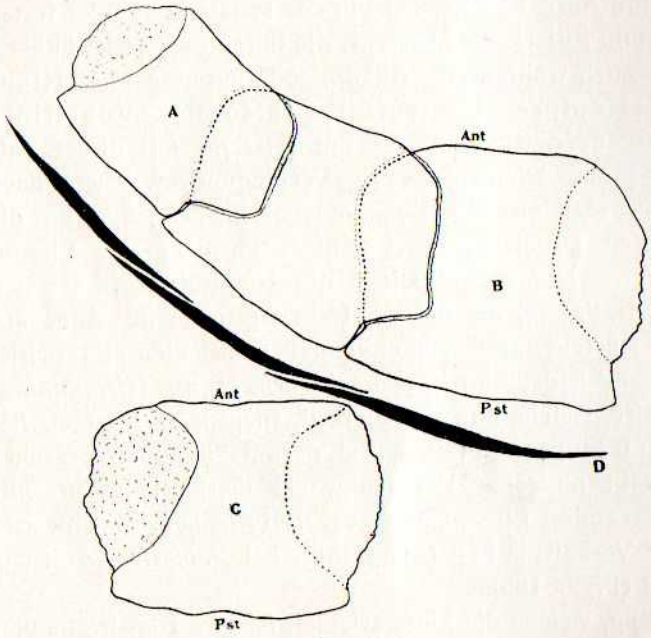
Für die Formveränderung, welche die Linse erleidet, ist ihre Konsistenz von großer Bedeutung. Der außerordentliche Betrag dieser Veränderung *beim Kormoran* wird nur dadurch ermöglich, daß die Linse hier um vieles weicher ist als etwa *bei Hühnern und Eulen*. Hess fand die Linse um so weicher, je größer das Akkommodationsbedürfnis der Vogelart ist.

Wir sind im vorstehenden der Darstellung von Hess gefolgt. Slonaker (1918) ist ihr entgegengetreten; nach seiner Auffassung, die sich im wesentlichen auf Untersuchungen am *Haussperling* stützt, spielt beim Akkommodationsvorgang die Formveränderung der Linse nur eine bescheidene Rolle. Um das Auge für kürzere Entfernungen einzustellen, genüge (wenigstens bei *Passer*) eine Verlängerung der Augenachse, ein Vorwärtsschieben der Linse und eine Verstärkung der Corneawölbung. Der Ringwulst ist nach der Darstellung Slonakers so weich und zudem ja durch einen von Flüssigkeit erfüllten Spaltraum, die Linsenkammer, von der *bei den meisten Vogelarten* harten Linse getrennt, daß ein auf den Ringwulst ausgeübter Druck nicht zu einer Veränderung der Linsenwölbung führen kann. Der Inhalt der Linsenkammer dient nach diesem Autor dazu, die Linse zu ernähren und wird von den anliegenden Zellen des Ringwulstes sezerniert.

Aus dem bisher Gesagten ergab sich, daß bei der Akkommodation (nach welcher von beiden Alternativen sie auch erfolgen möge) eine beträchtliche Verkleinerung des Vorderkammerraumes eintreten muß. Die dabei einsetzende Druckvermehrung im Humor aqueus (der meist sehr dünnflüssig ist, zähflüssiger *nur bei den schlecht akkommodierenden Eulen*) wird dadurch ausgeglichen, daß die Flüssigkeit zwischen den Falten eines dünnen Ziliarringabschnittes, der dem Pecten gegenüberliegt, nach hinten austritt. Hierdurch und wohl auch durch geringe Wölbungsvermehrung der hinteren Linsenfläche entsteht im Glaskörper ein höherer Druck, der vermutlich durch die Gefäße des Pecten reguliert wird (wie bereits oben angeführt).

Cornea

Die Dicke der Cornea wechselt sehr; sie ist recht gering bei den *Eulen*, zumal am vorderen Pol (Figur 164), beträchtlich dagegen bei *vielen Tauchervögeln* (*Uria*, *Colymbus*, *Phalacrocorax*) (Figur 165). Daß gerade die letzteren eine dicke Hornhaut haben, dürfte mit dem extraokularen Druck in Verbindung stehen, dem ihr Auge bei der Nahrungssuche unter Wasser ausgesetzt ist.



Figur 162.

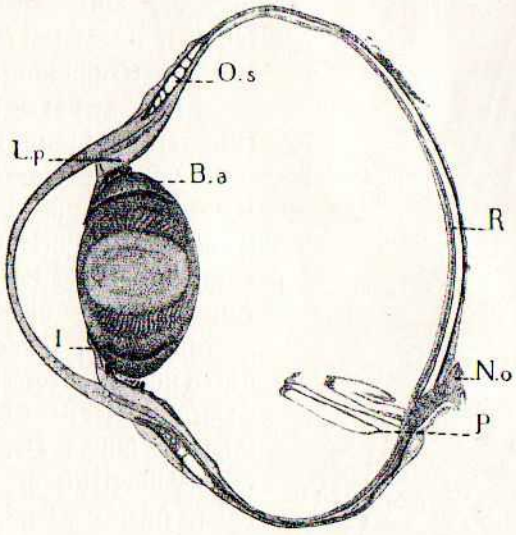
Figur 162. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: (*A*, *B*) *3 benachbarte Platten des Sklerotikalringes*, von denen (*A*) nasal, (*B*) nahezu dorsal gelegen ist; zu beachten ihre verschiedene Größe und die Deckungsweise; (*D*) stellt einen Querschnitt durch diese 3 Platten dar; (*C*) eine einzelne Platte. (Nach Slonaker, 1918)

Die Wölbung der Cornea ist in der durchsichtigen Zone fast genau sphärisch. Die Ausdehnung der Kalotte entspricht *bei Tagvögeln* einer Winkelöffnung von etwa 120°, *bei Nachtvögeln* von etwa 150°.

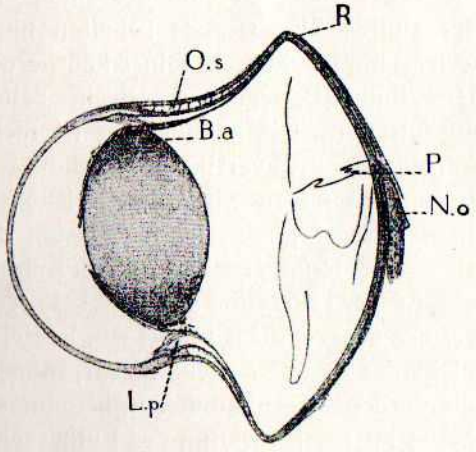
Sclera

An der in großer Ausdehnung knorpeligen Sclera treten an 2 Stellen Verknöcherungen auf, nämlich einmal weit hinten in Gestalt eines den Sehnerveneintritt hufeisenförmig umgebenden Knöchelchens (nur von den *Pici*, *Passeres und Accipitres* bekannt), und weiter als Ring von Knochenschuppen, die sich dachziegelartig zu decken pflegen, im vorderen Abschnitt der Sclera. An diesem Ring, dem Sklerotikalring, der temporal breiter ist als nasal (Figur 162), inseriert vorn die Cornea, hinten setzt er sich in die unverknöcherte Sclera fort. Er fehlt *keiner Vogelart*, aber die Zahl seiner Elemente ist einigen Schwankungen unterworfen (10 bis 17); sie sind bei größerer Dicke (*Accipitres*, *Striges*, *Catarrhactes*) innen hohl (Figur 163, *O.s*). An kurzen Augen schmal und flach gelegen, erscheint der Sklerotikalring an langen Augen als langer, hinten verbreiterter

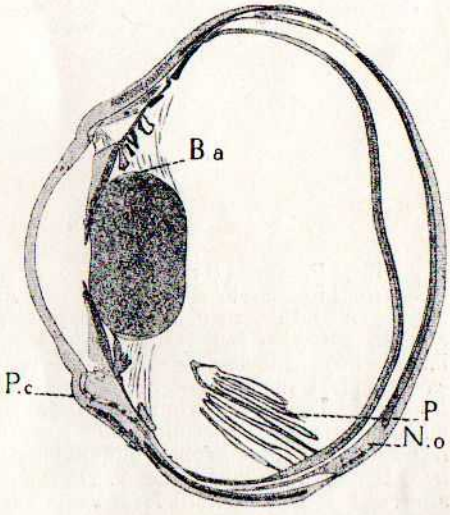
Kegel oder gar (*Striges*) als geschweifte Röhre. Slonaker (1918) vertritt die Ansicht, daß die Ausbildung dieses Ringes gegeneinander verschiebbarer Knochenplatten mit dem Akkommodationsvorgang in Verbindung steht. Durch die Kontraktion des Brückeschen und des Cramptonschen Muskels würden deren beide Ursprünge einander genähert werden und die dazwischengelegene Partie



Figur 163. Accipitres. — *Buteo buteo* Linnaeus: *annähernd vertikal gelegter Schnitt durch das Auge, der die Fovea nicht und den Sehnerven nur am Rande getroffen hat.* (*B.a*) der hier mächtige Ringwulst; (*I*) Iris; (*L.p*) Ligamentum pectinatum; (*N.o*) Nervus opticus; (*O.s*) Sklerotikalring; (*P*) Pecten; (*R*) Retina. (Nach Rochon-Duvigneaud, 1920)



Figur 164.



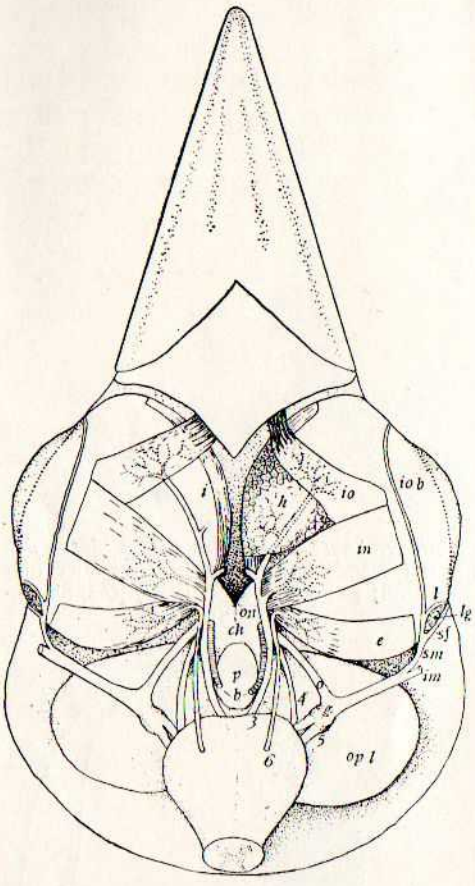
Figur 165.

Figur 164. Striges. — *Strix aluco* (Linnaeus): *annähernd horizontal gelegter Schnitt durch das Auge, dicht unter der Fovea verlaufend.* Typisches Nachtvogelauge mit sehr langer Augenachse und starker Corneawölbung. (*B.a.*) Ringwulst der Linse; (*L.p.*) Ligamentum pectinatum; (*N.o*) Nervus opticus; (*O.s*) Sklerotikalring; (*P*) Pecten. (Nach Rochon-Duvigneaud, 1920)

Figur 165. Steganopodes. — *Phalacrocorax carbo* Linnaeus: *annähernd vertikal gelegter Schnitt durch das Auge.* Bei diesem Tauchervogel ist die Cornea sehr dick und wenig gewölbt, die Irismuskulatur sehr mächtig. Bezeichnungen wie in Figur 163. Außerdem sind hier dargestellt die Fasern der Zonula Zinnii, welche die Linse mit dem Ziliarkörper verbinden. (Nach Rochon-Duvigneaud, 1920)

der Sclera sich nach außen vorbuchten, wenn letztere nicht versteift wäre. So aber führt der Akkommodationsvorgang nur dazu, daß sich die Knochenplättchen des Sklerotikalringes weiter übereinander schieben, als es in der Ruhelage der Fall war. Da hierbei der äquatoriale Durchmesser des Auges verringert und der intraokulare Druck erhöht wird, muß sich die Augenachse strecken: die Linse und die Cornea werden vorwärts geschoben und letztere erfährt dabei eine stärkere Krümmung.

Bulbus

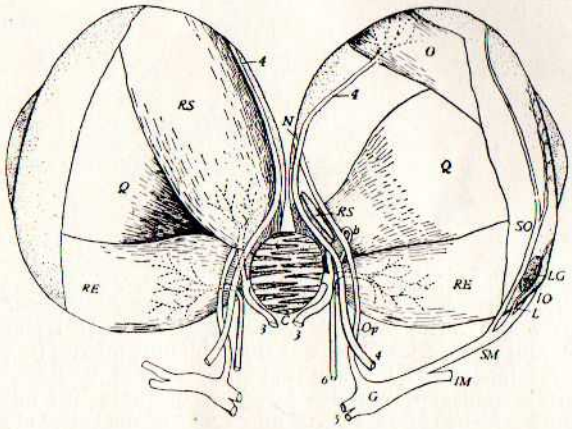


Figur 166. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Ventralansicht des Gehirns, der Augen und der zu ihnen und ihren Hilfsorganen ziehenden Nerven.* (*b*) Arteria cerebralis; (*ch*) Chiasma; (*e*) Musculus rectus externus; (*g*) Ganglion Gasseri; (*h*) Hardersche Drüse; (*i*) Musculus rectus internus; (*im*) Ramus mandibularis Nervi trigemini; (*in*) Musculus rectus inferior; (*io*) Musculus obliquus inferior; (*io b*) Ramus infraorbitalis des 2. Trigeminusastes; (*lg*) Tränendrüse; (*l*) Nerv zur Tränendrüse; (*o*) Ramus ophthalmicus Nervi trigemini; (*on*) Nervus opticus; (*op l*) Lobus opticus; (*p*) Hypophyse; (*sf*) Stirnast des 2. Trigeminusastes; (*sm*) Ramus maxillaris Nervi trigemini; (*3, 4, 5, 6*) 3. bis 6. Hirnnerv. (Nach Slonaker, 1918)

Die äußere Form des Bulbus (Figuren 163 bis 165) weicht stets bedeutend von der Kugelgestalt ab, da der Krümmungsradius der Cornea viel kleiner ist als der des übrigen Bulbus, wozu noch kommt, daß die Cornea und das hintere Augensegment nicht konzentrisch angeordnet sind, sondern die erstere nach unten und nasal verschoben erscheint. Die 2 Durchmesser des Bulbus sind in der Regel ungleich lang. Der horizontale Durchmesser übertrifft oft an Länge den vertikalen (niemals kommt das umgekehrte Verhalten vor), worin sich die Tendenz äußert, das Gesichtsfeld in horizontaler Blickrichtung zu erweitern. Diesem Streben zur Horizontalelliptizität setzt meist der Umstand eine Schranke, daß der Bulbus eine Gestalt behalten muß, welche ihn befähigt, in seiner knöchernen Umrahmung Bewegungen nach allen Seiten auszuführen. Die Bulbusachse ist meist kürzer als der vertikale Durchmesser; in solchen Augen wird das Gesichtsfeld in der Regel groß sein auf Kosten der Bildgröße. Relativ sehr lang ist die Bulbusachse *bei den Accipitres* und ganz besonders *bei den Striges*; doch ist bei den letzteren nicht das hintere Augensegment, sondern die vordere Augenkammer in besonderem Maße an der Streckung der Bulbusachse beteiligt und daher das Gesichtsfeld sehr beschränkt (*bei Strix aluco* $^1/_2$ so groß wie *bei Accipiter nisus*, $^1/_3$ so groß wie *bei Falco tinnunculus*). *Aquila* und *Circaëtus* mit 29 bis 30 Millimeter Achsenlänge haben ein größeres Retinabild als der Mensch (da bei diesem die Achsenlänge nur etwa 24 Millimeter beträgt); dagegen ist bei *Struthio* trotz seiner bedeutenden Körpergröße die lineare Verkleinerung nur halb so groß wie beim Menschen.

Augenmuskeln

Das Vogelauge erweckt den Eindruck einer sehr geringen Beweglichkeit; das ist bei tiefen Augen auch mehr oder minder der Fall, und die *Augen der Striges* verharren sogar nahezu starr in ihrer Umrahmung. Doch wird ein solcher Eindruck oft auch nur vorgetäuscht, und zwar dadurch, daß die ganze häutige Umgebung der Lidspalte (die darum unbefiedert ist) den Bewegungen des Bulbus folgt. Die Versuche von Slonaker (1918) haben ergeben, daß die Sehachsen bei *Passer domesticus* mit der Medianebene einen Winkel von etwa 65° bilden, wenn die Außenmuskulatur des Bulbus sich in der Ruhelage befindet, daß aber beim »Schnabelsehen« dieser Winkel bis auf 25° verkleinert werden kann, wobei dann die nasale Augenhälfte stark zurückgezogen wird. 6 Muskeln, welche *bei den Reptilien* den Bulbus bewegen, kehren *bei allen Vogelarten* wieder (siehe oben Seite 85, sowie Figuren 166 bis 168); nur der Musculus retractor bulbi fehlt (bis auf seine Abspaltung: Musculus quadratus der Nickhaut).



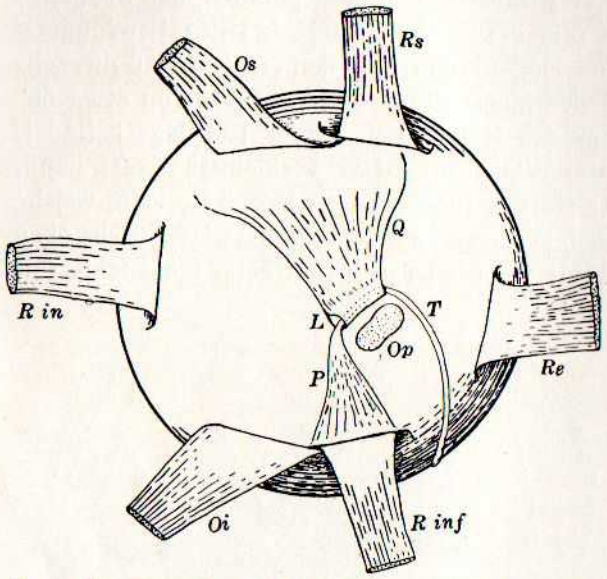
Figur 167.

Figur 167. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Ansicht der beiden Bulbi von hinten mit ihrer Außenmuskulatur.* Rechts ist der Musculus rectus superior entfernt. (*C*) Chiasma; (*b*) Verbindungsast des Ramus ophthalmicus Nervi trigemini zum Nervus oculomotorius; (*G*) Ganglion Gasseri der sensiblen Trigeminuswurzel; (*IM*) Ramus mandibularis Nervi trigemini; (*IO*) Ramus orbitalis superior des Maxillarastes des Nervus trigeminus; (*L*) Nervus lacrimalis; (*LG*) Tränendrüse; (*N*) Nervus nasalis; (*O*) Musculus obliquus superior; (*Op*) Ramus ophthalmicus Nervi trigemini; (*Q*) Musculus quadratus; (*RE*) Musculus rectus externus; (*RS*) Musculus rectus superior; (*SM*) Ramus maxillaris Nervi trigemini; (*SO*) dessen Ramus orbitalis superior; (*3, 4, 5, 6*) 3. bis 6. Hirnnerv. (Nach Slonaker, 1918)

Lidapparat

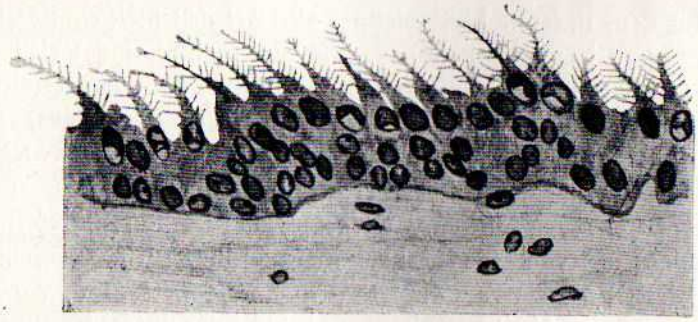
Unter den beiden als Hautduplikatur entstandenen Augenlidern, dem oberen und dem unteren Lid, zeichnet sich *bei den meisten Vögeln* nur das untere durch größere Beweglichkeit aus, und nur in ihm findet sich eine feste, bindegewebige Platte (Konjunktivalplatte, Tarsus), die dem quergestreiften Herabzieher des unteren Augenlides (innerviert vom 3. Ast des Trigeminus) zum Ansatz dient. Der Verschluß der Lidspalte erfolgt daher in der Regel vorwiegend durch Heraufziehen des unteren Lides; ein abweichendes Verhalten bekunden *die Striges, Psittaci, Rhamphastidae, Troglodytes, Cinclus* und *Struthio*, insofern dort das obere Lid (an dem der vom Nervus oculomotorius innervierte Musculus levator palpebrae superioris ansetzt) beweglicher ist als das untere. *Die Striges* senken zum Lidschlag das obere Lid, ziehen aber zum Schlafe das untere herauf (Heinroth); wieder andere, wie die *Galli, Accipitres, Gruidae, Casuarii*, benutzen die Lider nie zum Lidschlag, sondern nur zum Verschluß des Auges im Schlafe. Dieser Verschluß wird bewirkt durch einen nur zu langsamer Kontraktion befähigten, glatten Musculus orbicularis palpebrarum — dem Antagonisten der sich rasch zusammenziehenden, quergestreiften Heber des oberen und Senker des unteren Lides. *Caprimulgus* schließt die Lidspalte auch im Schlafe nicht völlig.

Die Außenfläche beider Lider ist fast stets von Federn entblößt (*Sula* besitzt hier noch feine Dunen), dagegen entwickeln sich am Lidrand häufig kleine Federchen oder fahnenlose Konturfedern, deren kräftiger Schaft bei *Struthio, Bucerotidae, manchen Cuculidae und Striges* als starke Wimper erscheint. Die Lidspalte ist, wenn sie ganz geöffnet ist, nahezu kreisrund und gibt nur die Cornea frei; die Sclera bleibt völlig verdeckt. *Eine Ausnahme macht Gypaëtus*, wo der an die Cornea anschließende Sclerabezirk eine orangerote oder blutrote Färbung besitzt und als Ring von 4 Millimeter Breite die gelbe Iris umrahmt.



Figur 168. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* (Linnaeus): *Ansicht des Bulbus und seiner Muskulatur von hinten.* Die Musculi rectus superior (*Rs*), rectus externus (*Re*), rectus inferior (*Rinf*), obliquus inferior (*Oi*), rectus internus (*Rin*) und obliquus superior (*Os*) sind zurückgeschlagen, um den Musculus quadratus (*Q*) mit seiner Schleife (*L*) zu zeigen, durch welche die Sehne (*T*) des Musculus pyramidalis (*P*) gehalten und vom Nervus opticus (*Op*) weggezogen wird. (Nach Slonaker, 1918)

Den beiden besprochenen Lidern gesellt sich, *wie bei den Reptilien*, noch ein drittes hinzu, die Nickhaut (Membrana nicticans). Sie stellt eine Duplikatur der Conjunctiva vor, entspringt am inneren Augenwinkel und kann durch Kontraktion des vom Nervus abducens versorgten Musculus pyramidalis, der an ihrem ventralen Zipfel inseriert, über die ganze freiliegende Fläche des Bulbus bis zum äußeren Augenwinkel bewegt werden (Figur 170, *N*). Unterstützt wird der Musculus pyramidalis hierbei durch den gleichfalls quergestreiften Musculus quadratus



Figur 169. COLUMBAE. — *Columba livia: gefiedertes Epithel von der Mitte der Innenfläche der Nickhaut.* (Nach Kolmer, 1923)

(homolog dem Musculus bursalis der *Reptilien*), der die Sehne des ersteren in einer Schlinge umfaßt und so verhindert, daß er bei seiner Kontraktion einen Druck auf den Sehnerven ausübt (Figur 168). Bei Erschlaffung der Muskeln schnellt die Nickhaut vermöge ihrer elastischen Fasern wieder zurück. Meist ist sie völlig durch-

sichtig und dient dann lediglich der Reinhaltung der Cornea, bei welcher Aufgabe sie durch protoplasmatische Fortsätze der Zellen unterstützt werden kann, die ihre Innenfläche auskleiden (Figur 169). Wo die Nickhaut eine weißliche Färbung angenommen hat (*Striges, Cinclus*), dürfte sie auch für die Abblendung von Bedeutung sein. *Den Caprimulgi* scheint sie zu fehlen. Die Nickhautbewegungen finden auch noch bei geschlossenen Augenlidern statt; sie erfolgen in sehr kurzen Zeitabständen (*bei Passer* bis zu 80 Schläge in der Minute, falls das Auge greller Beleuchtung ausgesetzt wird).

Assoziation beider Augen

Rechtes und linkes Auge der Vögel arbeiten in weitgehendem Maße voneinander unabhängig. Weder die Bulbusbewegungen, noch die Akkommodationsbewegungen, noch auch der Lidschluß und die Nickhautbewegung des einen Auges sind mit den entsprechenden Vorgängen am anderen Auge verkoppelt. Die Sehnervenkreuzung ist eine vollständige (hierbei findet nicht eine Durchflechtung der einzelnen Fasern, sondern eine Durchflechtung von 4 bis 18 Faserbündeln statt). Es ist daher anzunehmen, daß die Gesichtsempfindungen doppelte sind und ebenso scharf auseinander gehalten werden, wie wir etwa die Tast- und Temperaturempfindungen unserer beiden Hände getrennt zu halten vermögen. Doch ist es, wie M. Hertz (1926) aus ihren Beobachtungen an *Corvus* folgert, unwahrscheinlich, daß der Vogel imstande sei, ein höheres Maß von Aufmerksamkeit zwei verschiedenen Objekten zugleich auf längere Zeit zuzuwenden.

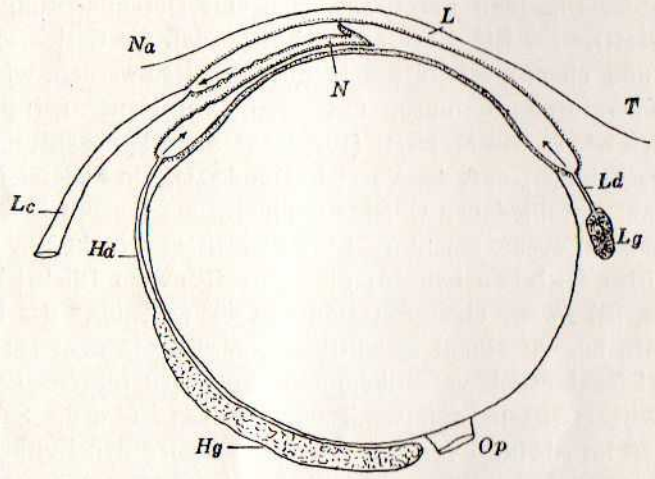
Die Lage der Foveae macht es *bei den meisten Vögeln* unwahrscheinlich, daß sie binokular fixieren können; die Konvergenz der Blickrichtungen beim »Schnabelsehen«, bei *Passer* einer Rotation von 40° gegenüber der Ruhelage entsprechend, dürfte nur zu einem undeutlichen, aber trotz dem geringen Augenabstande den Tiefeneindruck vervollkommnenden Sehen führen. Es ist möglich, jedoch noch nicht erwiesen, daß wenigstens *bei den Eulen* die Sehlinien beider Foveae auf einen im Abstand von wenigen Metern gelegenen Punkt konvergieren können; gegen diese Annahme spricht aber unter anderem der Umstand, daß diese Vögel, offenbar zur Unterstützung des Tiefensehens, beim Beobachten eines nahen Gegenstandes rasche, kreisförmige Kopfbewegungen ausführen und dadurch die relative Sehrichtung verschieben. *Auch die Eulen* zeigen trotz dem mindestens teilweise gemeinschaftlichen Gesichtsfelde beider Augen einen einseitigen Pupillarreflex. Einen Tiefeneindruck gewinnt der Vogel beim uniokularen Sehen (dessen sich die Mehrzahl der Arten bei der Beobachtung eines entfernteren Gegenstandes und beim Fixieren eines nahen bedient) vermutlich im wesentlichen auf Grund von Erfahrungskriterien; ob das Vorhandensein zweier Foveae für das Tiefensehen von irgendwelcher Bedeutung ist, ist noch völlig ungewiß.

Vögel, deren Sehachsen bei der Ruhestellung der Augen stark divergieren (und das gilt für die Mehrzahl), beherrschen ein Gesichtsfeld von nahezu 360°; *Caprimulgus* pflegt sogar, wenn sich ihm der Gegenstand seiner Aufmerksamkeit direkt von hinten nähert, die Bulbi nach hinten zu konvergieren. Das gleiche tut nach den Beobachtungen von M. Hertz (1926) *die Rabenkrähe*; sie kontrolliert dabei das Objekt »mit den beiden maximal nach rückwärts geschobenen und gedrehten Augen, die aus ihren Höhlen zu quellen scheinen und denen die jetzt eng angestrichenen Federn des Hinterkopfes den Blick nach rückwärts freigeben«. Diese zur »Schnepfensichtigkeit« (Hertz) führende Augenstellung wird gewiß noch *bei vielen anderen Vögeln* wahrgenommen werden können.

Aus den Exstirpationsversuchen von Kalischer (1906) geht hervor, daß *wenigstens bei Papageien* zwei verschiedene Systeme von Sehfasern von der Retina zum Gehirn ziehen, deren eines seinen Konzentrationspunkt in der dem Schnabelsehen dienenden temporalen Retinazone (»Schnabelzone«) hat, während der Konzentrationspunkt des anderen Systems in der zentralen Fovea liegt. Die Endpunkte der Sehfasern, die von der Schnabelzone ausgehen, liegen im Mittelhirn, die aus den übrigen Retinateilen stammenden Fasern hingegen erreichen das Epistriatum des Großhirns.

Augendrüsen

Die beiden den Vögeln zukommenden Augendrüsen sind die Harder'sche Drüse und die Tränendrüse (Figur 170, *Hg* und *Lg*). Sie entwickeln sich beide aus dem Conjunctiva-Epithel. Die Hardersche Drüse ist meist (*Ausnahme: Phasianidae*) die größere und liegt als gelblichweiß gefärbter Körper dem Bulbus an seiner oberen Innenfläche auf. In ihren Tubuli erzeugt sie ein schleimiges Sekret,



Figur 170. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Schema zur Veranschaulichung der Lage der Augendrüsen und ihrer Ausführungswege sowie des Weges, den die Tränenflüssigkeit nimmt.* (*T*) temporale, (Na) nasale Seite des Auges. (*Hd*) Ausführungsgang der Harderschen Drüse (*Hg*); (*Ld*) Ausführungsgang der Tränendrüse (*Lg*); (*Lc*) Ductus naso-lacrimalis; (*L*) Augenlid; (*N*) Nickhaut; (*Op*) Nervus opticus. (Nach Slonaker, 1918)

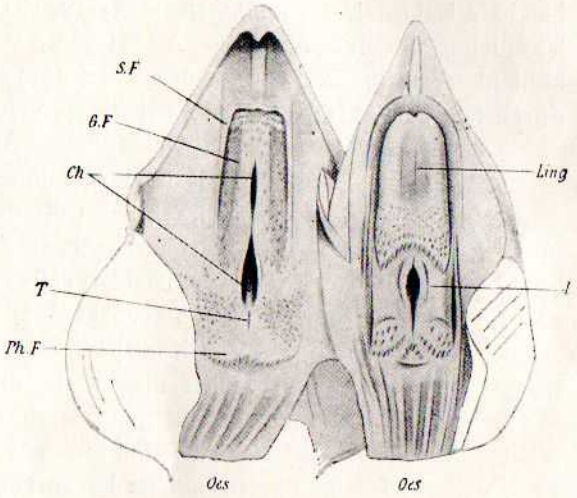
das durch den Ausführungsgang zum inneren Augenwinkel unter die Nickhaut geleitet und von deren zu einer nach außen gerichteten Falte umgeschlagenen, freien Rand bei der Kontraktion der Musculi pyramidalis und quadratus über die Cornea gegen den hinteren (äußeren) Augenwinkel geschoben wird. — Die gewöhnlich dunkel pigmentierte Tränendrüse sondert ein weit flüssigeres Sekret ab. Sie befindet sich an der oberen Außenfläche des Bulbus unweit vom hinteren (äußeren) Augenwinkel und mündet mit 1 oder 2 Ausführgängen nahe demselben zwischen Conjunctiva und oberem Lid. Meist mischt sich die Tränenflüssigkeit dort mit dem Sekret der Harderschen Drüse. Die Tränenflüssigkeit wird dann beim Zurückschnellen der Nickhaut von deren nach außen umgeschlagenem Rand zu den am inneren Augenwinkel sich öffnenden, spaltförmigen Tränenpunkten (einem oberen und einem unteren) geleitet und gelangt in den paarigen Ductus lacrimalis, welcher nach kurzem Verlauf unpaarig wird und, als einheitliche Röhre über die Außen-

fläche des Praefrontale verlaufend — hier oft in einer Mulde des Knochens gelegen oder gar (*Casuarius, Dromaeus*) wie bei den Schlangen das Praefrontale durchbohrend —, zur Dorsalseite des Processus palatinus des Maxillare zieht. Hier öffnet sich der Gang mit einem nach vorn schauenden Spalt unterhalb der mittleren Muschel in die Nasenhöhle, aus welcher die Tränenflüssigkeit nach hinten abfließt, so daß sie durch die Orbitalmulde in die Mundhöhle gelangt (Figur 136, *2*, *l*).

Kopfdarm
Mund-Rachenhöhle

Verdauungssystem. — Der eigentlichen Mundhöhle geht bei den Vögeln eine seitlich offene »Schnabelkammer« voraus, deren Dach und Boden von Ober- und Unterschnabel gebildet werden und die kaudal an der Verbindungslinie von rechter und linker Schnabelkommissur endet.

Das Dach der Mundhöhle trägt in seinem vorderen Abschnitt gewöhnlich einen Abdruck des Zungenkörpers: das längliche, meist mit Papillen besetzte »Orbitalfeld«, welches seitlich von einer, ungefähr den Verlauf der medialen Kante der Ossa palatina bezeichnenden erhabenen Schleimhautleiste (»Grenzleiste«) eingefaßt wird. In der Mitte dieses Feldes klafft ein meist langer, sagittaler Spalt (»Orbitalspalt«, Fissura spheno-palatina), der in eine transversal ausladende Hohlrinne des Mundepithels (»Orbitalmulde«) führt. Dadurch, daß seine Decke vom Vomer median etwas eingestülpt wird, wird dieser Hohlraum in 2 symmetrische Seitenräume verlegt, welche nach hinten allmählich verflachen. An der hinteren Grenze der Mundhöhle verstreichen sie schließlich ganz, da auch die rechte und linke Schleimhautfalte, die »Orbitalfalte« — homolog den Gaumenleisten *der Säuger* —, welche vorn eng zusammenrücken und dadurch die Mundhöhle gleichsam in ein oberes und unteres Stockwerk teilen, nach dem Rachenraum zu immer stärker divergieren (Figur 171). An der Decke der so gestalteten Mulde, und zwar an ihrem rostralen Ende, münden getrennt die spaltförmigen primitiven Choanen (Figur 134). Die physiologische Bedeutung dieser Reliefverhältnisse, die nur im Zusammenhang mit der Konfiguration des Mundhöhlenbodens und der Zunge verständlich sind, wird uns bei der Besprechung der Atmung beschäftigen.

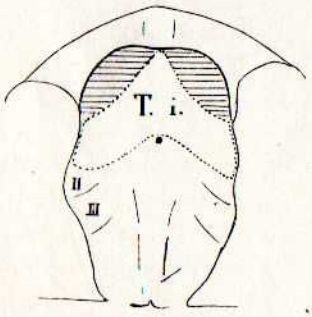


Figur 171. Accipitres. — »*Junger Raubvogel*«: *Dach und Boden der Mundhöhle auf der rechten Seite voneinander getrennt und auseinandergeklappt.* Das Mundhöhlendach trägt einen Abdruck der Zunge. (*Ch*) Orbitalspalt; (*G.F*) Orbitalfalte; (*L*) Larynx; (*Ling*) Zunge; (*Oes*) Ösophagus; (*Ph. F.*) Rachenpapillenreihe; (*S.F.*) Grenzleiste des Orbitalfeldes; (*T.*) Infundibularspalt. (Nach Goeppert, 1903)

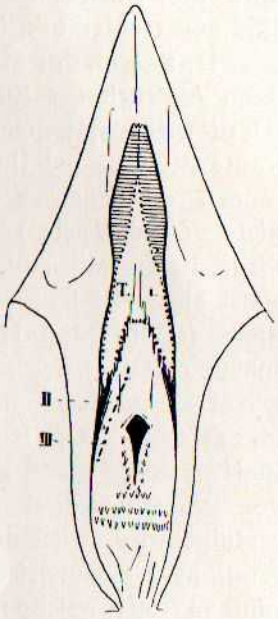
An der hinteren Grenze der Mundhöhle, nämlich unmittelbar hinter dem kaudalen Ende der Orbitalfalten, beginnt als sehr kurzer Abschnitt des Vorderdarms der Rachen (Pharynx). Auch an ihm sind 2 durch einen engen Spalt kommunizierende Stockwerke zu unterscheiden, ein unteres relativ weites, an dessen Boden sich der Kehlspalt öffnet und das sich nach hinten in die Speiseröhre fort-

setzt, sowie ein oberes, seitlich von den »Pharynxfalten« begrenztes, das eine dorsale, rostralwärts sich verflachende Aussackung des Rachenlumens von birnförmiger Gestalt darstellt. Da von den Seitenwänden dieses Säckchens jederseits die Eustachischen Tuben abgehen, wird es als »Tubenrachenraum« (Antrum tubarum) bezeichnet. Hinter der in das Säckchen führenden Öffnung, dem »Infundibularspalt« (Figur 171, *T*), erheben sich am Dach des Pharynx in der Regel 2 paarig angeordnete Schleimhautblätter, deren nach hinten gerichteter Rand ausgefranst ist und eine scharfe Grenze gegen den Ösophagus bildet. Wie das Orbitalfeld können sie mit zahlreichen, zuweilen in Querreihen stehenden Papillen besetzt sein (»Rachenpapillenreihe«).

Der Boden der Mundhöhle ist mit der Zunge meist durch ein Frenulum verbunden und *bei manchen Arten* (besonders bei *Pelecanus*) äußerst dehnbar. Der aufblasbare Kehlsack der *männlichen Großtrappe* (*Otis tarda*) ist nichts anderes als eine Ausstülpung des Mundhöhlenbodens, in die dicht vor dem Frenulum ein kleiner, durch Schleimhautfalten und Muskelzug verschließbarer Spalt führt. Andererseits ist auch der lange, äußerst elastische und drüsenreiche Schlauch, der *bei den Spechten* die basalen Teile der Zungenbeinhörner nebst dem Zungenbeinkörper beherbergt und die eigentliche Zunge so gewaltig verlängert, aus der Schleimhaut des Mundhöhlenbodens hervorgegangen.



1



2

Figur 172. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus. (*1*) *Umriß des Mundhöhlenbodens eines Embryos von 8,5 mm Länge.* (*2*) *Umriß von Unterkiefer, Zunge und Boden des Rachenraumes (mit dem Kehlspalt) eines ausgewachsenen Sperlings.* (II, III) 2. und 3. Schlundbogen. (*T.i.*) Tuberculum impar, dessen Begrenzung durch punktierte Linie angegeben ist; horizontal schraffiert ist das Gebiet der seitlichen Zungenwülste. Der Punkt kaudal vom Tuberculum impar in Figur *1* ist die Thyreoideaanlage. (Nach Kallius, 1905)

Zunge

Die Zunge läßt deutlich eine Gliederung in 2 Abschnitte erkennen: den Zungengrund und den Zungenkörper. Der Zungengrund baut sich aus Resten des 2. und 3. Schlundbogens auf; sein epithelialer Überzug ist also rein entodermal. Meist stellt er eine wulstige, seitlich durch eine Falte vom Mundhöhlenboden abgegrenzte Erhebung dar, die von der vorderen Begrenzung des Kehlspaltes rostralwärts bis zum Hinterrand des Zungenkörpers reicht. An der Bildung des Zungenkörpers sind Abgliederungen des 1. Schlundbogens, die paarigen »Zungenwülste«, beteiligt, die sich dem von den Paraglossalia gestützten Tuberculum impar seitlich anlegen (Figur 172). Der Zungenkörper ist im wesentlichen nur so weit von entodermalem Epithel überzogen, als das Gebiet des Tuberculum impar reicht, ist also seitlich und meist auch an der Spitze vom Ektoderm bekleidet. Gewöhnlich vereinigen sich nämlich die Zungenwülste vorn zur Bildung der Zungenspitze, und in diesem Falle kommt es häufig zur Bildung 2spitziger Zungen. Eine Ausnahme von der Regel macht zum Beispiel *die Zunge der Anseres*: hier bleiben

die Zungenwülste in ihrer ganzen Länge vom Tuberculum impar getrennt, und die Zunge zeigt daher eine flache mediane Spitze, der sich 2 seitliche Wülste anlegen. Gegen den Zungengrund grenzt sich der Zungenkörper stets durch einen scharfen Rand ab, der mit rückwärts schauenden Papillen besetzt zu sein pflegt und in der Mitte mehr oder weniger tief eingebuchtet ist: dadurch kommt ein rechter und linker, oft sehr lang ausgezogener »Zungenflügel« zustande (Figur 172, **2**).

Die Zunge füllt *keineswegs bei allen Arten* den von Ober- und Unterschnabel umschlossenen Raum (die »Schnabelkammer«) aus; in manchen Gruppen, die sich durch einen langen Schnabel auszeichnen, ist sie stark verkümmert. *Hierher die Bucerotidae und Upupidae,* vor allem aber *viele Fischfresser, wie die Tubinares, Steganopodes, Alcedinidae, Cochlearius* und so weiter. Am meisten fällt *die Kleinheit der Zunge bei Pelecanus* auf, in dessen gewaltigem Schnabel sie eine nur 4 Millimeter lange Papille bildet. Die voluminöseste Zunge ist wohl den *Anseres und Psittaci* eigen. Bei jenen ist sie sehr reich an Fett und Schwellgewebe und bildet vermittelst der dichtstehenden, borstenartigen Papillen, die sich an ihren Seitenwänden erheben, den inneren Teil eines Seihapparates, der durch blattförmige Horngebilde der Schnabelränder vervollständigt wird. *Die Zunge der Papageien* hingegen verdankt ihren Umfang vor allem *einem ungewöhnlichen Reichtum an Muskeln,* der sie zu großer Beweglichkeit befähigt und sie zu einem für die Zerkleinerung der Nahrung wichtigen Hilfsapparat macht. Die Anpassungsfähigkeit der Zunge an bestimmte Formen der Nahrungsaufnahme ist so groß, daß hier nur wenige der zahllosen adaptiven Gestaltungen erwähnt werden können. Sehr eigenartig umgewandelte paarige Zungenspitzen haben *die von Nektar lebenden Formen,* in erster Linie die *Nectariniidae und Trochilidae,* insofern sich dort die Ränder derselben dorsal zur Bildung einer geschlossenen Saugröhre emporkrümmen. *Bei manchen Spechten* ist die weit vorstreckbare Zunge durch massenhafte Einlagerung von Tastkörperchen zu einem hochempfindlichen taktilen Organ und gleichzeitig, da sie von einem kleberigen Speicheldrüsensekret überzogen wird, zu einer Leimrute geworden; bei den von ausfließendem Baumsaft lebenden Spechten der *Gattung Sphyrapicus* gleicht sie einer Bürste, und ebenso *bei den von Pollen sich nährenden Papageien der Unterfamilie Loriinae.* An der Bildung solcher Borsten, Fasern, Warzen und so weiter beteiligt sich stets nur das verhornende Epithel der Zunge.

Für alle mit der Nahrungsaufnahme verbundenen Funktionen kann die verkümmerte Zunge der *obenerwähnten Fischfresser,* der *Nashornvögel, Strauße und so weiter* nicht unmittelbar in Frage kommen; sie besitzt lediglich noch Bedeutung für den Abschluß des Luftweges, indem sie sich mit ihrer Spitze dem Orbitalspalt anlegt und es so dem Vogel ermöglicht, trotz der etwa zwischen den Schnabelrändern gehaltenen Beute die Nase als Atemweg zu benutzen. Daß auch eine Zunge von normaler Länge in ihrem hinteren Abschnitt für die Begrenzung des Luftweges von großer Wichtigkeit ist, wird später betont werden.

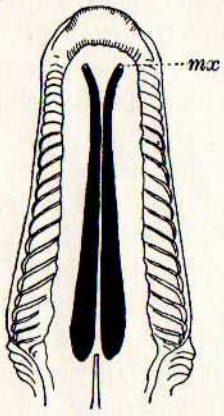
Histologie der Mund-Rachenhöhle

Die Schleimhaut der gesamten Mund-Rachenhöhle ist ziemlich einheitlich aufgebaut. Ihr Epithel besteht in einem mehrschichtigen Pflasterepithel, das in einzelnen Abschnitten (so besonders am Dach der Mundhöhle und des Rachens, am Kehlkopfeingang und an der Zunge) ein mehr oder minder mächtiges Stratum corneum ausbilden kann. An den Stellen, wo die Verhornung stärker zurücktritt, schiebt die Tunica propria des Bindegewebes Papillen in die Epidermis vor, zwischen

denen sich Epithelzapfen nach abwärts erstrecken. Leukozytenanhäufungen finden sich an vielen Stellen in den tieferen Lagen des Bindegewebes; besonders reich an solchen ist die Umgebung der Speicheldrüsen und das Gebiet des Tuben-Rachenraumes. Eine *für viele Arten* nachgewiesene Rachentonsille kleidet als adenoides Gewebe das ganze Antrum tubarum aus; *bei einigen Gruppen* (*Huhn*, *Taube*) greifen die Lymphknötchen auch auf das Gebiet der Pharynxfalten über. — Die Orbitalmulde und der Grund des Antrum tubarum sind von mehrschichtigem Flimmerepithel ausgekleidet.

Drüsen

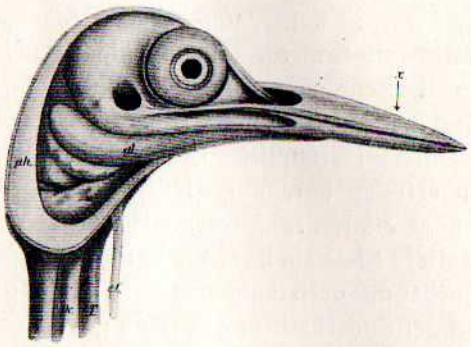
Die Mund-Rachenhöhle *fast sämtlicher Vögel* ist durch die Anwesenheit von Speicheldrüsen ausgezeichnet, deren Lage, Anzahl und Größe jedoch sehr wechselt. *Aller Drüsen ermangeln die Steganopodes*, die ihre schlüpfrige, *aus Fischen* bestehende Nahrung aus dem Wasser aufnehmen; *andere Wasservögel* besitzen Speicheldrüsen in größerer oder geringerer Anzahl, wobei eine Zunahme derselben bei gleichzeitiger Abnahme der Nahrungsfeuchtigkeit unverkennbar ist. Besonders drüsenreich ist die Mundhöhle der Körnerfresser, zum Beispiel der *Fringillidae*. Meist sind die Drüsen zu Gruppen angeordnet, deren Sitz vornehmlich das Orbitalfeld, die Pharynxfalten, der Zungengrund, die Umgebung des Kehlspaltes, die Unterseite der Zunge und die Mundbodenschleimhaut sind. Zu einer langen Einzeldrüse ist in der Regel nur eine dorsal vom verhornten Epithel der Schnabelkammer am Dach der Mundhöhle liegende und oft dicht vor der Schnabelspitze mündende paarige Drüse, die Glandula maxillaris (Figur 173), entwickelt, zuweilen auch die im Schnabelwinkel sich öffnende Glandula angularis. Besonderes Interesse verdienen die Drüsen, die von der Schleimhaut des Mundbodens ihren Ausgang nehmen (Glandulae mandibulares) und in 2 oder 3 Gruppen gesondert sein können. Sie sind bei nicht wenigen Arten die ansehnlichsten von allen und in der *Familie der Micropodidae* insofern von großer Bedeutung, als ihr an der Luft rasch erhärtendes Sekret zum Kitten des Nestes benutzt wird. Die »eßbaren Vogelnester«, welche *einige Arten der Gattung Collocalia* fertigen, bestehen völlig aus Speichel. Bernstein (1859) stellte fest, daß die Unterkieferdrüsen nur zur Zeit des Nestbaues ihre enorme Größe besitzen, »während sie nach derselben, ja schon während des Eierlegens, wieder atrophieren und nur wenig größer als *bei anderen Vögeln* erscheinen«. An der *Hausschwalbe* (*Delichon urbica*) wurde die gleiche Wahrnehmung gemacht: die Drüsendicke der vorderen und mittleren Unterkieferdrüsen war bei einem während des Nestbaues getöteten Individuum doppelt so groß als bei solchen Vögeln, die im August oder September untersucht wurden. Ganz besondere Größe aber erreicht eine am Mundhöhlenboden unter der Zunge mündende Drüse *bei den Spechten*. *Bei Picus viridis* ist sie 7 Zentimeter lang und krümmt sich gegen das Hinterhaupt empor (Figur 174). Stets ist sie *bei den Picidae* in 2 Abschnitte differenziert, deren jeder ein spezifisches Muzin sezerniert: in dem einen Abschnitt wird ein dünnflüssiger, im anderen hingegen ein sehr kleberiger Schleim gebildet, der



Figur 173. Anseres. — *Anser anser* Linnaeus: *Dach der Schnabelkammer mit freigelegten Glandulae maxillares*, die bei (*mx*) münden. (Nach Antony, 1920)

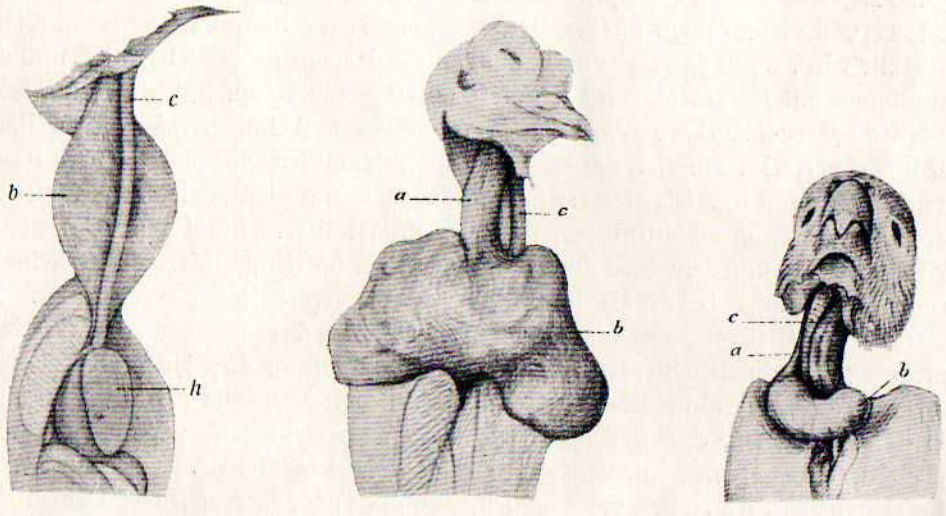
sich auf der Oberfläche der Zunge ausbreitet und diese zu einer Leimrute macht.

Die Speicheldrüsen *der meisten Vögel* sezernieren lediglich Schleim — und zwar unter gewissen Bedingungen in solcher Menge, daß dem Vogel lange Schleimfäden aus dem Schnabel fließen (*Möven, Geier, Raben* beim Anblick von Futter) —; eine Ausnahme machen jedoch die *körnerfressenden Fringillidae* (*vielleicht* auch die *Anseres*), insofern hier in den Ausführungsgängen der meisten Drüsen auch seröse Zellen gefunden worden sind, die ein diastatisches Ferment bilden (Antony, 1920).



Figur 174. Pici (Picidae). — *Picus viridis* Linnaeus: *abgebalgter Kopf, um die Ausdehnung der Unterzungendrüse (gl) zu zeigen.* (*gh*) Musculus kerato-mandibularis; (*ct*) Musculus sterno-trachealis; (*a*) Fettgewebe; (*g*) Nervus glosso-pharyngeus; (*T*) Trachea. (Nach Leiber, 1907)
Zu vergleichen mit Figur 62 auf Seite 59.

Mundhöhle und Zunge entbehren zuweilen jeglicher Pigmentierung; häufiger aber sind in den Epithelzellen oder dicht unter denselben in der Tunica propria körnige Melanine oder lipochromatisch gefärbte Fetttropfen eingelagert. Insbesonders letztere können die Urheber sehr auffälliger Färbungen (gelb, orange, hochrot, grün und so weiter) sein, die, sofern sie in der Mundhöhle junger Nesthocker auftreten, wohl den fütternden Eltern als Leitmal dienen. Sexuelle Differenzen in der Zungenfärbung sind von *Oidemia nigra und Buceros* bekannt. Färbung der Mundhöhle



Figur 175. *Zur Veranschaulichung der Gestalt und Lagerung des Kropfes bei* (*1*) *Loxia curvirostra* Linnaeus (*Passeres*), (*2*) *Columba livia, domestica,* pullus (*Columbae*), (*3*) *Agapornis cana* Gmelin (*Psittaci*). (*a*) Ösophagus; (*b*) gefüllter Kropf; (*c*) Trachea; (*h*) Herz.
(Nach Swenander, 1902)

Weite und Dehnbarkeit des Ösophagus sind im allgemeinen abhängig von der Größe der Nahrungsstücke, die der Vogel zu verschlingen gewohnt ist, und daher am geringsten bei Verzehrern kleiner Insecten, wie *Muscicapa, Micropus,* Vorderdarm Ösophagus

Pici und so weiter, und solchen Arten, welche ihre vegetabilische Nahrung sorgfältig mit dem Schnabel zerkleinern (*Psittaci*), am größten hingegen bei Vögeln, die tierische oder pflanzliche Kost von bedeutenden Abmessungen ohne vorherige Bearbeitung hinunterwürgen (*Steganopodes, Lari, Ardea, Carpophaga*). Eine geradezu erstaunliche Dehnbarkeit besitzt er bei Fischfressern, wo er die Aufgabe zu erfüllen hat, lange Körper für geraume Zeit zu beherbergen, und in ganzer Länge als Nahrungsreservoir dient. Vögel, welche kleinere und unregelmäßig gestaltete Bissen in ihrer Speiseröhre aufspeichern, zeichnen sich durch eine lokale Ausbuchtung desselben, den Kropf (Ingluvies) aus (Figur 175). Der Kropf pflegt an dem oberhalb der Furcula gelegenen Abschnitt des Ösophagus aufzutreten und verdankt sein Entstehen zuweilen einer allseitigen, spindelförmigen Erweiterung; in diesem Falle schiebt er sich in gefülltem Zustande an der rechten Seite der Halswirbelsäule vorbei, bis er auf ihre Dorsalseite zu liegen kommt (*Anas, Machetes, Fringillidae*). Nur die Vorderseite der Speiseröhre ist zu einem, auf der Furcula ruhenden, Kropf ausgebaucht bei den *Accipitres* und (in stärkerem Maße) den *Psittaci* und *Phasianidae*; beim *Marabu* besitzt er gewaltige Dimensionen. Einen weiteren Typ vertreten die *Columbae*, insofern hier der Kropf 2 Seitentaschen aufweist, die in weiter Kommunikation miteinander stehen und beiderseits der Halswirbelsäule gelegen sind. Von dem höchst eigenartigen *Kropf von Opisthocomus* wird weiter unten die Rede sein. Mit einem Kropf sind nun bei weitem nicht alle Vögel versehen, sondern nur diejenigen, für die ein solcher Nahrungsbehälter von besonderer Bedeutung sein muß. Das sind einmal solche, denen ihre gewohnte Kost nicht immer, wohl aber, wenn sie einmal getroffen wird, in bedeutender Menge zu Gebote steht (*Accipitres, Fringillidae*). Daß bei ihnen der Kropf lediglich als Reservoir dient, erhellt am besten daraus, daß er erst dann mit Nahrungsmitteln angefüllt wird, wenn das Fassungsvermögen des Magens überschritten ist, und daß Individuen mit leerem Magen auch stets einen leeren Kropf haben. Eine andere Bedeutung scheint *der Kropf bei den Columbae und Phasianidae* zu besitzen; bei ihnen verbleibt nämlich die Nahrung auch dann viele Stunden lang im Kropf, wenn der Magen leer ist. Da sie ihre Körnernahrung nicht, wie die *Fringillidae*, vor dem Verschlingen enthülsen, sondern ohne weiteres hinabschlucken, macht sich die Erweichung derselben durch das Sekret der im Kropf auftretenden Schleimdrüsen notwendig, bevor sie im Magen weiter verarbeitet werden kann. Ein diastatisches Ferment, das man in Spuren im *Kropfe von Tauben* nachgewiesen hat, mag den Speicheldrüsen der Mundhöhle entstammen; jedenfalls ist seine Anwesenheit nicht ohne Bedeutung. Ferner liegen Versuche *bei der Taube* vor, die dafür sprechen, daß das im Drüsenmagen abgeschiedene peptische Ferment durch Brechbewegungen in den Kropf gelangt und bereits dort wirksam ist. Ist dies richtig, so wird es uns verständlich, daß *auch die Papageien* ihre Nahrung bei leerem Magen stundenlang im Kropf zu behalten pflegen, wiewohl dessen Wandung *bei den Psittaci* frei von Drüsen ist. Ursprünglich mag seine Ausbildung hier mit der Art und Weise, die Jungen zu füttern, in Verbindung gestanden haben, die, wie *bei den Fringillidae*, darin besteht, daß die Nestlinge aus der (unter dem Einfluß quergestreifter Hautmuskeln willkürlich entleerbaren) Ösophaguserweiterung geatzt werden. Der vomierte und in den Schnabel der Brut eingeführte Speisebrei besteht dabei lediglich aus aufgenommenen Nahrungsstoffen. *Anders bei den Columbae.* Hier gehen (wenigstens bei den Angehörigen der *Gattung Columba*)

am Kropf zur Zeit der Brutpflege (vom 8. Bebrütungstag bis zum 26. Tag nach dem Ausschlüpfen der Jungen) physiologisch bedeutsame Veränderungen vor sich, und zwar bei beiden Geschlechtern. Die Wandungen der Seitentaschen erfahren nämlich eine beträchtliche Verstärkung unter gleichzeitiger erheblicher Zunahme der Vaskularisation. Schließlich verfetten die obersten Schichten des Plattenepithels stark (unter gleichzeitiger Verstärkung des Golgischen Binnennetzes) und lösen sich beständig ab, um sich im Kropf zu einer (nach Clusius an phosphorsaurem Kalke reichen) bröckelig-käsigen Masse, der »Kropfmilch«, anzusammeln, die zur Speisung der Nestlinge dient. — Endlich ist noch der Bedeutung des gewaltigen Kropfes von *Opisthocomus* zu gedenken, der mehr als die obere Hälfte des Ösophagus beansprucht und sogar ein geraumes Ende unter das Sternum reicht. Der Umstand, daß seine Wandung außergewöhnlich drüsenreich und muskulös, der Magen dagegen sehr unansehnlich ist, läßt vermuten, daß ihm und nicht dem Magen die Verarbeitung der (vorwiegend aus großen Früchten und Blättern bestehenden) Nahrung übertragen worden ist.

Ausgekleidet wird die Speiseröhre (samt dem Kropf) von einem mehrschichtigen Pflasterepithel, das *bei Pflanzenfressern* von geringer Mächtigkeit und gegen die Oberfläche zu (bis zur Verhornung) stark abgeplattet ist, *bei Insectenfressern* hingegen eine gewaltige Entwickelung erreicht, besonders im oberen Teile des Ösophagus (so *bei Picus, Cuculus, Micropus, Hirundo, Muscicapa*). Nach Swenander beruht dies »ganz gewiß darauf, daß diese Formen in höherem Maße als andere eines kräftigen Schutzes bedürfen, und zwar teils gegen mechanische Angriffe, wenn die Insecten lebendig verschluckt werden, teils gegen die von den Insecten etwaigenfalls ausgeschiedenen ätzenden Flüssigkeiten«.

Schleimdrüsen treten in der Regel im ganzen Ösophagus auf; nur *bei den Columbae* erscheinen sie erst im unteren Teil des Kropfes und *bei den Psittaci* gar erst kurz vor dem Übergang in den Drüsenmagen. Im Kropf pflegen sie (vermutlich, weil sie bei großer Zahl der Dehnbarkeit Abbruch tun würden) nur spärlich verteilt, dafür aber um so größer zu sein. Der Fundus dieser Drüsen (die bald einfach, bald, vornehmlich *bei Pflanzenfressern*, zusammengesetzt sind) reicht zuweilen kaum unter das Epithel (*Rallus*), oft aber bis in die Tunica propria hinein; bei *Amazona aestiva* sind ihre Schläuche und Sammelräume von Flimmerepithel ausgekleidet. — Die Muskelschichten der Speiseröhre sind die gleichen, welche in den anderen Abschnitten des Verdauungskanales auftreten, nämlich eine innere, der Mucosa angehörige Schicht von Längsmuskeln (Muscularis mucosae), auf welche eine Ringmuskel- und eine äußere Längsmuskelschicht der Muscularis propria folgen. Im Ösophagus erfreut sich einer besonders mächtigen Entwickelung die Muscularis mucosae, wogegen die Schicht äußerer Längsmuskulatur *bei den Vögeln* meist stark verkümmert ist oder gänzlich fehlt und erst im Drüsenmagen eine bessere Ausbildung erfährt. — Am kaudalen Ende des Ösophagus findet man *bei Anas* über der Muscularis mucosae Lymphknötchen von oft starker Entwickelung eingebettet, daneben auch eine diffuse lymphoide Infiltration des Gewebes (Tonsilla oesophagea).

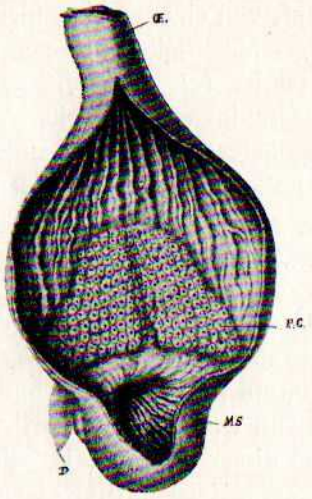
Magen

Im Bereich des Magens ist es in der Regel zur Arbeitsteilung gekommen: der obere Abschnitt hat die chemische, der untere die mechanische Bearbeitung der Nahrung übernommen. Demgemäß wird ein Drüsenmagen (Proventriculus) und ein Muskelmagen (Ventriculus) unterschieden, beide

meist durch ein nur schlauchförmige Drüsen enthaltendes, schwachwandiges »Schaltstück« getrennt.

Drüsenmagen

Der Drüsenmagen, an dessen Beginn das mehrschichtige Pflasterepithel des Ösophagus plötzlich in ein hohes Zylinderepithel übergeht, ist mehr oder weniger spindelförmig. Seine Form und Größe wird einmal dadurch bestimmt, ob er als Nahrungsreservoir für größere Futtermengen in Anspruch genommen wird oder nicht (im ersten Falle ist er sehr dehnbar), dann aber auch durch die Größe und Lage der zahlreich in ihm auftretenden Drüsen. Unter ihnen sind 2 Typen zu unterscheiden: »schlauchförmige« und »zusammengesetzte« Drüsen. Erstere sind unverzweigte, blindsackartige Einstülpungen des Magenepithels, dessen hohe Zylinderzellen sich in die Drüsenschläuche fortsetzen. Durch grubenförmige Einsenkung gewisser, mit solchen Drüsen besetzter Partien des Epithels kann man sich die zusammengesetzten Drüsen entstanden denken; sie bestehen aus mehreren dichtgedrängten Schläuchen granulierter Zellen, die mit einem gemeinsamen zentralen Hohlraum an der Oberfläche des Magens münden und infolge ihrer Größe schon makroskopisch sichtbar sind. Bei wenigen Formen (*Casuarius, Spheniscus*) sind die zusammengesetzten Drüsen noch gleichmäßig über den ganzen Drüsenmagen verteilt; meist sind sie auf bestimmte Bezirke desselben beschränkt, indem sie entweder zu einem zentral gelegenen Gürtel oder zu Drüsenfeldern (Juga) angeordnet sind (Figur 176). Ein solches Jugum besitzen *Struthio, Rhea, Anhinga anhinga*; die meisten Vögel zeichnen sich durch mehrere, voneinander durch Raine geschiedene Felder aus. Zur Erhöhung der Dehnbarkeit des Magens erhebt sich die Mucosa oft zu größeren Falten, welche dann als Leisten in die Juga hineinragen.



Figur 176. Sphenisci. — *Catarrhactes chrysocome* Forster: *Drüsenmagen und Muskelmagen* (*MS*) eröffnet, um die Scharung der zusammengesetzten Drüsen des ersteren zu einem großen Drüsenfeld (*P. C*) zu zeigen. (*Oe*) Ösophagus; (*D*) Anfang der Duodenalschleife. (Nach Watson, 1883)

Aufgabe der schlauchförmigen Drüsen scheint es zu sein, ein lockeres, elastisches Sekret abzusondern, das der Magenschleimhaut als Schutz dient; wir finden daher diese Drüsen am dichtesten angeordnet *im Drüsenmagen insectivorer und vor allem piscivorer Vögel.* Die zusammengesetzten Drüsen hingegen bilden in ihren Schläuchen ein peptisches Ferment (oder dessen Vorstufe), dessen digerierende Wirksamkeit beträchtlich ist. *Bei manchen Raubvögeln, Marabus und so weiter* vermag es selbst große Knochen bei tagelanger Einwirkung völlig aufzulösen (hingegen werfen *Striges, Turmfalk, Raubwürger* alle Knochen unangegriffen wieder aus). Auch Fischgräten werden (*bei Phalacrocorax*) im Magensaft gelöst; Zähne, Keratin und Chitin hingegen bleiben von ihm unbeeinflußt, ebenso Zellulose. Derartige unverwertbare Bestandteile der Nahrung werden *von vielen Gruppen* als Gewölle wieder ausgespien, nachdem sie im Magen gesondert und zu länglichen Klumpen zusammengepreßt worden sind (*Striges, Accipitres, Larus, Caprimulgidae, Micropodidae, Tetrao*), oder aber sie werden im Muskelmagen zerrieben und mit dem Kot wieder ausgeschieden.

Die Muskulatur des oberen Magenabschnittes ist niemals stark entwickelt; am ansehnlichsten pflegt die Ringmuskelschicht zu sein; zuweilen gilt dies aber auch von der längsverlaufenden Muscularis mucosae.

Muskelmagen

Der Muskelmagen liegt vorwiegend links in der Bauchhöhle und ruht auf dem Paket der Darmschlingen. Seine Wandung zeigt einen Bau, der in vielem an den des Drüsenmagens erinnert; das Epithel besteht gleichfalls aus Zylinderzellen und ist wie dort zu schlauchförmigen Drüsen eingebuchtet, hingegen fehlen zusammengesetzte Drüsen. Im einfachsten Falle stellt der Muskelmagen einen weichhäutigen, äußerst dehnbaren Sack mit muskelschwacher Wandung dar, welche innen von einer dünnen, sehr elastischen Sekretschicht, dem Produkt der dichtstehenden schlauchförmigen Drüsen, überzogen ist. Einen solchen Muskelmagen besitzen diejenigen Vögel, die sich von wenig resistenter, der Wirkung des Verdauungssaftes ohne weiteres zugänglicher Kost nähren (*Striges, Cuculus, Accipitres, Steganopodes, Colymbi*); er dient bei ihnen als Behälter zur Aufnahme großer Nahrungsmengen und als der Raum, in dem die chemische Bearbeitung wohl hauptsächlich erfolgt, da das Sekret der zusammengesetzten Drüsen in ihn hinabrinnt. Gegen den Pylorus zu pflegen solche häutigen Ventriculi durch Faltenbildungen (»Pylorusabteilung«) abgegrenzt zu sein; dieselben treten vornehmlich bei Formen auf, deren Speisebrei viel

1

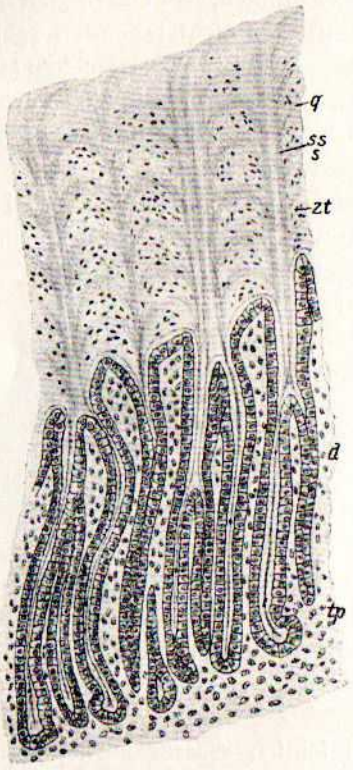
2

Figur 177. STEGANOPODES (Phalacrocoracidae). — *Anhinga rufa* Lacépède: (*1*) *Magen*, halbiert; (*2*) *Pylorusmagen* (*a*) mit anschließender Duodenalschleife (*b*). (Nach Swenander, 1909)

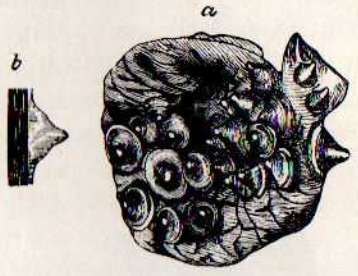
Wasser enthält oder die mit ihrer Nahrung reichlich Wasser aufnehmen, und beugen offenbar einem allzu raschen Durchgang der Nahrung durch den Magen vor (*Ciconiae, Ardeae, Steganopodes*). Swenander (1909) deutet in diesen Gruppen sowohl Pylorusmagen wie Pyloruserweiterung als den modifizierten Anfangsteil der Duodenalschleife (Figur 177). *Bei Podiceps* erfolgt durch regelmäßiges Verschlucken von Federn, die sich der Vogel selbst ausrupft oder die er auf dem Wasser aufliest und die dann zu einem Pfropf zusammengepreßt werden, eine besondere Abdichtung der Pylorusabteilung, solange noch unverdaute Nahrungsreste im Magen verweilen; anscheinend wird dieser Pfropf allmählich verdaut.

Ein häutiger Muskelmagen stellt also im wesentlichen nur eine Vergrößerung des Drüsenmagens vor; ist letzterer sehr ausgedehnt, so kann der Muskelmagen ganz verkümmern und die Funktion einer »Pylorusabteilung« übernehmen (*Euphonia, Tubinares*). Wesentliche Umgestaltungen hat der Muskelmagen bei denjenigen Arten erfahren, die ihre Kost in den vorhergehenden Abschnitten des Nahrungsweges nicht hinreichend verarbeiten können, um sie zu voller Ausnutzung in den Darm zu überführen. Dies sind in erster Linie *die Körner-*

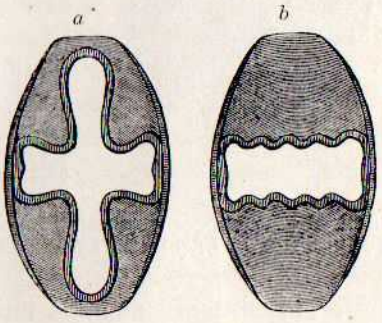
fresser (*Hühner, Tauben, Fringilliden*) sowie *solche Vögel, die sich von stark gepanzerten Arthropoden oder von schalentragenden Mollusken nähren.* Hier ist der Ventriculus, um einen alten, schon von Spallanzani gefundenen Vergleich aufzugreifen, zur Mühle geworden. Die auffälligsten Veränderungen betreffen dabei die von den schlauchförmigen Drüsen abgeschiedene Sekretschicht und die Muskulatur. Die Sekretströme erstarren nämlich hier, miteinander verschmelzend, zu einer mächtigen und harten Schicht (»keratinoide Schicht«), die in dem Maße, als sie an der Oberfläche abgenutzt wird, durch die immerwährende Tätigkeit der Drüsen Nachschub erfährt. Sie werden miteinander verkittet durch eine



Figur 178.



Figur 179.



Figur 180.

Figur 178. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *kurz nach dem Ausschlüpfen: Schnitt durch die Drüsen- und Sekretschicht des Muskelmagens senkrecht zur inneren Magenoberfläche.* (*d*) Drüsenschicht; (*s*) Sekretschicht; (*ss*) Sekretsäulchen; (*q*) Querverbindung; (*tp*) Tunica propria; (*zt*) Zellreste. Vergrößerung 285 fach. (Nach Cornselius, 1925)

Figur 179. Columbae (Treronidae). — *Ducula latrans* Peale: (***a***) *ein Stück der Reibeplatte des Muskelmagens,* mit verhornten »Zähnen« besetzt; (***b***) *ein einzelner »Zahn«.* (Nach Garrod, 1878)

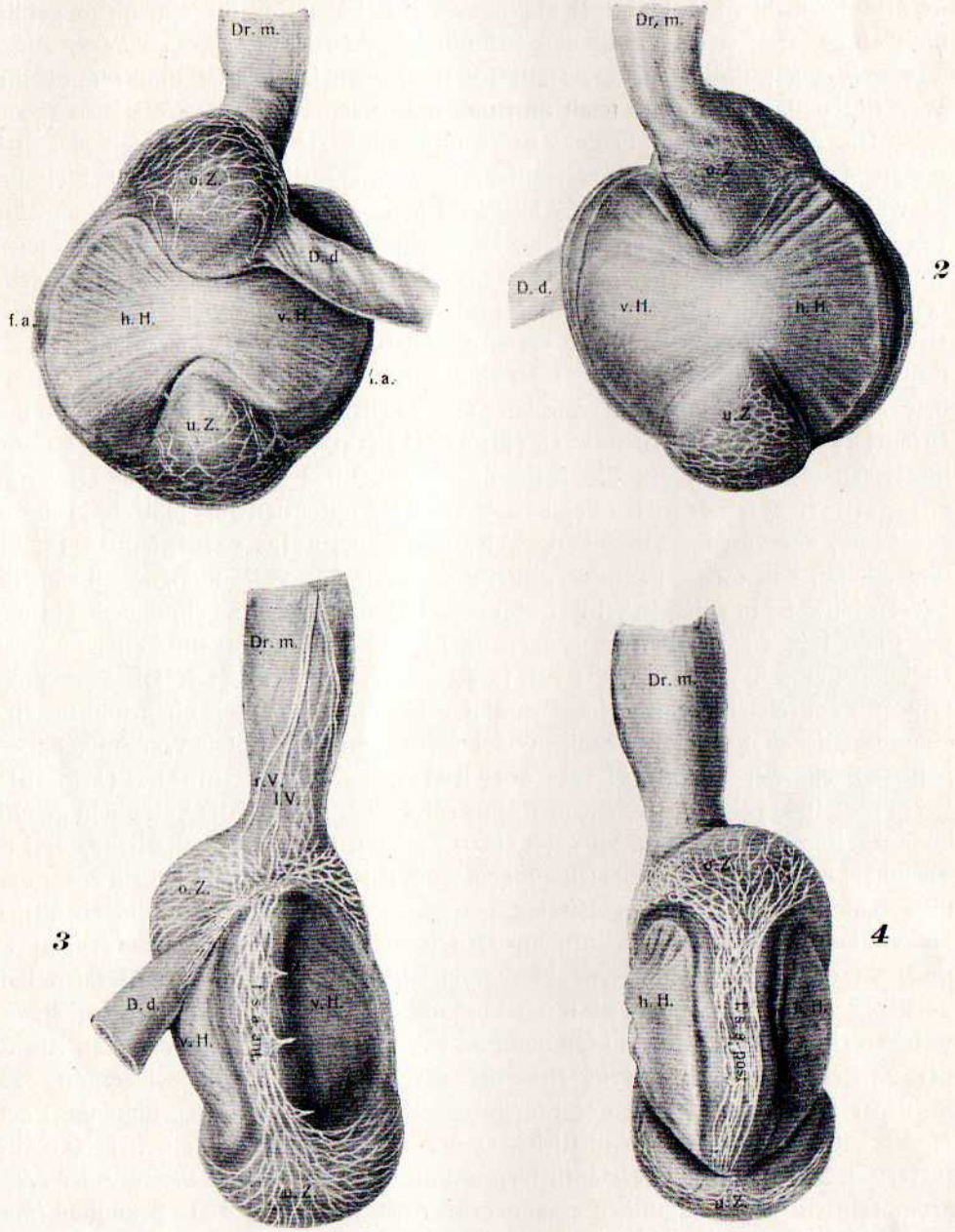
Figur 180. Columbae (Treronidae). — *Transversalschnitt durch den Muskelmagen von* (***a***) *Ptilinopus jambu* Gmelin und (***b***) *Treron calva* Temminck. (Nach Garrod, 1874)

körnig strukturierte Zwischensubstanz, welche nicht in der inneren Hälfte des Drüsenschlauches, sondern in der Nähe seines Ausganges und in der zwischen den Drüsenschläuchen gelegenen Magenschleimhaut abgesondert wird (Figur 178). Im Ventriculus *einiger Körner- und Allesfresser* (*Anseres, Rallidae, Columbae, Struthio*) verdickt sich die keratinoide Schicht jederseits unter dem Seitenmuskel zu einer deutlich begrenzten ovalen Erhöhung, der Reibeplatte (Figur 182, 2); bei den *Fruchttauben Ducula goliath, latrans, pacifica* und

anderen (in deren Magen die Enthülsung der verschlungenen Früchte von *Canarium und Myristica* erfolgt) trägt sie sogar in das Magenlumen vorspringende, zahnförmige Erhebungen (Figur 179), und *bei einigen Fruchttauben der Gattung Ptilinopus* wirken 2 Paar Reibeplatten (nicht, wie sonst, nur 1 Paar) einander entgegen (Figur 180, ***a***). Die meisten Arten stoßen von Zeit zu Zeit die ganze keratinoide Schicht auf einmal ab, nach dem sich unter ihr eine neue gebildet hat; einige werfen sie durch den Schnabel aus (*Bucerotidae, Cuculidae, Athene, Numenius*), gewöhnlich aber zerfällt sie im Magen in Stücke und nimmt ihren Weg durch das Darmrohr nach außen.

Die Aufgabe dieser Schicht ist es nun, als harte Reibfläche den Magen bei seinen Mahlbewegungen zu unterstützen und gleichzeitig den für die Schleimhaut notwendigen Schutz zu liefern. Die kräftigen Kontraktionen der Magenwände werden durch eine außerordentliche Entwickelung ihrer Muskulatur, vorwiegend der Ringmuskelschicht der Muscularis, ermöglicht, welche sich in 4, meist scharf begrenzte Muskeln differenziert hat und deren Anordnung dem Ventriculus die Gestalt einer bikonvexen Linse verleiht. Diese ist *bei Gallus* so orientiert, daß ihre konvexen Seitenflächen der Medianebene des Körpers parallel liegen. Die beiden kräftigsten Muskeln werden als Hauptmuskeln oder (nach ihrer Orientierung) als Seitenmuskeln (Musculi laterales) bezeichnet; ihre Fasern inserieren an den beiden, die Seitenfläche der Linse einnehmenden »Sehnenspiegeln« (Facies tendineae), so zwar, daß sie, unter den abgeplatteten Rändern der Linse, der vorderen beziehungsweise hinteren Facies semiannularis, hinwegziehend, den rechten Sehnenspiegel mit dem linken verbinden, wobei sich ihre Fasern teilweise in spitzem Winkel kreuzen. Der vorngelegene Seitenmuskel nimmt, wie Figur 182, ***1*** zeigt, von oben nach unten, der hintere von unten nach oben an Dicke ab, eine Asymmetrie, die von funktioneller Bedeutung ist. Die Magenhöhle erfährt dadurch eine S-förmige Biegung und setzt sich nach oben und unten in einen länglichen, halbmondförmigen Sack fort (Figur 182, ***1***). Die Wandungen dieser beiden Säcke werden vom oberen oder unteren Zwischenmuskel (Musculus intermedius) gebildet, welche nicht nur schwächer sind als die von ihnen geschiedenen Seitenmuskeln, sondern auch einen anderen Faserverlauf besitzen. Bei der Tätigkeit des Magens ziehen sich zunächst die beiden Zwischenmuskeln zusammen und schieben die in ihrem Bereich gelegenen Speisemassen in die eigentliche Magenhöhle, wo sie unter gewaltigem Druck der Seitenmuskeln zusammengepreßt und, da die Kontraktionswelle von deren dünnerem Ende beginnt (also beim vorderen von unten, beim hinteren von oben), auch gerieben werden. Hierbei weichen sie nach oben und unten aus und gelangen so abermals unter den Einfluß der Zwischenmuskeln, worauf sich der geschilderte Vorgang wiederholt. Der Magenrhythmus ist von der Stärke des mechanischen Reizes abhängig; *beim Huhn* beträgt die durchschnittliche Dauer einer Magenperistole bei Kartoffelfütterung 26 bis 30, bei Gerstenfütterung nur 15 bis 18 Sekunden; *bei einer Nebelkrähe* folgten die Bewegungen einander im Abstand von etwa 12 Sekunden (Mangold, 1906). Zur Unterstützung der Mahltätigkeit ihres Magens nehmen *viele Vogelarten* Steine auf, die sich mit der Zeit stark abschleifen. Wird *körnerfressenden Vögeln* die Möglichkeit dazu entzogen, so magern sie ab und gehen schließlich ein. Jacobi (1900) fand, daß die Menge der aufgenommenen Steine *bei den Krähen* nach den Jahreszeiten wechselt: sie ist im Winter eine weit größere als während

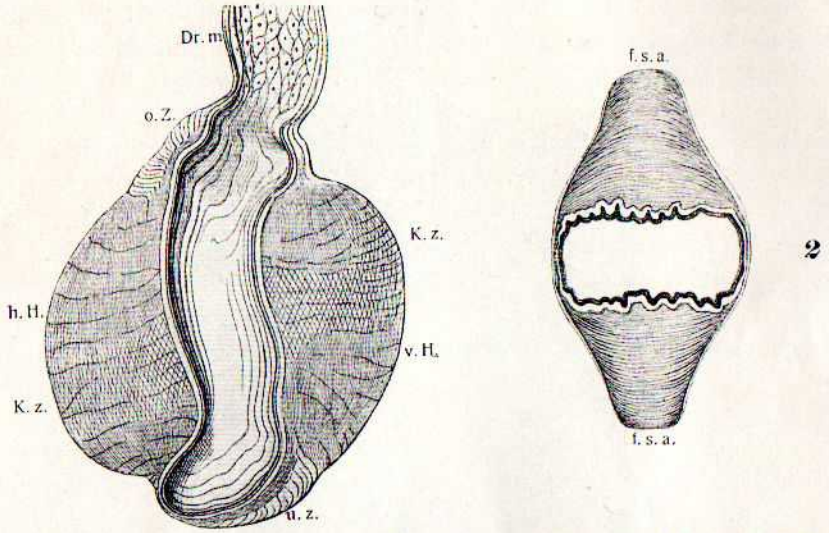
der Vegetationsperiode; überdies werden bei pflanzlicher Kost mehr Steine aufgenommen als bei tierischer. Besteht keine Möglichkeit zu ihrer Erneuerung, so werden die Mahlsteine monatelang im Magen zurückbehalten; ihre Ausscheidung erfolgt durch den Schnabel oder durch das After.



Figur 181. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Muskelmagen in Ansicht von der rechten Seite* (*1*), *von der linken Seite* (*2*), *von ventral* (*3*) *und von dorsal* (*4*). (*D.d.*) Dünndarm (Duodenalteil); (*Dr.m.*) Drüsenmagen; (*f.a.*) Facies annularis; (*f.s.a.*) Facies semiannularis, das ist vordere beziehungsweise hintere Hälfte der Facies annularis; (*h.H.*) hinterer Seitenmuskel; (*v.H.*) vorderer Seitenmuskel; (*o.Z.*) oberer Zwischenmuskel; (*u.Z.*) unterer Zwischenmuskel; (*l.V.*) linker Vagus; (*r.V.*) rechter Vagus; (*sy.*) sympathische Nerven. (Nach E. Mangold, 1906)

Innervierung des Magens

Die beiden Nervi vagi enden *bei Gallus*, nachdem sie dicht nebeneinander am Drüsenmagen entlang gezogen sind, an der rechten Seite der Cardia in sternförmigen Ganglien, von denen ein engmaschiges Geflecht, der Auerbachsche Plexus (Plexus myogastricus), nach beiden Seiten ausstrahlt, um den oberen Zwischenmuskel und weiter auch den unteren Zwischenmuskel und die vordere und hintere Facies semiannularis zu umspinnen (Figur 181). Die Vagi führen für den Muskelmagen sowohl erregende wie hemmende Fasern. Die längs der Gefäße an den Magen herantretenden sympathischen Nervenfasern beteiligen sich nach Erik Müller (1921) nicht an der Bildung des Auerbachschen Plexus.



Figur 182. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: (*1*) *Sagittalschnitt*, (*2*) *Transversalschnitt* durch den Muskelmagen. Bezeichnungen wie in Figur 181, dazu noch: (*K. z.*) Zone, in welcher sich die Fasern des vorderen und des hinteren Seitenmuskels überkreuzen. (Nach E. Mangold, 1906)

Darm

Der Darm läßt sich in 3 leicht gegeneinander abgrenzbare Abschnitte sondern: Duodenalschleife, Ileum und Enddarm. Beim Embryo ist er anfänglich nur in 2 Abschnitte gegliedert: Dünndarm und Dickdarm, deren Grenze durch den Abgang der Blinddärme bezeichnet wird. Zeitig schon (bei *Gallus* am 5. Bruttage) beginnt sich der Dünndarm, da er an Länge sehr rasch zunimmt, in kaudo-ventraler Richtung zu krümmen, und es entwickelt sich in seinem mittleren Abschnitt die primäre Darmschleife. Kurz darauf wächst der Anfangsteil des Dünndarms zu einer langen Schleife aus, die sich ventral unter die primäre Darmschleife schiebt; es ist dies die Duodenalschleife, und damit ist die Sonderung des Dünndarms in Duodenalschleife und Ileum vollzogen (siehe Figur 121).

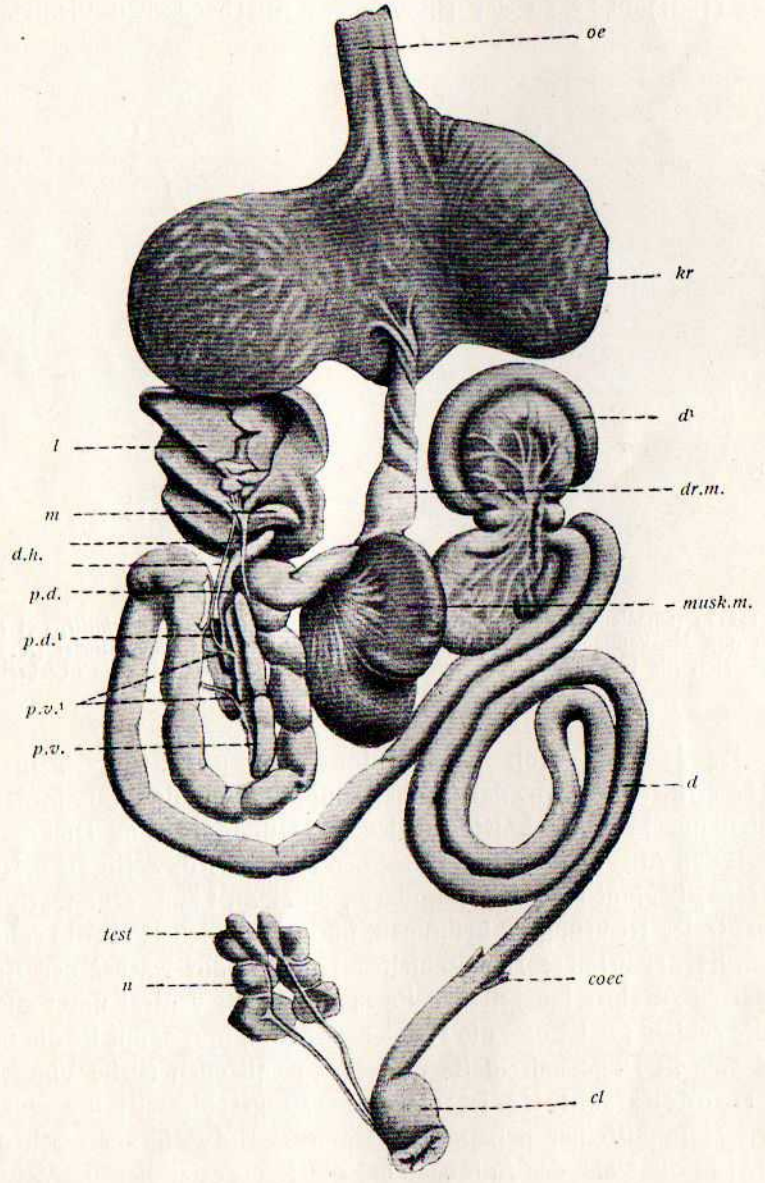
Duodenalschleife

Die Duodenalschleife ist stets nahezu geschlossen; ihr aufsteigender Schenkel endet unmittelbar neben dem Beginn des absteigenden Schenkels und kommt dabei in die Nähe des Anfangsteiles des Rectum zu liegen. Meist nehmen die beiden Schenkel, die das Pankreas zwischen sich fassen, einen gestreckten Verlauf, selten sind sie in kleine Windungen gelegt oder gar (*Ciconiidae*, *Polyborus*, *Cathartes*, *Aptenodytes*) spiralig aufgerollt. In den aufsteigenden Schenkel münden in der Regel die Ausführungsgänge von Pankreas und Leber ein; bei einigen

Formen (so *Struthio, Columbae, Rhyticeros*) mündet der aus dem linken Leberlappen kommende Gallengang dicht unter dem Pylorus (Figur 183).

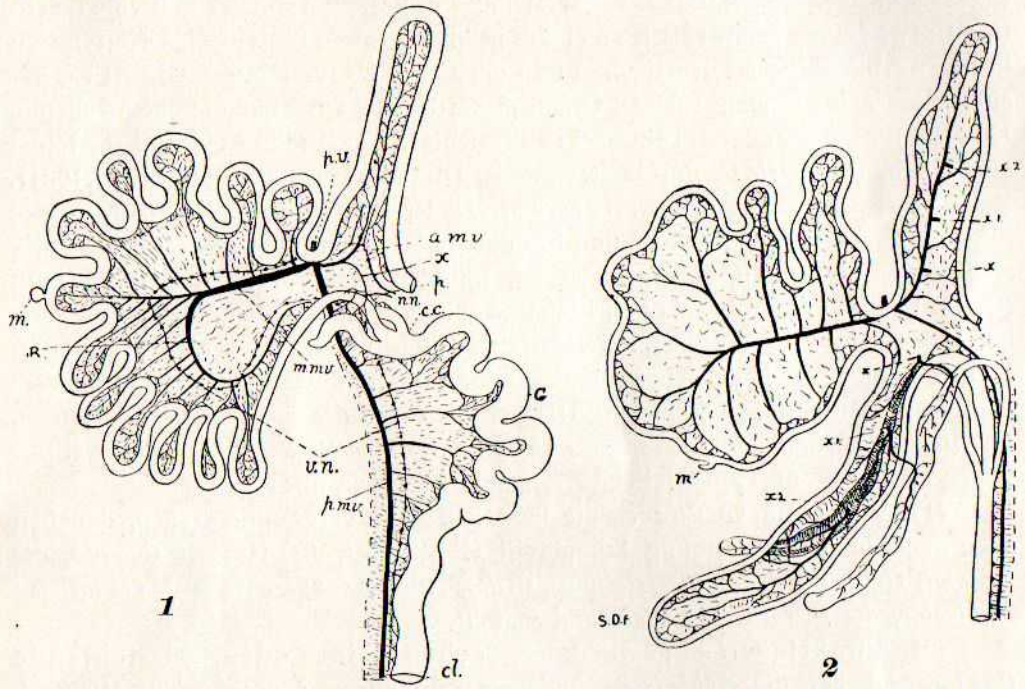
Ileum

Zu der primären Darmschleife gesellen sich im Bereich des Ileum als Folge sehr beträchtlicher relativer Längenzunahme dieses Abschnittes noch weitere »sekundäre«, deren Ausbildung und Lagerung von Mitchell (1901) bei Vertretern der meisten Vogelordnungen studiert worden ist. Primitive Verhältnisse haben sich nach der Auffassung dieses Autors bei *Palamedea* insofern erhalten,



Figur 183. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus, *Männchen*: *Darmtraktus.* (*cl*) Kloake; (*coec*) Blinddärme; (*d*) Darm, bei (*d'*) mit dem Mesenterium; (*d.h.*) die beiden Gallengänge; (*dr.m.*) Drüsenmagen; (*kr*) Kropf; (*l*) Leber; (*m*) Milz; (*musk.m.*) Muskelmagen; (*n*) Niere; (*oe*) Ösophagus; (*p.d., p.v.*) dorsaler und ventraler Pankreaslappen; (*p.d.', p.v.'*) deren Ausführgänge; (*test*) Hoden. (Nach Schimkewitsch, 1910)

als sich hier das Mesenterium, nachdem man es von seiner dorsalen Anheftungsstelle losgelöst hat, zu einer nahezu kreisförmigen Scheibe auslegen läßt, deren Peripherie von dem in ziemlich gleichmäßige Windungen gelegten Ileum begrenzt wird, mit dem Diverticulum caecum vitelli in der Mitte (siehe Figur 184, *1*). Meist erfährt die Symmetrie der Schleifenanordnung und -ausbildung eine mehr oder minder erhebliche Störung, dann nämlich, wenn die einzelnen Abschnitte des Ileum ungleichmäßig wachsen und sich zu der Faltung — in spiraliger Einrollung der Falten gipfelnd — noch eine Achsendrehung gesellt. Von den häufigeren sekundären Hauptfalten sei hier eine nur selten fehlende lange Schleife im Ausgangsteil des Ileum besonders genannt, welche Mitchell nach ihrer Lagerung als supraduodenale Schleife bezeichnet hat und welche nicht nur die Gestalt der Duodenalschleife ziemlich getreu zu kopieren pflegt, sondern auch in engerer Nerven- und Gefäßverbindung mit ihr stehen kann (Figur 184, *2*, *S. D. F.*).



Figur 184. — *Darmtraktus von* (*1*) *Palamedea cornuta* Linnaeus (*Palamedeae*) *und* (*2*) *Strix aluco* Linnaeus (*Striges*). (*a.m.v.*) Vena pancreatico-duodenalis; (*m.m.v.*) Vena mesenterica; (*p.m.v.*) Vena coccygo-mesenterica; (*c.c.*) Ansatzstelle der Caeca; (*cl.*) Kloake; (*G*) Enddarm; (*m*) Diverticulum caecum vitelli; (*n.n.*) Nerven; (*p.*) Pylorus; (*p.v.*) Vena portae dextra; (*R.*) rücklaufende Wurzel der Vena mesenterica; (*v.n.*) Remakscher Darmnerv; (*x*) Venen (in Figur *2* durchschnitten), die das Blut aus der Supra-Duodenalschleife (*S.D.F.*) und den Blinddärmen in die Vena pancreatico-duodenalis abführen. (Nach Mitchell, 1901)

Mitchell nimmt an, daß sich diese Schleife im Zusammenhang mit der Entwickelung langer Blinddärme ausgebildet hat.

Der Vergleich *verwandter Vögel* lehrt, daß *große Formen* ein relativ längeres und somit auch stärker gewundenes Ileum zu haben pflegen *als kleinere Formen*. Mit der Vergrößerung des Darms wächst ja seine Kapazität rascher als seine Oberfläche (jene im Kubus, diese im Quadrat der linearen Vergrößerung), und es müßte sich ein Mißverhältnis zwischen resorbierender Darmwandung und Darminhalt ergeben, wenn nicht auch die relative Darmlänge eine Steigerung

erführe. Es ist ferner der Darm fruchtfressender Vögel im allgemeinen kurz, dünnwandig und weit, der Darm körnerfressender Vögel dagegen lang. Fischfresser haben einen relativ langen Darm mit dünner Wandung und von kleinem Kaliber.

Diverticulum caecum vitelli

Ein kleiner Blindsack, das Diverticulum caecum vitelli, der ungefähr in der Mitte des Ileum auftritt, stellt den letzten Rest des embryonalen Dottersackes mit seiner Einmündung in den Darm vor. *Beim erwachsenen Vogel* findet er sich in der Mehrzahl der Fälle an der Spitze der Hauptschleife. Seine Größe wechselt sehr. *Den Passeres, Pici, Psittaci und Columbae* fehlt er in der Regel; in *den übrigen Gruppen* erhält er sich meist als ein nur scheinbar funktionsloses Rudiment, das eine neue Aufgabe zu erfüllen hat. Der Bau seiner Wandung, in welcher zahlreiche Peyersche Haufen liegen, läßt nämlich aufs deutlichste erkennen, daß dieser Blindsack sich im Laufe der Ontogenese zu einem »lympho-epithelialen Organ« umbildet. Es kann sogar, *wie bei Phalacrocorax*, als Ausdruck dieses Funktionswechsels dazu kommen, daß das Diverticulum in postembryonaler Zeit eine mächtige Entwickelung erfährt. Bis zu einem gewissen Grade besteht eine Korrelation in der Ausbildung des Diverticulum und der Caeca als lymphoides Organ; wo der eine Blindsack zu einem solchen Organ geworden ist, wird auf die entsprechende Umwandlung des anderen Blindsackes verzichtet. Doch gibt es von dieser Regel auch Ausnahmen. *Die Psittaci* besitzen weder Divertikel noch Caeca (Mitchell, 1901).

Blinddärme

Dicht hinter einer afterwärts gerichteten Kreisfalte der Schleimhaut, welche die Grenze zwischen Dünndarm und Enddarm bezeichnet, aber nur selten zu einer echten Ileo-Caecalklappe ausgebildet ist, münden die paarigen Blinddärme (Caeca). Sie sind kopfwärts gerichtet und mit dem Ileum verbunden. Ihre Ausbildung ist großem Wechsel unterworfen. Mitchell betrachtet als primitiven Typus denjenigen, bei welchem die Caeca lang und dünnwandig sind und im Verdauungsprozeß eine Rolle spielen. Hierher *die Caeca der Colymbi, Rhinochetidae, Turnices, Caprimulgidae, Trogones, Coraciidae, Momotidae, Meropidae und so weiter.* Aus diesem Typus leitet er folgende Zustände ab:

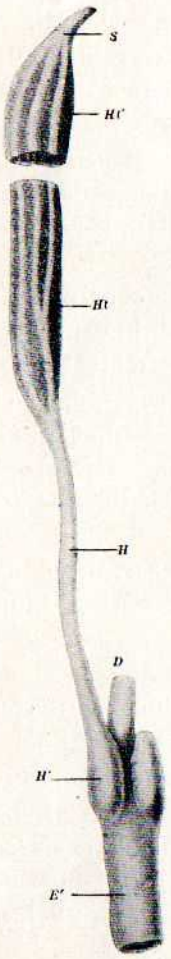
(1) Vergrößerte Caeca, die im Dienst der Verdauung stehen, daneben aber auch in ihrer Wandung Lymphfollikel beherbergen. Hierher *Chauna, die Tinami, Galli, Opisthocomus, Rallidae, Grues, Anseres* (*außer Mergus*), *die meisten Limicolae, die Pterocletes, Striges und so weiter.*

(2) Funktionslos gewordene, sehr kleine oder gar fehlende Caeca. Hierher *die Sphenisci, Tubinares, Accipitres, Musophagidae, Psittaci, die meisten Columbae, die Alcedinidae, Upupidae, Micropodidae, Colii, Pici und andere.*

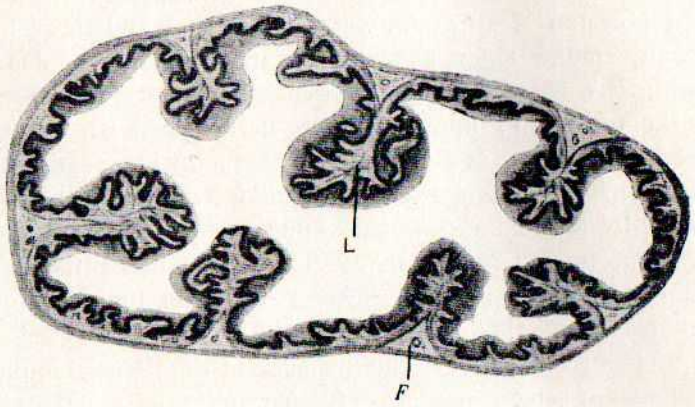
(3) Kleine Caeca, die völlig zu lympho-epithelialen Organen umgewandelt sind. Hierher *die Passeres, einige Columbae* (*Columba*), *einige Limicolae.*

Falls ein Einfluß der Ernährungsweise auf die Ausbildung der Blinddärme bestehen sollte, so tritt er jedenfalls nur sehr wenig hervor (Vergleiche: *Columbae* mit ganz kurzen oder gar geschwundenen Caeca, die *gleichfalls körnerfressenden Phasianidae hingegen* mit meist ansehnlichen; *Striges* mit langen, die *gleichfalls fleischfressenden Accipitres dagegen* mit ganz kleinen Caeca oder ohne jede Spur von solchen; *alle Passeres*, so verschieden ihre Hauptnahrung auch sein mag, zeigen den 3. Typus der Blinddarmausbildung). Daß aber doch ein gewisser Zusammenhang zwischen Nahrung und Blinddarmlänge bestehen kann, *scheint*

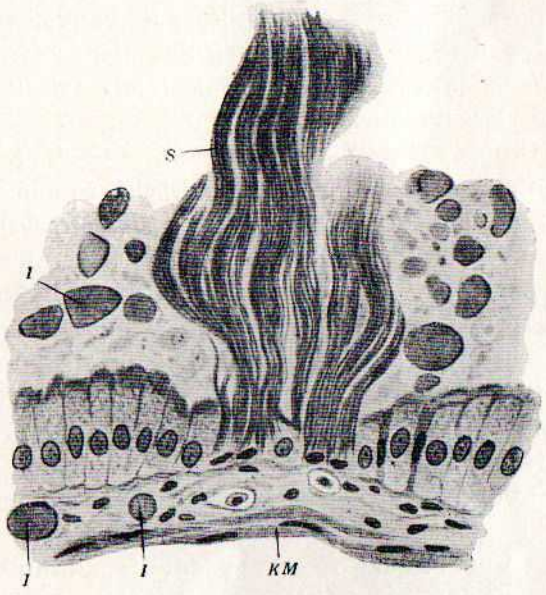
die Gattung Mergus zu beweisen, die im Gegensatz zu *den übrigen Anseres* fast ausschließlich von Fischen lebt und wie andere Fischfresser (*die Steganopodes außer Pelecanus*, die *Ardeidae und Alcedinidae*) ganz kurze, funktionslose Blinddärme besitzt, während *die Anseres* sonst lange und gleichzeitig follikelreiche Caeca haben.



Figur 185.



Figur 186.



Figur 187.

Figur 185. GALLI (Phasianidae). — *Lagopus mutus* Montin: *Blinddarm der linken Seite*, $^2/_3$ natürlicher Größe. Rechter Blinddarm abgeschnitten. (*E*) Enddarm; (*H*) Halsteil, an seinem Ursprung (*H'*) kolbig aufgetrieben; (*Ht*) Hauptteil, von dem der mittlere Teil größtenteils herausgeschnitten ist; (*Ht'*) erweiterter Endabschnitt des Hauptteiles; (*S*) Spitzenteil; (*D*) Dünndarm. (Nach Schumacher, 1922)

Figur 186. GALLI (Phasianidae). — *Lagopus mutus* Montin: *Querschnitt durch den Hauptteil des Blinddarmes*. (*L*) die 7 gegen das Lumen vorspringenden Längswülste; (*F*) submuköses Fettgewebe in der Basis jeden Längswulstes, an der Außenfläche des Blinddarmhauptteiles helle Längsstreifen hervorrufend. (Nach Schumacher, 1922)

Figur 187. GALLI (Phasianidae). — *Lagopus mutus* Montin: *Epithelzellen des Blinddarmes*, welche Schleimfäden (*S*) sezernieren. (*KM*) Stratum circulare der Tunica muscularis; (*I*) Teile des Darminhaltes, pflanzlicher Herkunft; 2 davon im Stratum proprium gelegen. Vergrößerung 550 fach. (Nach Schumacher, 1922)

In Mitchells Gruppe 1 sind die Blinddärme oft von sehr beträchtlicher Länge, so bei den *Waldhühnern der Gattungen Lagopus, Tetrao und Tetrastes*, wo die Summe ihrer Länge die Gesamtlänge des übrigen Darmes erreichen kann. Schumacher (1922) unterscheidet hier: einen engeren, gleichzeitig dickwandigeren, kurzen »Halsteil«, der stets leer gefunden wird, und einen weiteren, dünnwandigeren und längeren »Hauptteil«, ausgefüllt von schmierig-kleberigem, meist dunklem Inhalt, endlich einen ganz kurzen »Spitzenteil«. In das Lumen des Hauptteils springen 7 bis 8 Längsfalten weit vor (Figur 186). Während im Halsteil das Vorkommen von Flimmerepithel bemerkenswert ist, werden von den Epithelzellen des Hauptteiles große Mengen von Schleim in Form von langen Fadenbüscheln ausgeschieden (Figur 187). Auch findet durch das Epithel des Hauptteiles eine starke Resorption und Weiterleitung der pflanzlichen Nahrung statt. *Bei Waldhühnern, Gänsen und so weiter* ist der aus den Blinddärmen stammende Anteil des Kotes an seiner schwärzlichen Farbe und schmierigen oder breiigen Beschaffenheit leicht zu erkennen.

In den langen Blinddärmen ist in der Regel lymphoides Gewebe reichlich vorhanden: seinen Sitz hat es *bei den Striges* im Spitzenteil, *bei Otis* in den Längsfalten des Hauptteiles, *bei den Anseres und Galli* finden sich zerstreute Haufen.

Bei manchen Gattungen, deren Caeca in die Gruppe 1 zu stellen sind, erhebt sich die Wandung des Hauptteiles zur Vergrößerung der resorbierenden und sezernierenden Oberfläche zu hohen Spiralfalten (*Struthio, Chauna, einige Grues*); *bei Calopezus* ähneln die Blinddärme infolge vieler kleiner Ausbuchtungen ihrer Wandung einer Weintraube.

In Gruppe 2 (funktionslos gewordene Caeca) kommt es zuweilen zu völliger Reduktion nur eines der beiden Blindsäcke, so daß ein kleiner unpaariger Blinddarm gefunden wird (*Ardeidae, Procellaria, Mergus*).

Zu Gruppe 3: Der Blinddarm stellt hier nur ein kurzes Anhängsel des Darmes dar, in das der Darminhalt nicht eindringt. Die Wandung wird stets von einer dicken Schicht lymphoiden Gewebes eingenommen.

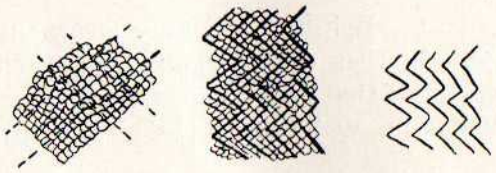
Enddarm

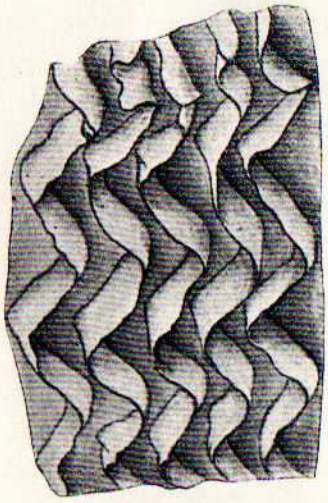
Der Enddarm ist gewöhnlich nur als kurzes, gerades Rectum ausgebildet, das längs der Wirbelsäule zur Kloake zieht. Eine ansehnlichere Länge zeigt er *nur bei Rhea und Palamedea*, wo er sich demzufolge in Windungen legt (Figur 184, *1, G*), und *vor allem bei Struthio*: hier übertrifft sogar die Länge des Enddarmes diejenige des Dünndarmes um ein Beträchtliches, er dient also keineswegs mehr lediglich der Ansammlung der Fäzes.

Struktur der Darmwand

Die Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche des Darmes wird im einfachsten Falle (*Corvus*) durch ein regelmäßiges Netz von Schleimhautfalten erreicht. Durch Auslese und besondere Ausbildung einzelner Elemente dieses Netzes entstehen *bei vielen Vögeln* Zickzacklängsfalten, zwischen denen die Querverbindungen schwinden können. Als morphologisch höchsten Zustand betrachtet S. Müller (1922) die Zotten. Sie entwickeln sich durch Auflösung einer Zickzacklängsfalte und kommen sowohl bei Fleischfressern (*Accipitres, Striges*), wie — neben blattförmigen Lamellen und allen Übergangsstufen — *auch bei einigen Körner- und Insectenfressern* vor (*Pici, Trochilidae, Psittaci, Anser*). Zotten können im ganzen Verlauf des Darmtraktus, vom Pylorus bis zur Kloake und auch in den Blinddärmen, auftreten. In alle diese Falten beziehungsweise Zotten steigen Muskelfasern der Muscularis mucosae auf (Figur 191, *Muf*).

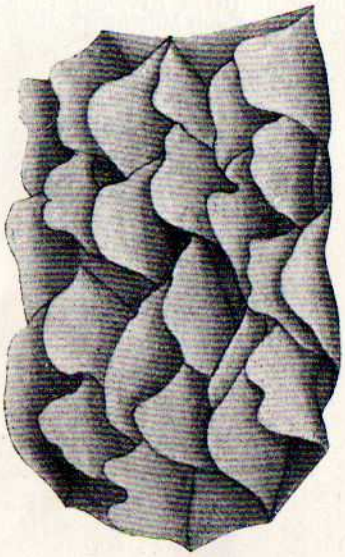
Figur 188. LIMICOLAE. — *Tringa erythropus* Pallas: *Relief des Darmes.* 3 Stadien der Umwandlung von einem einfachen niedrigen Faltennetz zu einem Netz longitudinal verlaufender Zickzackfalten. (Nach S. Müller, 1922)



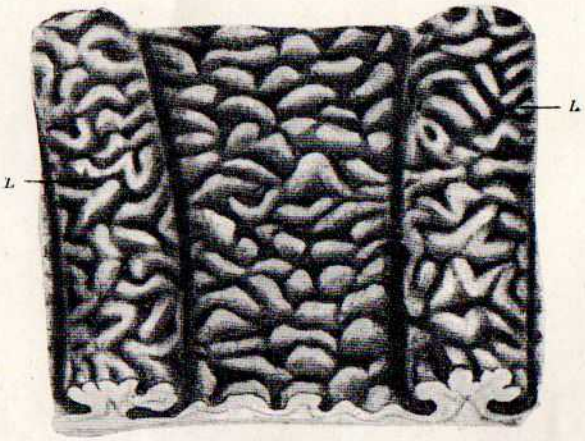


Figur 189, *1.*

Figur 189, *2.*



Figur 189, *3.*

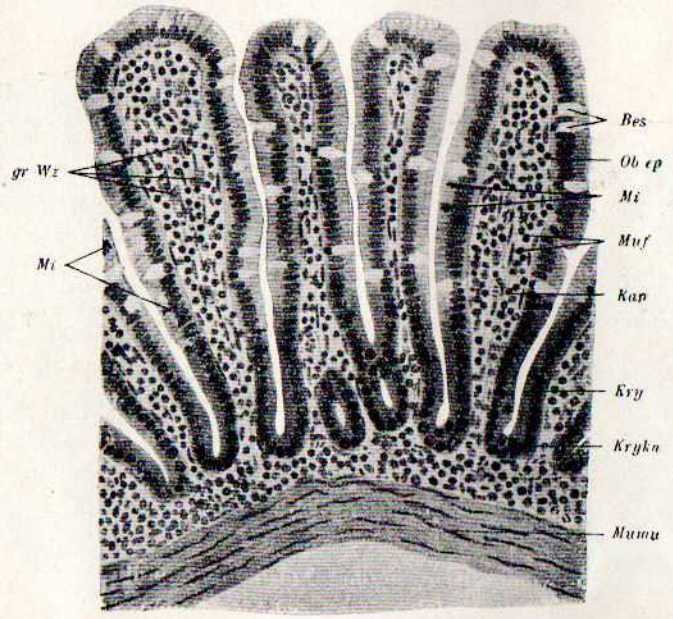


Figur 190.

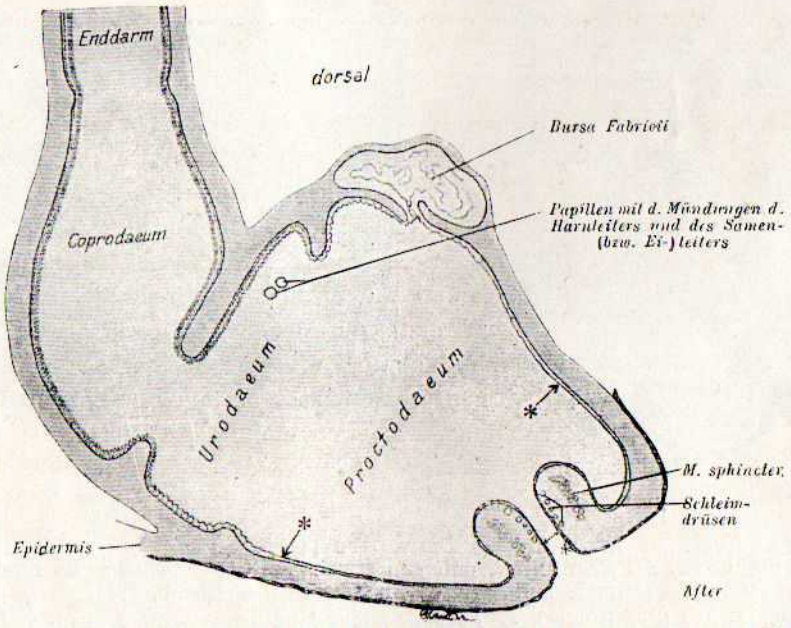
Figur 189. AVES. — *Innenrelief des Darmes von* (*1*) *Pica pica* Linnaeus (*Passeres*), oberer Darmabschnitt. (*2*) *der gleichen Art*, unterer Darmabschnitt; (*3*) *Gallus gallus* Linnaeus, oberer Darmabschnitt. (Nach Bujard, aus Biedermann, 1911)

Figur 190. GALLI (Phasianidae). — *Lagopus mutus* Montin: *Ausschnitt aus dem Hauptteil des Blinddarmes.* (*L*) die makroskopisch sichtbaren Längswülste. Schleimhaut mit wulstförmigen Erhabenheiten besetzt. (Nach Schumacher, 1922)

Im Epithel der Darmschleimhaut treten zwischen den undifferenzierten Zylinderzellen (den »Hauptzellen«) Becherzellen auf, die aus solchen hervorgegangen sind und reichlich Schleim sezernieren. Sie stehen besonders dicht im Enddarm. Während Brunnersche Drüsen (Submukosadrüsen) den Vögeln fehlen,

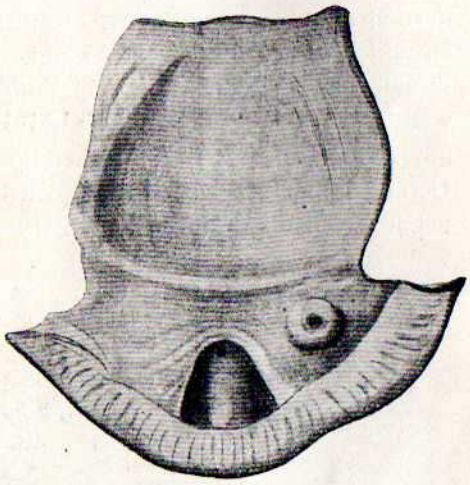


Figur 191. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus, *Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen: Längsschnitt durch das kaudale Ende des Dünndarmes.* Vergrößerung etwa 225 fach. (*Bes*) Becherzellen; (*gr Wz*) granulierte Wanderzellen; (*Kap*) Kapillaren; (*Kry*) Krypten; (*Krykn*) Kryptenknospen; (*Mi*) Mitosen; (*Muf*) Muskelfasern in den Zotten; (*Mumu*) Muscularis mucosae. (Nach Clara, 1926)



Figur 192. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *halbschematischer Längsschnitt durch die Kloake.* (Nach Clara, 1926)

kommen *wohl allen Vogelarten* Lieberkühnsche Krypten zu. Die Kryptenschläuche rücken im allgemeinen bis in die Muscularis mucosae hinunter; oft sind sie gegabelt oder sie bilden unter weiterer dichotomischer Spaltung ihrer Endkolben schließlich ganze Büschel von Schläuchen, die dann ein ansehnliches Drüsenpaket darstellen. In den längeren Kryptenschläuchen fand Greschik Körnerzellen, die den Panethschen Körnerzellen *der Säuger homolog* sind. Für die Assimilation und Resorption der Nahrung dürften die Lymphfollikel von großer Bedeutung sein, die in der Mucosa des ganzen Darmes zahlreich auftreten (aus den Caeca und von der Einmündungsstelle des Dottergang es wurden sie bereits erwähnt) und sich hier *wie bei den Säugern* an vielen Stellen zu Peyerschen Haufen scharen. Derartige Follikelgruppen gehen ohne Grenze in die Falten und Zotten der Darmschleimhaut über, nachdem sie die Muscularis mucosae durchbohrt haben.



Figur 193. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Kloake einer 2 jährigen Henne*, von ventral eröffnet. An der linken Seite der Dorsalwand des Urodaeum, das durch eine Falte gegen das oberste Stockwerk der Kloake, das Coprodaeum, abgegrenzt ist, öffnet sich auf einer wulstigen Papille der Eileiter; an der Dorsalwand des untersten Stockwerkes, des Proctodaeum, öffnet sich der Stiel der Bursa Fabricii, der in einen winzigen Drüsenhohlraum führt. Dessen Öffnung ist durch einen schwarzen Punkt bezeichnet. Natürliche Größe. (Nach Jolly, 1915)

1 *2*

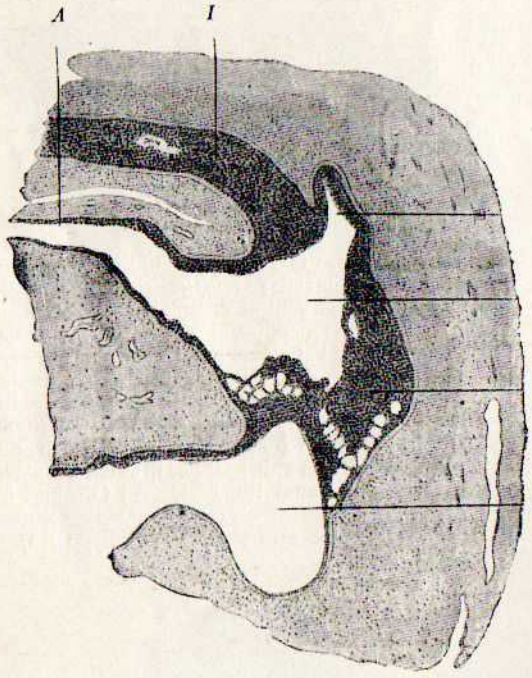
Figur 194. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Querschnitt durch die Bursa Fabricii.* (*1*) auf der Höhe ihrer Entwickelung (im Alter von 3 Monaten); (*2*) nach ihrer Rückbildung (im Alter von 7 Monaten). Vergrößerung in beiden Figuren 7 1/2 fach. (Nach Jolly, 1915)

Kloake

Der Enddarm bildet in seinem unteren Abschnitt eine sackartige Erweiterung, die Kloake, welche sich in 3 durch Ringfalten getrennte Abteilungen gliedert, von innen nach außen als Coprodaeum, Urodaeum und Proctodaeum unterschieden (Figur 192). Am weitesten pflegt das Coprodaeum zu sein; es dient der Ansammlung der Exkremente. Gegen den eigentlichen Enddarm hin wird dieser Raum durch eine starke Ringfalte abgegrenzt, deren kräftige Muskulatur einen völligen Abschluß bewirken kann (*Cygnus*). Von bedeutend geringerem

Rauminhalt ist die folgende Abteilung, das Urodaeum, in dessen dorsale Wand auf Papillen, welche in das Lumen hineinragen, die beiden Harnleiter und seitlich von ihnen die beiden Samenleiter oder der Eileiter münden. Die Wandung der äußeren Abteilung der Kloake, das Proctodaeum, endlich ist nicht wie die der vorhergehenden entodermaler, sondern als Einstülpung der äußeren Haut ektodermaler Abkunft und weist ein mehrschichtiges Plattenepithel oder (*bei Gallus*) einschichtiges Zylinderepithel auf. An der dorsalen Seite des Proctodaeum mündet mit meist langem Verbindungsgang (»Bursastiel«) ein taschenförmiges, dickwandiges Organ, die Bursa Fabricii, das *bei den meisten Arten* in der Jugendzeit auf der Höhe seiner Entwickelung steht und spätestens nach Erreichung der Geschlechtsreife zurückgebildet wird, *bei Struthio und Rhea* jedoch zeitlebens in voller Größe erhalten bleibt. Die Bursa Fabricii geht aus der Wand des Urodaeum hervor, das auf frühen ontogenetischen Stadien noch gegen die ektodermale Aftereinstülpung, das Proctodaeum, durch eine sehr dicke Epithelschicht, die Membrana analis (»Kloakalpfropf«) abgeschlossen ist, also zunächst blind endet. Die Epithelmasse, die vorübergehend das Lumen des embryonalen Urodaeum zum großen Teil ausfüllt, wuchert auch dorsalwärts und treibt eine erst dorsal, dann auch kranial wachsende Epithelknospe, in welcher Lakunen auftreten. Durch Zusammenfließen dieser Lakunen entsteht das Lumen der Bursa Fabricii; dann erst kommt es zu einer Kommunikation dieser Lichtung mit dem Enddarm, und zwar mit dem Proctodaeum. Die weitere Entwickelung der Bursa, über die Jolly (1915) sehr eingehende Untersuchungen angestellt hat, erfolgt in der Weise, daß sich die epitheliale Anlage wie in einer echten Drüse verzweigt. Jede Epithelknospe liefert dabei die Anlage für einen Lymphfollikel, in welchem aus dem unterliegenden Mesoderm eingewanderte Lymphozyten sich rasch vermehren. Nachdem so die Markschicht der Follikel entstanden ist, wird dieselbe von einer Rindenschicht mesodermaler Abkunft umgeben, in deren spärlichem Bindegewebe Gefäße verlaufen und Lymphozyten zu finden sind (siehe Figur 194, *1*: Markschicht hellgrau, Rindenschicht schwärzlich getönt).

Bursa Fabricii

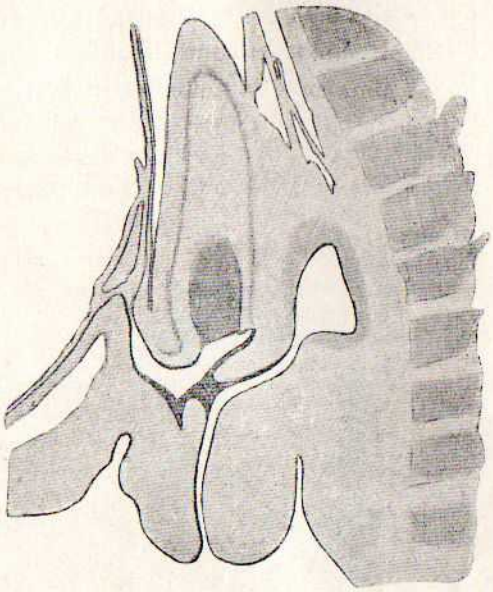


Figur 195. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo am 5. Tage: medianer Sagittalschnitt durch die Kloakengegend.* Aus der Anhäufung von Epithelzellen (*ME*), welche durch Vermehrung der entodermalen Epithelzellen entstanden ist, geht später die Anlage der Bursa Fabricii hervor. (*D*) Anlage des Proctodaeums, durch den Kloakalpfropf noch vom Lumen des späteren Uro- und Coprodaeums (*C*) geschieden. (*A*) Allantoisstiel; (*s*) Darm; (*UG*) Anlage des Wolffschen Ganges. (Nach Jolly, 1915)

In der geschilderten Weise gebaut (»invaginiert«) sind die Follikel der Bursa Fabricii *bei den Laro-Limicolen, Anseres, Steganopodes, Galli, Columbae, Psittaci, Pici, Passeres*; dagegen ist umgekehrt die Markschicht »evaginiert« und umhüllt die Rindenschicht *bei Struthio, Rhea, Accipitres, Caprimulgus, Cuculus* (Figur 197).

Die Bursa Fabricii, deren Aufgabe lange Zeit dunkel war, ist also eine wichtige Bildungsstätte von Lymphzellen; Jolly nennt sie geradezu eine kloakale Thymus. Ihre Funktion erlischt mit dem Eintreten der Geschlechtsreife. Außerdem stellt sie vorübergehend (bis zur vollen Aktivität des Knochenmarkes) eine Bildungsstätte oxyphiler Leukozyten dar.

Die Afteröffnung ist ein querer Schlitz und wird durch Muskeln verschlossen und geöffnet, die vom Plexus pudendus versorgt werden (Figur 93).

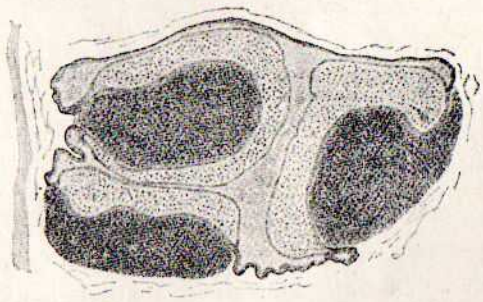


Figur 196. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo am 9. Tage: medianer Sagittalschnitt durch die Kloakengegend.* Die dorsalwärts vorgewachsene Bursa Fabricii öffnet sich auf diesem Stadium bereits in das Proctodaeum und erscheint wie dessen Fortsetzung; das Proctodaeum ist noch durch die Membrana analis von dem von Entoderm ausgekleideten Abschnitt der Kloake getrennt. (Nach Jolly, 1915)

Innervierung des Darmes

Kurz sei hier noch der (Remaksche) Darmnerv erwähnt, welcher *bei den Vögeln eine recht bezeichnende Ausbildung* erfahren hat und aus einem Sympathicusstrang besteht, der gewöhnlich, zwischen den beiden Blättern des Mesenterium (also außerhalb des Zöloms) liegend, den ganzen Darmtraktus vom Duodenum an bis zum Rectum begleitet. In ihn sind mehr oder minder zahlreiche, oft sehr regelmäßig angeordnete Ganglien (Figur 184, *1, v.n.*) eingeschaltet. Seinen Ursprung nimmt dieser Nerv in der Regel aus dem Nebennierengeflecht, sowie ferner aus Fasern, welche von den letzten Thorakalganglien und den ersten Lumbalganglien des Grenzstranges ausgehen (Thébault, 1898).

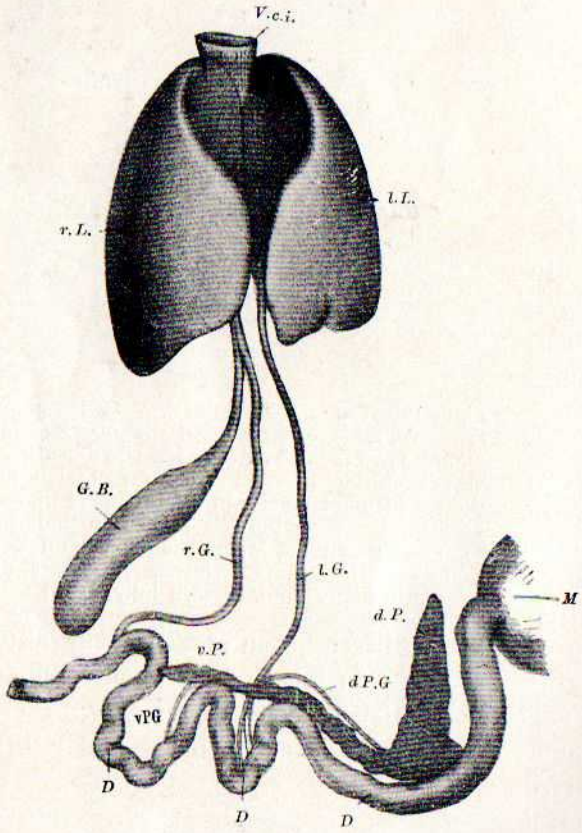
Über die Physiologie der Verdauung im Vogeldarm sind wir bisher nur mangelhaft unterrichtet. Der Verdauungsprozeß ist bei animalischer und wasserreicher pflanzlicher Nahrung im allgemeinen ein äußerst rascher, bei Körnernahrung ein wesentlich langsamerer. Wasserreiche Beerennahrung kann (*bei Bombycilla, Sylvia*) den gesamten Verdauungstrakt



Figur 197. ACCIPITRES (Aquilidae). — *Buteo buteo* Linnaeus: *3 Follikel der Bursa Fabricii*, welche verschiedene Stadien der Umwallung der (dunklen) Rindenschicht durch die (helle) Markschicht darstellen. Vergrößerung 35fach. (Nach Jolly, 1915)

Verdauung

in 8 bis 10 Minuten passieren (Heinroth). Es ist ferner ermittelt worden, daß *Lanius* eine Maus in 3 Stunden, *junge Stärlinge* (*Sturnella*) dargebotene Heuschrecken in 3 bis 4 Stunden verdauten, während *Haushühner* zur Verdauung von Getreidekörnern 12 bis 24 Stunden benötigen (J. Henderson, 1913). Insectenfresser dürften ihren Magen täglich etwa 5- bis 6mal, mit einem Kropf versehene Körnerfresser Kropf und Magen durchschnittlich etwa 2mal am Tage füllen. Rörig (1898, 1903) hat Untersuchungen über den Nahrungsverbrauch insectenfressender Vögel angestellt und fand, daß diese durchschnittlich 10,7 Prozent ihres Körpergewichts an verdaulichem Protein und 8,8 Prozent an Fett täglich verzehren. Je kleiner der Vogel, je größer also seine relative Oberfläche, desto größer ist sein Nahrungsverbrauch im Verhältnis zu seinem Gewicht. Nach Rörigs Tabellen nimmt *das Goldhähnchen* (*Regulus regulus*) mit 6,3 Gramm Gewicht pro Tag 1,74 Gramm Trockensubstanz = 28 Prozent seines Lebendgewichtes auf, *der Star* (*Sturnus vulgaris*) mit 76,5 Gramm Gewicht dagegen pro Tag nur 9,16 Gramm Trockensubstanz = 11,9 Prozent seines Lebendgewichtes. 2 *Zaunkönige* (*Troglodytes troglodytes*) im Gewicht von zusammen 18 Gramm verzehrten in 7 Tagen 529 Mehlwürmer im Gewicht von 82,2 Gramm. Für den *Steinkauz* (Gewicht 168 Gramm) fand Rörig einen täglichen Nahrungsverbrauch von 5,5 Prozent seines Lebendgewichtes, was einem Jahresbedarf von rund 400 Mäusen entspricht, wenn man das Durchschnittsgewicht der Maus mit 20 Gramm ansetzt.

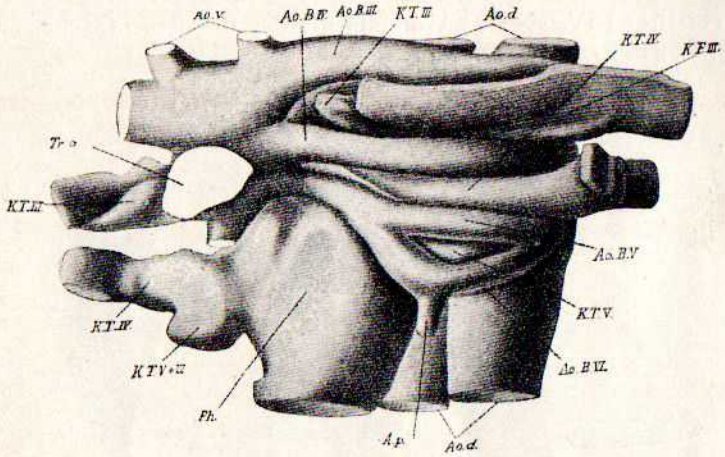


Figur 198. Sphenisci. — *Catarrhactes chrysocome* Forster: *Leber und Pankreas mit ihren Ausführungsgängen.* (*D*) Duodenalschleife; (*M*) Muskelmagen; (*d.P., v.P.*) dorsaler und ventraler Pankreaslappen; (*d.P.G., v.P.G.*) deren Ausführungsgänge; (*l.G., r.G.*) linker und rechter Gallengang; (*l.L., r.L.*) linker und rechter Leberlappen; (*G.B.*) Gallenblase; (*V.c.i.*) Vena cava inferior. (Nach Watson, 1883)

Da zellulosereiche Nahrung nur mangelhaft ausgenutzt werden kann (Zellulose wird sogar von den *Galli und Anseres* anscheinend gar nicht verdaut), so sind die Kotausscheidungen vieler Pflanzenfresser sehr ansehnlich. Der *Auerhahn* (*Tetrao urogallus*) soll in der Zeit, in der er sich hauptsächlich von Koniferennadeln ernährt, täglich Exkrementsäulchen in einer Gesamtlänge von etwa 3 Metern ausscheiden. *Eine* von Rörig zu seinen Versuchen benutzte *Wachtel* entleerte sich innerhalb 90 Tagen 5841 mal.

Leber

Die Leber der Vögel besitzt oft eine außerordentliche Größe. Von ihren beiden Lappen ist der rechte meist ansehnlich voluminöser als der linke, jedoch ist auch das umgekehrte Verhalten *für mehrere Arten* festgestellt worden. Sie sind durch eine oft nur sehr schmale Brücke miteinander verbunden und besitzen jeder seine eigene Pfortader und seine eigene Leberarterie. Gewöhnlich liegt die Leber hoch oben im Zölom und umfaßt, da ein »echtes« Zwerchfell fehlt, sogar die Herzspitze. Aus jedem Lappen mündet ein Gang in das Duodenum, von denen der eine kranial, der andere kaudal gelegen ist. Der kaudale, aus dem rechten Lappen kommende Gang wird paarig angelegt und durch Verschmelzung unpaarig; er ist meist an einer Stelle zur Gallenblase erweitert. *Rhea, Struthio, die meisten Columbae, die Psittaci und Trochilidae* ermangeln einer solchen, während sie bei den *Fleischfressern* groß zu sein pflegt und bei den fischfressenden *Sphenisci*,



Figur 199. Limicolae. — *Vanellus vanellus* Linnaeus, *Embryo: Modell der Region der 3. bis 6. Kiementasche*, von vorn und links gesehen. (*Ao.B.III, IV, V, VI*) 3. bis 6. Aortenbogen; (*Ao.d.*) Aorta dorsalis; (*Ao.v.*) Aorta ventralis; (*A.p.*) Arteria pulmonalis; (*K.T.III, IV, V+VI*) 3. bis 6. Kiementasche; (*Ph.*) Pharynx; (*Tr.a*) Truncus arteriosus. (Nach Sicher, 1921)

jedoch auch bei den fruchtfressenden *Musophagidae*, weit über das Paket der Darmschlingen hinabhängt (Figur 198, *G.B.*). Die an gallensauren Salzen sehr reiche Galle tritt beim Vogel in den Muskelmagen und färbt dort die keratinoide Schicht, ja, sie kann sogar in den Drüsenmagen eindringen.

Die Vogelleber wird nur vom Sympathicus, nicht auch vom Vagus innerviert (Thébault, 1898).

Pankreas

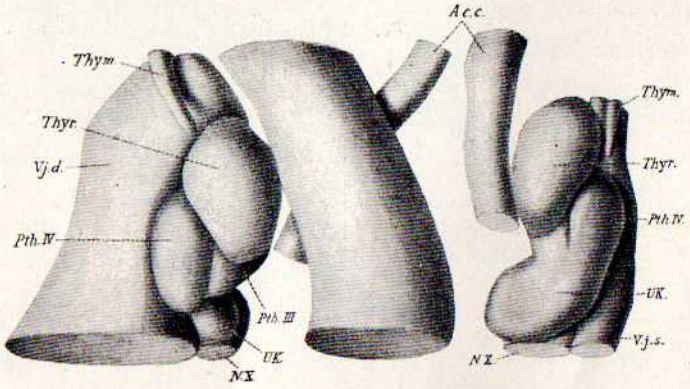
Das Pankreas ist (wie die Leber) meist relativ größer als *bei den Säugern*, und zwar am ansehnlichsten bei *den Körnerfressern*, am kleinsten bei *den Fleischfressern*. Sein Gewicht beträgt *beim Haushahn* 40 Gramm, *bei dem* annähernd gleich großen *Hühnerhabicht* nur 15 Gramm. Das Organ liegt in der Duodenalschlinge und besitzt eine rötliche bis weißliche Farbe. Embryonal entsteht es aus 3 getrennten Anlagen — einer dorsalen, in der allein sich die Langerhansschen Inseln entwickeln, und 2 ventralen (einer rechten und einer linken), die nur aus Parenchym der offenen Drüsen bestehen. Später wird durch Brücken von Drüsenparenchym meist ein mehr oder minder loser Zusammenhang dieser 3 Anlagen hergestellt, jede bewahrt jedoch in der Regel ihren eigenen Ausführungsgang,

der dann in den aufsteigenden Ast des Duodenum zwischen rechten und linken Gallengang einzumünden pflegt; nicht selten (auch individuell) verschmilzt jedoch der aus der dorsalen Anlage kommende mit einem der beiden anderen Gänge, die ihn stets an Weite übertreffen (Figuren 183 und 198).

Kiementaschenderivate und Thyreoidea

Bei den Vögeln werden embryonal 6 Kiementaschen angelegt, von denen die 5. und 6. nur darum als »sekundäre« bezeichnet werden, weil sie sich nicht unmittelbar vom Pharynx aus einstülpen, sondern als Ausbuchtung der kaudalen Fläche der 4. Kiementasche entstehen (Figur 199).

Aus der Wandung der 3. Kiementasche geht die Thymus hervor, und zwar fast aus der gesamten Wandfläche; nur die ventromediale Wand dieser Kiementasche beteiligt sich nicht an der Thymusbildung, sondern liefert die Anlage für die Branchialdrüse (Parathyreoidea) III. — Aus der 4. Kiementasche entwickelt sich (außer etwa geringem Thymusgewebe) die Branchialdrüse (Parathyreoidea) IV. — Das Wandepithel der 6. Kiementasche endlich liefert den ultimobranchialen Körper.



Figur 200. Limicolae. — *Vanellus vanellus* Linnaeus, *Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen: Modell der Region der Thyreoideae und der Branchialkörperchen in Ventralansicht.* (*A.c.c.*) Arteria carotis dorsalis; (*N.X.*) Nervus vagus; (*Pth. III, IV*) Parathyreoidea *III* und *IV*; (*Thym.*) kaudales Ende der Thymus; (*Thyr.*) Thyreoidea; (*UK.*) ultimobranchialer Körper; (*V.j.d., V.j.s.*) Vena jugularis dextra et sinistra. Ohne Bezeichnung in der Bildmitte der Ösophagus. (Nach Sicher, 1921)

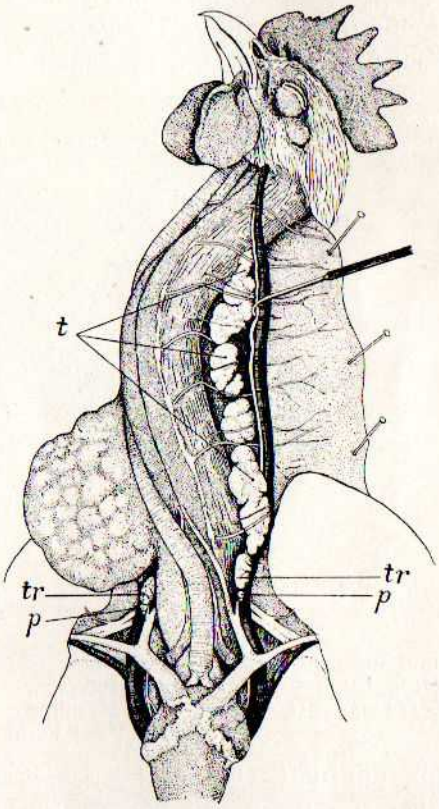
Die Kiementaschenderivate rücken im Laufe der Embryonalentwickelung weit kaudalwärts bis hinunter zum 11. Segment und nehmen dort engste topographische Beziehung zur Thyreoidea auf. Diese legt sich als Ausstülpung der ventralen Pharynxwand in Höhe der 1. und 2. Kiementasche an (Figur 172, *1*), wächst dann unter Aufgabe ihres Zusammenhanges mit dem Pharynx zu einem dünnen Schlauch aus, legt sich in die Gabel der Aorta und schnürt sich hantelförmig ein. Dies ist die Vorstufe ihrer endgültigen Teilung in 2 Gebilde, die lateralwärts wandern und so an die Kiementaschenderivate heranrücken (Figur 200).

Die Thymus begleitet *beim ausgeschlüpften Vogel* die Vena jugularis und den Nervus vagus durch die obere Thoraxapertur bis in den Thorax. Sie stellt dann ein langes, dünnes Gebilde dar, dessen verdickter Kopfteil etwa in Höhe des Hyoidbogens liegt, während der Schwanzteil in der Gegend des 11. Segmentes endet. Die in die Thymus einschneidenden Äste der Zervikalnerven führen eine sekundäre Segmentierung dieses lymphoepithelialen Körpers herbei. An ihr kaudales Ende findet man einen kleinen Körper angelagert, der aus der Kon-

zentration von Parathyreoidea III, Parathyreoidea IV und ultimobranchialem Körper hervorgegangen ist und ventralwärts von der Thyreoidea gedeckt wird (siehe Figur 115 auf Seite 106, sowie Figur 201).

Auf der rechten Körperseite sind die Verhältnisse etwas andere als auf der linken, vor allem, weil Parathyreoidea III und ultimobranchialer Körper links größer sind (Sicher, 1921).

Vor Abschluß des endgültigen Körperwachstums wird die Thymus stark zurückgebildet. Der ultimobranchiale Körper spielt kurz nach dem Ausschlüpfen des Vogels eine wichtige Rolle als Bildungsstätte oxyphiler Leukozyten; er wird vom Vagus und Sympathicus innerviert. Durch Schilddrüsenverfütterung erzielte Zawadowsky (1926) eine deutliche Einwirkung auf den Mauservorgang und die Melaninentwickelung im Federkeim. Im Experiment (durch Implantation einer fremden Schilddrüse) hervorgerufene Hyperthyreoidie führte *bei Hühnchen* erhebliches Zurückbleiben im Wachstum des Rumpfes und besonders der Extremitäten, sowie abnorm geringen Fettansatz herbei (Willier, 1924). *Hühner*, denen Greenwood die Schilddrüsen völlig entfernte, mauserten nicht mehr. Wie *bei den Säugern*, so ist auch bei den Vögeln die Schilddrüse zur Zeit der geschlechtlichen Ruhe voluminöser als zur Fortpflanzungszeit (Riddle, 1925).



Figur 201. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *junges Männchen:* Vena jugularis und Nervus vagus der linken Seite dorsalwärts verschoben, um die Lage von Thymus (*t*), Thyreoidea (*tr*) und Parathyreoideae (*p*) zu zeigen. Die Thymus wird von den durch sie hindurchtretenden Spinalnerven in mehrere Lappen zerlegt.
(Nach Nonidez und Goodale, 1927)

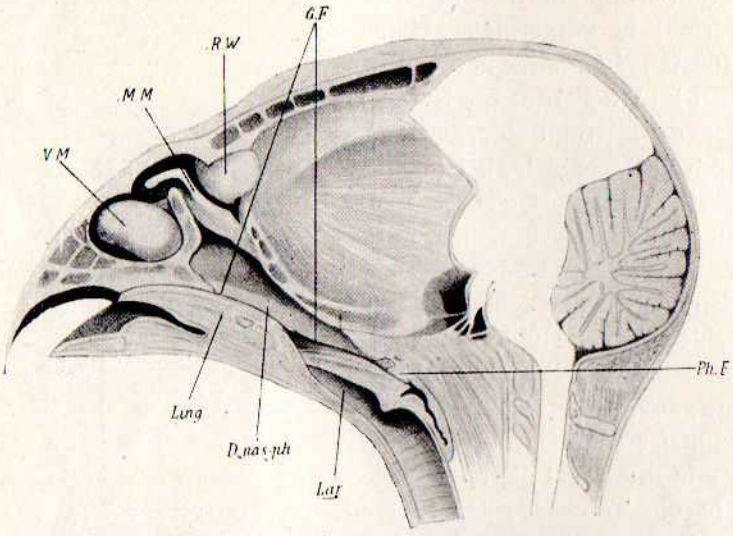
Atemweg

Atmungsorgane. — Wie in einem früheren Kapitel erwähnt wurde, passiert die Atemluft in der Regel die Nasensäcke, bevor sie in die Trachea gelangt (*Sula bildet eine Ausnahme*; hier tritt die Atemluft durch die zum Spalt sich öffnenden Schnabelwinkel in die Mundhöhle). Nachdem sie aus der Riechhöhle durch die Choanengänge in die Orbitalmulde gelangt ist, wird sie unmittelbar in die Kehlspalte geleitet, und zwar mit Hilfe der Zunge. Figur 171 zeigte, daß der Spalt, mit dem sich die Orbitalmulde in die Mundhöhle öffnet, sehr lang ist und nur sein aboraler Abschnitt der Kehlspalte gegenüberliegt. Der Abschluß des Atemweges nach vorn wird nun dadurch hergestellt, daß die mit ihrem Umriß dem Orbitalfeld genau angepaßte Zunge sich dem Orbitalspalt dicht anschmiegt und nur sein hinteres Ende freiläßt. Nach hinten (gegen den Ösophagus zu) wird der Abschluß bewerkstelligt durch jene drüsenreichen Schleimhautblätter, die das Dach des Rachenraumes kaudalwärts abgrenzen, da diese sich bei der Inspiration dem hinter dem Kehlspalt gelegenen Teil des Kehl-

hügels anlegen. Auf diese Weise ist der Vogel auch bei geöffnetem Schnabel zur Nasenatmung befähigt. Bei Formen mit langer Zunge nehmen vornehmlich der Zungengrund und der hintere Bereich des Zungenkörpers am Abschluß des Orbitalspaltes teil, bei kurzzungigen Arten auch die Zungenspitze. Für den Verschluß etwa noch verbleibender Lücken dürfte das Sekret der Schleimdrüsen, die gerade in den hier in Rede stehenden Mundteilen besonders dicht gruppiert sind, von Bedeutung sein (Figuren 134 und 202).

Pharyngo-nasale Luftsäcke

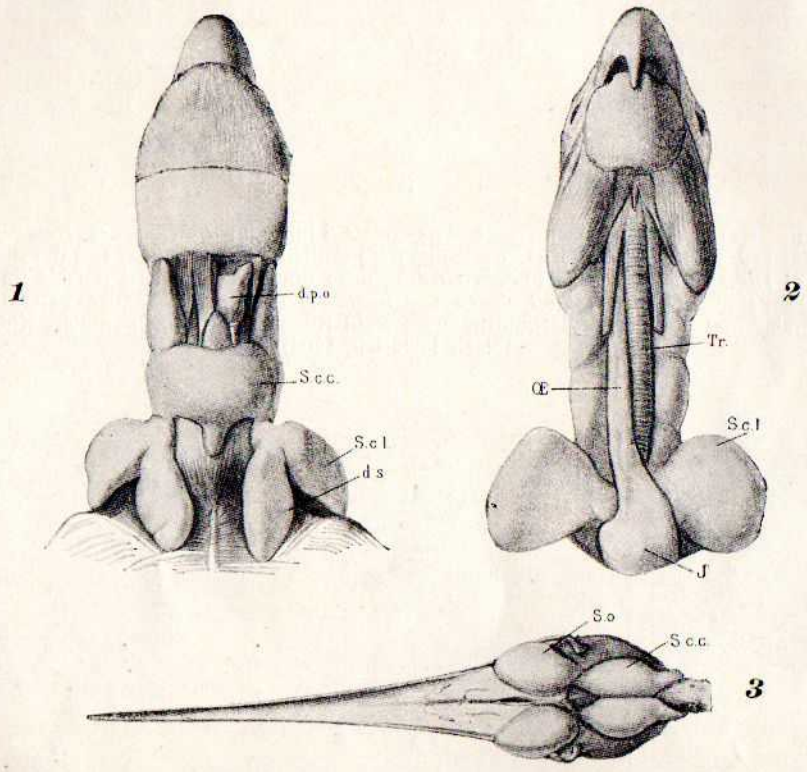
Der so bewirkte Verschluß gewinnt eine besondere Bedeutung auch dann, wenn es sich darum handelt, den Exspirationsstrom zum Eindringen in die Lufträume des pharyngo-nasalen Systems zu zwingen. In *vielen Gruppen* nämlich (*so bei den Striges, den Falconidae und Aquilidae, den Ciconiidae, mehr noch bei den Bucerotidae, Psittaci, Cathartidae, Tubinares, Steganopodes*) haben Luftsäcke, zu welchen der Zugang zunächst vom Rachenraum aus durch den Orbitalspalt oder das Antrum



Figur 202. Accipitres (Falconidae). — *Falco tinnunculus* Linnaeus: *Medianschnitt durch den Kopf. Inspirationsstellung.* Nasenseptum entfernt. (*D.nas-ph*) Choanengang; (*G.F*) Orbitalfalte; (*Lar*) Larynx; (*Ling*) Zunge; (*M.M*) mittlere Muschel; (*Ph.F*) Rachenpapillenreihe; (*R.W*) Riechhügel; (*V.M*) Vorhofsmuschel. (Nach Göppert, 1903)

tubarum führt, eine recht ansehnliche Größe erlangt und offenbar wichtige Aufgaben zu erfüllen. Sie können sich im Kopfbereich als Luftkissen um die Augen, in nackte Hautlappen, zwischen die einzelnen Bündel der Muskulatur oder über das Dach der Mund-Rachenhöhle erstrecken und weiterhin die Luftzellen der Schädelknochen speisen, sie senden aber *auch bei vielen Arten der obengenannten Gruppen* mehr oder minder ansehnliche Divertikel weiter kaudalwärts in den Bereich des Nackens, des Halses, des Schultergürtels, ja sie können sich (*bei Cathartes urubu und den Bucerotidae*) sogar bis in die Spitze der vorderen Extremität vorschieben, hier zwischen Knochen und Muskulatur oder zwischen Muskulatur und Haut gebettet. Eine Kommunikation des pharyngo-nasalen Luftsacksystems mit dem pulmonalen besteht *nur bei Cathartes urubu, den Bucerotidae, Pelecanus und Sula.* In jenen Fällen, wo die Eustachischen Tuben sehr eng sind, gelangt die Luft wohl unter das Trommelfell und von da aus in die angrenzenden Lufträume auf dem Wege über die Nasenhöhle, und zwar durch Vermittelung eines

oft ansehnlichen pneumatischen Kanals, den Nitzsch (1808) als Cella infraocularis beschrieben hat. Es ist dies ein Schaltraum, der unter dem membranösen Boden der Orbita verläuft und vorn mit dem obenerwähnten (Seite 122) Sinus orbitalis, hinten mit den Nebenräumen der Paukenhöhle (Seite 132) kommuniziert. Der Sinus orbitalis dehnt sich nur in die den Schnabel begrenzenden Knochen aus (die Bildung so mächtiger Schnäbel, wie wir sie *bei den Rhamphastiden und Bucerotiden* finden, ist aufs engste an die Bedingung der Pneumatisation geknüpft); seiner Ausbreitung am Schädeldach in okzipitaler Richtung setzt in der Regel das »Frontonasalgelenk« (die mesokinetische Biegungsstelle, oben Seite 55) eine Grenze.



Figur 203. *Luftsäcke des naso-pharyngealen Systems bei Ara chloroptera* Gray (Psittaci) (*1 dorsal, 2 ventral*) *und Pseudotantalus ibis* Linnaeus (Ciconiae) (*3, ventral*). (*J*) Kropf; (*OE*) Ösophagus; (*Tr.*) Trachea; (*S.c.c.*) »Sac cervico-cephalique«; (*S.c.l., d.s.*) kaudalwärts gerichtete Ausbuchtungen desselben; (*d.p.o*) circumokzipitaler Luftsack, durch Verschmelzung zweier in der Hinterhauptgegend dorsalwärts vordringender Divertikel des Halsluftsackes (*S.c.c.*) entstanden. (Nach Fanny Bignon, 1889)

Um hinter dieses Gelenk zu gelangen und in die Frontalia einzudringen, sind die Nebenräume des Sinus orbitalis bei einigen *Enten* (so denen der Gattung *Bucephala*) zu komplizierten Umwegen genötigt.

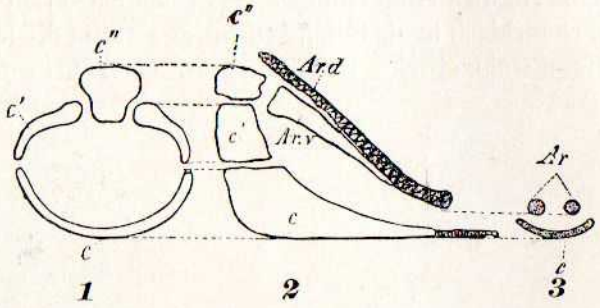
Der Kehlhügel, in dessen Mitte als schmale, sagittal gestellte Öffnung der Kehlspalt klafft, ist flach und liegt gewöhnlich etwa in einer Ebene mit dem Zungengrund, gegen den er durch eine leichte Falte abgegrenzt sein kann; seine Grenze gegen die ventrale Ösophaguswand bezeichnet in der Regel ein scharfer, papillenbesetzter Rand mit querem oder nach vorn konvexem Verlauf. Der Kehlspalt ist *nicht, wie bei den Säugern*, durch einen beweglichen Kehldeckel verschließbar; nur zuweilen (*Ardea, Rallidae*) erhebt sich vor seinem Eingang eine kurze

Kehlspalt

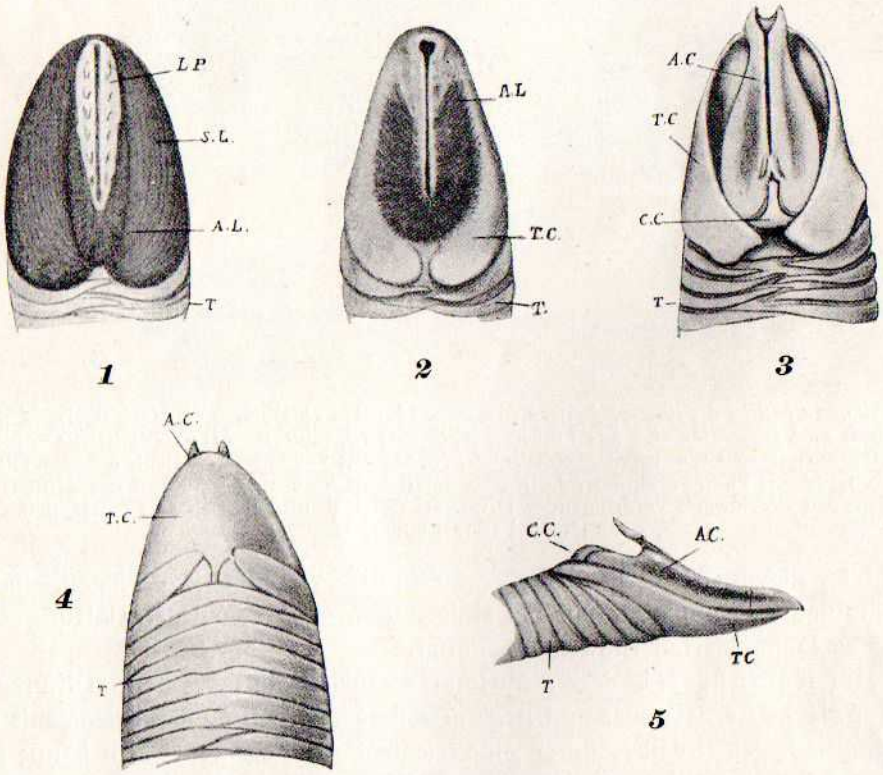
Hautfalte, die durch einen vom Cricoid abgelösten Knorpel gestützt sein kann. Die Aufgabe, Nahrungsteile vom Kehlkopf fernzuhalten, ist vielmehr spitzen Zotten zugefallen, die gewöhnlich in dichter Anordnung auf den Schleimhautfalten (»Sperrlippen«) stehen, welche den Kehlspalt umgeben (Figur 205, *1*, *L.P.*).

Stützgerüst des Kehlkopfes

Das Stützgerüst des Kehlkopfes läßt sich einem schräg abgeschnittenen Federkiel vergleichen. Es setzt sich aus mehreren knorpeligen oder knöchernen

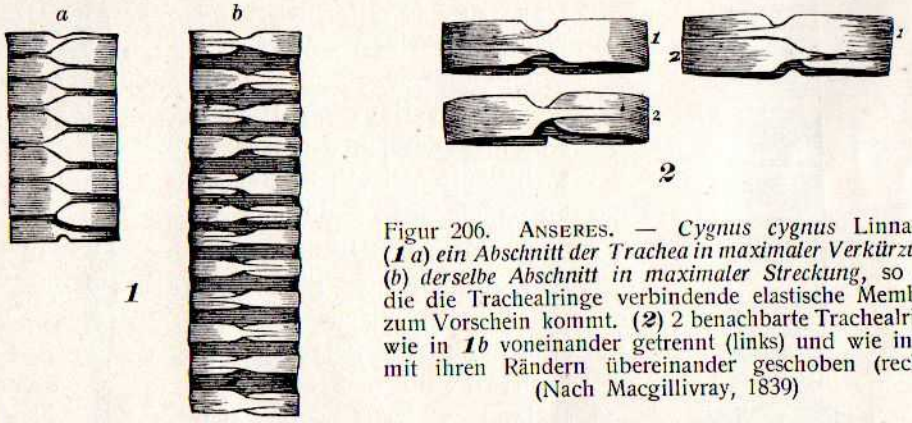


Figur 204. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Schema des Kehlkopfgerüstes.* (*1*) *Ansicht von oben.* (*c*) ventrales Cricoidstück; (*c'*) seitliches Cricoidstück; (*c''*) dorsales Cricoidstück. (*2*) *Die gleichen Elemente in Seitenansicht*, dazu noch (*Ar.d.*, *Av.v.*) dorsale und ventrale Arytaenoidspange. (*3*) *Querschnitt durch das Kehlkopfgerüst* in Höhe der Vereinigung von ventraler und dorsaler Arytaenoidspange. Weiß Knochen, schwarz punktiert Knorpel. (Nach Heidrich, 1908)



Figur 205. Sphenisci. — *Aptenodytes patachonica* Forster: *Kehlkopf.* (*1* bis *3*) Ansicht von dorsal; (*4*) Ansicht von ventral; (*5*) Ansicht von lateral. (*2*) nach Entfernung des Musculus sphincter laryngis. (*3* bis *5*) Stützgerüst. (*A.C.*) Stellknorpel; (*C.C.*) dorsales Cricoidstück; (*T.C.*) Ventralplatte; (*A.L.*) Musculus apertor laryngis; (*S.L.*) Musculus sphincter laryngis; (*T*) Trachealringe; (*L.P.*) Sperrlippe. (Nach Watson, 1883)

Elementen zusammen, unter denen das größte, die »Ventralplatte«, ventral liegt, etwa Schaufelform besitzt und sein abgerundetes bis spitzes Ende kranialwärts richtet. Vom dorsalen Rande dieses Hauptstückes, dessen konkave Innenfläche häufig einen ins Kehlkopflumen vorspringenden Kiel trägt, zweigt jederseits im hinteren Drittel ein Seitenstück (»viereckiger Knorpel«) ab; rechtes und linkes Seitenstück konvergieren dorsal und heften sich dort an ein unpaariges Knorpelstück, das die Hinterwand bildet. Diese 4 Elemente gehen während der Ontogenese aus einem ringförmigen Knorpel hervor, der durch ungleichmäßige Verknöcherung in die definitiven Teile zerfällt; sie bilden zusammen den Ringknorpel (Cartilago cricoidea). Der obere Rand des dorsalen Stückes trägt jederseits eine Gelenkfläche, in die sich die kaudalen Enden zweier paariger Elemente, der (wahrscheinlich aus dem 6. Schlundbogenpaar hervorgehenden) spangenförmigen Stellknorpel (Cartilagines arytaenoideae) einfügen; dieselben fassen den Kehlspalt zwischen sich und verengern ihn bei der Kontraktion eines längsverlaufenden Muskelpaares, das von ihrer lateralen und dorsalen Fläche



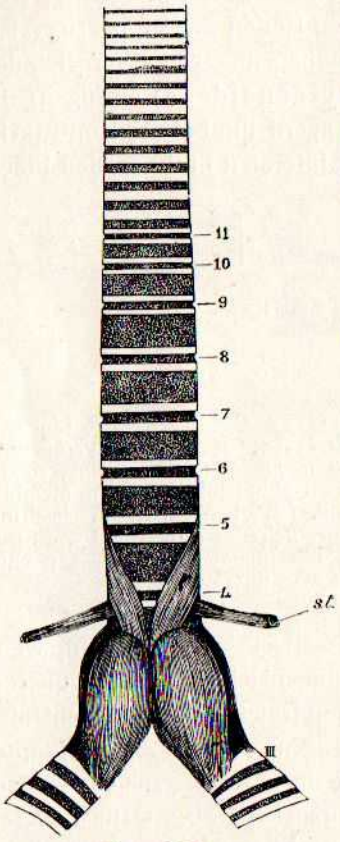
Figur 206. Anseres. — *Cygnus cygnus* Linnaeus: (*1 a*) *ein Abschnitt der Trachea in maximaler Verkürzung*; (*b*) *derselbe Abschnitt in maximaler Streckung*, so daß die die Trachealringe verbindende elastische Membran zum Vorschein kommt. (*2*) 2 benachbarte Trachealringe wie in *1 b* voneinander getrennt (links) und wie in *1 a* mit ihren Rändern übereinander geschoben (rechts). (Nach Macgillivray, 1839)

zum Dorsalrand des Cricoidseitenstückes zieht; dagegen erweitern sie ihn, wenn ein unter dem ersten liegender Muskel sich zusammenzieht, der mit querem Verlauf den medialen Rand des Stellknorpels mit dem freien Rand des ventralen Cricoidstückes verbindet (Figur 205). Diese beiden Eigenmuskeln des Kehlkopfes werden vom Ramus recurrens des Vagus (oder dem Ramus pharyngeus des Glossopharyngeus?) versorgt und leiten sich von Kiemenmuskeln ab. Ganz anderen Ursprungs, nämlich zur Hypoglossusmuskulatur gehörig, sind die Muskeln, welche den Kehlkopf mit anderen Skeletteilen verbinden und bereits früher ihre Besprechung gefunden haben (Musculus sterno-laryngeus, Musculus laryngohyoideus, vergleiche Seite 85).

Trachea

Die Knorpelringe, welche die Trachea auf jugendlichen Stadien zusammensetzen, neigen, außer *bei den Ratiten*, zu frühzeitiger Verknöcherung. Teilweise unverknöchert bleiben sie zeitlebens zum Beispiel *bei dem Paradiesvogel Seleucides*; hier ossifiziert nur ihr rostraler und kaudaler Rand, dazwischen bleibt ein breiter Knorpelring stehen. Ihre Verbindung erfolgt durch elastische Membranen. In der Regel sind sie einander stark genähert oder überdecken sich gar in der Ruhelage (Figur 206); *bei Seleucides* aber halten die kaudalen Elemente (das 4. bis 11.) einen sehr weiten Abstand ein (Figur 207). Mit Ausnahme der obersten, an den Larynx anschließenden (*bei Yynx* der 18 rostralen) pflegen diese Trachealbögen

dorsal zum Ring geschlossen zu sein, wodurch der Schutz der im untersten Abschnitt der Trachea gebildeten Laute gewährleistet ist. Unvollständiger Verschluß der Trachealringe auf der Ventralseite ist von *Dromaeus* bekannt, wo er an einigen der oberhalb des Sternum gelegenen Elementen zu beobachten ist. Die Lücke wird hier durch eine sehr elastische, bindegewebige Membran überbrückt, welche zu einer bis zu Kindskopfgröße aufblähbaren ventralen »Trachealtasche« ausgeweitet ist. Das Lumen der Trachea nimmt in der Regel von oben nach unten gleichmäßig ab; ein auffälliger Wechsel des Durchmessers wird *bei Tantalus, ferner bei den Männchen vieler Enten- und Säger* (*Mergus*-) Arten gefunden, deren Luftröhre in ihrem Verlauf 1 oder 2 Erweiterungen zeigt. Besonders erheblich sind dieselben *bei Metopiana und Bucephala* (Figur 208). *Unter den Passeres* bietet *Cephalopterus* einen entsprechenden Befund.



Figur 207.

Der Verlauf der Trachea folgt nicht demjenigen der Halswirbelsäule. Meist ist die Trachea kürzer als diese und nimmt an deren S-förmiger Biegung nicht teil, sondern zieht gemeinsam mit dem Ösophagus (dem sie sich lose verbindet) auf der rechten Seite der Halswirbelsäule kaudalwärts, um sich erst nach dem Eintritt in die obere Thoraxapertur zu gabeln. Bereits weit oberhalb der Thoraxapertur erfolgt die Bifurkation bei *Platalea ajaja, vor allem aber bei den Trochili.*

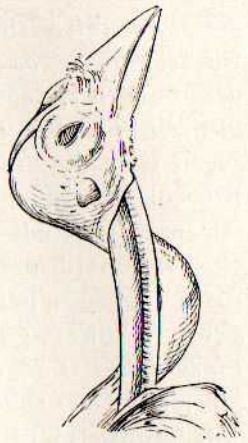
Figur 208.

Figur 207. PASSERES (Paradisaeidae). — *Seleucides nigricans* Shaw: *Trachea und Syrinx.* (*4* bis *11*) 4. bis 11. Trachealring; (*III*) *III.* Bronchialbogen; (*s.t.*) Musculus sterno-trachealis. Im kaudalen Abschnitt der Trachea sind die schmalen Trachealringe in der mittleren Zone knorpelig und durch einen weiten membranösen Abschnitt der Trachealwandung von den benachbarten Ringen getrennt. (Nach W. A. Forbes, 1882)

Figur 208. ANSERES. — *Mergus species*, Männchen: *Trachea und Syrinx* mit großer »Pauke«. (Nach Nierstrasz, 1927)

Zuweilen aber hat die Trachea eine exzessive Länge erreicht und legt sich dann in Windungen. Dieser Fall ereignet sich *bei Angehörigen der Anseres, Galli, Gruidae, Charadriidae, Ciconiae und einigen Paradisaeidae.* Hinsichtlich der Lagerung solcher Schlingen besteht gewisse Mannigfaltigkeit. Sie treten entweder über der Furcula aus und legen sich auf den Musculus pectoralis (*Anseranas, Rhynchaea, Cracidae, Manucodia, Phonygammus*), oder sie bilden

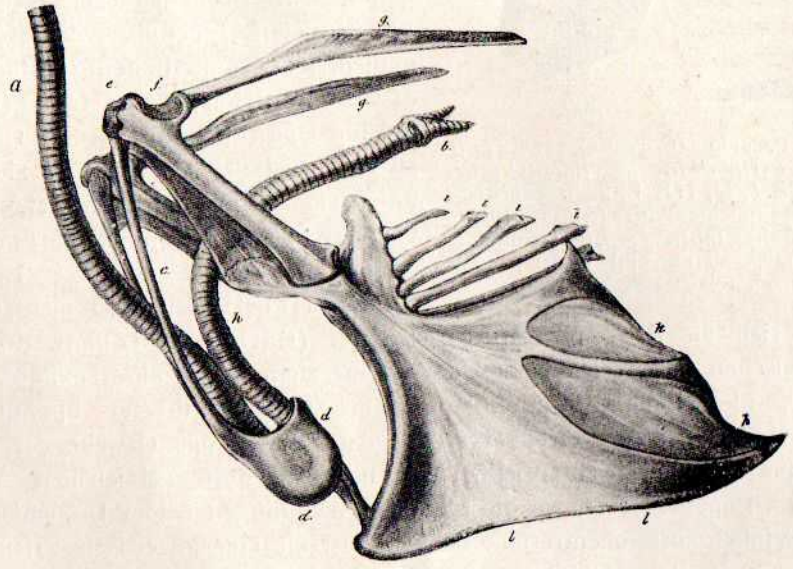
sich in der Mitte der Trachea (*Tetrao urogallus*), oder sie werden von dem in eine becherförmige Blase umgewandelten Hypocleidium aufgenommen (*Guttera*, Figur 210), oder aber sie treten zwischen den Schlüsselbeinen in die Crista sterni ein, welche in eigentümlicher Weise zu ihrer Beherbergung aufgetrieben ist (*Cygnus cygnus*); einen 5. Weg haben *Megalornis und verwandte Gattungen* eingeschlagen: hier bildet die Luftröhre innerhalb des Thorax mehrere Windungen und dringt von innen her in die Crista sterni ein. Vielfach zeigt nur das männliche Geschlecht die zur Schlingenbildung führende exzessive Länge der Trachea. Wenn diese Eigentümlichkeit *bei Rhynchaea capensis auf das weibliche Geschlecht beschränkt* ist, so steht dies in vollem Einklang mit der Tatsache, daß hier die Rolle der Geschlechter in vieler Beziehung (Körpergröße, Farbenpracht, Brutpflege) vertauscht ist. — *Bei einigen Gruppen* ist das Lumen der Trachea in ihrem unteren Abschnitt durch eine sagittal gestellte Scheidewand geteilt; eine beträchtliche Ausdehnung besitzt dieselbe bei den *meisten Sphenisci*, eine geringere *bei vielen Tubinares*.



Figur 209. PASSERES (Fringillidae). — *Fringilla coelebs* Linnaeus: *Halstopographie*, um den gestreckten Verlauf von Trachea und ungefülltem Ösophagus an der rechten Seite der S-förmig gekrümmten Halswirbelsäule zu zeigen. (Nach Böker, 1922)

Freie Bronchien

Die Teilungsstelle der Trachea liegt gewöhnlich, wie bereits erwähnt wurde, dorsal vom Sternum, und die Luftröhre ist dann um ein Vielfaches (durchschnittlich etwa 7faches) länger als die freien Bronchien. Im Gegensatz zu den Trachealbögen sind die Bronchialbögen in der Regel nicht geschlossen, sondern bilden die Lateralwand stützende Halbringe, deren ventrales und dorsales Ende durch

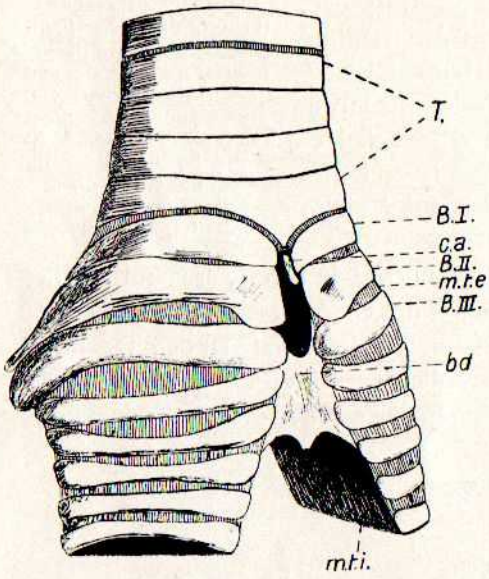


Figur 210. GALLI (Numididae). — *Guttera cristata* Pallas: *Brustbein und Schultergürtel nebst Trachea.* Die Trachealschleife wird von dem zu einem hohlen Becher umgewandelten Hypocleidium aufgenommen. (*a*) Trachea; (*b*) Syrinx; (*c*) Clavicula; (*d*) Hypocleidium; (*e*) Acrocoracoid; (*f*) Fossa glenoidalis; (*g*) Scapula; (*h*) Spina sterni; (*i*) Sterno-kostale Rippenteile; (*k*) membranös verschlossene Fenster; (*l*) Crista sterni. (Nach Yarrell, 1827)

eine Membran verbunden wird. Vollständig geschlossene Bronchialbögen treffen wir *bei Ciconia, den Trochili und Cathartidae* an; *die Hirundinidae* zeigen hinter dem 6. oder 7. Bogen einige geschlossene Ringe. Die rostralsten Bögen erfahren vielfach besondere Modifikationen, da sie in den Dienst des Stimmapparates gezogen werden. Störungen der bilateralen Symmetrie gehören im Bereich der Bronchien nicht zu den Seltenheiten. So ist bei *Somateria* der linke Bronchus in seinem rostralen Bereich stark aufgetrieben, der rechte nicht.

Syrinx

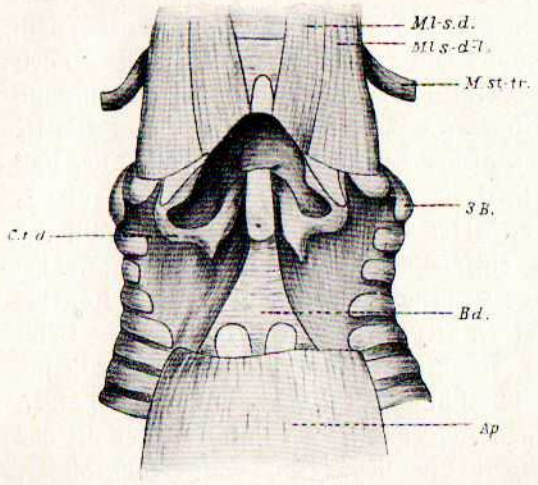
Die Stimme wird beim Vogel nicht am Larynx gebildet — in dessen Bereich gelangen ja keine Stimmbänder zur Ausbildung —, sondern in der Gegend der Luftröhrengabelung, am Syrinx. Dessen Bau wechselt in hohem Maße. *Einen hohen Grad* der Vollkommenheit hat dieses Organ *bei den eigentlichen Singvögeln, den Oscines, erreicht,* und wir wollen uns hier darauf beschränken, unter Hinweis auf die Figuren 211 bis 213 den oscininen Typus genauer zu beschreiben, um auf *die Verhältnisse bei anderen Gruppen* im systematischen Abschnitt näher einzugehen.



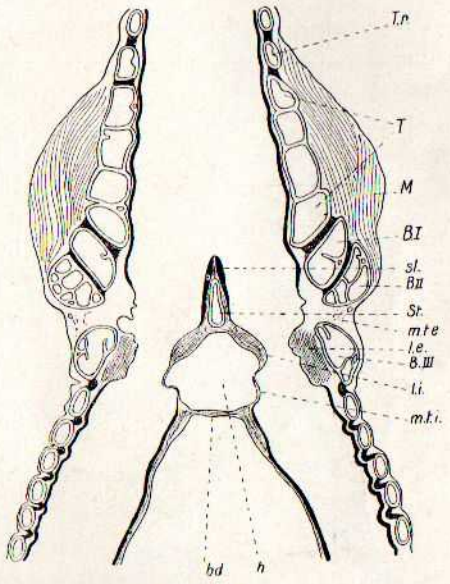
Figur 211. PASSERES (Corvidae). — *Pica pica* Linnaeus: *Syrinxskelett in ventro-lateraler Ansicht.* (*B.I, II, III*) 1., 2., 3. Bronchialbogen; (*bd*) Bronchidesmus; (*c.a.*) Cartilago tensor ventralis; (*m.t.e., m.t.i.*) Membrana tympaniformis externa und interna; (*T.*) Trommel. (Nach Haecker, 1900)

Bei den Oscines sind die 3 bis 6 letzten Trachealringe untereinander zur Bildung der rings geschlossenen, knorpeligen bis knöchernen »Trommel« verschmolzen, welche der Syrinxmuskulatur eine breite Ansatzfläche gewährt. Ihre Wandung zeichnet sich an den meisten Stellen durch äußerst geringe Mächtigkeit aus. Der Kaudalrand der Trommel sitzt der Vereinigungsstelle der Bronchien auf. Unter den Bronchialbögen zeigen die 3 rostralsten gegenüber den folgenden mancherlei Besonderheiten: sie sind länger, dicker und breiter, zudem starrer (»syringeale« Bronchialbögen im Gegensatz zu den »postsyringealen«). Sie sind auch unter sich nicht gleichgestaltet, sondern von verschiedener Breite, Länge und Krümmung. Das Dorsalende des 1. Bogens verknöchert bei vielen Arten nicht, sondern erstreckt sich als dorsaler Spannknorpel (Cartilago tensor dorsalis) in die zwischen den freien Enden der syringealen Bögen ausgespannte, dünne Membran, die »innere Stimmlippe«. Ein zweiter, kürzerer Spannknorpel, der Cartilago tensor ventralis, der gleichfalls in das Gewebe der inneren Stimmlippe eindringt, entspricht dem unverknöchert gebliebenen Ventralende des 2. Bogens. Dort, wo die medialen Wandungen beider Bronchien unter spitzem Winkel zusammentreffen, liegt in Gestalt eines 3seitigen Prismas mit abgerundeten Kanten ein knöcherner Balken, der »Steg« (Pessulus), der die beiden in der Medianebene gelegenen Punkte des Unterrandes der Trommel miteinander verbindet und so deren Lumen im unteren Bereich in 2 symmetrische Hohlräume teilt. Die tracheale, Wimperzellen tragende Schleimhaut, welche die

Seiten des Steges überzieht, verdünnt sich an dessen oberem Rand außerordentlich und erhebt sich dort zu einer in das Lumen der Trommel hineinragenden Falte, welche wegen ihres nach oben konvexen Randes als Membrana semilunaris bezeichnet wird. An der kaudalen seitlichen Kante des Steges tritt ein aus elastischem Gewebe bestehendes Polster, die innere Stimmlippe (Labium internum), auf, dessen Schleimhautüberzug sich durch einschichtiges Epithel auszeichnet; an dasselbe schließt sich kaudalwärts eine Zone an, in der die mediale Bronchienwandung ungemein verdünnt ist und fast nur noch aus einschichtigem Epithel und Adventitia besteht: die innere Paukenhaut (Membrana tympaniformis interna). Das kaudale Ende derselben wird durch die Ansatzstelle eines beide Bronchien verbindenden Bandes aus elastischen Fasern, des Bronchidesmus, bezeichnet, der das »Foramen interbronchiale« begrenzen hilft; hergestellt wird diese Verbindung durch 2 sich in der Mittellinie vereinigende



Figur 212.



Figur 213.

Figur 212. PASSERES (Zosteropidae). — *Chlorocharis emiliae* Sharpe: *Syrinx in Dorsalansicht.* (*Ap*) Aponeurose; (*Bd.*) Bronchidesmus; (*C.t.d.*) Cartilago tensor dorsalis; (*M.l-s.d., M.l-s.d-l*) Musculus laryngo-syringeus dorsalis und dorsolateralis; (*M.st-tr.*) Musculus sterno-trachealis; (*3 B.*) 3. Bronchialbogen. (Nach Köditz, 1925)

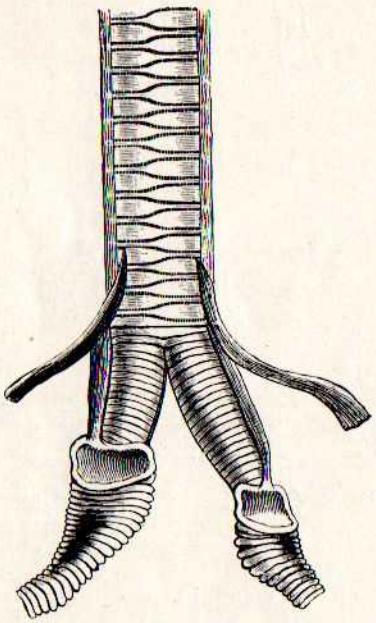
Figur 213. PASSERES (Turdidae). — *Turdus merula* Linnaeus, *Männchen: Schnitt durch den Syrinx.* (*B.I, B.II, B.III*) 1., 2., 3. Bronchialbogen; (*bd.*) *Bronchidesmus*; (*h*) Foramen interbronchiale; (*l.e., l.i.*) äußere und innere Stimmlippe; (*M.*) Muskulatur; (*m.t.e., m.t.i.*) äußere und innere Paukenhaut; (*sl.*) Membrana semilunaris; (*St.*) Steg; (*T.*) Trommel; (*T.r.*) Trachealbogen. (Nach Haecker, 1900)

Schenkel, die oft in mehr oder minder spitzem Winkel zusammentreffen und dann einen V- oder T-förmigen, nicht bandförmigen Bronchidesmus hervorgehen lassen. Den *Hirundinidae* fehlt er völlig. Weiter abwärts kehrt die Schleimhaut der medialen Bronchienwand wieder zu normaler Stärke zurück und erhält einen Überzug aus mehrschichtigem, bewimpertem Zylinderepithel.

Eine der inneren Paukenhaut entsprechende verdünnte Schleimhautstelle findet sich nun auch an der lateralen Wandung der Bronchien zwischen dem 2. und 3. Halbring ausgespannt und wird als äußere Paukenhaut (Membrana tym-

paniformis externa) unterschieden. Während nämlich sowohl die beiden 1. Bronchialhalbringe wie der 3. mit dem 4. und die folgenden untereinander durch feste, elastische Bänder verknüpft sind, wird der Zwischenraum zwischen dem 2. und 3. Bronchialhalbring nur durch geringe Mengen von lockerem, gefäßführendem Bindegewebe ausgefüllt, dessen epithelialer Überzug stellenweise von einer einzigen Schicht kubischer oder platter Zellen geliefert wird. Unterhalb dieser Membran tritt an der Innenfläche des 3. Bronchialhalbringes ein elastisches Polster, die äußere Stimmlippe (Labium externum) auf, welche der wesentlich kleineren inneren Stimmlippe gegenüberliegt.

Der soeben geschilderte Typ erleidet innerhalb der Gruppe der Oscines nur unwesentliche Modifikationen (rudimentärer Pessulus *der Alaudidae*). Größere Abweichungen ergeben sich *in anderen Ordnungen*. Sie äußern sich zum Beispiel darin, daß die unteren Trachealringe nicht zu einer rings geschlossenen Trommel verschmelzen, sondern höchstens auf der Dorsalseite miteinander verwachsen (*Galli*), oder in dem Fehlen eines Steges und veränderter Lage der äußeren und inneren Paukenhaut nebst dem Bronchidesmus (*Psittaci*). Solange aber noch sowohl Trachea wie Bronchien an der Bildung des Stimmapparates teilnehmen — und dies ist in allen bisher besprochenen Beispielen der Fall — spricht man von einem Syrinx tracheobronchialis. Er ist der großen Mehrzahl der Vögel eigentümlich, und nur relativ wenige zeichnen sich durch einen »Syrinx trachealis« oder einen »Syrinx bronchialis« aus. Beim Syrinx trachealis lassen die Bronchien keine der Stimmbildung angepaßten Umwandlungen erkennen; dagegen ist der untere Abschnitt der Trachea in bezeichnender Weise umgebildet, insofern hier die 5 oder 6 letzten Skelettringe derselben äußerst dünn, ja oft unvollständig sind und durch Membranen verbunden sind, die durch den vorbeistreichenden Luftstrom vermutlich in Schwingungen versetzt werden. Hierher *von den Passeres die Gruppe der »Tracheophonen« mit einer Anzahl neotropischer Familien* (*Pteroptochidae, Conopophagidae, Formicariidae, Dendrocolaptidae*). Beim Syrinx bronchialis ist umgekehrt nur der obere Abschnitt der Bronchien Träger von schwingenden Membranen, während die Trachea bis zu ihrer Gabelung einen gleichmäßigen Bau ihrer Ringe und keine Andeutung einer Trommel zeigt. *Die typischsten Vertreter dieser Gruppe* sind *Steatornis* (Figur 214), *die Centropodinae und Podarginae; andere Cuculi, Caprimulgi und einige Striges* schlagen die Brücke *zur Gruppe der tracheobronchialen Vögel* und zeugen dafür, daß eine Scheidung auf Grund dieses Merkmales nicht ohne Künstelei durchgeführt werden kann. *Eine 4. Gruppe von Vögeln* endlich *besitzt keine Andeutung eines Syrinx*; hierher die stummen *Cathartidae und Ciconia*, bei welchen sämtliche Bronchialbögen völlig geschlossen sind.



Figur 214. Steatornithes. — *Steatornis caripensis* Humboldt: *Syrinx in Ventralansicht*, als Beispiel für den Typus des »Syrinx bronchialis«. (Nach Garrod, 1873)

Mit der Schallproduktion stehen — wenigstens ursprünglich — in engem Zusammenhang die als Pauken oder Labyrinthe bezeichneten Erweiterungen des untersten Trachealabschnittes, welche von *Lyrurus tetrix, vielen Anseres* und — unter den *Passeres* — von *einigen Cotingidae* (*Cephalopterus, Gymnocephalus*) bekannt geworden sind. Es sind dies blasige Erweiterungen an der Gabelung der Trachea, deren Wand von den verschmolzenen untersten Trachealringen gebildet wird und entweder ganz verknöchert ist oder membranöse, mit der vorbeistreichenden Luftsäule schwingende Fenster in wechselnder Zahl und Größe enthält. Die Pauke der linken Seite pflegt größer zu sein als die der rechten; dem umgekehrten Verhalten begegnen wir *bei Tadorna, Clangula und einigen Anas-Arten*. Fast ausnahmslos ist diese Bildung *auf das männliche Geschlecht beschränkt* und hat dann zur Folge, daß die Stimme desselben einen ganz anderen Charakter trägt als die Stimme des Weibchens (Figur 208).

Syrinxmuskeln

Die an der Trachea sich befestigende Muskulatur ist, wie bereits erwähnt wurde (Seite 85), vom System des Musculus sterno-hyoideus abkünftig und stellt teils die Verbindung der Luftröhre mit dem Brust-Schulterapparat her, teils entspringt und endet sie im Bereich von Trachea und Bronchien. Nur die letzte Gruppe soll uns hier beschäftigen. *Bei den Pici* zerfällt der Musculus sterno-trachealis (Seite 85), vom Larynx und den ersten Trachealringen herabkommend, in 2 Portionen, deren eine am 1. Bronchialbogen ansetzt, während die andere zur 1. Thorakalrippe zieht. Wenn die 1. Portion völlige Selbständigkeit erlangt, so haben wir einen Musculus tracheo-bronchialis vor uns, der die Trachea in ihrer ganzen Länge begleitet (*viele Passeres, Cacatua*). Dieser wieder kann sich durch Verlegung seiner Insertion aus dem bronchialen ins tracheale Gebiet zum Musculus trachealis verkürzen oder durch Spaltung in verschiedenartige Musculi tracheo-bronchiales (= laryngo-syringei sive longi) differenzieren, endlich auch in einen proximalen (Musculus trachealis) und einen distalen (Musculus syringeus sive brevis) Muskel gliedern, die (um Fürbringers Worte zu zitieren) »unter weiterer mannigfacher Teilung ganze Gruppen von tracheo-bronchialen und syringealen Muskeln entstehen lassen können, welche dann auch größtenteils ihre Insertionen verschoben haben. Endlich kann es auch unter sekundärer Rückbildung des trachealen und tracheobronchialen Muskels zur bloßen Existenz eines Musculus syringeus kommen«, das heißt eines Muskels, dessen Ursprung und Insertion im Bereiche des Syrinx (Trachealtrommel und obere Bronchialhalbringe) liegen.

Die Vervollkommnung des Singmuskelapparates läßt sich schrittweise durch die Klasse der Vögel verfolgen. In größeren Gruppen: *Struthio, Casuarius, Apteryx, Steganopodes* (*außer Phalacrocorax*), *Ciconiae, Cathartidae* werden zur Stimmbildung in Beziehung stehende Muskeln an der Gabelungsstelle der Trachea völlig vermißt. Rasche Fortschritte macht die Differenzierung ihrer Anlage innerhalb der *Ordo Passeres*, wo der Musculus tracheo-bronchialis eine Spaltung und Sonderung nach den 3 Richtungen des Raumes in der oben angedeuteten Weise erfährt. Als taxonomisch wichtiges Merkmal wird dabei die Art der Muskelinsertion an den Bronchialhalbringen betrachtet, welche bei den tiefstehenden Gruppen noch rein lateral ist (*Passeres mesomyodae*), bei den höheren sich nach dem dorsalen oder ventralen Ende verschiebt (*Passeres anisomyodae*) und endlich *bei den echten Singvögeln* symmetrisch an beiden Enden der

Bronchialhalbringe erfolgt (*Passeres diacromyodae*). Setterwall (1901), der darauf hinwies, daß sich die Muskulatur in keinem Falle bei allen 3 syringealen Bronchialhalbringen sowohl am ventralen wie am dorsalen Ende befestigt, unterscheidet beim Typus der Diacromyodie genauer zwischen diplo-, ana- und katamyodem Muskelansatz. Diplomyod ist ein Skeletteil, wenn die Muskulatur an seinen beiden Enden inseriert (das trifft *bei den Oscines* stets für den 1. Bronchialbogen zu); anamyod ist ein solcher, bei dem nur das dorsale Ende dem Muskel zur Insertion dient; katamyod endlich nennt Setterwall einen Bronchialbogen, an dessen ventralem Ende sich die Muskulatur befestigt. *Bei den Oscines* ist der 2. Bogen in der Regel diplomyod, selten katamyod, der 3. Bogen in der Regel katamyod, selten diplomyod.

Die sogenannten primitiven Passeres haben nur wenige Syrinxmuskeln (*Atrichia* 2 Paar, *Menura* 3 Paar), *die eigentlichen Oscines* niemals weniger als 7 Paare (*Passeres polymyodae* im Gegensatz zu den *Passeres oligomyodae*). Wenn eine Differenzierung der Syrinxmuskulatur in die Höchstzahl von 9 Muskelpaaren erreicht ist, so sind auf jeder Seite 4 oberflächliche Musculi tracheo-bronchiales (2 ventrale, 2 dorsale) und 5 tiefe Musculi syringei (3 ventrale, 2 dorsale) vorhanden, deren Funktion offenbar darin besteht, »bei ihrer Kontraktion die gegenseitige Stellung der Bronchialhalbringe zu verändern, auf diese Weise die Membranen und elastischen Polster in verschiedener Weise zu spannen und die Spalten zwischen den letzteren, die Stimmritzen, zu vergrößern oder zu verkleinern, so daß der aus den Lungen ausgestoßene Luftstrom die in Schwingungen zu setzenden Membranen und Polster in verschiedener Spannung trifft« (Haecker). Daß auch der Membrana semilunaris ein wesentlicher Anteil an der Tonerzeugung zukommt, muß als sehr zweifelhaft gelten; so ist zum Beispiel *bei den Alaudiden* die Membrana semilunaris mitsamt dem Pessulus nur noch als Rudiment nachzuweisen.

Innervierung des Syrinx

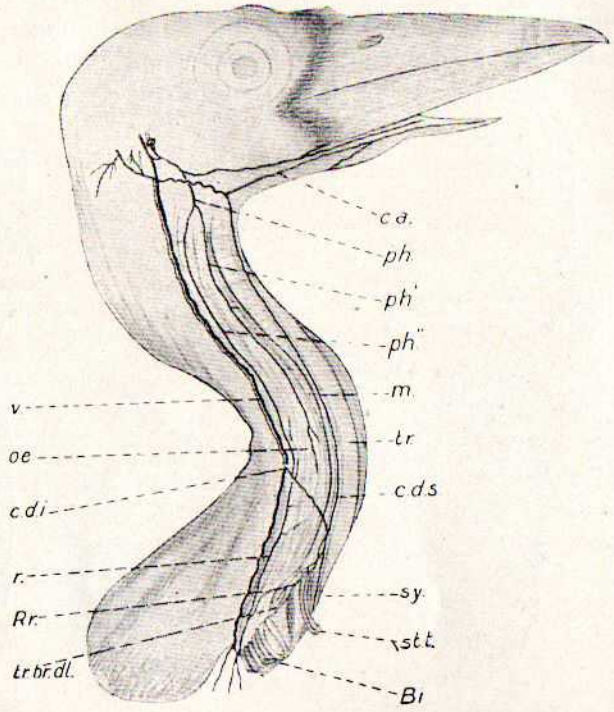
Die Syrinxmuskulatur wird sowohl vom Hypoglossus wie vom Vagus innerviert. Der um einen Zuschuß vom 1. Zervikalnerven vermehrte Hauptstamm des Hypoglossus teilt sich bei manchen Gruppen schon nach seiner Überkreuzung mit dem Vagus und schickt einen den Vagus begleitenden, schwachen Ast, den Ramus laryngeus inferior (= Ramus cervicalis descendens inferior, Haecker), zum Syrinx; meist aber unterbleibt die Abgabe dieses schwachen Bündels und der Hypoglossus gabelt sich erst in einiger Entfernung von der Vaguskreuzung in seine beiden Hauptäste, den Ramus lingualis und den Ramus laryngeus superior (= Ramus cervicalis descendens superior, Haecker) (siehe oben, Seite 106). Letzterer begleitet dann die Trachea abwärts; falls ein Ramus laryngeus inferior ausgebildet ist, vereinigt er sich mit diesem nach dem Eintritt in die Syrinxmuskulatur. Endlich tritt noch ein sehr feiner Ast des Ramus recurrens Nervi vagi in die Muskulatur des Syrinx ein, mit den Hypoglossusfasern vielfach anastomosierend (Figur 215).

Sexualdimorphismus im Syrinxbau

Obwohl bei den Singvögeln in der Regel nur das Männchen einen Gesang äußert, stimmt der Bau des Syrinx doch bei beiden Geschlechtern in allen Grundzügen überein. Nur ist die Syrinxmuskulatur im männlichen Geschlecht kräftiger (zuweilen sehr viel kräftiger) entwickelt als im weiblichen. Setterwall glaubt sogar bemerkt zu haben, daß die Entwickelung dieser Muskulatur periodischen Schwankungen unterliegt und nur zur Sangeszeit auf voller

Höhe steht, doch fand Conrad (1915) diese Angabe nicht bestätigt; sie verdient fernere Beachtung.

Während die Trachea im präsyringealen Abschnitt nur locker mit den umliegenden Organen verbunden ist, ist ihre Befestigung an der Muskulatur des Halses und am Ösophagus im Gebiete des Syrinx eine innige: es ist hier zur Ausbildung einer »syringealen Aponeurose« gekommen, deren Aufgabe offenbar darin besteht, zu verhindern, daß der Ösophagusinhalt einen schädlichen Druck auf den Stimmapparat ausübe (Setterwall, 1901).



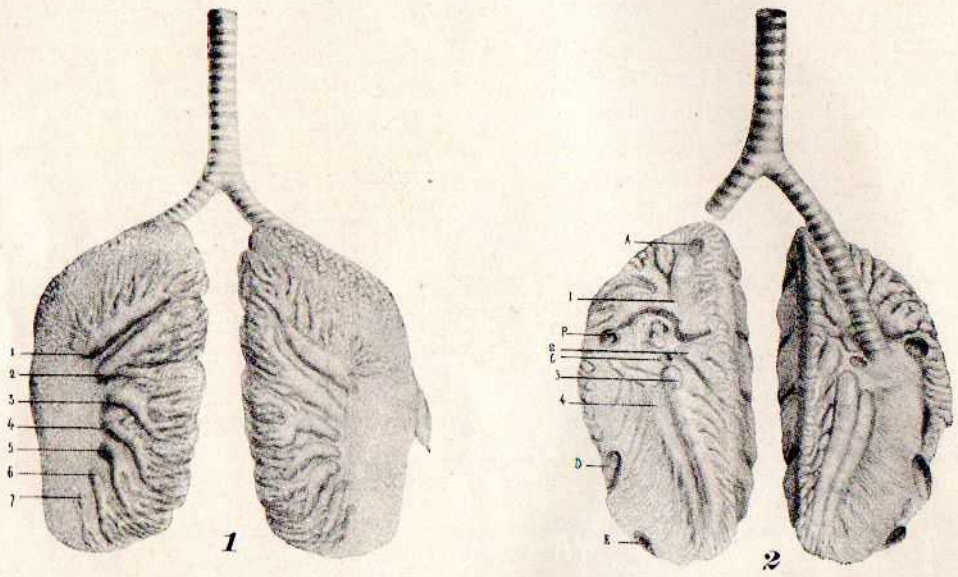
Figur 215. Passeres (Corvidae). — *Corvus cornix* Linnaeus: *Verlauf der an der Innervation des Syrinx beteiligten Nerven, des Vagus und des Hypoglossus, am Halse.* (*Bi*) Gabelung der Trachea; (*ca.*) Ramus lingualis XII; (*c.d.i*) Ramus inferior, (*c.d.s*) Ramus superior des absteigenden Hypoglossusastes; (*m.*) M. syringo-trachealis; (*oe*) Ösophagus; (*ph*) Ramus pharyngeus des Glossopharyngeus mit seinem ventralen (*ph'*) und dorsalen (*ph''*) Ast; (*r.*) Ramus recurrens des Vagus; (*Rr.*) zum Syrinx ziehender Ast desselben; (*st.t.*) M. sterno-trachealis; (*sy.*) Syrinx; (*tr.bl.dl.*) M. tracheo-bronchialis obliquus; (*v.*) Vagus. (Nach Conrad, 1915)

Lunge

Die Lungen der Vögel sind im Vergleich zu denen der Säuger auffällig klein; sie füllen nur einen kleinen dorsalen Teil der Brusthöhle und zeichnen sich durch geringe Elastizität aus. Die Bronchien verlieren ihre knorpeligen Halbringe oder Ringe erst beim Eintritt in die medioventrale Lungenfläche, um alsdann den Lungenkörper nahe seiner Ventralfläche in ziemlich gerader Richtung als »Stammbronchus« bis an den Kaudalrand zu durchziehen. Der erweiterte Anfangsteil des Stammbronchus, das »Vestibulum«, zeigt an der mediodorsalen Seite eine Längsreihe von größeren, dicht hintereinanderfolgenden, runden Seitenöffnungen, deren Zahl in der Regel 4, nicht selten auch 5, in einzelnen Fällen (*Pelecanus*) sogar 6 beträgt. Es sind dies die Ausmündungen der an der ventralen Lungenfläche sich vereinigenden »Ventralbronchien« (= Ento-

bronchien). Auf das Vestibulum folgt ein sich allmählich verengernder Abschnitt des Stammbronchus, der »Mesobronchus«. In seinem Bereich öffnen sich von der Dorsalseite her 2 einander nahezu gegenüberliegende Längsreihen von 7 bis 10 rundlichen Löchern: die Eingänge in die »Dorsalbronchien« (= Ektobronchien). Zwischen diesen größeren Öffnungen befindet sich noch eine Längsreihe kleinerer Löcher von wechselnder Zahl und unregelmäßiger Anordnung: die Zugänge zu Parabronchien oder Lungenpfeifen.

Statt blind zu endigen, mündet der Stammbronchus, nachdem er die Lunge passiert hat, in eine dünnwandige Blase. Schon zuvor hat sich ein starker Luftkanal vom Mesobronchus abgezweigt; auch er verästelt sich nicht, sondern führt in kaudolateraler und gleichzeitig etwas frontaler Richtung zu einem weiteren blasigen Luftbehälter, in welchen er sich mit einem Ostium (*bei den Passeres* mit 2 Ostien)



Figur 216. ANSERES. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *unterer Teil der Trachea mit Bronchien und Lungen in Dorsalansicht* (*1*) *und Ventralansicht* (*2*). (*1* bis *7*) die 7 Dorsalbronchien; (*A*) Ostium des Saccus cervicalis; (*B*) Ostium des Saccus clavicularis; (*C*) Ostium des Saccus praethoracalis; (*D*) Ostium des Saccus postthoracalis; (*E*) Ostium des Saccus abdominalis. (Nach Sappey, 1847)

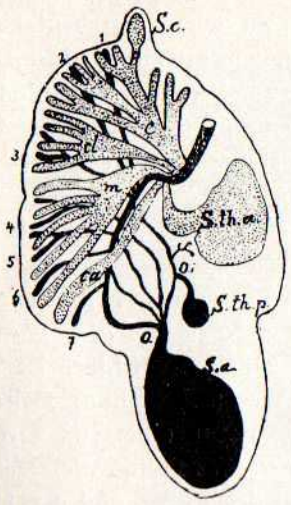
öffnet. Diese beiden Blasen sind die beiden kaudalsten (und, wie wir noch sehen werden, die einzigen inspiratorischen) Luftsackpaare, der Saccus abdominalis und der Saccus postthoracalis.

Pulmonale Luftsäcke

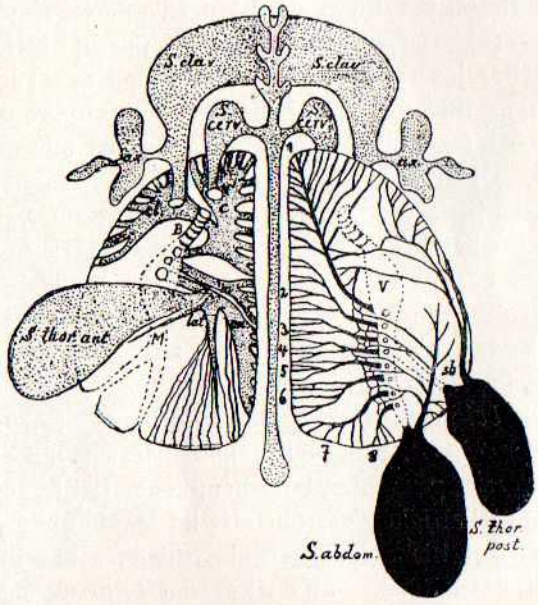
Der Saccus postthoracalis füllt den hinteren Bereich des Cavum subpulmonale aus und ragt nach hinten nicht selten bis in die Beckenhöhle. Sein dorsaler und kaudaler Rand wird von dem meist beträchtlich größeren Saccus abdominalis umfaßt, welcher die laterale hintere Region der Leibeshöhle einnimmt und mehrere Divertikel zu entsenden pflegt, die dann in die Beckenregion und weiter in die Lumbal- und Sakralwirbel sowie in das Femur eindringen. Lang und mit großen Divertikeln versehen sind die abdominalen Luftsäcke *bei den Schwimmvögeln, Accipitres und Galli*, gering entwickelt dagegen *bei den Passeres und Psittaci*.

Rostral von diesen beiden inspiratorischen Luftsackpaaren gehen jederseits 3 weitere Luftsäcke vom Lungenkörper ab. Sie werden jedoch nicht unmittelbar vom Stammbronchus aus mit Luft gefüllt, sondern stellen Aussackungen der Ventralbronchien dar. Diese 3 exspiratorischen Luftsackpaare sind, von vorn nach hinten fortschreitend:

(1) Der Saccus cervicalis. Er zieht, aus der vorderen Thoraxöffnung tretend, längs der Wirbelsäule bis in die Gegend der vorderen Halswirbel (höchstens bis zum 3. Halswirbel). Bald nach seinem Ursprung aus der Lunge bildet er eine medialwärts gerichtete Aussackung, die sich der Ventralfläche der Halswirbelsäule anlegt und sich mit derjenigen der anderen Seite gewöhnlich zu einem unpaarigen Divertikel verbindet. Ferner entsendet jeder Saccus cervicalis ein Röhrchen, welches sich der Halswirbelsäule anschmiegt und die Foramina transversaria



Figur 217.



Figur 218.

Figur 217. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo am 8. Bebrütungstag*: *Linke Lunge in Ventralansicht.* Dorsalbronchien (*1* bis *7*) und inspiratorische Luftsäcke schwarz, Ventralbronchien und exspiratorische Luftsäcke punktiert. (*C*) Ventrobronchus cervicalis mit Saccus cervicalis (*S.c.*); (*cl*) Ventrobronchus clavicularis; (*m*) Ventrobronchus medialis; (*ca*) Ventrobronchus caudalis mit Saccus praethoracalis (*S.th.a.*); (*o*, *oi*) die späteren Ostien; (*S.a.*) Saccus abdominalis; (*S.th.p.*) Saccus postthoracalis. (Nach Brandes, 1924)

Figur 218. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Schematische Darstellung der Lunge und der Luftsäcke, in Ventralansicht.* Auf der linken Hälfte des Schemas ist nur die ventrale Oberfläche der Lunge mit den von ihr ausgehenden (exspiratorischen) Luftsäcken eingetragen, von dem durch punktierte Begrenzung angedeuteten Stammbronchus abgesehen. Die rechte Hälfte stellt die durchsichtig gedachte Lunge vor; hier ist nur das berücksichtigt, was an der dorsalen Fläche sichtbar ist oder zum inspiratorischen Kanal- und Luftsacksystem gehört, also die Dorsalbronchien *1* bis *8*, die Lungenpfeifen und die beiden hintersten Luftsäcke. Unterscheidung der inspiratorischen und exspiratorischen Bezirke (erstere schwarz, letztere punktiert) wie in Figur 217. (*B*) Stammbronchus; (*M*) Mesobronchus; (*v*) Vestibulum; (*sb*) Saccobronchien; (*S.abdom.*) Saccus abdominalis; (*S.thor.post.*) Saccus postthoracalis; (*S.thor.ant.*) Saccus praethoracalis; (*S.cerv.*) Saccus cervicalis; (*S.clav.*) Saccus clavicularis mit dem in den Humerus eintretenden Diverticulum axillare (*ax.*). Übrige Bezeichnungen wie in Figur 217. (Nach Brandes, 1924)

der Wirbel durchsetzt. Zwischen je 2 Wirbeln erweitert sich dieser Luftkanal und dringt mit einem Fortsatz in den Wirbelkanal ein, um sich an dessen dorsaler Seite mit dem anderseitigen Fortsatz zu vereinigen. Häufig kommt es weiterhin

zur Bildung von vor- und rückwärts gerichteten Divertikeln, die sich zu einem den Dorsalraum des Vertebralkanals kontinuierlich durchsetzenden Luftkanal verbinden können (*Columba*). Wie die Halswirbelsäule, so werden auch die Vertebralrippen vielfach von den Zervikalluftsäcken aus pneumatisiert.

(2) Die paarig angelegten Sacci claviculares. Sie verschmelzen in der Regel zu einem großen, unpaarigen Sack, der den Raum zwischen den Claviculae einnimmt und das hintere Ende der Trachea mit dem Syrinx umschließt. Ein medianes Divertikel legt sich oft schürzenartig als flache Tasche vor den Herzbeutel und kann mit den Sacci praethoracales in offene Verbindung treten. Weitere große Divertikel erstrecken sich (vor allem *bei guten Fliegern*) von den Seitenteilen dieser Luftsäcke zwischen die Muskeln der Brust-Schulterregion und dringen gewöhnlich auch in die benachbarten Knochen (Sternum, Sternalrippen, Korakoid, Clavicula, Gerüst der vorderen Extremität) mehr oder minder weit vor.

(3) Der unbedeutendere, paarig bleibende Saccus praethoracalis, welcher jederseits die laterale Region des Thoraxraumes neben Herzbeutel, Ösophagus und vorderer Leberpartie einnimmt und sich, wie erwähnt, nicht selten (so bei *Passeres, Micropodidae, Cuculi*) mit dem Saccus clavicularis verbindet.

Die Verschiedenheiten, die zwischen den *einzelnen großen Gruppen der Vögel* hinsichtlich der Ausbildung des Luftsacksystems bestehen, sind so groß, daß Roché hervorgehoben hat, der pneumatische Apparat biete der Klassifikation einen ebenso brauchbaren Anhalt wie andere innere Organe, ja selbst wie das Gefieder. Auf die wechselnde Pneumatizität des Skeletts wurde schon früher (Seite 80) hingewiesen; sie ist sehr groß *bei einigen gutfliegenden Vögeln wie den Steganopodes* und wird *bei einigen fluglosen Formen wie Apteryx und den Sphenisci*, sowie *bei gewissen schlechten Fliegern wie den Colymbi* gänzlich vermißt. Es wäre jedoch ein Irrtum, wollte man daraus eine strenge Wechselbeziehung zwischen Flugvermögen und Knochenpneumatizität ableiten. Denn einerseits erreicht die Lufthaltigkeit des Skeletts ihr Maximum *bei den Bucerotidae und Palamedeidae*, deren sämtliche Knochen einschließlich der Phalangen des Fußes und der Hand Luft enthalten — und dies *sind keineswegs besonders gute Flieger*; andererseits ist das Knochengerüst *auch bei Struthio* teilweise lufthaltig (zum Beispiel das Femur). Nicht klarer ist die ursächliche Beziehung zwischen Lebensweise und jener Pneumatizität, die bei gewissen Gruppen das Unterhautbindegewebe, besonders im Bereich der Federfluren, auszeichnet. Es dringen nämlich *bei den Steganopodes* (außer *Anhinga*), *Chauna chavaria, Anhima* und den *Bucerotidae* zahllose kleine Divertikel in die Subcutis ein und verleihen ihr einen schaumigen Charakter. *Bei Dichoceros bicornis* »ist das subkutane Bindegewebe bis in die Spitzen der Flügel und in die Enden der Phalangen des Flügels lufthaltig. Die Haut liegt dem Körper bloß am Kopf und Schwanz an und ist durch mediane Scheidewände mit dem Rücken und der Brust verbunden« (Baer). Ähnliche Verhältnisse bestehen beim *Pelikan*, aus dessen Körper Milne Edwards nach künstlichem Aufblasen durch die Trachea $10^1/_2$ Liter Luft auspressen konnte. Hier liegt zwischen je 4 Konturfedern ein Luftkästchen, dessen Seitenwände von Follikel zu Follikel verlaufen und ovale Löcher zur Kommunikation mit den benachbarten Luftkästchen besitzen. Eine andere Art subkutaner Pneumatizität ist von den *Ciconiae, Diomedea, Sula und anderen Formen* beschrieben worden; hier handelt es sich um die Erscheinung, daß sich einzelne große Diver-

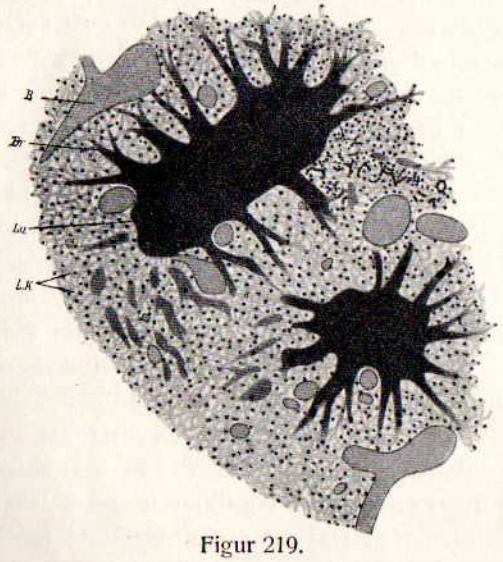
tikel zwischen Haut und Muskeln einschieben. Die Fälle, in denen das pulmonale und das pharyngo-nasale Luftsacksystem miteinander in offener Verbindung stehen, wurden bereits oben (Seite 180) namhaft gemacht.

Histologie der Luftsäcke

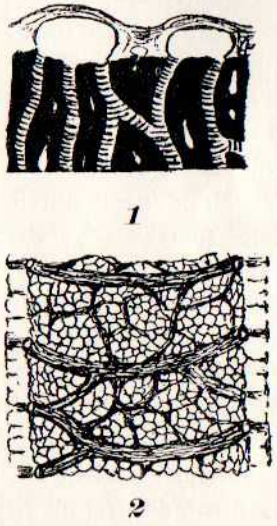
Die Luftsäcke sind außerordentlich dünne, fast völlig durchsichtige Membranen, in denen nur ganz wenige, feinste Gefäße und Nerven verlaufen. Sie setzen sich zusammen aus 2 miteinander verschmolzenen Blättern: einem inneren, das die Fortsetzung des bronchialen Pflasterepithels mit seinem Grundgewebe darstellt, und einem äußeren serösen Überzug. Weder die Arterien noch die Venen der Luftsäcke sind unmittelbar an den Lungenkreislauf angeschlossen.

Bronchialbaum

Um zu dem respiratorischen Lungenparenchym zu gelangen, nimmt die Atemluft ihren Weg entweder direkt in die Dorsalbronchien, oder sie wird zunächst im Saccus postthoracalis und Saccus abdominalis angesammelt und von dort durch rückläufige Bronchien, die Saccobronchien, zum basalen Teil der Dorsalbronchien geleitet. G. Brandes (1924), die die Physiologie der Atmung bei den



Figur 219.



Figur 220.

Figur 219. Passeres (Fringillidae). — *Taeniopygia castanotis* Gould: *2 Parabronchien* (*Lu*) mit den von ihnen ausgehenden Bronchioli (*Br*), die durch ein Netz von Luftkapillaren (*LK*) verbunden sind. (*B*) Blutgefäßstamm. Vergrößerung 77 fach. (Nach Guido Fischer, 1905)

Figur 220. Struthiones. — *Struthio camelus* Linnaeus: (*1*) *2 Dorsalbronchien im Querschnitt mit den von ihnen abgehenden Parabronchien;* (*2*) *Parabronchus längs aufgeschnitten.* Von der bindegewebigen Wand des Rohres springen zirkulär verlaufende Faserzüge glatter Muskulatur gegen das Lumen vor; sie sind miteinander durch ein feinmaschiges Geflecht glatter Muskelfasern verbunden. (Nach F. E. Schulze, aus Brandes, 1924)

Vögeln weitgehend geklärt hat (wenn auch verschiedene seiner Annahmen noch der Bestätigung durch weitere Untersuchungen bedürfen), stellt die Verhältnisse folgendermaßen dar: Die Dorsalbronchien bilden *bei Columba* auf der medialen Hälfte der dorsalen Lungenfläche ein kräftiges, baumförmig verästeltes Kanalsystem, zusammengesetzt aus 8 Einzelstämmen. Die feinsten Verzweigungen dieser Dorsalbronchien führen die Bezeichnung Lungenpfeifen (Parabronchien). Sie ziehen über den medialen, oralen und kaudalen Lungenrand hinweg und münden auf der ventralen Lungenfläche in weite Kanäle aus, welche zum System der Ventralbronchien gehören.

Die Parabronchien stellen den Ort des Gasaustausches dar; sie sind äußerst dicht angeordnet. Von ihrer aus elastischen Fasern bestehenden Wandung »gehen nach allen Seiten strahlenartig zarteste Kapillaren ab, die sich dichotomisch verästeln und dort, wo sie mit den Kapillaren der Nachbarpfeifen zusammentreffen, miteinander und mit diesen Nachbarkapillaren kommunizieren. Diese Luftkapillaren bilden ein dichtes Geflecht, dessen Maschen durch ein ähnliches Geflecht von Blutkapillaren erfüllt sind« (Brandes). Um den Übertritt der Luft in die Luftkapillaren zu betreiben, ist die Wandung der Lungenpfeifen mit einem Geflecht glatter Muskulatur von vorwiegend zirkulärem Verlauf ausgestattet.

Nicht alle Lungenpfeifen nehmen ihren Ausgang von den Dorsalbronchien; viele von ihnen empfangen die Luft direkt aus dem Mesobronchus durch kleine Öffnungen, die im Umkreis der großen Ostien der Dorsalbronchien verteilt sind, und ziehen direkt nach der Ventralseite der Lunge.

Physiologie der Atmung

Die Vogellunge stellt also ein Röhrensystem dar; die Dorsalbronchien sind die zuführenden, die Ventralbronchien die abführenden Röhren. Diese Einrichtung ermöglicht einen ununterbrochenen Gasaustausch (»Orgeltypus« der Lunge im Gegensatz zum *alveolären Typus der Amphibien- und Säugerlunge*, bei dem die Zuführung unverbrauchter Luft nicht gleichzeitig mit der Entfernung der verbrauchten erfolgen kann). Sowohl die zuführenden wie die abführenden Röhren sind, wie wir oben sahen, mit Luftbehältern verbunden, deren Mündungen durch Klappen und Muskelringe verschlossen werden können. Erfolgt (nach der Vorstellung von Brandes) eine Erweiterung der mit den Ventralbronchien verbundenen 3 vorderen Luftsackpaare, so saugen sie die unverbrauchte Atemluft aus den beiden hinteren Luftsackpaaren an und zwingen sie, den Weg über die Saccobronchien zu den Lungenpfeifen zu nehmen; werden die vorderen Luftsackpaare zusammengepreßt, so tritt die in ihnen gespeicherte verbrauchte Luft durch das Vestibulum und die Trachea nach außen; einem Zurückströmen in die inspiratorischen Luftsackpaare dürfte in der Regel dadurch gesteuert werden, daß sich gleichzeitig die Ostien derselben schließen. Wird die verbrauchte Luft aber nicht ausgestoßen, so werden die Luftsäcke bei antagonistischer Tätigkeit als Blasebälge wirken und einen wiederholten Kreislauf der Atemluft bewirken. Brandes hält es für sehr wahrscheinlich, daß dieser Fall bei tauchenden Vögeln oft eintritt. Die Luft wird dann »in dem respiratorischen Teil immer von neuem des noch vorhandenen, immer geringer werdenden Sauerstoffs beraubt, bis der Kohlensäuregehalt so groß geworden ist, daß er den Tod herbeiführt«. So nur ist es wohl zu erklären, daß untergetauchte Enten ohne Atembeschwerden 15 Minuten lang am Leben blieben. So auch wird es verständlich, daß die Atemfrequenz, *wenigstens bei großen Vogelarten*, sehr gering ist. Sie beträgt nach Löer *bei Pelecanus* 4, *bei Vultur gryphus* 6, *beim Truthahn* 13,5, *beim Haushuhn* 18,5, *bei der Haustaube* 25,5 Atmungen in der Minute.

Funktionen der Luftsäcke

Wir haben also hiermit die offenbar wichtigste Funktion der Luftsäcke kennengelernt. Daneben aber erfüllen diese noch manche andere Aufgaben. Sie verringern einmal dort, wo sie in den Knochen eindringen und die Füllgewebe wie Marksubstanz und Spongiosa verdrängen, das absolute Gewicht des Vogels und werden ihm dadurch die Arbeit, den Körper in die Luft zu erheben, erleichtern. Gleichzeitig erhöhen sie die Biegungsfestigkeit der Knochen. Sie dürften ferner dadurch, daß sie (oder ihre Divertikel) sich zwischen gegeneinander bewegliche

Teile legen, nach Art der Schleimbeutel die Reibung erheblich vermindern und bei Stoßtauchern, wie *Sula*, als Puffer wirken, welche die Wirkung des Aufpralls aufs Wasser mildern. Auch als Vorrichtungen zur Wärmeregulation sind die Luftsäcke von erheblicher Bedeutung, indem sie einer Überhitzung des Körpers bei starken Muskelleistungen (Flug) vorbeugen und so den Mangel an Schweißdrüsen kompensieren; dabei erfolgt die Wärmeabfuhr durch Lufterneuerung in den das Herz, die Leber, den Darmtraktus, die Flugmuskeln und so weiter umgebenden Luftsäcken; umgekehrt werden sie wohl auch zur Erwärmung peripherer Bezirke von Nutzen sein können (manche Vögel blasen sich bei Kälte auf). Schwimmvögel zeichnen sich durch besonders große abdominale und postthorakale Luftsäcke aus, welche sie instand setzen, mit Hilfe der Bauchpresse durch mehr oder minder starke Kompression das Gesamtvolumen des Körpers nach Belieben zu verringern und damit den Auftrieb zu regulieren. A. Milne Edwards blies dem *Kadaver eines Pelikans* von 4,15 Kilogramm Gewicht durch die Trachea eine maximale Menge von Luft ein und stellte fest, daß er nunmehr eine Belastung von 10,5 Kilogramm vertrug, ohne unterzusinken. *Ein Reiher* (*Agamia agami*) von 950 Gramm Gewicht sank vor Einblasen von Luft bei 50 Gramm Belastung, nach dieser Prozedur vermochte selbst eine Belastung von 400 Gramm noch kein Untersinken herbeizuführen. Die abdominalen Luftsäcke unterstützen die Muskulatur der Bauchpresse bei der Kotentleerung und beim Legeakt. Endlich hat *bei einigen Arten* das Luftsacksystem Beziehungen zum Balzspiel gewonnen. *Das brünstige Männchen von Fregata aquila* bläst gewisse Divertikel der zervikalen Luftsäcke gewaltig auf und bläht dadurch die rote, nackte Haut der Brust zu einem großen Beutel. Ähnliches wiederholt sich bei *Tympanuchus americanus*; hier hat die Aufblähung von Divertikeln der Sacci cervicales zur Folge, daß sich 2 von grellgelb gefärbter Haut überzogene Halbkugeln an den Halsseiten des balzenden Hahnes vorwölben. [Es mag bei dieser Gelegenheit erwähnt werden, daß es nicht in allen Fällen pulmonale (aus Lungenbläschen entstandene) Luftsäcke sind, die beim Balzspiel mit Luft gefüllt werden, sondern zuweilen Luftsäcke, die sich in die Mundhöhle (*Biziura, Otis tarda*) oder von der Dorsalseite in die Trachea unmittelbar kaudal vom Larynx (*Erismatura*) öffnen und, da sie nur im männlichen Geschlecht auftreten, offenbar keinem anderen Zweck als dem hier in Rede stehenden dienen.] Endlich wirkt der Saccus clavicularis wohl in vielen Fällen dadurch, daß er den Syrinx umfaßt, bei der Lauterzeugung als Resonanzverstärker.

Thoraxbewegungen

Die wesentlichste mechanische Ursache für den Gasaustausch in den Lungen ist wohl in den Bewegungen der Rippen zu suchen, in deren Zwischenräume das Lungenparenchym so tief eingegraben ist, daß auf der Lungenoberfläche rinnenartige Einkerbungen entstehen. Da also die Lungen den Thoraxbewegungen folgen, wird bei jeder Inspiration ihr lateraler Rand ausgedehnt und gleichzeitig ihre mediale Partie zusammengepreßt. Das hat zur Folge, daß sich die Basalteile der Saccobronchien füllen können und gleichzeitig die an der Medialseite sich zusammendrängenden Ventralbronchien entleert werden. Die gelenkige Verbindung, die zwischen Vertebral- und Sternalrippen besteht, ermöglicht nicht nur eine sehr beträchtliche Erweiterung des Brustkorbes, sondern auch eine Verschiebung der Lage des Brustbeines relativ zur Wirbelsäule. Brandes (1924) legt besonderes Gewicht auf die offenbar bestehende Möglichkeit, daß durch Muskel-

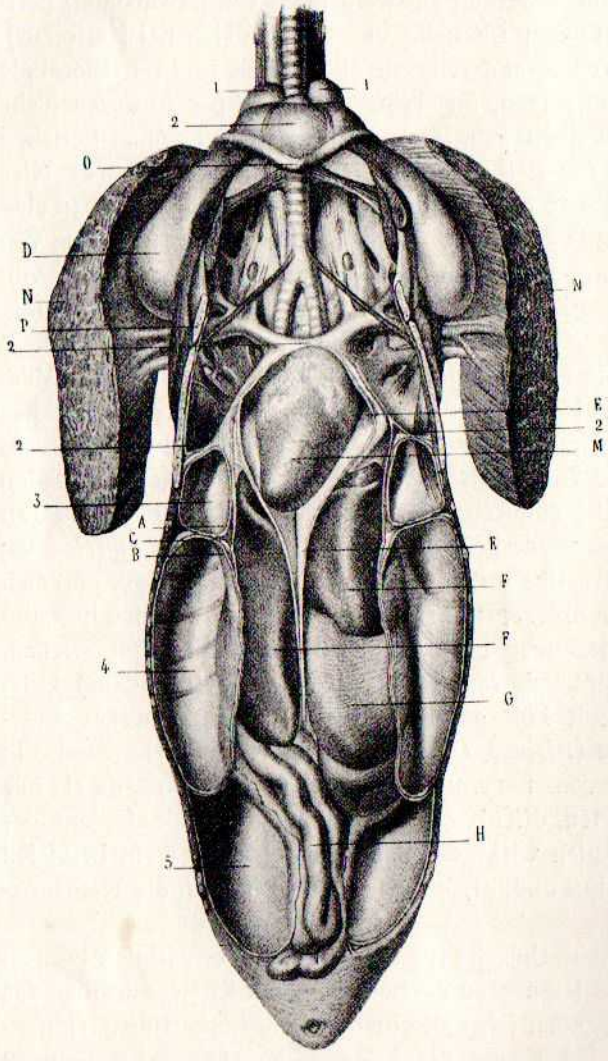
wirkung die kaudale Partie des Sternum der Wirbelsäule genähert und gleichzeitig die kraniale Partie von ihr entfernt werden kann. Bei diesen Bewegungen spielen die Zwischenrippenmuskeln eine wichtige Rolle; den äußeren wird inspiratorische, den inneren (welche auf die distale Hälfte der Vertebralrippen beschränkt sind) exspiratorische Wirkung zugeschrieben. Für die Exspiration ist ferner von erheblicher Bedeutung der Musculus obliquus abdominis externus, dessen kostale Portion die nach außen gerollten und erhobenen Rippen herabzieht und nach innen drückt.

Kammerung der Leibeshöhle

In der Leibeshöhle ist es zur Bildung von Aussackungen gekommen, welche vom Hauptmesenterium sogenannte Nebenmesenterien abtrennen. Hierdurch wird die Isolierung gewisser Organe vom Verdauungskanal erreicht.

Beim Embryo tritt im Mesenterium auf der rechten Seite ein taschenförmiger Rezeß, der Recessus hepato-entericus dexter auf, der die Leber vom Darm isoliert. Zu ihm gesellt sich ein Recessus mesenterico-entericus, der sich später mit jenem vereinigt. Kranialwärts findet der Recessus hepato-entericus anfänglich seine Fortsetzung in einer Tasche, welche die rechte Lunge vom Verdauungskanal abtrennt, die rechte Pleurahöhle (Recessus pneumato-entericus dexter). Die gemeinsame Öffnung dieser 3 Höhlen in die große Körperhöhle, das Foramen epiploicum Winslowi, schließt sich meist sekundär. Nach ihrer Vereinigung zur Bursa omentalis dextra entsteht von der kaudalen Partie der Tasche ein weiterer Rezeß, der die Anlage von Pankreas und Milz vom Darmkanal trennt: der Recessus pancreatico-entericus, homolog der Bursa omenti majoris der Säuger.

Linksseitig entsteht ein Recessus pneumato-entericus

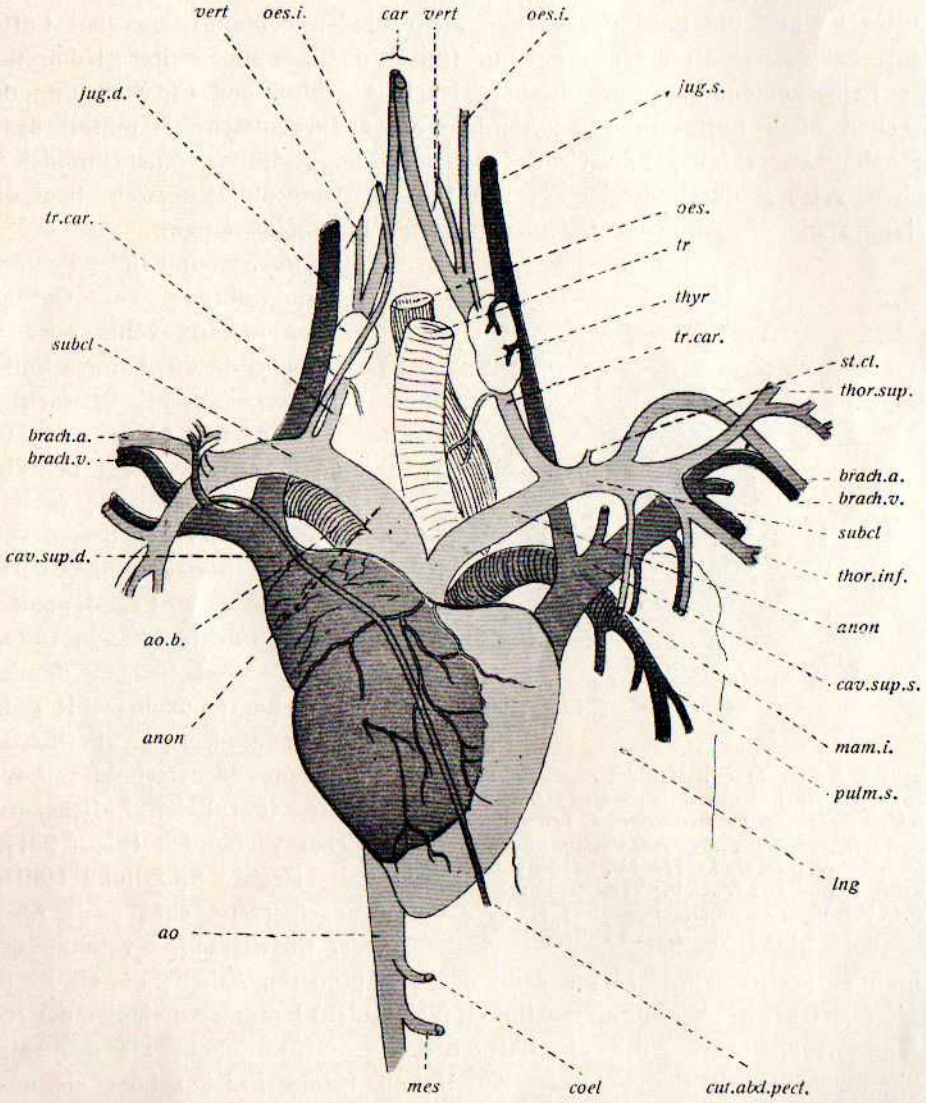


Figur 221. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Situsbild zur Veranschaulichung der topographischen Beziehungen der Luftsäcke zu den Eingeweiden.* (*1*) kraniales Ende des Saccus cervicalis; (*2*) Saccus clavicularis; (*3*) Saccus praethoracalis; (*4*) Saccus postthoracalis; (*5*) Saccus abdominalis; (*A*) Wandung des 3. Luftsackes; (*B*) Wandung des 4. Luftsackes; (*C*) Schnitt durch das Septum obliquum; (*D*) unter den Brustmuskeln gelegenes Divertikel des Saccus clavicularis; (*E*) Perikard; (*F*) Leber; (*G*) Muskelmagen; (*H*) Duodenalschleife; (*M*) Herz; (*N*) Musculus pectoralis, quergetroffen. Seine sternalen 2 Drittel sind entfernt; (*O*) Vereinigungsstelle der Claviculae. (Nach Sappey, 1847)

und nach ihm ein Recessus hepato-entericus, deren gemeinsame Zugangsöffnung zeitlebens persistiert (Broman, 1904).

Sekundär verwächst der Muskelmagen und die Leber durch das sogenannte »Pseudomentum« mit der Körperwand; dadurch entsteht ventral von diesen Organen ein eigener Peritonealraum.

Das ventrale Hauptmesenterium der Vögel schwindet kaudalwärts vom Nabel schon auf frühen Stadien. Kranialwärts von ihm persistiert es als Liga-



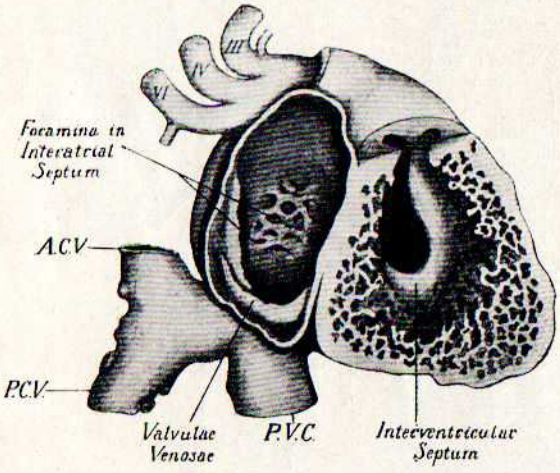
Figur 222. Anseres. — *Cygnus olor* Linnaeus: *Herz und Gefäße.* Arterielle Bezirke hell, venöse Bezirke dunkel. (*anon*) Truncus brachyo-cephalicus; (*ao*) Aorta descendens; (*ao.b.*) Arcus aortae; (*brach.a., brach.v.*) Arteria und Vena brachialis; (*car.*) Arteria carotis dorsalis; (*cav.sup.d., cav. sup.s.*) rechte und linke Vena cava superior; (*coel*) Arteria coeliaca; (*cut.abd.pect.*) Vena cutanea abdomino-pectoralis; (*jug.d., jug.s.*) rechte und linke Vena jugularis; (*lng*) Lunge; (*mam.i.*) Arteria mammaria interna; (*mes*) Arteria mesenterica superior; (*oes.*) Ösophagus; (*oes.i.*) Arteria oesophagea ascendens; (*pulm.s.*) linke Arteria pulmonalis; (*st.cl.*) Arteria sterno-clavicularis; (*subcl*) Arteria subclavia; (*thor.inf., thor.sup.*) Arteria thoracica inferior und superior; (*thyr*) Thyreoidea; (*tr*) Trachea; (*tr.car.*) Truncus caroticus; (*vert*) Arteria vertebralis.
(Nach Gadow, aus Schimkewitsch, 1910)

mentum falciforme hepatis und als Omentum minus. Das dorsale Hauptmesenterium bleibt erhalten, zeigt aber gewöhnlich als Defektbildungen mehr oder minder große Löcher.

Etwa am 10. Bebrütungstag bahnt sich *beim Hühnchen* die Trennung der Pleurahöhlen von der Peritonealhöhle an, und zwar durch die Anlage des pulmonalen Zwerchfells. Dieses entsteht als mesodermale Verdickung der ventrokaudalen Lungenfläche, welche nach der Peripherie zu den Anschluß an die Körperwand gewinnt. Bei ihrem Wachstum schieben die abdominalen Luftsäcke und die bald nach ihnen auftretenden beiden thorakalen Luftsackpaare das Zwerchfell vor sich her und führen dadurch eine weitere Komplikation der Leibeshöhlenkammerung herbei. Nach Abschluß der Entwickelung durchbrechen diese Luftsackpaare scheinbar die aponeurotische Membran des pulmonalen Zwerchfells, in welche schwache, quergestreifte Muskelbündel übergehen, versorgt durch Zweige der Interkostalnerven. Möglicherweise liegt diesem Diaphragma die dauernde Offenhaltung der Luftsackostien ob.

Rechte und linke Pleurahöhle gehen während der Ontogenese wieder nahezu völlig oder völlig zugrunde, da die Lungen innig mit den Körperwänden verwachsen.

Zirkulationsorgane
Bau des Herzens



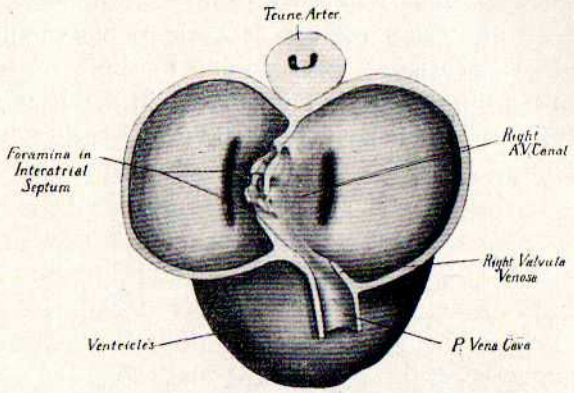
Figur 223. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Ansicht des embryonalen Herzens von der rechten Seite nach Entfernung eines Teiles der rechten Wandung, so daß der rechte Vorhof und der rechte Ventrikel eröffnet sind.* (*III, IV, VI*) die entsprechenden Aortenbögen; (*A.C.V.*) Vena cardinalis anterior; (*P.C.V.*) Vena cardinalis posterior; (*P.V.C.*) Vena cava posterior. (Nach Patten, 1925)

Zirkulationsorgane. — Das Herz der Vögel liegt in der Mitte der Brusthöhle; es hat die Form eines Kegels, dessen von der linken Kammer gebildete Spitze zwischen den Leberlappen eingebettet und bei starker Entwickelung des Muskelmagens durch denselben häufig nach rechts gedrängt ist. Das umhüllende Perikard wird durch das Mediastinum mit Wirbelsäule, thorakalen Luftsäcken und Leber verbunden (Figur 221).

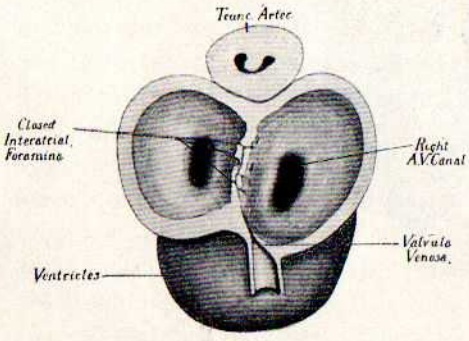
Rechte und linke Hälfte des Vogelherzens sind nach Abschluß der Entwickelung vollständig voneinander geschieden. Entsprechend der viel größeren Arbeit, die sie zu leisten hat, übertrifft die Wandung der linken (arteriellen) Kammer diejenige der rechten (venösen) an Stärke um ein Beträchtliches, oft um mehr als das Doppelte (Figur 225); auch das Volumen der linken Kammer ist größer als das der rechten, die sich halbmondförmig um sie herumlegt (es verhält sich *beim Huhn* gegenüber dem der anderen Seite wie 7 : 4). Dagegen pflegt der linke Vorhof (außer *bei den Passeres*) kleiner zu sein als der rechte.

Das Septum atriorum ist ziemlich dünnwandig, zumal *bei den Passeres*, bei denen es keine Verstärkung durch die Wandung der Lungenvene erfährt. Während der Embryonalentwickelung wird es vom rechten Atrium aus (da bis zum Einsetzen der Lungenatmung und Ausschaltung des Allantoiskreislaufes der

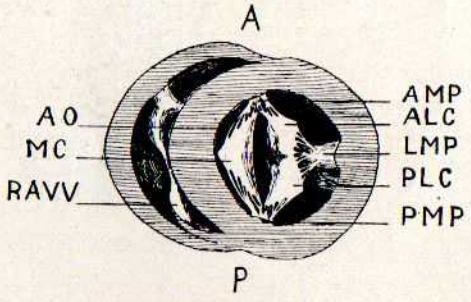
Blutdruck im rechten Herzen überwiegt) siebartig durchbrochen (Figur 223, 224), doch werden die so entstandenen Löcher durch Endokardwucherung größtenteils oder sämtlich wieder verschlossen, sobald die Lungen ihre Tätigkeit eröffnen und der Druck im rechten Vorhof dem im linken Vorhof die Wage hält, und die zuweilen persistierende Kommunikationsöffnung ist niemals ansehnlich genug, um dann noch eine Vermischung des arteriellen und venösen Blutes zu bewirken. Das Septum ventriculorum zeichnet sich durch große Dicke aus; es steht in dieser Beziehung hinter der Außenwand der linken Kammer kaum zurück (Figur 225),



Figur 224, *1*.



Figur 224, *2*.



Figur 225.

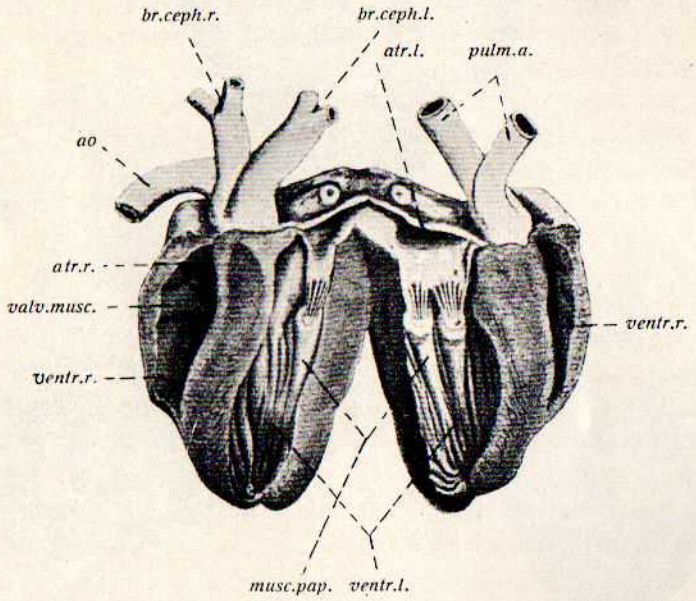
Figur 224. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo: Vorhöfe des Herzens eröffnet*, um das Verhalten des Vorhofseptum und seiner Durchbohrungen im Zustande der Füllung der Atria (*1*) und der Systole der Atria (*2*) zu zeigen. (Schematisch, nach Patten, 1925)

Figur 225. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *Herz von unten gesehen, nach Entfernung des größten Teiles der Ventrikel, um die Klappen der Atrioventrikular-Ostien zu zeigen.* (*A*) ventral, (*P*) dorsal; (*AO*) Orificium aortae; (*AMP, LMP, PMP*) vorderer, lateraler, hinterer Papillarmuskel, von denen die Chordae tendineae zu den 3 Klappen des linken Ostium: der antero-lateralen (*ALC*), der postero-lateralen (*PLC*) und der medialen (*MC*) ziehen; (*RAVV*) Klappe des rechten Ostium. (Nach Hodgkinson, 1901)

ja es kann diese sogar noch übertreffen (*Casuarius, Struthio*). Im hintersten Teil des rechten Ventrikels treten Muskelbündel schräg von der Innenseite der Außenwand zum Septum hinüber und können ein wahres Faserwerk bilden; sie sind besonders reich entwickelt *bei Casuarius und Rhea, bei den Oscines* hingegen zu feinen Sehnenfädchen rückgebildet.

In den rechten Vorhof mündet der Sinus venosus, dessen Rückbildung und zunehmende Einbeziehung ins Atrium sich bei den Vögeln deutlich verfolgen

läßt. *Bei Struthio, Rhea und Casuarius*, welche das ursprünglichste Verhalten zeigen, besteht noch ein einheitlicher Venensinus, in welchen die drei Hauptnervenstämme (die Vena cava superior dextra rechts ventral oben, ihr linker Partner dorsal unten, die Vena cava inferior rechts lateral) gemeinsam einmünden. Er ist ausgestattet mit den auch *bei den Sauriern* vorhandenen beiden Sinusklappen und einer Bindegewebsleiste (»Sinusseptum«), welche die Mündung der linken oberen Hohlvene von den Mündungen der beiden anderen Stämme scheidet, jedoch noch nicht stark hervortritt. Eine höhere Entwickelungsstufe haben *die Passeres, Galli und Columbae* erreicht: das horizontal verlaufende Sinusseptum stößt an die freien Ränder der beiden Sinusklappen an und hat gleichzeitig eine solche Mächtigkeit erreicht, daß die linke obere Hohlvene nunmehr völlig aus dem gemeinsamen Sinusraum ausgeschieden ist und in einen eigenen Sinus mündet (Figur 240). Endlich entsteht bei vielen Vögeln (*Anseres und andere*)



Figur 226. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Herz, an der Medianlinie aufgeschnitten und die Hälften auseinander geklappt.* (*ao*) Arcus aortae; (*atr.l., atr.r.*) linker und rechter Vorhof; (*br.ceph.l., br.ceph.r.*) linker und rechter Truncus brachyo-cephalicus; (*musc.pap.*) die 3 Papillarmuskeln der linken Kammer; (*pulm.a.*) Arteria pulmonalis; (*valv.musc.*) muskulöse Klappe des rechten Ostium atrio-ventriculare; (*ventr.l., ventr.r.*) linke und rechte Kammer.
(Nach Schimkewitsch, 1910)

noch eine zweite Querleiste, welche die Mündung der rechten oberen Hohlvene von derjenigen der unteren Hohlvene trennt, so daß nunmehr der Venensinus in drei übereinanderliegende Mündungsräume gegliedert ist. Mit dieser Entwickelung geht die Rückbildung der rechten Sinusklappe und des (*bei den Ratiten* noch gut ausgebildeten) Spannmuskels einher.

In den linken Vorhof münden stets die beiden Lungenvenen, die sich nur *bei Rhea* kurz vor ihrem Eintritt ins Perikard, bei den übrigen erst beim Durchtritt durch die Herzwand vereinigen (Figur 240).

Dem Verschluß des rechten Ostium atrio-ventriculare dient eine an der äußeren Kammerwand entspringende muskulöse Klappe, welche durch

einen einzigen Trabekularmuskel an der Wandung des Ventrikels angeheftet ist, während die mediale, aus dem Endokard entstandene Taschenklappe *der Reptilien* bei den Vögeln zwar auch noch angelegt wird, aber schon im Laufe der Embryonalentwickelung mit dem Ventrikelseptum völlig verwächst. Im linken Ostium hat gerade diese endokardiale Klappe bei den Vögeln eine bedeutende Vergrößerung erfahren: sie wird in ihrer Aufgabe, den Rücktritt des Kammerblutes zu verhindern, durch zwei weitere Klappen unterstützt, die aus der Muskulatur der lateralen Kammerwand hervorgegangen und bindegewebig umgewandelt sind. Drei Papillarmuskeln senden zahlreiche bindegewebig umgewandelte Muskeltrabekel, die Chordae tendineae, zu den drei Klappen des linken Ostium (Figuren 225, 226).

Herzgröße

Entsprechend der Lebhaftigkeit, mit der sich der Stoffwechsel bei den Vögeln vollzieht, ist die relative Größe des Herzens beträchtlich; dabei übertreffen im allgemeinen unter den Angehörigen desselben Verwandtschaftskreises die kleinen Formen in dieser Hinsicht die großen. Es dürfte diese Erscheinung damit zusammenhängen, daß die Oberfläche im Verhältnis zur Masse größer *bei kleinen* Vögeln ist als *bei großen*. Erstere werden daher durch Ausstrahlung einen größeren Wärmeverlust erleiden müssen als letztere (nach Munk beträgt der stündliche Wärmeverlust, auf das Kilogramm berechnet, bei der *Ente* 6, bei der *Taube* 10, beim kleinen *Sperling* aber 35 Kalorien), und dieser Unterschied wird offenbar durch erhöhte Stoffwechselenergie ausgeglichen. Der *Habicht* hat bei 1200 g Körpergewicht ein relatives Herzgewicht von 8,65 $^0/_{00}$, der *Sperber* bei etwa 125 Gramm ein solches von $12^0/_{00}$; während das Herzgewicht einer *Ringeltaube* von 500 Gramm Körpergewicht $10{,}63^0/_{00}$ beträgt, beläuft sich dasselbe bei der *Hohltaube* (247 Gramm) auf $13{,}8^0/_{00}$. »Interessanter noch sind die Vergleiche der Herzgewichte bei gleich großen Tieren von verschiedener Lebhaftigkeit. Bei einem Körpergewicht von etwa 200 Gramm ist das Herzgewicht der *Elster* $9{,}34^0/_{00}$, beim *Turmfalken* $11{,}9^0/_{00}$, bei dem weit schnelleren *Baumfalken* $17^0/_{00}$« (R. Hesse). Durch besondere Größe soll sich das Herz der winzigen und dabei äußerst flugtüchtigen *Kolibris* auszeichnen, deren kleinste ein Gewicht von nur 2 Gramm erreichen.

Wärmeschutz

Offenbar besteht ein enger Zusammenhang zwischen Herzgröße und Schlagfrequenz, denn auch rücksichtlich der durchschnittlich in der Minute erfolgenden Herzschläge kann als Regel gelten, daß in derselben Gruppe kleinere Arten eine regere Herztätigkeit zeigen als größere. So ermittelte Stübel unter anderem folgende Mittelwerte: *Truthahn* (Gewicht 8750 Gramm) Frequenz 93, *Haushuhn* (Gewicht 1980 Gramm) Frequenz 312; *Hausente* (Gewicht 2304 Gramm) Frequenz 212, *Stockente* (Gewicht 755 Gramm) Frequenz 317; *Bussard* (Gewicht 658 Gramm) Frequenz 301, *Rötelfalke* (Gewicht 159 Gramm) Frequenz 367. Beim *Sperling* von 30,5 Gramm fand Keilson eine Pulsfrequenz von nicht weniger als 460 Schlägen in der Minute. Dabei besitzen alle diese Arten annähernd die gleiche Körpertemperatur, was wohl als weitere Stütze der Auffassung gelten kann, daß kleinere Arten einer regeren Herztätigkeit bedürfen als größere, um ihre Eigenwärme auf dem Optimum zu erhalten. Dem Schutz gegen Abkühlung dienen jedoch noch andere Einrichtungen, so in erster Linie das Federkleid, das innerhalb der Art *bei den geographischen Rassen*, die im kalttemperierten Gürtel leben, häufig dichter und länger ist als bei jenen, welche die warmtemperierte Zone bewohnen (zum

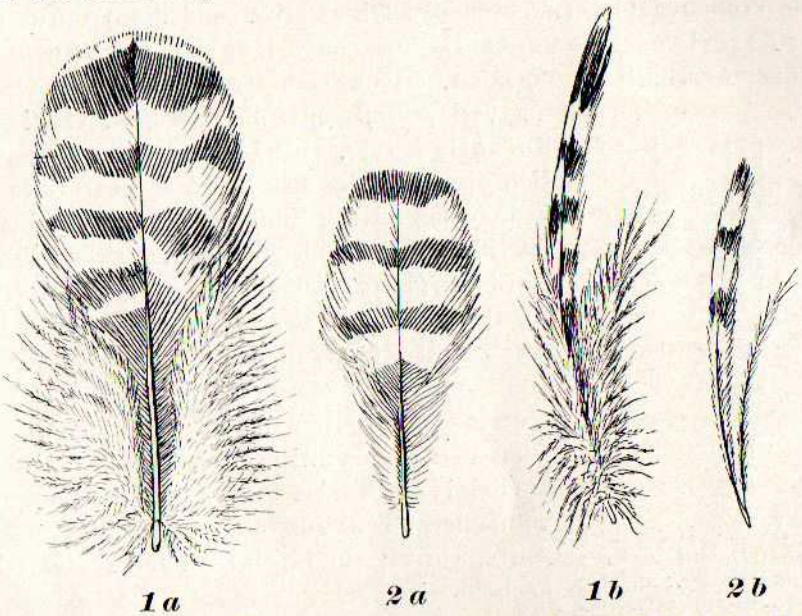
Beispiel *Aegithalos caudatus, Dryobates minor*) und eine isolierende Luftschicht einschließt. In der ökologischen *Gruppe der Wasservögel* kommt meist eine dicke Fettschicht in der Subcutis als schützende Hülle hinzu (*Sphenisci, Colymbi, Alcidae und so weiter*). Auch die Luft, welche in den die Baucheingeweide und das Herz umhüllenden Luftsäcken enthalten ist, wird in diesem Sinne wirksam sein können. Endlich kann das Bedürfnis nach Wärmeschutz bis zu einem gewissen Grade auch durch Steigerung der Körpergröße befriedigt werden, da hiermit, wie oben bemerkt, eine Verringerung der relativen Oberfläche verknüpft ist; es ist den Systematikern längst bekannt, daß sehr viele Vogelarten in kalten Gebieten durch größere Rassen vertreten sind als in Gebieten mit höherer Jahres- oder Sommertemperatur.

Der Wärmeregulierung dienen endlich noch in den peripherstenTeilen des Körpers (Extremitätenenden, Schnabelspitze) arterio-venöse Anastomosen, die zuletzt von Schumacher (1915) und seinem Schüler Clara (1925) untersucht worden sind. Sie finden sich einmal in großer Menge im Corium der plantaren Zehenballen, weniger zahlreich in den Seitenteilen der Zehen und im Corium der dorsalen Zehenschuppen, ferner bei den *Anseres* (*und vermutlich auch anderen Schwimmvögeln*) im distalen Abschnitt der Schwimmhaut. Hier erfüllen sie offenbar die Aufgabe, das Erfrieren dieser Körperteile, in denen es leicht zu Stauungen im Venensystem kommen kann, zu verhindern. Die weiten Anastomosen (Durchmesser bis 180 μ) ermöglichen einen raschen Ausgleich zwischen dem Blutdruck im arteriellen und venösen System; dabei ist von Wichtigkeit, daß die Wandung der anastomotischen Gefäße mit einer sehr starken Muscularis versehen ist, welche einen völligen Verschluß des Lumens herbeiführen und den Blutstrom zum Umweg durch das Kapillarennetz zwingen kann. Clara fand derartige Anastomosen auch im Schnabel der *Waldschnepfe*. Nach seiner Vorstellung erfolgt die Entlastung der peripherstenAbschnitte des Gefäßsystems durch diese Kanäle dann, wenn die als druckregistrierende Apparate wirksamen Herbstschen Körperchen (siehe Seite 118) einen Überdruck im distalsten Gefäßabschnitt signalisiert haben (siehe Figur 131).

Schutz gegen Überhitzung

Zum Schutz gegen verderbliche Temperatursteigerung stehen den Vögeln keine Schweißdrüsen zur Verfügung — deren Tätigkeit müßte ja von verheerender Einwirkung auf das Federkleid sein —; sie werden in ihrer Aufgabe, die physikalische Wärmeregulation herzustellen, funktionell ersetzt durch die Luftsäcke, die nicht nur als Wärmeschutz, sondern durch Erneuerung der in ihnen enthaltenen Luft auch als Kühlvorrichtungen dienen und einer Überhitzung des Körpers bei starker Muskeltätigkeit oder intensiver Sonnenbestrahlung vorbeugen können. Da starker Insolation ausgesetzte oder durch anhaltende hastige Bewegungen erhitzte Vögel nicht nur die zervikalen Luftsäcke gewaltig aufblähen, sondern auch unter raschen Atembewegungen den Schnabel weit zu öffnen pflegen, ist anzunehmen, daß die Verdunstung des Sekrets der Mundhöhlendrüsen und die Exponierung der reichlich vaskularisierten Rachenschleimhaut zur Erniedrigung der Bluttemperatur beizutragen vermag. Als eines vermutlich hierher gehörigen Schutzmittels ist weiterhin der Sommerkleidfedern zu gedenken, welche die Mehrzahl der *Waldhühner* (*Tetraonidae*) der nördlichen Hemisphäre für die Dauer der heißesten Jahreszeit in der Halsregion anlegen, und die sich von den während der übrigen Monate getragenen Federn durch geringere Länge und nahezu völligen Mangel wärmender Dunenstrahlen unterscheiden (Figur 227).

Die Körpertemperatur der Vögel ist höher als die *der Säugetiere*. Sie beträgt in den meisten Ordnungen im Mittel 42,2° C, bei den *Steganopodes* und *Podicipedes* ist sie niedriger, etwa 39,5°. Die höchsten Temperaturen ermittelte Wetmore (1921), dem wir sehr eingehende Untersuchungen verdanken, bei dem *Tyranniden Myiochanes richardsoni*, nämlich im Mittel 43,4°, einmal bei einem gesunden Exemplar sogar 44,8°! Die tägliche Temperaturkurve erreicht bei den Tagvögeln ihren Höchststand am späten Nachmittag, bei den *Eulen* in den späten Nachtstunden. Im allgemeinen ist die Temperatur beim Weibchen ein wenig höher als beim Männchen, doch hat sich dieses Verhältnis umgekehrt bei den *Ardeidae* und *einigen Limicolen*. Es ist sehr bemerkenswert, daß bei den *Limicolen* in sehr vielen Fällen nicht das Weibchen, sondern das Männchen die Bebrütung der Eier vorwiegend oder ausschließlich übernimmt, Körpertemperatur



Figur 227. GALLI (Tetraonidae). — *Tetrao urogallus* Linnaeus, *Weibchen*: *Federn vom Hinterhals*. (*1*) Winterfeder mit stark bedauntem Afterschaft; (*2*) Sommerfeder mit spärlich befiedertem Afterschaft. (*a*) von oben, (*b*) von der Seite. Beide Federn entstammen dem gleichen Hautbezirk. (Nach Lönnberg, 1927)

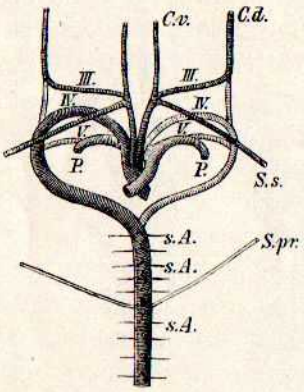
woraus man folgern kann, daß die Umkehr des normalen Anteils der Geschlechter an der Brutpflege hier zu einer Umkehr des Geschlechtsunterschiedes hinsichtlich der Körperwärme geführt hat. Junge Nesthocker sind, solange sich das Federkleid noch nicht entwickelt hat, in hohem Grade der Erwärmung durch die Eltern bedürftig; die Vorrichtungen zur physikalischen wie auch zur chemischen Wärmeregulierung sind bei ihnen noch nicht zu voller Funktionstüchtigkeit ausgebildet, was sich auch darin äußert, daß sie weit mehr als die Alten von der Überhitzung des Körpers bei Sonnenbestrahlung bedroht sind und an deren Folgen leicht zugrunde gehen.

Wie *bei den übrigen Amnioten*, so werden auch bei den Vögeln auf embryonalen Frühstadien, der Zahl der Schlundtaschen entsprechend, 6 Aortenbögen angelegt. Es bleibt nämlich der ventral am Hals gelegene, aus der Verschmelzung von rechter und linker Aorta ventralis hervorgegangene Truncus arteriosus, der Arterien Schicksal der Aortenbögen

das Blut aus dem noch nicht in eine rechte und linke Hälfte geschiedenen Herzen kranialwärts abführt, im Gebiet der Kiemenbögen paarig, und dieser gegabelte Stamm gibt je einen lateralen Ast zu jedem der 6 viszeralen Skelettbögen ab, welche den Schlunddarm bogenförmig umgreifen. Alle diese Äste sammeln sich dorsal in einem dorsolateral verlaufenden Gefäß, der dorsalen Aortenwurzel, das sich, kaudalwärts ziehend, mit dem der anderen Seite zur paarig angelegten, aber durch Verschmelzung beider Rohre bald unpaarigen Aorta dorsalis verbindet; aus ihr werden sämtliche Körperarterien gespeist.

Der 1. und 2. Aortenbogen (im Mandibularbogen beziehungsweise Hyoidbogen verlaufend) fallen sehr zeitig (bei *Gallus* am 3. Bebrütungstage) völliger Rückbildung anheim. Nur ein kranialwärts ziehender Ast des 2. Bogens bleibt als Arteria stapedia erhalten.

Die kranialwärts vorwachsende paarige Fortsetzung des Truncus arteriosus wird zur Arteria carotis ventralis; aus dem 3. Bogenpaar und dem distal anschließenden Abschnitt der dorsalen Aortenwurzeln, welche sich nach dem Schädel zu verlängern, geht die paarige Arteria carotis dorsalis hervor. Im Laufe der Entwickelung setzt sich dieses paarige Gefäß mit den Carotides ventrales in der Gegend des Zungenbeines in Verbindung und übernimmt schließlich deren Verteilungsgebiet, was meist den nahezu völligen oder gar gänzlichen Schwund der Carotides ventrales zur Folge hat (ihr Rest erhält sich als Arteria oesophagea).



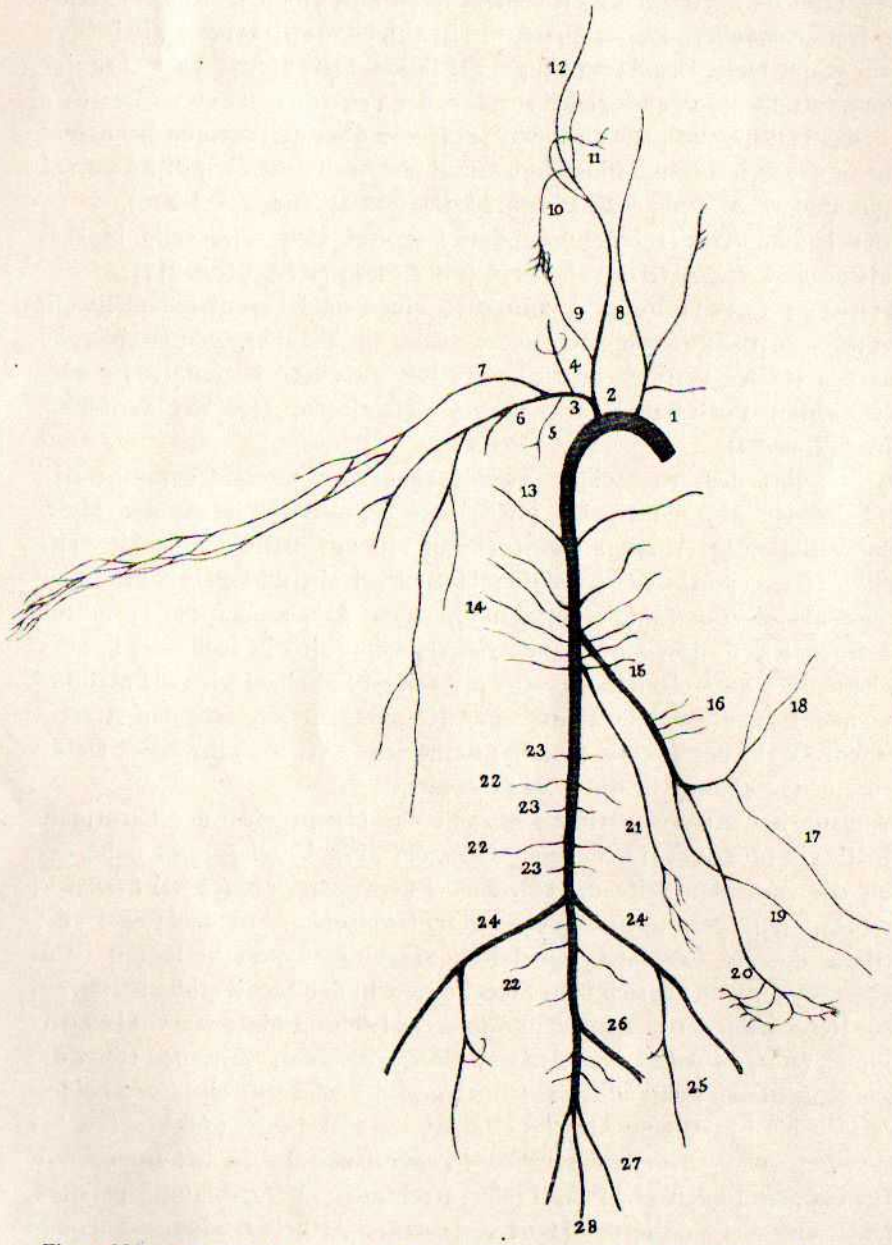
Figur 228. Aves. – *Hochstetters Schema zur Darstellung des Verlaufes der primären und der sekundären Arteria subclavia.* Nach dieser (älteren) Auffassung wird nur eine aus einer Segmentalarterie hervorgegangene primäre Subclavia angenommen. (*S. pr.*) primäre Subclavia; (*S. s.*) sekundäre Subclavia; (*s. A.*) segmentale Arterie; (*C. d.*, *C. v.*) dorsale und ventrale Carotis; (*P.*) Arteria pulmonalis; (*III.*, *IV.*, *V.*) 3., 4., 5. Aortenbogen. Die weitschraffierten Gefäßabschnitte werden im Laufe der Ontogenese zurückgebildet. (Nach Hochstetter, 1890)

Vom 4. Bogenpaar bleibt nur das Gefäß der rechten Seite erhalten. Es wird mitsamt der dorsalen Verbindung zwischen 4. und 6. Aortenbogen zur definitiven Aorta. Der 4. linke Bogen obliteriert völlig nebst dem anschließenden Stück der dorsalen Aortenwurzel; ein Ligament kann später seine Lage noch anzeigen.

Der 5. und 6. Bogen entspringen gemeinsam aus dem Truncus arteriosus und münden auch gemeinschaftlich in die dorsale Aortenwurzel (Figur 199). Der 5. Bogen schwindet bald völlig, aus dem 6. entspringt als zunächst schwacher Seitenast die kaudalwärts zur Lunge strebende Arteria pulmonalis, die rasch an Bedeutung gewinnt. Der dorsale Abschnitt des 6. Bogens (des Pulmonalisbogens) fällt beiderseits völligem Schwund anheim, nachdem er kurze Zeit während des Embryonallebens als Ductus Botalli die Lungenarterie mit der dorsalen Aorta verbunden hat.

Die endgültige Scheidung der Lungenarterie von der Aorta erfolgt durch folgende Wachstumsvorgänge: Zunächst wird der unpaarige Truncus arteriosus innen durch eine Scheidewand, die von der Ausmündung des Pulmonalisbogens her in ihn vorwächst, das Septum aortico-pulmonale, in 2 Stockwerke zerlegt: eine ventrale Aortenabteilung und eine dorsale Pulmonalisabteilung. Das Septum verlängert sich unter leichter spiraliger Drehung bis in den Bulbus des

Herzens und gewinnt schließlich den Anschluß an das inzwischen gebildete Ventrikelseptum, so daß nun eine völlige Scheidung von Körperkreislauf und Lungenkreislauf erreicht ist. Weiterhin treten an der Außenwand des Truncus arteriosus 2 parallele Furchen von longitudinalem Verlaufe auf, die sich mehr und mehr ver-



Figur 229. SPHENISCI. — *Catarrhactes chrysocome* Forster: *Schema des arteriellen Systems.* (*1*) Aorta; (*2*) Truncus brachyocephalicus; (*3*) A. subclavia; (*4*) A. vertebralis; (*5*) A. mammaria interna; (*6*) A. thoracica; (*7*) A. axillaris + brachialis; (*8*) Carotis dorsalis; (*9*) A. oesophagea ascendens (?); (*10*) A. oesophagea descendens; (*11*) A. comes nervi vagi (?); (*12*) A. submentalis; (*13*) A. bronchialis; (*14*) Aa. intercostales; (*15*) A. coeliaca; (*16*) Aa. lienales; (*17*) A. gastralis; (*18*) Aa. hepaticae dextrae; (*19*) Ramus sinister der A. coeliaca; (*20*) Ramus intestinalis; (*21*) A. mesenterica superior; (*22*) Aa. renales; (*23*) Aa. lumbales; (*24*) A. femoralis; (*25*) A. ischiadica; (*26*) A. mesenterica inferior; (*27*) A. pudenda communis; (*28*) A. coccygea media.
(Nach Watson, 1883)

tiefen und das anfänglich einfache Septum aortico-pulmonale spalten. So entstehen aus dem Truncus 2 völlig getrennte Arterienrohre, die Aorta und die Arteria pulmonalis.

Endgültiger Zustand: Sogleich nach seinem Austritt aus dem Perikard gabelt sich der Truncus aortae in einen schwächeren und einen meist bedeutend dickeren Ast. Der schwächere ist der Truncus brachyo-cephalicus sinister, der das Blut für Kopf, Hals, Brust und Flügel der linken Seite führt. Dicht kranial von diesem Rohr verläßt ein zweites gleich starkes, der Truncus brachyo-cephalicus dexter, das Hauptgefäß, das nunmehr im Bogen über den rechten Bronchus zur rechten Seite der Wirbelsäule hinabsteigt und als Aorta descendens dorsal vom Ösophagus und rechts von ihm kaudalwärts zieht (Figuren 222, 226).

Jeder der beiden Trunci brachyocephalici spaltet sich seinerseits in den Truncus caroticus und die Arteria subclavia (über diese siehe Seite 211).

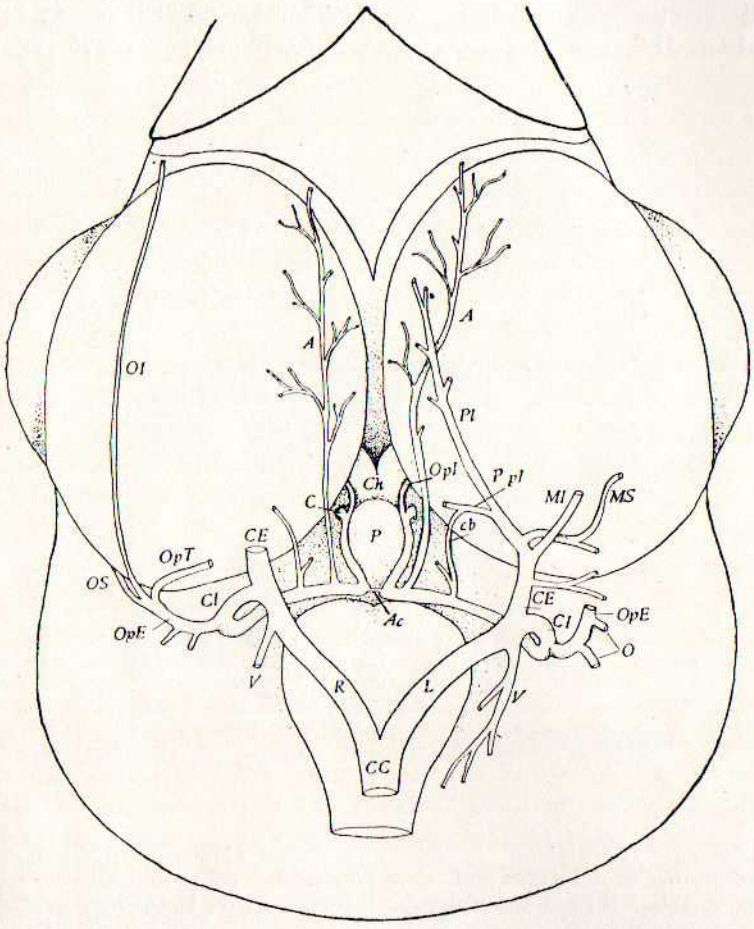
Der Truncus caroticus gibt zunächst einen meist schwachen Zweig ab, die Arteria oesophagea ascendens, welcher die Trachea, den Ösophagus und die Haut des Halses versorgt und die Trachea aufwärts begleitet. Er entspricht der kranialen Fortsetzung des Truncus arteriosus, also der ventralen Carotis (Figur 222, *oes. i*).

Dorsalwärts von der Thyreoidea zweigt sich vom Carotidenstamm die Arteria vertebralis ab, die einzige unter den Segmentalarterien der Halsregion, welche vollständig erhalten bleibt (Figur 115 auf Seite 106). Sie tritt in die Foramina transversaria der kaudalen Halswirbel ein und gabelt sich hier sogleich in einen absteigenden und einen aufsteigenden Ast, welche die Foramina transversaria durchziehen. Der absteigende Ast erschöpft sich in Höhe des 5. oder 6. Thorakalwirbels, der aufsteigende versorgt mit seinen Spinalarterien die Medulla und tritt, nachdem er am Hinterhaupt eine Kommunikation mit der Arteria occipitalis (einem Zweig der Carotis facialis) hergestellt hat, als schwaches Gefäß durch das Foramen magnum in die Schädelhöhle.

Nach Abgang der Arteria vertebralis zieht das Hauptgefäß des Carotidenstammes, die Carotis dorsalis, bei der *Mehrzahl aller Vogelgruppen* nahe der Mittellinie auf der ventralen Seite der Halswirbel kopfwärts, oft (so bei *Picus*) in einen von den Hypapophysen umschlossenen Kanal versenkt. In der Regel sind rechte und linke dorsale Carotis symmetrisch ausgebildet und verlaufen dann dicht nebeneinander. Wenn sie sich eine Strecke weit in der Medianlinie berühren, so kann es zur Resorption der Scheidewände und zur Bildung einer »Carotis conjuncta« kommen (*einige Psittaci* und *Ardeae*; *Phoenicopterus*). Zuweilen führt die Weiterentwickelung dieses Zustandes zum Schwund der Wurzeln einer der beiden dorsalen Carotiden bis hinab zum Abgang der Arteria vertebralis (der rechten bei *Rhea, Apteryx, Pelecanus, Bucerotidae, Pici, Passeres*; der linken bei *Eupodotis*). Endlich ist in einigen Fällen ein kollateraler Kreislauf zur Ausbildung gelangt, wobei die beiderseits dicht unter der Haut verlaufende Arteria oesophagea — aus der embryonalen Carotis ventralis hervorgegangen — benutzt wird. Geschieht dies beiderseits, so verkümmern die tiefen — also die dorsalen — Carotiden bis zu unperforierten Strängen zugunsten der oberflächlichen — ventralen — Carotiden (*individuell bei Bucorvus*); häufiger bleibt die rechte tiefe Carotis erhalten, und nur linksseitig wird die kollaterale Bahn gewählt (*viele Psittaci*). *Orthonyx spinicauda*, eine seltsame Ausnahme unter den *Passeres*, besitzt als alleinige größere

Halsarterie eine linke kollaterale (ventrale) Carotis. Die Lage des Kropfes, der in vielen Gruppen auf die eine Seite des Halses (meist die rechte) verschoben wird, mag die vornehmste Ursache für diese Störungen der Symmetrie gebildet haben.

In Höhe des ersten Halswirbels gabelt sich die dorsale Carotis in eine Carotis facialis (= »externa«) und eine Carotis cerebralis (= »interna«). Die Carotis facialis versorgt in erster Linie die Zunge, den Gaumen, Unterkiefer, die äußere Ohrgegend und den Larynx, die Carotis cerebralis die übrigen Gebiete des Kopfes (siehe Figur 230).

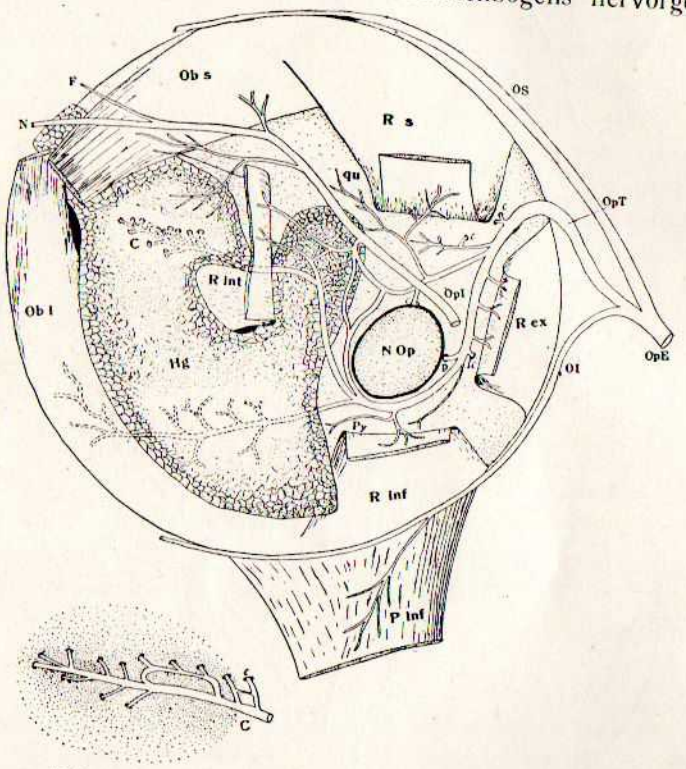


Figur 230. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Verästelung der vereinigten rechten und linken dorsalen Carotis* (*CC*), in Ventralansicht. (*A*) an der ventralen Seite der Orbita verlaufende Arterie; (*Ac*) Kommunikation zwischen rechter und linker Carotis cerebralis; (*C*) Eintritt der A. cerebralis in die Hirnbasis; (*cb*) Verbindungsast; (*Ch*) Chiasma der Sehnerven; (*CE*) Carotis facialis; (*CI*) Carotis cerebralis; (*L*) linke Carotis dorsalis; (*MI*) zum Unterkiefer ziehende Arterie; (*MS*) zum Oberkiefer ziehende Arterie; (*O*) Ramus occipitalis der Arteria stapedia; (*OI*, *OS*) infra- und supraorbitaler Ast der A. ophthalmica externa (*OpE*), in welche die A. stapedia sich fortsetzt; (*OpI*) A. ophthalmica interna; (*OpT*) Ramus temporalis; (*P*) Hypophyse; (*PI*) Gaumenast der Carotis facialis; (*R*) rechte Carotis dorsalis; (*V*) Arteria occipitalis. (Nach Slonaker, 1918)

Die Carotis facialis entläßt bei der Mehrzahl der Vögel zunächst hinter dem Musculus depressor mandibulae die Arteria occipitalis, welche sich zur Muskulatur des Hinterhauptes begibt und mit ihrem Ramus vertebralis den

Anschluß an die Arteria vertebralis herstellt. Medialwärts gibt sie einen Stamm ab, der sich gabelt in die kaudalwärts ziehende Arteria oesophagea descendens (die ihre Fortsetzung in der Arteria oesophagea ascendens findet) und die Arteria submentalis (zur Zungenmuskulatur und zum medialen Unterkieferbereich). Im weiteren Verlauf versorgt die Carotis facialis mit ihren Verzweigungen die Gegend des Unterkiefers, des Oberkiefers und Gaumens und die Schläfengegend.

Die Carotis cerebralis tritt in einen knöchern begrenzten Kanal ein, der, dicht an der Wandung des Cavum tympani gelegen, diese Höhle in dorsal konvexem Bogen umzieht. Im Inneren des Kanals zweigt sich von ihr die wichtige Arteria stapedia, aus einem Ast des 2. Aortenbogens hervorgegangen, ab,

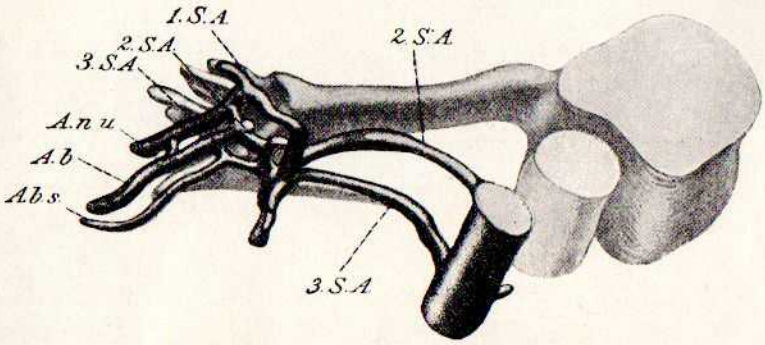


Figur 231. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *rechtes Auge von hinten gesehen, mit den Arterien des Auges und seiner Hilfsorgane.* (*C, c*) Ziliararterien, links unten in stärkerer Vergrößerung; (*F*) Stirnzweig der A. ethmoidalis; (*Hg*) Hardersche Drüse; (*N*) Nasenzweig der A. ethmoidalis; (*NOp*) Nervus opticus im Querschnitt; (*Obi*) Musculus obliquus inferior; (*Ob s*) Musculus obliquus superior; (*OI, OS*) infra- und supraorbitaler Ast der A. ophthalmica externa (*OpE*); (*Op I*) A. ophthalmica interna; (*OpT*) Ramus temporalis; (*P inf*) Senkmuskel des unteren Augenlides; (*qu*) Musculus quadratus; (*Py*) Musculus pyramidalis; (*R ex, inf, int, s*) Musculus rectus externus, inferior, internus, superior. (Nach Slonaker, 1918)

um zunächst in die Paukenhöhle einzutreten. Nur bei wenigen Arten tritt sie dabei durch ein Loch des Stapes (siehe Seite 130); vielmehr zieht sie gewöhnlich in einem dorsal und kranial gekrümmten Bogen über die Columella hinweg nach vorn und verläßt die Paukenhöhle an deren vorderer Umwandung, unterhalb der Artikulation des Quadratum mit dem Schädel. Nach Abgabe zweier kleinerer Arterien, die den II. und III. Ast des Nervus trigeminus begleiten, setzt sich die Arteria stapadia in ein tripolares Wundernetz fort, aus dem Gefäße für den Bulbus und seine Muskulatur (Arteria ophthalmica externa) hervorgehen (Figur 231).

Nach Abgang der Arteria stapedia wendet sich die Carotis cerebralis in scharfem Bogen nach vorn und medial in die Tiefe des Cavum tympani und tritt, begleitet von der Vena carotis, in den Canalis caroticus ein. Dieser Kanal durchbohrt das Parasphenoidale, zieht dorsal von der Tuba Eustachii nach vorn und öffnet sich an der Dorsalfläche der Sella turcica. Hier kommt die Carotis cerebralis in nachbarliche Beziehung zum Nervus opticus, lateral von welchem sie einen Ast entsendet, die Arteria ophthalmica interna, der neben dem Foramen opticum in die Orbita austritt und an der Lateralfläche des Septum interorbitale nach vorn zieht. Er vereinigt sich dabei mit einem Ramus ethmoidalis der Arteria ophthalmica externa zur Arteria ethmoidalis, welche die Hardersche Drüse, die Stirnhaut, etwa vorhandene schwellbare Hautlappen der Stirn und die Nasenhöhle versorgt. Zuvor hat die Arteria ophthalmica interna einen Zweig abgegeben, der sich mit der Arteria ophthalmica externa in Verbindung setzt (Figuren 230, 231).

Das Hauptgefäß der Carotis cerebralis teilt sich bald nach der Abzweigung der Arteria ophthalmica interna an der Hirnbasis in 3 Äste auf.



Figur 232. Sphenisci. — *Pygoscelis papua* Forster, *Embryo von 10 mm Länge:* Grau: Medulla spinalis mit einem an der Bildung des Plexus brachialis nervosus sich beteiligenden Spinalnerven, darunter die Chorda dorsalis; schwarz: Aorta mit 2 von ihr abgehenden Segmentalarterien, die als primäre Subclavien an der Bildung des Plexus axillaris arteriosus teilnehmen. (*1., 2., 3. S.A.*) *1., 2., 3.* Segmentalarterie; (*A.b.*) Arteria brachialis; (*A.b.s.*) Arteria brachialis superficialis; (*A.nu*) Arteria nervi ulnaris. (Nach Erik Müller, 1908)

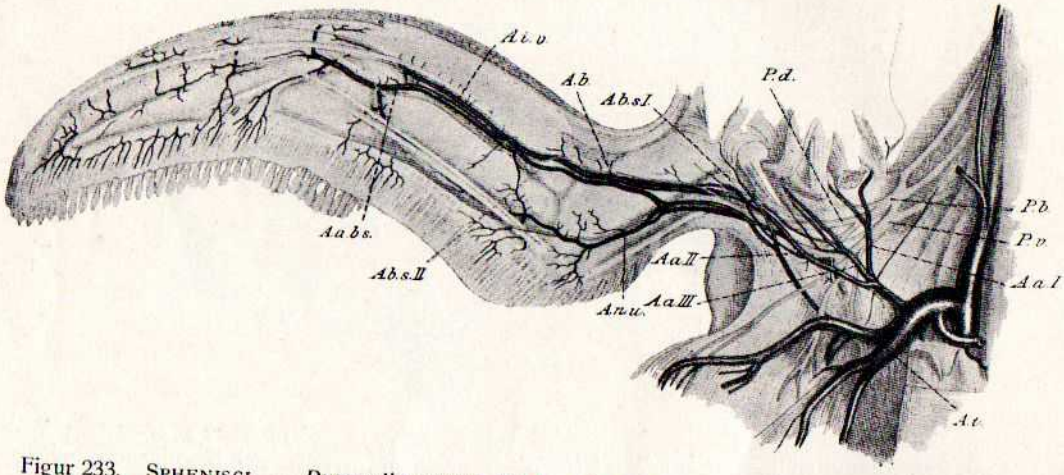
Arterien der vorderen Extremität

Der Extremitätenanlage streben beim Embryo zunächst (bei *Anas* etwa in der 3. Stunde des 4. Tages) mehrere segmentale Subclavien zu, welche aus dem ventrolateralen Umfange der Aorta descendens entspringen und sich in je eine Arteria brachialis fortsetzen (Figur 232). Diese ersten Brachialis-Anlagen sind Teile eines arteriellen Netzes, das zunächst das lockere Gewebe der Extremitätenanlage durchzieht und dessen Maschen sich mit dem Wachstum der Extremitätenknospe verlängern, bis es schließlich zur Auslese bestimmter Gefäße kommt, die gewöhnlich in der Erhaltung eines einzigen Axillaris- und Brachialis-Stammes gipfelt. Später wächst vom ventralen Anfang des 3. Aortenbogens ein starkes Gefäß gegen die Arteria axillaris vor: die sekundäre (definitive) Subclavia. Diese gewinnt den Anschluß an die Arteria axillaris und übernimmt das Verteilungsgebiet der primären Subclavien, welche völlig zurückgebildet werden (Figur 228).

Bei den Pinguinen liegen besondere Verhältnisse vor, welche Erik Müller (1908) für primitiv hält. Die Arteria axillaris, bei einigen Arten auch ihre distale Verlängerung, die Arteria brachialis, bleibt nämlich auch nach Abschluß der Entwickelung in mehrere Stämme geteilt, welche miteinander reichlich anastomo-

sieren. Erik Müller konnte zeigen, daß bei den *Embryonen der Sphenisci* 2 bis 3 Segmentalarterien (primäre Subclavien) an der Extremitätenwurzel einen wahren »Plexus axillaris arteriosus« bilden, durchaus entsprechend dem Nervenplexus, und daß die 3 Arteriae axillares, welche von ihm aus in die freie Extremität ziehen, nicht wieder zurückgebildet werden. Die Arteria axillaris II begleitet bei *Pygoscelis papua* als Arteria brachialis den Nervus medianus, die Arteria axillaris III als Arteria nervi ulnaris den Nervus ulnaris distalwärts. Die primären Subclavien schwinden nach Auftreten der sekundären Subclavia *bei den Pinguinen* ebenso wie *bei den übrigen Vögeln* (Figuren 232, 233).

Am Vorderarm verlaufen zwei Arterienstämme: als Fortsetzung der Arteria brachialis die Arteria interossea, als zweites Hauptgefäß die Arteria ulnaris superficialis, deren Ursprung von der axialen Arterie je nach den Ordnungen variiert.



Figur 233. Sphenisci. — *Pygoscelis papua* Forster: *Rechter Arm mit den Arterien in Ventralansicht.* (*A.a.I, II, III*) die 3 Arteriae axillares; (*A.a.b.s.*) Arteria antebrachii superficialis; (*A.b.*) Arteria brachialis; (*A.b.s.I, II*) die beiden Arteriae brachiales superficiales; (*A.i.v.*) Arteria interossea volaris; (*A.n.u.*) Arteria nervi ulnaris; (*A.t.*) Arteria thoracica; (*P.b.*) Plexus brachialis nervosus; (*P.d., P.v.*) dessen Portio dorsalis und ventralis. (Nach Erik Müller, 1908).

Von der sekundären Subclavia zweigen sich, bevor sie die Arteria axillaris erreicht, ab: die Arteria sterno-clavicularis und die Arteria mammaria interna, zur Versorgung eines großen Teils des Brust-Schultergürtels. Nach Abgang der Arteria axillaris setzt sich die Subclavia in die für die Brustmuskeln bestimmte, meist sehr ansehnliche Arteria thoracica fort, die sich sogleich mehrfach gabelt (Figuren 222 und 229, 5, 6).

Arterien der hinteren Extremität

Wie in die vordere Extremität, so scheinen auch in die hintere zunächst mehrere Segmentalarterien von der Aorta aus einzuwachsen (Gräfe, 1905), doch sind die Verhältnisse noch nicht näher untersucht worden. Nach Abschluß der Entwickelung teilen sich 2 aus der Aorta abzweigende Gefäße in die Versorgung der hinteren Gliedmaßen: die Arteria femoralis (= cruralis, Gadow) und die Arteria ischiadica.

Die Arteria femoralis versorgt mit ihren Verzweigungen, nachdem sie durch den kranialen Nierenlappen hindurchgetreten ist und das Becken kranial vom Processus pectinealis durch die Apertura cruralis (Figur 80, 2, a c) ver-

lassen hat, die Muskulatur des Bauches und Beckens sowie die des Oberschenkels mit Ausnahme der Adduktoren; in ihrem distalen Verteilungsgebiet geht sie vielfach Anastomosen mit der Arteria ischiadica ein (Figur 238, *u*). Bei den *Musophagidae*, *Pipridae* und *Cotingidae* (außer *Rupicola*) hat die Arteria femoralis größtenteils, bei den *Sphenisci* sogar völlig das Versorgungsgebiet der Arteria ischiadica an sich gerissen; bei *den Sphenisci* hat letztere daher ihre Wurzel verloren und erscheint nun wie eine Art der Arteria femoralis (Figur 229, *25*).

Von diesen Ausnahmen abgesehen, ist die Arteria ischiadica bei den Vögeln von größerem Kaliber als die Arteria femoralis. Sie quert die Ventralfläche der Niere, dabei zwischen Vorder- und Mittellappen oder Mittel- und Hinterlappen verlaufend, tritt zusammen mit dem Nervus ischiadicus durch das Foramen ischiadicum (Figur 80, 2, *fi*) aus dem Becken und verteilt sich hauptsächlich in den Adduktoren des Ober- und Unterschenkels sowie in der Muskulatur des Unterschenkels und Fußes (Figur 238, *v*, *w*).

Intersegmentale Arterien

Vor der Abzweigung der Arteria femoralis gibt die Aorta descendens aus ihrem dorsalen Umfange eine größere Anzahl paariger intersegmentaler Arterien von geringer Stärke ab, die sich zur thorako-abdominalen Muskulatur begeben (Arteriae intercostales inferiores, Arteriae lumbales). Nach Abgang der Arteria ischiadica folgt ein weiteres, ziemlich ansehnliches Paar hierhergehöriger Gefäße, die Arteria pudenda communis, die ihre Zweige sendet zum Musculus depressor coccygis, ischio-coccygeus, pubi-coccygeus, der Muskulatur des Anus, dem kaudalen Teil der Niere, dem Ausgang der Kloake, der Bursa Fabricii, dem unteren Teil des Eileiters beziehungsweise dem Vas deferens. Nach Abgabe dieses letzten stärkeren Astes endet die Aorta als schwache Arteria coccygea media, welche sich in paarigen Seitenzweigen zur Versorgung der Schwanzregion (Bürzeldrüse, Musculus levator coccygis und depressor coccygis, Haut) erschöpft (Figur 229, *14*, *23*, *27*, *28*).

Arterien des Darmkanales

Aus dem ventralen Umfange der Aorta descendens entspringen drei, zwar wie die vorigen paarig angelegte, aber frühzeitig, gleich der primitiven Aorta, durch Verschmelzung unpaarig werdende Hauptgefäße, die an den Darmkanal und seine Anhangsdrüsen treten:

(1) Die Arteria coeliaca, welche im unteren Thorakalabschnitt der Wirbelsäule rechts neben dem Ösophagus austritt und mit ihren Zweigen Magen, Milz, Duodenalschlinge, Leber, Pankreas, die Blinddärme und das Rectum versorgt.

(2) Die Arteria mesenterica superior (= anterior). Sie geht ontogenetisch aus einem Seitenzweig der Arteria omphalo-mesenterica hervor. Nachdem sie die Aorta ungefähr in Höhe der Keimdrüsen verlassen hat, verläuft sie im Mesenterium und begibt sich vornehmlich zum Dünndarm und den Blinddärmen. (Bei *Buceros* und *Phalacrocorax* entspringen diese und die vorige Arterie aus einem gemeinschaftlichen kurzen Stamm.)

(3) Die Arteria mesenterica inferior (= posterior), welche im Mesorectum verläuft und an das Rectum und das Coprodaeum tritt. In der Regel entspringt sie aus der Aorta dicht kranial, *bei Gallus* und *Spheniscus* jedoch kaudal vom Ursprung der paarigen Arteria femoralis. Bei *Anas* bildet sie einen Zweig der rechten oder linken Arteria pudenda communis (Figur 229, *15*, *21*, *26*).

Arterien der Nieren und Keimdrüsen

Arterien der Nieren und Keimdrüsen. Diese Arterien gehen aus segmental angeordneten Gefäßen hervor, welche sich beim Embryo von der Aorta

abzweigen und zu den Urnierenglomeruli ziehen. Nach Rückbildung der Urniere bleiben hiervon nur 2 Paar erhalten: (1) Die Arteria renalis des kranialen Nierenlappens. Zum mittleren und kaudalen Lappen der bleibenden Niere begibt sich je eine Arteria renalis als Zweig der Arteria ischiadica (Figur 237). (2) Die Arteria spermatica, welche die Keimdrüsen und ihre Ausführungsgänge sowie die Nebenniere versorgt und beim Weibchen nur linksseitig gut entwickelt ist. Nach der Fortpflanzungszeit werden diese Gefäße stark rückgebildet.

Venen Embryonale Entwickelung

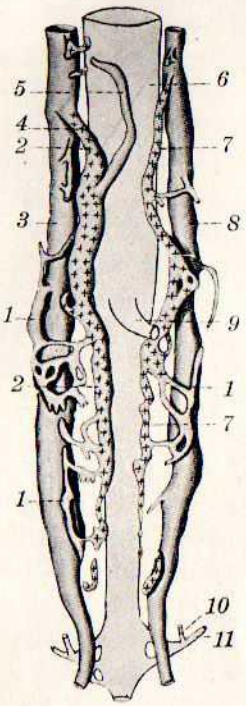
Als erste Venenstämme treten beim Embryo die beiden vom Dottersack herkommenden Venae omphalo-mesentericae auf, welche in den kaudalen Abschnitt des Herzens, den Sinus venosus, einmünden. Diese paarigen Anlagen verschmelzen bald vom Sinus venosus an kaudal bis zur Gegend der Einmündung des kranialen Leberganges zum unpaarigen »Ductus venosus«. Kaudal von der dorsalen Pankreasanlage bleiben die Dotterdarmvenen zunächst noch paarig, aber als Folge der Bildung zweier den Darm umgreifender Queranastomosen, welche rechtes und linkes Gefäß verbinden, und daran sich anschließender Reduktionsvorgänge an Verbindungsstücken entsteht schließlich hier ein unpaariger, den Darm spiralig umziehender Venenstamm, der sich kranial in den Ductus venosus fortsetzt und an der rechten Seite des Darmes als Vena portae durch die Leber hindurchtritt. Hier zerfällt das Gefäß im weiteren Verlauf der Embryonalentwickelung in das Venennetz des Pfortadersystems.

Der paarige Ductus Cuvieri, der beim Embryo aus dem Zusammenfluß der vorderen Kardinalvene (Vena cardinalis anterior) und der hinteren Kardinalvene (Vena cardinalis posterior) hervorgeht und bei ihm anfänglich alles venöse Blut — mit Ausnahme des vom Darm abfließenden — zum Herzen leitet (Figur 223), bleibt zeitlebens als rechte und linke obere Hohlvene (Vena cava superior) bestehen. An den paarigen Kardinalvenen aber gehen wichtige Veränderungen vor sich.

Gebiet der Vena cardinalis posterior

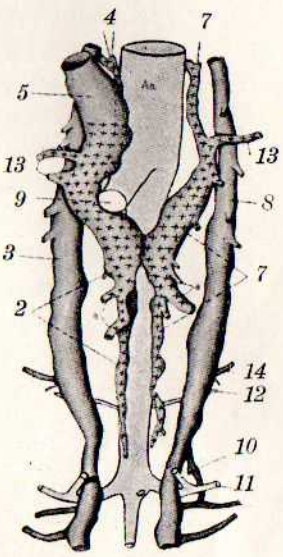
Die hinteren Kardinalvenen (Vena cardinalis posterior) wurzeln beim Embryo im Schwanz und ziehen an der Dorsalseite der Urniere kranialwärts, um das Blut aus der hinteren Extremität (durch Vermittelung einer vergänglichen Vena ischiadica), der Urniere und der Rumpfwand dem Herzen zuzuführen. In der Gegend der Urniere bildet sich bald nach dem Auftreten der Vena cardinalis posterior an der der Aorta zugekehrten Seite ein zweites großes Gefäß aus, die Vena subcardinalis, welches durch das Parenchym der Urniere hindurch mit der hinteren Kardinalvene zahlreiche Verbindungen aufnimmt. Solange dieser Zustand anhält, besteht ein primärer Pfortaderkreislauf der Urniere, wobei die Vena subcardinalis als zuführendes, die Vena cardinalis posterior als abführendes Gefäß fungiert. Sehr bald darauf aber tritt als kaudalwärts auswachsender Sproß des Ductus venosus die unpaarige hintere Hohlvene (Vena cava posterior) auf; diese anastomosiert, sobald sie die rechte Vena subcardinalis erreicht hat, mit dieser und führt kurz danach auch das Blut aus der linken Vena subcardinalis ab, da diese sich dicht kaudal von der Mündung der Arteria omphalo-mesenterica in die Aorta mit ihrem Partner anastomotisch verbindet. Die Folge dieses neuen Zustandes muß sich darin äußern, daß der Nierenpfortaderkreislauf zum Stillstand gelangt, da sowohl das zuführende wie das abführende Gefäß einen bequemeren Weg zum Herzen gefunden haben. Doch ist dieses Stadium nur von ganz kurzer Dauer: denn nunmehr gehen die hinteren Kardinalvenen in ihrem

ganzen kranialen Abschnitt, bis dicht an die Einmündungsstelle der Schenkelarterie, zugrunde. Um einen Abfluß zu finden, ist der Blutstrom, der bisher diese Bahn benutzte, genötigt, den Weg durch die Urniere zu nehmen, und zwar in umgekehrter Richtung als zuvor: der Rest der Vena cardinalis posterior stellt nunmehr das zuführende, die Vena subcardinalis das abführende Gefäß des Urnierenpfortaderkreislaufes dar (Figuren 234, 235).



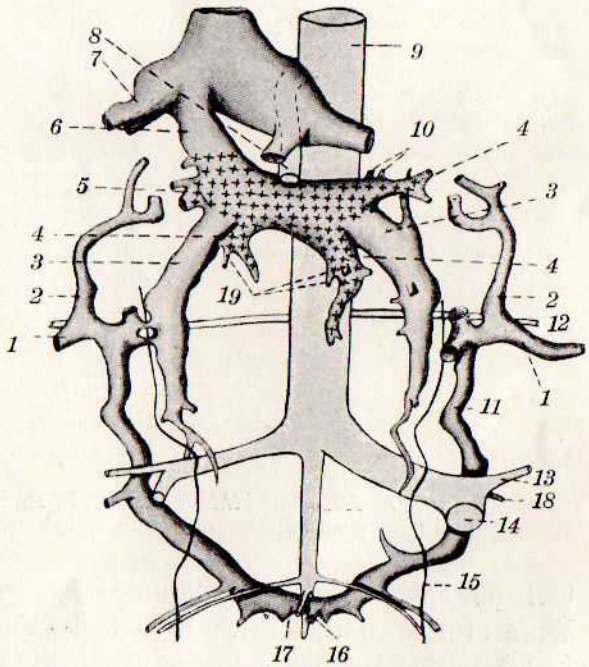
Figur 234.

Figur 234. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo von 90 Stunden: Rekonstruktion der hinteren Kardinalvenen und der Subkardinalvenen*, letztere in ganzer Ausdehnung durch die Signatur + gekennzeichnet. Ventralansicht. (*1*) Gefäße, eingebettet in die ventrale Portion der Urniere; (*2*) Vena subcardinalis dextra; (*3*) Vena cardinalis posterior dextra; (*4*) kraniales Ende der rechten Vena subcardinalis; (*5*) Vena cava posterior; (*6*) Aorta; (*7*) Vena subcardinalis sinistra; (*8*) Vena cardinalis posterior sinistra; (*9*) Arteria omphalo-mesenterica; (*10*) Arteria umbilicalis; (*11*) Arteria ischiadica. (Nach A. M. Miller, 1903)



Figur 235.

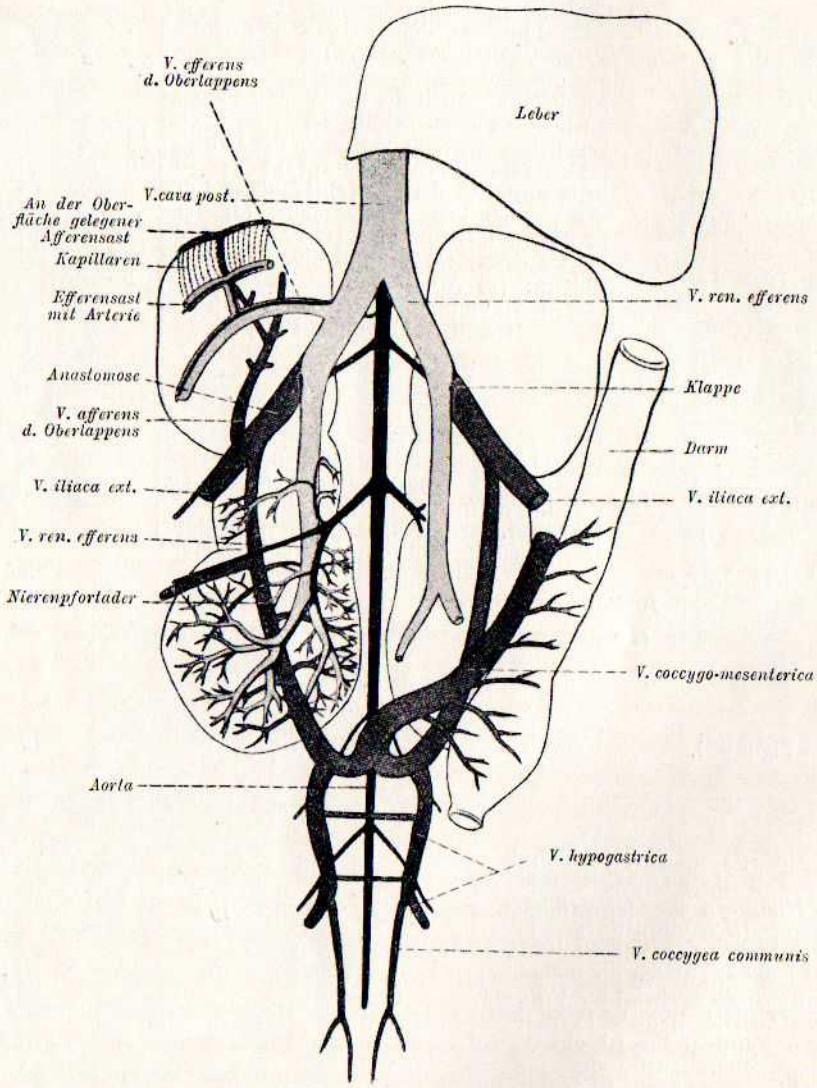
Figur 235. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo von 5 Tagen: Rekonstruktion der hinteren Kardinalvenen und der Subkardinalvenen.* Bezeichnung wie in Figur 234, dazu noch: (*12*) Arteria femoralis; (*13*) Venen der Urniere; (*14*) Vena femoralis. (Nach A. M. Miller, 1903)



Figur 236.

Figur 236. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus, *Embryo, einem Hühnchen am 14. Bebrütungstag entsprechend: Rekonstruktion des Systems der Vena hypogastrica und der Vena cava posterior mit den* (durch die Signatur + gekennzeichneten) *Resten der Vena subcardinalis.* Die kraniale Portion der hinteren Kardinalvene ist auf diesem Stadium geschwunden, der primäre Nierenpfortaderkreislauf ist dem sekundären (mit umgekehrter Stromrichtung) gewichen. (*1*) Vena femoralis; (*2*) Vena intervertebralis-lumbalis; (*3*) Vena renalis revehens; (*4*) Vena subcardinalis; (*5*) Subkardinale Portion der Vena cava posterior; (*6*) Pars hepatica dieser Vene; (*7*) Vena hepatica; (*8*) Arteria omphalomesenterica; (*9*) Aorta; (*10*) Venae suprarenales; (*11*) Vena hypogastrica; (*12*) Arteria femoralis; (*13*) Arteria ischiadica; (*14*) Arteria umbilicalis; (*15*) Harnleiter; (*16*) Vena coccygo-mesenterica; (*17*) Arcus hypogastricus; (*18*) Vena ischiadica; (*19*) Venae genitales. (Nach A. M. Miller, 1903)

Mit dem Schwund der Urniere und ihrem funktionellen Ersatz durch die bleibende Niere bilden sich die beiden Venae subcardinales rasch zurück; erhalten bleibt von ihnen für die Dauer nur ein kleiner Bezirk, der die Bifurkationsstelle der Vena cava posterior (das ist: die Anastomose zwischen rechter und linker Vena subcardinalis) einschließt. In diesen subcavalen Anteil der Vena cava posterior münden ein als echte Derivate der Vena subcardinalis die paarige Vena genitalis (die spätere Vena testiculorum beziehungsweise Vena ovarii) und die paarige Vena suprarenalis, welch letztere das Blut aus den Nebennieren abführt. Ferner wächst von hier kaudalwärts aus die paarige Vena renalis revehens, die abführende Vene des Pfortaderkreislaufes der Nebenniere, strenger genommen ihrer beiden kaudalen Lappen. Mit dem Wachstum dieser beiden Lappen nimmt



Figur 237. Aves. — *Schema des Gefäßsystemes der Niere.* Arterien schwarz, zuführende Venen dunkelgrau, abführende Venen hellgrau. (Nach Spanner, 1925)

sie sehr rasch an Kaliber zu, schließlich legt sich ihre Wand an diejenige der Vena cardinalis posterior (der zuführenden Nierenvene) und es kommt zum Durchbruch mit breiter Kommunikation des Systems der Vena cardinalis posterior mit dem der Vena cava posterior (Figur 236). Das würde die Ausschaltung des Nierenpfortaderkreislaufes zur Folge haben, wenn nicht eine (von Spanner, 1925, entdeckte) Klappenvorrichtung es ermöglichte, den in der Vena cardinalis posterior angestauten Blutstrom an der Benutzung dieses neuen Kurzschlußweges zu hindern.

Noch bevor der zuletzt geschilderte Zustand eingetreten ist, setzen sich rechte und linke Vena cardinalis posterior (nunmehr als Vena hypogastrica bezeichnet) kaudal von der Einmündung der Vena ischiadica — der Vorläuferin der Vena femoralis, welch letztere zur definitiven Bahn der hinteren Extremität wird — durch eine kurze Anastomose, den Arcus hypogastricus, in Verbindung. In diese Anastomose mündet ein in der Wandung des Enddarmes wurzelndes Gefäß, die Vena coccygo-mesenterica, ein, das sein Blut also kaudalwärts abführt; später pflegt es (ohne die Stromrichtung zu ändern) mit dem System der Vena portae breit zu kommunizieren (Figur 184, *1*, *p.m.v.*), mitunter jedoch wird die Verbindung mit der Vena mesenterica nur durch wenige feine Darmanastomosen hergestellt (*Hirundo*).

Betrachten wir nun kurz den endgültigen Zustand im Zusammenhang (Figur 237).

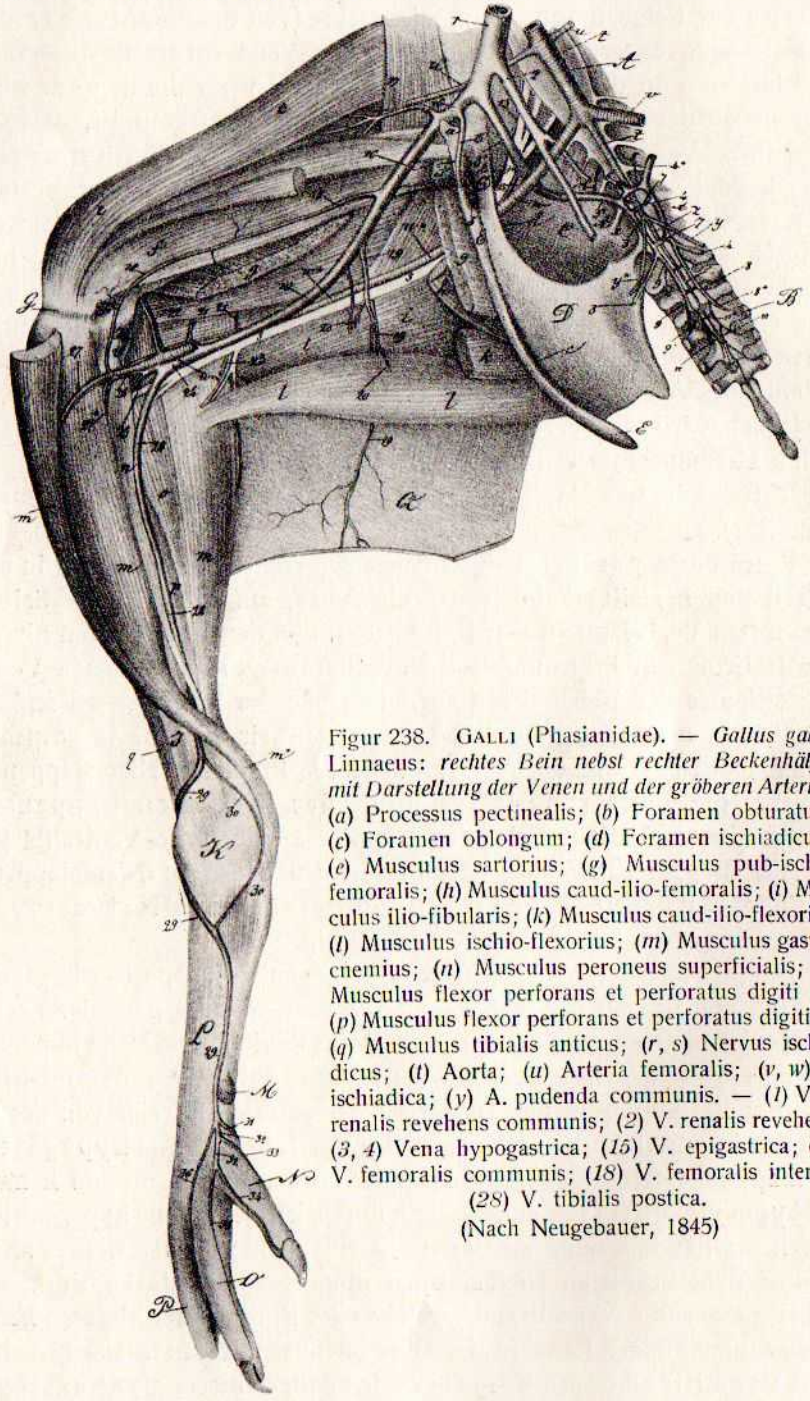
Gebiet der Vena cava posterior

Die Vena cava posterior durchbohrt den rechten Leberlappen in seinem dorsalen Teil und begleitet kaudalwärts die Aorta, auf deren rechte Seite verlagert. Bei ihrem Vorbeizug an den Keimdrüsen und den Nebennieren nimmt sie die Venae testiculorum beziehungsweise ovarii sowie die abführende Vene des Pfortaderkreislaufes der Nebennieren auf. In Höhe des kranialen Nierenlappens gabelt sie sich in die rechte und linke Vena renalis revehens communis, deren Stamm bald eine aus der Ventralfläche des kranialen Nierenlappens austretende Vene, die Vena renalis revehens des kranialen Lappens, aufnimmt. Im weiteren Verlauf zieht das Hauptgefäß über die Ventralfläche des mittleren Nierenlappens schwanzwärts, um in den kaudalen Nierenlappen einzudringen; hierbei münden die abführenden Gefäße des Pfortadersystems der beiden hinteren Nierenlappen in sie ein.

Gebiet der Vena hypogastrica

Das Stromgebiet der Vena hypogastrica entspricht, wie wir sahen, im großen ganzen demjenigen der embryonalen Vena cardinalis posterior nach dem Schwund ihrer kranialen Fortsetzung in den Ductus Cuvieri. Die Vena hypogastrica wurzelt mit einem paarigen Gefäß, der Vena coccygea communis, im Schwanze. Kranial vom Abgang der Arteria mesenterica inferior von der Aorta setzen sich rechte und linke Vena hypogastrica durch den Arcus hypogastricus in Verbindung; in diesen Bogen mündet die von der Enddarmwand kommende Vena coccygo-mesenterica ein. Sodann durchzieht jede Vena hypogastrica den dorsalen Teil des kaudalen und mittleren Nierenlappens; an der Grenze zwischen letzterem und dem kranialen Nierenlappen nimmt sie die starke Vena femoralis (= iliaca externa = cruralis) auf, welche alles Blut aus der hinteren Extremität (mit Ausnahme einiger Muskeln des Oberschenkels) abführt. Der gemeinsame Stamm, als Vena iliaca communis oder mit Spanner besser als »Anastomose« bezeichnet, wendet sich nach kranial und medial, um mit der Vena renalis revehens zu anastomosieren. Zuvor zweigt sich aus dem vereinigten Stamm die kranial

ziehende Vena advehens des kranialen Nierenlappens ab; diese geht ontogenetisch aus einer Vena intervertebralis-lumbalis hervor, die beim Embryo nach dem Schwund des Kopfes der Vena cardinalis posterior dessen Stromgebiet (segmentale Vertebralvenen) teilweise übernahm.



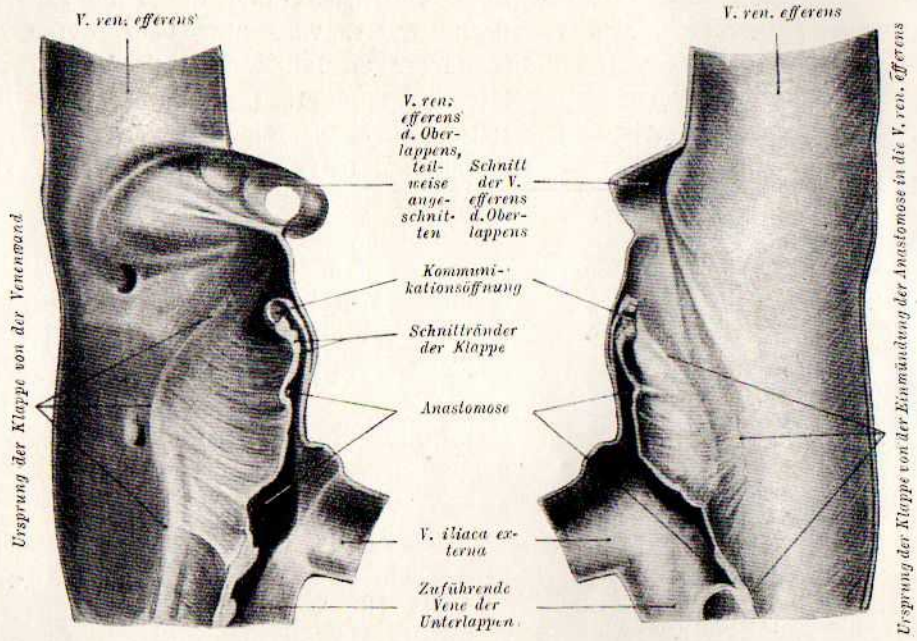
Figur 238. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *rechtes Bein nebst rechter Beckenhälfte, mit Darstellung der Venen und der gröberen Arterien.* (*a*) Processus pectinealis; (*b*) Foramen obturatum; (*c*) Foramen oblongum; (*d*) Foramen ischiadicum; (*e*) Musculus sartorius; (*g*) Musculus pub-ischio-femoralis; (*h*) Musculus caud-ilio-femoralis; (*i*) Musculus ilio-fibularis; (*k*) Musculus caud-ilio-flexorius; (*l*) Musculus ischio-flexorius; (*m*) Musculus gastrocnemius; (*n*) Musculus peroneus superficialis; (*o*) Musculus flexor perforans et perforatus digiti III; (*p*) Musculus flexor perforans et perforatus digiti II; (*q*) Musculus tibialis anticus; (*r*, *s*) Nervus ischiadicus; (*t*) Aorta; (*u*) Arteria femoralis; (*v*, *w*) A. ischiadica; (*y*) A. pudenda communis. — (*1*) Vena renalis revehens communis; (*2*) V. renalis revehens; (*3*, *4*) Vena hypogastrica; (*15*) V. epigastrica; (*16*) V. femoralis communis; (*18*) V. femoralis interna; (*28*) V. tibialis postica.
(Nach Neugebauer, 1845)

Bei ihrem Vorbeizug an den Nieren sammelt die Vena hypogastrica, hier als Nierenpfortader bezeichnet, noch einige Venen, welche das Blut aus der

Becken- und einem Teil der Oberschenkelmuskulatur (Vena ischiadica, Vena obturatoria) abführen. Sie gibt hier ferner sehr zahlreiche Rami advehentes an den kaudalen und mittleren Nierenlappen ab.

Nieren-pfortader-kreislauf

Spanner (1925) hat die wichtige Entdeckung gemacht, daß an der Stelle, an welcher die »Anastomose« in die Vena renalis revehens einmündet, eine Klappe ausgebildet ist, die einem perforierten Trommelfell vergleichbar ist und als Stromsperre zwischen das laterale System der Nierenpfortader und das mediale System der abführenden Nierenvene eingeschaltet ist (Figur 239). Mit dieser Feststellung und dem weiteren, experimentell erbrachten Nachweis, daß das Blut in der Vena coccygo-mesenterica nicht pfortaderwärts, sondern kaudalwärts strömt, war der Beweis geliefert, daß die Vögel *gleich den Reptilien* einen Nierenpfortaderkreislauf besitzen, wobei die Vena hypogastrica als zuführendes Gefäß fungiert. Alles Blut



Figur 239. Anseres. — *Cygnus sp.: Frontalschnitt durch die Vena renalis revehens (= efferens) und die Anastomose nebst der Klappe.* (Nach Spanner, 1925)

aus den hinteren Extremitäten, aus dem Schwanz und den Beckenorganen sowie aus dem Enddarm muß die Nieren durchströmen, um einen Abfluß zu finden; die enge Kommunikationsöffnung in der Anastomosenklappe und die Verbindung mit der Vena mesenterica wird wohl nur benutzt, wenn ein Überdruck im Gebiet der Nierenpfortader auftritt.

Gebiet der Venae portae

Nach Abschluß der Entwickelung sammeln die beiden Venae portae alles vom Magen, Darm, der Milz, der Leber selbst und dem Pankreas abfließende Blut und lösen sich dann in das Pfortadersystem der Leber auf. Aus ihm strömt das Blut wieder zusammen in eine rechte und eine linke Lebervene, Vena hepatica magna (2 Seitenästen des embryonalen Ductus venosus), die sich nach kurzem Verlauf mit der Vena cava posterior zur Bildung der Vena cava inferior vereinen. Die linke Lebervene nimmt hierbei die von den abdominalen Luftsäcken und dem Peritoneum kommende Vena umbilicalis auf. Dieses im Embryonal-

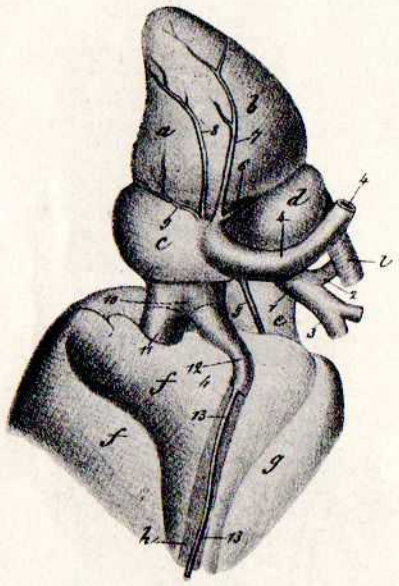
leben wichtige Gefäß wird paarig angelegt und ergießt sich ursprünglich jederseits in den Ductus Cuvieri. Später obliteriert die rechte dieser Venen völlig, und die linke verlegt ihre Mündung, nachdem sie sich mit einem Aste des Ductus venosus in Verbindung gesetzt hat (Figur 240).

Unter den beiden Venae portae ist die rechte die ansehnlichere, denn sie nimmt die Vena mesenterica und die Vena pancreatico-duodenalis auf, welche das Blut aus dem Dünndarm, dem Pankreas und den Blinddärmen sammeln (Figur 184 auf Seite 167). Mit der Vena mesenterica steht, wie bereits erwähnt wurde, die zum Arcus hypogastricus ziehende Enddarmvene, Vena coccygomesenterica, in der Regel in breiter Verbindung.

Gebiet der Vena cardinalis anterior

Das Wurzelgebiet der vorderen Kardinalvenen liegt ursprünglich an der Hirnbasis; die primäre Stammvene, welche anfänglich medial von der Ohrblase vorbeizieht und die Tuba Eustachii dorsal quert, wird aber bald durch eine sekundäre ersetzt, welche als Vena capitis lateralis secundaria (= Vena occipitalis lateralis, Neugebauer) lateral von der Gehörkapsel und unter der Eustachischen Tube verläuft. Nur die aboralste Strecke dieser Vene, die Vena cephalica posterior Neugebauers, ist als Rest der Wurzel der Vena cardinalis anterior anzusprechen, welch letztere auf späteren Stadien in ihrem Halsabschnitt als Vena jugularis bezeichnet wird.

Gebiet der Vena jugularis



Figur 240. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Herz nach oben umgeklappt, um die Vena umbilicalis in ihrer Endstrecke freizulegen.* (*a, b*) rechter und linker Ventrikel; (*c, d*) rechter und linker Vorhof; (*e*) Ösophagus; (*f, g*) ventrokraniale Fläche des rechten (*f*) und linken (*g*) Leberlappens; (*h*) Fossa longitudinalis hepatis; (*i*) Arteria pulmonalis sinistra. — (*1*) linke Vena pulmonalis mit ihren beiden Ästen (*2* und *3*); (*4*) Linke V. cava superior; (*5*) V. proventriculi anterior; (*6*) V. coronaria cordis magna; (*7, 8*) Vv. superiores cordis; (*9*) V. coronaria dextra; (*10*) V. cava inferior; (*11, 12*) rechte und linke V. hepatica magna; (*13*) Vena umbilicalis. (Nach Neugebauer, 1845)

Die Vena jugularis entsteht nach Abschluß der Entwickelung aus der Vereinigung der soeben erwähnten Vena cephalica posterior und der Vena cephalica anterior.

Zur Vena cephalica posterior fließen neben dem Condylus occipitalis zusammen:

(1) Die Vena capitis lateralis (secundaria), die das Blut aus den Sinus der Kleinhirnhemisphären, ferner mittels einer Vena auris (welche am hinteren Rande der Paukenhöhle durch einen Knochenkanal verläuft) aus dem Labyrinth und mittels einer Vena carotis (welche die Arteria carotis cerebralis durch die Knochenkanäle der Schädelbasis begleitet) aus der Hypophysengegend sammelt.

(2) Die Vena occipitalis (= Vena occipitalis interna, Gadow), die das Blut aus der Mehrzahl der Sinus der Dura mater abführt und durch das Foramen magnum den Schädel verläßt. Zu ihr kommt *bei den Galli* noch eine anastomotische Vena, die Vena emissaria occipitalis (van Gelderen, 1924) hinzu, die, um sich in die Vena cephalica posterior zu ergießen, durch eine eigene Öffnung seitlich vom Hinterhauptsloch austritt.

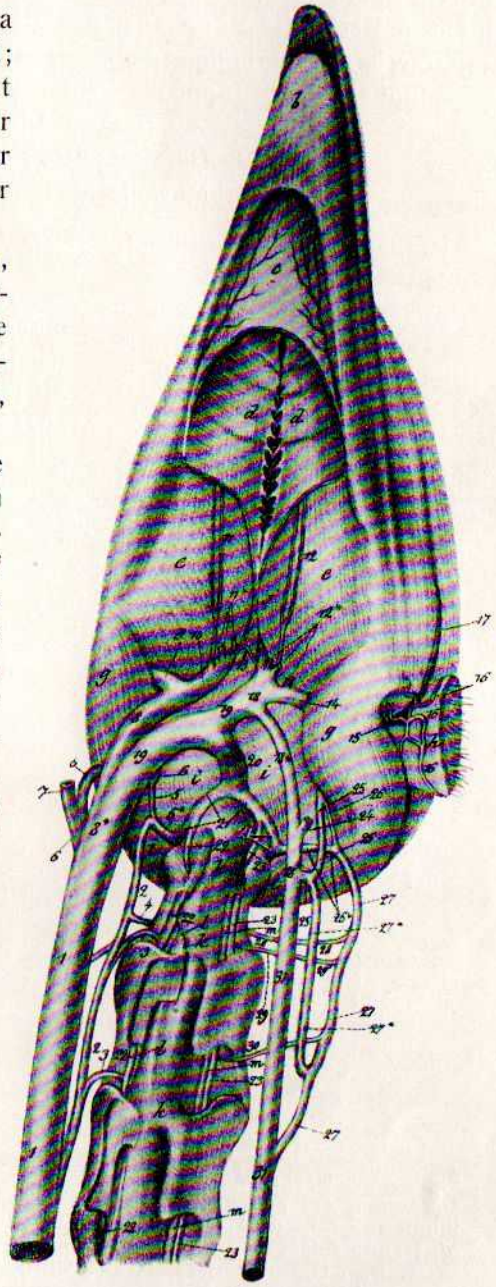
Die Vena cephalica anterior nimmt auf:

(1) Die Vena facialis interna, welche dorsal über das Pterygoid zieht und deren stärkste Wurzeläste die Vena maxillaris und die Vena ophthalmica sind. Beide vereinigen sich an der Ventralseite der hinteren Bulbuswand. Die Vena maxillaris kommt aus dem Oberschnabel; die Vena ophthalmica sammelt das Blut aus dem Auge und seiner Muskulatur sowie aus der Harderschen Drüse, der Nase und der Nasendrüse sowie aus der Stirnhaut.

(2) Die Vena facialis externa, deren Wurzelgebiet vornehmlich die oberflächlicheren Partien des Kopfes, so die Kaumuskulatur, die Augenlider, die Tränendrüse und die Haut der Schläfengegend, bilden.

Die aus diesen Seitenästen der Venae cephalica posterior und anterior gespeisten beiden Venae jugulares ziehen oberflächlich neben der Trachea herab, auf ihrer medialen Seite vom Nervus vagus begleitet; im kranialen Bereich des Halses tritt regelmäßig eine Anastomose zwischen ihnen auf, durch die ein Teil des Blutes der linken in die Vene der rechten Seite übergeleitet zu werden pflegt (Figuren 241, 242). Dies kann in extremen Fällen (bei den *Picidae*) zu nahezu völligem Schwund der linken Jugularvene führen.

Jede Jugularvene mündet in die obere Hohlvene ihrer Seite ein. Dieser Rest des embryonalen Ductus Cuvieri nimmt ferner auf die Vena vertebralis communis und die Vena subclavia (Figur 222).



Figur 241.

Figur 241. GALLI (Meleagridae). — *Meleagris gallopavo* Linnaeus: *Kopf und kranialer Teil der Halswirbelsäule in Ventralansicht mit den dort verlaufenden Venen.* (*a*, *b*) Ober- und Unterschnabel; (*c*, *d*) Boden und Dach der Mundhöhle; (*e*) Musculus pterygoideus; (*g*) Musculus depressor mandibulae; (*h*) linke äußere Ohröffnung; (*i*) Hinterhaupt; (*k*) kranialste Halswirbel; (*l*, *m*) Arteria vertebralis. — (*1*) rechte Vena jugularis; (*2*) V. occipitocollaris; (*5*) V. emissaria occipitalis; (*6*) V. cephalica posterior; (*7*) V. lingualis; (*8*) V. cephalica anterior; (*9*) V. facialis externa; (*10*) V. facialis interna; (*14*) V. facialis externa; (*15*) deren Ursprung aus (*16*) den Venae auriculares; (*17*) V. palpebralis superior; (*18*) V. cephalica anterior; (*19*) Anastomose zwischen rechter und linker V. cephalica anterior; (*21*) Annulus venosus occipitalis; (*22*, *23*) V. vertebralis anterior; (*24*) V. lingualis; (*25*) V. emissaria occipitalis; (*27*) V. occipitocollaris; (*31*) Linke V. jugularis.
(Nach Neugebauer, 1845)

Gebiet der Vena vertebralis communis und Vena subclavia

Die Vena vertebralis communis entsteht aus der Vereinigung von vorderer und hinterer Vertebralvene. Die erstere (Vena vertebralis anterior) sammelt das Blut aus dem Gehirn und zieht dann gemeinsam mit der Vertebralarterie durch die Foramina transversalia der Halswirbelsäule. Die Vena vertebralis posterior (= Vena supracardinalis, van Gelderen, 1927) ist die Stellvertreterin des zugrunde gegangenen kranialen Abschnittes der hinteren Kardinalvene und entspricht somit der Vena azygos der Säuger: sie nimmt die Interkostalvenen auf. Die mächtige Vena subclavia führt dem Herzen alles aus der vorderen Extremität sowie der Muskulatur von Brust und Bauch stammende Blut zu.

Leukozyter und Erythrozyten

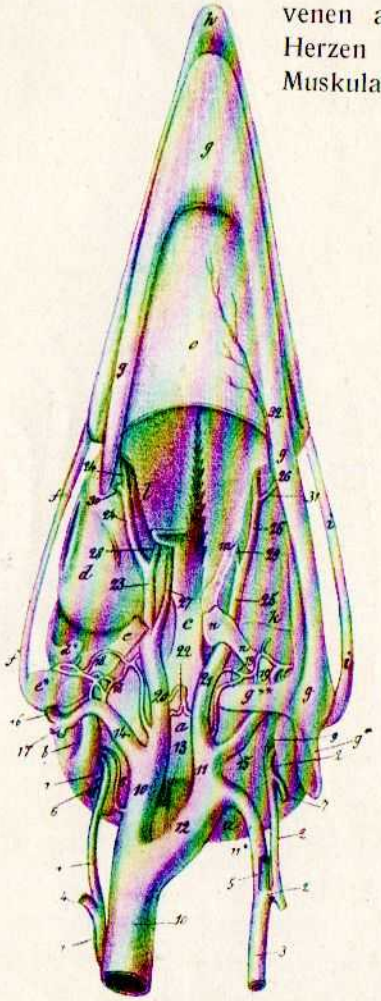
Aus undifferenzierten mesenchymatösen Zellen bilden sich bei den Vögeln:

(1) ungranulierte Lymphozyten, unter denen größere und kleinere zu unterscheiden sind. Sie machen gewöhnlich etwa die Hälfte, bei manchen Arten aber bis zu 92% aller weißen Blutkörperchen aus;

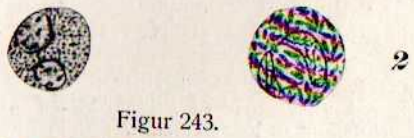
(2) granulierte Leukozyten,

(a) basophile Elemente, mit einfachem, zentralem Kern,

(b) oxyphile (»eosinophile«) Elemente, von denen wiederum 2 Typen zu unterscheiden sind: solche mit kugliger und solche mit stäbchenförmiger Granula (letztere an Zahl weitaus überwiegend). Die oxyphilen Elemente sind bei den Vögeln unverhältnismäßig häufiger als *bei den Säugetieren* (sie können fast die Hälfte aller Leukozyten stellen), ihre Homologisierung mit den eosinophilen *Säugetierleukozyten* ist nicht gesichert (Figur 243).



Figur 242.



Figur 243.

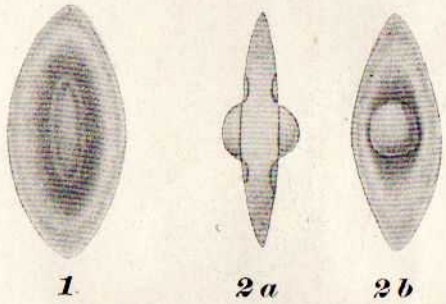
Figur 242. Galli (Meleagridae). — *Meleagris gallopavo* Linnaeus: *Kopf in Ventralansicht mit Darstellung des Verlaufs der Venen.* Muskulatur und hintere Hälfte von Unterkiefer und Palatinum entfernt. (*a*) Hinterhaupt; (*b*) rechter äußerer Gehörgang; (*c*) Rostrum parasphenoidale; (*d*) rechtes Auge; (*d**) Processus orbitalis des Squamosum; (*e*) rechtes Pterygoid; (*e**) Fortsatz des rechten Quadratum; (*f*) rechtes Quadratojugale; (*g*) Unterkiefer. — (*1, 2*) rechte und linke Vena cephalica posterior; (*3*) Stamm der linken V. jugularis; (*4, 5*) rechte und linke V. lingualis; (*6, 7*) V. emissaria occipitalis; (*8, 9*) V. carotis; (*10, 11*) V. cephalica anterior; (*12*) Anastomose zwischen *10* und *11*; (*13*) V. occipitalis media; (*14, 15*) V. facialis externa; (*16*) V. facialis cutanea; (*17*) Vv. auriculares; (*18, 19*) Rete mirabile venosum; (*20, 21*) V. facialis interna; (*22*) Rete mirabile venosum; (*23* bis *26*) V. maxillaris; (*27*) V. ophthalmica; (*28, 29*) V. suprapalatina; (*30, 31*) V. buccalis interna; (*32*) V. sublingualis externa. (Nach Neugebauer, 1845)

Figur 243. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *oxyphile Leukozyten* mit kugeliger (*1*) und mit stäbchenförmiger (*2*) Granula. Vergrößerung 1200fach. (Nach Terni, 1924)

Aus den oxyphilen Leukozyten sind vielleicht herzuleiten die innerhalb des Darmepithels auftretenden »Schollenleukozyten« — Wanderzellen, in deren Protoplasma dicke Kugeln eingelagert sind (Clara, 1926).

(3) Erythrozyten.

Die erste Bildung von Lymphozyten und roten Blutkörperchen erfolgt beim *Hühnchen* etwa vom 4. bis 5. Bebrütungstage ab, und zwar im extraembryonalen Mesenchym des Dottersackes. In der peripheren Zellschicht der Kapillaren der Dottersackwand treten Zellen vom Typus der großen Lymphozyten auf; diese vermehren sich rasch und differenzieren sich, wenn sie ins Lumen des Gefäßes rücken, zu Erythrozyten, während diejenigen unter ihnen, welche zwischen den Gefäßen liegen bleiben, sich zu granulierten Leukozyten entwickeln. Die Blutbildung erreicht hier ihren Höhepunkt gegen den 11. und erlischt um den 18. bis 20. Bebrütungstag. Aber auch an anderen Stellen des lockeren Bindegewebes, des extraembryonalen wie des embryonalen, werden bald aus undifferenzierten Mesenchymzellen an lokalisierten Herden (Blutinseln) Blutzellen gebildet, die sich in der Richtung der Leukozyten wie der Erythrozyten differenzieren können. Weitere embryonale Bildungsstätten sind unter anderem die Leber, die Milz, die Membrana vascularis des Auges, das Knochenmark, der ultimobranchiale Körper, ein Abkömmling der 6. Kiementasche (siehe oben Seite 178) und die Bursa Fabricii. Letztere liefert vorübergehend oxyphile Leukozyten, hauptsächlich aber und bis zum Eintritt der Geschlechtsreife Lymphozyten. Eine bleibende Bildungsstätte aller Arten von Blutzellen ist das Knochenmark sowie der ultimobranchiale Körper (der fast ausschließlich granulierte Leukozyten produziert).



Figur 244. Aves. — *Erythrozyten von* (*1*) *Porphyrio poliocephalus* Latham (*Rallidae*) und (*2*) *Rhynchotus rufescens* Temminck (*Crypturi*). Vergrößerung 2000 fach. (Nach Venzlaff, 1911)

Die Erythrozyten der Vögel haben die Gestalt flach bikonvexer Scheiben, welche sich allmählich nach den Enden der großen Achse zuspitzen, und enthalten in ihrer Mitte einen Kern (Figur 244). Ihre Länge schwankt im allgemeinen in der großen Achse zwischen 9,5 und 20 μ, in der kleinen zwischen 5,5 und 10 μ. *Casuarius* besitzt die größten, der winzige *Trochilus* die kleinsten roten Blutkörperchen. Besonders deutlich tritt die Abhängigkeit ihrer Größe von der Größe des Vogels hervor, wenn nur Angehörige der gleichen Verwandtschaftsgruppe miteinander verglichen werden (Galli: *Wachtel* $11{,}2 \times 6{,}2\,\mu$, *Haushuhn* $14 \times 7\,\mu$, *Truthahn* $15{,}5 \times 7{,}5\,\mu$; Anseres: *Anas superciliosa* $14{,}5 \times 7\,\mu$, *Cygnus olor* $16 \times 7{,}5\,\mu$; Accipitres: *Falco tinnunculus* $13 \times 7{,}5$, *Aquila chrysaëtos* $15{,}5 \times 7{,}5\,\mu$; Striges: *Otus scops* $14{,}5 \times 7\,\mu$, *Bubo bubo* $16 \times 7{,}5\,\mu$; Passeres: *Estrilda subflava* $11 \times 6{,}2\,\mu$, *Passer montanus* $12{,}5 \times 6{,}2\,\mu$, *Corvus corax* $15 \times 6{,}2\,\mu$). Die guten Flieger haben im Verhältnis zu ihrer Körpergröße weit kleinere Erythrozyten als nicht oder wenig fliegende Formen (*Ratiten*, *Crypturi*, *Rallidae*), da sie eines lebhafteren Gasaustausches bedürftig sind und durch die Verkleinerung des Volumens eine Vergrößerung der Oberfläche bei gleichem Stoffaufwand erzielt wird. Auf 1 Kubikmillimeter Blut entfallen bei den Vögeln etwa 1,5 bis 5,5 Millionen Blutkörperchen,

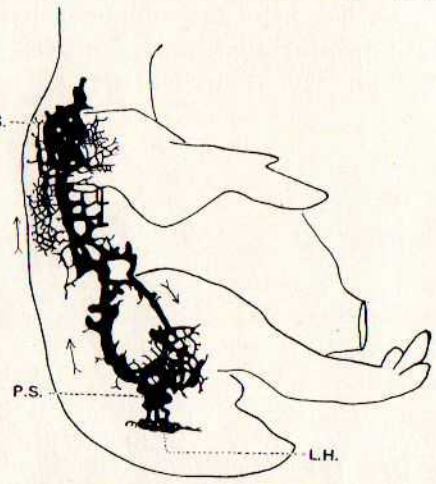
gegen 2 bis 18 Millionen *bei den Säugern*. Für die Zahl der Erythrozyten kann als Regel gelten, daß sie sich innerhalb derselben Verwandtschaftsgruppe umgekehrt proportional zur Größe derselben verhält. Einige der oben angeführten Beispiele seien in diesem Zusammenhang erneut genannt. Galli: *Wachtel* 4 Millionen, *Haushuhn* 3,3 Millionen, *Truthuhn* 2,3 Millionen; Anseres: *Anas superciliosa* 2,8 Millionen, *Cygnus olor* 2,15 Millionen; Passeres: *Estrilda subflava* 5,4 Millionen, *Passer montanus* 5,2 Millionen, *Corvus corax* 3,93 Millionen. Vögel, welche Größe der Blutkörperchen und Regsamkeit miteinander teilen, haben auch die gleiche Anzahl roter Blutkörperchen in 1 Kubikmillimeter Blut (*Pavo, Bubo, Cygnus*). Der Hämoglobingehalt der Erythrozyten scheint hinter dem der Säugererythrozyten zurückzustehen: wenigstens besteht die Trockensubstanz derselben *bei der Gans* nur zu 62,65% aus Hämoglobin gegen 94,3% *beim Menschen*, 86,5% *beim Hund* (Hoppe-Seyler), jedoch gebührt hinsichtlich der guten Ausnutzung des Blutsauerstoffs den Vögeln der Vorrang, wie sich aus dem Vergleich des arteriellen und venösen Blutes ergibt.

Aus den Erythrozyten entstehen in der Embryonalzeit die Thrombozyten und zwar in der Weise, daß einige unter den ersteren eine wiederholte amitotische Kernteilung erfahren, worauf das Plasma sich in so viele Teile zerlegt, als Kerne vorhanden sind; jedem Kern schmiegt sich das Plasma von beiden Seiten sichelförmig an.

Bei normalen Verletzungen, also bei Zutritt von Gewebssaft zum Blutplasma, gerinnt das Vogelblut außerordentlich rasch.

Thrombozyten

Lymphgefäßsystem



Figur 245. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo von 8 Tagen und 23 Stunden*: *Lymphbahnen*. Die Pfeile geben die Stromrichtung an. (*L.H.*) Lymphherz; (*P.S.*) Lymphsack der Beckengegend; (*S.S.*) Lymphsack der Schultergegend. (Nach E. L. Clark, 1915)

Die Lymphbahnen des Rumpfes und der Baucheingeweide, deren bedeutendere dem Lauf der größeren Blutgefäße zu folgen pflegen, vereinigen sich sämtlich zu einem großen Stamm, welcher sich, nachdem er die Aorta abdominalis auf ihrer Ventralseite eine Strecke weit aufwärts begleitet hat, in ein dieselbe umgebendes Geflecht auflöst; dieses sammelt sich schließlich oberhalb vom Austritt der Arteria coeliaca wieder zu den beiden gabelförmig auseinandertretenden Ductus thoracici. Nachdem letztere noch die Gefäße aufgenommen haben, welche die Lymphe von Kopf, Hals, Lunge und Flügel der betreffenden Seite ableiten, münden sie ein wenig proximal von der Vena jugularis in die rechte beziehungsweise linke obere Hohlvene ein. Im Vergleich *zu den Säugern* sind die Lymphbahnen *der Vögel* spärlich entwickelt, und nur an wenigen Stellen finden sich in ihnen Klappen.

Lymphherzen, welche für die Vorwärtsbewegung des Lymphstromes sorgen, kommen im Embryonalleben *allen Vögeln* zu; sie liegen rechts und links an der hinteren Grenze der Sakralwirbel und kommunizieren mit den Venae coccygeae superiores. Bei *einigen Vögeln*, wie den *Galli*, gehen sie bald wieder zu-

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
BIBLIOTECA
Inventario nº 23.185 Top. 592.1. K7 7-2 3
Fecha de ingreso .....
Compra ..... Donación .....
Librería ..... Precio .....
BIBLIOTECA RESERVA

gründe, da sie hier nur die Zirkulation der Lymphe in der Allantois zu bewirken haben; zeitlebens dagegen persistieren sie bei *Struthio, Casuarius,* den *Anseres, Laridae, Ciconiae, Passeres.* Besondere Mächtigkeit besitzt die quergestreifte Muskelschicht ihrer Wandung bei *Struthio,* während letztere *bei den Accipitres, Striges* und *Passeres* zu einer dünnen Membran reduziert ist; ihre Kontraktion wird nur durch die Füllung des Organs ausgelöst (Dehnungsreiz).

Echte, in den Verlauf der Lymphbahnen eingeschaltete Lymphknoten werden in den meisten Vogelordnungen vermißt; ihr Nachweis gelang bisher nur bei den *Anseres* sowie bei *Fulica* und *Larus. Alle Anseres* besitzen 2 Paar echte Lymphknoten, welche als relativ ansehnliche Gebilde in die größeren Lymphbahnen eingeschaltet sind; von ihnen liegt das eine Paar (»Zervikothorakalknoten«) dicht am Endverlauf der Vena jugularis, das andere (»Lumbalknoten«) dicht unter der Wirbelsäule in Höhe der Keimdrüse. Über ihren mikroskopischen Bau, der von dem der *Säugerlymphknoten* abweicht, siehe Further (1913).

Milz

Die relativ kleine Milz, deren Gestalt von annähernder Kugelform (*Accipitres, Striges*) bis zu der einer langgestreckten Spindel (*Passeres*) wechselt, liegt meist an der rechten Seite des Drüsenmagens an dessen Übergang in den Muskelmagen und ist bald heller, bald dunkler rot gefärbt.

Urogenitalsystem Harnapparat

Die Vorniere (Pronephros) wird bei den Vögeln sehr frühzeitig zurückgebildet; die letzten Spuren schwinden beim *Hühnchen* zwischen dem 6. und 8. Bebrütungstage. Die Urniere (Mesonephros) dagegen ist hier bis zum 15. Bebrütungstage in voller sekretorischer Tätigkeit, um dann erst rasch zurückgebildet zu werden — ein Vorgang, der etwa am 17. Tage nach dem Ausschlüpfen sein Ende findet (Firket, 1920). In Gestalt von Epididymis und Epoophoron erhalten sich in beiden Geschlechtern ansehnlichere Reste der Urniere als *bei den Säugern.*

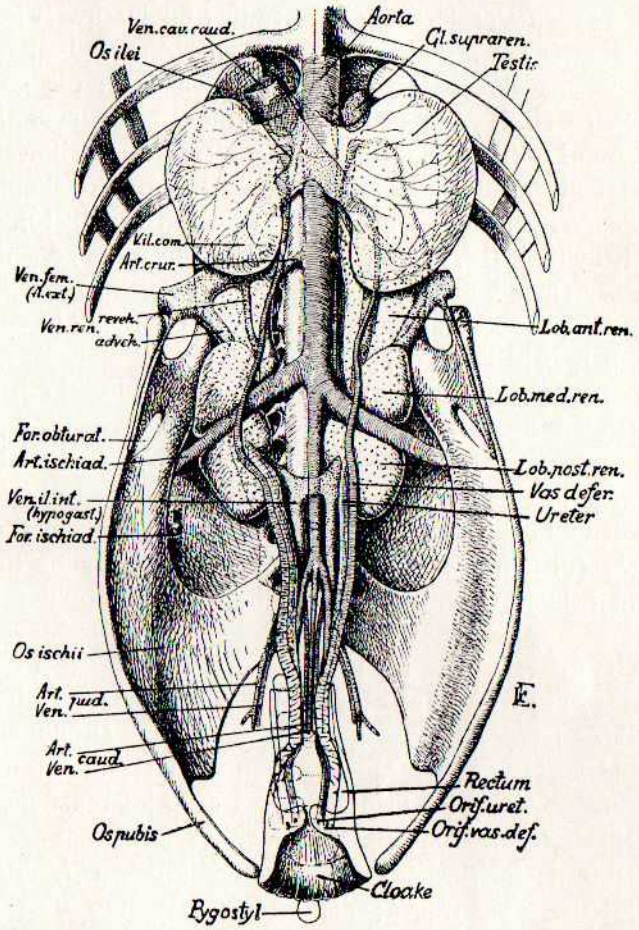
Die Funktion der Urniere als Harnorgan übernimmt (bei *Gallus* etwa vom 15. Bebrütungstage ab) die Nachniere (Metanephros), wie bei den *Reptilien* ein langgestreckter Körper, der sich durch besondere Größe auszeichnet. Sie reicht vom kaudalen Ende der Lungen (von dem sie durch das Diaphragma pulmonale geschieden wird) bis in die Gegend der hinteren synsakralen Wirbel und liegt, den Skeletteilen dicht angeschmiegt, in der geräumigen Fovea renalis des Beckens. Ihre Dorsalfläche pflegt einen deutlichen Abdruck ihrer reich gegliederten Unterlage zu tragen; die vom Peritoneum überzogene Ventralfläche ist gewöhnlich (jedoch *nicht* bei den *Passeres*) von 2 querverlaufenden Kerben gefurcht, welche sie in 3 verschieden große Lappen zerlegen. Nicht selten liegen rechte und linke Niere so nahe nebeneinander, daß sie eine Verschmelzung in der Mittellinie eingehen. Bei *Colymbus* findet die Vereinigung in der ganzen Länge der Niere statt; gewöhnlich aber betrifft sie nur die hinteren Lappen. Symmetrie zwischen rechts und links bildet eine Regel mit nicht wenigen Ausnahmen; so liegt bei *Colymbus* und *Podiceps* die eine Niere höher als die andere.

MUSEO DE LA PLA
BIBLIOTEC

Bei den Säugern finden wir ein geräumiges Nierenbecken als Sammelraum der Nierenkelche, *bei den Vögeln* hingegen nimmt jeder Harnleiter (Ureter), nachdem er mit mehreren Wurzeln aus dem kranialen Nierenlappen entsprungen ist (Figur 247, *13*), in seinem Verlauf immer neue Sammelrohre aus diesem und den beiden rückwärtigen Lappen auf, wobei sich sein Lumen allmählich ver-

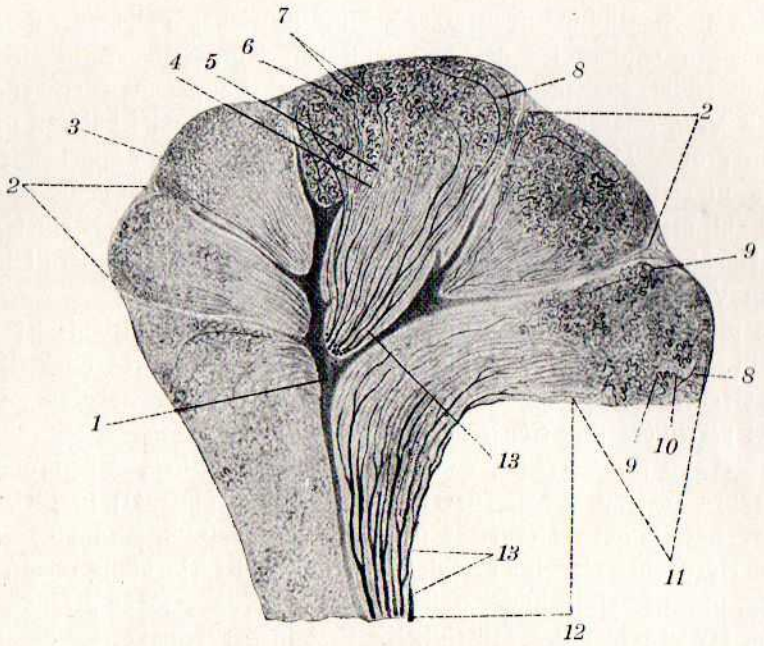
größert. Ohne fernere Erweiterungen zu erfahren, münden schließlich rechter und linker Harnleiter auf Papillen in das Urodaeum, medial von der Geschlechtsöffnung (Figur 192 und 246, *Orif. uret.*).

Die Vogelniere besitzt wie die Niere der Reptilien einen Pfortaderkreislauf (siehe oben, Seite 219) und schließt sich in ihrem feineren Bau ziemlich eng an die Niere der *Eidechsen und Schildkröten* an. Bezeichnend ist hierbei vor allem, daß es in den 3 Hauptlappen zur Ausbildung einer größeren

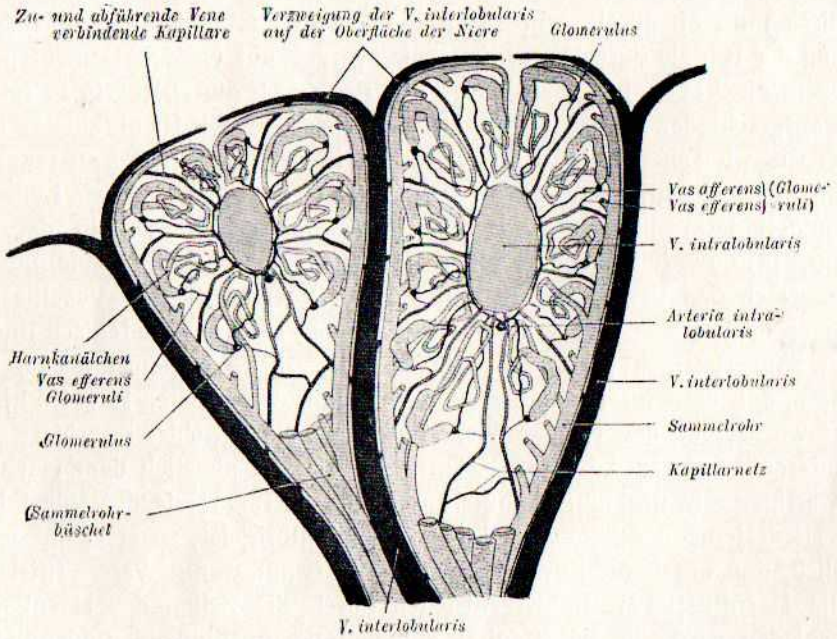


Figur 246. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Situsbild der Keimdrüsen und Nieren mit ihren Ausführungsgängen von einem Hahn zur Fortpflanzungszeit.* (*Ven. cav. caud.*) Vena cava posterior; (*Art., Ven. caud.*) Arteria, Vena coccygea; (*Art. pud.*) Arteria spermatica; (*Ven. pud.*) Vena pudenda; (*Art. crur.*) Arteria femoralis; (*V. il. com.*) Vena renalis revehens communis; (*Gl. suprarен.*) Glandula suprarenalis. (Nach L. Freund, 1917)

Anzahl von Läppchen gekommen ist, deren Zentrum von je einer großen, lakunenartig erweiterten, abführenden Vene (Vena intralobularis) mit einer sie begleitenden, äußerst kleinen Arterie eingenommen wird, während an der Peripherie jeden Läppchens als Vena interlobularis ein Ast der Vena renalis advehens liegt, in deren Zug, zu Büscheln vereint, die Harnsammelrohre aufsteigen. Die von diesen Sammelrohren abzweigenden Harnkanälchen streben der zentralen, abführenden Vene zu, biegen um, kurz bevor sie dieselbe erreichen,



Figur 247. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *Schnitt durch die Niere nach Injektion der Harnkanälchen.* (*1*) Vena interlobularis; (*2*) Nierenläppchen; (*3*) Nierenkapsel; (*4*) aufsteigender, (*5*) absteigender Schenkel der Henleschen Schleife; (*6*) gewundenes Harnkanälchen 1. Ordnung; (*7*) Malpighisches Körperchen; (*8*) Sammelrohr; (*9*) gewundenes Harnkanälchen 2. Ordnung; (*10*) Schaltstück; (*11*) Rindensubstanz; (*12*) Marksubstanz; (*13*) Sammelrohr. (Nach R. Krause, 1922)



Figur 248. AVES. — *2 Nierenläppchen* im Schema. (Nach Spanner, 1925)

und enden nach Bildung mehrerer Schlingen wieder nahe der Peripherie des Läppchens am Glomerulus des Malpighischen Körperchens. In einem solchen Glomerulus enden sämtliche von der Arterie des Läppchens ausgesandten feinen Zweige als Vasa afferentia nach mehrfacher Gabelung. Meist liegen diese Gefäßknäuel in großer Menge dicht unter der Peripherie des Läppchens; ihre Vasa afferentia umziehen alle Verzweigungen der abführenden Vena intralobularis. Zu- und abführende Venen sind miteinander verbunden durch ein Kapillarnetz, das die Harnkanälchen umspinnt und dem die von den Glomeruli kommenden arteriellen Vasa efferentia zustreben (Spanner, 1925).

Die physiologische Bedeutung des Nierenpfortaderkreislaufs ist noch nicht klargestellt. Wir müssen in ihm aber wohl eine der Ursachen erblicken, welche die großen Verschiedenheiten in der Zusammensetzung und Ausscheidung des Harnes der Vögel *gegenüber dem Säugerharn* bedingen.

Harn

Der Harn *der Vögel* ist, wie derjenige *der Reptilien*, außerordentlich reich an Harnsäure (bis zu 40mal so reich wie das Blutplasma); in geringer Menge enthält er noch Phosphate, Kreatin, Kreatinin, Salzsäure und so weiter. Solange die Harnsäure sich im Harnleiter befindet, ist sie völlig oder größtenteils in Lösung, und der Harn bildet daher, wenn er in die Kloake gelangt, eine ziemlich klare, etwas schleimige Flüssigkeit. Erst in der Kloake, wo der Harn nicht im Urodaeum verbleibt, sondern in das nächsthöhere Stockwerk, das Coprodaeum, aufsteigt, findet die Rückresorption des Wassers statt, und die harnsauren Salze bedecken dann als Brei weißen Pulvers die Faeces oder vermischen sich mit ihnen.

Die Harnsäure, welche nach den Untersuchungen von Minkowski im Vogelorganismus synthetisch aus milchsaurem Ammonium aufgebaut wird, bildet also hier das wesentlichste Endprodukt des Eiweißstoffwechsels. Sie wird offenbar von den Zellen der Harnkanälchen in gelöster Form ausgeschieden; bei ihrer schweren Löslichkeit bedarf es dazu aber einer großen Flüssigkeitsmenge, und diese muß obendrein sehr rasch die Harnwege passieren, damit der Verstopfung der Kanäle durch harnsaure Salze vorgebeugt werde. Dementsprechend ermangeln die Vögel einer Harnblase. Um das durch die Nieren in so reichlicher Menge ausgeschiedene Wasser dem Stoffwechselkreislauf wieder nutzbar zu machen, erfolgt, wie wir sahen, seine Rückresorption in der Kloake. So sparsam ist infolge dieser Einrichtung der Wasserhaushalt der Vögel, daß, wie Lynes (1925) auseinandergesetzt hat, *manche insectenfressenden Vogelarten* in der Sahara wochen-, ja monatelang ohne einen Tropfen Trinkwasser auszukommen vermögen. Nach den Ermittelungen von Mayrs (1924) besitzt der Vogelharn einen geringeren osmotischen Druck als das Blutplasma, ist also hypotonisch und nicht, wie der Säugerharn, hypertonisch. Mayrs glaubt dies dem Umstand zuschreiben zu dürfen, daß Salzsäure, nachdem sie durch die Bowmanschen Kapseln hindurchfiltriert wurde, von den Harnkanälchen aus dem Harn wieder resorbiert wird (in den unteren Harnwegen fehlt Salzsäure nahezu oder gänzlich dem Harn). Vergegenwärtigen wir uns nun nochmals, daß die Nierenarterie der Vögel im Vergleich zu derjenigen der *Säuger* äußerst kleinkalibrig ist, so erscheint es wahrscheinlich, daß durch die Bowmanschen Kapseln nur wenig Wasser filtriert wird und die Harnflüssigkeit im wesentlichen durch die Zellen der Harnkanälchen ausgeschieden wird, die sie offenbar von den sie umspinnenden Kapillaren des Nierenpfortadersystems empfangen.

Die Nebennieren liegen als gelbe, gelbbräunliche oder rötliche Körper von rundlicher, etwas unregelmäßiger Gestalt an der Medianseite des kranialen Nierenlappens neben der Keimdrüse (Figur 246). Ihr Rindengewebe umschließt nicht, wie bei den *Säugern*, die Marksubstanz, sondern durchflicht als System der »Zwischenstränge« das aus Markgewebe aufgebaute System der »Hauptstränge«. In dieser Hinsicht stehen die Vögel den *Krokodilen* und den *Schildkröten* nahe. Nebenniere

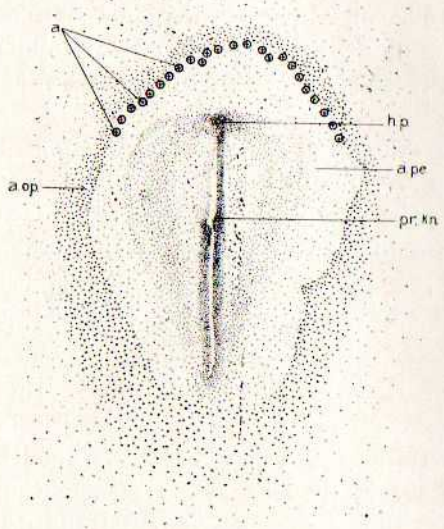
Das Rindengewebe der Nebenniere entwickelt sich aus einem Segment des Zölomepithels, das dicht kranial von der Anlage des Keimwulstes und gleichzeitig lateral von ihr gelegen ist. Nachdem sich diese erste Anlage der Nebenniere völlig vom Epithel der Leibeshöhle abgeschnürt hat, nehmen ihre anfänglich undifferenzierten Zellen an der Peripherie des in Bildung begriffenen Organs bindegewebigen Charakter an, während die ins Innere verlagerten Zellen den Typ von Epithelzellen treuer bewahren und sich zu Strängen anordnen, welche miteinander anastomosieren. Dies sind die Zwischenstränge der Nebenniere. Schließlich liegt die Anlage an der medialen Fläche der in Rückbildung begriffenen Urniere, von dieser getrennt durch die Vena subcardinalis.

Zum Markgewebe der Nebenniere vereinigen sich, wie Goormaghtigh (1921) gezeigt hat, 2 Anlagen — die gleichen, welche auch den Grenzstrang des Sympathicus und den Plexus coeliacus aufbauen (Seite 113). Die eine dieser Anlagen sproßt aus den Sklerotomen hervor, sie ist also mesodermalen Ursprungs. Aus ihnen gehen später die chromaffinen Zellen der Nebenniere hervor, denen mit der Produktion des Adrenalins eine sekretorische Aufgabe zufällt. Die andere Anlage dagegen ist ein Abkömmling des Ektoderms und wächst aus dem präganglionären Zentrum des sympathischen Systems aus: sie liefert die ganglionären Elemente des Markgewebes.

Diese beiden heterogenen Elemente wandern nun in die aus mesothelialen Zellsträngen aufgebaute erste Nebennierenanlage von ihrer medialen Seite her ein und dringen darin bis ins Zentrum vor, zunächst die nervösen, kurz darauf auch die chromaffinen, die sich zwischen die Ganglien einschieben und sie voneinander trennen. Schließlich werden die chromaffinen Zellen von bindegewebigen Fasern umsponnen. — Die Nebennieren sind beim Männchen etwas anders gebaut als beim Weibchen (Lisi, 1924). Riddles Beobachtungen (1922) machen es wahrscheinlich, daß sie beim Weibchen eine besonders lebhafte sekretorische Tätigkeit entwickeln, sobald ein Ovarialfollikel in seine »große« Wachstumsperiode eingetreten ist, also etwa vom 5. Tage vor dem Follikelsprung bis zum Eintritt dieses Geschehens.

Nach den Untersuchungen von Swift (1914) findet man *beim Hühnchen* die Urgeschlechtszellen (primäre Gonozyten) zunächst extraembryonal zwischen den Entodermzellen des Keimwalles, die vor dem Primitivstreifen gelegen sind (Figur 249). Sie sind anfänglich reich an Dotter und leiten sich wahrscheinlich von den ersten Blastomeren her. Unter Ausbildung von Pseudopodien dringen sie durch amöboide Bewegung ins Mesoderm und in die dort entstehenden Gefäße ein. Hier werden sie mit dem Blutstrom nach allen Teilen des Embryos fortgeschwemmt; gelangen sie dabei in die Gefäße des splanchnischen Mesoderms, so wandern sie aus ihnen aus, wohl chemotaktisch angezogen vom Grundgewebe der künftigen Keimdrüsen, und werden darauf im Mesenchym lateral von der Wurzel des Mesenterium angetroffen, wo sie zum geringen Teil liegen bleiben, Urgeschlechtszellen

während ihre Mehrzahl zwischen die Zellen des inzwischen gebildeten Keimepithels eindringt. Dort fallen die Urgeschlechtszellen durch ihre Größe, bedingt durch den Reichtum an Dotter, sehr auf (Figur 250, *pr. o.*).

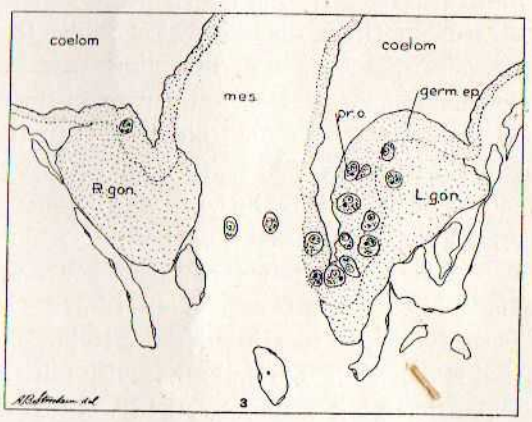


Figur 249. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Embryo auf dem Stadium des Primitiv-Streifens in Aufsicht bei durchfallendem Licht.* Die Urgeschlechtszellen, bei (*a*), umgeben den Kopffortsatz im Halbkreis. (*a.op.*) Area opaca; (*a.pe.*) Area pellucida; (*h. p.*) Kopffortsatz; (*pr. kn.*) Hensenscher Knoten. (Nach Swift, 1914)

Über ihr ferneres Schicksal sind die Meinungen noch immer geteilt. Während Swift (1914) in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der älteren Autoren annimmt, daß die Urgeschlechtszellen sich in die definitiven Keimzellen fortsetzen, mehrt sich unter Führung von Firket (1914, 1920) die Zahl derer, welche die Urgeschlechtszellen im Laufe der Entwickelung der endgültigen Keimdrüse größtenteils oder sämtlich zugrunde gehen und die definitiven Keimzellen aus dem Zölomepithel des Keimwulstes (dem »Keimepithel«) unter dem nachbarlichen Einfluß der Urgeschlechtszellen hervorgehen lassen. Sicher ist, daß nach vorangegangener Atrophie des Ovars oder völliger Ovarioektomie das Peritonealepithel des erwachsenen Vogels imstande ist, neue Keimstränge zu bilden, in denen sich Gonozyten bis zum Gametenstadium entwickeln können.

Entwickelung der Keimdrüsen

Der Keimwulst (die »Keimplatte«) entsteht als eine Wucherung der Splanchnopleura der Leibeshöhle. Seine Anlage findet man in Höhe der Urniere und medial von ihr, bis an die Wurzel des Mesenterium hin. Bevor noch das Keimepithel Knospen in das darunterliegende Mesenchym vorgeschickt hat, aus denen sich die Keimstränge entwickeln, treten die Urogenitalverbindungen auf. Letztere bilden sich aus dem Mesenchym, das zwischen den Glomeruli der Urniere und dem Keimepithel gelegen ist. Nach der Deutung von Firket (1914) entspricht dieser Mutterboden der lateralen Partie (Somatopleura) des Ursegmentstiels, und jeder der sich in ihm entwickelnden Urogenitalstränge (Segmentalstränge) wäre dann aufzufassen als ein Nephrostomkanälchen der Vorniere, das sein Lumen und seine Verbindung mit dem Epithel der primären Leibeshöhle verloren hat. Aus ihnen gehen beim



Figur 250. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo von 4 Tagen: Schnitt durch die noch indifferenten Keimdrüsen.* Aus der Wurzel des Mesenterium (*mes.*) sind sehr viel mehr Urgeschlechtszellen (*pr.o*) in die linke Gonade (*L.gon.*) eingewandert, als in die rechte (*R.gon.*). Die Mehrzahl davon ist in das Keimepithel (*germ.ep.*) eingedrungen. (Nach Swift, 1915)

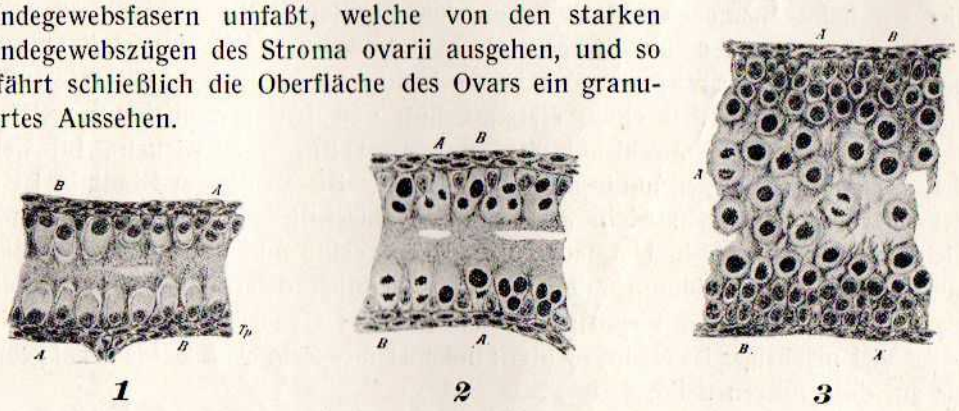
Männchen die ausführenden Gänge des Rete testis (Tubuli recti + Antrum des postembryonalen Hodens) hervor. Sie nehmen nämlich sekundär die Verbindung mit der medialen Partie der Bowmanschen Kapseln aller jener Malpighischen Körperchen der Urniere auf, die in Höhe des Keimwulstes gelegen sind (bei *Gallus* sind es 16 Malpighische Körperchen, gelegen im mittleren Urnierenabschnitt), und leiten infolgedessen ihren Inhalt später in deren Harnkanälchen ab. Beim Weibchen gehen sie fast sämtlich wieder zugrunde, nachdem sie hier wie beim Männchen beiderseits angelegt worden sind.

Einen durchaus anders gearteten Ursprung als die Urogenitalstränge nehmen die Keimstränge. Das von primären Gonozyten durchsetzte Keimepithel schickt zunächst einen ersten Schub von Knospen aus, aus welchem sich im männlichen Geschlecht die »Samenstränge« entwickeln, im weiblichen Geschlecht dagegen die »Markstränge«. Bis zu diesem Stadium ist an der sich entwickelnden Keimdrüse eine geschlechtliche Differenzierung noch nicht zu erkennen. Ein Unterschied zwischen rechts und links besteht (gleichgültig, ob das Individuum männlich oder weiblich determiniert ist) insofern, als die Schicht der im Keimepithel eingebetteten Gonozyten im linken Keimwulst viel mächtiger ist als im rechten: links ist ihre Zahl etwa 2- bis 5mal größer als auf der anderen Seite.

Ist das Individuum männlich determiniert, so bleibt es bei diesem ersten Schub von Keimsträngen. Die primären Gonozyten wandern dann sämtlich in diese Stränge, die »Samenstränge«, ein, welche sich bald zu hohlen Schläuchen umbilden und deren Zellmaterial alsdann 2 Typen: große und kleine Zellen, unterscheiden läßt. Zwischen diese schieben sich in großer Zahl Bindegewebszellen des Stroma, die späteren Zwischenzellen (interstitiellen Zellen) des Hodens, ein. Nach der Darstellung von Firket (1920) gehen die großen Zellen, die direkten Nachkommen der primären Gonozyten, restlos zugrunde, nachdem sie das Stadium der Spermiozyte erreicht haben: der Krisis, welche die erste Reifeteilung (das »Synapsisstadium«) für die Keimzellen bedeutet, sind sie nicht gewachsen. An ihrer Stelle gehen aus den kleinen Zellen der Samenstränge, also aus Abkömmlingen der Zellen des Keimepithels, sekundäre Gonozyten hervor, die sich schließlich zu reifen Spermien entwickeln. Andere unter diesen kleinen Zellen differenzieren sich dagegen zu Sertolischen Zellen. Nach Herstellung einer Verbindung zwischen Samensträngen und Urogenitalsträngen beginnt die Umwandlung der Harnkanälchen der Urniere, soweit sie in den Dienst der Samenableitung treten, zu Nebenhodenkanälchen (Ductuli efferentes), während der kaudale und kraniale Teil der Urniere völligem Schwund anheimfallen.

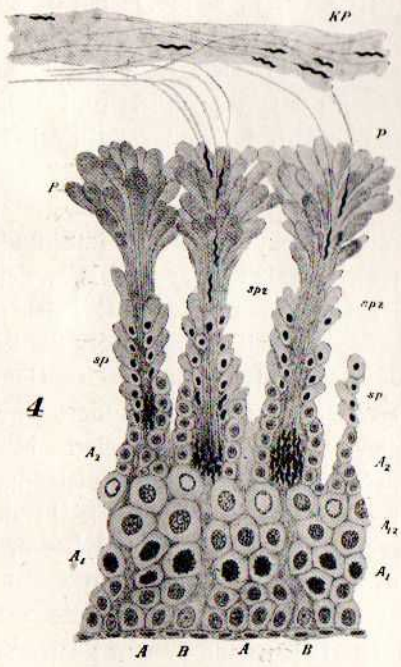
Bei weiblicher Determinierung des Individuums gewinnt zunächst die Schicht der primären Gonozyten, welche die Peripherie des Keimwulstes einnimmt, zumal auf der linken Körperseite, durch rege Teilungsvorgänge erheblich an Mächtigkeit, gleichzeitig kommt es zu einer 2. Proliferationsperiode des Keimepithels und schließlich zur Vorschickung eines 2. Schubes von Epithelknospen in die Tiefe. Während aber die hierdurch weit nach hinten gedrückten Keimstränge des 1. Schubs, die »Markstränge«, rasch einer fettigen Degeneration anheimfallen, so daß in dieser Zone, der »Markzone«, nur das aus Blutgefäßen und Bindegewebe bestehende Stroma ovarii verbleibt und

die von den Marksträngen eingeschlossenen primären Gonozyten zugunsten der Entwickelung von »Lutealzellen« zerfallen, werden die Keimstränge des 2. Schubes als »Rindenstränge« zum Aufbau der Rinde des Ovars herangezogen. Die Rindenstränge bauen sich auf aus den Nachkömmlingen der Gonozyten, den Oogonien, und ihren Nachfolgerinnen, den Oozyten, und diese werden umgeben von Epithelzellen — den späteren Follikelzellen, welche sich zur Membrana granulosa zusammenschließen. Ein jeder Rindenstrang wird von Bindegewebsfasern umfaßt, welche von den starken Bindegewebszügen des Stroma ovarii ausgehen, und so erfährt schließlich die Oberfläche des Ovars ein granuliertes Aussehen.



1 *2* *3*

Entwickelung des Müllerschen Ganges



4

Figur 251, *1* bis *4*.

Der Müllersche Gang wird in beiden Geschlechtern paarig angelegt, und zwar nach C. K. Hoffmann (1892) als trichterförmige Einbuchtung des Peritonealepithels am lateralen Rand der Urniere, dicht neben dem primären Harnleiter (Wolffschen Gang). Diese erste Anlage wird zum Ostium abdominale des Eileiters. Weiter kaudal vereinigen sich die Lippen der Bucht wieder und umschließen so das kraniale Stück des Müllerschen Ganges, der nun in kaudaler Richtung selbständig

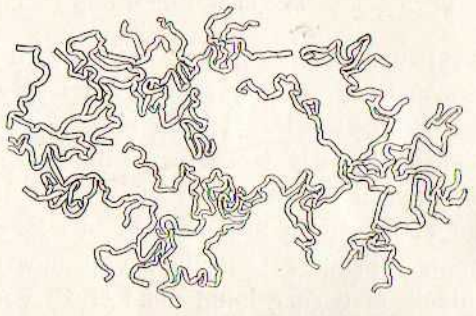
Figur 251. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Längsschnitte durch ein Samenkanälchen des Hodens.* (*1*) am 12. Januar; (*2*) am 22. Januar; (*3*) am 12. Februar; (*4*) am 18. April. (*A*) Spermiogonie; (A_1) Spermiozyte; (A_2) Praespermide; (*B*) Sertolische Zelle mit ihrem nahe der Tunica propria gelegenen Kern; (*KP*) losgerissener Protoplasmaklumpen mit einzelnen Spermien, im ausführenden Abschnitt des Tubulus; (*P*) Protoplasma der Sertolischen Zelle mit Spermiden und, zu einem Bündel vereint, reifenden Spermien; (*sp*) Spermiden; (*spz*) Spermien. (Nach Etzold, 1891)

weiterwächst und sich dann in ganzer Länge vom Peritonealepithel, aus dem er hervorging, ablöst, um sich dem Wolffschen Gang dicht anzuschmiegen. Beim Männchen wird der Müllersche Gang rasch wieder gänzlich zurückgebildet, noch bevor es zur Herstellung der Urogenitalverbindungen gekommen ist; beim Weibchen entwickelt er sich nur auf der linken Seite zum Eileiter, vorausgesetzt, daß das Ovar sich normal entwickelt. Wird der Eierstock nämlich auf

jugendlichem Stadium operativ entfernt, so bleibt der Ovidukt infantil, da sein Wachstum von den Ovarialhormonen abhängig ist (Finlay, 1925).

Die Gestalt der Hoden (Testes), welche hoch oben in der Bauchhöhle am kranialen Nierenpol und beiderseits von Aorta und Vena cava posterior gelegen sind, wechselt von sphärischer (*Fringillidae*) bis lang elliptischer (*Micropus*) Form, ist jedoch nicht allein durch die verwandtschaftliche Stellung des Vogels bedingt, sondern auch einem jahreszeitlichen Wechsel unterworfen. Weit bemerkbarer macht sich der Einfluß der Jahreszeit freilich mit Hinsicht auf die Größe der Hoden. Sie schwellen *bei allen Vögeln* zur Brunstzeit auf ein Vielfaches des Volumens an, das ihnen während der geschlechtlichen Ruhezeit eigen ist. Während nämlich der Ruhehoden wie der Hoden des jungen Vogels nur Spermiogonien und Sertolische Zellen (nebst spärlichem interstitiellen Gewebe) enthält, setzt mit Beginn der Brunst eine stürmische Reifungsteilung der Samenzellen in den Hodenkanälchen (Tubuli contorti) ein. Diese letzteren verlängern und erweitern sich zu gleicher Zeit ganz gewaltig: nach Etzold steigt bei *Passer* ihre Länge auf das 16fache, und ihre Oberfläche vergrößert sich auf das 175fache. Nach Eintritt der geschlechtlichen Ruhe zerfallen alle ins Lumen der Hodenkanälchen gelangten Zellen wieder, soweit sie nicht ausgestoßen wurden. Die Degeneration ergreift nach und nach alle Vorstufen der Spermien bis hinab zu den Spermiozyten, so daß nur die Spermiogonien verschont bleiben. Auch die Sertolizellen schwinden, und die bisher stark erweiterten und geschlängelten Tubuli schrumpfen wieder zur früheren Gestalt zusammen; sie werden auch wiederum durch interstitielles Bindegewebe (das im Brunsthoden so gut wie ganz verdrängt war) voneinander geschieden. Sehr bezeichnend für die *Vögel* ist es, daß die Samenbildung in allen Abschnitten des Brunsthodens zu gleicher Zeit erfolgt, wennschon selbst im gleichen Tubulus verschiedene Stadien der Reifung vertreten sein können. Das hat die gleichzeitige Produktion einer überaus großen Anzahl von Spermien zur Folge, bei gewissen Arten einer weit größeren als im Säugerhoden. Die Zahl der Spermien im Ejakulat der *Haustaube* berechnete Amantea (1925) auf etwa 200 Millionen; beim *Haushahn* aber, der in Abständen von 2—5 Minuten ejakulieren kann, fand der gleiche Autor nach 40stündiger sexueller Ruhe bis über 4 Milliarden Samenfäden. Gespeichert wird dieser gewaltige Vorrat größtenteils im Hoden selbst, daneben aber auch im Vas deferens; der Nebenhoden dient den Spermien lediglich zu raschem Durchgang. Ist die Grenze des Fassungsvermögens des Hodens erreicht und wird der Samenausfluß durch Abbindung der Vasa deferentia verhindert, so unterbleibt sogleich die weitere Ausbildung reifer Spermien (Nonidez, 1924).

Hoden

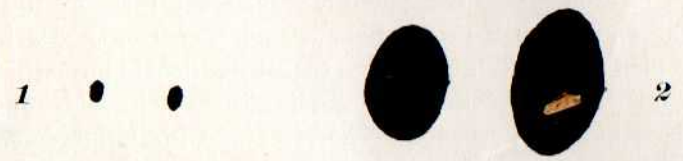


Figur 252. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *einige Tubuli contorti des Hodens* im Zupfpräparat, um die zahlreichen Anastomosen zwischen ihnen zu zeigen. (Nach Huber, 1916)

Bei den *Passeres und Anseres* stecken die reifenden Spermien bündelweise mit ihren Köpfen im Protoplasma der Sertolischen Zellen, während die Schwänze frei ins Lumen der Hodenkanälchen ragen (Figur 251, *4*). Loisel (1902) zählte bei *Passer* in einem solchen Bündel 80—100 Spermien.

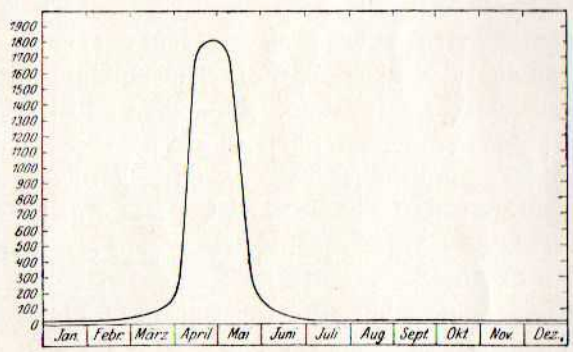
Die Tubuli contorti des Vogelhodens zeigen ein anderes Bild als die des *Säugerhodens* insofern, als sie bei den Vögeln (statt in geschlängeltem Bogen zu den Tubuli recti zu ziehen) ein ganzes Netzwerk reichlich anastomosierender Kanälchen bilden (Figur 252).

Der tätige Hoden wiegt bei *Passer* 200- bis 300mal soviel wie der ruhende; der Unterschied im Volumen beider steigt bis zum Verhältnis 1127 : 1. Fast genau so groß ist die Differenz bei der *Dohle* und der *Stockente*. Sind die Angaben von Bergtold (1926) zuverlässig, so ist der Unterschied *bei manchen amerikanischen Vogelarten* noch viel beträchtlicher. Bergtold gibt nämlich an, daß



Figur 253. Passeres (Corvidae). — *Coloeus monedula* Linnaeus: *Größe der Hoden zur Ruhezeit* (*1*) *und zur Fortpflanzungszeit* (*2*). Der linke Hoden liegt im Bilde rechts. (Nach Stieve, 1919)

der Brunsthoden der *Elster* (*Pica pica hudsonia*) 950mal, der der *Wanderdrossel* (*Turdus migratorius*) gar 1140mal so schwer sei wie der Ruhehoden, und daß das Gewicht beider Hoden bei einem kleinen *Mniotiltiden*, *Vermivora virginiae*, bis auf $^1/_{19}$ des Körpergewichts steige. Indessen betrifft solche Vergrößerung selten beide Testikel in gleichem Maße: vielmehr pflegt der rechte (der ja auf embryonalen Stadien sehr viel kleiner ist als der linke und in den sehr viel weniger primäre Gonozyten einwanderten, vergleiche Figur 250) etwas zurückzubleiben, doch gelangt auch er zu voller Funktion. Sehr selten ist normalerweise der rechte Brunsthoden der größere (*Sterna*; *Columbae*, wo der linke dünner und länger, der rechte kürzer, dicker und schwerer zu sein pflegt).



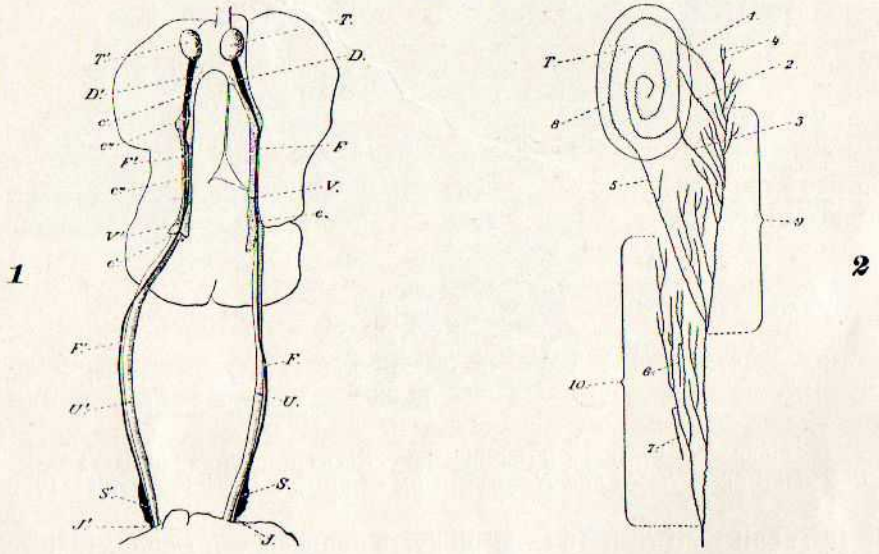
Figur 254. Passeres (Corvidae). — *Coloeus monedula* Linnaeus: *ideale Kurve der Hodenentwickelung*. Auf der Ordinate ist das Volumen beider Hoden im Abstand von 100 zu 100 Kubikmillimetern eingetragen. (Nach Stieve, 1919)

Seltsam ist es, daß bei der Gattung *Centropus* (*Cuculi*) der nahezu völlige Schwund des linken Hodens auf Kosten des rechten die Regel bildet. Den linken Hoden fand Bernstein (1859) auch in der Fortpflanzungszeit auffallend klein; er war nur bei genauer Untersuchung zu finden. »Auch waren zwar beide

Samenleiter vorhanden, der rechte aber ebenfalls ungleich stärker als der linke.« Außer in Form und Größe gelangen Verschiedenheiten zwischen rechts und links ferner vielfach in der Pigmentierung der Hoden zum Ausdruck, denn die Ablagerung schwärzlichen Melanins ist häufig auf Albuginea oder Zwischengewebe nur des einen Hodens (bald des rechten, bald des linken) beschränkt. Dies ist am Ruhehoden viel auffälliger als am Brunsthoden; auch ein stark pigmentierter Hoden wird zur Brunstzeit sehr hell, fast weiß, weil die gewaltige Vergrößerung seines Volumens nicht von einer Vermehrung der Pigmentzellen begleitet ist. Weiterhin kann die Höhe der Anheftung der Hoden an der Wand der Leibeshöhle rechts und links etwas differieren.

Reste der Urniere beim Männchen

Die Urniere geht in den Abschnitten, die von den Urogenitalverbindungen nicht betroffen werden, in ihrem kranialen und kaudalen Teil also, im männlichen Geschlecht bei den Vögeln nicht so zeitig und nicht so restlos zugrunde wie bei



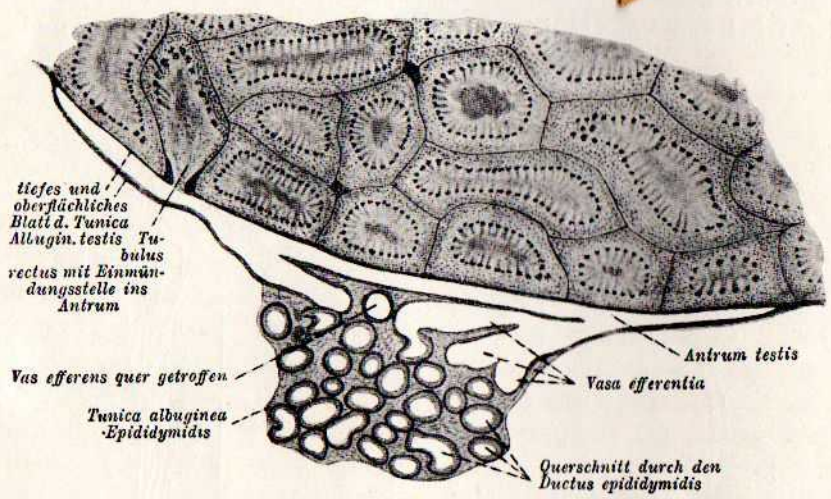
Figur 255. PASSERES (Fringillidae). — *Carduelis carduelis* Linnaeus: *Männchen im Jugendkleid.* (*1*) *Geschlechtsorgane im Übersichtsbild.* (*T*) Hoden; (*D*) das »Delta«, ein kaudaler Rest der Urniere; (*F*) Vas deferens; (*V*) Vena renalis revehens; (*e*) Austritt des Ureter aus der Niere; (*U*) Ureter; (*S*) Endbläschen des Vas deferens; (*J*) Canalis ejaculatorius; (*c'*, *c''*, *c'''*) Verästelungen des Vas deferens. (*2*) *Schema des Hodens und der Reste der Urnieren-Harnkanälchen.* (*T*) Hoden; (*1*, *2*, *3*, *5*) Vasa efferentia des Nebenhodens; (*4*) blind endender Spitzenzweig; (*6*, *7*) Vasa aberrantia Halleri; (*8*) Tubulus des Hodens; (*9*) Bereich des Nebenhodens; (*10*) kaudaler Abschnitt des »Delta«. (Nach Chappellier, 1911)

den *Säugern*. Es erhalten sich nämlich (wenigstens bei den *Fringilliden*) nicht nur die zu den Vasa efferentia des Nebenhodens werdenden Harnkanälchen des Mittelstückes, sondern man findet auch kaudal von diesen noch beim erwachsenen Vogel eine größere Anzahl von Harnkanälchen, welche als blind endende, gegabelte Seitenzweige des Vas deferens erscheinen (Chappellier, 1911; siehe Figur 255). Sie sind den Vasa aberrantia Halleri der *Säugeranatomie* homolog. In ihrem Epithel finden zur Brunstzeit die gleichen Sekretionsvorgänge statt wie im Nebenhodengang.

Nebenhoden

Der Nebenhoden (Epididymis) erfährt als samenableitendes Organ wie der Hoden während der Fortpflanzungszeit eine beträchtliche Vergrößerung

und ist dann durch seine abweichende, meist schmutziggelbe Farbe von diesem deutlich zu unterscheiden als länglicher, seiner dorsomedialen Seite anliegender Körper, der kranial an die Nebenniere angrenzt. Sein Bau und seine Verbindung mit den Tubuli contorti des Hodens unterscheiden sich nicht unwesentlich von den bei den *Säugern* bestehenden Verhältnissen, wie neuerdings K. Alverdes (1924) zeigen konnte. Die Kanäle des Rete testis sind teilweise lakunenartig erweitert und miteinander zusammengeflossen, und zwar bei *Passer* zu 2 bis 4 platten, geräumigen Hohlräumen von unregelmäßiger Gestalt, welche durch einen oder mehrere Gänge (Anastomosen zwischen den embryonalen Kanälchen des Rete) miteinander in Verbindung stehen. Die Gesamtheit dieser Höhlensysteme bezeichnet Alverdes als »Antrum testis«. Vom Hoden her münden bei *Passer*



Figur 256. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Querschnitt durch Hoden und Nebenhoden zur Brunstzeit.* (Nach K. Alverdes, 1924)

10 bis 14 Tubuli recti (den 16 Urogenitalverbindungen von *Gallus* entsprechend, siehe oben, Seite 231) ins Antrum; ihre Ostien liegen unregelmäßig an dessen Wand verstreut. Stets wird das Antrum leer gefunden; von seinen dem Nebenhoden anliegenden Wandteilen nehmen einige (bei *Passer* 12 bis 18) stark gewundene Vasa efferentia ihren Ursprung, welche nach sehr kurzem Verlauf in die kraniale Fortsetzung des Vas deferens, den Nebenhodengang, einmünden. Ihr einschichtiges Epithel scheidet ein glasiges Sekret aus. Lebhafte Sekretionserscheinungen beobachtete Alverdes auch in den (Haarbüschel tragenden) Epithelzellen des Nebenhodenganges, der in viele Windungen gelegt ist.

Samenleiter

Der Samenleiter (Vas deferens) zieht jederseits, anfänglich auf der Ventralseite der Vena renalis revehens, dann in sanfter Schlängelung neben dem Harnleiter herab, um lateral von ihm ins Urodaeum auf einer kegelförmigen Papille zu münden, nachdem er zuvor seitlich an der Bursa Fabricii vorbeigezogen ist (Figur 246, Vas deferens). Er erfährt wie der Eileiter zur Brutzeit beträchtliche Veränderungen. Die Dicke seiner Wandung (in der die Tunica muscularis stark ausgebildet ist) und seine Länge, daher auch die Größe und Zahl seiner Windungen, nimmt in dieser Periode erheblich zu; er pflegt dann prall mit Spermien gefüllt zu sein. Dicht vor seiner Mündung ist er bei vielen

Arten (*Passeres, Anseres, Columbae, Gallus*) zu einem Bläschen, dem sogenannten »Samenbläschen«, erweitert, in dem jedoch spezifische Drüsen vermißt werden; bei anderen Arten werden die letzten Windungen durch Bindegewebe miteinander vereinigt. Das »Samenbläschen« (Figur 255, *S*) (oder der dafür vikariierende Knäuel) nimmt während der Brutzeit an Umfang gewaltig zu — Riddle (1927) schätzt die Volumenzunahme bei *Seiurus aurocapillus* auf das 60- bis 70fache, bei *Turdus migratorius* auf das 120fache — und schiebt dann die ganze Analgegend nach hinten (bei *Turdus migratorius* und *Pipilo erythrophthalmus* um fast 1 Zentimeter); ja bei der *Alpenbraunelle* (*Prunella collaris*) bildet sich (nach Fatio) ein eiförmiger, 12 × 8 Millimeter messender Sack, der beiderseits der Kloakenöffnung herabhängt. Die Vergrößerung des »Samenbläschens« tritt nicht als Folge starker Dehnung durch Spermafüllung ein, sondern wird durch hormonalen Reiz bewirkt (Riddle, 1927). Das Organ erfüllt wohl *bei den Vögeln* eine Aufgabe, welche *bei den Säugern* dem Nebenhoden zugefallen ist, nämlich als Spermareservoir zu dienen.

Übertragung des Sperma

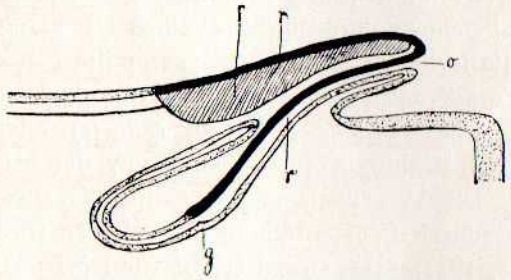
Das Sperma gelangt bei den *meisten Vögeln* ohne Vermittelung eines Penis in den weiblichen Körper. Der Paarungsakt erfolgt dann in der Weise, daß, nachdem beide Geschlechter das Proctodaeum ausgestülpt haben, das Männchen unter festem Anpressen seiner Kloake an die des Weibchens sein Ejakulat unmittelbar in dessen Urodaeum einspritzt. Nicht unwesentlich dürfte es hierbei sein, daß die Ausmündungspapillen der Samenleiter bei *vielen Arten* ziemlich weit ins Lumen der Kloake vorspringen und erektil sind. Im Urodaeum des Weibchens angelangt, besteht für die Spermien die Möglichkeit, in die weite Öffnung des Oviduktes einzudringen.

Penis

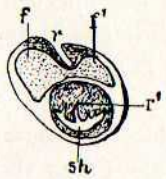
Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur einige Gruppen: *die Ratiten, Anseres* (*außer Cereopsis*?), *Cracidae und Crypturi*. Hier bildet sich schon frühzeitig beim Embryo durch kegelförmiges Wachstum der ventralen Afterlippe die Anlage eines Geschlechtshöckers, welche sich beim Männchen zum Penis differenziert, während sie beim Weibchen auf früher Bildungsstufe stehen bleibt und als kleine Clitoris persistiert. In die vom Ektoderm überkleidete Penisanlage schickt das Urodaeum eine entodermale Zelleiste vor, deren beide Schichten später auseinanderweichen und eine oben offene Rinne, die vom Urodaeum zur Penisspitze führende Samenrinne, umgeben (Figur 259).

Mit einem *Reptilienpenis*, und zwar dem der *Chelonier*, ist am leichtesten vergleichbar das Glied von *Apteryx* und den *Crypturi*. Es besteht wie bei den *Schildkröten* aus einem einheitlichen »fibrösen« Körper und der ihm aufliegenden Samenrinne, ist jedoch nicht symmetrisch gebaut, sondern bei *Apteryx* und in noch höherem Maße bei *Tinamus* spiralig nach links gedreht. Einem zweiten Penistyp begegnet man bei *Rhea, Dromaeus und Casuarius* (Figur 257, 258). Hier besteht das Organ aus einem festen Teil, der von 2 an der Basis verwachsenen asymmetrischen fibrösen Körpern gebildet wird, und einem langen, nach Einführung des Gliedes ausstülpbaren Blindsack, der sich von der Spitze der Rute aus längs der unteren Wand der fibrösen Körper zwischen diesen und der äußeren Penishaut hinzieht. Die Samenrinne, welche der Dorsalseite des festen Teiles aufliegt, setzt sich auch auf den handschuhfingerartig eingestülpten Schlauch fort, jedoch nur etwa bis zur Mitte desselben. Die hintere, blind geschlossene Hälfte des Schlauches ist an der unteren Fläche des rechten fibrösen Körpers angeheftet

und nimmt an der Ausstülpung nicht teil; man findet diesen (als »Drüsenschlauch« zu bezeichnenden) Abschnitt stets mit schleimigem Sekret erfüllt, das von dem einschichtigen Drüsenepithel seiner Wandung abgeschieden wird und dessen Aufgabe es ist, den ausstülpbaren Abschnitt weich und schlüpfrig zu erhalten.



Figur 257.

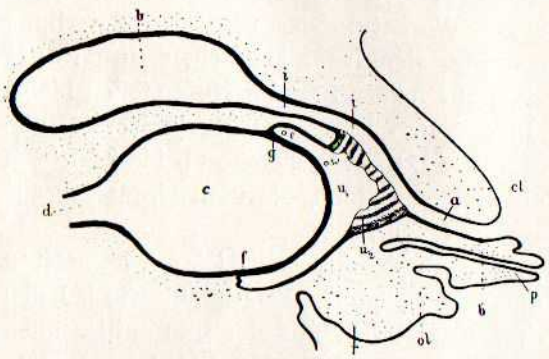


Figur 258.

Figur 257. RHEAE. — *Rhea (species?)*: *schematischer Längsschnitt des Penis und der ventralen Kloakenwand. Blindschlauch eingestülpt.* (*o*) Öffnung des Blindschlauches an der Penisspitze; (*g*) Grenze der beiden Abschnitte des Blindschlauches; (*r*) Samenrinne; (*f*) Corpus fibrosum. (Nach Boas, aus Gerhardt, 1909)

Figur 258. CASUARII. — *Dromaeus novae-hollandiae* Latham: *Querschnitt durch den freien Teil des Penis mit eingestülptem Blindschlauch.* (*r*) Samenrinne; (*r'*) Fortsetzung derselben auf der Oberfläche des handschuhfingerartig eingestülpten Blindschlauches; (*sh*) Hohlraum des Blindschlauches; (*f*) und (*f'*) Corpus fibrosum. (Nach Boas, aus Gerhardt, 1909)

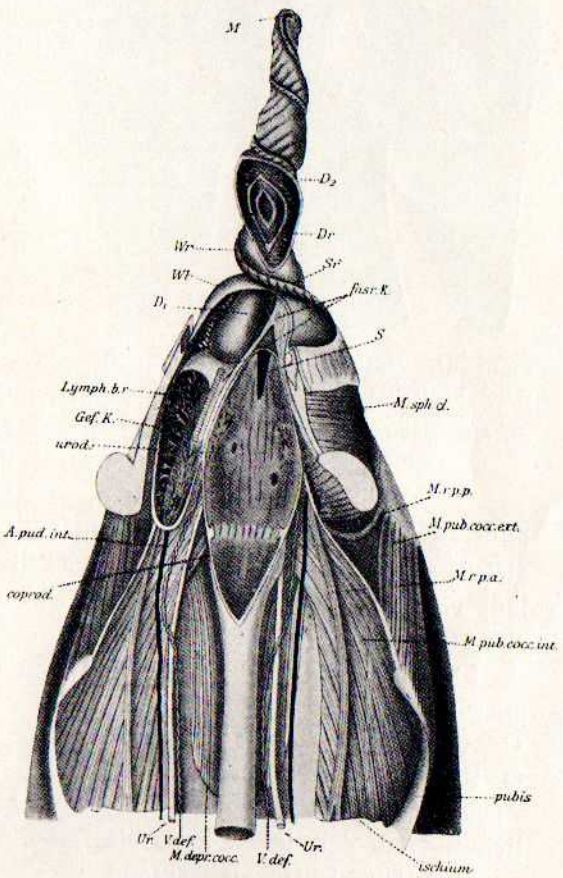
Da auch bei diesem Penistyp der linke fibröse Körper viel stärker entwickelt ist als der rechte, beschreibt das Organ eine linksgewundene Spirale. Sehr ähnlich ist die Rute der *Anseres* (Figur 259, 260) und von *Crax* gebaut, während *Struthio* einen durchaus abweichenden Befund bietet. Hier gesellt sich den beiden Corpora fibrosa, unter denen das linke wiederum das voluminösere ist, und der dorsalen Samenrinne noch ein dritter Bestandteil hinzu, nämlich ein elastischer, von »kavernösem« Gewebe erfüllter Körper, der in einer von den beiden fibrösen Körpern gebildeten Rinne liegt. Ein Blindschlauch fehlt. Dieser sehr ansehnliche Penis wird bei jedem Defäkations- und Miktationsakt hervorgestreckt und erscheint dann als dicker, zylindrischer, nach vorn und unten und gleichzeitig nach links gekrümmter Körper von etwa 20 Zentimeter Länge. Daß alle funktionstauglichen Vogelpenes sich nach links wenden und ihre linke Hälfte stärker entwickelt ist, dürfte, wie Gerhardt bemerkt hat, eine Folge der Reduktion des rechtsseitigen Ovidukts sein. 2 Muskelpaare, 1 vorderer und 1 hinterer Musculus retractor, wirken bei allen mit einem Penis begabten



Figur 259. ANSERES. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus, *männlicher Embryo am 22. Tage: schematischer Längsschnitt durch Kloake und Aftergegend.* (*a*) Proctodaeum; (*b*) Bursa Fabricii; (*b'*) Blindschlauch der Penisanlage mit Samenrinne; (*c*) Coprodaeum; (*cl*) dorsale Afterlippe; (*d*) Enddarm; (*f*) und (*g*) Umschlagränder des Urodaeum; (*e*) Mündung des Ureter; (*i*) Stiel der Bursa Fabricii; (*ol*) ventrale Afterlippe; (*p*) Penis; (u_1) Urodaeum; (u_2) Kloakalpfropf; (*w*) Mündung des Wolffschen Ganges. (Nach Pomayer, 1902)

Arten als Rückzieher desselben; bei den *Ratiten* stehen beide mit dem Becken in Verbindung, bei den *Anseres* nur der vordere.

Über die zur Erektion des *Entenpenis* führenden Vorgänge sind wir durch Liebe (1914) unterrichtet worden. Die Schwellung kommt nicht durch Blut, sondern durch Lymphe zustande, welche unter dem Einfluß des Sympathicus von einem feinen, von der Arteria pudenda interna gebildeten Geflecht abgeschieden wird und sich im paarigen »Lymphbildungsraum« (Figur 260) ansammelt, um von da aus in das Innere der Rute einzudringen und dieselbe zur prallen Schwellung zu bringen, bis sich schließlich ihr eingestülpter Teil mit einem Ruck entrollt. Während der Erektion stellt das Innere des Penis einen mächtigen, von geringem Trabekelwerk durchzogenen Hohlraum dar; die Samenrinne beschreibt eine



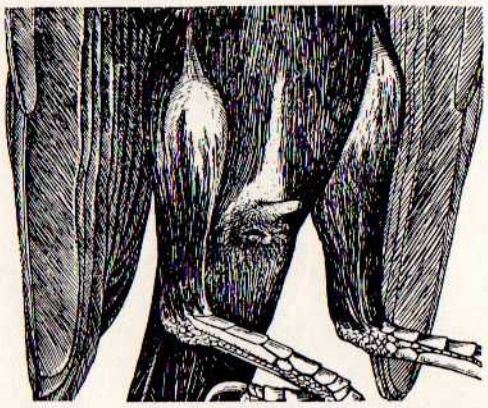
Figur 260.

Figur 260. ANSERES. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus, *Männchen: hinteres Körperende ventral von vorn gesehen, nach Eröffnung der Bauchhöhle und Abtragung der ventralen Bauchmuskulatur.* Penis erigiert. Wand des Penis und des Lymphbildungsraumes stellenweise abgetragen. Darm in der Kloakengegend aufgeschnitten. (*A. pud. int.*) Arteria pudenda interna; (*coprod.*) Coprodaeum; (D_1), (D_2) äußere Wand, (*Dr.*) eigentliche Wand des Drüsenschlauches; (*fasr. K.*) Corpus fibrosum; (*Gef. K.*) gefäßreicher Körper; (*Lymph. b. r.*) Lymphbildungsraum; (*M. depr. cocc.*) Musculus depressor coccygis; (*M. pub. cocc. ext., int.*) Musculus pubococcygeus externus, internus; (*M. r. p. a., p.*) Musculus retractor penis anterior, posterior; (*M. sph. cl.*) Musculus sphincter cloacalis; (*S*) schlitzförmige Verbindung zwischen Urodaeum und Proctodaeum; (*Ur.*) Ureter; (*urod.*) Urodaeum; (*V. def.*) Vas deferens; (*Wl.*) linker Basalwulst (Hauptwulst) des Penis; (*Wr.*) rechter Basalwulst (Rinnenwulst) des Penis. (Nach Liebe, 1914)

Spirale von $3^3/_4$ bis $4^1/_2$ Windungen und schließt sich infolge der Schwellung der beiden sie umfassenden Wulste zum Rohre, so daß der Samen nur an der Spitze des Gliedes austreten kann, woselbst nunmehr auch der Drüsenschlauch ausmündet. Der Prozeß der Ausstülpung des Blindschlauches geht erst im Inneren der weiblichen Genitalien vor sich; vermutlich ragt dann die Penisspitze in den weiblichen Ovidukt hinein. Nach der Begattung fließt die zur Erektion verwandte Lymphe rasch ab; durch den Zug eines elastischen Bandes wird der Drüsenschlauch zurückgezogen, ihm folgt die äußere Haut des Penis, die sich handschuhfingerartig einstülpt, bis zum Beginn des festen, durch den fibrösen Körper gestützten Basalteils. — Die histologische Untersuchung des *Entenpenis* ergab, daß ihm Tastkörperchen völlig fehlen.

Es ist wahrscheinlich, daß *alle Vögel* sich von Formen ableiten, denen ein Penis zukam, und daß dessen Fehlen in den meisten Gruppen, darunter *allen Baumvögeln*, die Folge eines Reduktionsvorganges ist, der bei den *Ciconiae*, *Ardeae*, bei *Phoenicopterus* und *Otis* sein Endziel noch nicht völlig erreicht hat, insofern hier noch ein kleines, zungenförmiges Rudiment erhalten geblieben ist.

Phalloides Organ

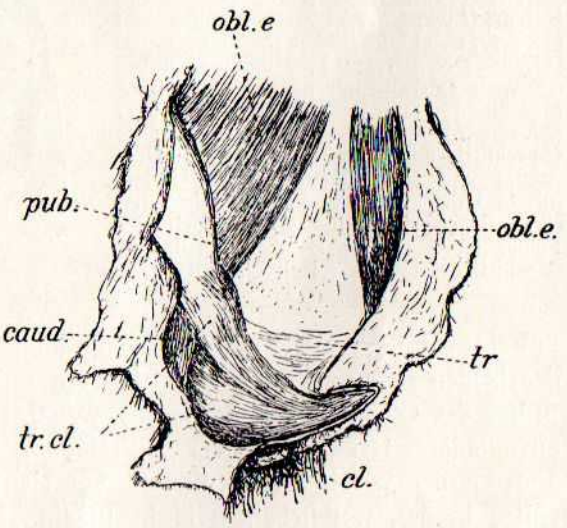


Figur 261. Passeres (Fringillidae). — *Bubalornis albirostris* Vieillot: *hintere Körperhälfte von der Bauchseite gesehen, mit dem oberhalb der Kloakenöffnung sich erhebenden »phalloiden Organ«.* (Nach Suschkin, 1927)

Unter *den Passeres* besitzt das Männchen der zu den Webervögeln gehörigen Gattung *Bubalornis* (= *Textor*) ein Organ, das bei oberflächlicher Betrachtung einem Penis gleicht. Es erhebt sich dicht rostral von der Kloakenöffnung als unperforierter, starrer Zapfen, dessen Länge zur Brunstzeit bis auf 25 Millimeter ansteigen soll. Suschkin (1927), dem wir die anatomische Untersuchung dieses »phalloiden Organs« verdanken, fand, daß es im Inneren einen steifen, fibrösen Zapfen beherbergt, der ganz von Muskelgewebe eingehüllt wird. Es stülpt nämlich dieser Zapfen den Musculus transversus cloacalis mitsamt der ihn überkleidenden Bauchhaut vor. Die Befestigung der Zapfenbasis an der äußeren Kloakenwand und der Umstand, daß der muskulöse Überzug von den gleichen Muskeln geliefert wird, welche die Bewegungen der Kloake hervorrufen, läßt vermuten, daß das phalloide Organ beim Zustandekommen der Kopulation eine Rolle spielt (Figuren 261, 262).

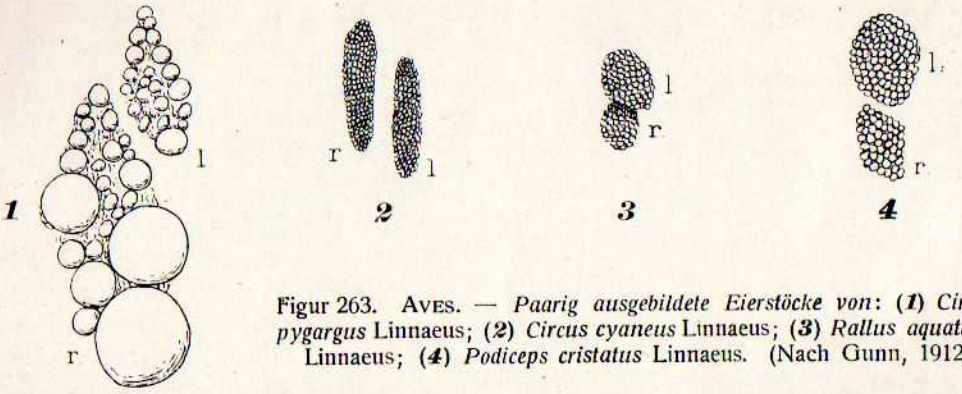
Schwund des rechten Ovars und rechten Ovidukts

Im Gegensatz zu den Reptilien entwickeln sich die weiblichen Geschlechtsorgane (Ovar und Ovidukt) bei den Vögeln *in der Mehrzahl aller Ordnungen* gewöhnlich nur auf der linken Seite bis zur Funktionstüchtigkeit, während diese Organe auf der rechten Körperhälfte auf spätembryonaler Bildungsstufe stehen bleiben, ja sogar von sekundärer Rückbildung bis zu völligem Schwund betroffen werden können. Von dieser Regel gibt es jedoch viele Ausnahmen; ja in der *Ordnung der Accipitres* ist die Anwesenheit und funktionstüchtige Ausbildung auch des rechten Ovars *bei vielen Arten* häufiger als seine Abwesenheit (hierher in erster Linie die Ver-



Figur 262. Passeres (Fringillidae). — *Bubalornis albirostris* Vieillot: *Leibeswand mit phalloidem Organ nach Freilegung der Bauchmuskulatur.* (*cl.*) Kloake; (*caud.*) Schwanzmuskeln; (*obl. e.*) Musculus obliquus externus; (*pub.*) Os pubis; (*tr.*) Musculus transversus abdominis; (*tr. cl.*) Musculus transversus cloacalis. (Nach Suschkin, 1927)

treter der Gattungen *Accipiter, Circus und Falco*, Figur 263, **1**, **2**). Bei den *Accipitres* pflegt das rechte Ovar zur Ruhezeit in gleicher Höhe wie das linke oder sogar noch etwas höher zu liegen und die rechte Niere teilweise zu bedecken; bei den Vertretern *anderer Ordnungen*, wo sein Vorkommen eine Ausnahme bildet, liegt es wesentlich tiefer als das linke und gleichzeitig (durch den vom rechten Leberlappen ausgeübten Druck?) stark nach der linken Körperseite hin verschoben; ja nicht selten (bei *Podiceps, Rallus, Tetrao, Lagopus*) liegt das rechte Ovar schließlich genau kaudal vom linken (Figur 263, **3**, **4**). Wie Stieve (1924) feststellen konnte, ist bei *Accipiter gentilis* (und gewiß auch *bei anderen Raubvögeln*) das rechte Ovar ebenso imstande, reife Eier zu liefern, wie das linke (von den 3 abgelegten Eiern eines von ihm untersuchten *Hühnerhabichts* entstammten 2 dem linken, 1 dem rechten Eierstock). Da aber trotzdem nur der linke Ovidukt zu voller Ausbildung gelangt, muß das aus dem rechten Ovar stammende Ei von der Tube

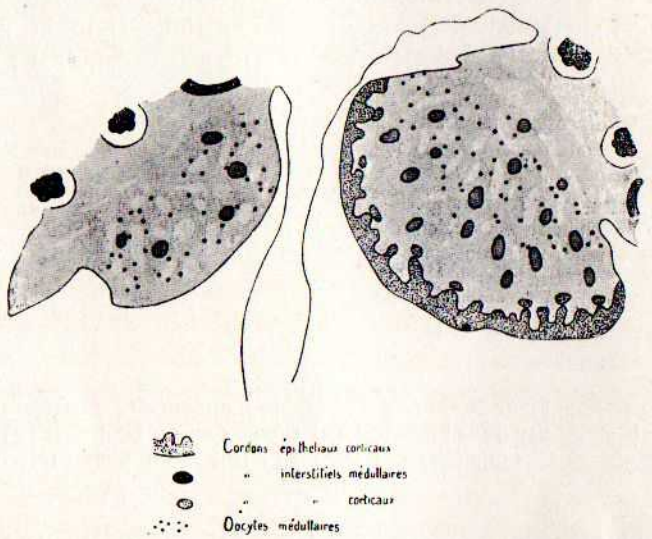


Figur 263. Aves. — *Paarig ausgebildete Eierstöcke von*: (**1**) *Circus pygargus* Linnaeus; (**2**) *Circus cyaneus* Linnaeus; (**3**) *Rallus aquaticus* Linnaeus; (**4**) *Podiceps cristatus* Linnaeus. (Nach Gunn, 1912)

des linken Oviduкts aufgenommen werden. In sehr seltenen Ausnahmefällen wird bei Anwesenheit eines funktionstüchtigen rechten Ovars auch ein ebensolcher rechter Ovidukt ausgebildet: Chappellier (1913) untersuchte *eine Ente*, bei welcher dies der Fall war. Er fand hier am rechten Ovar einen leeren Follikel, der sein Ei offenbar dem wohlentwickelten rechten Eileiter übergeben hatte.

Die Ursachen, welche zum rechtsseitigen Schwund der weiblichen Geschlechtsorgane geführt haben mögen, sind schon viel diskutiert worden. Wir wollen uns zunächst daran erinnern, daß er sich bereits auf frühembryonalen Stadien anbahnt, denn das Gewebe des Keimwulstes übt rechts eine viel geringere chemotaktische Anziehungskraft auf die in die Wurzel des Mesenteriums geschwemmten Urgeschlechtszellen aus als links (oben, Seite 231). Die Folge ist, daß sich der Vorrat an Gonozyten schon bei der Ausschickung der Markstränge nahezu völlig oder gänzlich erschöpft, und daß dann, wenn die Rindenstränge knospen sollen, im besten Falle eine sehr geringe Zahl von Gonozyten zur Verfügung steht (Figur 264). Daß aber schon die allerersten Entwickelungsstadien diese Störung der Bilateralität erkennen lassen, muß eine weit zurückliegende phylogenetische Ursache haben. Firket (1920) ist geneigt, sie im Raummangel zu suchen, der in der embryonalen Leibeshöhle des Vogels eintrat; er weist auf die Lage der Leber hin, die auf ontogenetischen Frühstadien einen großen Raum auf der rechten Körperhälfte beansprucht und unmittelbar auf die Anlage des rechten Ovars und auf die rechte Urniere drückt. Stieve (1924) möchte den rechtsseitigen

Raummangel in der Leibeshöhle des erwachsenen Vogels dafür verantwortlich machen, der auch in diesem Stadium auf die Hypertrophie des rechten Leberlappens zurückgeht. Dieser erdrückte die heranreifenden Follikel des rechten Ovars. Daß aber gerade *die Accipitres* so oft einen gutausgebildeten rechten Eierstock besitzen, erklärt sich nach Stieve dadurch, daß hier die beiden Leberlappen (im Gegensatz zum sonstigen Befund bei den Vögeln) annähernd gleich groß sind. Alle neueren Autoren stimmen wohl überein in der Annahme, daß die Rückbildung des rechten Eierstockes derjenigen des rechten Eileiters in der Phylogenese vorausging; da der rechte Eileiter *bei den Accipitres* stets rudimentär bleibt, müssen auch diese von Vorfahren abgeleitet werden, die des rechten Ovars ermangelten.



Figur 264. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Schnitt durch die Keimdrüsen eines weiblich determinierten Embryo nach Bildung der Rindenstränge.* Der Vorrat an Urgeschlechtszellen des Keimepithels hat sich im rechten Ovar bei der Aussendung der Markstränge völlig erschöpft, während sie dort auf der linken Seite noch in großer Zahl vorhanden waren. Nur im linken Ovar entwickeln sich daher die Rindenstränge. (Nach Firket, 1920)

In der Ontogenese wiederholt sich noch immer der mutmaßliche phylogenetische Vorgang. *Bei Gallus* wird nach den Untersuchungen von Firket (1920) zunächst das rechte Ovar und gleichzeitig die rechte Urniere atrophisch, während zur selben Zeit der rechte Eileiter noch ebensogut entwickelt ist wie der linke; aber da er durch Gefäße der Urniere versorgt wird, zieht ihn deren Schwund in Mitleidenschaft, und er stellt sein weiteres Wachstum ein; jedoch nicht, ohne noch beim geschlechtsreifen Vogel nachweisbar zu sein. Besonders gut erhält er sich in seinem kloakalen Abschnitt, der als ein in die Kloake sich öffnender Schlauch von engem Lumen erscheinen kann (individuell bei *Anseres, Ralli*).

Geschlechtsumwandlung

Operative Entfernung oder pathologische Degeneration des linken Ovars hat beim erwachsenen Vogel meist die kompensatorische Ausbildung einer Keimdrüse auf der rechten Körperseite zur Folge, sofern ihm eine solche bis dahin fehlte. Die in ihr (aus dem Peritonealepithel oder aus etwa vorhandenen Resten der Markstränge des rechten embryonalen Ovars) sich ausbildenden Keim-

stränge differenzieren sich jedoch niemals zu Rindensträngen, sondern stets (über das Stadium der Markstränge) zu Samensträngen, in welchen die Spermiogenese bis zu reifen Spermien fortschreiten kann, mit dem Erfolge, daß (da auch die Ausführungswege den für das Männchen bezeichnenden Zustand erreichen) eine völlige somatische Geschlechtsumwandlung eintritt. Von einem echten Hoden unterscheiden sich solche rechten Keimdrüsen weiblicher Vögel jedoch zuweilen dadurch, daß sie neben männlichen auch weibliche Sexualhormone liefern, vielleicht gebildet von den in fettig degenerierten Marksträngen oder zwischen den Tubuli zahlreich auftretenden Zwischenzellen (»Lutealzellen«). Erfolgt die Ovarioektomie auf sehr jugendlichen Stadien, so können in der durch diesen Eingriff zu kompensatorischem Wachstum angeregten rechten Keimdrüse zunächst noch einige Rindenstränge mit Oogonien, gefolgt von Samensträngen, zur Ausbildung gelangen. Solche Individuen beherbergen dann eine Zwitterdrüse, einen »Ovotestis« (Greenwood, 1925).

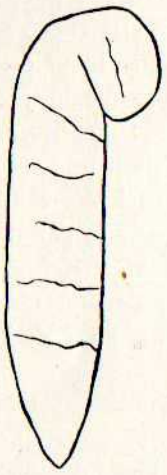
Transplantierung eines ausgebildeten Ovars in einen männlichen Körper führt zu weitgehenden Veränderungen im Aufbau dieses Ovars, bestehend in der Degeneration der meisten Follikel und der Ausbildung von Hodenkanälchen, bei gleichzeitiger Anwesenheit vieler Lutealzellen (Greenwood, 1925; Zawadowsky, 1926).

Crew (1923) erklärt die Tatsache, daß alle beim Vogelweibchen im postembryonalen Leben (etwa nach dem 6. auf das Ausschlüpfen folgenden Tag) sich entwickelnden Keimstränge zu Samensträngen und nicht zu Rindensträngen werden, durch folgende Annahme. Die physiologischen (hormonalen) Bedingungen, welche im weiblichen Soma die Entwickelung der Gonozyten zu Oogonien herbeiführen, bestehen nur während des Embryonallebens. Solange die Keimdrüse wachsende Oogonien beherbergt, entwickelt sie Stoffe, welche eine Proliferation der Markstränge verhindern und deren Umwandlung zu Lutealzellen herbeiführen. Ist aber der Vorrat an wachsenden Oogonien erschöpft (Altersatrophie des Ovars), oder ist das Ovar durch Krankheit geschädigt, so kommt die Produktion solch hemmender Stoffe in Fortfall, und die neuen Keimstrangschübe differenzieren sich zu echtem Hodengewebe. Auf die mutmaßlichen Zusammenhänge dieser Erscheinung mit der Heterogametie des Vogelweibchens werden wir noch zu sprechen kommen.

Ovar

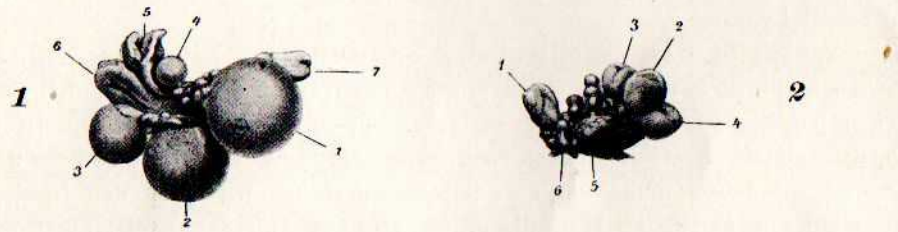
Während der geschlechtlichen Ruhezeit zeigt das linke Ovar etwa die Form eines mehr oder minder gestreckten Rechteckes, dessen Längsachse parallel zur Körperachse verläuft. Überzogen wird seine Oberfläche vom Peritonealepithel, welches durch eine dünne Bindegewebsschicht von der darunterliegenden Rindenschicht mit den Oozyten getrennt wird. In den Bindegewebsmaschen der Markzone sind die Zwischenzellen eingeschlossen; auch verlaufen hier die sehr zahlreichen Blutgefäße des Ovars, die sich zu den Follikeln der Rindenschicht begeben. Die durch ein sehr kurzes Mesovar festgeheftete Dorsalfläche des Ovars liegt dem kranialen Lappen der linken Niere dicht an und bedeckt seine mediale Seite, sowie einen Teil der Nebenniere (Figur 268); die Ventralfläche wird vom (Drüsen- und) Muskelmagen bedeckt; medial stößt das Ovar ans Mesenterium, kranial erstreckt es sich bis nahe an das pulmonale Zwerchfell. Infolge dieser Einengung ist es bei seinem postembryonalen Wachstum gezwungen, die langgestreckte Bandform, die ihm anfänglich eigen ist, zu verlassen und sich in Falten

zu legen, unter denen als erste eine tiefe Querfurche im kranialen Abschnitt erscheint — die Folge einer Abknickung dieses Bezirkes nach lateral. Zu dieser ersten Querfurche gesellen sich im kaudal von ihr gelegenen Bereich des Ovars noch einige weitere (W. Koch, 1926); durch sie wird nur die Rindenschicht gefaltet (Figur 265).



Figur 265. ANSERES. — *Mergus serrator* Linnaeus: *Ovar von ventral, halbschematisch,* um die Falten der Oberfläche zu zeigen. (Nach W. Koch, 1927)

Unter den vielen Tausenden von Follikeln, welche der junge Vogel in der Rindenschicht seines Eierstockes beherbergt (Stieve zählte *bei halbjährigen Dohlen* 24500 bis 26000 Follikel von 30 bis 50 μ Durchmesser), wächst alljährlich eine relativ geringe Zahl allmählich heran. Bei der *Dohle,* die in der Regel 5 bis 6 Eier ablegt, sind es 16 bis 35. Diese heranreifenden Follikel buchten die Oberfläche des Ovars vor, machen sich kurz vor der Brutzeit erst als kalottenförmige, dann halbkugelförmige Vorragungen bemerkbar und können bei weiterer Zunahme des Dottergehalts schließlich als gestielte Follikel erscheinen. Zu Beginn der Eiablage findet man bei der *Dohle* 12 bis 20, selten mehr, gestielte Follikel von ungleicher Größe, welche dem Ovar ein traubiges Aussehen verleihen. Das Organ hat dann gegen früher gewaltig an Umfang zugenommen, denn es bedeckt den kranialen Lappen der linken Niere und die linke Nebenniere vollständig, dazu noch die mediale Hälfte des rechten kranialen Nierenlappens, und die größten gestielten Follikel hängen, den Muskelmagen etwas verlagernd, in das Becken hinab. Nach der Ablage aller Eier des Geleges erfolgt eine außerordentlich rasche Rückbildung der noch verbliebenen größeren Follikel, eingeleitet durch einen Zerfall des Chromatingerüstes des Oozytenkernes, so daß bei der *Dohle* das Ovar schon am 21. Brütetag das gleiche Aussehen wie im Herbst besitzt. Die geplatzten Follikel (Kelche, Calices), die zunächst als schlaffer, leerer Sack erscheinen (Figur 266), sind schon nach 10 bis 12 Tagen (bei der *Dohle*) so weit abgebaut, daß sie makroskopisch nicht mehr sichtbar sind.



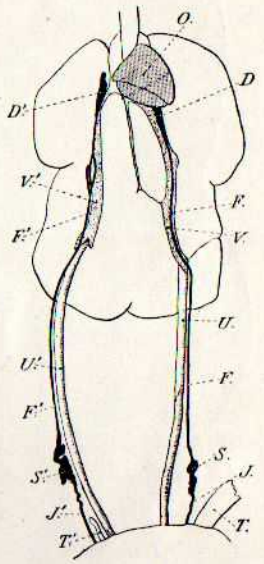
Figur 266. PASSERES (Corvidae). — *Coloeus monedula* Linnaeus: ***1***, Ovar einer Dohle nach Ablage des 3. Eies. (*7, 6, 5*) die 3 Kelche; (*1, 2, 3, 4*) die 4 größten unter den am Ovar nachweisbaren 15 gestielten Follikeln. ***2***, Ovar einer Dohle 7 Stunden nach Ablage des letzten Eies ihres Geleges. (*1* bis *6*) die 6 Kelche; außerdem sind 33 kleine gestielte Follikel vorhanden, von denen sich 5 bereits in Rückbildung befinden. (Nach Stieve, 1918)

Reste von Urniere und Wolffschem Gang beim Weibchen

Die Urniere schwindet mit ihrem ausführenden Kanal, dem Wolffschen Gang, bei den Weibchen vieler Ordnungen nicht völlig. Besonders leicht lassen sich beide sowohl rechts wie links nach den Untersuchungen Chappelliers (1911)

zeitlebens *bei den Fringilliden* nachweisen. Es verbleibt in solchen Fällen ein deutliches Epoophoron (Parovarium), das noch mit einem Rest der embryonalen Urogenitalverbindungen, dem Rete ovarii, lateral vom Hilus des Ovars zu finden ist, zum größten Teil zwischen Niere und Ovar eingezwängt und kranial an die laterale Fläche der Nebenniere anstoßend. Die Reste des Wolffschen Ganges ziehen *bei den Weibchen der Fringilliden* ohne Unterbrechung bis zur Kloake, um dort blind zu enden, nachdem dieses Gangrudiment zuvor eine Erweiterung angedeutet hat, die dem sogenannten »Samenbläschen« des Vas deferens homolog ist (Figur 267). *Bei Hennen*, denen in der Jugend Hoden implantiert wurden, entwickeln sich unter dem Einfluß der männlichen Sexualhormone die Wolffschen Gänge zu funktionstauglichen Vasa deferentia (Finlay, 1925).

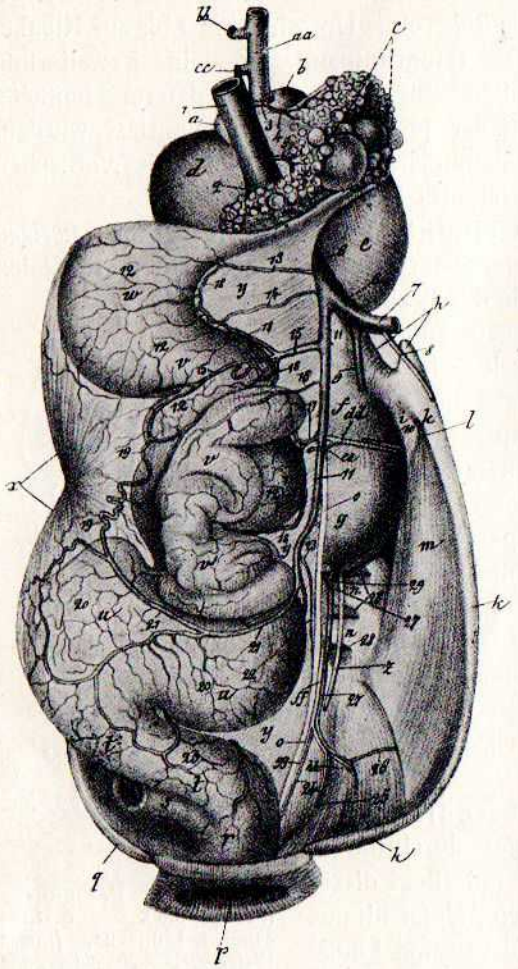
Die Wandung des Eileiters (Oviduktes) besteht *wie bei den übrigen Amnioten* aus 3 Schichten, deren äußerste, die Tunica serosa, vom peritonealen Überzug geliefert wird. Auf sie folgt die durch zirkuläre und longitudinale Faserzüge ausgezeichnete Tunica muscularis, unter der endlich die reich vaskularisierte, das Lumen des Eileiters durch ein hohes Flimmerepithel begrenzende Mucosa liegt. Diese Wimperzellen erfüllen (nach Brambell, 1925) im ganzen Eileiter eine sekretorische Aufgabe und stoßen mit ihrem Sekret auch gleichzeitig den größten Teil ihres Golgiapparates aus, der dann sogleich neu gebildet wird, sofern nicht die Epithelzellen selbst beim Passieren eines Eies zugrunde gehen. Unter dem Flimmerepithel liegt ein dichtes Lager alveolärer oder tubulöser Drüsen, deren Lumen direkt mit dem Eileiterlumen kommuniziert. Sie liefern wohl hauptsächlich Eiweiß und sind im Eiweißteil des Ovidukts am stärksten entwickelt. Ovidukt



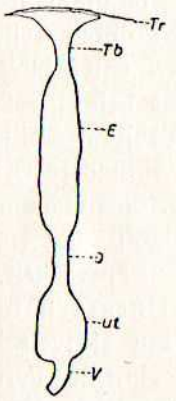
Figur 267. PASSERES (Fringillidae). — *Serinus canaria* Linnaeus, *junges Weibchen: Geschlechtsorgane im Übersichtsbild.* (*O*) Ovar; (*D*) Rest der Urniere; (*F*) Epoophoron; (*V*) Vena renalis revehens; (*U*) Ureter; (*S*) Endknäuel des Wolffschen Ganges; (*J*) dessen kaudales Ende; (*T*) Mündung des Ovidukts. (Nach Chappellier, 1911)

Eine Unterscheidung von 5 Abschnitten läßt sich nur am aktiven Eileiter zwanglos durchführen, denn zu Beginn der Fortpflanzungszeit unterliegt dieser Schlauch gewaltigen Veränderungen: *beim Huhn* nimmt er um das 50fache an Volumen zu, indem seine Länge von 180 auf 600, sein Durchmesser in der Pars albuminifera von 1,5 auf 13 Millimeter steigt. Er beginnt dann mit einem trichterförmigen Ostium abdominale (Infundibulum), das in eine zarte, dünnwandige Röhre, die Tube, führt (Figur 268, *w*). Diese wird durch 2 kontraktile Peritonealfalten in ihrer Lage dicht unterhalb des kaudalen Endes des Eierstockes erhalten und diesem bei Loslösung eines Eies genähert. Die Falten der Schleimhaut, welche die Tube auskleidet, sind auf dem Rücken und an den Seiten aus einer Lage von Flimmerzellen aufgebaut, während ihr Boden von Drüsenzellen (»Drüsentaschen«) unbekannter Funktion eingenommen wird. In allmählicher Verengerung geht die Tube in einen langen, *bei Gallus* in 3 Windungen gelegten Schlauch über, der sich in 4 Bezirke gliedert. Im obersten, dem Eiweißteil (Pars albuminifera), tritt aus gegabelten Drüsenschläuchen das die Dotterkugel umhüllende

Eiweiß aus, auch werden hier wahrscheinlich die Hagelschnüre (Chalazen) gebildet. In der 2. Schleife verengert sich der Eileiter zum Isthmus. Dessen tubulöse Drüsen liefern ein zu klebriger kolloidaler Masse quellendes Sekret, das nach kurzer Zeit zu Fasern erstarrt und alsdann die Eiweißschicht als Schalenhaut überzieht. Der 3. Bezirk wird durch den dickwandigen Uterus (Figur 268, *u*) bezeichnet, in dessen geräumigem Lumen das Ei von den Tubuli des Drüsenlagers mit einer äußerst dünnflüssigen Eiweißhülle beliefert und schließlich mit einer Kalkschale umgeben wird. Letzteres ist das Werk der Kalkdrüsen, die in der zu Zotten sich erhebenden Uteruswandung eine große Rolle spielen und eine Schicht bilden, deren Mächtigkeit sich zu derjenigen der gleichfalls stark entwickelten Muscularis



Figur 268.



Figur 269. Aves. — *Oviduct im Schema.* (*Tr*) Infundibulum; (*Tb*) Tube; (*E*) Eiweißteil; (*J*) Isthmus; (*ut*) Uterus; (*V*) Vagina. (Nach Giersberg, 1921)

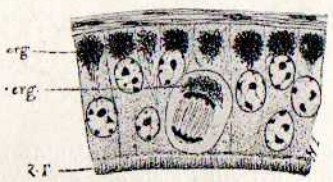
Figur 268. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Eierstock und Eileiter mit ihren Venen zur Zeit der größten Aktivität.* (*a*, *b*) Nebennieren; (*c*) das nach links umgelegte Ovar; (*d*) kranialer Lappen der rechten Niere; (*e*, *f*, *g*) kranialer (*e*), mittlerer (*f*) und kaudaler (*g*) Lappen der linken Niere; (*l*) Foramen obturatum; (*m*) Musculus obturator; (*o*) linker Harnleiter; (*r*) Kloake; (*s*) Rectum; (*t*) Vagina; (*u*) Uterus; (*v*) Eiweißteil; (*w*) Tubenteil; (*x*) Musculus mesometrii; (*y*) Mesometrium; (*z*) sympathischer Nerv. (*aa*) Aorta; (*bb*) Arteria coeliaca; (*cc*) Arteria mesenterica superior; (*dd*) Arteria ischiadica; (*ee*) deren zum Eiweißteil des Ovidukts ziehender Ast; (*ff*) Arteria pudenda communis, mit ihren Verzweigungen (*gg*) und (*hh*). (*1*) Vena cava posterior; (*2*) Vereinigungsstelle der beiden Venae renales revehentes communes; (*3*) linke Vena suprarenalis, die eine Vena ovarii anterior (*4*) aufnimmt; (*5*) Vena ovarii posterior; (*6*) Vena renalis revehens communis und Anastomose; (*7*) Vena femoralis; (*8*) Vena epigastrica; (*9*) kraniales Ende der Nierenpfortader; (*10*) Vena ischiadica; (*11*) Vena renalis revehens; (*12*) Plexus venosus des Eiweißteils; (*13* bis *17*) aus diesem Plexus abführende Venen; (*18*, *19*) Venenbögen, welche die Verbindung der Venen des Eiweißteils mit denen des Uterus herstellen; (*20*) Plexus venosus uteri, aus dem das Blut größtenteils durch die Vene (*21*) in die Vena renalis revehens abgeleitet wird; (*23*) Plexus venosus vaginae, aus dem das Blut größtenteils in die Vena coccygo-mesenterica abfließt; (*24*, *25*, *26*) Wurzeläste der Vena hypogastrica. (Nach Neugebauer, 1845)

wie 2:1 verhält. Die Mündungen dieser tubulösen Drüsen durchbrechen in bestimmten Abständen gewissermaßen gewaltsam das bewimperte Zylinderepithel, drängen es auseinander und lassen ihr Sekret (Kalkalbuminate) ins Uruslumen austreten. Am oberen und unteren Ende des Uterus verstärkt sich die Ringmuskelschicht zu einer Art Schließmuskel. Den letzten Abschnitt endlich bildet die sehr muskulöse Vagina (Figur 268, *t*), welche sich mit wulstartiger Mündung lateral vom linken Harnleiter in die dorsale Wand des Urodaeum öffnet. Die Drüsen ihrer Wandung sondern reichlich Schleim ab, der den Geburtsakt erleichtert; tubulöse Drüsen dagegen fehlen hier. Bei einigen Arten (*Alca, Ardea, Fulica, gewisse Anseres*) soll ein periodischer völliger Verschluß der Vaginalöffnung erfolgen.

Bisher war nur vom tätigen Ovidukt die Rede. Außerhalb der Brutzeit zeigt das Organ in mehreren Abschnitten einen gänzlich anderen Bau. So zerfallen die Drüsenschläuche der Pars albuminifera bald nach der Ablage des Geleges völlig, um sich erst bei Wiederkehr der Brutzeit, also meist erst nach nahezu einem Jahre, aufs neue zu bilden (Loos). Ein analoger Vorgang scheint in der Mucosa des Uterus zu erfolgen. Der zur Fortpflanzungszeit in weite Windungen gelegte Schlauch erscheint nach dieser Periode als nahezu gerade verlaufendes Rohr, ohne jedoch ganz die äußere Form des jugendlichen Eileiters wieder anzunehmen.

Bau der Keimzellen Eierstockei

Die Oozyten erfahren, nachdem sie vom Follikelepithel umgeben worden sind (was im Ovar des jungen Hühnchens etwa 4 Tage nach dem Ausschlüpfen erfolgt) ein erstes, langsames Wachstum, das ihren Durchmesser 3 Wochen später auf 34 bis 70 μ bringt (die Zahlen beziehen sich hier wie auch weiterhin auf *Gallus*). Eine beträchtliche Anzahl unter ihnen tritt sehr bald (zwischen der 6. und 11. Woche) in eine vorzeitige Periode raschen Wachstums ein: diese Oozyten werden sämtlich atretisch. Möglicherweise sind das die Abkömmlinge der primären Gonozyten, von denen Firket (1914) annimmt, daß sie, wie im Hoden, so auch im Ovar allesamt dem Untergang geweiht sind, um den Nachkommen der sekundären (von Peritonealzellen abstammenden) Gonozyten Platz zu machen. Normal entwickeln sich nur jene Oozyten, deren Wachstumskurve nach der 6. Woche ganz allmählich ansteigt.

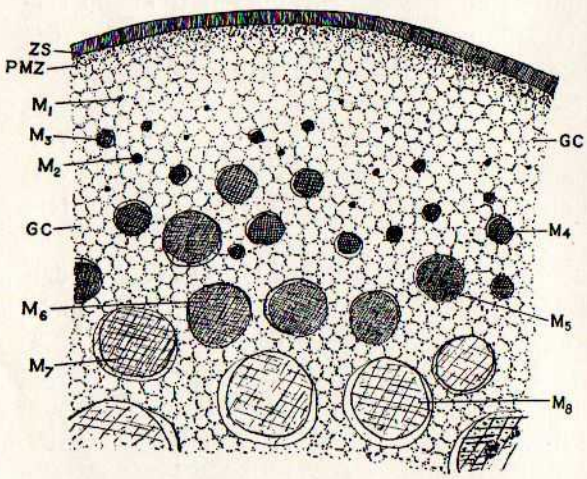


Figur 270. PASSERES (Fringillidae). – *Chloris chloris* Linnaeus: *Follikelzellen* mit stark entwickeltem Golgiapparat (*erg.*) und umgeben von Thekafasern; (*z.r.*) Zona radiata. (Nach Loyez, 1906)

Heranreifende Oozyten sind umgeben von einer sehr feinen Haut, der echten Zellmembran. Um diese legt sich außen das Follikelepithel, das seinerseits wieder einen Überzug durch die bindegewebige, die Blutgefäße führende Theka erhält (Figur 270).

Die Zellen des Follikelepithels bilden anfänglich als Membrana granulosa eine einfache Hüllschicht um das Ei. In diesem Stadium, das sein Ende findet, wenn der Eidurchmesser 650 μ überschreitet, nähert sich der Golgiapparat jeder Follikelzelle der Eimembran und dringt zur Hälfte durch sie hindurch in die Eizelle ein (Brambell, 1925), in welcher er wahrscheinlich eine wichtige Aufgabe bei der Dotterbildung zu erfüllen hat. Im Inneren der Eizelle zerfällt er ebenso wie deren

eigener Golgiapparat in viele Teilchen, die sich im ganzen Zellplasma verteilen. Brambell vermutet, daß zu gleicher Zeit noch andere Bestandteile der Follikelzellen (in flüssiger Form?) an dieser Überwanderung in die Eizelle teilnehmen. Ungefähr zur selben Zeit bahnt sich eine Differenzierung der Elemente, welche die Membrana granulosa aufbauen, in chromophile Zellen (»Nährzellen«) und gewöhnliche Follikelzellen (»Stützzellen«) an, und das Epithel wird infolge rapider Teilungsvorgänge aus einem einschichtigen zu einem mehrschichtigen. Ist der Durchmesser der Eizelle auf 3000 μ gestiegen, so bemerkt man von den Nährzellen nichts mehr; sie scheinen zum Aufbau einer Interzellulärsubstanz von kolloidalem Charakter aufgebraucht worden zu sein, welche bald danach als radiär gestreifte »Zona radiata« (Figur 270, *z. r.*) die Zellmembran von der Schicht der Stützzellen scheidet und der Oozyte innerhalb ihrer Umhüllung eine freie Rotation um die lange Achse ermöglicht — eine Bewegung, die dazu führt, daß schließlich in allen Follikeln der animale Eipol mit dem Keimbläschen der Anheftungsstelle des Follikels am Ovar zugekehrt ist (Bartelmez, 1912). Weiteres Wachstum der Oozyte hat zur Folge, daß alle Hüllen gewaltig ausgedehnt werden, und daß sich die Stützzellen schließlich wieder als einfache Zellage um sie spannen.



Figur 271. Gallus (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Ausschnitt aus der Peripherie einer Oozyte von 3 mm Durchmesser.* (*GC*) Grundzytoplasma; (M_1 bis M_8) aufeinanderfolgende Stadien der Umwandlung von Mitochondrien in Dotterkugeln; (*PMZ*) periphere Mitochondrienzone; (*ZS*) Zona radiata. (Nach Rogers Brambell, 1925)

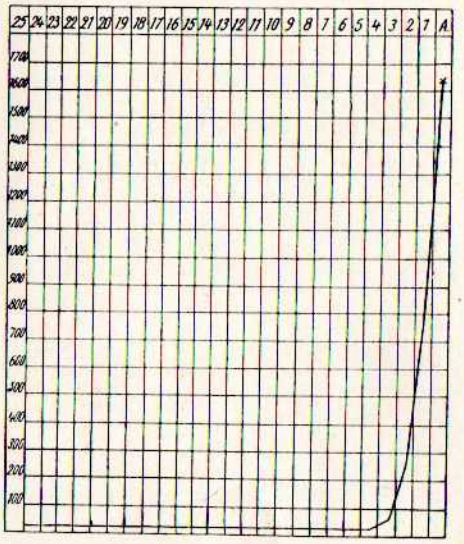
Dotterbildung

Der geringe, aus dem Ei stammende Dottervorrat, mit dem die Urgeschlechtszellen nach ihrer Ankunft im Gewebe des Keimwulstes ihre Laufbahn beginnen, ist nach einer Reihe von Zellteilungen völlig erschöpft. Von den Zellen des Follikelepithels mit Nährstoffen versorgt, bilden die Oozyten von neuem Dotter. Seine Entstehung scheint, nach den Untersuchungen von Brambell (1925), in der jungen Oozyte zunächst an die Nachbarschaft der Golgielemente geknüpft zu sein, die, wie wir soeben sahen, von zweierlei Herkunft sind. Es ist ein fettreicher Dotter, der in ihrer Umgebung auftritt (Figur 274, *A. yn*). Die Dotterkugeln dagegen, welche durch ihre rasche Größenzunahme hauptsächlich das Wachstum der Oozyte bedingen, entstehen vermutlich durch Umwandlung der Mitochondrien, die sich im Vorstadium der Dotterbildung zu einem feinen Nebel auflösen und im ganzen Zellplasma verteilen (Figur 271). Diese Dotterbildung setzt sich bis zum Stadium der Eireife, ja selbst über sie hinaus bis zur Befruchtung und zum Furchungsbeginn fort.

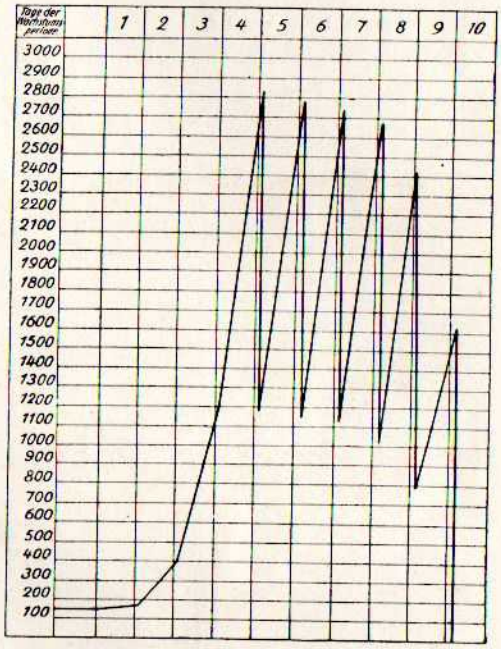
Große Wachstumsperiode des Eies

Wie Stieves (1918) Untersuchungen an der *Dohle* (*Coloeus monedula*) gezeigt haben, findet sich stets, auch nach der Brutzeit, in den tieferen Schichten des Ovars eine größere Anzahl von Follikeln, die infolge vorgeschrittener Dotter-

bildung die übrigen an Größe etwas übertreffen. Diese wachsen im Laufe des Herbstes und Winters ganz allmählich heran; gegen Ende des Jahres haben sie etwa das Doppelte, im März das 3- bis 4fache ihres ursprünglichen Durchmessers erreicht. Wenige Tage vor Beginn des Legeaktes erfahren nun diejenigen Eier, welche vor den übrigen einen Wachstumsvorsprung gewonnen haben und daher für die Erhaltung der Art in Betracht kommen (bei der *Dohle* sind es 5 bis 6, bei der *Taube* 2, selten 3), durch gewaltige Vermehrung ihrer Dottermenge eine ungeheuer rasche Vergrößerung, wie dies Figur 272 zur Anschauung bringt. Die Beanspruchung des mütterlichen Körpers



Figur 272.



Figur 273.

Figur 272. PASSERES (Corvidae). — *Coloeus monedula* Linnaeus: *Kurve des Wachstums eines Eierstockfollikels.* Abszissen: die Tage, von der Eiablage (*A*) rückwärts gezählt; Ordinaten: der Kubikinhalt des Follikels in Abständen von je 100 Kubikzentimetern. (Nach Stieve, 1918)

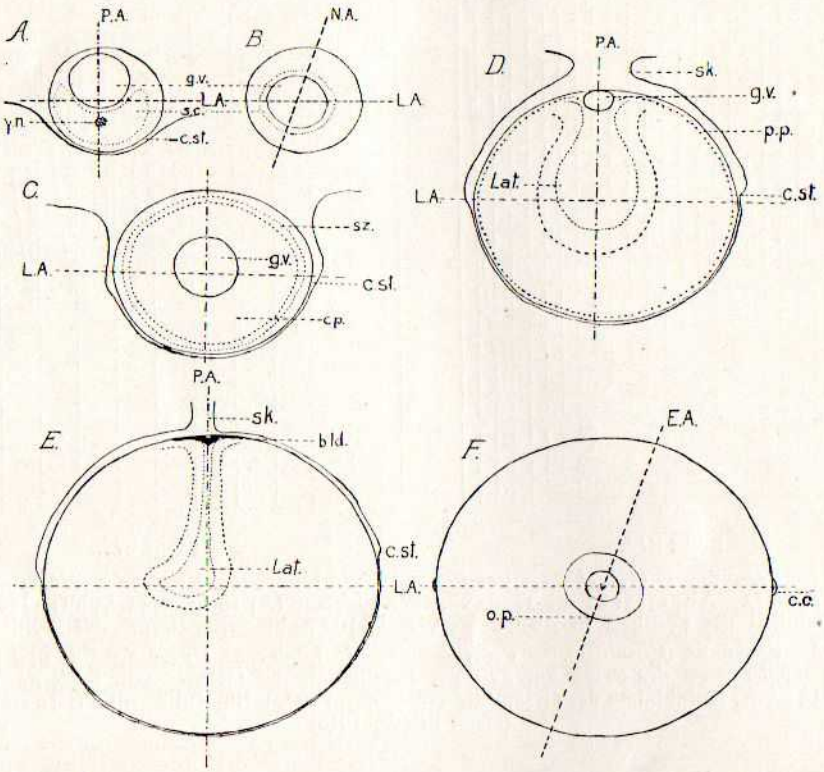
Figur 273. PASSERES (Corvidae). — *Coloeus monedula* Linnaeus: *Kurve der Zu- und Abnahme der Gesamtdottermasse des Ovars* zur Zeit der Produktion des Geleges von 5 Eiern. Auf der Ordinate ist der Kubikinhalt der Gesamtdottermasse von 100 zu 100 Kubikzentimetern eingetragen. (Nach Stieve, 1918)

ist dann enorm; die *Dohle* (Gewicht 225 Gramm), welche in der Fortpflanzungszeit an 5 bis 6 aufeinanderfolgenden Tagen je 1 Ei legt, muß, wenn sie es zu 6 Eiern bringt, innerhalb von 9 Tagen 9763,44 Kubikmillimeter Dotter bilden (den Dottergehalt des Eies als 1627,24 Kubikmillimeter angenommen), und diese Leistung verdoppelt oder verdreifacht sich noch, wenn der Vogel durch Entfernung der gelegten Eier zu 1 oder 2 Nachgelegen veranlaßt wird. Für viele Arten ist der Aufwand noch weit größer. Die 11 Eier eines vollzähligen Geleges *der Brautente* (*Lampronessa sponsa*) werden innerhalb von 11 Tagen gelegt und wiegen zusammen nahezu ebensoviel wie der mütterliche Körper (500 Gramm gegen 630 Gramm), ja *beim Tüpfelsumpfhuhn* (*Porzana porzana*) beträgt das Gewicht des vollen Geleges (12 Eier) gar 125 Prozent des Körpergewichts; dabei entfallen für *Lampronessa* etwa 40 Prozent, für *Porzana* etwa 35 Prozent des Eigewichts auf den Dotter. — Die im Laufe des Jahres herangewachsenen

Follikel, welche zur Auffüllung des Geleges nicht mehr benötigt werden (es sind *bei der Dohle* mehrere Hundert), gehen sämtlich nach Beginn des Brutgeschäfts zugrunde. Die Atresie beginnt mit einem Zerfall des Chromatins im Eikern und endet mit völliger Resorption des ganzen Follikels; keiner derselben kann ins Ruhestadium zurückkehren.

Bilateraler Bau der Oozyte und des Follikels

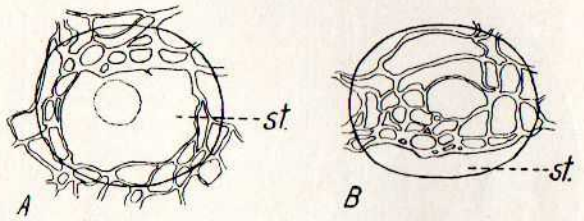
Schon die kleinsten Oozyten lassen, wie Bartelmez (1912) dargetan hat, eine animale Achse und eine längere Achse erkennen; beide stehen aufeinander senkrecht. Der Eikern liegt nicht im Zentrum, sondern ist nach dem animalen Pol zu verschoben, weil unter ihm, unter dem Einfluß des kernnahen Golgiapparates der Eizelle, die erste Dotterbildung vor sich geht (Figur 274, *A*). Infolge dieser exzentrischen Lage des Eikerns sind die Oozyten schon im Stroma ovarii so



Figur 274. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *Schemata zur Darstellung der Entwickelung der Oozyte.* ***A***, kleine Oozyte von 50 μ Durchmesser, in Seitenansicht, um die Beziehung der Polarachse zur langen Achse (der späteren Chalazenachse) zu zeigen. ***B***, derselbe Follikel von oben gesehen, mit Eintragung der langen Achse und der Achse des Eikerns (*N. A.*) ***C***, Oozyte von 600 μ Durchmesser, in Seitenansicht, *zu vergleichen mit Figur* ***A***. Das Keimbläschen hat eine nahezu zentrale Lage eingenommen, liegt jedoch dem animalen Pol etwas näher. ***D***, Oozyte von 3 mm Durchmesser, in Seitenansicht. Das Keimbläschen ist nun zum animalen Pol emporgestiegen, die etwas exzentrisch gelegene Latebra zeigt seinen Weg an. ***E***, reifes Ovarialei von 20 mm Durchmesser, in Seitenansicht. Das Keimbläschen hat sich stark abgeflacht, die exzentrische Lage der Latebra ist noch stärker betont als im vorigen Stadium. ***F***, dem Ovidukt entnommenes Ei in Ansicht von oben. Die Embryonalachse fällt mit der kurzen Achse der Keimscheibe zusammen. In allen Figuren bedeuten: (*bld.*) Keimscheibe; (*c. c.*) kloakale Chalaze; (*c. p.*) zentrales Protoplasma; (*c. st.*) kloakales Ende des Stigma (des gefäßfreien Streifens der Follikelwandung), an welchem die Ruptur des Follikels ihren Anfang nimmt; (*E. A.*) Embryonalachse; (*g. v.*) Keimbläschen; (*L. A.*) lange Achse oder Chalazenachse; (*Lat.*) Latebra; (*N. A.*) Kernachse; (*o. p.*) hinterer Rand des Blastoderms; (*P. A.*) Polarachse; (*p. p.*) peripheres Protoplasma; (*s. c.*) Zone des Mitochondriennebels, in der die Bildung von Dotterkügelchen eingesetzt hat; (*sk.*) Follikelstiel; (*s. z.*) periphere Mitochondrienzone; (*y. n.*) Dotterkern (Golgiapparat, der die ein diploides Centrosoma enthaltende Zentrosphäre umgibt). (Nach Bartelmez, 1912)

orientiert, daß ihre lange Achse der Oberfläche des Ovars ungefähr parallel läuft. Haben sie letztere, vom Follikelepithel umgeben, erreicht, so berührt das Follikelepithel in einer langen Kontaktzone das Peritonealepithel, um schließlich in diesem Bezirk mit ihm zu verwachsen. Der lange Durchmesser der Kontaktzone, des späteren Stigma, fällt dann mit der langen Achse der Oozyte zusammen (Figur 274, *c. st.*). Kurz danach umgibt sich der Follikel mit Bindegewebe, zunächst einer sehr zarten, ununterbrochenen Schicht, der Theka folliculi, danach mit einer lockeren Lage, der Theka vasculosa, in welche von der Rinde des Ovars her Kapillaren eindringen. An der Verwachsungsstelle, dem Stigma, des Follikels, machen diese Kapillaren halt: so verbleibt hier eine gefäßfreie Zone der Follikelwand (Figur 275), die sich bald als heller Streifen deutlich bemerkbar macht und, wenn der Follikel erst einmal die Oberfläche des Ovars stark vorgebuchtet hat, um zum gestielten Follikel zu werden, von dessen freiem Pol in der Ebene der langen Achse bis an den angehefteten Pol zieht, die Theka vasculosa in 2 symmetrische Hälften zerlegend.

Ist nun der Follikel in die große Wachstumsperiode getreten und steht sein Sprung nahe bevor, so ist er so orientiert, daß seine lange Achse (= Stigmaachse) mit der langen Achse des Ovidukts und ungefähr auch mit der anteroposterioren Achse des Vogels parallel läuft. Ein Ende der langen Achse des Follikels ist demnach kaudal gerichtet: es ist dies das »kloakale« Ende des Eies, das in geregelter Lagebeziehung zur späteren Embryonalanlage steht, denn es ist von vornherein schwerer als das entgegengesetzte Ende der langen Achse: die Latebra, welche spezifisch leichter ist als der gelbe Dotter, liegt nämlich etwas exzentrisch, und zwar dem späteren infundibularen Ende der langen Eiachse näher als dem kloakalen (Figur 274, *E*).



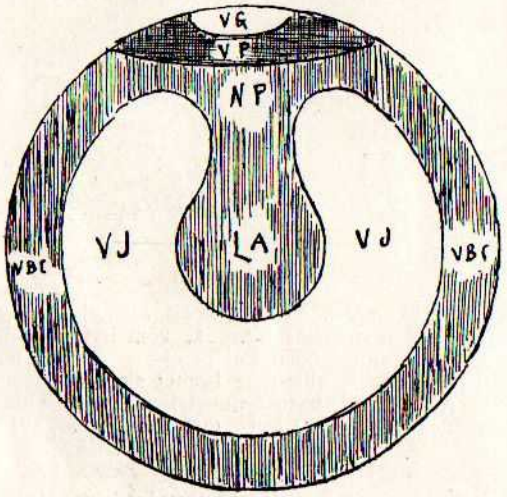
Figur 275. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Oozyte von 244 μ Durchmesser.* ***A***, vom freien, dem Peritonealepithel anliegenden Pol gesehen. ***B***, von der Seite gesehen. Das Kapillarnetz breitet sich beiderseits der langen Achse der Oozyte symmetrisch aus, läßt aber den Bezirk des Stigma (*st.*) frei. (Nach Bartelmez, 1912)

Follikelsprung

Das Platzen des Follikels wird dadurch eingeleitet, daß sich ihm das Infundibulum des Eileiters zuwendet und ihn fest umklammert. Der Follikel ist nun einem doppelten, sehr starken Druck ausgesetzt: einmal einem inneren Druck, ausgehend von der übermäßigen Dotterbildung, und einem äußeren Druck, an dem sich sowohl die Follikeltheka selbst (denn kurz zuvor sind in ihrer äußeren Zone elastische Fasern aufgetreten) wie auch die Wandung des Infundibulum beteiligen. Die letztere wird bei diesem Vorgang stark durchblutet und ist zudem noch muskulös. So reißt denn der Follikel, und zwar an der präformierten Stelle geringsten Widerstandes: dies ist stets das kloakale Ende des Stigma; denn während auf alle übrigen Teile der Follikelwand ein starker äußerer Druck ausgeübt wird, schaut dieser Wandbezirk frei ins Lumen des Eileiters, an der Übergangsstelle des Trichters in die drüsigen Abschnitte. Ein im Stigma verlaufender Riß, nur halb so lang wie der Durchmesser des Eies, genügt, um dieses hindurchschlüpfen zu lassen (Bartelmez, 1912).

Falls der Vogel sich bereits inmitten der Legezeit befindet, wird ein neuer Follikel nicht eher vom Infundibulum aufgesucht, als bis das vorangehende Ei den Uterus verlassen hat (in der Regel aber sehr bald danach), so daß sich unter normalen Verhältnissen niemals mehr als 1 Ei im Ovidukt aufhält. Unter den in die große Wachstumsperiode eingetretenen Follikeln kehrt sich das Infundibulum ausnahmslos dem größten zu. Sobald nun das Ei, mit dem späteren spitzen Pol voran, in den Ovidukt geglitten ist und von dessen peristaltischen Bewegungen vorwärts geleitet wird, erfolgt im obersten Abschnitt die Befruchtung. Diesem Vorgang geht die zweimal wiederholte Bildung einer Richtungsspindel und das Ausstoßen zweier, sehr kleiner Polkörperchen (Richtungskörper) voraus. Das erste wird kurz vor dem Follikelsprung ausgestoßen, und zwar in den »periovulären« Raum, der das Ei rings umgibt und von der Zona radiata trennt; das zweite dagegen wird erst nach dem Follikelsprung in den allerobersten Abschnitten des Eileiters gebildet. Bald nach Beginn der Eifurchung findet man von beiden keine Spur mehr. Während der Follikelsprung erfolgt, befindet sich der Eikern im Stadium der Bildung der zweiten Richtungsspindel (van Durme, 1914).

Bau des Reifeies



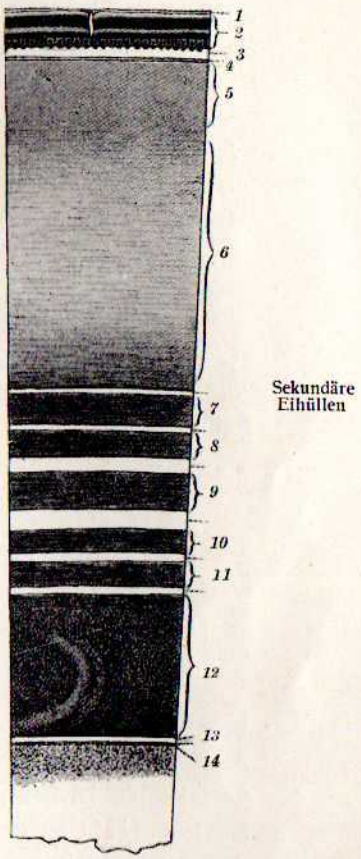
Figur 276. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *reifes Eierstocksei*. (*VG*) Keimbläschen, umgeben vom Bildungsdotter (*VP*); (*VBC*) der auf eine schmale Rindenzone beschränkte weiße Nährdotter, der den gelben Dotter (*VJ*) umgibt, sich unter der Keimscheibe zum Panderschen Kern (*NP*) verstärkt und von da als Latebra (*LA*) bis ins Zentrum hinabreicht. (Nach van Durme, 1914)

Beim Verlassen des Follikels besteht das Ei nur aus dem Keim und dem Dotter und wird umschlossen von einer sehr dünnen, faserigen Hülle, der Dotterhaut (Membrana vitellina), in der die vom Follikelepithel gelieferte Zona radiata enthalten ist. Sie besteht im wesentlichen aus einem Skleroprotein, das den Keratinen nahesteht.

Nach einer neueren Analyse (A. P. Mathews, 1916) enthält der Gesamtdotter *bei Gallus* 50 Prozent Wasser, 16 Prozent Proteine (überwiegend Vitellin), 23 Prozent Fette, 11 Prozent Lipoide (hauptsächlich Lezithin) und dazu noch Spuren von Salzen, Cholesterol, Lutein und so weiter. Diese Zusammensetzung gilt indessen nur für den Hühnerdotter. Nach den Untersuchungen von Tarchanoff (1884) enthält der Dotter von *Crex* 42 Prozent, von *Vanellus* 50 Prozent, von *Passer* 56 Prozent, von *Columba* 57,5 Prozent Wasser. Oppenheimer und Pincussen (1926) geben als Zusammensetzung des Dotters von *Anser anser* an: 44 Prozent Wasser, 17 Prozent Proteine, 36 Prozent Fette, 1 Prozent stickstofffreie Substanz und 1,3 Prozent Asche. Der Dotter nimmt fast die gesamte Masse des Ooplasma ein. Man kann an ihm 2 Modifikationen unterscheiden: den gelben und den weißen Dotter. Der gelbe Dotter besteht aus großen, bei *Gallus* 25 bis 100 μ messenden Kugeln, in denen unzählige feinste Körnchen eingeschlossen

sind, während die Kugeln des an Fetten weit ärmeren weißen Dotters in ihrer Größe außerordentlich schwanken und als Inhalt stark lichtbrechende Gebilde führen. Beide Dotterarten sind in bestimmter Weise verteilt. Peripherisch wird das gesamte »Gelbei« von einer Lage weißen Dotters umgeben, die wahrscheinlich unter dem Einfluß des Follikelepithels gebildet worden ist; diese Schicht verstärkt sich unter der (sogleich zu erwähnenden) Keimscheibe zum »Panderschen Kern« und erstreckt sich von da als flaschenförmige Masse bis zum Zentrum des Eies (Figur 276). Es deutet diese »Latebra« den Weg an, den der ursprünglich zentral gelegene Eikern genommen hat, um an die Peripherie zu wandern. Nachdem er dort angelangt ist, ruht der stark abgeplattete Eikern (das »Keimbläschen«) auf einer Lage von Bildungsdotter mit sehr feiner und dichter Granula, die, da sie die Gestalt einer konkav-konvexen Scheibe besitzt, als Keimscheibe bezeichnet wird (Figur 274, *E*, *bld*; 276, *VP*). Nach dem Befruchtungsvorgang wird sie in Blastomeren zerlegt. Vermutlich entsteht auch der Bildungsdotter unter dem Einfluß des Follikelepithels und zugleich auf Kosten des weißen Dotters, der in der Umgebung des Eikernes auftritt.

Im oberen Teil der Pars albuminifera wird das Ei zunächst mit einer sehr dünnen Haut, der Membrana chalazifera, umgeben, welche sich der Dotterhaut unmittelbar auflegt und aus einer Lage sehr dichten Eiweißes besteht. Sodann befestigt sich an den beiden Enden der langen Achse des Eies (die fortab als Chalazenachse bezeichnet werden kann) je ein zu einem faserigen Strang, der Chalaze (Hagelschnur), gerinnender Eiweißklecks, und zwar zunächst an dem vorangehenden (»kloakalen«)

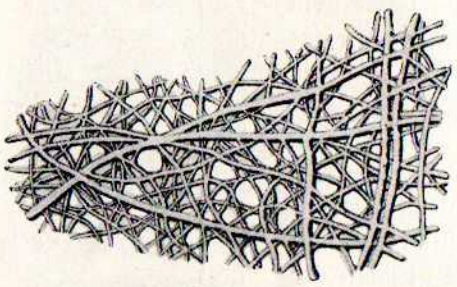


Figur 277.

Figur 277. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *schematischer Querschnitt durch Schale, Eiweiß und äußerste Dotterschicht des unbebrüteten Eies.* Vergrößerung 20 fach. (*1*) Kutikula; (*2*) Schwammschicht und Mamillenschicht der Schale; (*3*) Schalenhaut; (*4*) homogene Eiweißschicht; (*5* bis *12*) Eiweißschichten von verschiedener Dichte; (*13*) Membrana chalazifera; (*14*) äußerste Zone der Dotterkugel. (Nach W. v. Nathusius, 1868)

Pol (Figur 303, *A*). Als weitere Umhüllung gelangt in diesem Abschnitt des Ovidukts zuerst eine dünne Lage flüssigen, weiterhin eine dicke Lage dichten Eiweißes zur Ablagerung. Zur Bildung der letzteren treten engverfilzte Fasern dichten Albumens zusammen, deren Maschenwerk ein wenig dünnflüssiges Albumen einschließt. Durchzogen wird sie von den erwähnten Chalazen, welche, da das Ei in Schraubenlinien den Eileiter passiert und sie in der Rotationsgeschwindigkeit hinter dem Gelbei zurückbleiben, in einander entgegengesetzter Richtung spiralig gedreht sind. Die kloakale Chalaze pflegt schwerer zu sein als die infundibulare und sich an der später gebildeten Schalenhaut zu befestigen; ihr Partner dagegen endet frei in der Eiweißlage. Beider Aufgabe kann ledig-

lich die sein, als Puffer zu wirken und das Gelbei vor starken Erschütterungen zu schützen. Nach etwa 3stündigem Aufenthalt in der Pars albuminifera (*diese Zeitangabe gilt* wie die folgenden *für das Huhn*) gelangt das Ei in den Isthmus, wo es innerhalb von etwa einer Stunde als weitere Umhüllung die Schalenhaut (Figur 278) erhält, eine farblose, durchscheinende Membran, welche aus dicht verfilzten Fasern besteht. Ihre Zusammensetzung aus 2 Blättern (einem inneren, aus feinsten, und einem äußeren, aus gröberen Fasern aufgebauten Blatt) wird besonders deutlich am infundibularen Eipol, da hier beide nach Ablage des Eies auseinanderrücken und einen mit Luft erfüllten Raum, die »Luftkammer«, umgeben, welcher, zunächst sehr klein, sich mit zunehmender Verdunstung des im Ei enthaltenen Wassers allmählich vergrößert (Figur 303, *A*). Wenn das Ei in den Uterus eintritt, weist die von der Schalenhaut umschlossene Eiweißschicht erst 40 bis 50 Prozent des endgültigen Gewichtes auf. Es fehlt dem Ei also noch eine sehr beträchtliche Menge Eiweiß, nämlich die ganze Schicht, die am fertigen Ei als äußerer Mantel dünnflüssigen Albumens unter der Schalenhaut gefunden wird. Sie wird, wie die Untersuchungen von Pearl und Curtis (1912) gezeigt haben, von den Drüsen der Uteruswandung sezerniert und auf osmotischem Wege durch die Schalenhaut hindurch aufgenommen. Nach 5- bis 7stündigem Verweilen im Uterus ist dieser Vorgang beendet; noch vor seinem Abschluß haben die Kalkdrüsen dieses Eileiterabschnittes begonnen, eine weiße, zähe Flüssigkeit abzuscheiden, in welcher kohlensaurer Kalk wohl in Form von Kalkalbuminaten gebunden ist. Erst nach ihrem Austritt ins Lumen des Uterus sondern sich die Kalksalze von der Grundsubstanz und erstarren zur Bildung der Kalkschale. Die Schichtung, die man an letzterer erkennen kann, ist ein Ausdruck der allmählichen Ablagerung und Kondensierung dieses im Verlauf von 12 bis 16 Stunden abgesonderten Sekretes. Die innersten Lagen werden als Mamillenschicht bezeichnet, nach der Gestalt der sie auszeichnenden Kalksäulchen, welche — zusammenhängende Lückenräume zwischen sich fassend — mit abgerundeten Enden gegen die Schalenhaut vorspringen, und deren Abstand voneinander den Epithellücken oder Kalkdrüsenmündungen in der Uterusschleimhaut entsprechen dürfte. Sie enthalten in ihrem Inneren einen organischen Kern, der als erstes organisches Drüsensekret der Uterusdrüsen mit der Schalenhaut verklebt ist und auf ihr zottenartige Vorsprünge erzeugt (Giersberg). Infolge weiterer Anhäufung von Kalkalbuminaten verschmelzen die Mamillen nach der Schalenoberfläche zu miteinander und gehen ohne scharfe Grenze in eine dichtere, zusammenhängende Kalkschicht (»Schwammschicht«) über, die sich aus netzartig verbundenen Faserzügen aufbaut und *bei den »Ratiten«* (*außer Apteryx*) einen regelmäßigen Wechsel hellerer und dunklerer Lagen erkennen läßt (Figur 279). Stets nimmt diese Zone den weitaus größten Teil der Schale ein, und gewöhnlich, aber nicht immer (so nicht bei *Turnix*, *Pterocles*,



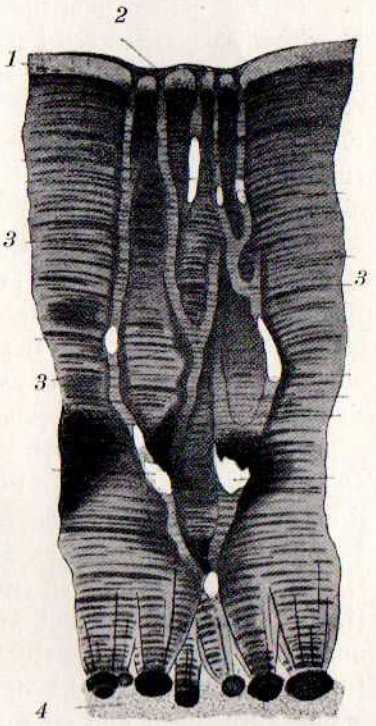
Figur 278. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *ein Stück der Schalenhaut* nach Behandlung mit Essigsäure. Vergrößerung 350fach. (Nach W. v. Nathusius, 1868)

Kalkschale

Opisthocomus, Rhea, Casuarii), lagert sich auf ihr eine elastische, strukturlose Membran, das »Oberhäutchen« (Kutikula) ab, deren Verkalkungsgrad in der größeren oder geringeren Glätte des Eies zum Ausdruck kommt. Sie ist vornehmlich *bei den Steganopodes, Podiceps, Spheniscus, Phoenicopterus und Crotophaga* von bedeutender Dicke und kreidiger Beschaffenheit. Giersbergs Untersuchungen haben es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Kutikula nicht im Uterus gebildet wird, sondern durch Gerinnung von Sekret entsteht, welches aus dem Eiweißteil noch nach Ausbildung der Kalkschale herabwandert.

Zusammensetzung der Eischale. Die Schale der meisten Vogeleier hat ein spezifisches Gewicht von etwa 2; bei *Struthio* ist es höher: 2,51. Sie setzt sich bei *Gallus* zusammen aus: 89 bis 97 Prozent Kalziumkarbonat, 0 bis 2 Prozent Magnesiumkarbonat, 0,5 bis 5 Prozent Kalzium- und Magnesiumphosphat und 2 bis 5 Prozent organische Stoffe (Oppenheimer und Pincussen, 1926); für das Ei von *Struthio* fand Balland (1881) eine Zusammensetzung aus 91,4 Prozent Kalziumkarbonat, 2 Prozent Magnesiumkarbonat, 0,7 Prozent Kalziumphosphat und 4,9 Prozent schwefelhaltiger, organischer Substanz.

Die Schale wird von »Porenkanälen« durchzogen, welche in den Lücken der Mamillen ihren Anfang nehmen und an der Oberfläche der zusammenhängenden Kalkschicht endigen. Sie ermöglichen den für die Entwickelung des Embryo erforderlichen Gasaustausch. Bei zunehmender Austrocknung der Schale, wie sie der Bebrütungsakt im Gefolge hat, vergrößert sich das Kanallumen; die Kanäle werden mithin, je mehr der Embryo heranwächst, um so durchlässiger für Luft. Besonders weit sind sie *bei Podiceps. Bei den »Ratiten«* (mit *Ausnahme von Apteryx*) verzweigen sie sich nach außen, so daß dann in jedem Schalengrübchen ganze Gruppen von Kanälen ausmünden (wohl eine Folge der bedeutenden Eigröße, die eine Vermehrung der Kanäle verlangt); an den Eiern der übrigen Vögel stellen sie einfache Röhren dar, die in großer Zahl die Schale durchziehen (*beim Huhn* sind es rund 7600) und am stumpfen Pol am dichtesten angeordnet sind. Sofern eine Kutikula vorhanden ist, übernimmt sie die Aufgabe, den Gasaustausch zu regulieren und das Eindringen von Feuchtigkeit durch die Porenkanälchen zu verhindern, da sie in gequollenem Zustande deren Mündungen verschließt.



Figur 279. STRUTHIONES. — *Struthio camelus* Linnaeus: *Radialschliff durch die Schale, die von verästelten, zum Teil durch den Schliff ihrer rückwärtigen Wandung beraubten Kanälen (3) durchzogen wird.* Sie münden an der Eioberfläche bei (2), nachdem sie durch die Kutikula (*1*) hindurchgetreten sind, und nehmen ihren Anfang zwischen den Mamillen, die in der Schalenhaut (*4*) wurzeln. Vergrößerung 50 fach. (Nach W. v. Nathusius, 1868)

Riddle und Reinhart (1926) fanden, daß der Gehalt des Blutserums an Kalzium bei Tauben 108 Stunden vor dem Follikelsprung (oder, was das gleiche besagt, 123 Stunden vor der Bildung der Eischale) plötzlich auf mehr als das

Doppelte steigt, nämlich von 9,5 Milligramm auf 21, ja vereinzelt auf 27 Milligramm in 100 Kubikzentimeter Serum. Die Autoren nehmen an, daß, wie bei den Säugern, so auch bei den Vögeln der Kalkgehalt des Blutes durch die innere Sekretion der Parathyreoideae geregelt werde.

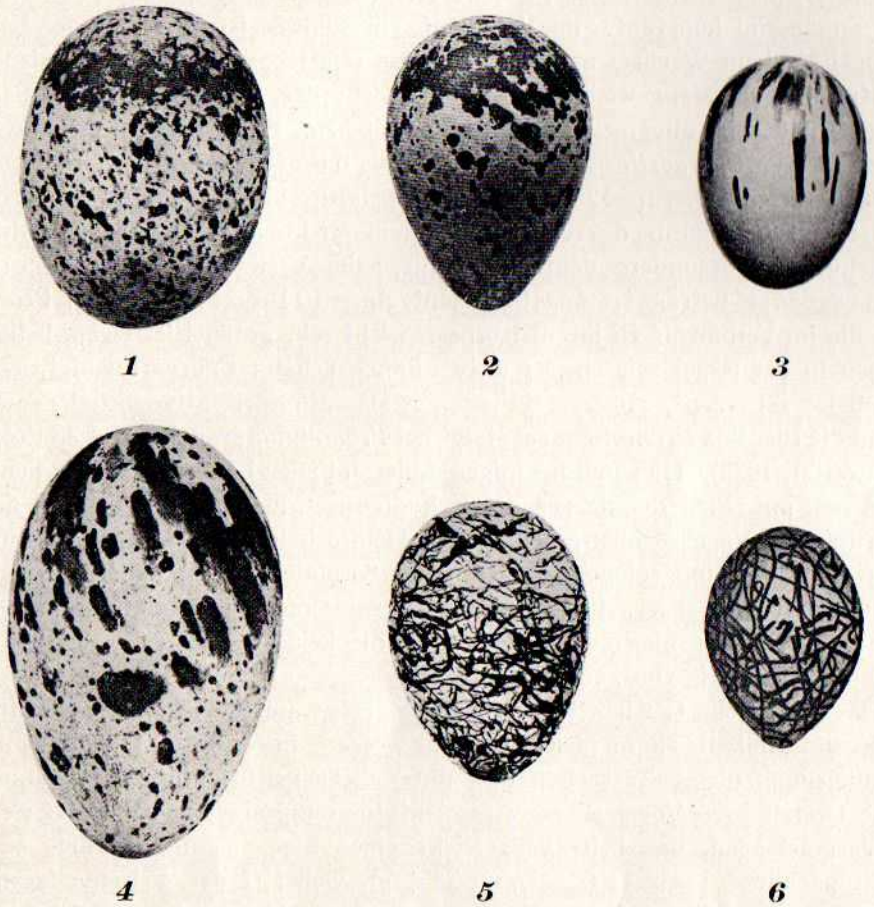
Färbung der Schale

Bei einer ganzen *Anzahl von Vogelgruppen* ist auf die Färbung der Kalkschale gänzlich verzichtet. Hierher gehören *alle Pici, Trochili, Colii, Macrochires, Striges, Coraciidae, Meropidae, Alcedinidae, Psittaci* und *fast alle Columbae* (bis auf einige Arten, die zartgelbe Eier legen). In anderen Fällen, so *bei den meisten Passeres, Ralli, Laro-Limicolae, Caprimulgi und Accipitres*, ist die Eischale nicht weiß, sondern wird durch Pigmente gefärbt, die sich ihr im Uterus auflagern. Bunte Eier haben sich wohl gewöhnlich aus weißen entwickelt (wie dies besonders klar *bei den nestschmarotzenden Cuculiden* zutage liegt, die im Gegensatz zu den *primitiven, brutpflegenden Formen* gezeichnete Eier legen), doch kann die im Lauf der Phylogenese erworbene Eifärbung auch wieder völlig verlorengehen. Unter den Färbungen des Eies ist scharf zu unterscheiden zwischen Grundfarbe und Fleckenfarbe. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Grundfarbe, welche stets eine diffuse Verteilung zeigt und bei manchen Arten (so *bei Crotophaga*) selbst die Mamillenschicht durchtränkt, in den tubulösen Drüsen des Uterus gebildet wird. Sehr häufig tritt als Grundfarbe das blaue Oozyan auf, ein echter Gallenfarbstoff, dessen völliges Fehlen Krukenberg bei keiner einzigen Vogelart mit Sicherheit nachweisen konnte. Der gleiche Forscher fand ein entsprechendes gelbes Pigment (Oochlorin) in den Eiern der *Casuarii*, ein rotes (Ooxanthin) allein in den Eiern der *Crypturi*. Einfarbig schwarz sind die Eier der zu den *Crypturi* zählenden *Nothoprocta perdicaria*.

Die Fleckenfärbung wird (*wenigstens bei den Laro-Limicolae*) nach den Untersuchungen von Hans Fischer (1925) hervorgerufen durch einen braunroten, dem Blutfarbstoff nahestehenden Farbstoff: das Ooporphyrin. Es ist dies ein Hämin, aus dem das Eisen abgespalten ist. Über das Entstehen dieser Fleckenfärbung erfahren wir durch Giersberg (1923), daß sie in besonderen Mesodermzellen (Lymphoblasten?) gebildet wird, die sich anfänglich um die Kapillaren der Tube und des Eiweißteiles des Oviduktes ansammeln, wo sie anscheinend in dem von Blut infiltrierten Gewebe das von zersetzten Erythrozyten stammende Hämoglobin aufnehmen und zu Pigment verarbeiten. Diese Mesodermzellen wandern alsdann bis unter das Epithel des Tubenteiles und treten in großen Mengen durch dasselbe hindurch, worauf sie im Lumen des Eileiters zerfallen. Mit dem Vorgang des Zerfalles geht starke Pigmentbildung im Zellinneren einher. Nunmehr rücken die Zelltrümmer im Eileiter abwärts; je tiefer sie dabei gelangen, um so mehr werden sie in Pigment umgewandelt, »bis schließlich nur noch Farbstoff übrigbleibt, der in einer klebrigen, eiweißhaltigen Flüssigkeit — herrührend von den Resten der zersetzten Zellen und von seröser Flüssigkeit — suspendiert ist. Die Pigmentteilchen werden auf ihrem Wege zu solchen gröberen Klumpen und Flecken zusammengeballt, wie sie nachher auf der Eischale erscheinen. Im Uterus werden sie dann mehr oder weniger oberflächlich, je nach dem Zeitraum ihres Eintreffens, auf die Kalkschale abgeklatscht. Die Zeichnung des Eies hängt also von der Art der Zusammenballung der Pigmentteilchen während ihrer Wanderung durch den Eileiter ab« (Giersberg). Je länger der Prozeß dauert, beziehungsweise je früher er einsetzt, desto tiefer lagert sich der Farbstoff in die Kalkschale ein.

In sehr seltenen Ausnahmefällen treffen die Pigmentpartikelchen im Uterus ein, bevor sich die Kalkschale angelegt hat; man findet den Farbstoff dann zwischen Eiweiß und Schale statt auf der Schalenoberfläche.

Die Fleckung wird um so gleichmäßiger über das ganze Ei verteilt sein, je reichlicher die aus der Pars albuminifera stammende eiweißhaltige Flüssigkeit ist, in der die Farbpartikel suspendiert sind und die schließlich zur Kutikula erstarrt. Erfährt letztere (wie *bei Crotophaga und Pelecanus*) eine starke Verkalkung, so kann sie die Färbung der Eischale völlig verdecken.



Figur 280. *Eier australischer Vögel mit Fleckenfärbung*, und zwar von: **1**, *Gygis alba* Sparrman (Lari); **2**, *Chlidonias leucopareia fluviatilis* Gould (Lari); **3**, *Ptilorhis victoriae* Gould (Passeres, Paradisaeidae); **4**, *Sterna fuliginosa* Gmelin (Lari); **5**, *Chlamydodera maculata* Gould (Passeres, Paradisaeidae); **6**, *Irediparra gallinacea* Temminck (Parridae). **1** und **2** mit Pigmentanhäufung um den infundibularen Eipol; **3** mit meridional verlaufenden Wischern; **4** mit Wischern, die eine spiralige Drehung des Eies verraten; **5** und **6** mit Schnörkeln, die eine Folge von komplizierten Bewegungen des Eies im Uterus während der Pigmentablagerung sein dürften. (Nach North, 1901 bis 1914)

Da das Ei mit dem spitzen Ende voran den Eileiter durchwandert, so sammeln sich die Farbstoffteilchen häufig besonders dicht in der Umgebung des nach oben schauenden stumpfen Poles an, um dort einen breiten Fleckenring zu bilden (Figur 280, **1**, **2**). Erfährt nun das Ei während der Ablagerung dieser Ooporphyrinkleckschen noch dazu eine spiralige Drehung im Uterus, so entstehen

Wischer und Schnörkel. Wenn die Zeichnungsflecken deutlich gedreht sind (wie bei *vielen Lari, Limicolae, Alci* und zuweilen auch bei *Accipitres*), so ist die Spirale bei manchen Arten linksgewunden, bei anderen, wie in Figur 280, *4*, rechtsgewunden.

Nicht um den stumpfen, sondern um den spitzen Pol sammelt sich das Fleckenpigment mit einiger Regelmäßigkeit bei den *Geiern*, als Ausnahme auch bei anderen Arten — ein Zeugnis dafür, daß jene Umwendung des Eies im Uterus, die den Legeakt einzuleiten pflegt, schon vor der Ablagerung der Farbstoffteilchen stattfinden kann (Tammes, 1928).

Schalendicke

Die Dicke der Schale ist für jede Art (ausgenommen einige *Francolinus-Arten*) annähernd konstant. Ihr Verhältnis zur Eigröße ist innerhalb der Klasse der Vögel starkem Wechsel unterworfen. Das relative Schalengewicht, also das Verhältnis des Schalengewichts zum Vollgewicht des Eies, nimmt aus mechanischen Gründen im allgemeinen mit der Eigröße zu. Es beträgt *bei den Passeres* und den kleinen *Charadriiden* in der Regel 5 bis 6 Prozent, *bei großen Raubvögeln* 10 Prozent, *bei Megalornis* 12 Prozent, *bei Casuarius* 14 Prozent und *bei Struthio* 20 Prozent. Die Zunahme des relativen Schalengewichts mit steigendem absolutem Eigewicht wird besonders deutlich, wenn nahe Verwandte miteinander verglichen werden: es beträgt *bei Anas* 8 Prozent, *Anser* 10 Prozent, *Cygnus* 12 Prozent. Vögel, die im Verhältnis zu ihrem Körpergewicht sehr große Eier legen, beliefern dieselben in der Regel mit einer relativ dünnen Schale: *Charadrius* und *Oceanodroma* 5 bis 6 Prozent, *Apteryx* 8 Prozent. Das größte relative Schalengewicht besitzen die Eier von *Francolinus*: es steigt bei *Francolinus granti* bis auf 33 Prozent (Schönwetter, 1925). Hier und in einigen anderen Fällen besonders dicker Schalen mag es sich um einen Schutz gegen Beschädigungen handeln, die dem Ei durch den brütenden Vogel drohen; denn nach Heinroth legen Arten mit plumpen, bewehrten Füßen und solche, die sich ohne Sorgfalt auf das Gelege zu setzen pflegen, dickschalige Eier. Ferner mag auch der Grad der Insolation eine Rolle spielen: die Eier der meisten Höhlenbrüter, die keines Schutzes gegen Sonnenbestrahlung bedürftig sind, sind dünnschalig.

Das spezifische Gewicht der Eischale ist meist annähernd 2; das spezifische Gewicht des Eiinhaltes kann gleich 1 gesetzt werden. Schönwetter (1925) hat unter Zugrundelegung dieser Tatsachen und unter Berücksichtigung des Umstandes, daß die Gestalt jedes Vogeleies der eines Rotationsellipsoides gleichgesetzt werden darf, vorgeschlagen, das Frischvollgewicht eines Eies aus der Eischale zu berechnen nach der Formel: $G = {}^1/_2 (AB^2 + g)$, wobei G das Frischvollgewicht, g das Schalengewicht, A die lange und B die kurze Hauptachse des Eies ist.

Eiform

Die Gestalt der Vogeleier wechselt sehr, und zwar von annähernder Kugelform (*Striges, Alcedinidae*) bis zu jener extremen Kreiselform, die für *die Limicolen und Alcidae* charakteristisch ist. Auch langgestreckte Eier lassen keineswegs stets einen stumpfen und einen spitzen Pol unterscheiden; so sind (nach Rey, 1900) gleichhälftig-elliptisch die Eier der *Caprimulgi, Trochili, Pterocletes* und *Megapodiidae*, gleichhälftig-spitzelliptisch die Eier von *Casuarius* und *Rhea*.

Maßgebend für die Gestalt der Schale sind einmal die Kontraktionsverhältnisse der Uteruswandung, insonderheit wird sie bestimmt durch das Zusammenwirken der Längs- und der Ringmuskelschicht. »Wenn die Kontraktionen so ablaufen, daß der Eileiter vor dem Ei ausgedehnt ist, während die

zirkulären Fasern hinter dem Ei sich zusammenziehen, wird dieses lang, schmal und spitz werden; es wird dagegen kurz und breit werden, wenn der Widerstand, auf den es bei seiner Vorwärtsbewegung stößt, groß ist« (Curtis, 1914).

Hinzu kommt als gestaltender Faktor die Form des Beckens. Wenn auch das Vogelbecken, außer bei *Struthio* und *Rhea*, nach unten offen ist und die beiderseitigen Schambeine durch ein aus der Beckenhöhle heraustretendes Ei ziemlich weit voneinander abgedrängt werden können, so bleibt doch der Einfluß der Beckengestalt auf die Eiform unverkennbar. Tauchervögel, deren schmales Becken durch ihre Bewegungsweise bedingt ist, haben daher sehr langgestreckte Eier, voran *Colymbus*, aber auch *Podiceps* und *Phalacrocorax*. Das hat schon Faber (1826) erkannt. Relativ sehr große Eier, wie die von *Apteryx* und *Megapodius*, sind lang ausgezogen.

Legeakt

20 bis 24 Stunden nach dem Follikelsprung ist das Ei *des Huhnes* zur Ablage bereit (während das Ei *der Taube* etwa 41 Stunden im Eileiter verweilt). Es liegt dann noch immer mit seinem spitzen Ende der Vagina zugewandt. Der Zugang zu letzterer befindet sich, da eine von der Ventralseite vorspringende Uterusfalte die abwärtsgerichtete Fläche des Eies umfaßt, ein wenig dorsal vom spitzen Pol. Beim Legeakt »stülpt sich zunächst die Vagina in die Kloake hinein nach außen um, darauf stülpt sich die Kloake um, während sich die Vagina ganz bedeutend erweitert und an dem prolabierenden Uterus direkt nach außen allmählich eine so große Öffnung bloßlegt, daß das Ei hinausschlüpft« (Wickmann, 1896). Hierbei erfährt das Ei unter der Einwirkung von Muskelzügen der Uteruswand in der Regel eine Umdrehung und wird dann mit dem stumpfen Pol voran geboren. Die Beibehaltung der ursprünglichen Lage führt vielfach den Tod des Vogels infolge »Legenot« herbei. *Bei den Columbae* aber scheint die sekundäre Umwendung des Eies beim Legeakt stets zu unterbleiben (Whitman, 1919). Der Zeitpunkt der Eiablage wird wesentlich durch psychische Faktoren bestimmt; es ist dem Vogel möglich, beim Fehlen günstiger Umstände das Ei längere Zeit in den unteren Teilen des Eileiters zurückzuhalten, was von besonderer biologischer Bedeutung *bei den parasitischen Kuckucken* geworden ist.

Eiweiß

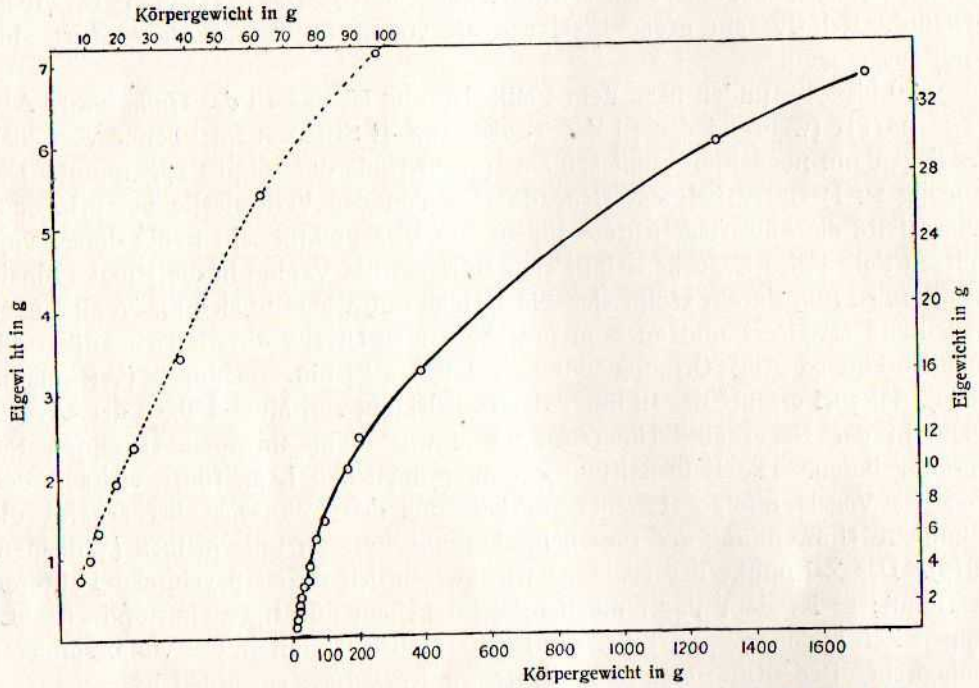
Der Reiz, der zur sekretorischen Tätigkeit der Eiweiß liefernden Drüsen des Ovidukts führt, ist wohl ein Kontaktreiz. Er ist in der Regel proportional der Größe des durchtretenden Eies; abnorm kleine Dotterkugeln (»Spareier«) werden infolgedessen auch mit einem entsprechend dünneren Eiweißmantel beliefert. Doch fand Heinroth (1922), daß große und kleine Eier der gleichen Vogelart, sofern ihre Größe die normale Variationsskala nicht verläßt, in der Dottergröße nicht wesentlich voneinander abweichen, wohl aber in Hinsicht auf das Eiweißvolumen. So beherbergten 2 Eier von *Larus ridibundus* mit einem Gewicht von 43 und 30 g übereinstimmend einen Dotter von 9 g; *ein Haushuhnei* von 45 g hatte 18 g Dotter, *ein anderes derselben Rasse* von 68 g hatte 21 g Dotter.

Verhältnis des Dottergewichts zum Eiweißgewicht

Das Verhältnis des Dottergewichts zum Eiweißgewicht ist also bei der gleichen Art nicht unbedeutenden Schwankungen unterworfen, wobei der Eiweißanteil die variablere Größe ist.

Im allgemeinen haben Nestflüchter verhältnismäßig größere Dotter als Nesthocker. So beträgt (nach Heinroth, 1922) das Dottergewicht, bezogen auf das Gewicht des Gesamteies = 100, bei den Nesthockern: *Jynx torquilla* 15, *Columba* 18 bis 22, *Passer domesticus* 20, *Geopelia humeralis* 25; dagegen bei den

Nestflüchtern: *Larus argentatus* 22, *Larus ridibundus* 25 bis 28, *Gallus* 33$^1/_3$, *Aix galericulata* 36 bis 40, *Gennaeus* 37 bis 42, *Spatula clypeata* 50. Bei diesen Berechnungen hat Heinroth das Gewicht der Eischale vernachlässigt. Besser verwertbar sind die Untersuchungen von Tarchanoff (1884), aus dessen Tabellen sich das Verhältnis des Dottergewichtes zum Eiweißgewicht einwandfrei errechnen läßt. Das Ergebnis weicht nicht unwesentlich von Heinroths Zahlen ab. So ergibt sich für Nesthocker: *Corvus frugilegus* 18 Prozent, *Passer domesticus* 25 Prozent, *Columba* 27 Prozent; für Nestflüchter: *Vanellus* 57 Prozent, *Crex* 67 Prozent, *Gallus* 62 Prozent, *Numida* 80 Prozent, *Anser* 103 Prozent.



Figur 281. PASSERES (Oscines). — *Verhältnis des Eigewichts zum Körpergewicht.* Rechte Kurve (ausgezogen): für alle Größenklassen. Linke Kurve (punktiert): nur für die kleinen Arten, bis zu 100 g Körpergewicht, in vergrößertem Maßstab. (Nach J. S. Huxley, 1927)

Zusammensetzung des Eiweißes

Das frische Hühnereiweiß zeigt eine schwach alkalische Reaktion; sein spezifisches Gewicht ist etwas größer als das des Dotters, nämlich 1,045. Es enthält 85 bis 88 Prozent Wasser, 12,2 Prozent Proteine, 0,5 Prozent Glukose, 0,66 Prozent Asche, sowie Spuren von Seifen, Fetten und Cholesterol.

Diese Analyse gilt nur für *das Hühnereiweiß*. Daß das Eiweiß in den Eiern *vieler anderer Vogelarten* anders zusammengesetzt ist, zeigt schon die flüchtigste Untersuchung. Das Hühnereiweiß erstarrt bei Erhitzung über 50° C zu einem festen, weißen, undurchsichtigen Gerinnsel. In den Eiern vieler Vogelgruppen aber bleibt das Eiweiß auch bei einer Erhitzung bis zum Siedepunkt glasartig hell.

Das Eiweiß ist in gekochtem Zustande glasig *bei allen Passeres, Striges, Psittaci, Columbae, Sphenisci*, ferner *bei Uria, Ardea, Limosa*; dagegen ist es weiß und undurchsichtig *bei den Galli, Anseres, Ralli, Casuarius, Podiceps*. Innerhalb der *Gruppe der Laro-Limicolen* treten Übergänge vom einen zum anderen Typus auf: Heinroth (1922) beschreibt das gekochte Eiweiß von *Haematopus* als »etwas

glasiger als *beim Huhn*«, von *Larus ridibundus* »ähnlich *Huhn*«, von *Vanellus* »milchig getrübt«, von *Larus argentatus* »glasig«.

Tarchanoff (1884), der die Eigenschaften des glasig bleibenden Eiweißes (»Tata-Eiweiß«) von *Riparia* untersuchte, fand, daß bei ihm Gerinnungserscheinungen erst nach Erhitzung auf 95° C auftreten, während das Hühnereiweiß sich schon bei 45 bis 50° C trübt; ferner wird das Tata-Eiweiß durch künstlichen Magensaft 8- bis 10mal schneller als Hühnereiweiß in Peptone übergeführt. Im Verlaufe der Embryonalentwickelung ändert es seine Eigenschaften völlig und nimmt mehr und mehr diejenigen des Hühnereiweißes an, und zwar auf die Einwirkung von Kohlensäure hin. Es verliert während der Bebrütung 6 bis 7 Prozent Wasser.

Das frische Eiweiß der *Kiebitzeier* vermittelt in mancher Hinsicht zwischen dem Tata-Eiweiß und dem Hühner-Eiweiß: es gerinnt schon bei 55 bis 60° C und bleibt dabei fast so durchsichtig wie zuvor; in künstlichem Magensaft wird es langsamer als das Tata-Eiweiß, aber rascher als das Hühner-Eiweiß verdaut.

Eigröße

Im allgemeinen steigt die relative Größe der Eier innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe mit der Abnahme der absoluten Körpergröße (Figur 281). Aus dem großen Material, das Heinroth (1922) zur Erläuterung dieser Tatsache zusammengetragen hat, seien nur einige Beispiele angeführt. Es verhalten sich die Körpergewichte von

[Passeres] *Acrocephalus scirpaceus* (13 g): *Corvus corax* (1300 g) = 1 : 100
und ihre Eier (1,6 g : 30 g) . . . . . = 1 : 20

[Pici] *Dryobates minor* (21 g) : *Dryobates medius* (40 g) : *Dryobates major* (80 g) : *Dryocopus martius* (330 g) . = 1 : 2 : 4 : 16
und ihre Eier (3 g : 4,5 g : 5,2 g : 11 g) . . . = 1 : 1,5 : 2 : 4

[Lari] *Sterna albifrons* (40 g) : *Larus minutus* (125 g) : *Larus argentatus* (1000 g) : *Larus marinus* (1500 g) . . = 1 : 3 : 6 : 24 : 36
und ihre Eier (10 g : 38 g : 90 g : 110 g) . . . = 1 : 2 : 4 : 9 : 11

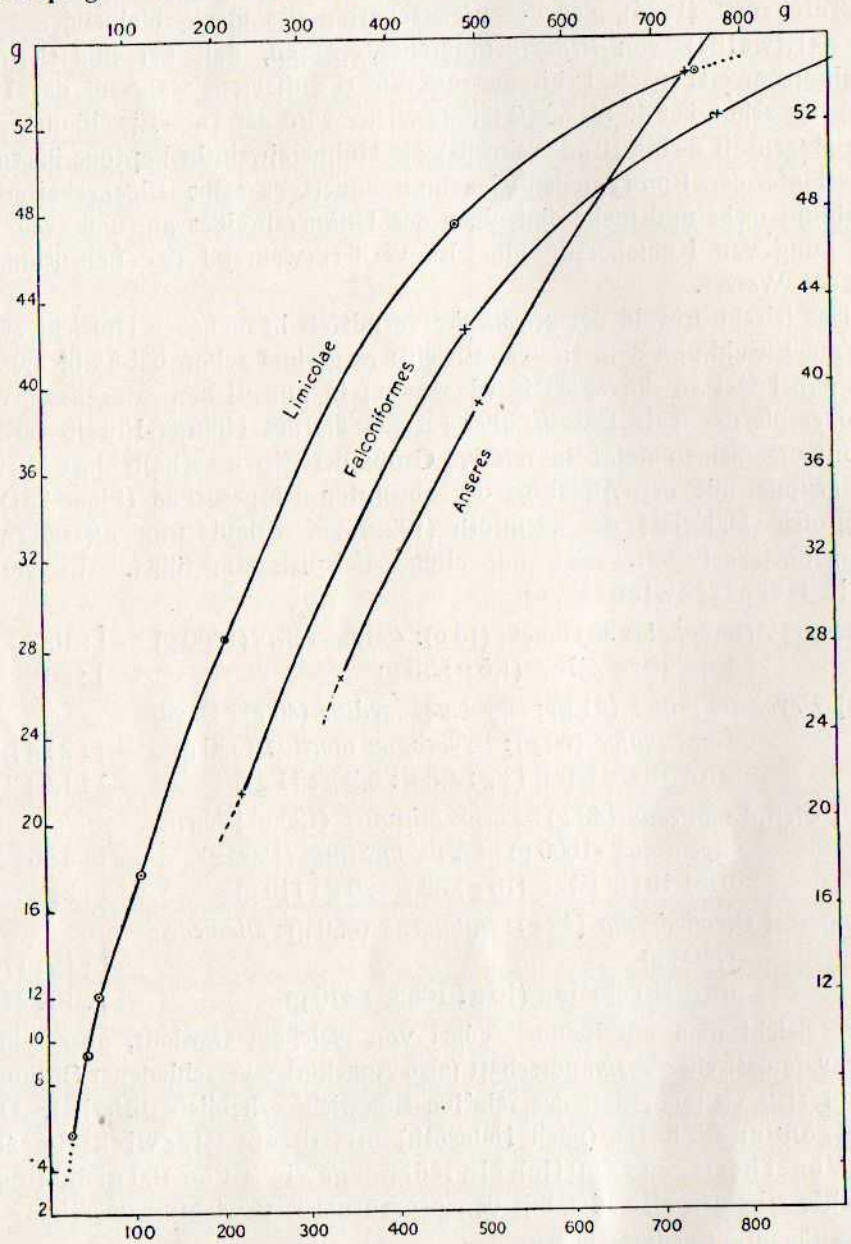
[Tubinares] *Oceanodroma* (45 g) : *Fulmarus* (680 g) : *Diomedea* (7500 g) . . . . . = 1 : 15 : 170
und ihre Eier (10 g : 105 g : 470 g) . . . . = 1 : 10 : 47

Vergleicht man miteinander Vögel von gleichem Gewicht, aber sehr entfernter systematischer Verwandtschaft (also Angehörige verschiedener Ordnungen), so ergibt sich vielfach, daß das relative Eigewicht erheblich differiert. Die in der folgenden Tabelle (nach Heinroth) mit ihrem Eigewicht verzeichneten Vögel besitzen sämtlich ein Körpergewicht von 100 g; die absoluten Eigewichte stimmen also hier mit den prozentualen Gewichten überein.

Cuculi:	*Cuculus canorus*	3 g
Psittaci:	*Calopsitta novae-hollandiae*	5,5 g
Galli:	*Coturnix coturnix*	7 g
Passeres:	*Turdus pilaris*	7 g
Striges:	*Otus scops*	12 g
Accipitres:	*Falco sparverius*	15,5 g
Limicolae:	*Capella gallinago*	17 g

Diese Unterschiede finden ihre Erklärung zum Teil darin, daß die obigen Beispiele sowohl aus Gruppen gewählt wurden, in welchen ein Körpergewicht

von 100 g nur den kleinsten Vertretern zukommt, wie auch aus solchen, in welchen dieses Körpergewicht von vielen Arten noch sehr erheblich unterschritten wird.



Figur 282. *Verhältnis des Eigewichts (Ordinate) zum Körpergewicht (Abszisse) in den Ordnungen der Limicolae, Accipitres (= Falconiformes) und Anseres.* In allen Größenklassen liegt das Eigewicht bei den *Limicolae* höher als bei den *Accipitres*. Die *Anseres*kurve steigt steiler an als *die beiden anderen* Kurven. (Nach J. S. Huxley, 1927)

Turdus pilaris ist ein mittelgroßer Vertreter der *Passeres*, *Falco sparverius* dagegen einer der kleinsten *Accipitres*. Bei den kleinsten *Passeres* steigt das relative Eigewicht auf 14 Prozent (*Regulus*, Körpergewicht 4 g), ja auf 17 Prozent (*Phylloscopus collybita*, Körpergewicht 8 g). »Der Begriff des ‚kleinen Vogels' gestaltet sich also je nach den Gruppen verschieden« (Heinroth). Zum

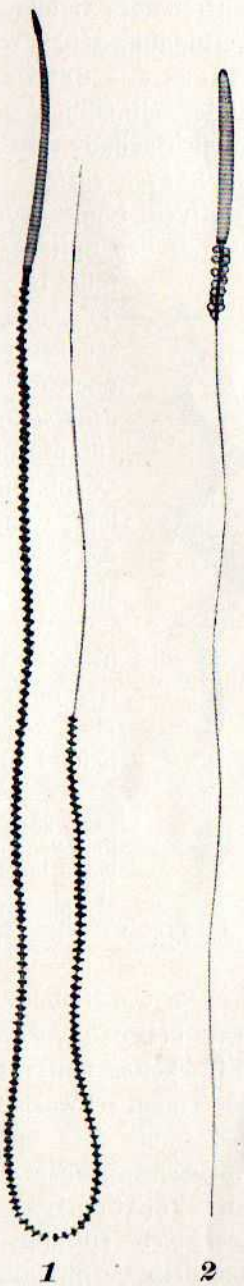
anderen Teil werden die obigen Unterschiede aber dadurch hervorgerufen, daß es — ganz unabhängig von der Körpergröße — *großeiige und kleineiige Vogelgruppen* gibt (Figur 282). In allen Größenkategorien legen relativ sehr große Eier *die Laro-Limicolen*, sehr kleine dagegen *die Psittaci und Columbae* und unter den Nestflüchtern *die Gallidae*.

Eine Sonderstellung nehmen *die schmarotzenden Kuckucke* ein, denn sie haben ihre Eigröße der ihrer Wirtsvögel angepaßt. Sind diese kleiner als der Kuckuck, so ist das Kuckucksei von äußerst geringer relativer Größe (*Cuculus canorus* 3 Prozent, *Chalcites* 3,5 Prozent); ist dagegen der Wirt größer als der Kuckuck, so ändert sich das Verhältnis: *Clamator glandarius*, der sein Ei in die Nester von *Rabenvögeln* legt, die teilweise fast das Vierfache seiner selbst wiegen, hat ein Eigewicht von 9 Prozent.

Die physiologische Beanspruchung des mütterlichen Organismus ist offenbar in allen Fällen annähernd die gleiche, ob nun ein kleiner Vogel relativ große Eier legt, oder ein großer Vogel relativ kleine; denn trotz des verhältnismäßig viel schwereren Eies ist doch bei den kleinen Arten weder der Legeabstand größer, noch die Gelegezahl geringer. Wenn große Vögel Eier produzieren, welche die relative Größe der Eier unseres Weidenlaubsängers (*Phylloscopus collybita*) besitzen, so bedeutet das für sie einen ungleich empfindlicheren Stoffverlust als für den kleinen Singvogel. So sehen wir, daß *Megapodius eremita*, der bei einem Körpergewicht von 570 bis 660 g Eier im Gewicht von 89 bis 116 g (= 17 Prozent) legt, einen Legeabstand von 3 bis 4 Tagen einhält und durch den Legeakt aufs äußerste entkräftet wird. — Innerhalb eines Geleges pflegen die Eier in der Reihenfolge ihrer Ablage ein wenig an Größe abzunehmen, sofern nicht längere Legepausen eingeschaltet werden.

Die Spermien der Vögel sind wegen ihrer Vielgestaltigkeit von hervorragendem taxonomischen Interesse. *Die meisten Ordnungen* schließen sich hinsichtlich der Gestalt der Samenfäden *eng an die Reptilien* an; nur *die Passeres* weichen von diesem Sauropsidentyp erheblich ab, und unter ihnen scheinen wiederum *die Corvidae* die am weitestgehenden differenzierten Bildungen zu zeigen.

Als Beispiel für den verbreitetsten Typ mögen *die Spermien der Anseres* geschildert werden. Der lange, schmal zylindrische (dem Kern entsprechende) Kopf trägt ein kurzes »Spitzenstück«, das nach vorn zu einer als Perforatorium wirksamen Spitze ausläuft. Hinten setzt sich an den Kopf das gleichfalls zylindrische, nur ein Drittel der Kopflänge messende »Verbindungsstück«



Figur 283. Aves. — *Spermien von*: *1*, *Columba livia* Linnaeus; *2*, *Larus fuscus* Linnaeus. (Nach Retzius, 1909)

an. Es entspricht dem oberen Abschnitt des Schwanzes, um welchen als Achsenfaden sich ein aus Mitochondrien zusammengesetzter »Spiralstrang« in engen Touren legt. An der Befestigungsstelle des Achsenfadens, nämlich am Hinterende des Kopfes, findet sich ein kugeliges »Endknöpfchen«, das dem proximalen Centrosoma entspricht; ein ringförmiges, etwas weiter hinten am Achsenfaden auftretendes Gebilde dürfte als das distale Centrosoma zu deuten sein. An das Verbindungsstück schließt sich das von einer dünnen Hülle umgebene »Hauptstück« des Schwanzes an, das von beträchtlicher Länge ist und sich nach hinten allmählich verjüngt, um in einer feinen Spitze zu endigen. — Sehr ähnlich gebaut sind die Spermien der *Lari* (Figur 283, **2**), *Limicolae*, *Psittaci*, *Galli*, *Pici*, *Striges*, *Caprimulgidae*; die Verschiedenheiten bestehen teils in der relativen Länge von Spitzenstück, Verbindungsstück und Kopf, teils in der Gestalt des Spitzenstückes, welches *bei Vanellus und Larus* halbkugelförmig ist, teils in der des Kopfes (spiralige Windung desselben *bei Calidris*, *Tringa*, *Philomachus*, *Scolopax*), teils endlich in der des Verbindungsstückes (in dessen Hülle sich bei einigen Formen die Mitochondrien noch nicht zur Spirale anordnen). Etwas abseits stehen die Spermien *der Columbae*; denn hier folgt auf einen relativ sehr kurzen, von einem tütenförmigen Spitzenstück gekrönten Kopf ein ungemein langes Verbindungsstück, um das sich der Spiralstrang in engen Windungen legt, während das Hauptstück — sonst der weitaus längste Abschnitt des Schwanzes — hier nur einen kurzen, dünnen Faden darstellt, welcher sich scharf gegen ein sehr feines »Endstück« absetzt (Figur 283, **1**).

Figur 284. PASSERES (Fringillidae). — *Carduelis spinus* Linnaeus: *Kopf (ungefärbt) und Spitzenstück eines Spermium.* Das Spitzenstück besteht aus einem stark färbbaren Innenzapfen und einem hellen, stark abgeplatteten Spiralsaum. Hinten setzt sich an den Kopf das Verbindungsstück an, dem ein stark gefärbtes sackförmiges Gebilde seitlich anliegt. Vom Schwanzfaden und dem ihn umgebenden Spiralstrang ist nur die vorderste Partie dargestellt. (Nach Retzius, 1909)

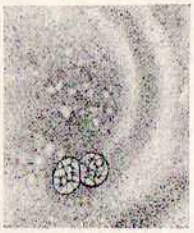
Figur 284.

Wie erwähnt, weicht der Bauplan der Singvogelspermien in wesentlichen Zügen von dem bisher geschilderten Typ ab, und es ist noch nicht gelungen, vermittelnde Gestaltungen aufzufinden. Hier zeichnen sich die Samenkörper einmal durch ihre außerordentliche Länge aus. Besonders beträchtlich ist sie *bei den Fringillidae*; der Schwanzfaden allein mißt *bei Fringilla coelebs* 259 μ. Der Kopf ist oft (wie bei den *meisten Limicolae*) spiralig gedreht und trägt ein sehr stark entwickeltes Spitzenstück, welches aus einem schraubenförmigen »Innenzapfen« und einem schwach färbbaren, spiralig um denselben gewundenen Saum besteht und somit dem Spermium eine vollkommene Bohrerform verleiht (Figur 284). Am Schwanzansatz hinter dem Kopf liegt ein Centrosoma; ferner ist dort ein sackförmiges Gebilde befestigt, das oft eine seitenständige Lage hat oder sich spiralig um den Achsenfaden windet, und dessen Gleichsetzung mit dem Verbindungsstück nach Retzius bedenklich erscheinen muß. Um den sehr langen, allmählich sich verjüngenden Schwanzfaden ist in vielen losen, aber regelmäßigen Touren ein Spiralstrang gewunden, welcher am Hinterende des Kopfes beginnt und eine Strecke vor der Schwanzspitze zugespitzt endigt. Er entwickelt sich aus dem den Schwanzfaden auf frühen Spermatidenstadien

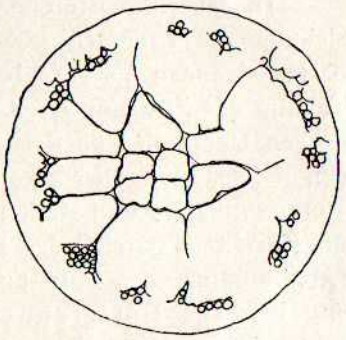
umgebenden körnigen Protoplasma. Sehr merkwürdig sind die Spermien aller bisher untersuchten Corviden (*Corvus, Pica, Garrulus, Perisoreus*) gebaut. An ihnen windet sich nämlich der Spiralstrang nicht nur um den Schwanz, sondern auch um den Kopf, ja selbst um das Spitzenstück; er löst sich jedoch nach völliger Reifung der Spermien von diesen ab, so daß man im Nebenhoden und Samenleiter zahlreiche freie Spiralstränge antreffen kann. Ähnlich scheinen sich *Oriolus und Lanius* zu verhalten.

Figur 285.

Figur 286. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Umwandlungsstadien des Spermiumkopfes* nach dem Durchtritt durch die Dotterhaut. (Nach Harper, aus Heilmann, 1926)



Figur 287.



Figur 288.

Figur 287. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Vereinigung des Spermakernes mit dem Eikern zur Bildung der Zygote.* (Nach Harper, aus Heilmann, 1926)

Figur 288. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Keimscheibe 9¼ Stunden nach der Befruchtung.* Das Eindringen vieler Spermien hat eine akzessorische Furchung am Rande der Keimscheibe zur Folge gehabt, die zur Entstehung kleiner Zellhäufchen geführt hat. Die durch den primären Furchungsvorgang gebildeten Randzellen sind nach dem Dotter zu nicht geschlossen. (Nach Blount, 1909)

Figur 285. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus: *Spermienbündel, im Begriff, sich aus einer Sertolischen Fußzelle abzulösen,* eingebettet zwischen unentwickelten Spermiden. An beiden Seiten des Schwanzbündels lagern 12 Spermien, die auf frühen Entwickelungsstadien stehengeblieben sind. (Nach Retzius, 1909)

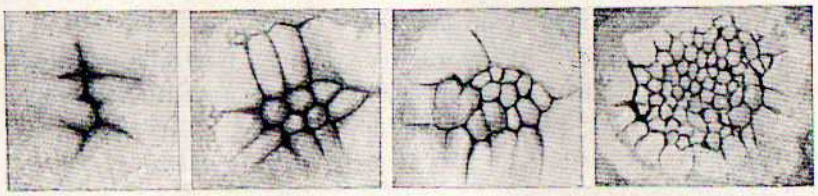
Infolge der spiraligen Drehung ihres Kopfes beziehungsweise Spitzenstückes führen *die Spermien der Passeres und Limicolae* bei ihrer geradlinig fortschreitenden Bewegung, welche durch die Vibration der Geißel hervorgerufen wird, noch eine Rotation um ihre Längsachse aus.

Embryonale Entwickelung

Kurze Zeit, nachdem das Ei vom Infundibulum aufgenommen und der zweite Richtungskörper ausgestoßen worden ist, erfolgt im obersten Bezirk des Eileiters die Befruchtung. Mehrere Spermien (beim *Huhn* meist 5 bis 6, bei der *Taube* bis zu 25) dringen dabei durch die Dottermembran ins Ei ein und wandern auf den Eikern zu. Auch nachdem sich ein Spermakern mit letzterem verbunden hat, setzen die übrigen in der Regel ihre Wanderung in der Richtung auf die Keimscheibe noch eine Zeitlang fort, um sich wiederholt zu teilen, falls sie deren Rand erreichen (»akzessorische Furchung«, Figur 288). Die so entstehenden kleinen

Befruchtung

Zellhaufen (»Merozyten«) gehen jedoch schon nach einigen Stunden zugrunde. — Schon vor der Befruchtung war die Keimscheibe beträchtlich gewachsen, da sich der Bildungsdotter auf Kosten des weißen Dotters rasch vermehrt hatte.

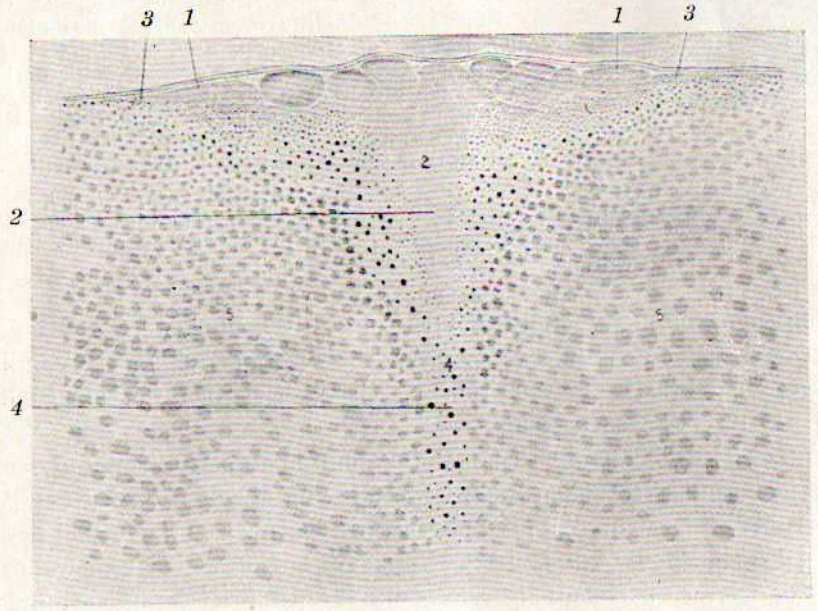


Figur 289. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *Keimscheibe in 4 verschiedenen Furchungsstadien.* (Nach Harper, aus Heilmann, 1926)

Furchung

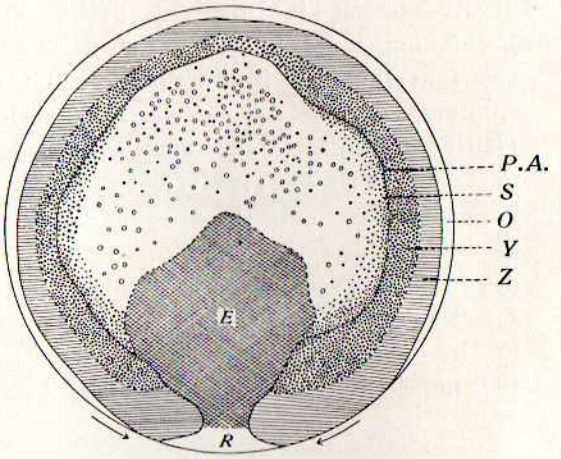
Die zuerst auftretende Teilungsfurche steht in keinerlei gesetzmäßiger Beziehung zur Längsachse des künftigen Embryo. Da sie ebensowenig wie die nächstfolgenden bis zum Rand der Keimscheibe reicht, ist bei fortschreitender Teilung das Zentrum bereits in viele kleine Blastomeren gegliedert, während die großen Randzellen noch gegen die Peripherie der Keimscheibe zu geöffnet sind (Figur 289, 290). Diese Randzellen bleiben mit dem Nahrungsdotter in offener Kommunikation und stellen die »Verbindungszone« zwischen gefurchtem und ungefurchtem Bereich des Dotters dar. Von ihr aus dringen fortgesetzt Kerne (Abkömmlinge des Furchungskernes) in den weißen Dotter ein, welche ihn als »peripheres Dottersyncytium« organisieren und um sich weitere Zellen bilden (»Randzone«), so daß die Keimscheibe langsam an Ausdehnung gewinnt.

Zwischen der 29. und 31. Stunde nach der Befruchtung macht sich bei Oberflächenbetrachtung an der Keimscheibe des *Taubeneies* eine Differenzierung in



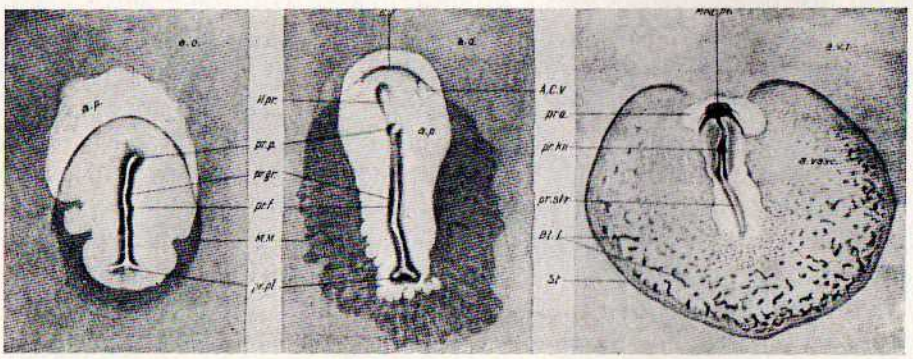
Figur 290. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *Längsschnitt durch die Keimscheibe etwa 11 Stunden nach der Befruchtung.* Die Merozyten sind verschwunden. Die Randzellen (*1*) sind nach dem Rand der Keimscheibe (*3*) zu geöffnet. (*2*) Panderscher Kern; (*4*) Hals der Latebra. (Nach Blount, aus Lillie, 1908)

eine zentrale durchsichtigere und eine periphere dunklere Zone bemerkbar: Area pellucida (heller Fruchthof) und Area opaca (dunkler Fruchthof), unter welchen die erstgenannte sehr rasch an Umfang zunimmt (Figur 292, *1*, *2*). Ihr Auftreten deutet die Entwickelung der subgerminalen Höhle (»Furchungshöhle«) an, eines sich rasch vergrößernden, mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraumes, der sich über dem von der Latebra aufsteigenden Strang weißen Dotters (dem »Panderschen Kern«) bildet und die Keimscheibe von letzterem trennt. Infolge raschen zentrifugalen Wachstums verdünnt sich die Keimscheibe über diesem Hohlraum außerordentlich und besteht hier schließlich nur aus einer einzigen Zellage, dem primären Ektoderm, während die periphere, dem Dotter unmittelbar aufliegende Zone mehrschichtig und darum undurchsichtiger bleibt. Gleichzeitig tritt eine andere wichtige Veränderung auf: das hintere Ende der Verbindungszone erfährt eine Unterbrechung, dadurch hervorgerufen, daß dort die Zellen und die Kerne des Dottersyncytiums zugrunde gehen. Dieser Vorgang leitet die Gastrulation ein. Sie spielt sich in der Weise ab, daß der freie hintere Rand der Keimscheibe sich einrollt (Invagination) und fortab als Entoderm in Gestalt eines zungenförmigen Fortsatzes unter den oberflächlichen Zellagen zentripetal weiterwächst (Figur 291).



Figur 291. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Keimscheibe 36 Stunden nach der Befruchtung*, im Stadium der Invagination des Entoderms und des nahezu erfolgten Verschlusses des Blastoporus. (*E*) Entodermzunge; (*O*) Randzone; (*P.A.*) Außenrand der Area pellucida; (*R*) Rand der Einstülpung des Entoderms (dorsale Blastoporuslippe); (*S*) Anlagen des Dottersackentoderms; (*Y*) innerer Bereich des Keimwalles; (*Z*) Verbindungszone. (Nach Patterson, 1907)

Gastrulation

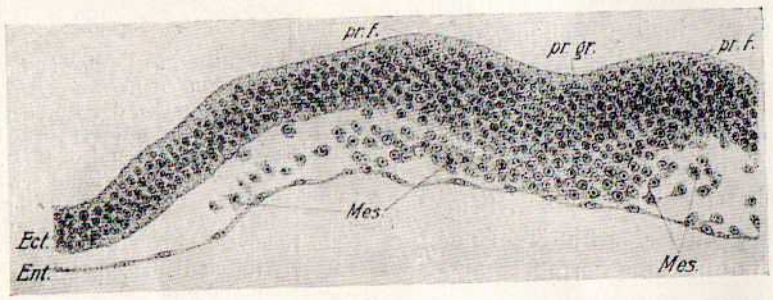


1 *2* *3*

Figur 292. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *3 Stadien des Blastoderms.* *1*, vor der Bildung des Kopffortsatzes; *2*, nach Bildung des Kopffortsatzes, die Kopffalte legt sich an; *3*, kurz vor dem Auftreten der Spalte, welche die beiden ersten Ursegmentpaare voneinander abgrenzt. (*A.C.V.*) 1. (paarige) Anlage der Leibeshöhle; (*a.o.*) Area opaca; (*a.p.*) Area pellucida; (*a.vasc.*) Area vasculosa; (*a.v.i.*) Area vitellina interna; (*Bl.I.*) Blutinsel; (*H.F.*) Kopffalte; (*H.pr.*) Kopffortsatz; (*Med.pl.*) Medullarplatte; (*M.M.*) Außenrand des mittleren Keimblattes; (*pr.a.*) Proamnion; (*pr.f.*) Primitivfalte; (*pr.gr.*) Primitivrinne; (*pr.kn.*) Primitivknoten; (*pr.p.*) Primitivgrube; (*pr.pl.*) Primitivplatte; (*pr.str.*) Primitivstreif; (*S.t.*) Sinus terminalis. (Nach Lillie, 1908)

Es hat sich somit am hinteren Ende der Keimscheibe der Blastoporus gebildet, dessen ventrale Lippe der Dotter darstellt. Durch lokale Anhäufung ektodermaler Zellen beginnt zu gleicher Zeit am vorderen inneren Rande der Verbindungszone die Bildung des »Keimwalles«; sie greift bald auf den ganzen inneren Rand der Verbindungszone über. Das Entoderm setzt sein Wachstum fort, bis es überall den Innenrand des Keimwalls erreicht und sich mit ihm verbunden hat. Dabei empfängt es sein Zellmaterial hauptsächlich von den sich stark verdickenden Hälften der dorsalen Blastoporuslippe, die sich bald in der Mittellinie vereinigen, um dem Primitivstreifen den Ursprung zu geben (Patterson, 1907). Der Primitivstreifen entsteht als eine streifenartige, durch lebhafte Zellenwucherung hervorgerufene Trübung, die sich in der Medianlinie vom hinteren Innenrand des dunklen Fruchthofes über den hinteren Bereich des hellen Fruchthofes erstreckt. Zu gleicher Zeit geht der letztgenannte allmählich aus der bisherigen Kreisform in eine längsovale Form über (Figur 303, *1*) und nimmt schließlich, indem er sich immer weiter ausdehnt und nach hinten zuspitzt, Birnenform an (Figur 249).

Primitivstreifen



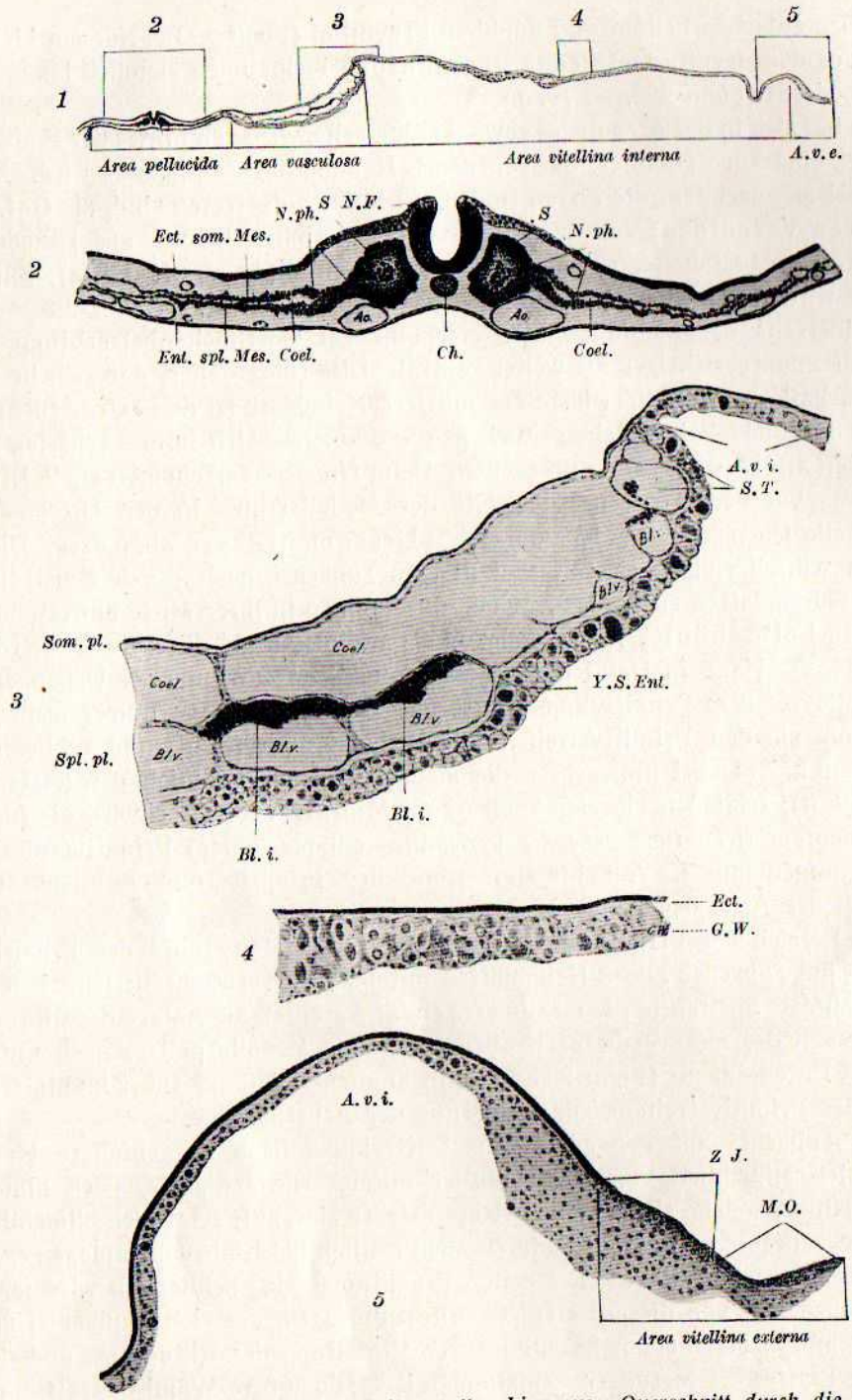
Figur 293. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Embryo von 17½ Bebrütungsstunden*, der noch keinen Kopffortsatz ausgebildet hat, um die Auswanderung von Mesodermzellen (*Mes.*) aus der unter der Primitivrinne (*pr.gr.*) gelegenen Verdickung des Ektoderms zu zeigen. (*Ect.*) Ektoderm; (*Ent.*) Entoderm; (*pr.f.*) Primitivfalten. (Nach Lillie, 1908)

In der Mitte des mehrschichtigen Primitivstreifens tritt *beim Huhn* am Ende des 1. Bruttages eine feine Furche, die Primitivrinne, auf, die von 2 wenig hervortretenden »Primitivfalten« eingesäumt ist (Figur 293) und bis zum knopfartig verdickten Vorderende des Streifens, dem »Hensenschen Knoten« (Primitivknoten), verläuft, woselbst sie ihre größte Vertiefung (zur »Primitivgrube«) erfährt. In der 16. bis 24. Brutstunde macht sich vor dem Knoten in der Verlängerung der Primitivrinne ein weiterer, dunkler Streifen von geringerer Länge, der Kopffortsatz, bemerkbar; er wird bald von einer Furche, der Rückenrinne, durchzogen, worauf sich deren Ränder zu Wülsten (den Medullarwülsten) erheben und die Medullarrinne formieren (Figur 294, *N. F.*). An der vorderen Grenze des Kopffortsatzes erscheint eine halbmondförmige, nach hinten konkave Rinne, die das Kopfende der Embryonalanlage abgrenzt; das hintere Ende der Embryonalanlage wird künftig durch die vordere Begrenzung des Primitivstreifens bezeichnet (Figur 292).

Kopffortsatz

Von der Wucherung, die den Primitivstreifen hervorruft, geht die Bildung des Mesoderms aus: aus dem Ektoderm treten Zellmassen aus, verbreiten sich nach beiden Seiten hin in den zwischen den beiden primären Keimblättern klaffenden Spaltraum und überschreiten bei ihrer peripheren Ausdehnung bald

Mesoderm



Figur 294. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Querschnitt durch die Längsachse des Embryo und die ganze Keimscheibe auf der einen Seite, um die Topographie der Keimscheibe zu zeigen.* Der Schnitt verläuft durch das 6. Ursegment eines Embryo von 10 Ursegmenten. Die Abschnitte *2, 3, 4* und *5* sind unten bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. (*A.v.e.*) Area vitellina externa; (*A.v.i.*) Area vitellina interna; (*Bl.i.*) Blutinsel; (*Bl.v.*) Blutgefäß; (*Ch.*) Chorda; (*Coel.*) Zölom; (*G.W.*) Keimwall; (*M.O.*) Randzone; (*N.F.*) Medullarwulst; (*N.ph.*) Nephrotom; (*S*) Ursegment; (*Som.pl.*) Somatopleura; (*Spl.pl.*) Splanchnopleura; (*som.Mes.*) somatische Mesodermschicht; (*spl.Mes.*) splanchnische Mesodermschicht; (*S.T.*) Sinus terminalis (die spätere Vena terminalis); (*Y.S.Ent.*) Dottersackentoderm; (*Z.J.*) Verbindungszone. (Nach Lillie, 1908)

die Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof (Figur 293). Nur ein kleiner Bezirk vor dem Kopffortsatz (das Proamnion) bleibt noch ziemlich lange frei von Mesoderm (Figur 292, ***3***, *pr. a.*).

So hat sich in der Area opaca sowohl beiderseits, wie auch hinter der Embryonalanlage eine Zone gebildet, die von den 3 Keimblättern aufgebaut wird. Man bezeichnet sie, nachdem die ersten Blutinseln in ihr aufgetreten sind, als Gefäßhof (Area vasculosa) im Gegensatz zu der peripheren, nur aus Ektoderm und Entoderm bestehenden Zone, die als Dotterhof (Area vitellina), unterschieden wird (Figur 292, ***3***).

Beiderseits der Medullarwülste erscheint bei Oberflächenbetrachtung die Keimhaut undurchsichtiger als weiter zentral. Dies rührt daher, daß sich in der Nachbarschaft der Medullarwülste das mittlere Keimblatt zu den »Ursegmentplatten« verdickt hat, welche seitlich in die dünneren, sich immer schärfer abgrenzenden »Seitenplatten« übergehen. Beim *Hühnchen* erscheinen am 2. Bruttage etwas vor dem Knoten beiderseits der Medullarrinne in den Ursegmentplatten helle Querspalten, welche die ersten Ursegmentpaare abgrenzen. Diese sind von würfelförmiger Gestalt und hängen zunächst noch durch Zellstränge mit den Seitenplatten zusammen, welche durch einen in ihrer Mitte auftretenden Spalt, die Leibeshöhle, in viszerales und parietales Blatt differenziert werden (Figur 294, *2*). Hand in Hand mit der zahlenmäßigen Zunahme der Ursegmente gewinnt die vor dem Primitivknoten gelegene Embryonalanlage immer mehr an Länge, bis sie den Primitivstreifen an Ausdehnung erreicht und schließlich übertroffen hat. Dabei umwachsen die Medullarwülste allmählich den letzteren (Figur 292, ***3***); schließen sie sich später zum Medullarrohr, so wird die (dem Canalis neurentericus *tieferstehender Vertebraten* entsprechende) Primitivgrube in dasselbe aufgenommen. Am hinteren Ende des Primitivstreifens bildet sich schließlich der Anus des Embryo.

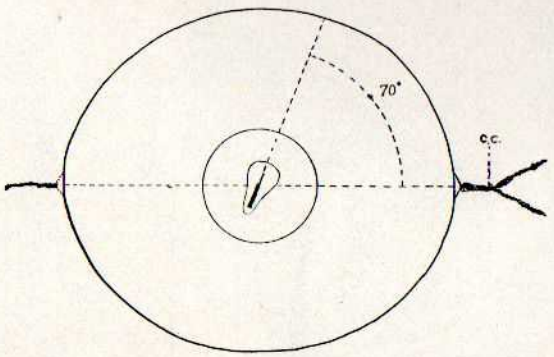
Im Bereich des Primitivknotens und des vordersten Teiles des Primitivstreifens sind zunächst alle 3 Keimblätter miteinander verwachsen; bald jedoch dringen schmale Spalten in diese Zellmasse ein und grenzen die Anlage der Chorda seitlich gegen das Mesoderm, nach oben gegen die Medullarplatte, nach unten gegen das Entoderm ab (Figur 294, *2*). Ein ähnlicher Vorgang führt im hinteren Bereich des Primitivstreifens zur Sonderung der Achsenorgane.

Der zunächst auf der gewaltigen Dotterkugel flach ausgebreitete Keim beginnt sich allmählich von dieser abzuschnüren. Die erwähnte, nach hinten konkave Rinne, welche sich vor dem Kopffortsatz einsenkt, setzt sich allmählich nach rückwärts fort und grenzt dadurch auch seitlich die Embryonalanlage gegen den außerembryonalen Bezirk des hellen Fruchthofes ab. Schließlich wird noch das Schwanzgebiet von diesem Grenzgraben umzogen, der sich nunmehr rings um den Embryo geschlossen hat und durch Einfaltung des Ektoderms und des parietalen Blattes des Mesoderms entstanden ist. Die äußere Wand dieses Grenzgrabens gewinnt Beziehungen zu der später zu besprechenden Amnionbildung; seine innere Wand, die Rumpfplatte, ist dazu bestimmt, die Seitenwände und die ventrale Wand des Embryo zu bilden. Indem sich rechte und linke Seitenfalte in ihren medialen Teilen immer mehr nähern, kommt schließlich eine medioventrale Rumpfnaht zustande. Auch Kopf- und Schwanzfalte schneiden tiefer und tiefer unter dem vorderen bzw. hinteren Pol des Embryo ein und machen

dessen Kopf und Schwanz vom Dotter frei, ein Vorgang, der durch das Eigenwachstum dieser Regionen noch beschleunigt wird. Der von der Rumpfplatte beschriebene Einfaltungsvorgang wiederholt sich nun ganz entsprechend an der Darmplatte, welche aus dem viszeralen Mesoderm und dem Entoderm besteht und von jener durch die Leibeshöhle geschieden wird. Dadurch entsteht unter der Chorda die Darmrinne, die vorn in der Kopfdarmhöhle, hinten in der Beckendarmhöhle blind endigt. Endlich schließt sich diese Rinne zum Darmrohr bis auf eine Stelle, woselbst der Embryo durch einen Stiel, den Dottergang, mit dem Darmdottersack in Verbindung bleibt (Figur 304). Die Ansatzstelle des Stieles an das Darmrohr wird als Darmnabel bezeichnet; wie an ihr embryonales und extraembryonales Entoderm, embryonale und extraembryonale Splanchnopleura ineinander übergehen, so bildet der Hautnabel die Übergangsstelle der Rumpfwand in extraembryonales Ektoderm und extraembryonale Somatopleura.

Orientierung der Embryonalanlage

Anfänglich ist die Embryonalanlage *bei Gallus* so orientiert, daß der Kopf des Embryo vom Beschauer fortgerichtet ist, wenn dieser das Ei mit dem stumpfen (infundibularen) Pol nach links hält und die Keimscheibe oben auf dem Dotter ruht. Diese Regel, die sich aus dem oben (Seite 251) geschilderten Bau des Ovarialeies erklärt, erleidet nur seltene Ausnahmen. Der Embryo von *Columba* ist auf den Frühstadien etwas anders gerichtet, seine Achse schneidet nämlich die Längsachse des Eies nicht im rechten Winkel, sondern meist in einem Winkel von etwa 45°, wobei der Kopf, wenn das Ei mit dem stumpfen Pol nach links gehalten wird, rechts zu schauen pflegt (Figur 295).



Figur 295. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Ansicht des angebrüteten Eies von oben, um den Winkel zu zeigen, den die Embryonalachse mit der Chalazenachse bildet.* (*c.c.*) die »kloakale« Chalaze, die sich dem im Eileiter voranwandernden, »spitzen« Pol anheftet. Der Kopf des Embryo ist vom Beschauer abgekehrt. (Nach Bartelmez, 1912)

Drehung auf die linke Seite

Sobald die Kopfkappe des Amnion auftritt (*bei Gallus* etwa in der 46. Bebrütungsstunde), erfährt das vordere Ende des Embryo eine Drehung um die Longitudinalachse und legt sich auf die linke Seite; die Drehung schreitet dann in kranio-kaudaler Richtung fort, bis schließlich (nach $3^1/_2$ Tagen *bei Gallus*) die ganze linke Körperseite dem Dotter zugekehrt ist. Das ermöglicht dem Embryo, sich innerhalb des Amnion in transversaler Richtung zu krümmen (Figuren 301, 307) — ein Vorgang, der offenbar mit dem Bedürfnis nach möglichst großer Raumersparnis in Zusammenhang steht und bei den langschwänzigen Vorfahren der Vögel von noch größerer Bedeutung war als bei diesen selbst.

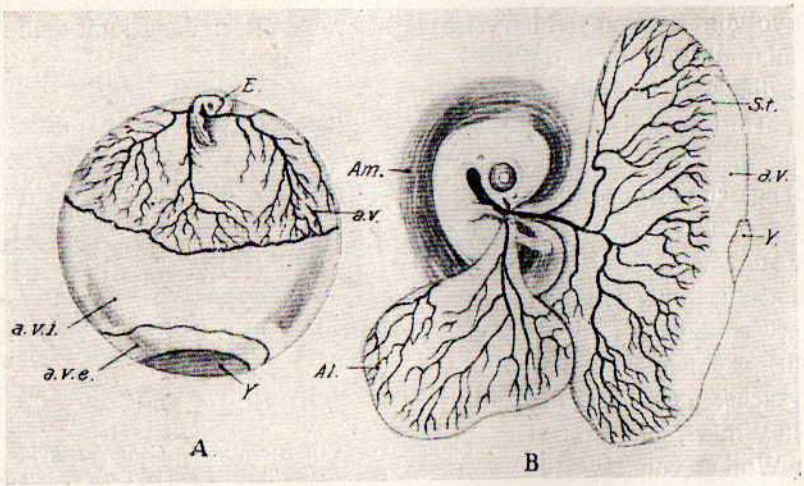
Eihäute

Es kann hier nicht der Ort sein, die Entwickelung aller Organe zu verfolgen. Verwiesen sei hierfür auf die ausgezeichnete Monographie von F. R. Lillie, »The Development of the Chick«, New York 1908. Nur den Eihäuten soll eine kurze Darstellung gewidmet werden, denn wenn auch ihre Entwickelung im großen ganzen *bei den Vögeln* die gleiche zu sein scheint wie *bei den Reptilien*, so ist sie doch bei

jenen sehr viel genauer bekannt geworden. Als Eihüllen fungieren Dottersack, Amnion und Allantois (Figur 304).

Dottersack

An der Bildung des Dottersackes beteiligen sich alle 3 Keimblätter, indem sie sich von der Keimscheibe aus allmählich über die ganze Dotterkugel vorschieben und diese schließlich völlig umwachsen. Nachdem die ersten Blutinseln gebildet worden sind, läßt sich am Dottersack eine Unterscheidung von Gefäßhof (Area vasculosa) und Dotterhof (Area vitellina) durchführen (Figuren 292, *3*; 296, *A*). Die distale Grenze des Gefäßhofes wird durch ein peripheres Randgefäß, die Vena terminalis (= Sinus terminalis), bezeichnet; bis hierher reicht das Mesoderm. Es ist dies aber ein vorübergehender Zustand; denn der Gefäßhof breitet sich auf Kosten des Dotterhofes immer weiter nach der Peripherie hin aus und bedeckt schließlich den ganzen Dottersack. In raschem Tempo schließt sich die Leibeshöhle, das extraembryonale Zölom, dem Vordringen des Mesoderms an,



Figur 296. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus:
A, Embryo und Dottersack nach 84stündiger Bebrütung; B, Embryo, Dottersack und Allantois am 7. Bebrütungstag. (*Al.*) Allantois; (*Am.*) Amnion; (*a.v.* in Figur *A*) Area vasculosa; (*a.v.* in Figur *B*) Area vitellina; (*a.v.i.*) Area vitellina interna; (*a.v.e.*) Area vitellina externa; (*E.*) Embryo; (*S.t.*) Vena terminalis; (*Y.*) noch nicht umwachsener Bezirk des Dotters.
(Nach Duval, aus Lillie, 1908)

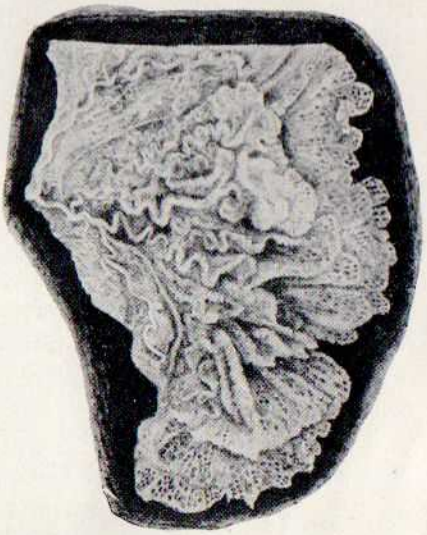
um letzteres in seine beiden Lamellen, die parietale und die viszerale (Somatopleura und Splanchnopleura) zu zerlegen. Dies unterbleibt nur am Dottersacknabel; hier macht der Umwachsungsrand des Dottersackes halt und umschließt mit einer bedeutenden Verdickung, dem Mesodermring, den kurzen Stiel eines gegen die darunter angesammelte Eiweißmasse vorspringenden kleinen Bruchsackes der Dotterkugel, des Dottersacknabel-Säckchens (Figur 304, *3*). In Beziehung zur Embryonalanlage gesetzt, befindet sich diese Stelle nicht am entgegengesetzten Pol der Dotterkugel, sondern sie liegt dem spitzen Eipol näher und schiebt sich mehr und mehr auf die linke Seite des Embryo hinauf (Figur 312).

Das Eindringen der Leibeshöhle in den Dottersack hat zur Folge gehabt, daß ein Doppelsack entstanden ist, dessen äußerer Teil, der Hautdottersack, vom Ektoderm und der Somatopleura gebildet wird und mit der Rumpfwand des Embryo am Hautnabel in unmittelbarer Verbindung steht, während sich der

innere Teil als Darmdottersack aus der Splanchnopleura und dem Entoderm zusammensetzt und am Darmnabel in den embryonalen Darm übergeht (Figuren 304, *1*; 311).

Diesem inneren Teil allein, der gewissermaßen eine bruchsackartige, die Dotterkugel umspannende Ausstülpung des Darmes vorstellt, liegt die Resorption des Dottermateriales ob. Vom Dotter selbst wird er durch einen von Flüssigkeit erfüllten Spaltraum, den perilezithalen Spalt, getrennt, der von der (unter der Area pellucida gelegenen) subgerminalen Höhle seinen Ausgang nimmt und sich schließlich um die ganze Dotterkugel ausdehnt, — die Region des Dottersacknabels ausgenommen. Resorption des Dotters

Der Vorgang der Dotterresorption erfolgt nun auf den späteren Stadien in den Grundzügen so, wie es für die allerersten Entwicklungsstunden bereits oben (Seite 266) geschildert wurde. Von der Verbindungszone, jenem Bereich, der an den Überwachsungsrand des Dottersackes proximal anschließt und in welchem die Area vitellina noch nicht durch den perilezithalen Spalt vom Dotter getrennt ist, lösen sich dotterfreie Entodermzellen ab, um in den Dotter einzudringen und die großen Dotterkugeln gleichsam zu verschlingen, so daß sie dann als kugelige, nur von einer äußerst dünnen Membran umhüllte Zellen erscheinen. Weiter zentralwärts, im Bereiche der Area vitellina »interna«, ordnen sich diese Zellen zu einer mehrfachen Lage an und bilden hier ein »geschichtetes, dotterhaltiges Epithel«, und dieses wiederum stellt eine Vorstufe des einschichtigen entodermalen Epithels dar, das den reifen Dottersack auskleidet (Figur 294).



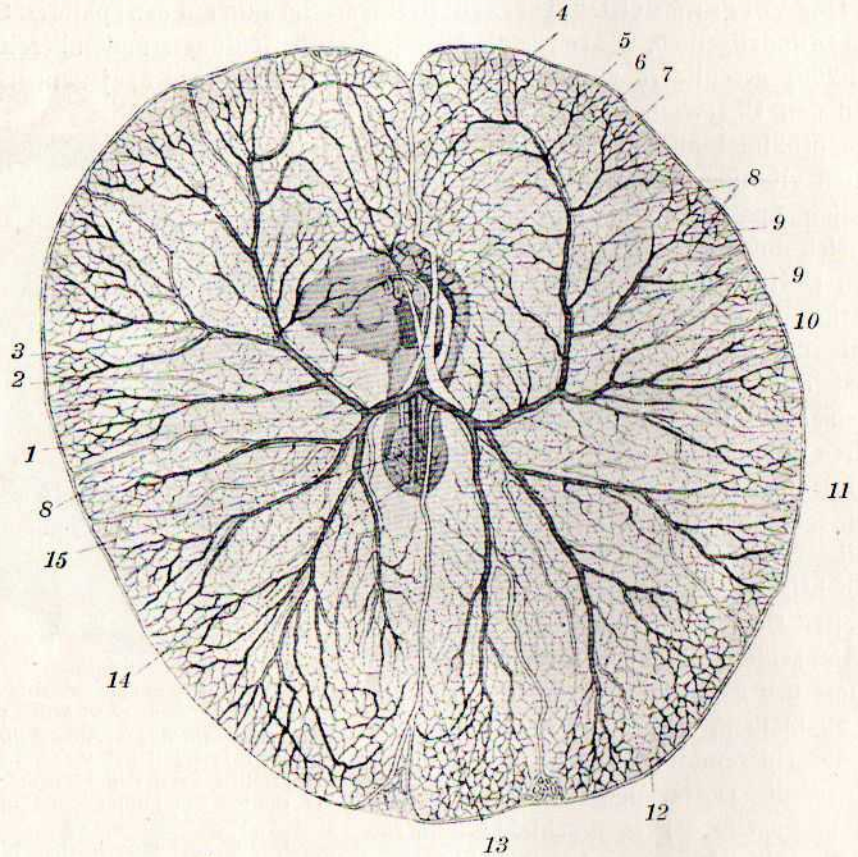
Figur 297. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: »*Ein Stück von dem Dottersack einer im Ausschlüpfen begriffenen Ente*, 2 mal vergrößert. Auf der rechten Seite der Figur sieht man die Blätter des Dottersackes umgelegt, also von der Fläche, und man blickt durch all die feinen Löcher hindurch; in der Mitte der Figur sieht man die Blätter mehr von den Kanten, außerdem treten die stark gewundenen, in den Dotter hineinragenden Venen und die dünneren, glatter verlaufenden, in der Wand gelegenen Arterien hervor.« (Nach H. Virchow, 1891)

Um seinen Aufgaben, die mit der Größenzunahme des Embryo wachsen, dauernd gerecht zu bleiben, vergrößert der Dottersack seine resorbierende Oberfläche auch dann, wenn er die Dotterkugel umwachsen hat, mehr und mehr. Dies geschieht dadurch, daß sich seine Innenfläche mit zahlreichen Falten bedeckt und Septen ins Innere des Dotters vorschickt, welche von einer großen Zahl feiner Öffnungen gitterartig durchbohrt werden (Figur 297). Sie sind am Äquator am höchsten und werden von da nach beiden Richtungen flacher. Ihr Verlauf entspricht im wesentlichen dem der großen Arterien, das heißt, sie ziehen in meridionaler Richtung und gabeln sich distalwärts zu wiederholten Malen. Gegen Ende der Bebrütung sind sie so weit ins Innere des Dotters vorgedrungen, daß die Falten der gegenüberliegenden Seiten miteinander in Berührung treten und der Dottersack dergestalt in eine große Anzahl dottererfüllter, miteinander kommunizierender Kammern zerlegt wird.

Diese Faltenbildung des Dottersackes hält gleichen Schritt mit der Entwickelung der Dottersackgefäße.

Gefäße des Dottersackes

Die ersten Blutinseln bilden sich in dem aus den 3 Keimblättern aufgebauten Bezirk der Area opaca, und zwar in der tiefen Schicht des Mesoderms, das dem Keimwall rückwärts von der Embryonalanlage anliegt. Rasch treten die Inselchen miteinander in Verbindung (Figur 300); ist dies geschehen, so bilden sie ein Gefäßnetz, das sich über den ganzen mesodermhaltigen Bereich der Area opaca ausbreitet, später auch auf die Area pellucida übergreift und die Verbindung mit den inzwischen entstandenen Blutgefäßen des Embryo aufnimmt. Nachdem die Leibeshöhle ins extraembryonale Mesoderm eingedrungen



Figur 298. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus, *Embryo nach 4 Tagen 20 Stunden Bebrütung*: *Dottersackgefäße, von unten betrachtet.* Arterien dunkel, Venen hell. (*1*) rechte und linke Arteria omphalo-mesenterica; (*2*) linke Vena cardinalis posterior; (*3*) Herz; (*4*) linke Vena vitellina anterior; (*5*) Rest der rechten Vena vitellina anterior; (*6*) linke Vena jugularis; (*7*) linker Ductus Cuvieri; (*8*) Zwischenvenen; (*9*) kollaterale Venen; (*10*) Aorta; (*11*) Venae vitellinae laterales; (*12*) Vena terminalis; (*13*) Vena vitellina posterior; (*14*) Übergang der Enden der beiden Aorten in die beiden Allantoisarterien; (*15*) Gefäßnetz der Allantois.
(Nach Popoff, aus Schauinsland, 1906)

ist, liegen die Anlagen von Blut und Gefäßen zwischen 2 Schichten der Splanchnopleura eingebettet (Figur 294, *3*). Die Somatopleura bleibt ganz frei davon. Umgeben wird dieses erste, noch indifferente Gefäßnetz von der Randvene (Vena terminalis), die durch 2 vordere Venen (Venae vitellinae anteriores) mit dem Herzschlauch in Verbindung tritt. Bald darauf entstehen im Gefäßnetz des

Dottersackes auch arterielle Bahnen, welche rechts und links von je einem Hauptstamm abzweigen (den beiden Arteriae omphalo-mesentericae), entspringend aus der paarigen, primitiven Aorta (siehe Figuren 234, *9*; 235, *9*; 236, *8*). Nunmehr ist der primäre Dottersackkreislauf geschlossen. Er besteht *bei Gallus* etwa 24 Stunden, vom Ende des 2. bis zu dem des 3. Bebrütungstages. Dann muß er dem sekundären Dottersackkreislauf weichen. Seine Ausbildung wird eingeleitet durch den Schwund der rechten vorderen Vene und das Auftreten neuer Venen: einer linken hinteren Vene und zweier, die Arterien begleitender Seitenvenen (Figur 298). Zum endgültigen Zustand leitet eine weitere rasche Verzweigung des venösen Netzwerkes und die Rückbildung der Vena terminalis über. Schließlich überzieht ein feines Venennetz alle Falten und Septen des Dottersackes. »In der Achse eines jeden aus dem 1schichtigen Dottersackepithel gebildeten Gitterbälkchens liegt ein feines Gefäß. Dieses ganze Gefäßnetz ist venös, mit Ausnahme einer kleinen Arterie, welche in der Nähe des freien Randes jedes Blattes verläuft. Außerdem kommt noch im äußeren Randsaum jedes Blattes ein überaus feines, venöses Netz vor, welches auch die Arterien umspinnt und wodurch der Reichtum an Gefäßen zu verschwenderischer Entfaltung gelangt« (Schauinsland, 1902). Alle diese Venen führen ihr Blut der rechten oder linken Vena omphalo-mesenterica zu, zwei großen Gefäßen, die sich in Höhe der Leber zum Ductus venosus vereinigen. In die rechte Vena omphalo-mesenterica ergießen sich auch die vordere und die hintere Vene, welche von der Randvene kommen. (Über das spätere Schicksal der großen Dottersackvenen siehe oben, Seite 214.)

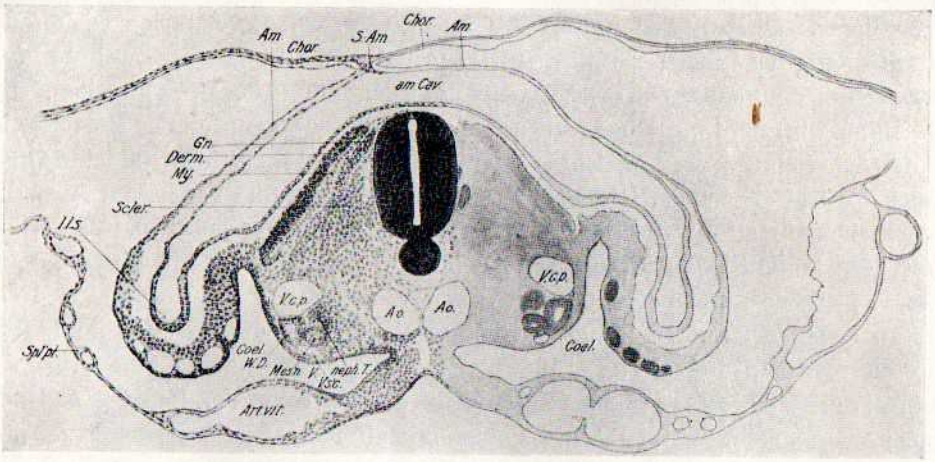
Es ist möglich, daß die Gefäße des Dottersackes vor der Entwickelung des Allantoiskreislaufes auch im Dienste des Gasaustausches, also der Atmung, des Embryo stehen. Später haben sie lediglich die Aufgabe, die Nährsubstanzen, welche vom Dottersackepithel resorbiert wurden, in den Körper des Embryo zu leiten, wo sie vermutlich in der Leber verarbeitet werden.

Der immer rascher an Umfang einbüßende Dottersack, dessen Inhalt nach und nach beträchtliche Veränderungen erfährt und eine zähe, teigige Beschaffenheit annimmt, wird in die Bauchhöhle des Embryo aufgenommen, noch bevor derselbe die Eischale verläßt (beim *Hühnchen* am 19. Bebrütungstage, Figur 312). Das beträchtliche Nahrungsreservoir, welches der junge Vogel auf diese Weise aus dem Ei mitnimmt, bleibt zwar durch den Dottergang mit dem Darm in offener Verbindung, wird aber nicht durch die Darmzellen resorbiert, sondern sein Inhalt wird durch die Blutgefäße zur Leber transportiert und zunächst dort aufgestapelt. Am Abbau seiner Wandung beteiligen sich Bindegewebe und Leukozyten (H. Virchow, 1891). (Über sein späteres Schicksal siehe Seite 168, sowie Figur 184, ***1***, ***2***, *m*.)

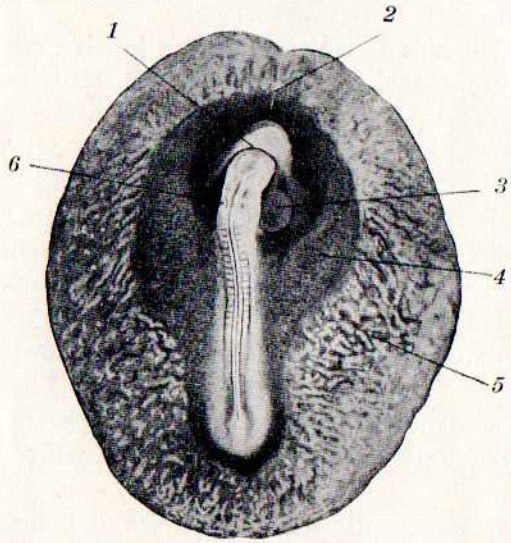
Aus dem Hautdottersack, dessen Zusammensetzung aus äußerem Keimblatt und parietaler Lamelle des mittleren Keimblattes oben besprochen wurde, entwickelt sich das Amnion.

Das Amnion entsteht (*ganz wie bei den Reptilien*) in der Weise, daß sich das extraembryonale Blastoderm vor und hinter dem Embryo sowie rechts und links von demselben zu Falten erhebt, welche einander entgegenwachsen und schließlich oberhalb des Embryo zum Verschluß gelangen (Figur 299). Als Abkömmling des Hautdottersackes wird der Sack, der nunmehr den Embryo umschließt, nur vom Mesoderm und Ektoderm gebildet und besteht, da er aus einer Doppelfalte Amnion

seinen Ursprung nimmt, aus 4 Schichten: zu äußerst und zu innerst eine ektodermale Schicht, dazwischen 2 durch die Leibeshöhle voneinander geschiedene mesodermale Schichten. Die äußere ektodermale und äußere mesodermale Lamelle bilden zusammen die seröse Hülle (das »Chorion« älterer Autoren), welche die aus den gleichen, aber umgekehrt angeordneten Lagen aufgebaute Amnionwandung umschließt.



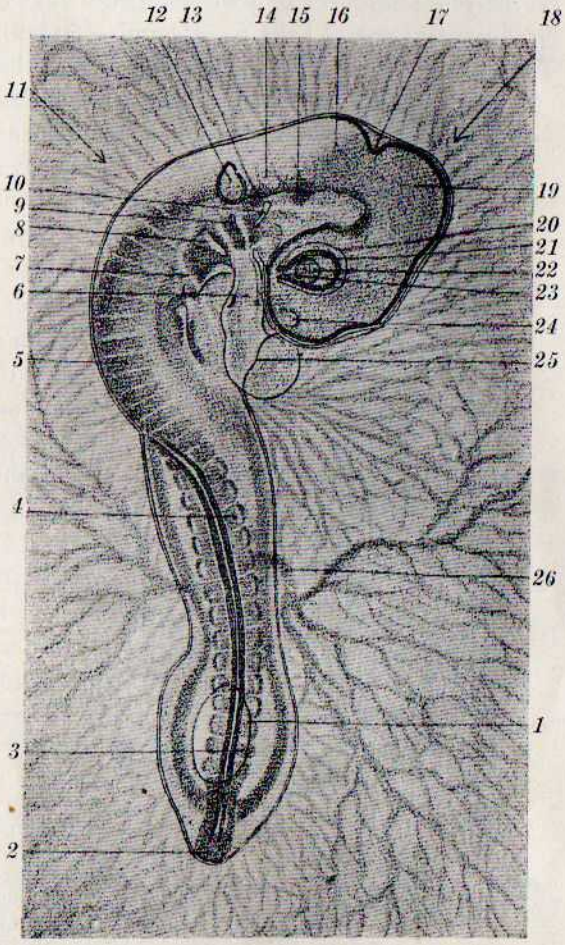
Figur 299. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Querschnitt durch das 23. Ursegment eines Embryo von 35 Ursegmenten.* (*Am.*) Amnion; (*am. Cav.*) Amnionhöhle; (*Ao.*) Aorta; (*Art. vit.*) Arteria omphalo-mesenterica; (*Chor.*) Serosa; (*Coel.*) Zölom; (*Derm.*) Dermatom; (*Gn.*) Ganglion; (*Mesn. V.*) Anlage eines Tubulus der Urniere; (*My.*) Myotom; (*neph. T.*) Anlage der Urniere; (*S. Am.*) Amnion-Serosaverbindung; (*Scler.*) Sklerotom; (*Spl. pl.*) Splanchnopleura; (*V. c. p.*) Vena cardinalis posterior; (*V. s. c.*) Vena subcardinalis; (*W. D.*) Urnierengang. (Nach Lillie, 1908)



Figur 300. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Embryo mit 18 Ursegmenten*, an dem die Kopfkappe des Amnion (*1*) sich gebildet hat; (*2*) Amnion-Serosaverwachsung; (*3*) Herzschlauch; (*4*) Area pellucida; (*5*) Area vasculosa; (*6*) Ohrbläschen. (Nach Kerr, 1919)

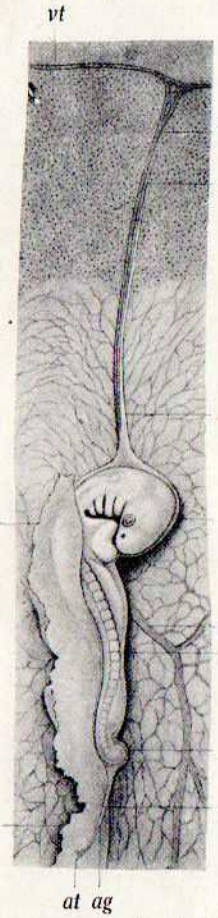
Im einzelnen ist der Vorgang der Amnionbildung ziemlich verwickelt. Zunächst bleibt, wie bereits erwähnt wurde, ein vor dem Kopffortsatz der Embryonalanlage befindlicher Bezirk mesodermfrei, und dieser Zustand hält auch dann noch an, wenn das mittlere Keimblatt sich bereits weit über den Dottersack ausgebreitet hat. Allmählich aber dringt letzteres auch in diese, als Proamnion bezeichnete Region (die bisher nur aus Ekto- und Entoderm aufgebaut war) vor, wobei seine seitlichen Partien den medianen vorauseilen und einander als »Mesodermhörner« nähern (Figur 292, *3*). Nunmehr sinkt der (über das Proamnion vorgewachsene) Kopf des Embryo in seine Unterlage etwas ein, und es erhebt sich vor ihm eine Falte, die »vordere Amnionfalte« oder »Kopfkappe«,

die außen vom Entoderm, innen vom Ektoderm gebildet wird und den Kopf des weiter nach unten und vorn wachsenden Embryo bald vollkommen umhüllt (Figur 300). Auch in diese Zone dringt jedoch das mittlere Keimblatt immer tiefer ein, da sich in ihr die Mesodermflügel mehr und mehr bis zur schließlichen Vereinigung nähern, und endlich wird das Entoderm völlig durch das Mesoderm zurückgedrängt. Das Amnion besteht in der Kopfkappe nunmehr aus dem Ektoderm, dem sich außen das Mesoderm fest anlegt. Etwas später tritt *bei Gallus* am hinteren Körperende des Embryo die »Schwanzkappe« auf, die in ganz entsprechender Weise den Schwanz umhüllt, und schließlich erheben sich auch noch rechts und links am Embryo seitliche Amnionfalten. Sie bestehen wie die Schwanzkappe von vornherein aus dem Ektoderm und der Somatopleura, da zur Zeit ihrer Entstehung die extraembryonale Leibeshöhle in diesen Regionen schon aufgetreten war. Rechte und linke Seitenfalte wachsen, nachdem die Kopfkappe eine Strecke weit nach hinten gewandert ist, einander über dem Rücken des Embryo entgegen und verwachsen schließlich in einer Naht, deren Verschluß von vorn nach hinten fortschreitet. Nicht weit vom Schwanzende treffen sie auf die Schwanzkappe: hier bleibt eine Zeitlang eine Öffnung (»Amnionnabel«) bestehen (Figur 301); hat sich diese geschlossen (was *beim Hühnchen* zwischen der 75. und 85. Bebrütungsstunde erfolgt), so ist der Embryo völlig vom Amnion eingehüllt, das nur noch am Bauche durch den Hautnabel mit ihm in Verbindung steht. — *Nicht alle Vögel* verhalten sich hinsichtlich der Amnionbildung wie das bisher als Beispiel gewählte *Huhn*. Bei einigen gelangt eine Schwanzkappe nicht oder nur in schwacher Andeutung zur Aus-



Figur 301. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Embryo von 31 Ursegmenten (nach etwa 60 Bebrütungsstunden), in Ansicht von oben.* Der Amnionnabel (*1*) hat sich nahezu geschlossen; (*2*) Schwanzknospe; (*3*) 30. Ursegment; (*4*) 20. Ursegment; (*5*) 10. Ursegment; (*6*) Bulbus arteriosus; (*7*) Ductus Cuvieri; (*8*), (*9*), (*10*) 3., 2. und 1. Kiementasche; (*11*) Nackenbeuge; (*12*) Ohrbläschen; (*13*) Anlage des Nervus acusticofacialis; (*14*) Neuromer des Myelencephalon (der späteren Medulla oblongata); (*15*) Anlage des Nervus trigeminus; (*16*) Metencephalon (später Kleinhirn + Brücke); (*17*) Isthmus zwischen Mesencephalon und Metencephalon; (*18*) Scheitelbeuge; (*19*) Mesencephalon; (*20*) äußeres, (*21*) inneres Blatt des Augenbechers; (*22*) Linse; (*23*) embryonale Augenspalte; (*24*) Riechgrübchen; (*25*) Linie der Anheftung des Amnion an die Wandung des Perikards; (*26*) Arteria omphalo-mesenterica.
(Nach Lillie, 1908)

bildung, und der Amnionnabel befindet sich daher am hinteren Körperende des Embryo, ohne daß jedoch die Amnionhülle schon hier haltmacht. Sie wächst vielmehr zu einem langen (den Druck der Amnionflüssigkeit ausgleichenden?) Kanal, dem »Amnion-(nabel-) Gang«, aus, der sich trichterförmig nach der Eioberfläche hin öffnet und dessen Länge die des Embryo erreichen, ja sogar übertreffen kann (*Steganopodes, Tubinares, Vanellus*). Als Gegenstück gelangt *bei Sterna, Tubinares* und *Steganopodes* ein »vorderer Amnionzipfel« zur Ausbildung, der, zumal bei *Diomedea*, eine erstaunliche Länge erreicht (Figur 302, *az*). Seine Entstehung hängt damit zusammen, daß hier die einander im Kopfamnion entgegenwachsenden Leibeshöhlensäcke nicht zusammenfließen, sondern mesodermale Mesenterien bilden, deren Vorhandensein zur Folge hat, daß die vordere Amnionspitze bei der peripheren Ausbreitung des Blastoderms gleichsam mitgezogen wird.



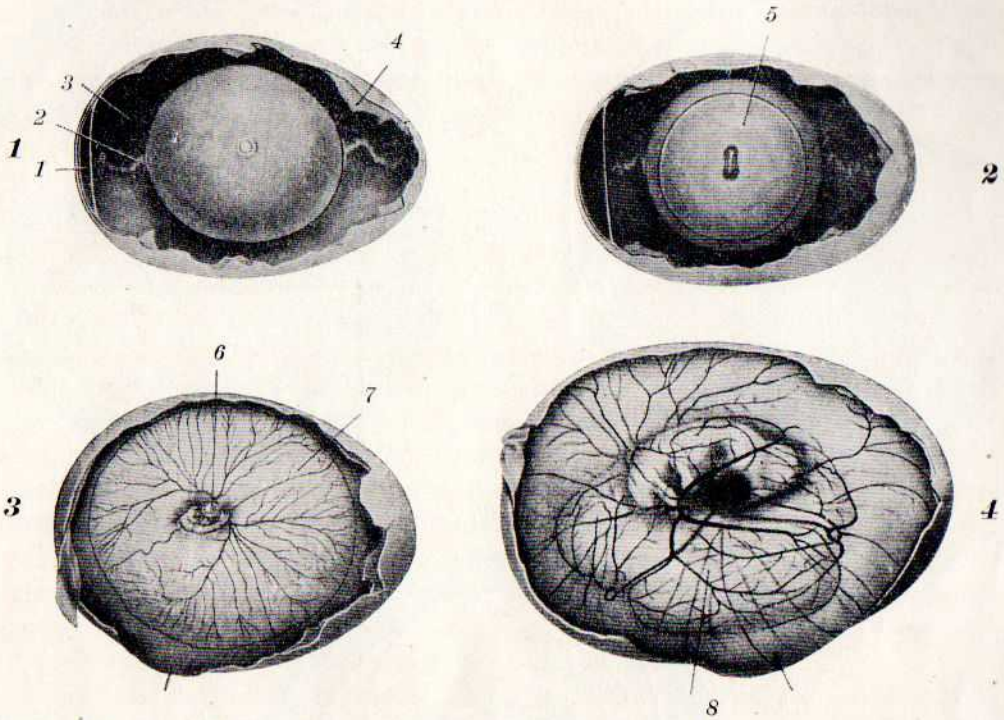
Figur 302. TUBINARES. — *Diomedea immutabilis* Rothschild: *älterer Embryo von oben gesehen.* Er ist rings umgeben vom Amnion (*A*), von welchem in der Nackengegend ein vorderer Amnionzipfel (*az*) ausgeht, und das sich rückwärts in einen Amniongang (*ag*) fortsetzt. Dieser öffnet sich mit einem Amniontrichter (*at*) und steht mit der Serosa (*S*), deren nicht entfernte Reste hier nach links umgeklappt worden sind, so wie das eigentliche Amnion durch eine mesodermale Naht (an_1) in Zusammenhang. (*aom*) Arteria omphalo-mesenterica; (*vva*) einheitliche Vena vitellina anterior, mit der Vena terminalis (*vt*) kommunizierend. (Nach Schauinsland, 1903)

Im Laufe der Entwickelung vergrößert sich der Amnionsack rascher als der Embryo und füllt sich mit einer Flüssigkeit, in der der Embryo gleichsam schwimmt und bei normaler Brutwärme vom 5. Tage an beginnt, in kurzen Abständen spasmische Bewegungen mit Kopf, Schwanz, Extremitäten, Augenlidern und Schnabel auszuführen. Diese Flüssigkeit diffundiert wahrscheinlich durch die Wandung der das Amnion versorgenden Blutgefäße — Seitenäste von Gefäßen der embryonalen Bauchwand. Im Mesoderm des Amnionsackes bilden sich (*beim Hühnchen* am 5. Bruttage) sternförmig angeordnete Muskelfasern aus, welche erst gegen Ende der Bebrütung wieder zurückgebildet werden. Ihre — von den Eigenbewegungen des Embryo unabhängige — peristaltische Kontraktion hat das vom 5. Bruttage an einsetzende Schaukeln des Embryo um den Nabel als festen Punkt zur Folge. »Dabei ziehen sich die Muskelfasern zunächst an dem einen Ende des Amnionsackes, in welchem der Embryo flottiert, zusammen und schleudern die Flüssigkeit mitsamt dem *Hühnchen* an das andere Ende; dann kontrahieren sich wieder hier die Muskeln und werfen den Embryo in die vorige Lage zurück« (Schauinsland, 1902). Diese Schwingungen erreichen *beim Huhn* am 11. Bruttag ihr Maximum und hören in den letzten Tagen völlig auf. Zwischen je 2 peristaltischen Wellen, die im Mittel eine Dauer von 3,3 Sekunden haben, wird eine Pause von durchschnittlich 4,5 Sekunden eingeschaltet (Clark, 1914).

Serosa

Die das Amnion überziehende seröse Hülle (»falsches Amnion«) bleibt mit ersterem in einer medianen Naht dauernd in Verbindung. Anfangs geht

daselbst das Ektoderm des Amnion in dasjenige der Serosa über; später aber durchbricht das Mesoderm das Nahtektoderm und ersetzt es vollständig, um zu einer förmlichen Platte (Amnion-Serosaverbindung, Figur 304, *A. S. V.*) zu werden. Zu einem Schwund der Naht kommt es nicht. — Im Bereich der Dotterkugel schreitet die Bildung der Serosa als gesonderte Hülle (»Hautdottersack«) in demselben Tempo voran, als die Leibeshöhle vordringt und die beiden Mesodermlamellen voneinander scheidet. Schließlich umgibt sie, von den Allantoiszipfeln vorgebuchtet, das Ei vollständig. In ihrer äußeren (ektodermalen) Zellage kommt es zur Differenzierung von Elementen, denen (wie später ausgeführt werden wird) die Resorption des Eiweißes obliegt.

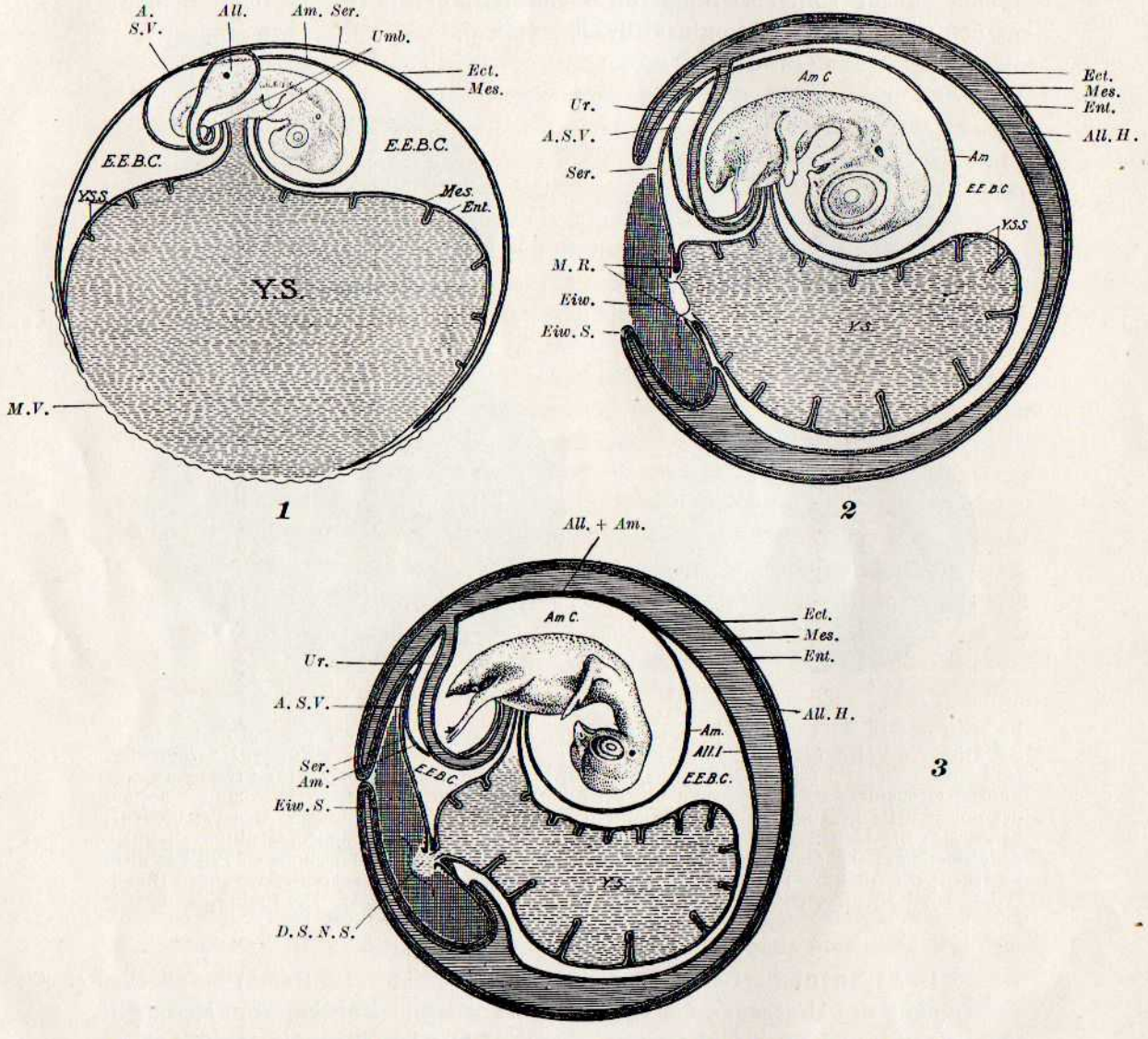


Figur 303. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Ei* (**1**) *vor der Bebrütung*; **2**, *in der Mitte des 2. Bebrütungstages*; **3**, *am Ende des 5. Bebrütungstages*; **4**, *am 7. Bebrütungstag.* (*1*) Luftkammer; (*2*) infundibulare Chalaze; (*3*) Eiweiß; (*4*) Schalenhaut; (*5*) Area opaca, die dunkler erscheinende Area pellucida mit der Embryonalanlage umgebend; (*6*) Allantois des auf der linken Seite liegenden und vom Amnion umwachsenen Embryo; in der Area vasculosa (*7*) haben sich die Dottersackgefäße ausgebildet, das Eiweiß hat sich in diesem Stadium unterhalb der Dotterkugel angesammelt, ist also bei der Betrachtung des Eies vom animalen Pol aus nicht zu sehen; (*8*) Allantois mit ihren Gefäßen, die von den Gefäßen des darunter liegenden Dottersackes daran zu unterscheiden sind, daß sie am Allantoisrand umbiegen. Der Embryo schimmert durch seine Hüllen hindurch. (Nach Kerr, 1919)

Allantois

Die Allantois legt sich (*bei Gallus* am Ende des 2. Bruttages) an als eine Ausstülpung des Urodaeum, die vom Entoderm ausgekleidet und vom Mesoderm umgeben ist, und wächst in Gestalt einer Hohlkugel nach rechts in die Leibeshöhle hinein — nach rechts, weil der Embryo auf der linken Seite liegt. Kurz bevor es zu einem völligen Verschluß des Amnionsackes gekommen ist, tritt sie durch den Hautnabel aus und dehnt sich ins extraembryonale Zölom aus, um sich zwischen Amnion und Serosa zu schieben (Figur 303, **3**, **4**). Hierbei plattet sie sich immer stärker ab. Ihr Lumen ist vom embryonalen, bei

Gallus vom Anfang des 4. Bruttages an durch die Urniere ausgeschiedenen Harn erfüllt, dessen Vermehrung die wichtigste Ursache für die rasche Vergrößerung der Allantois bildet; denn der Hohlraum des Urodaeum, in den der Harn aus den Wolffschen Gängen abfließt, ist gegen das Proctodaeum durch den Kloakalpropf (Seite 174) abgeschlossen, und auch nach aufwärts kann die Flüssigkeit nicht dringen, da der Enddarm zunächst noch kein Lumen hat; so treibt sie die Allantoisblase immer weiter vor, die durch einen hohlen Stiel (Urachus) mit dem Urodaeum in Verbindung bleibt (Figur 195). Man kann an ihr nunmehr ein äußeres



Figur 304. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: ***1***, ***2***, ***3***, *die Lagebeziehungen zwischen Embryo, Dottersack und Eihäuten, schematisch dargestellt.* (*All.*) Allantois; (*All.H.*) Allantoishöhle; (*All.i.*) inneres Blatt der Allantois; (*Am.*) Amnion; (*Am.C.*) Amnionhöhle; (*A.S.V.*) Amnion-Serosaverbindung; (*D.S.N.S.*) Dottersacknabelsack; (*Ect.*) Ektoderm; (*E.E.B.C.*) extraembryonale Leibeshöhle; (*Eiw.*) Eiweiß; (*Eiw.S.*) Eiweißsack; (*Ent.*) Entoderm; (*Mes.*) Mesoderm; (*M.R.*) Mesodermring; (*M.V.*) Membrana vitellina; (*Ser.*) Serosa; (*Umb.*) Hautnabel; (*Ur.*) Allantoisstiel (Urachus); (*Y.S.*) Dottersack; (*Y.S.S.*) Septen des Dottersackes. (Nach Lillie, 1908)
1, *am 4. Bebrütungstag*; ***2***, *am 9. Bebrütungstag*; ***3***, *am 12. Bebrütungstag.*

und ein inneres Blatt unterscheiden, die durch die Allantoishöhle voneinander getrennt werden. Das äußere Blatt legt sich der serösen Hülle innig an und verwächst mit ihr; sein inneres (entodermales) Epithel ist vom Ektoderm dann nur mehr durch eine Mesodermschicht getrennt, deren Anlagen sowohl von der Allantois wie von der Serosa geliefert worden sind (Figur 304, *2*). In dieser mesodermalen Schicht entwickeln sich äußerst zahlreiche Blutgefäße, denen die Aufgabe zufällt, den Gaswechsel des Embryo zu gewährleisten. Die für die Atmung des Embryo erforderliche Luft dringt, wie früher (Seite 255) hervorgehoben wurde, durch die Porenkanäle der Schale ins Ei ein.

Gefäße der Allantois

Die Hauptgefäße der Allantois bestehen in 2 Arterien (Arteriae umbilicales) und 1 Vene (Vena umbilicalis). Von den beiden Arterien entwickelt sich die linke viel kräftiger als die rechte (siehe Figuren 234, *10*; 235, *10*; 236, *14*). Die Allantoisvene wird gleichfalls paarig angelegt, aber die rechte schwindet frühzeitig (*beim Hühnchen* am 4. Bebrütungstag). Das fernere Schicksal der Vena umbilicalis wurde auf Seite 219 erwähnt; siehe auch Figur 240, *13*.

Die Verzweigung dieser Gefäße ist auf dem äußeren Blatte der Allantois eine ganz andere als auf dem inneren Blatte. Nur jenes erfüllt ja die Aufgabe, die noch funktionslose Lunge des Embryo zu vertreten. Fülleborn (1895) vergleicht die Art, wie die Verzweigungen der Arterien und Venen auf dem äußeren Blatt ineinandergreifen, mit der Verzahnung von Fingern einer gefalteten Hand. »Betrachten wir das äußere Blatt bei schwacher Vergrößerung, so macht es den Eindruck, als ob die feinsten Arterien- und Venenverzweigungen ziemlich unvermittelt blind endigten, eine Betrachtung bei starker Vergrößerung zeigt uns aber ein außerordentlich feinmaschiges Kapillarennetz, welches, dicht unter der dünnen Ektodermschicht gelegen, die ganze Oberfläche des äußeren Blattes einnimmt und in welches die Endäste der Arterien und Venen einmünden, indem sie aus der tiefer gelegenen Schicht gegen das Ektoderm hin aufsteigen. Die Kapillaren bilden so enge Maschen und haben dabei ein relativ so weites Lumen, daß sie nur mit denen der Lunge höherer Tiere und mit denen der Chorioidea des Auges verglichen werden können.«

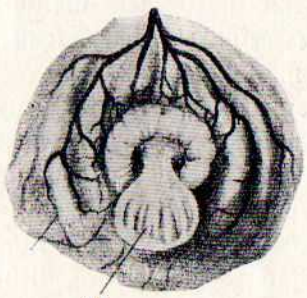
Bei ihrem Vordringen zwischen Amnion und Serosa wird die Allantois bald durch ihre eigene Stammvene gehemmt, die am Scheitelrand der Allantois vom inneren zum äußeren Blatt umbiegt und deren Längenwachstum nicht gleichen Schritt mit dem Wachstum des ganzen Organs hält. So erfährt denn die Allantois an der Umbiegungsstelle ihrer Vene eine sich ständig vertiefende Einschnürung und wird von dieser Stelle an in einen vorderen und hinteren Lappen zerlegt, die nun ihr Wachstum innerhalb des extraembryonalen Zöloms fortsetzen, bis sie bald darauf auf die Amnion-Serosaverbindung stoßen. Dieses lokale Hindernis von geringer Breite überwinden sie dadurch, daß sie sich darüber hinwegschieben und dabei die Serosa mit vorbuchten. Hierdurch entsteht dann auf der rechten Seite des Embryo ein an der Amnion-Serosaverbindung zunächst blind endender Hohlraum, oben und seitlich von der Allantois mit ihrem serösen Überzug, unten vom Darmdottersack begrenzt. Er füllt sich später, wie noch zu schildern sein wird, mit Eiweiß. Beide Lappen, die an Breitenausdehnung stark zunehmen, schieben sich fortab übereinander, wobei der vordere den zugekehrten Rand des hinteren überlagert. Am Ende des 8. Tages haben sie den halben Dottersack bedeckt. Sind sie erst einmal an dessen Äquator angelangt, so wenden sie sich

von ihm ab und streben zwischen Eiweiß und Schale dem spitzen Eipol zu; konzentrisch dorthin vordringend, schieben sich ihre freien, von der Serosa überkleideten Ränder dort am 11. oder 12. Tage völlig übereinander (Figur 304, *3*).

Zum Verständnis dieses Vorganges ist noch nachzutragen, daß das Eiweiß, welches ja vor dem Einsetzen der Bebrütung die Dotterkugel allseitig umhüllte und dabei über der Keimscheibe eine dünnere, an den Seiten und unter der Dotterkugel eine mächtigere Lage bildete, sich nach und nach — in den Anfangsstadien, weil sich sein spezifisches Gewicht infolge von Wasserabgabe vergrößerte, später als Folge komplizierter mechanischer Vorgänge — am spitzen Pol angesammelt hat, und das, obwohl das Ei eine horizontale Stellung einnimmt.

Eiweißsack

Von ihrer serösen Hülle überzogen, legt sich nun die Allantois an den eingedickten Eiweißrest von unten und von den Seiten, mittels einer Falte auch von oben, an und schließt ihn in einen Sack, den Eiweißsack (Figur 304, *2*, *3*) ein. Sein Verschluß ist *beim Hühnchen* am 12. Bebrütungstag vollzogen, indessen nicht allseitig. Am Dottersacknabel hat, wie schon erwähnt wurde, die Spaltung des extraembryonalen Mesoderms durch die Leibeshöhle haltgemacht, und es ist hier ein kleiner gestielter Bruchsack des Dottersackes, der »Dottersacknabel-Sack«, entstanden, der sich in den Eiweißsack hinein erstreckt (Figur 305). Sein Stiel umgibt sich mit einem immer tiefer einschneidenden Wulst von Mesodermzellen, dem »Mesodermring«; diese innige Verbindung hat später zur Folge, daß bei der Aufnahme des Dottersackes in die Leibeshöhle des Embryo auch die Reste des Eiweißsackes mitgenommen werden. Die physiologische Bedeutung des Dottersacknabel-Sackes ist im übrigen ungeklärt; distal wird er zunächst noch durch einen Überrest der Dotterhaut verschlossen, aber bald löst sich dieser dünne Überzug auf, und dann zerfällt der Inhalt des Säckchens im Eiweiß.



Figur 305. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Embryo am 16. Bebrütungstag.* Gegend des Dottersacknabels mit Dottersacknabel-Sack (*Ns.*), dessen Stiel vom Mesodermring umgeben ist. (Nach Duval, 1884)

Bevor wir uns dem Modus der Eiweißresorption zuwenden, ist noch nachzutragen, daß im inneren Blatt der Allantois (im Gegensatz zum äußeren) glatte Muskelfasern auftreten, welche mit denen des daruntergelegenen Amnion verwachsen — ein Vorgang, der *bei Gallus* am 7. Tage in der Nähe der Amnion-Serosaverbindung beginnt. Einige Tage vor dem Ausschlüpfen atrophiert diese gesamte Muskulatur vollständig.

Bau der Eiweißsackwandung

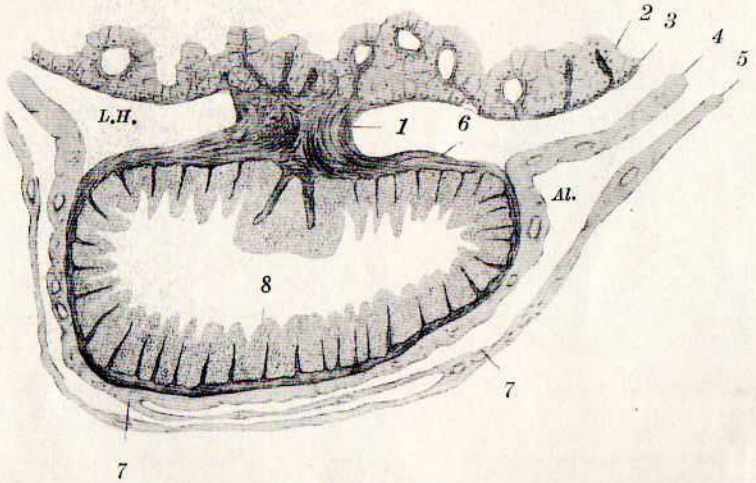
Die Kapillarmaschen des inneren Allantoisblattes sind, verglichen mit denen des äußeren, ungeheuer weit; dies gilt aber nicht für die Gegend der Amnion-Allantoisverwachsung und auch nicht für die Eiweißsack-Allantois: in diesen beiden Bezirken ist das Gefäßnetz vielmehr sehr feinmaschig.

Der in den Dienst der Eiweißresorption gestellte Abschnitt der Allantois, die »Eiweißsack-Allantois«, bildet gewissermaßen eine Übergangszone zwischen äußerem und innerem Blatt. Er stellt eine Membran dar, die im allgemeinen erheblich dicker ist als das eigentliche innere Allantoisblatt. Sein von der serösen Hülle abstammendes, dem Eiweiß zugekehrtes Epithel ist 2schichtig und besteht aus Zellen von wechselnder, oft kubischer oder zylindrischer Gestalt;

sie enthalten häufig Bläschen, die mit aufgenommenem Eiweiß erfüllt sind. *Bei Gallus* nur in der Nähe des Mesodermrings, bei *Sylvia* dagegen in der Wand des ganzen Organs ist das Epithel zu langen Zotten angeordnet, welche in das Lumen des Eiweißsackes vorspringen (Figur 306); Blutgefäße fehlen jedoch in diesen Zotten (nach Fülleborn).

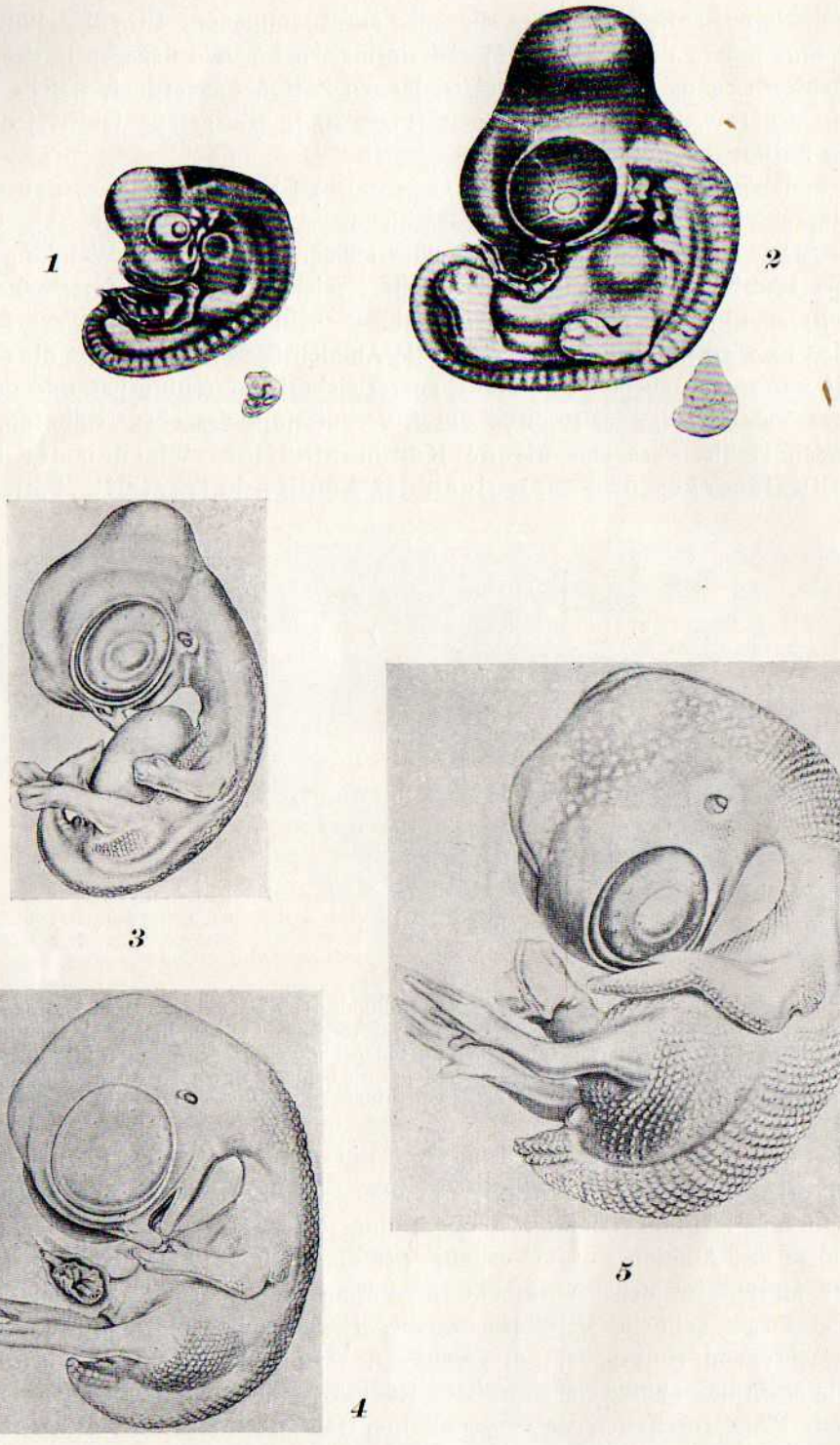
Resorption des Eiweißes

Fülleborn (1895) meint — im Gegensatz zu Duval (1884) —, daß das im Eiweißsack eingeschlossene Eiweiß, das hier beim *Hühnchen* am 16. Tage bis auf geringe Reste verschwunden ist, nur zum kleinen Teil von der Wandung dieses Organs resorbiert werde, um durch deren reiches Gefäßnetz fortgeschafft zu werden; er nimmt an, daß diese Aufgabe vornehmlich der Serosa des Amnion zufalle. Es wird nämlich die mesodermale Amnion-Serosaverbindung, die anfänglich eine feste Gewebsplatte darstellt, später siebartig durchbrochen und dadurch auf der rechten Seite des Embryo durch Vermittelung des obenerwähnten, blind endenden Hohlraumes eine offene Kommunikation zwischen der Höhle des Eiweißsackes und derjenigen des Amnion hergestellt. Fortab läßt



Figur 306. Passeres (Sylviidae). — *Sylvia borin* Boddaert: *Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen; Eiweißsack, in Rückbildung begriffen.* (*L. H.*) extraembryonale Leibeshöhle; (*Al.*) Allantoishöhle; (*1*) Mesodermring; (*2*) Dottersackentoderm; (*3*) Splanchnopleura; (*4*) inneres, (*5*) äußeres Blatt der Allantois; (*6*) Somatopleura; bei (*7*) haben sich die beiden Lappen der Allantois übereinander gelegt; (*8*) gegen das Lumen des Eiweißsackes vorspringende Zotten der Serosa. (Nach Duval, 1884)

sich (*bei Gallus* bis zum 19. Bebrütungstag) Eiweiß in der Amnionflüssigkeit nachweisen. »Das Eintreten von Eiweiß aus dem Eiweißsacke in das Amnion dürfte auch für die Raumökonomie von Bedeutung sein. Durch dieses Eintreten von Eiweiß in das Amnion — ein Vorgang, der durch eine etwaige Kontraktion der glatten Muskulatur der Eiweißsackwand wesentlich unterstützt werden muß — wird eine sehr schnelle Verkleinerung des Eiweißsackes möglich, wodurch für den wachsenden Embryo Raum geschaffen wird. Allerdings wird das Eiweiß auch in der Amnionhöhle einen gewissen Raum beanspruchen müssen, doch könnte dadurch Platz geschaffen werden, daß in demselben Maße, wie Eiweiß in die Amnionhöhle eintritt, ein Teil des Liquor amnii (zur Deckung des durch Verdunstung entstehenden Wasserverlustes) absorbiert würde, so daß der Füllungszustand des Amnion trotz des Eintritts des Eiweißes nicht zunehmen würde« (Fülleborn).



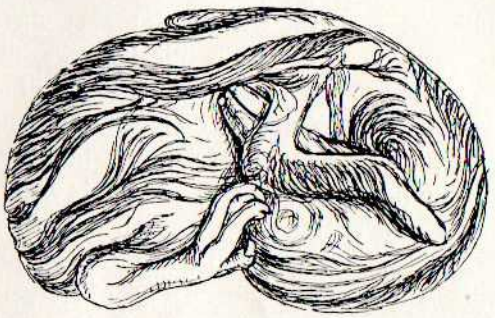
Figur 307. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Entwickelung der äußeren Körperform des Embryo.* ***1***, Embryo nach 3 Tagen 16 Stunden Bebrütung. ***2***, Embryo nach 5 Tagen Bebrütung. ***3***, Embryo nach 7 Tagen 7 Stunden Bebrütung. ***4***, Embryo nach 8 Tagen Bebrütung. ***5***, Embryo nach 10 Tagen 2 Stunden Bebrütung. ***1*** und ***2*** in 5facher, ***3*** bis ***5*** in 3facher Vergrößerung. (Nach Keibel und Abraham, 1900)

Verbindungen der Allantoisgefäße

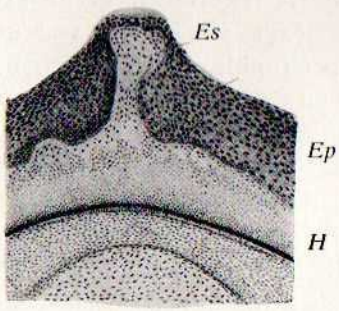
Zu erwähnen ist noch, daß es im Laufe der Entwickelung zu einer Kommunikation der Allantoisgefäße mit den Amniongefäßen, später in der Umgebung des Mesodermringes auch zu einer solchen mit den Dottersackgefäßen kommt. Durch diese Verbindungen wird wohl die Sicherheit der Zirkulation gefördert — eine entsprechende, durch die Vena coccygo-mesenterica hergestellte Kommunikation zweier Venensysteme (der Vena portae und der Vena cardinalis posterior) lernten wir ja schon früher (Seite 217) kennen.

Stellung des Embryo im letzten Drittel der Bebrütung

Bis zum Beginn des letzten Bebrütungsdrittels (*bei Gallus* bis zum 14. Tage) kreuzte die Längsachse des auf der linken Seite liegenden Embryo (siehe oben, Seite 271) noch immer die Längsachse des Eies im rechten Winkel. Von nun an aber ist sein stark gewachsener Körper genötigt, sich der Form der Eischale anzupassen. Er legt sich daher parallel zur langen Eiachse und kehrt fortab sein Steißende dem spitzen Eipol zu. Sein Kopf hat sich aus Gründen der Raumökonomie tief auf die Brust hinabgebeugt und dabei etwas nach der rechten Seite verlagert, so daß der Schnabel *bei langschnäbeligen Arten* unter den rechten Flügel zu liegen kommt (Figur 308).



Figur 308. Ardeae. — *Ardea cinerea* Linnaeus: *Stellung des schlüpfreifen Embryo*, der die Eischale an einer Stelle bereits »gepickt« hat. Der Kopf ist noch vom rechten Flügel bedeckt; die Zehen liegen so, daß sie leicht in die Picköffnung eingeführt werden können. Die Haut ist an vielen Stellen mit langen Nestlingsdunen bedeckt. Natürliche Größe. (Nach Holstein, 1927)



Figur 309. Sphenisci. — *Catarrhactes chrysocome* Forster: *6,9 cm langer Embryo.* Querschnitt durch die Oberschnabelspitze mit der Eischwiele (*Es*), welche von der Hornbildungszone (*H*) aus gegen das Epitrichium (*Ep*) vorgewachsen und bereits verhornt ist. (Nach Lewin, 1903)

Schlüpfakt

1 bis 2 Tage vor dem Ausschlüpfen zersprengt *das Hühnchen* seine Hüllen, das Amnion und die Serosa, die ihm zuletzt knapp auflagen, da die Amnionflüssigkeit völlig resorbiert worden war. Bald danach durchstößt es die innere Lamelle der Schalenhaut nahe der Schale. Seine Schnabelspitze ragt nunmehr durch den geschaffenen Riß in die Luftkammer, die jetzt etwa $^1/_4$ des Eiraumes einnimmt, und sogleich setzen die ersten Atemzüge ein. Damit wird der Allantoiskreislauf, der bisher den Lungenkreislauf funktionell vertrat, überflüssig. Die Gefäße der Allantois veröden rasch, ihr Lumen schwindet. Nach einigen weiteren Stunden, zuweilen auch erst nach 2 Tagen, durchstößt die Schnabelspitze des jungen Vogels die Eischale. Wichtige Dienste verrichtet dabei in den meisten Fällen die Eischwiele (der »Eizahn«). Es ist dies ein hartes Horngebilde von weißer Farbe, das seinen Ursprung einer frühzeitigen völligen Verhornung gewisser Zellgruppen des die Schnabelspitze überziehenden Stratum germinativum verdankt und (*bei Gallus*) schon fertig ausgebildet ist, bevor die Verhornung am

übrigen Schnabel einsetzt. Meist besitzt es die Gestalt eines flachen, spitz endigenden Kegels, welcher dem distalen Ende des Oberschnabels aufsitzt (Figuren 12; 309); bei einigen Vögeln aber, besonders solchen, deren Unterschnabel bei der Geburt den Oberschnabel an Länge übertrifft (*Picidae, Bucerotidae, Alcidae, einige Limicolae, Otis, Gallinula, Colymbus*) ist auch die Spitze des Unterschnabels zur Eischwiele umgewandelt und wirkt dann meist wie ein scharfkantiger Meißel. Einige Stunden (*Scolopacinae, Anseres*) oder Tage, nachdem der Vogel die Eischale verlassen hat, fällt das nunmehr funktionslos gewordene Gebilde ab; nur *bei Otis und den Sphenisci* persistiert es wochenlang.

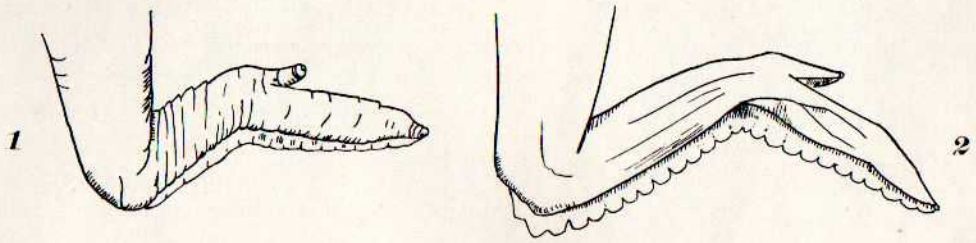
Der Vorgang der Schalensprengung wird dadurch eingeleitet, daß der Kopf des Vogels sich ein wenig aufrichtet. Pohlman (1919) hat ausgeführt, daß die dabei erfolgende Streckung der Halswirbelsäule in erster Linie nicht das Werk des Musculus complexus ist (wie Keibel, 1914, annahm), sondern des Musculus spinalis und des Musculus biventer cervicis. Wahrscheinlich ist es ein Atmungsreflex, der dieses Muskelsystem in Tätigkeit setzt — ein Reflex, der seinerseits wieder ausgelöst wird durch die Erweiterung, den die Bauchhöhle durch Aufnahme des Dotterrestes erfährt. Freilich trifft Keibels Beobachtung zu, daß sich der Musculus complexus 48 Stunden vor dem Ausschlüpfen gewaltig entwickelt; aber diese Hypertrophie wird lediglich bewirkt durch enorme Infiltration mit Lymphe, die ihn an der Kontraktion so gut wie ganz verhindern dürfte; sie sinkt unmittelbar nach dem Ausschlüpfen sehr rasch. Es ist Pohlman gelungen, diese Erscheinung zwanglos zu erklären. Dadurch, daß das Blut des Allantoiskreislaufes in seiner Gesamtheit in die Gefäße des Embryo aufgenommen wird, erfährt der embryonale Körper eine Überschwemmung mit Flüssigkeit. Die Nieren vermögen solche Mengen nicht zu bewältigen, und zudem sind es zunächst gar nicht sie, sondern hauptsächlich die Lungen, welche die Wasserausscheidung beim jungen Vogel besorgen. Bis nun die Lungen ihre Tätigkeit aufnehmen, wird die gesamte Muskulatur, vornehmlich aber der Musculus complexus, mit der in die Gewebe ausgetretenen Lymphe infiltriert und der Körper hochgradig ödematös, — eine Tatsache, die es wiederum verständlich macht, daß *das Hühnchen* nach dem Verlassen der Schale 3 bis 4 Tage ohne jede Wasseraufnahme auskommt.

Abbau des Schalenkalkes

Das Öffnen der Eischale wird dem jungen Vogel durch den Umstand erleichtert, daß sie am Ende der Bebrütung brüchiger ist als an deren Anfang. Während der Embryonalentwickelung verliert die Schale nicht nur viel Wasser, sondern es geht auch ein Teil ihres Kalziumgehaltes in den Eiinhalt über und wird dort zum Aufbau des Skelettes verwendet. Der Kalkgehalt der *Hühnereischale* sinkt in dieser Zeit von 2,13 Gramm auf 1,97 Gramm (Tangl, 1908). Delezenne und Fourneau (1918) machten folgende Feststellungen: Im Eiinhalt beträgt der Gehalt an Kalzium bei *Gallus* am Anfang der Bebrütung 0,0624 Gramm, am 21. Bruttag dagegen 0,340 Gramm, was einer Zunahme von 500 Prozent gleichkommt. Im Ei von *Anas* steigt der Kalkgehalt während der 28tägigen Dauer der Inkubation nur um 400 Prozent. Versuche, welche durch Buckner, Martin und Peter (1925) angestellt wurden, haben erwiesen, daß es die vom Embryo ausgeschiedene Kohlensäure ist, welche den Vorgang einleitet, der erst am 12. Bruttage merklich einsetzt und vom 16. Tage an eine erhebliche Beschleunigung erfährt. Die Kohlensäure dringt durch die Schalenhaut zur Schale; hier wird Kalzium freigemacht, um als Kalziumbikarbonat in den Eiinhalt zurück-

zudiffundieren. Nachdem die Allantois sich in großer Ausdehnung der Schale angelegt hat, dürfte der Blutstrom in gleichem Verhältnis Kalziumbikarbonat von der Schale übernehmen, als er Kohlensäure abgibt. Es versteht sich, daß in unbefruchteten Eiern der Kalkgehalt trotz langer Aufbewahrung im Brutofen unverändert bleibt.

Sobald die Schale durchstoßen ist, werden die Atemzüge des Tieres ausgiebiger; doch dauert es gewöhnlich noch etwa 24 Stunden (*nur bei Podiceps* und *den Picidae* wesentlich kürzere Zeit, bei *Accipitres* oft 48 Stunden), bis der entstandene Riß so weit verlängert worden ist, daß das Ei auseinanderfällt und seinen Inhalt freigibt. Fast bei *allen Vogelarten* geschieht das Ausschlüpfen in der Weise, daß das Junge die Eischale zunächst etwa am Rande der Luftkammer durchstößt (oder, wie der Fachausdruck lautet, »pickt«), und zwar in den meisten Fällen an der Seite, die der Unterlage abgekehrt ist; es dreht sich dann (bei *Fulica*), nachdem es den Kopf unter dem rechten Flügel hervorgezogen und die Zehen in die zuerst geschaffene Öffnung hineingezwängt hat, allmählich im Kreise, dabei den Riß ständig mit Hilfe des Schnabels vergrößernd, und zwar



Figur 310. Cuculi (Crotophagidae). — *Crotophaga ani* Linnaeus: *vordere Extremität des Embryo 24 Stunden vor dem Ausschlüpfen* (**1**) *und des zum Ausfliegen bereiten Nestlings* (**2**). Zu beachten: die Rückbildung der beiden knopfartigen Hornschwielen, welche wohl beim Vorgang des Ausschlüpfens eine Rolle spielen. (Nach Hartley, 1917)

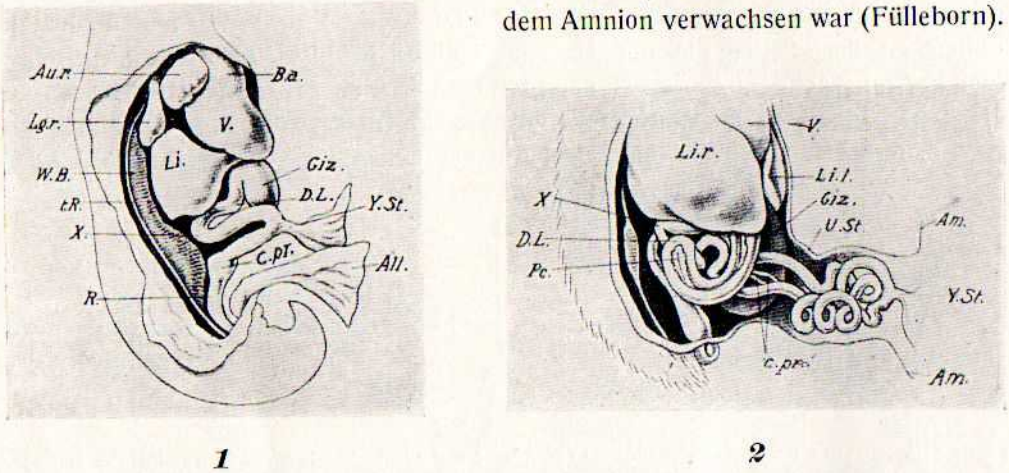
stets nach rechts. Diese Arbeit wird unter Einschaltung vieler Pausen so lange fortgesetzt, bis der Vogel die ganze stumpfe Kalotte wie einen Deckel abheben kann. Im Gegensatz dazu machen die langschnäbeligen *Scolopacinae* ein schiefes Loch am stumpfen Ende, durch das sie sich hindurchzwängen. Ist die Schale sehr dickwandig, so muß das Vögelchen erhebliche Anstrengungen machen, um sich vollends herauszuarbeiten, und auch die Flügel zu Hilfe nehmen. Bei dem zum Ausschlüpfen bereiten *Ani* (*Crotophaga ani*) fallen knopfartige Hautgebilde auf, die der Spitze des 1. und 2. Fingers aufsitzen, und von denen angenommen wird, daß sie für den Vogel bei der Sprengung seiner starken Umhüllung von Bedeutung sind (Figur 310).

Wohl für alle Tagvögel gilt das, was Whitman (1919) *bei der Haustaube* beobachtet hat: daß nämlich die Jungen niemals in der Nacht, sondern stets bei Tage auskriechen, selbst dann, wenn am Abend die Vorbereitungen zum Ausschlüpfen schon beendet waren. *Unter den Eulen* dagegen schlüpfen nach den Feststellungen Heinroths (1926) zumindest *der Waldkauz* und *die Waldohreule* stets nachts aus. Schon innerhalb der Eischale halten sich also die jungen Vögel an die gleichen physiologischen Ruhezeiten wie die erwachsenen.

Aufnahme des Dottersackes in die Bauchhöhle

Am 20. Bebrütungstag ist (bei *Gallus*) der Dottersack gänzlich in die Bauchhöhle aufgenommen worden. Dieser Vorgang wird schon frühzeitig vorbereitet.

Es verwächst nämlich zunächst das innere, muskulöse Blatt der Allantois mit dem ihm zugekehrten, gleichfalls muskulösen Bezirk des Amnion (der später, nach der Resorption der Amnionflüssigkeit, als »äußeres Blatt« des Amnion bezeichnet werden kann) über dem Rücken, Nacken und Scheitel des Embryo. Mit der Größenzunahme des Amnion, das am 19. Tage auch von rechts an den distalen Pol des stark verkleinerten Dottersackes vorgedrungen ist, dehnt sich die Verwachsungszone immer weiter aus. Ziehen sich nun deren Muskelfasern zusammen, so greift der Zug am distalen Dottersackpol, nämlich am Mesodermring, an, der ja gleichfalls eine feste Verbindung mit dem inneren Allantoisblatt eingegangen ist; in den allerletzten Bebrütungsstadien verschmilzt dieses sogar mit dem Dottersack überall, soweit es nicht schon mit dem Amnion verwachsen war (Fülleborn).



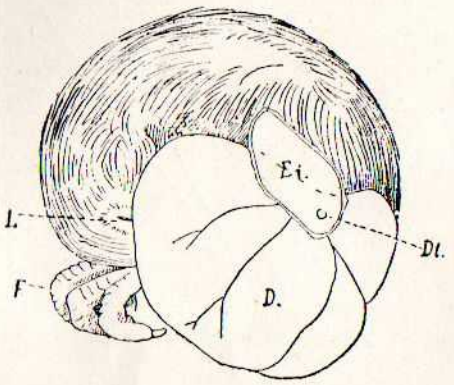
Figur 311. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Eingeweide eines Embryo nach einer Bebrütung von 6 Tagen* (**1**) *und von 17 Tagen* (**2**), in Ansicht von rechts. (*All.*) Allantois; (*Am.*) Ammion; (*Au.r.*) rechter Aurikel des Herzens; (*B.a.*) Bulbus arteriosus; (*C.pr.*) Anlagen der Coeca; (*D.L.*) Duodenalschleife; (*Giz.*) Muskelmagen; (*Lg.r.*) rechte Lunge; (*Li.r., Li.l.*) rechter und linker Leberlappen; (*Pc.*) Pankreas; (*R.*) Rectum; (*t.R.*) Anlage des Müllerschen Ganges; (*U.St.*) Nabelstiel; (*V.*) Ventrikel des Herzens; (*W.B.*) Urniere; (*Y.St.*) Dottergang; (*X*) kaudales Ende der Duodenalschleife. (Nach Duval, aus Lillie, 1908)

Auf solche Weise wird der Dottersack durch eine ihn umschließende und an seinem distalen Pol angreifende Gewalt »in die Bauchhöhle hineingeboren, wird unter Mühen durch den (sich hierfür wieder stark erweiternden) Bauchnabel hineingezwängt« (H. Virchow, 1891). Die Körperform des schlüpfreifen Vogels ist nunmehr nicht unwesentlich verändert, insbesondere wird der After durch den Dotterrest weit nach oben gedrängt; beträgt doch das Gewicht des aufgenommenen Dotters bei den meisten Vögeln immerhin noch etwa den 3. bis 7. Teil der anfänglichen Dottermenge.

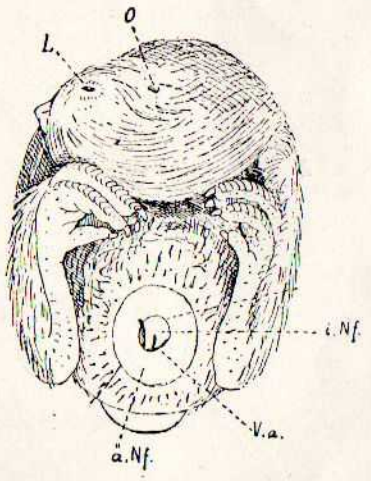
Beim Ausschlüpfen des Vögelchens haftet dem distalen Pol des Dottersackes noch der letzte Rest des inzwischen völlig geleerten Eiweißsackes mit dem Mesodermring an, sowie (als »Nabelhaut«, die den Verschluß des Hautnabels zu bewirken hat) ein Rest des »inneren« Amnionblattes (Figuren 312, 313). Das äußere Blatt der Allantois sowie der größte Teil des Amnion sind an der Schalenhaut kleben geblieben. Die Muskulatur der Amnion-Allantoisverwachsung war schon während des Einzwängens des Dottersackes in die Bauchhöhle rasch abgebaut worden.

Stellung des Eies während der Bebrütung

Die Eier der Vögel befinden sich während der Entwickelung des Embryos, je nach ihrer Gestalt, entweder in völlig horizontaler Stellung, oder ihre lange Achse ist ein wenig gegen die Horizontale geneigt, so daß dann der spitze Pol ein wenig tiefer liegt als der stumpfe. Eine interessante Ausnahme bilden (neben *Cypsiurus*) *die Megapodiidae*. Diese vergraben ihre sehr großen Eier stets in vertikaler Stellung, und zwar so, daß der stumpfe Pol nach oben gekehrt ist. Bringt man sie in horizontale Lage, so liefern sie ebensowenig normal gebildete Tiere wie ein *Hühnerei* bei fortgesetzter vertikaler Stellung. Daß sich *die Megapodiidae* hierin *von allen anderen Vögeln* unterscheiden, hat wohl folgende Ursache. Diese Vögel bebrüten ihre Eier nicht selbst, sondern verscharren sie etwa 1 bis 2 Meter tief in lockerer Erde. Liegt nun der stumpfe Eipol oben, so braucht der ausschlüpfende Vogel nach dem Öffnen der Schale keine weitere Wendung auszuführen, um sich aus den ihn bedeckenden Erdmassen herauszuwühlen; er kann vielmehr seine erste Aktionsrichtung beibehalten.



Figur 312.



Figur 313.

Figur 312. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Embryo am 19. Bebrütungstag* mit Dottersack (*D*) und Eiweißsack (*Ei.*). Der Dottersacknabel (*Dt.*) ist weit auf die linke Seite des Embryo verschoben, der Eiweißsack tritt mit seinem oberen Ende mit dem Amnion in Verbindung. (*L*) Lidspalte; (*F*) linker Fuß. (Nach H. Virchow, 1891)

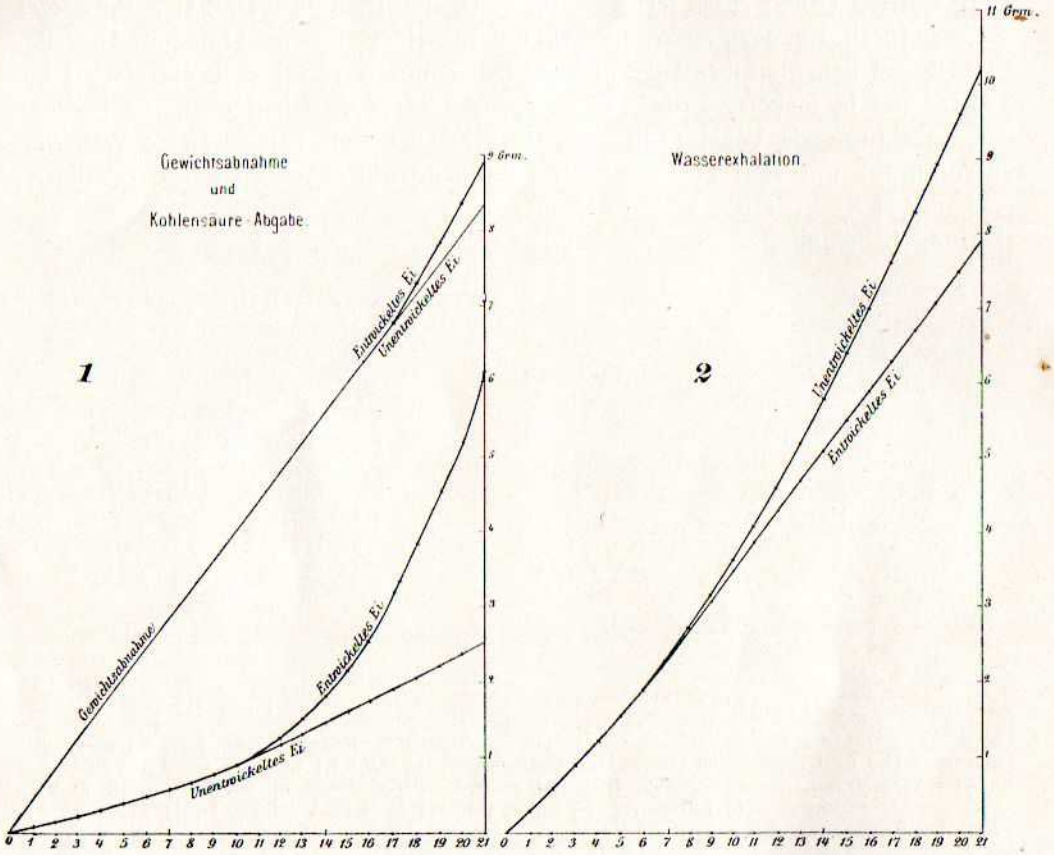
Figur 313. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *schlüpfreifes Hühnchen.* Der gesamte Dottersack ist in die Bauchhöhle aufgenommen. (*ä.Nf.*) äußeres Nabelfeld, gebildet vom inneren Blatt des Amnion; (*i.Nf.*) inneres Nabelfeld, gebildet von Resten der Allantois mit dem Mesodermwulst und dem Eiweißsack; (*V.a.*) Reste der Allantoisgefäße; (*L.*) rechte Lidspalte; (*O*) rechte Ohröffnung. (Nach H. Virchow, 1891)

Physiologie der Embryonalentwickelung

Das Vogelei entwickelt sich nicht, wenn die Poren der Kalkschale größtenteils oder sämtlich verstopft werden, doch ist eine ziemlich weitgehende Beschränkung des Gasaustausches, etwa in der Weise, daß nur ein großer Teil der Kalkschale gefirnist wird, unschädlich. Versuche haben ergeben, daß die gewöhnliche Luft dem Ei ein Übermaß von Sauerstoff bietet. Es gelangen daher auch tief in Sand oder Erde vergrabene Eier (*Megapodiidae*!) zur Entwickelung. In den ersten Bebrütungsstunden gibt das Ei sogar (vital abgespaltenen) Sauerstoff ab.

Befruchtete wie unbefruchtete Eier verlieren, wenn man sie einer konstanten Bruttemperatur aussetzt, in 21 Tagen (vorwiegend infolge Abgabe von Wasser) fast gleichviel an Gewicht, und zwar verringert sich bei beiden das Gewicht in gleichen Zeiten um annähernd den gleichen Betrag. Es ist also für jedes Ei (bis

zur Mitte der 3. Brutwoche) der stündliche oder tägliche Gewichtsverlust eine Konstante (siehe die Kurve, Figur 314, *1*). Einige Tage vor dem Sprengen der Eischale (*bei Gallus* vom 19. Tage ab) wird diese Proportionalität von Zeit und Gewichtsabnahme bei Eiern, die einen lebenden Embryo enthalten, etwas gestört: wohl infolge der beginnenden Lungenatmung ist ihr Wasserverlust ein etwas größerer. Vor diesem Zeitpunkt aber wird die Wasserabgabe durch den embryonalen Stoffwechsel weder beschleunigt noch verzögert (Pott und Preyer, 1882).

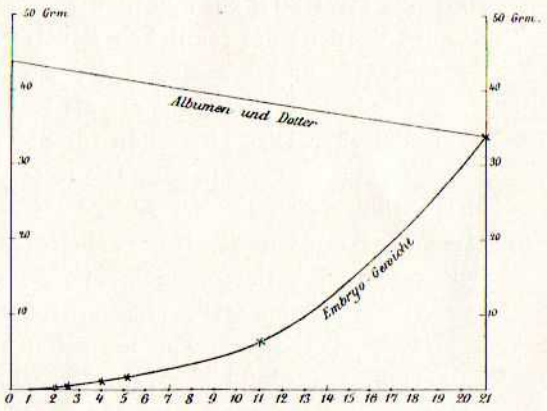


Figur 314. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *1*, *Kurve der Gewichtsabnahme (oben) und der Kohlensäureabgabe bei einem lebenden und einem toten Ei*; *2*, *Kurve der Wasserabgabe.* [Spätere Untersucher fanden, daß das lebende Ei gegen Ende der Bebrütung mehr Wasser abgibt als das tote]. (Nach Pott und Preyer, 1882)

Dieser Tatsache trägt die »Wasserprobe« Rechnung, welche dazu benützt werden kann, um den Bebrütungsstand des Eies zu ermitteln. In ganz frischem Zustand liegt es horizontal auf dem Boden des Wassergefäßes. Etwa nach halber Bebrütungszeit schwimmt es an der Oberfläche.

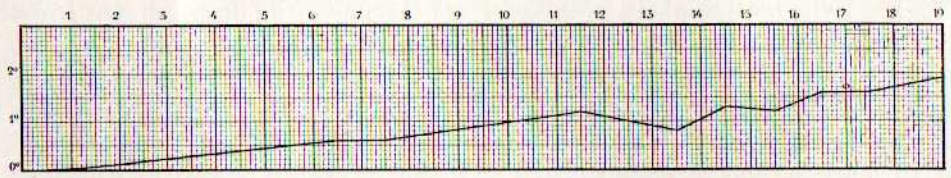
Während der Embryonalentwickelung nimmt das Ei aus der umgebenden Luft Sauerstoff und Stickstoff auf und exhaliert im gleichen Gewicht der aufgenommenen Gase Kohlenstoff (als Kohlensäure), Wasserstoff (und Stickstoff?). Am 21. Tage enthält das befruchtete Ei weniger Trockensubstanz als das gleich schwere unbefruchtete Ei. Nach Liebermann (1888) nimmt die Trockensubstanz bis zur völligen Reife des *Hühnchens* fast um $^1/_3$, die ätherlösliche Substanz fast um $^1/_2$, die stickstoffhaltige Substanz (das Eiweiß) fast um $^1/_4$ ab; dabei verliert

das Ei an Kohlenstoff etwas weniger als die Hälfte, an Wasserstoff weniger als $^1/_3$. »Trachtet man, sich ein Bild von den chemischen Prozessen während der Bebrütung zu konstruieren, so ergibt sich, daß der erste Prozeß in einer Spaltung der Fette zu bestehen scheint und eine gewisse Ähnlichkeit mit einem fermentativen Prozeß hat. Den nächsten Angriffspunkt für den Sauerstoff bilden nun wahrscheinlich die freien Fettsäuren. Sie werden, wohl mit vielfachen Übergängen, schließlich zu Kohlensäure und Wasser oxydiert. Neben diesen, aber in viel geringeren Mengen, werden auch die Eiweißkörper angegriffen. Es wird von ihnen Kohlen-, Wasser- und Stickstoff abgegeben« (Liebermann, 1888).



Figur 315. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Kurve der Zunahme des Embryogewichts während der Bebrütung.* — Abszissen: die Bebrütungstage; Ordinaten: das Gewicht in Gramm. (Nach Pott und Preyer, 1882)

Zum Aufbau des embryonalen Körpers wird im wesentlichen neben dem weißen Dotter (der größtenteils aus eiweißartigen, wohl zu den Globulinen gehörigen Körpern besteht) der von den Drüsen des Ovidukts ausgeschiedene Eiweißvorrat des Eies verbraucht; der gelbe Eidotter dient wohl in erster Linie der Unterhaltung des Stoffwechsels: die in ihm enthaltenen Fette (siehe die Analyse auf Seite 252) liefern durch Verbrennung die chemische Energie zur Entwickelungsarbeit. Diese Energie verläßt schließlich das Ei als Wärme. Daher steigt im Verlaufe der Bebrütung die Eigentemperatur des Eies. Nach de Soto (1888) beträgt die Differenz



Figur 316. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Kurve der Temperaturdifferenz zwischen einem lebenden und einem toten Ei, nach 2 Minuten Abkühlung außerhalb des Brutofens.* Abszissen: die Bebrütungstage; Ordinaten: die Differenzen in Graden. (Nach de Soto, 1888)

zwischen den Temperaturen eines lebenden und eines toten Hühnereies, beide dem Brutofen entnommen, nach 2 Minuten Abkühlung gegen Ende der Bebrütung etwa 2° C (Figur 316). Es muß daher im letzten Abschnitt der Inkubation die Brutofentemperatur etwas verringert werden; Temperaturen von 39 bis 40° C, die vorher ohne Nachteil vertragen wurden, wirken dann schädlich. Viel erheblicher als *bei Gallus* ist anscheinend die Wärmebildung in den Embryonen der *Megapodiidae* und von *Oxyura* (*Anseres*). Sie ersetzt (wenigstens in den späteren Entwickelungsstadien) jede äußere Wärmequelle und veranlaßt das Zeitigen der Eier, auch ohne daß eine Bebrütung durch das Eltertier erfolgt. Im Einklang damit steht die Tatsache, daß die relative Eigröße (und wohl auch die relative Dottergröße) von *Megapodius* und *Oxyura* weit beträchtlicher ist als bei ihren eine normale Brutpflege ausübenden Verwandten (Meyer und Stresemann, 1928).

Wie hoch der Anteil des Eiweißes am Aufbau des Keimlings ist, hat Heinroth (1927) durch folgende Untersuchung dargetan: »In einem frischen *Höckerschwan-Ei* von 375 g sind etwa 150 g Dotter. Das frisch geschlüpfte Junge wiegt gegen 250 g und hat noch ungefähr 60 g Dotter, das heißt über ein Drittel der ursprünglichen Dottermasse, im Bauche übrig. Der kleine Schwan wiegt demnach genau genommen, wenn man den Vorrat abzieht, nur etwa 150 g, also die Hälfte seines Eies.« Wir können auch sagen: von dem Eidotter im Gewicht von 150 g sind nur etwa 90 g zum Aufbau des 250 g wiegenden schlüpfreifen Embryos verwendet worden; die restlichen Baustoffe im Gewicht von 160 g sind vorwiegend dem Eiweiß- und Wasservorrat entnommen.

Entwickelungsdauer

Die Schnelligkeit, mit der die Entwickelung innerhalb des Eies vor sich geht, wechselt sehr. Dies gilt schon für die Teilungsvorgänge, die sich unmittelbar an die Befruchtung anschließen. Die Keimscheibe des Hühnereies und die des Taubeneies befinden sich bei der Ablage etwa in demselben Stadium, wiewohl jene vor etwa 22, diese vor 41 Stunden befruchtet wurde. Nachdem das Ei den mütterlichen Körper verlassen hat, ruht seine Entwickelung völlig, sobald die darauf einwirkende Temperatur eine untere Grenze überschritten hat, die *bei Gallus* bei etwa 24° C liegt. Zur normalen Entwickelung des Hühnerembryo ist eine Erwärmung auf 35° bis 39° C erforderlich; das Optimum liegt bei 38° C. Beträgt die Temperatur weniger als 35° oder mehr als 39° C, so entstehen (*bei Gallus*) leicht Mißbildungen; wird sie auf über 43° C erhöht, so tritt der Tod ein.

Die Untersuchungen von Féré (1894) am *Hühnerei* ermöglichten die Berechnung eines Entwickelungsindex für verschiedene Temperaturgrade; dabei wurde die bei 38° C stattfindende Entwickelung gleich 1 gesetzt.

Temperatur	34°	35°	36°	37°	38°	39°	40°	41°
Entwickelungsindex . .	0,65	0,80	0,77	?	1,00	1,06	1,25	1,51

Die Keimungsfähigkeit eines unter 24° C gehaltenen, unbebrüteten *Hühnereies* erlischt erst 3 bis 4 Wochen, die eines *Struthio-Eies* erst 30 Tage nach dem Ablegen (Keimscheiben von Vogelarten, die schon vom 1. oder 2. Ei ab brüten, scheinen dagegen eine Kälteruhe von nur wenigen Tagen nicht zu ertragen, so die von *Tyto*). Während dieser Zeit bleibt eine vorübergehende Abkühlung auf unter 0°, bis zu — 7° C, unschädlich. Hat die Bebrütung eingesetzt, so kann sie in jedem beliebigen Stadium unterbrochen werden. Schon bei 28° C steht die Entwickelung nahezu völlig still; die Zirkulation hört auf, während das Herz noch schwache, unregelmäßige Zuckungen ausführt. Aus den Tabellen von Kaestner (1895), die für *Gallus* gelten, sei folgendes übernommen. Es bleiben entwickelungsfähig (die eingeklammerten Stundenzahlen der Abkühlung lieferten Mißbildungen):

Embryonen im Entwickelungsstadium von		Nach Unterbrechungsstunden bei		
Bebrütungstage	Bebrütungsstunden	21° C	10° C	5° C
1. Tag	6	192 (384)	—	144 (240)
2. Tag	31—36	96 (120)	96 (144)	96 (96)
3. Tag	61—72	72	48	17
5. Tag	97—120	48	24	21
10. Tag	217—240	24	—	—
16. Tag	361—384	25	8	—
20. Tag	457—480	24	—	—

Die ohne Schaden ertragene Dauer der Bebrütungsunterbrechung nimmt also mit dem Fortschreiten der Entwickelung ab. Im Stadium von 36 Stunden tritt die Blutzirkulation im embryonalen Körper und in den Dottersackgefäßen auf. Die Tabelle zeigt, daß dann sogleich eine Erniedrigung der Temperatur auf 10° und 5° schädlich wirkt, während es im Stadium von 31 bis 36 Stunden keinen Unterschied ergab, ob die Kälteruhe bei 21°, 10° oder 5° C erfolgte. Kaestner nimmt hier eine unmittelbare Schädigung der Gewebe, namentlich der Gefäßwände, durch starke Abkühlung an, denn er fand in solchen Fällen gewöhnlich starke Blutergüsse.

Manche Nestflüchter, besonders *Anseres*, vertragen im letzten Viertel der Embryonalentwickelung ohne Schaden eine weit längere Brutunterbrechung als *das Haushuhn*, weil die Eigenwärme des Embryo genügt, um die Lebensprozesse in Gang zu halten. Verwiesen sei auf das oben (Seite 291) über die *Ruderente* (*Oxyura*) Gesagte.

Brutdauer

Die »Brutdauer« ist, wie sich aus dem Vorstehenden ergibt, keine unveränderliche Größe; sie ist abhängig von der auf das Ei einwirkenden Temperatur, dann aber auch von der Zahl und Dauer der Entwickelungsunterbrechungen, an denen es bei einem der elterlichen Pflege überlassenen Ei wohl selten fehlen wird, ja die sogar bei manchen Arten eine physiologische Notwendigkeit zu bilden scheinen. Ferner ist zu beachten, daß Eier, die kurz nach dem Ablegen bebrütet werden, sich rascher entwickeln als solche, die eine längere Kälteruhe durchgemacht haben. Im allgemeinen kann man mit einer individuellen Schwankung der Brutdauer von 5 Prozent um einen Mittelwert rechnen; theoretischen Betrachtungen sollte der niedrigste gefundene Wert zugrunde gelegt werden.

Die Länge der Brutdauer wird in gewissem Grade von der absoluten Eigröße beeinflußt; große Eier bedürfen, ganz allgemein gesprochen, einer längeren Bebrütung als kleinere. Doch erleidet diese Regel, wie wir gleich sehen werden, sehr viele Ausnahmen. Im Verhältnis zur Eigröße sind sehr kurzbrütig: *die Picidae*, ferner unter den Hühnervögeln die *Gallidae*, unter den *Tauben* die Gattungen *Columba*, *Streptopelia* und vor allem *Ectopistes*, unter den *Passeres die Fringillidae*; sehr langbrütig dagegen *die Trochilidae*, *Psittaci*, *Accipitres*, *Striges*, *Steganopodes* und vor allem *die Tubinares*. Die Eigröße an sich ermöglicht also keinen Schluß auf die Dauer der Inkubation. Sie beträgt 42 Tage sowohl *bei Struthio* (Eigewicht 1500 g) wie *bei Sula* (Eigewicht 102 g) wie auch *bei Daption* (Eigewicht 37 g)! Andererseits kann bei gleichem Eigewicht die Brutdauer selbst innerhalb derselben Ordnung sehr verschieden sein. Unter den *Psittaci* ist das Eigewicht sowohl für *Melopsittacus undulatus* wie für *Agapornis nigrigenys* 2,3 g; jene Art brütet 18, diese 21 Tage. Ein weiteres Beispiel sei aus der *Ordnung der Accipitres* gewählt: *Falco tinnunculus* brütet 28, *Accipiter nisus* 34 Tage, und doch wiegt bei beiden Arten das Ei 19 g. Es ist eben erforderlich, nur die allernächsten Verwandten miteinander zu vergleichen, um die Beziehung zwischen Eigröße und Brutdauer aufzuzeigen: *Corvus corone* 17 g und 17 Tage, *Corvus corax* 30 g und 20 Tage, oder *Larus ridibundus* 38 g und 24 Tage, *Larus argentatus* 90 g und 26 Tage. Indessen selbst dann stimmt die Regel nicht immer: bei 3 *Schwanarten*, deren Brutdauer Heinroth (1922) nachprüfte, fand er eine solche von 35 Tagen, wiewohl das Eigewicht im einen Falle 210 g, im zweiten 290 g, im dritten 350 g beträgt.

Die absolut kürzeste Brutdauer wird für *Zosterops* angegeben: 10 Tage. Die absolut längste Zeit wird das Ei bebrütet bei *Aptenodytes forsteri* (53 Tage), *Gypaëtos* und *Sarcorhamphus gryphus* (55 Tage), *Fulmarus* (57 Tage), *Dromaeus* (58 Tage) und *Diomedea* (60 Tage).

Stellt sich für nahe Verwandte ein erheblicher Unterschied in der relativen Brutdauer heraus, so liegt zuweilen eine biologische Anpassung vor. Die arktische *Chen rossii* brütet nur 21 Tage, mithin um 8 Tage kürzer als die übrigen Gänsearten. »Hier ist es die Kürze des hochnordischen Sommers, die diese Vögel zur äußersten Beschleunigung ihrer Embryonalentwickelung gezwungen hat. Andererseits dauert die Reifung des Geleges der höhlenbrütenden *Braut- und Türkenente* im Vergleich zu den offenbrütenden *Anas-Arten* sehr lange: 31 und 35 Tage. Diese Vögel sitzen in ihren Baumhöhlen relativ sicher vor Überschwemmungen und tierischen Feinden, und hier wirkten äußere Faktoren nicht als beschleunigende Zuchtwahl« (Heinroth, 1908). Auch bei der Gattung *Columba* erfordert die Entwickelung der Höhlenbrüter längere Zeit als die gleich großer Offenbrüter: *Columba livia* $17^1/_2$ Tage, *Columba palumbus* 15 Tage. Auf den Einfluß, den die natürliche Zuchtwahl auf die Entwickelungsdauer der Eier bei den Nestschmarotzern gehabt hat, wird in einem späteren Abschnitt eingegangen werden.

Postembryonale Entwickelung

Postembryonale Entwickelung. — Der *junge Apteryx* verläßt die Eischale in einem Entwickelungszustand, der ihn als ein verkleinertes Abbild seiner Eltern erscheinen läßt. Er unterscheidet sich von ihnen nur unwesentlich nach Färbung, Federbildung und Proportionen. Dies mag als primitiver Ausgangspunkt der postembryonalen Entwickelung gelten. Er ist bei *Apteryx* an Bedingungen geknüpft, die für die Arterhaltung wenig günstig sind: sehr bedeutende relative Eigröße, die zur Einhaltung eines großen Legeabstandes nötigt, sehr lange Brutdauer. Unter Verringerung der relativen Eigröße, meist verbunden mit einer Abkürzung der Brutdauer, haben sich *alle anderen Vögel* vom *Apteryx-stadium* weit entfernt. Sie machen außerhalb des Eies eine mehr oder minder lange Entwickelung durch, bevor sie imstande sind, sich wie der erwachsene Vogel zu bewegen und zu ernähren.

Nestflüchter und Nesthocker

Man hat sich daran gewöhnt, zwischen »Nestflüchtern« und »Nesthockern« zu unterscheiden. Als Nestflüchter werden diejenigen Vogelgruppen bezeichnet, deren Junge schon beim Verlassen des Eies zur Ortsveränderung befähigt sind; ihnen werden als Nesthocker diejenigen Ordnungen gegenübergestellt, bei denen die Extremitätenmuskulatur und die Organe des Gesichts- und Gehörssinnes bei Beginn der postembryonalen Entwickelung ihre Funktionen nur unvollkommen erfüllen.

Zu den ausgesprochensten Nestflüchtern zählen in erster Linie diejenigen Ordnungen, deren Vertreter sämtlich oder überwiegend dem Leben am Boden angepaßt und daher gut zu Fuß sind; die Nesthocker setzen sich größtenteils aus Baumvögeln zusammen; doch gehören dazu auch am Boden brütende Wasservögel (*Sphenisci, Steganopodes*) und schwachbeinige Segelflieger (*Tubinares*).

Die extremen Nestflüchter gehen aus Eiern hervor, die im allgemeinen relativ größer und vor allem dotterreicher sind als die Eier der extremen Nesthocker (vergleiche die Kurven Figur 317, 318). Viele Typen lassen sich indessen nicht ohne Zwang der einen oder der anderen Kategorie zuweisen.

Legt man bei der Entscheidung das Schwergewicht auf die Tatsache, ob der Jungvogel sich sogleich nach der Geburt vom Nest entfernt oder noch längere Zeit in ihm verweilt, so müßte man *Larus philadelphia* zu den Nesthockern zählen, denn diese Art baut ihr Nest auf Baumäste, und die Jungen sind erst spät imstande, ihre Wiege zu verlassen, während die Jungen aller am Boden brütenden *Larus-Arten* sich sehr bald nach der Geburt zur Ortsveränderung entschließen, also »Nestflüchter« sind. Hält man sich aber etwa daran, ob die Jungen, kaum ausgeschlüpft, ihre Nahrung selbsttätig suchen oder auf die Fütterung durch die Eltern angewiesen sind, so führt der Schnitt gleichfalls zwischen eng zusammengehörigen Gruppen (*Limicolae—Lari*) hindurch. Es ist also durch die Einführung der beiden in Rede stehenden Bezeichnungen wenig gewonnen worden.

Am hilflosesten kommen zur Welt die *Passeres, Pici, Upupae, Cuculi, Macrochires, Coraciae, Halcyones* und *Steganopodes*. Sie sind einer sorgfältigen Erwärmung durch das Eltertier bedürftig, denn ihre Befiederung fehlt zunächst noch vollständig oder ist auf spärliche Dunen beschränkt. Ihre Augen und Ohren sind anfänglich noch geschlossen, sie hören freilich trotzdem bereits vom 1. Tage ab. Bei den *Columbae* sind am 1. Tage die Augen noch geschlossen, der Gehörgang dagegen ist schon offen; die *Striges* kommen mit geschlossenen, die *Accipitres* und *Ciconiae* mit offenen Augen und Ohren zur Welt.

Den höchsten Grad der Entwickelung haben unter allen dem Ei entschlüpfenden Vögeln neben *Apteryx* die jungen *Megapodiidae* erreicht, denn sie wachsen ohne jegliche elterliche Pflege heran und vermögen schon am 1. Tag meterweit zu fliegen.

Dottervorrat

Alle Vögel sind nach dem Ausschlüpfen mit einem Dottervorrat versehen, der etwa $^1/_3$ bis $^1/_7$ der ursprünglichen Dottermenge entspricht. Er ist um so größer, je höher der Anteil des Dotters am Gesamtgewicht des frischen Eies war (siehe oben, Seite 259). Die *Passeres* nehmen daher einen viel geringeren Vorrat aus dem Eileben mit als etwa die Vertreter der *Anseres*; trotzdem sind auch jene instand gesetzt, in den ersten, auf das Ausschlüpfen folgenden Tagen ohne Nahrungsaufnahme auszukommen.

Über die Schnelligkeit, mit welcher der Dottervorrat des Dottersackes abgebaut wird, liegen Angaben H. Virchows (1891) für *das Hühnchen* vor.

Alter	Gesamtgewicht in Gramm	Gewicht des Dotters in Gramm	Gewicht der Leber in Gramm
12 Stunden	37,2	5,34	1,15
36 Stunden	35,33	3,34	1,21
3 Tage	33,75	2,50	1,25
3 bis 4 Tage	36,93	0,60	1,62
5 bis 6 Tage	43,66	0,05	1,82

Ein Teil des Dottermaterials wird in der Leber gespeichert, daher deren Gewichtszunahme trotz anfänglicher Abnahme des Gesamtkörpergewichts.

Gewichtszunahme

Das Gewicht des ausgeschlüpften Vogels beträgt meist etwa $^2/_3$ des Eigewichts. Seine Gewichtszunahme nach der Geburt ist, wie die Kurven (Figuren 317, 318) zeigen, in manchen Gruppen eine sehr stürmische, in anderen eine allmähliche. Im allgemeinen wachsen Vögel, denen die Nahrung von den Eltern herangetragen wird, rascher als solche, die selbst (unter Führung der Eltern) auf Nahrungssuche ausziehen müssen.

Ferner findet man meist (worauf als Erster Heinroth aufmerksam gemacht hat), daß einer kurzen Brutdauer eine rasche postembryonale Entwickelung entspricht: das Tempo der Zellteilungen ist offenbar bei diesen Arten von Anbeginn an ein besonders schnelles. Beispiele hierfür liefern auf der einen Seite die *Picidae* (*Dryocopus martius* brütet etwa 14 Tage und wiegt nach 10 Tagen 16mal so viel wie beim Ausschlüpfen), auf der anderen Seite die *Steganopodes* (*Phaëton lepturus americanus* — Brutdauer 28 Tage — hat sein Gewicht am 10. Tage erst auf das $3^1/_2$fache gebracht).

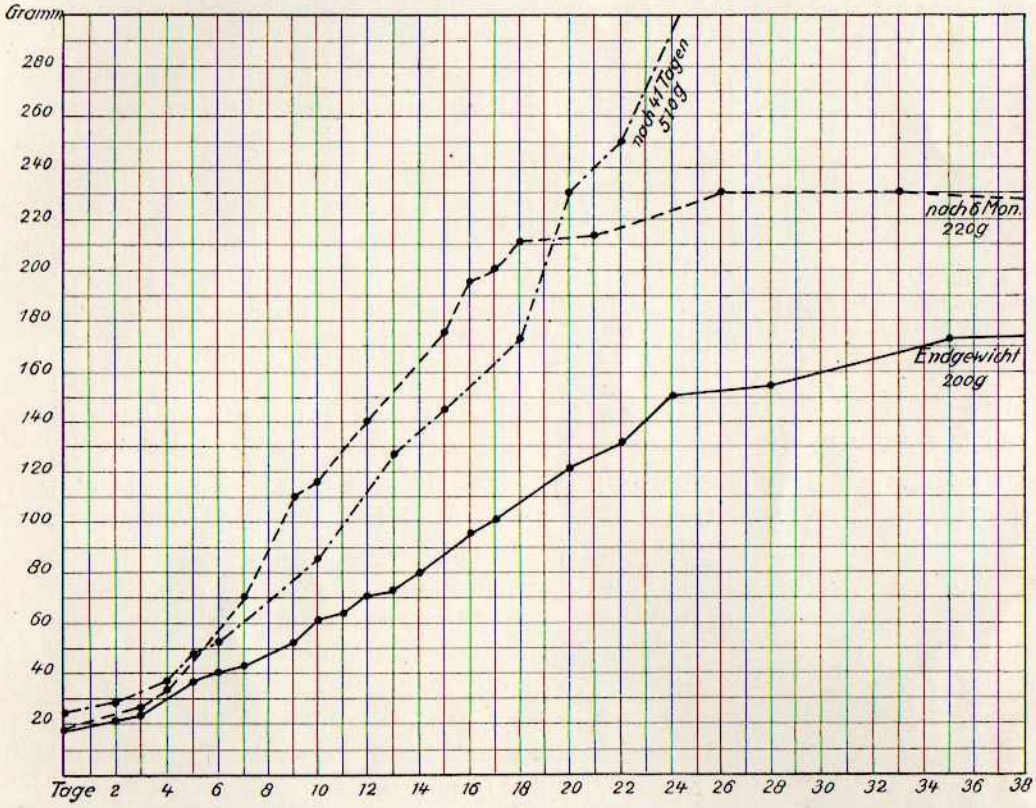
Figur 317. Aves. — *Gewichtszunahme im postembryonalen Leben von*: —— *Colaptes auratus* Linnaeus (Picidae), Brutdauer 12 Tage; – – – *Sterna albifrons* Pallas (Lari), Brutdauer $21^1/_2$ Tage; –·–·– *Capella gallinago* Linnaeus (Limicolae), Brutdauer $19^1/_2$ Tage. Man beachte, daß der Specht Colaptes als Nesthocker viel rascher an Gewicht zunimmt, als die beiden zum Vergleich herangeholten Nestflüchter, und daß sein relatives Anfangsgewicht geringer ist. (Colaptes nach Sherman, 1910; Sterna und Capella nach Heinroth, 1928)

Je geringer das absolute Gewicht des erwachsenen Vogels, um so rascher wird es im allgemeinen im postembryonalen Leben erreicht. Der Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*) wiegt schon im Alter von 8 Tagen so viel wie sein Erzeuger, nämlich 8 Gramm; der Baumfalk (*Falco subbuteo*) benötigt 26 Tage, um sein Endgewicht von 220 Gramm zu erreichen; *Phaëton lepturus americanus* nimmt sein Endgewicht von 570 Gramm erst nach 41 Tagen an, und der Kaiserpinguin (*Aptenodytes forsteri*) ist im 5. Monat seines postembryonalen Lebens erst halb so schwer wie der erwachsene Vogel, welcher im Mittel 31 kg wiegt.

Hierzu trägt nicht unwesentlich bei, daß im allgemeinen die relative Eigröße mit der Zunahme der absoluten Körpergröße rasch sinkt (vgl. oben, Seite 261). Der *Zaunkönig* wiegt bei der Geburt $^1/_8$, der *Kaiserpinguin* aber $^1/_{70}$ seines Erzeugers.

Die Gewichtskurve der *meisten jungen* »*Nesthocker*« steigt zunächst ein wenig über das Endgewicht an; der Kurvengipfel fällt in die Zeit, welche dem Verlassen

des Nestes unmittelbar vorausgeht (Figur 317, Kurve für *Colaptes*; Figur 319), und zeigt an, daß der Organismus reichlich Reservestoffe gespeichert hat, die eine weitere Nahrungsaufnahme zunächst überflüssig machen und bei der nun folgenden erhöhten Muskeltätigkeit bald angegriffen werden. Die Jungen von *Sula, Phaëton, Puffinus, Diomedea* sind durch gewaltige subkutane Fettansammlung instand gesetzt, nach dem Ausfliegen wochenlang ohne Nahrung zu bestehen: geradeso wie die *alten Pinguine,* die — wenn sie zur Mauser an Land steigen — völlig in Fett eingehüllt sind und ohne Schaden 20 Tage auf einem



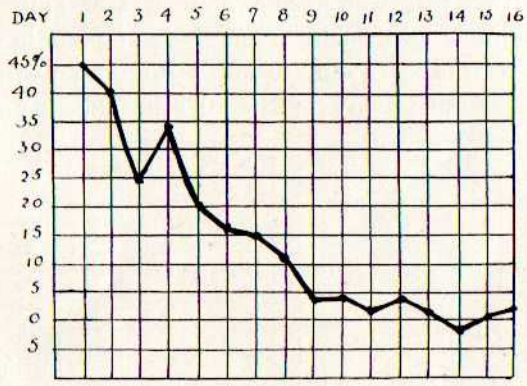
Figur 318. Aves. — *Gewichtszunahme im postembryonalen Leben von:* —— *Vanellus vanellus* Linnaeus (Limicolae), Brutdauer 26 Tage; – – – *Falco subbuteo* Linnaeus (Accipitres), Brutdauer 28 Tage; –·–·– *Phaëton lepturus americanus* Grant (Steganopodes), Brutdauer etwa 28 Tage. Die beiden Nesthocker Falco und Phaëton nehmen rascher an Gewicht zu als der Nestflüchter Vanellus, ihr relatives Anfangsgewicht ist geringer, bei Phaëton ist es sogar außerordentlich gering. (Vanellus nach Heinroth, 1928; Falco nach Heinroth, 1927; Phaëton nach Gross, 1912)

Fleck stehen können, um die Beendigung des Federwechsels abzuwarten, oder wie die gleichfalls sehr fetten alten Albatrosse, von denen R. Swinhoe (1863) eine Art (*Diomedea nigripes*) in Gefangenschaft hielt. Das Tier verweigerte jede Nahrung, zeigte bis zum 20. Tage keine Schwächesymptome und starb erst am 29. Tage — ungefähr 35 Tage, nachdem es von Fischern gefangen worden war. Der Fettvorrat im Unterhautbindegewebe und in der Leibeshöhle war völlig aufgebraucht.

Nahrungsmenge

Das Gewicht des täglich aufgenommenen Futters übersteigt bei den *Jungen vieler »Nesthocker«* anfänglich das Körpergewicht, ihre tägliche Gewichtszunahme

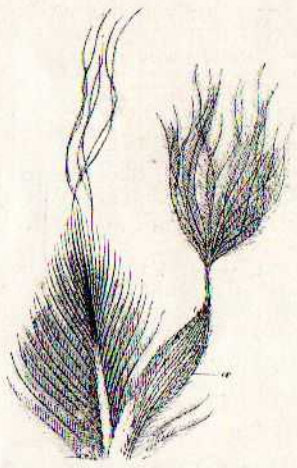
kann dann am 1. und 2. Tage 80 Prozent des Ausgangsgewichtes erreichen (siehe die Kurve, Figur 319). *Reiher, Störche, Tagraubvögel* setzen während des Heranwachsens (nach Heinroth, 1927) durchschnittlich etwa $^1/_3$ ihrer Futtermenge in Wachstum um. So ist beim Seeadler (*Haliaëtus albicilla*) zu einer Körperzunahme von etwa 170 Gramm Fleisch- und Fischfutter (ohne Abfall) im Gewicht von 500 Gramm erforderlich.



Erste Befiederung

Figur 319. PASSERES (Fringillidae). — *Erythrina mexicana* Ph. Müller: *Kurve der täglichen Gewichtszunahme* vom 1. bis 16. Tag des Nestlebens, in Prozenten ausgedrückt. (Nach Bergtold, 1913)

Man hat früher vielfach geglaubt, die Nestlingsdunen, mit denen die Haut vieler Vögel beim Ausschlüpfen bekleidet ist, als primitive Gebilde auffassen zu dürfen, die sich leichter als die definitive Feder aus der Reptilienschuppe ableiten ließen. Dies ist aber keineswegs der Fall. Wenn überhaupt ein engerer genetischer Zusammenhang zwischen Schuppe und Feder besteht (siehe Seite 37, letzter Absatz, und Figur 40), so werden wohl die ersten federartigen Gebilde unverästelte Borsten gewesen sein, etwa vom Typus der in Figur 26 abgebildeten Tastfeder. Nur auf dem Kopf von *Fulica* (*Ralli*) wiederholt die erste Befiederung dieses offenbar in phyletischer Hinsicht ursprüngliche Stadium; bei allen anderen Vögeln setzt sie sich nicht aus einfach gebauten, sondern aus differenzierten Gebilden zusammen, die in erster Linie der Aufgabe gerecht werden, einen guten Wärmeschutz zu liefern, während sie meist noch nicht imstande sind, das Eindringen von Wasser bis an die Haut wirksam zu hindern.

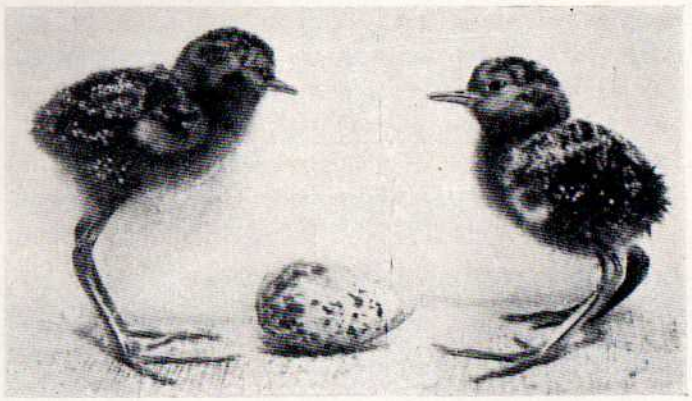


Nestlingsdunen

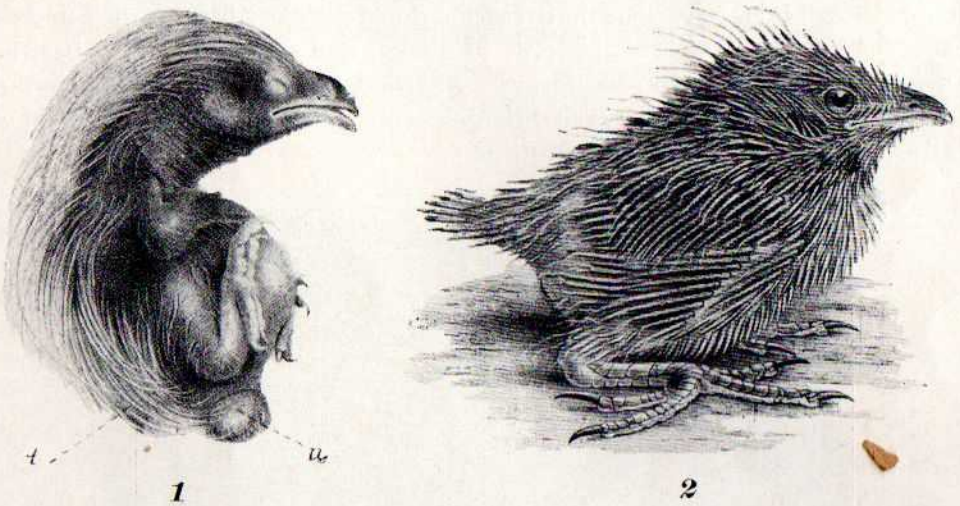
Figur 320. *Pygoscelis adeliae* Hombron & Jacquinot: *Konturfeder der 1. Generation*; die Spitze sowohl des Hauptschaftes wie des Afterschaftes (*a*) ist dunig umgewandelt und trägt zur Bildung eines wolligen Jugendkleides bei, das mehrere Wochen lang getragen wird. Natürliche Größe. (Nach Pycraft, 1907)

Die ersten Nestlingsdunen sind in vielen Fällen nichts anderes als die schon während des Eilebens gebildeten, für ihre Sonderaufgabe modifizierten Spitzen der definitiven Federn (Figuren 25, 320), die, wenn sie dicht zusammentreten — wie vor allem bei den nestflüchtenden Arten — zum Träger einer Schutzfärbung oder Signalfärbung werden und dann, wie bei *manchen Scolopacinae, Pterocletes* und *Rhinochetus*, in ihrem feineren Bau und ihrer Aufgabe nach recht verschiedene Dunengruppen differenziert sein können (Figur 321). Je mehr der ausschlüpfende Vogel schon am ersten Tage eines starken Wärmeschutzes bedürftig ist, desto länger pflegt der während des Embryonallebens fertiggestellte Spitzenteil der Konturfedern zu sein (*Megapodius*!); beim Embryo von *Gallus* treten die Federanlagen schon am 7. Tage als kleine Erhebungen hervor (Figur 307, ***3***). Andererseits gibt es nicht wenige *Passeres*, die völlig nackt zur Welt kommen

(*Lanius, Sylvia, Cisticola, Hippolais, Aegithalos, Passer, Pycnonotus, einige Corvidae* und so weiter); bei ihnen sprossen nach einigen Tagen die Konturfedern hervor, ohne daß ihre Spitze zuvor dunig umgewandelt worden wäre. Das gleiche Verhalten zeigen die *Trochilidae* und *Cuculus*, ferner viele Höhlenbrüter, wie die *Picidae*,



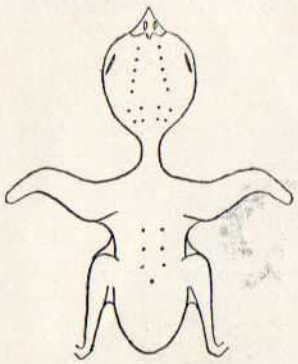
Figur 321. LIMICOLAE. — *Philomachus pugnax* Linnaeus: *1 Tag alt*, zum Größenvergleich das Ei. Die hellen Flecken der Oberseite werden durch spezialisierte Dunen (»Zierdunen«) gebildet. Verkleinerung $^1/_2$. (Nach Heinroth, 1928)



Figur 322. CUCULIDAE (Centropodinae). — *Centropus sinensis* Stephens: *1*, *Embryo, kurz vor dem Ausschlüpfen*, dessen Hautbedeckung aus langen, unverästelten Borsten, den »Trichoptilen« (*t*) besteht; (*u*) Nabel. *2*, *Nestjunges*: es zeigt sich nun, daß die Trichoptile nichts anderes sind als außerordentlich verlängerte Spitzen der Federscheiden, die bei Centropus zu beträchtlicher Länge auswachsen, bevor sie platzen. (Nach Shelford, 1900)

Alcedinidae, Bucerotidae, Coraciidae und *Rhamphastidae*. Einige der letztgenannten zeigen noch eine besondere Eigentümlichkeit. Während die zarten Hornscheiden der Nestlingsdunen sehr rasch platzen, damit ihr Inhalt sich ausbreiten kann, bleiben bei *Alcedo* und *Coracias* die Hornscheiden der Konturfedern sehr lange uneröffnet und wachsen zu beträchtlicher Länge aus, so daß der Nestling wie mit einem Stachelkleid versehen erscheint. Bei *Coracias* bersten sie erst am

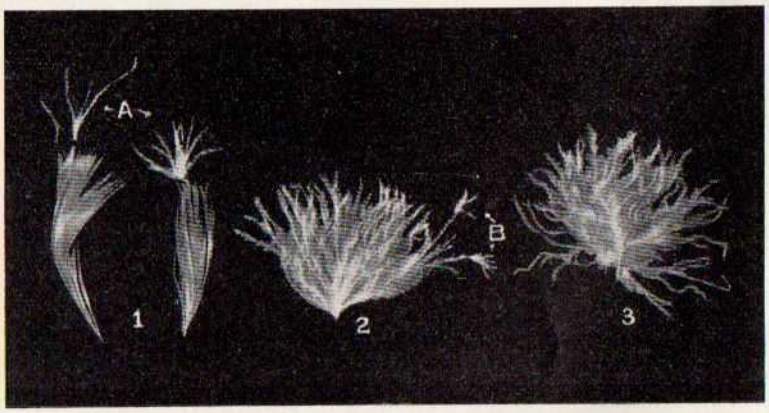
17. Tage. Möglicherweise erfüllt diese Einrichtung die Aufgabe, das Gefieder vor Beschmutzung und Verklebung durch Kot zu schützen. Bei *Centropus* enden die Federscheiden des Nestlings in langen Borsten, den »Trichoptilen« (Figur 322).



Figur 323. PASSERES (Troglodytidae). — *Troglodytes aëdon* Vieillot: *Nestling* in Dorsalansicht, mit Eintragung der Follikel, welche dunige Neoptile hervorbringen. (Nach Boulton, 1927)

Die physiologische Umstellung des Organismus, welche beim Übergang vom embryonalen zum postembryonalen Leben erforderlich wird, hat bei vielen Gruppen eine Störung in der Federentwickelung zur Folge. Sie kann sich darin äußern, daß die vor dem Schlüpfen gebildete Spitze des »Neoptils« sich durch eine strahlenlose Zone gegen den nach dem Schlüpfen fertiggestellten Abschnitt absetzt (siehe oben, Seite 25 bis 26, und Figur 25; ferner Figur 324, *2*). Das erweckt dann den Anschein, als habe man es mit 2 »Generationen« von Nestlingsfedern zu tun (hierher die *Sphenisci* und *viele Striges*).

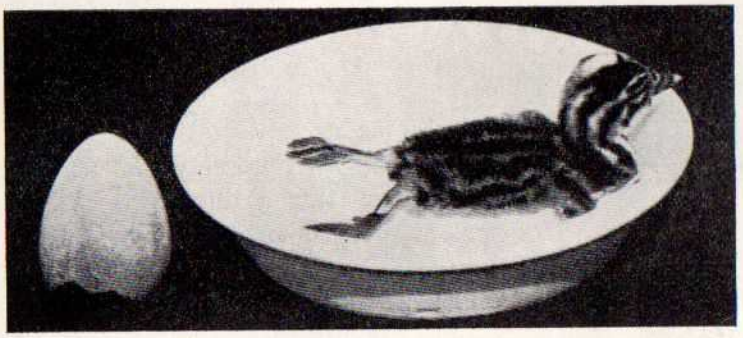
Konturfedern, welche, um das infolge der Volumenvergrößerung des jungen Vogels undicht gewordene Federkleid aufzufüllen, erst einige Tage (oder Wochen) später die Haut durchbrechen als ihre Nachbarn, bleiben ohne dunige Spitze auch dann, wenn sie in Form und Färbung diesen ein »Neoptil« tragenden Nachbarn völlig gleichen (*Columba, Tetrao*). Bei *vielen Passeres*, ferner bei *Micropus* und den *Columbae* entwickeln sich die Neoptile überhaupt nur auf beschränkten Bezirken weniger Federfluren, insbesondere auf Kopf und Rücken (Figur 323); sind sie dann (wie bei *Certhia*) zu langen Schöpfen entwickelt, so mögen sie wohl als Leitmal für die fütternden Eltern dienen.



Figur 324. ACCIPITRES. — *Falco tinnunculus* Linnaeus: (*1*) *Konturfedern des Jugendkleides*, deren Spitzen durch »Praepennae« (A) gebildet werden. (*2*) *eine Nestlingspelzdune* (Praepluma); einige ihrer Äste zeigen bei (B) abgegliederte Spitzen. (*3*) *definitive Pelzdune* (Pluma). (Nach Witherby, 1921)

Es sind nun keineswegs stets die dunig umgewandelten Spitzen der Konturfedern (die »Praepennae«), welche den ersten Wärmeschutz zu bewirken haben, sondern vielfach die durch einen Dunenschaft abgesetzten Spitzen der Pelzdunen (die »Praeplumae«). Bei den *Ralli* erscheint zunächst ein schwarzes, wolliges

Pelzdunenkleid, das auch die Federraine bedeckt, und zwischen diesen Elementen brechen dann nach längerer Zeit (bei *Crex* nach 15 Tagen) die Konturfedern hervor, deren Spitze in keiner Weise modifiziert ist. Ähnlich ist es bei den *Steganopodes*. Die *Ciconiae, Accipitres* und *Micropus* sind zwar anfänglich von Praepennae eingehüllt, aber deren Wachstum ist schon bei der Geburt abgeschlossen (was durchaus nicht die feste Regel bildet; so erfahren sie bei den *Tubinares* erst im postembryonalen Leben ihr Hauptwachstum); sie vermögen daher schon nach wenigen Tagen den rasch wachsenden Nestling nicht mehr in hinreichendem Maße vor Abkühlung zu schützen, da sie zu kurz sind, und werden bald durch längere Pelzdunen in ihrer Funktion abgelöst; diese »Nestlings-Pelzdunen« (Praeplumae) überwuchern dann die Praepennae und verbergen die hervorsprossenden Konturfedern (Figur 324).



Figur 325. Pygopodes (Podicipedidae). — *Podiceps cristatus* Linnaeus: *1 Tag alt, auf dem Wasser*. Der alte Vogel trägt keine Streifenzeichnung. Verkleinerung ½. (Nach Heinroth, 1928)

Färbung des Dunenkleides

Die Färbung des Dunenkleides ist gewöhnlich vollkommen verschieden von derjenigen des Alterskleides (Figur 325) und kann bei »Nestflüchtern« zu Zeichnungsmustern angeordnet sein, deren Bedeutung mit den kühnsten Hypothesen (Eimer, 1899) zu erklären versucht wurde. Es ist aber wahrscheinlich ebenso verkehrt, die Dunenzeichnung als Anhaltspunkt für die Rekonstruktion des Aussehens zu benutzen, das die Vogelgruppe in früheren Epochen besessen haben dürfte, wie es falsch ist, die Nestlingsdune als phylogenetischen Vorläufer der definitiven Feder zu betrachten. Zeichnung und Struktur des Neoptils müssen beide als sekundäre Anpassungen an die Sonderbedürfnisse des Nestlings gewürdigt werden. Erstere ist sehr häufig, aber gewiß nicht immer lediglich Schutzzeichnung, manchmal mag sie die Bedeutung eines Leitmales für die Eltern haben, und zuweilen stellt sie uns vor schwer lösbare Rätsel. Warum sehen (um eines Beispieles zu gedenken) *Aptenodytes patachonica* und *Aptenodytes forsteri*, 2 einander im Alterskleid sehr ähnliche Pinguinarten, im Dunenkleid völlig verschieden aus? Warum ist jene dann einfarbig dunkelbraun, diese aber weiß mit schwarzer Kopflarve, die nur Augengegend und Kinn freiläßt? (Figur 326). Nichts beweist deutlicher als ein solcher Fall, daß wir falsche Bahnen wandeln, wenn wir der Färbung des Dunenkleides eine besondere Geschichte absprechen, die selbständige Wege einschlug und von der Färbungsentwickelung des Alterskleides völlig abgelöst war. Geographische Rassen derselben Art unterscheiden sich zuweilen recht erheblich durch die Färbung des Dunenkleides ihrer Jungen (*Phasianus colchicus*,

Francolinus francolinus); sehr auffällige mutative Änderungen der Färbung und Zeichnung im Dunenkleid sind von *mehreren Hühnervögeln* (*Pavo cristatus, Perdix perdix, Chrysolophus pictus*) sowie von *Haematopus ostralegus* bekannt geworden; hier wirkt sich dann der »neue« Färbungsfaktor ganz anders aus als im Alterskleid.

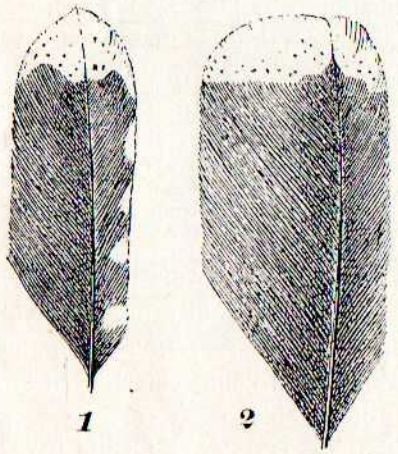
Tragdauer des Jugendkleides

Figur 326. Sphenisci. — *Aptenodytes forsteri* Gray: *Dunenjunges.* (Nach E. A. Wilson, 1907)

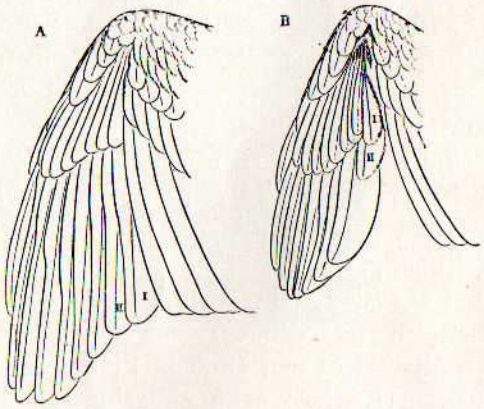
Die erste Konturfedergeneration, deren Tragdauer wesentlich von dem Grade ihrer Vollkommenheit abhängig ist, ist in manchen Fällen den Sonderbedürfnissen des Nestlings angepaßt und in ihrer ganzen Länge mehr oder weniger dunig degeneriert, also weitstrahlig; sie wird daher sehr bald gegen widerstandsfähigere Federn vermausert. Bei *Oriolus* geht der erste Gefiederwechsel teilweise schon im Nest vor sich. Schon beim Ausfliegen beginnen viele *Striges* (*Tyto, Strix*) ihr weiches Jugendkleid abzulegen, *Lanius collurio* vermausert es etwa 1 Woche nach dem Verlassen des Nestes, das heißt im Alter von etwa 22 Tagen. Nur *wenige Passeres* tragen ihr Jugendkleid länger als 2 Monate, so *Hippolais icterina*, die mit dieser Ausrüstung ins afrikanische Winterquartier zieht; freilich sind die Elemente dieses Jugendkleides nicht sämtlich während des Nestlebens gesproßt, sondern haben nach dem Ausfliegen noch einen erheblichen Zuwachs erhalten. Auch *Hirundo* wandert im Jugendkleid nach Afrika. Ein volles Jahr wird die erste Konturfedergeneration bei den *Accipitres* und *vielen Ardeae* getragen.

Eigenschaften der ersten Flugfedern

Die ersten Flugfedern haben oft einen längeren Bestand als die erste Generation des Körpergefieders (siehe Seite 34); rasch werden sie erneuert, wenn sie



Figur 327.

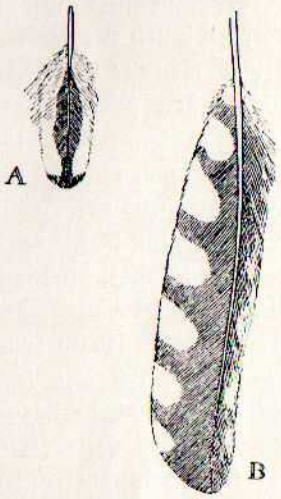


Figur 328.

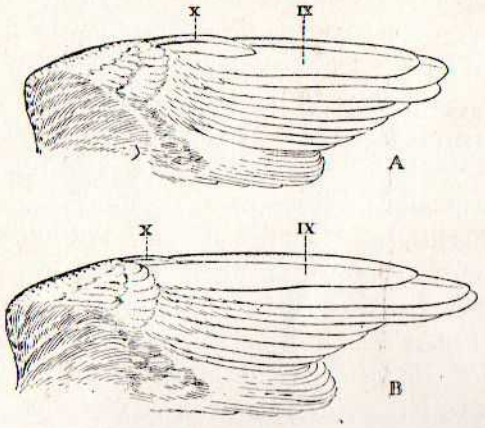
Figur 327. Galli (Tetraonidae). — *Dendragapus obscurus* Say: distales Ende der äußersten Schwanzfeder *vor der 1. Mauser* (*1*) und *nach der 1. Mauser* (*2*). Verkleinerung $^2/_3$. (Nach van Rossem, 1925)

Figur 328. Pici (Picidae). — *Picus viridis* Linnaeus: *Flügel in Dorsalansicht.* ***A****, nach der Jugendmauser;* ***B****, vor der Jugendmauser.* (*I, II*) 1. und 2. Handschwinge, am Jugendflügel sehr kurz (funktionsuntauglich) bleibend. Verkleinerung $^1/_3$. (Nach Chapin, 1921)

gewissermaßen hastig gebildet wurden, um den Vogel schon in sehr jugendlichem Alter zum Gebrauch der Flügel zu befähigen (hierher unter anderem *einige Bodenbrüter*: die *meisten Alaudidae* und *viele Galli*). Ihre Nachfolgerinnen sind dann in der Regel länger und haben eine breitere Spitze (Figuren 327, 333). Zuweilen werden Flugfedern der ersten Generation vermausert, noch bevor sie in Funktion getreten sind (innerste Handschwingen der *Picidae* — Figuren 328, 329 — und *einiger Phasianidae*). Hat der Schwanz im Laufe der Phylogenese eine starke Verkürzung (*Paradigalla brevicauda*) oder Verlängerung (*Pica pica*) erfahren, so stellt sich das endgültige Längenverhältnis gewöhnlich erst nach der ersten Großgefiedermauser ein. Das gleiche gilt für das Längenverhältnis der Handschwingen: zumal in jenen Fällen, in denen sich die Jugendmauser auch auf das Großgefieder erstreckt, ist der zuerst gebildete Flügel stumpfer und (bei *Passeres*, *Picidae*) die äußerste Handschwinge noch nicht so stark zurückgebildet wie später (Figur 330).



Figur 329.



Figur 330.

Figur 329. Pici (Picidae). — *Dendropicos poecilolaemus* Reichenow: 1. (innerste) Handschwinge. ***A***, *vor der Jugendmauser*; ***B***, *nach der Jugendmauser*. Natürliche Größe. (Nach Chapin, 1921)
Figur 330. Pici (Picidae). — *Sphyrapicus varius* Linnaeus: *Flügel in Ventralansicht*. ***A***, *vor der Jugendmauser*; ***B***, *nach der Jugendmauser*. (*IX*, *X*) 9. und 10. Handschwinge. Zu beachten die stumpfe Flügelspitze und die viel bedeutendere Länge der 10. Handschwinge am Jugendflügel. Verkleinerung $^1/_2$. (Nach Chapin, 1921)

Bei *Yynx torquilla* mißt die Länge der äußersten Handschwinge am Jugendflügel 25 bis 30 Millimeter, am Altersflügel dagegen nur 7 bis 10 Millimeter.

Das erste Konturfederkleid (»Jugendkleid«) ähnelt vielfach den späteren Kleidern in der Färbung. Dies ist jedoch niemals der Fall, wenn die Geschlechter verschieden gefärbt sind; vielmehr vertritt dann das Jugendkleid entweder einen »asexuellen« Färbungszustand, der phylogenetisch älter sein dürfte als das gegenwärtige Alterskleid der Art, oder es steht dem Kleid des alten Weibchens sehr nahe. Selbst wenn der Unterschied zwischen dem Jugendkleid und dem endgültigen Kleid des Männchens groß ist, wird die Endstufe bei den *kleinen Passeres* zuweilen schon nach Ablauf von 3 bis 4 Monaten (*Passer domesticus*), spätestens aber nach 1 bis $1^1/_2$ Jahren durch Mauser erreicht. Bei den mittelgroßen und den großen *Passeres* dauert es länger; die männlichen Paradiesvögel der Gattung *Paradisaea* scheinen erst dann von den älteren nicht mehr gut unterscheidbar zu sein, wenn sie ihr gesamtes Gefieder 3mal gemausert haben; sie stehen dann im

Färbungsentwickelung

Alter von mindestens 2 Jahren. Bei den *Möwen* legen die kleinen Arten nach Ablauf von 1, die mittelgroßen von 2, die großen von 3 Jahren ihr endgültiges Kleid an (siehe Figur 37). Die kleinen *Raubvögel* sind meist nach der 1. Mauser, die nach Erreichung des 2. Lebensjahres einsetzt, (nahezu) ausgefärbt; die großen bedürfen dazu wesentlich längerer Zeit. Unser Seeadler (*Haliaëtus albicilla*) hat erst nach Ablauf des 4. Lebensjahres das Endstadium der Gefiederfärbung (nahezu) erreicht. *Sula bassana* braucht etwa $2^1/_2$ Jahre, der männliche *Struthio* höchstens 3 Jahre dazu; die nackten Hautteile des letzteren nehmen aber erst nach 4 Jahren die definitive Färbung an.

Nestlingszeit

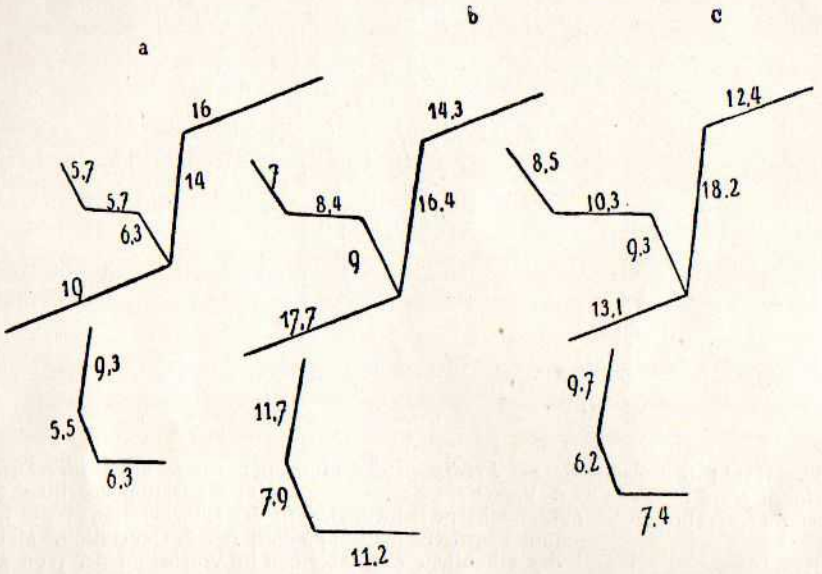
Die Vertreter der *Galli, Ralli, Casuarii, Rheae, Struthiones,* der *meisten Laro-Limicolae* — sofern der Neststand es erlaubt —, der *Anseres, Grues* und einiger anderer Ordnungen verlassen das Nest bald nach dem Ausschlüpfen. Für die Dauer der Zeit, welche die »Nesthocker« in ihrer Wiege verbringen, ist einmal der anfängliche Entwickelungsgrad maßgebend; dann aber spielt auch die Größe der Vogelart eine wesentliche Rolle. Die *kleinen Passeres* verweilen in der Regel ebenso viele Tage im Nest, als ihre Erbrütung in Anspruch nahm, also je nach der Art 12 bis 14 Tage. Dieses Verhältnis ändert sich jedoch bei den großen Arten. *Corvus corone* (Brutdauer 18 bis 19 Tage) bleibt 33 bis 38 Tage, der noch größere *Corvus corax* (Brutdauer 19 bis 21 Tage) gar bis zu 49 Tagen im Nest. Unter den *Accipitres* zögert eine kleine Art, *Accipiter nisus* (Brutdauer 31 bis 35 Tage) nur 28 bis 30 Tage, eine sehr große Art dagegen, *Aquila chrysaëtos* (Brutdauer 44 Tage), 90 Tage mit dem Ausfliegen. Es hängt dies zum Teil mit der Schnelligkeit des Federwachstums zusammen: je größer die absolute Länge der Feder, um so geringer ist ihr relativer täglicher Zuwachs (siehe oben, Seite 33). Diese Abhängigkeit der Nestlingszeit vom Federwachstum machen die *langbeschwingten kleinen* »*Luftvögel*« besonders deutlich: ein kleiner Kolibri (*Saucerottea*) ist 22 Tage, die Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*) 21 Tage, der Mauersegler (*Micropus apus*) gar erst 35 bis 42 Tage nach dem Schlüpfen zum Verlassen des Nestes bereit.

Aber auch ökologische Faktoren sind von Einfluß auf die Dauer der Nestlingszeit. Ein relativ gesicherter Neststand, dessen sich vor allem die in Höhlen brütenden Arten erfreuen, wirkt vielfach verzögernd. *Sturnus vulgaris* (Brutdauer 14 Tage) fliegt erst im Alter von 21 bis 22 Tagen aus; auch die in Baumhöhlen nistenden Angehörigen der Gattungen *Sitta* und *Parus* verweilen relativ lange im Nest (*Sitta* 26 Tage, *Parus major* 23 Tage). Während die offenbrütende Ringeltaube (*Columba palumbus*) nur etwa 21 Tage im Nest sitzt, bleibt die kleinere Hohltaube (*Columba oenas*) in ihrer Baumhöhle ungefähr 28 Tage.

In offenen Baumnestern zur Welt kommende Vögel wagen es in der Regel frühestens dann, ihre Geburtsstätte zu verlassen, wenn sie einigermaßen zu flattern vermögen. Am Boden brütende *Passeres* dagegen entfernen sich oft schon viel zeitiger von der verräterischen Stätte der Erbrütung und hüpfen oder laufen davon, um sich von den Geschwistern getrennt zu verstecken. Bei ihnen entwickeln sich die Beine rascher als die Flügel. So verlassen *Lerchen* schon am 9. Tage, *Nachtigall* und *Rohrammer* schon am 11. Tage das Nest — 5 bis 3 Tage vor ihren gleich großen, gesicherter brütenden Verwandten. In anderen Ordnungen kommt Entsprechendes vor. Soweit die Vertreter der *Caprimulgidae* auf Baumästen brüten, sind ihre Jungen »Nesthocker«; der am Boden zur Welt kommende *Caprimulgus europaeus* dagegen entfernt sich sofort von der Geburtsstätte.

Die Organe des jungen Vogels wachsen im postembryonalen Leben nicht im gleichen Verhältnis; vielmehr erfahren diejenigen eine starke Bevorzugung, deren Vervollkommnung für das Tier von besonders vitaler Bedeutung ist. *Junge Raubvögel*, die verhältnismäßig sicher in ihrem schwer zugänglichen Baum- oder Felsenhorst hocken, nehmen in den ersten Wochen nur an Größe zu; das Federwachstum setzt bei ihnen erst nach Erreichung des vollen Gewichtes ein. Die *Enten* (vor allem die *Tauchenten*) werden sehr spät flugfähig, da ihnen das Wasser einen sicheren Zufluchtsort gewährt: sie sind fast erwachsen, wenn ihnen (im Alter von 5 bis 6 Wochen) die ersten Schwingenkiele an den winzigen Flügelchen sprießen. Bei den in Sumpfdickichten lebenden *Rallen* eilt gleichfalls die Entwickelung der unteren Extremität der Ausbildung der Flügel weit voraus: die Wasserralle (*Rallus aquaticus*) hat ihr Anfangsgewicht schon verzehnfacht, wenn im Alter von 3 Wochen die Schwungfedern durchbrechen. Erst nachdem die definitive

Proportionsverschiebungen

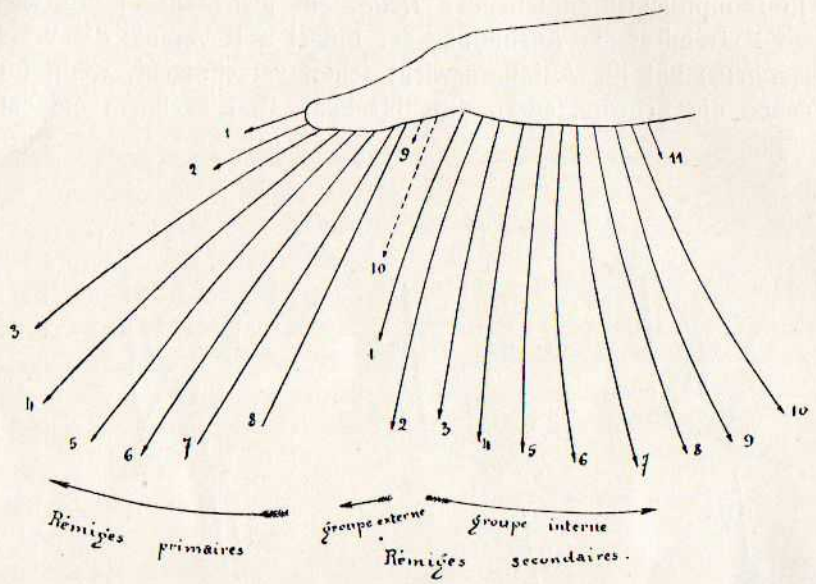


Figur 331. ARDEAE. — *Nycticorax nycticorax* Linnaeus: *Schematische Darstellung der Proportionen von 3 Entwickelungsstadien.* ***a***, Nestling, Dorsalwirbeleinheit 3 mm. ***b***, älterer Nestling, Dorsalwirbeleinheit 7 mm. ***c***, erwachsener Vogel, Dorsalwirbeleinheit 11,8 mm. Sämtliche Maße sind in Dorsalwirbeleinheiten ausgedrückt. (Nach Schaub, 1907)

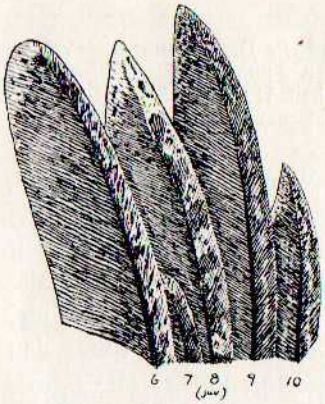
Körpergröße etwa zur Hälfte erreicht ist, setzt das Wachstum der nunmehr Schwungfedern entwickelnden Flügel energisch ein und macht raschere Fortschritte als die Beine. Drei von Schaub auf verschiedenen Entwickelungsstadien untersuchte *Reiherarten* ließen erkennen, daß die Extremitäten und die Halswirbelsäule ein viel stärkeres Wachstum besitzen als Kopf und Rumpfwirbelsäule, daß die vordere Extremität rascher wächst als die hintere und daß unter den 3 Hauptabschnitten der ersteren der Unterarm die übrigen überflügelt. Die Zehen, deren Gebrauch für die *jungen Reiher* bis zur Entwickelung des Flugvermögens von großer Bedeutung ist, wachsen anfangs schneller, später aber langsamer als ein Dorsalwirbel (Figur 331).

Bei den *Galli* wird auf möglichst rasche Flugfähigkeit Gewicht gelegt. Der *junge Megapodius* kommt schon im Besitze funktionstauglicher Schwingen aus seiner unterirdischen Geburtsstätte hervor. Das junge Rebhuhn (*Perdix*) macht

bereits am 13. Tage seine ersten Flugversuche; mit 14 Tagen sah es Bureau ein 3 Meter hohes Hindernis überwinden, und lange bevor es die Hälfte seines Endgewichtes erreicht hat, ist es imstande, über weite Strecken zu flattern. Mit größter Sparsamkeit geht der Organismus bei den *Galli* zu Werke, um das Ziel frühzeitiger Ausbildung der Flugfähigkeit zu erreichen. Diejenigen Schwungfedern, die zur Ausführung des Flatterfluges nicht unbedingt erforderlich sind, bleiben zunächst im Wachstum hinter den übrigen beträchtlich zurück: es sind dies die 2 bis 3 äußersten Handschwingen, die beiden äußersten Armschwingen und die 4 bis 5 innersten Armschwingen (Figuren 332, 333).



Figur 332. GALLI (Phasianidae). — *Perdix perdix* Linnaeus: *Länge der Handschwingen und Armschwingen eines 28 Tage alten Vogels im Schema.* ⟶ im Wachstum begriffene Schwungfedern der 1. Generation; —— ausgewachsene Schwungfedern der 1. Generation; – – ➤ im Wachstum begriffene Schwungfedern der 2. Generation. Man beachte das erhebliche Zurückbleiben im Wachstum der (von außen gezählt!) 1. und 2. Handschwinge, sowie der 1. und 11. Armschwinge. Diese Elemente (außer der 11. Armschwinge) erlangen später annähernd die gleiche Länge wie ihre Nachbarn. Verkleinerung $^3/_4$.
(Nach Bureau, 1911)

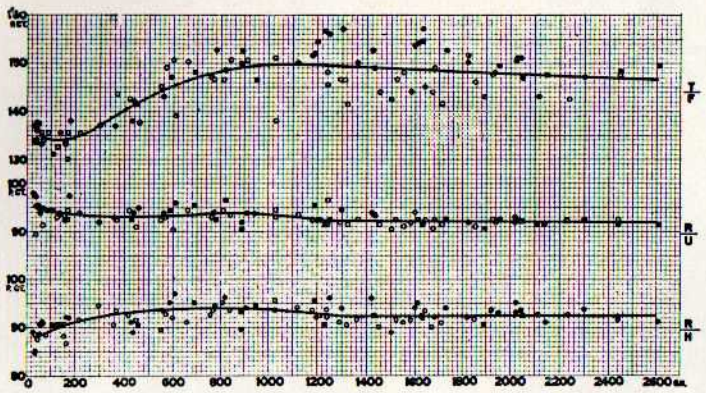


Figur 333

Figur 333. GALLI (Tetraonidae). — *Dendragapus obscurus* Say: *Flügelspitze eines jungen Vogels unmittelbar vor dem Ausfall der 8. (jugendlichen) Handschwinge.* Die 6. und 7. Handschwinge gehören bereits der 2. Generation an und haben daher eine abgerundete Spitze; die 9. und 10. Handschwinge dagegen gehören der 1. Generation an, sie sind mit einer scharfen Spitze versehen, jedoch wie Federn der 2. Generation gefärbt. Heinroth nennt sie daher »Zwischenfedern«. Ihr Wechsel erfolgt erst bei der Mauser der zur 2. Generation gehörigen Schwingen. Verkleinerung $^2/_3$. (Nach van Rossem, 1925)

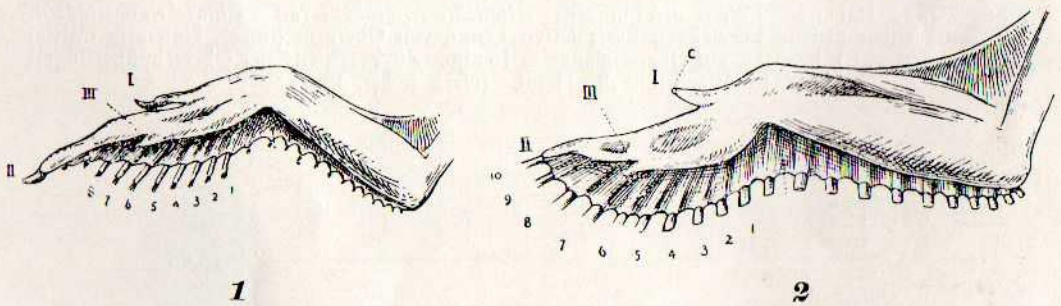
Die Flugmuskulatur ist — wenigstens bei den *Galli* und *Macrochires* — auch ohne vorherige Übung sofort voll leistungsfähig. »Beim Segler (*Micropus apus*) fällt es ganz besonders auf, daß ein Junges, das bisher kaum den Himmel über sich und seine Eltern nie fliegen gesehen hat, plötzlich gleich stundenlang

im Luftmeere rudern muß und kann« (Heinroth, 1927). Wird dem jungen *Mauersegler* aber durch enge Käfigung die Möglichkeit genommen, diese Muskulatur zu betätigen, so bildet sich letztere bald wieder zurück: es handelt sich um rote, nicht wie bei den *Galli* um weiße Pectoralisfasern (siehe oben, Seite 95).



Figur 334. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus*: *Tibio-Femoral-Index* (*obere Kurve*), *Radio-Ulnar-Index* (*mittlere Kurve*) und *Radio-Humeral-Index* (*untere Kurve*) in Beziehung gesetzt zum Gesamtgewicht des Körpers. Punkte: für männliche, Kreise: für weibliche Tiere erhaltene Werte. Die obere Kurve lehrt, daß zunächst das Femur rascher wächst als die Tibia, daß sich dann (von einem Körpergewicht von etwa 180 g an) dieses Verhältnis umkehrt und später (von einem Körpergewicht von 1500 g an) das Femur wieder ein wenig rascher wächst als die Tibia. Aus der unteren Kurve ergibt sich, daß sich das Verhältnis von Radiuslänge zu Humeruslänge im Laufe der postembryonalen Entwickelung nur wenig ändert. (Nach Latimer, 1927)

Die Verschiedenheiten, welche zwischen jungen und alten Vögeln hinsichtlich ihrer Proportionen bestehen, sind gewiß zum überwiegenden Teil physiologisch bedingt und als spezielle Anpassungen an das Nest- und Jugendleben zu deuten, zum Teil aber sind sie auch als phylogenetischer Hinweis zu betrachten.

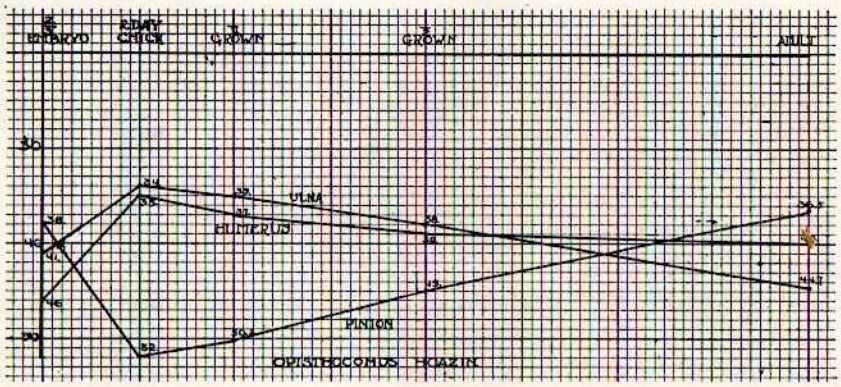


1 **2**

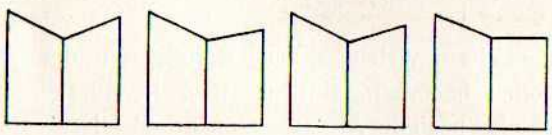
Figur 335. Opisthocomi. — *Opisthocomus hoatzin* Ph. Müller: *Flügel des Nestlings* (**1**) *und des Erwachsenen* (**2**) *in Ventralansicht.* Zu beachten die relativ viel bedeutendere Länge der Hand beim Nestling. (*I, II, III*) I., II., III. Finger. (*1* bis *10*) 1. bis 10. Handschwinge; beim Nestling sind die 9. und 10. Handschwinge im Wachstum stark zurückgeblieben, genau so wie dies bei den Galli (vergleiche Figur 332) der Fall zu sein pflegt. (Nach Pycraft, 1910)

Hartleys (1917) und Bökers (1927) Untersuchungen haben gezeigt, daß — von seltenen Ausnahmen abgesehen — die 3 Hauptabschnitte der vorderen Extremität — Oberarm, Unterarm, Hand — nicht gleichmäßig an Länge zunehmen. Sehr auffällig ist dies (als Folge direkter Bewirkung) bei *Opisthocomus*, dessen krallenbewehrte Hand in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen die Ulna an Länge

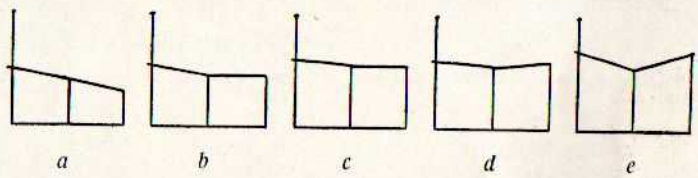
weit übertrifft, während sie später (nach Aufgabe der durch die Fingerkrallen unterstützten kriechenden Bewegung) kürzer als diese ist (Figuren 335, 336). Ein gutes Beispiel für allmählichen (als Wiederholung der phyletischen Entwickelungsreihe erklärbaren?) Wechsel im Längenverhältnis zwischen Carpo-metacarpus und



Figur 336. Opisthocomi. — *Opisthocomus hoatzin* Ph. Müller: *Das Diagramm zeigt, welche Verschiebungen im Längenverhältnis von Humerus, Ulna und Hand (»pinion«) erfolgen.* Abszissen: Die Altersstadien, beginnend mit einem Embryo am Anfang des letzten Entwickelungsdrittels, endend mit dem erwachsenen Vogel. Ordinaten: Die Längeneinheiten. Die Länge der 3 Skeletteile ist derart umgerechnet, daß ihre Summe jeweils die Länge des adulten Flügelskelettes ergibt. (Nach Hartley, 1917)



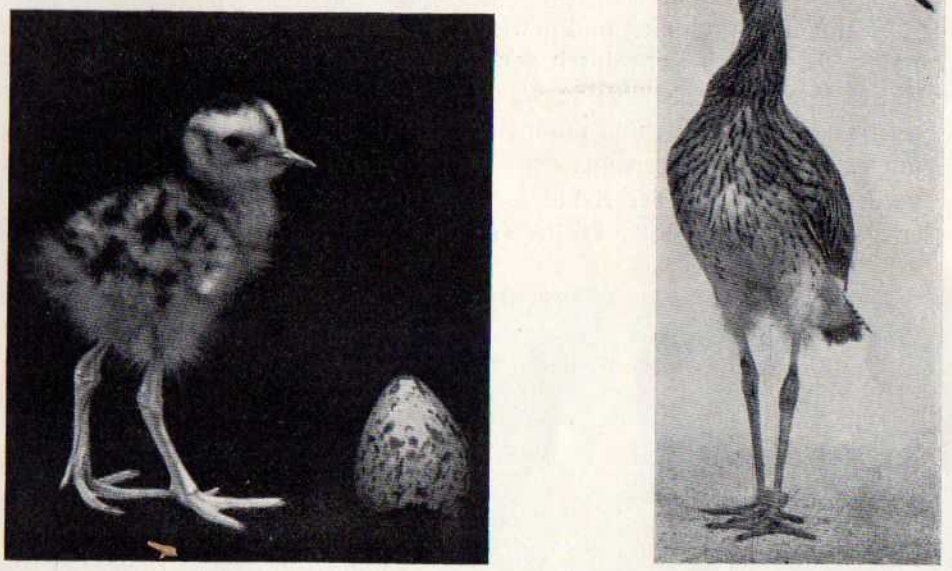
Figur 337, *1*. Ralli. — *Fulica atra* Linnaeus: *»bildlicher Armindex« von 4 Entwickelungsstadien.* Die senkrechten Striche bezeichnen die relative Länge von Oberarm (links), Unterarm (Mitte) und Hand (rechts), bezogen auf Oberarmlänge = 15 mm. Zu beachten: der Oberarm überflügelt im Wachstum die Hand. (Nach Böker, 1927)



Figur 337, *2*. Alcae. — *Uria aalge* Pontoppidan: *»bildlicher Armindex« von 5 Entwickelungsstadien, zur Veranschaulichung der relativen Länge von Oberarm, Unterarm und Hand,* bezogen auf die Rumpflänge, welche in jedem Falle = 15 mm gesetzt ist. Zu beachten: die Hand wächst stärker als der Oberarm. (Nach Böker, 1927)

2. Finger fand Hartley in *Progne chalybea.* Wenn diese Schwalbe flugfähig geworden ist, sind beide Abschnitte gleich lang, während zuvor der 2. Finger weit kürzer war als der proximale Abschnitt der Hand. Er erfährt mithin ein unverhältnismäßig rasches Wachstum, was wohl darauf hinweist, daß die gestreckte Hand mit den langen, am 2. Finger inserierten Schwungfedern eine relativ junge phyletische Erwerbung der Schwalben ist. Eine entsprechende Deutung läßt

der Befund zu, den Zehntner am Alpensegler (*Micropus melba*) erhob. Hier verhalten sich beim 8tägigen Embryo Humerus : Radius : Hand wie 1 : 0,86 : 1,71. Im weiteren Verlauf der Entwickelung bleibt der Oberarm stark zurück; beim 3 Wochen alten Nestling hat sich das Verhältnis der 3 genannten Abschnitte geändert zu 1 : 1,42 : 3,10!

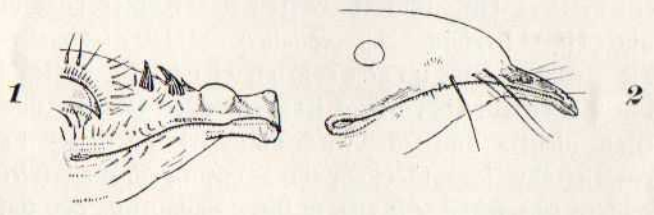


1 *2*

Figur 338. Limicolae. — *Numenius arquata* Linnaeus: *1*, 1 Tag alt; *2*, 6 Wochen alt und seit etwa 10 Tagen flugbar. Verkleinerung in (*1*) $^1/_3$, in (*2*) $^1/_5$. (Nach Heinroth, 1928)

Der Schnabel von *Phoenicopterus*, *Threskiornis* und *Numenius* krümmt sich erst im postembryonalen Leben nach unten, während *Terekia* und *Recurvirostra* bereits mit aufwärts gebogenem, *Eurynorhynchus* mit löffelförmigem Schnabel zur Welt kommen (Figuren 338, 339). Ihr Schnabel stellt offenbar eine stärker differenzierte Bildung dar als derjenige der 3 zuerst genannten Gattungen.

Figur 339.



1 *2*

Figur 340.

Figur 339. Limicolae. — *Eurynorhynchus pygmaeus* Linnaeus: *Kopf des frischgeschlüpften Vogels von oben*, um die starke Verbreiterung der Schnabelspitze zu zeigen, die mit der des erwachsenen Vogels annähernd übereinstimmt. (Nach Thayer, 1911)

Figur 340. Caprimulgi. — *Caprimulgus nigrescens* Cabanis: *Entwickelung des Schnabels*. *1*, Embryo; *2*, erwachsenener Vogel. (Nach Hartley, 1917)

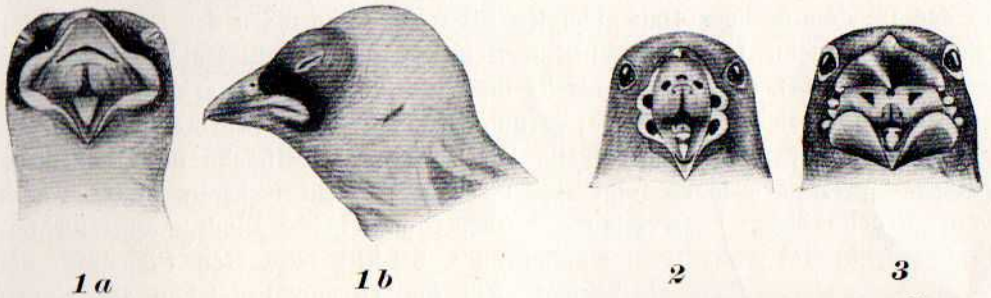
Nahrungsaufnahme der Jungen

Auf sehr mannigfache Weise nehmen die Jungen die ihnen von den Eltern dargebotene Nahrung entgegen. Junge *Ralli* picken das Futter vom Schnabel der Eltern ab. *Die Möwen und Störche* erbrechen es vor den Nestlingen. *Die Steganopodes* und *Sphenisci* nehmen den Kopf des Jungen in ihren Schlund und würgen die Kost in dessen geöffneten Schnabel hinein (Figur 341). Umgekehrt machen es die *Caprimulgidae* und wohl auch *Micropus*: hier umfassen die Jungen beim Fütterungsakt mit ihrem Schnabel den Schnabel der Eltern. Bei den *Trochilidae* ist der Vorgang ähnlich und gewinnt nur infolge der bedeutenden Schnabellänge einige Besonderheiten: durch den aufgesperrten Schnabel des Jungen führt die Mutter ihren Schnabel bis zu $^3/_4$ seiner Länge ein, so daß seine Spitze tief unten im Ösophagus ruht, und pumpt den Nährbrei in den Magen ihres Kindes. Die jungen *Columbae* fressen aus dem Kropf des Elterntieres und bleiben daher am Vorderkopf und an der Kehle so lange unbefiedert, bis sie selbständig zu fressen gelernt haben. Junge Löffler (*Platalea*) und junge Albatrosse (*Diomedea*) stecken ihren Schnabel so in den des fütternden Alten, daß beider Schnäbel sich kreuzen. Das vomierte Futter wird dann vom Elternvogel mit der Zunge in die Mundhöhle des Jungen geschoben; umgekehrt erfaßt das Junge der Reiher (*Ardeae*) den elterlichen Schnabel an der Basis. Nur den jungen *Passeres*, *Picidae*, *Cuculi*, *Colii* und *Upupae* scheint die Eigenschaft zuzukommen, daß sie bei Annäherung des fütternden Vogels mit weitgeöffnetem Schnabel das Futter erwarten (»sperren«), um es sich tief in den Rachen stecken zu lassen. Auf mannigfache Art wird bei ihnen die Aufmerksamkeit der Eltern erregt und diesen der Weg zum Schnabel gewiesen. Zu beständigem Geschrei, Zwitschern oder Surren gesellt sich vielfach ein heftiges Hin- und Herwerfen des Kopfes oder ein rasches Zittern mit Kopf und Hals (*Sylvia*, *Acrocephalus*). Dazu treten noch besondere Leitmale: die Schleimhaut der Mundhöhle leuchtet in grellen lipochromatischen Färbungen auf (bevorzugt ist Gelb oder Orange, doch fehlt auch Blutrot, selbst Blau nicht), und oft wird die Wirkung dieser Farben noch gesteigert durch ein tiefschwarzes Fleckenpaar am Zungengrund (*viele Sylviinae*, *Alaudidae*) oder andere Abzeichen, die sich in ihrer Bedeutung den Saftmalen mancher Blüten vergleichen lassen. Die jungen *Passeres* und *Upupae* besitzen zudem noch wulstartige Verbreiterungen des Schnabelrandes gegen den Schnabelwinkel zu (»Schnabelwulst«), die meist von auffälliger gelber bis weißlicher (bei *Prunella* hellrosiger) Farbe und zudem reichlich mit Herbstschen Körperchen (siehe oben, Seite 116) ausgestattet sind, so daß ihre Berührung ein reflektorisches Öffnen des Schnabels

Figur 341. Steganopodes (Sulidae). — *Sula bassana* Linnaeus: *ihr Junges fütternd.* Der junge Vogel führt seinen Schnabel in den des alten ein und nimmt die durch Brechbewegungen aus dem Schlunde heraufbeförderte Nahrung entgegen. (Nach einer Aufnahme von I. M. Campbell, aus Gurney, 1913)

Leitmale

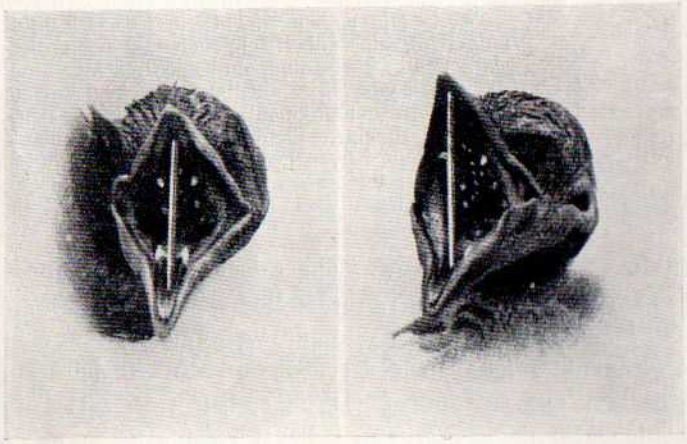
auslösen dürfte (Figur 342, *1*). Solche Tastwülste haben auch die *jungen Picidae* und *Coraciidae*; bei den höhlenbrütenden *Passeres* (*Sturnidae, Coloeus*) sind sie stärker entwickelt als bei den in offenen Nestern zur Welt kommenden *Passeres*. Beim Nestling der in Spalten brütenden *Certhia* scheinen die zu einem langen, grauen Schopf entwickelten Dunen des Oberkopfes die gleiche Funktion zu erfüllen,



Figur 342. PASSERES (Ploceinae). — *Sperrachen der Nestlinge von* (*1*) *Padda oryzivora* Linnaeus, etwa 4 Tage alt. Schnabelwülste stark ausgebildet, von weißer Farbe und umrahmt von schwarz pigmentierter Haut. Dach der Schnabelkammer gelblich mit schwarzem Halbmond, Zunge und Rachen rosa ohne Zeichnung. Vergrößerung 2 fach.

2, *Clytospiza monteiri* Hartlaub. Sperrachen und Zunge reich gezeichnet, Schnabelwulst jederseits in 2 Lappen zerlegt, die von vorn betrachtet eine gelbe Färbung mit schwarzem Zentrum zeigen. Vergrößerung $^4/_3$.

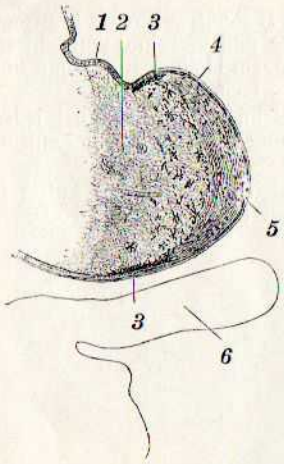
3, *Pyrenestes ostrinus* Vieillot. Sperrachen und Zunge reich gezeichnet, Schnabelwülste in mehrere rundliche Papillen von gelber und weißer Farbe gegliedert. Natürliche Größe. (Nach Chapin, 1917)



Figur 343. PASSERES (Paradoxornithidae). — *Panurus biarmicus* Linnaeus: *Rachen des Nestlings* (durch ein Stäbchen offen gehalten), um die in 4 Reihen angeordneten perlweißen Papillen des Mundhöhlendaches zu zeigen. (Nach Pycraft, 1908)

die in anderen Fällen den Schnabelwülsten zukommt: die Aufmerksamkeit sowohl der Eltern auf das Junge wie (bei Berührung) die des Jungen auf die Annäherung des fütternden Tieres zu erregen. Bei Nestlingen von *Panurus biarmicus* fand Pycraft (1908) das lebhaft karneolrote Dach der Mundhöhle mit perlweißen, zahnähnlichen Tastpapillen von verschiedener Länge besetzt, die beiderseits der Medianlinie zu 2 Reihen angeordnet sind und wie die Gaumenzähne von Reptilien erscheinen (siehe Figur 343). In ganz hervorragendem Maße sind die

Leitmale bei vielen *Ploceinae* ausgebildet (Figur 342). Bei *Erythrura* tragen die Nestlinge am Schnabelwinkel jederseits 2 himmelblaue, wie Perlmutter glänzende Gebilde (»Reflexionsperlen«) und zwar eine am Ober- und eine am Unterschnabel. Diese Perlen sind derart gebaut, daß sie — ähnlich dem Leuchtmoos — im Halbdunkel einfallendes Licht sammeln und reflektieren. Bei starker Verdunkelung des Nestes leuchten sie wie kleine Glühlämpchen auf und erleichtern so den im domförmigen Bau atzenden Eltern das Auffinden des Schnabels der Jungen ungemein. Über ihren histologischen Bau unterrichtet die nachstehende Figur (Figur 344). Die Epidermis ist im Bereich der Perle stark verdünnt und trägt eine durchsichtige Hornlage; darunter liegt eine stark lichtbrechende Bindegewebsschicht, deren dichte, starke Faserung der Oberfläche des Wärzchens parallel läuft; nach innen folgt eine mächtige Schicht lockeren Bindegewebes von unregelmäßigem Faserverlauf. An der Grenze beider Bindegewebsschichten liegt ausgebreitet eine zusammenhängende Schicht schwarzen Pigments, die als Schirm wirkt und so zum Entstehen der blauen Färbung der Perlen (einer Farbe trüber Medien) beiträgt. — Bald nach dem Ausfliegen schrumpfen diese Bildungen ein. Ebenso nimmt die Mundhöhle aller »sperrenden« Vögel von diesem Zeitpunkt eine andere, viel weniger auffällige Färbung an: die leuchtenden Lipochrome schwinden ohne Ersatz oder werden durch



Figur 344.

Figur 344. Passeres (Ploceinae). — *Erythrura psittacea* Gmelin, *Nestling; Querschnitt durch eine «Reflexionsperle« des Schnabelwulstes.* Die halbkugelige Perle ist aus 2 Bindegewebsschichten aufgebaut, einer oberflächlichen (*5*), deren dichtstehende Fasern stark lichtbrechend sind, und einer mächtigen unteren Schicht (*2*) der sie wie eine Mütze aufsitzt. Nur in der letzteren treten sternförmig verästelte Pigmentzellen (*4*) auf, die sich in der Basis des Organes zu einem dichten Ring (*3*) anordnen. Im Bereich der blauen Perle ist die Epidermis (*1*) stark verdünnt und trägt eine durchsichtige Hornlage. Bei (*6*) ist der Schnabelwulst im Bereich des Unterschnabels quer getroffen. (Nach F. Sarasin, 1913)

düstere Melanine verdrängt; auch die Zungentlecken verschwinden. So zeichnet sich der Nestling von *Prinia mystacea* durch eine orangefarbene Mundschleimhaut und 2 schwarze Flecken am Zungengrund aus, während der erwachsene Vogel eine trüb graue Mundhöhle zeigt. In der schwarzen Mundhöhle des jungen *Colius striatus* leuchtet grell eine zitronengelbe Zunge, beim alten Tier dagegen ist die ganze Mundhöhle nebst der Zunge von heller Fleischfarbe — hier verlieren sich also während der Ontogenese beide Farbstoffgruppen.

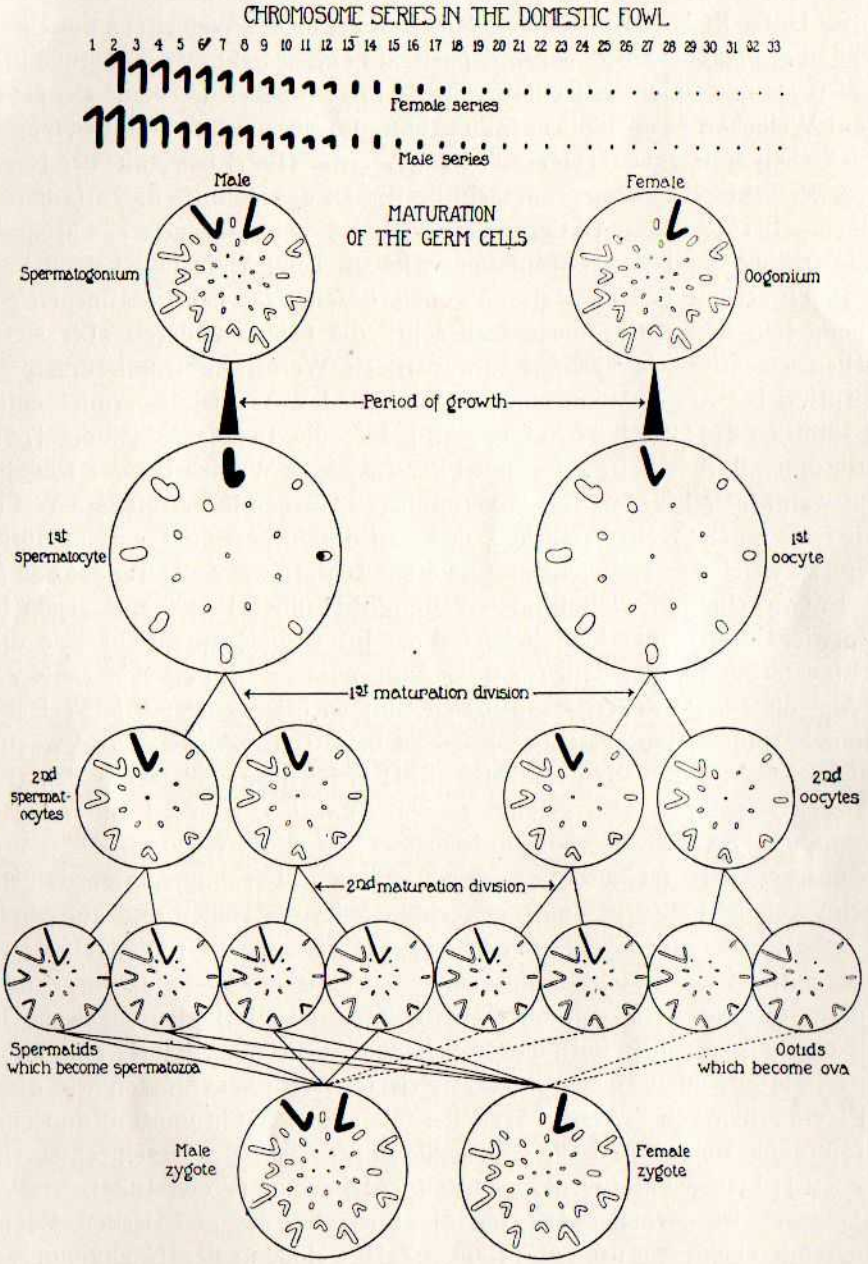
Auch im Bereich des Bewegungsapparates fallen Vorrichtungen, welche ihre Funktion nach Beendigung des Jugendlebens eingebüßt haben, einem alsbaldigen Schwund anheim. So atrophieren kurz nach dem Ausfliegen die auf Seite 38 beschriebenen Fersenhöcker vieler junger Höhlenbrüter, auf deren hornigen Zähnen und Knöpfen anfänglich die Last des Körpers ruhte. Die Fingerkrallen des jungen *Opisthocomus* hingegen bleiben seltsamerweise zeitlebens erhalten (wiewohl sie beim erwachsenen Vogel tief zwischen den langen Flügelfedern verborgen liegen) und werden gleich den Federn vermausert.

Geschlechtsdimorphismus

Geschlechtsdimorphismus. — Chromosomenstudien der letzten Jahre haben bestätigt, was auf Grund von Vererbungsversuchen schon seit längerem

angenommen wurde: daß *bei den Vögeln* (ebenso wie *bei den Schmetterlingen*) das weibliche Geschlecht das heterogametische, das männliche das homogametische ist. Während also nach erfolgter Reduktionsteilung alle

Geschlechts-chromo-somen



Figur 345. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Verhalten der Chromosomen während der Reifung der Keimzellen.* (Schematisch nach Hance, 1927)

männlichen Keimzellen die gleiche Chromosomenzahl (darunter ein einziges X-Chromosom) besitzen, treten unter den weiblichen Gameten 2 Typen auf: solche mit einem X-Chromosom und solche ohne X-Chromosom. In den Eiern des erstgenannten Typs finden sich bei der Befruchtung 2 X-Chromosome zu-

sammen: sie entwickeln sich zu Männchen; die Eier des zweiten Typs aber liefern Weibchen, denn sie enthalten nach erfolgter Befruchtung das X-Chromosom nur in der Einzahl.

Nach Hance (1927) beträgt die Zahl der Chromosomen bei *Gallus* etwa 35 oder 36. Unter ihnen tritt das längste in den Zellen des Weibchens nur einmal, in den Zellen des Männchens dagegen doppelt auf (Figur 345). Dieses große Element muß also als das Geschlechtschromosom X angesprochen werden. Ob bei *Gallus* ein dem Weibchen eigentümliches Y-Chromosom vorkomme, konnte Hance nicht mit Sicherheit feststellen. Dagegen gelang Werner (1927) bei *Anas* der Nachweis, daß das Weibchen ein Chromosom mehr besitzt als das Männchen. Er fand nämlich in den somatischen Zellen 76 Chromosomen bei diesem, dagegen 77 Chromosomen bei jenem. Die 3 größten Chromosomen haben beim Weibchen keinen Partner; unter ihnen scheint das zweitgrößte dem größten Paar beim Männchen zu entsprechen, also das X-Chromosom zu sein; die beiden anderen aber sind dem Weibchen eigentümlich Demnach wäre nach Werners Formulierung die Erbkonstitution bei *Anas*: Männchen ZZ, Weibchen WwZ. Die Spermien enthalten dann sämtlich [74 : 2 =] 37 Autosomen + 1 Z, die Reifeier entweder [74 : 2 =] 37 Autosomen + Z oder 37 Autosomen + Ww, denn W wird bei der Reduktionsteilung wahrscheinlich stets mit w verkoppelt. Werden in der Zygote Ww und Z vereinigt, so entsteht ein Weibchen, denn an die Anwesenheit von W dürfte die Tendenz zu weiblicher Entwickelung geknüpft sein, so wie Z die Tendenz zu männlicher Entwickelung in sich birgt. W dominiert über 1 Z; 2 Z dagegen lenken die Entwickelung in die männliche Bahn. Im Grunde entspricht also die Geschlechtsvererbung völlig dem für *Gallus* angenommenen Typ XX — XY.

Bisexuelle Anlage des Weibchens

Aus diesen Tatsachen ergeben sich nun wichtige Folgen. Mit seiner Konstitution XY (oder, um Werners Formel zu benutzen: XWw) ist das weibliche Geschlecht bei den Vögeln bisexuell veranlagt. Wächst das Ovar in normaler Weise heran und gelangt es zur Funktion, so wird die Auswirkung der männlichen Anlage X völlig unterdrückt; wird die Wirkung des Ovars hingegen ausgeschaltet (etwa durch dessen völlige Entfernung), so entwickelt sich meist im weiblichen Körper auf der rechten Seite ein Hoden und auf der linken Seite im atrophierenden Ovar ein typisches Hodengewebe (»Ovotestis«); sowohl rechts wie links kann die Spermiogenese bei einigen Elementen bis zum reifen Spermium fortschreiten (vgl. oben, Seite 242). Das Keimdrüsengewebe besitzt jedoch dann, nach seiner hormonalen Wirkung zu urteilen, häufig eine bisexuelle Potenz. Die Spermien solcher maskulinisierter Weibchen müssen wie die weiblichen Keimzellen von zweierlei Art sein: mit einem X-Chromosom und ohne ein X-Chromosom, woraus sich für die Nachkommenschaft das Geschlechtsverhältnis 1 ♂ : 2 ♀♀ [: 1 lebensunfähigen Zygote ohne X] ergibt (Crew, 1923).

Zahlenverhältnis der Geschlechter

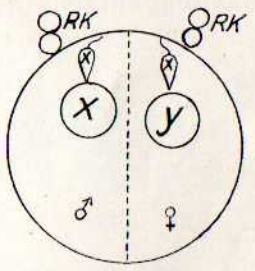
Dagegen ist normalerweise, da die Spermien des genetischen Männchens sämtlich mit einem X-Chromosom ausgestattet sind, in der Nachkommenschaft mit einem Geschlechtsverhältnis von 1 ♂ : 1 ♀ zu rechnen. Genaue Zählungen eines sehr bedeutenden Materials an frisch ausgeschlüpften Vögeln unter Berücksichtigung der im Ei abgestorbenen Embryonen haben bei *Columba* und *Gallus* Werte ergeben, die sich dem idealen Verhältnis beträchtlich nähern, nämlich, auf ♀ = 100 bezogen: bei *Columba* 104,31 (Cole & Kirkpatrick, 1915), bei *Gallus* einmal 91,7 (Thomsen, 1916), ein andermal 104,7 (Lambert & Knox, 1926),

ein drittes Mal 109,5 (Mussehl, 1924). (Die Verschiedenheit der für *Gallus* mitgeteilten Zahlen ist vielleicht dadurch zu erklären, daß die Autoren verschiedene Rassen untersuchten. Es ist angeblich möglich, auf dem Wege der Auslese *Hühnerpopulationen* zu züchten, deren Weibchen einen abnorm hohen Prozentsatz weiblich determinierter Eier legen.) Bei diesen Untersuchungen zeigte es sich ferner, daß die Sterblichkeit im Ei auf beide Geschlechter annähernd gleichmäßig verteilt ist. Ob das für alle Vogelarten in gleicher Weise gilt, bleibt nachzuprüfen. Nach Erreichung der Geschlechtsreife scheint das Geschlechtsverhältnis zuweilen sehr auffällig verschoben zu sein: so bei *Crypturus variegatus* und *Myzomela* zugunsten des Männchens, bei einigen *Accipitres* zugunsten des Weibchens. Beebe (1925) schätzt das Zahlenverhältnis bei *Crypturus variegatus* auf 4 ♂ : 1 ♀.

Sofern sich die Geschlechter äußerlich durch Färbung oder Form oder durch beide Eigenschaften zugleich unterscheiden lassen, können die Verschiedenheiten entweder durch die ererbte Konstitution der somatischen Zellen hervorgerufen werden oder in weitgehendem Maße von der Wirkung der Sexualhormone abhängig sein.

Gynandromorphe

Aus dem Vorkommen von Halbseitenzwittern (Gynandromorphen), die auf der einen Seite männlich, auf der anderen Seite weiblich gefärbt sind, erhellt aufs deutlichste, daß die Geschlechtsunterschiede in diesen Fällen an eine Sexualität des Soma geknüpft sind oder, um die Worte Zawadowskys (1926) zu gebrauchen:



Figur 346.

Figur 346. Aves. — *Schema zur Darstellung der vermutlich häufigsten Möglichkeit der Entstehung von Gynandromorphen.* Es ist ein 2kerniges Ei gebildet worden, dessen einer Kern ein *X*-Chromosom, dessen anderer Kern kein *X*-Chromosom enthielt. Die Befruchtung ergibt daher einen *X X*-Kern und einen *X Y*-Kern. (*RK*) die 4 von der doppelkernigen Eizelle ausgestoßenen Richtungskörperchen. (Nach Goldschmidt, 1927)

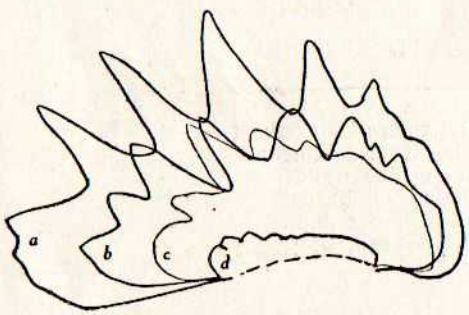
daß in der einen Hälfte des Körpers die Haut fähig ist, ein weibliches Pigment hervorzubringen, in der anderen Hälfte nicht. Die Entstehung der Gynandromorphen muß mit einer abnormen Verteilung der Geschlechtschromosomen während oder unmittelbar nach der ersten Furchungsteilung des Eikerns erklärt werden. Goldschmidt (1927) stellt sich diesen Vorgang folgendermaßen vor: »Es werden 2kernige Eier abnormerweise gebildet. Wenn nach den Reifeteilungen ein X- und ein Y-Kern vorhanden sind (was in 50 Prozent der Fälle bei weiblicher Heterogametie zu erwarten ist), so ergibt die Befruchtung einen XX- und einen XY-Kern« (Figur 346). Die Kerne der beiden ersten Blastomeren stimmen also in Hinsicht auf ihren Chromosomenbesitz nicht mehr überein: der XX-Kern wird zur Mutterzelle einer männlichen, der XY-Kern zur Mutterzelle einer weiblichen Hälfte des Vogels. In jeder Hälfte entwickelt sich eine Geschlechtsdrüse: ein Hoden auf der einen Seite (meist der rechten), ein Ovar auf der anderen Seite. Obwohl nun beide ihr Hormon an den Blutkreislauf abgeben, durch dessen Vermittelung es beiden Körperhälften gleichmäßig zugeleitet wird, ist dennoch der Körper in eine männlich gefärbte und eine weiblich gefärbte Hälfte geschieden. Man muß wohl daraus mit Zawadowsky (1926) folgern, daß bei gleichzeitiger Anwesenheit beider Hormone das weibliche Gewebe (Konstitution XY) nur auf das Ovarialhormon reagiert, während das männliche Ge-

webe (Konstitution XX) davon ganz unbeeinflußt bleibt oder, wie Bond (1913) sich ausgedrückt hat: daß die Keimdrüse einen hormonalen Schlüssel liefert, der in das Schlüsselloch einer peripheren Zelle paßt; dieser Schlüssel muß jedoch an den Ort seiner Bestimmung geschafft werden durch einen vermittelnden Stoff, welcher noch einen Zuschuß von einer oder einigen weiteren endokrinen Drüsen erhält. Das ist freilich nicht völlig in Einklang zu bringen mit Zawadowskys sogleich zu besprechenden Transplantationsversuchen, paßt aber gut zu den Versuchsergebnissen Finlays (1925), aus denen ersichtlich ist, daß *Hennen*, denen unter Belassung des Ovars ein Hoden eingepflanzt wurde, männliche und weibliche Eigenschaften nebeneinander führen, zum Beispiel Entwickelung des Ovidukts und gleichzeitig der Vasa deferentia.

Man kennt Gynander, deren beide Körperhälften hinsichtlich der Färbung scharf geschieden blieben, vom Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*), Buchfink (*Fringilla coelebs*), Zeisig (*Carduelis spinus*), von *Poëphila gouldiae* (Ploceinae), *Chlorophanes spiza* (Coerebidae), *Colaptes mexicanus* (Picidae) und Jagdfasan (*Phasianus colchicus*). In den meisten Fällen war die rechte, zuweilen aber auch die linke Hälfte die männliche.

Sexualhormone

Die Bedeutung der Sexualhormone (»Morphohormone«) für das Zustandekommen der Geschlechtsunterschiede ist in jüngster Zeit zum Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden, die in ihren Ergebnissen großenteils, aber noch nicht völlig, übereinstimmen. Planvolle Versuche haben insbesondere Goodale (1916, 1918), Finlay (1925) und Zawadowsky (1926) am *Haushuhn* ausgeführt. Eine Durchsicht ihrer Protokolle lehrt:



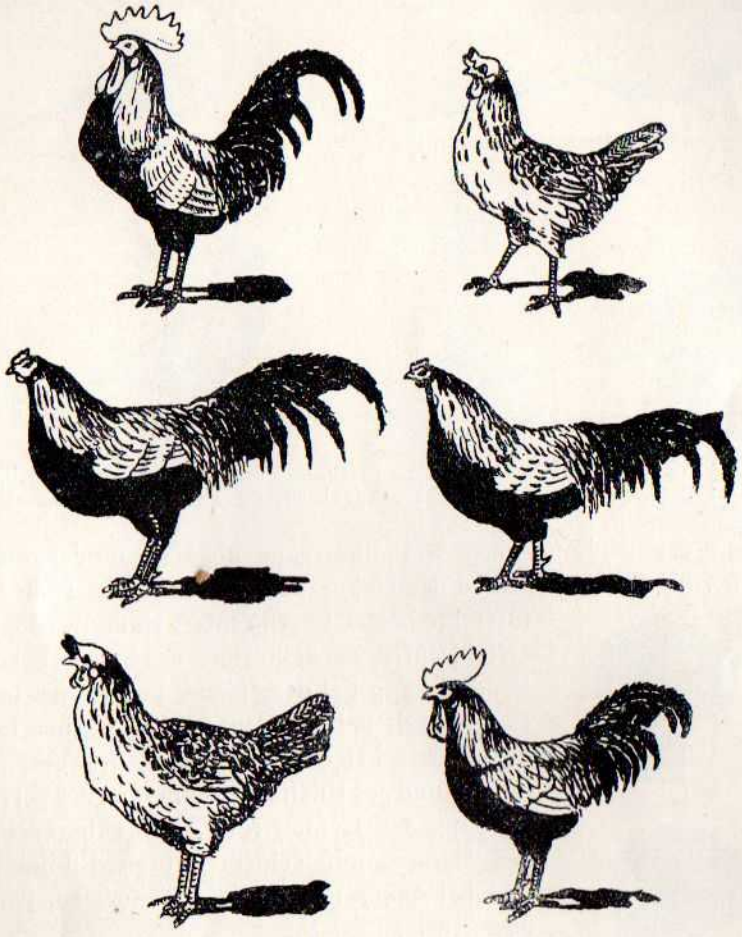
Figur 347. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Größenvergleich der Kämme innerhalb der Rasse »Brown Leghorn«*. (*a*) erwachsenes Männchen; (*b*, *c*) 2 erwachsene Weibchen; (*d*) erwachsener Kapaun. Verkleinerung $^1/_2$ (Nach Goodale, 1916)

(1) Kastrierte Hähne behalten ihr männliches Gefieder; die Federn werden jedoch länger, besonders die Handdeckfedern erreichen eine abnorme Größe. Dagegen büßen sie ihre sexuellen Instinkte größtenteils ein und krähen nur selten; der Kamm und die Kopflappen schrumpfen ein (Figur 347) oder sie bleiben — wenn nämlich die Kastration in jugendlichem Alter erfolgt — auf infantiler Bildungsstufe stehen. Das Gefieder jung kastrierter Hähne entwickelt weniger gesättigte eumelanotische Färbungen. Sie treten die Hennen nur, wenn von diesen eine Aufforderung zur Begattung ausgeht, und verfolgen sie nicht.

(2) Ein kastrierter Hahn, dem ein Ovar mit Erfolg implantiert wurde, entwickelte: Hennengefieder in Färbung und Form (bis auf die großen Sichelfedern des Schwanzes, die männlich geformt, aber weiblich gefärbt waren); dagegen behielt er Hahnenkamm und Hahnenstimme.

(3) Hennen entwickeln nach völliger Ovariektomie zunächst männliche Färbung und männlichen Typus der Federform. Sobald sich die auf der rechten Körperseite kompensatorisch auftretende Geschlechtsdrüse von hodenartigem Charakter entwickelt hat, stellen sich ein: großer, aufrechtstehender

Kamm, große Kopflappen, Hahnenstimme, männliche Instinkte, männliche Haltung. Die nächste Mauser führt jedoch zu weiblicher Gefiederfärbung (bis auf einige männliche Sichelfedern des Schwanzes), offenbar, weil die rechte Keimdrüse trotz ihres hodenartigen Baues neben männlichen auch weibliche Hormone liefert. Später erfolgt Rückschlag der Färbung und Federform zum Hahnentypus. — Sehr ähnlich entwickeln sich Hennen, denen man nach völliger Ovariektomie Hoden implantierte. Sie nehmen Gefieder, Kamm, Kopflappen von männlichem Typ an; die Vasa deferentia entwickeln sich. Dagegen bleiben weiblich: Körperform, Stimme und (nach Finlay) Sporengröße.

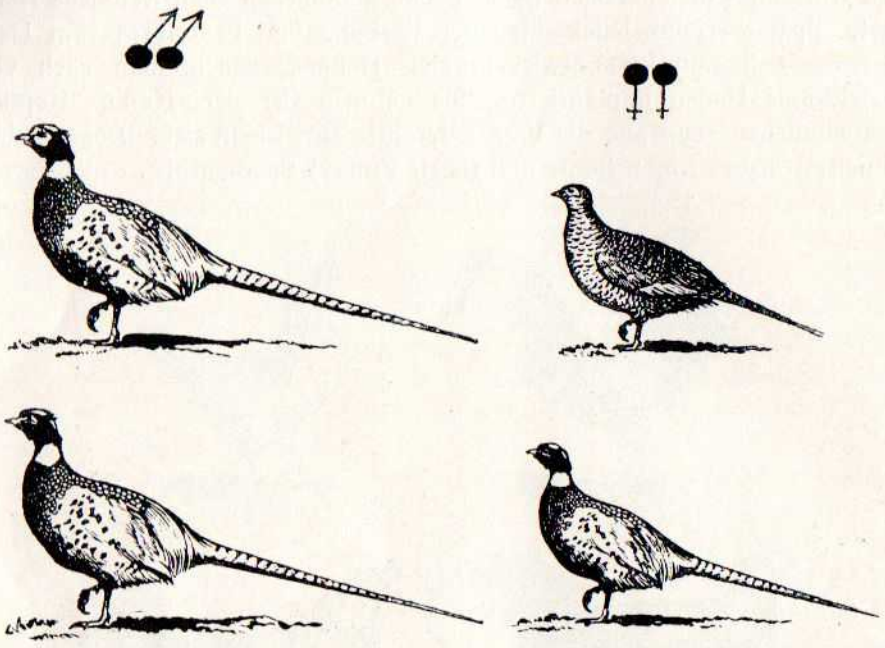


Figur 348. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus. Links Hahn, rechts Henne. Obere Reihe: normale Tiere. Mittlere Reihe: kastrierte Tiere. Untere Reihe: Hahn mit implantiertem Eierstock (links) und Henne mit implantiertem Hoden (rechts). (Nach Zawadowsky, 1928)

(4) Hennen mit unverletztem Eierstock und implantiertem Hodengewebe entwickeln nach vorübergehender Depression des Ovars und vorübergehender Einstellung seiner hormonalen Tätigkeit: Hennenfärbung (bis auf einige männlich gefärbte Sichelfedern des Schwanzes), Henneninstinkte, schwach vergrößerten Hennenkamm.

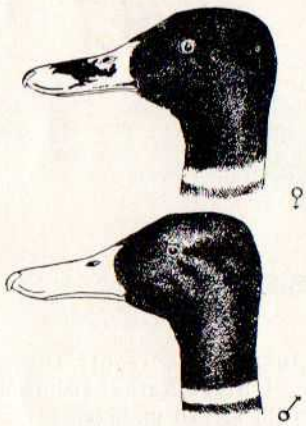
Aus diesen und weiteren Versuchen folgern Goodale (1918) und Zawadowsky (1926):

Die Geschlechtsmerkmale sind in 2 Gruppen zu sondern, nämlich in:



Figur 349. Galli (Phasianidae). — *Phasianus colchicus torquatus* Gmelin. Obere Reihe: normale Tiere. Untere Reihe: kastrierte Tiere. (Nach Zawadowsky, 1928)

(1) von der Bildung eines Sexualhormons abhängige oder eusexuelle. Hierzu zählen bei *Gallus*: Stimme des Hahnes, Bewegungen des Hahnes, Sexualinstinkte beider Geschlechter, Kammwachstum beider Geschlechter, Zurückbleiben des Sporns bei der Henne, Federfärbung bei der Henne, Federlänge beim Hahn, Federgestalt bei der Henne, Körpergröße beim Hahn, funktionstüchtige Entwickelung der Vasa deferentia (Hahn) und des Eileiters (Henne); ferner bei *Phasianus*: Färbung der Henne, roter, schwellbarer Kopflappen des Hahnes mit seinem ganzen Bildungskomplex; und bei *Anas*: Färbung des Weibchens, Sommerkleid des Erpels;

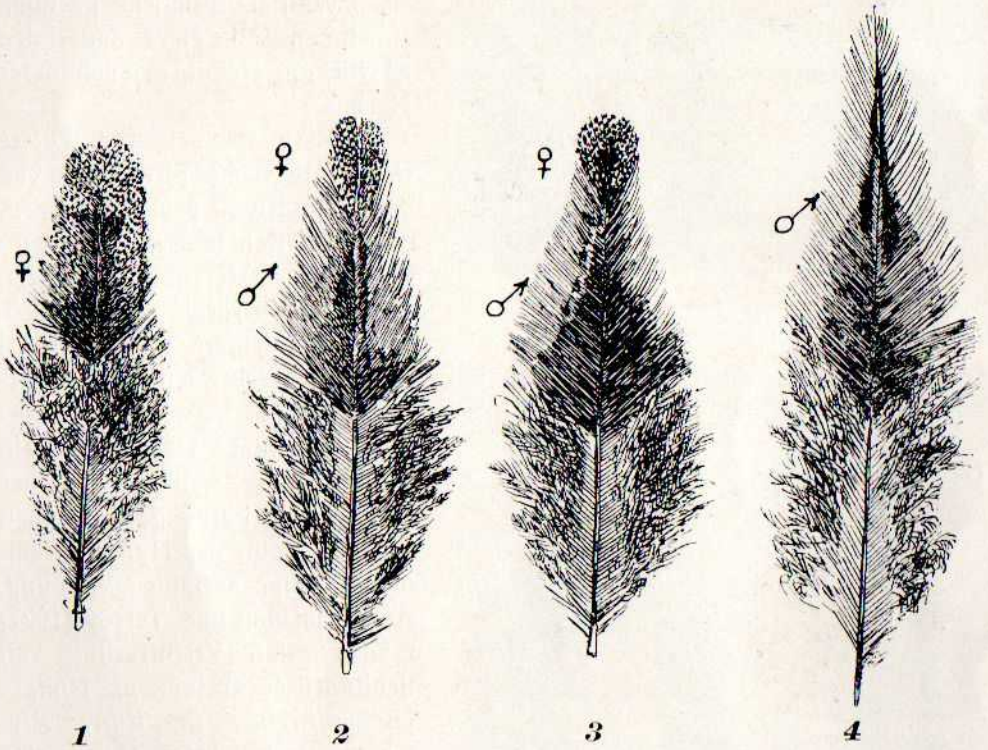


Figur 350. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *kastrierte Tiere.* Das Gefieder des Männchens (unten) bleibt unverändert, das Weibchen (oben) nimmt als Folge der Kastration männliche Gefiederfärbung an, behält jedoch auf dem Schnabel dunkle Flecken. (Nach Zawadowsky, 1928)

(2) von der Bildung eines Sexualhormons unabhängige oder pseudosexuelle. Hierher gehört bei *Gallus, Phasianus, Anas, Struthio* und wohl auch bei allen anderen Vögeln die Färbung des Männchens, bei *Gallus* ferner die Entwickelung großer Sporen; bei *Anas* die Körpergröße des Weibchens, die Stimme und der Syrinxbau beider Geschlechter und die Schnabelfärbung beider Geschlechter.

Das Ovarialhormon übt also auf die Entwickelung der vom Männchen zur Schau getragenen,

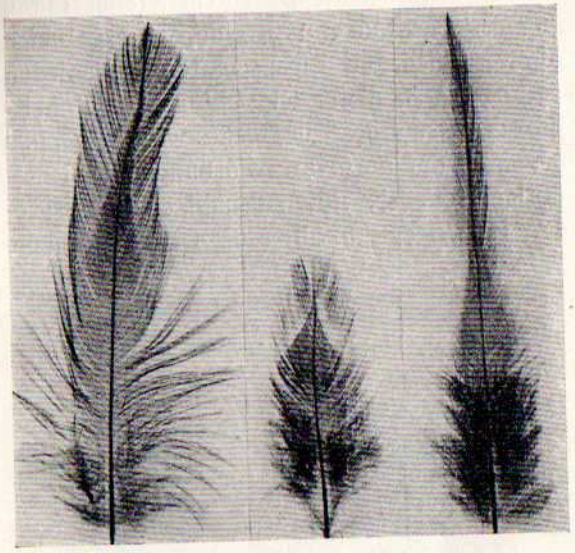
phyletisch meist fortschrittlicheren pseudosexuellen Artmerkmale einen hemmenden Einfluß aus. Zawadowsky (1926) und ebenso Pézard (1926) haben ihr Augenmerk darauf gerichtet, festzustellen, in welcher Reihenfolge und in welchem Stadium die pseudosexuellen Merkmale bei der künstlichen (oder durch Degeneration bewirkten) Verkleinerung des Eierstockes auftreten. Es ergab sich dabei, daß der Schwellenwert für die verschiedenen Eigenschaften verschieden hoch liegt, und daß selbst die Körperfärbung in dieser Hinsicht keinen einheitlichen Komplex darstellt. Vom Einfluß des Ovars des Eierstockes wird bei *Gallus* zuerst befreit die Sporenentwickelung, dann die Form und Färbung der Sichelfedern des Schwanzes, dann das übrige Gefieder, mit Ausnahme der Brustfärbung, und zuletzt die Brustfärbung. Bei Wiederaufnahme der Ovarialtätigkeit



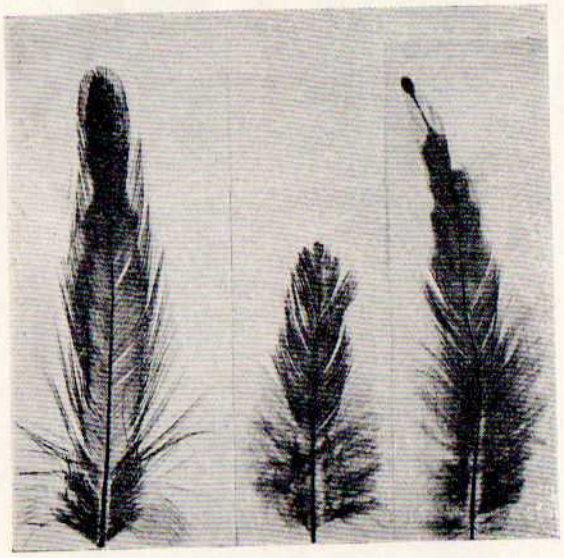
Figur 351. GALLI (Phasianidae). — *Gallus gallus, Rasse »Golden Leghorn«*: Federn vom Hinterrücken einer normalen Henne (*1*), zum Vergleich mit den Federn (*2*, *3* und *4*), die der gleichen Henne nach erfolgter Ovariektomie entstammen. Feder (*2*) und (*3*) sind erst nach Beginn des Wachstums vom Einfluß der Ovarialhormone befreit worden und daher an der Spitze weiblich gefärbt und gestaltet. (Nach Pézard, Sand und Caridroit, 1926)

treten die weiblichen Merkmale in der umgekehrten Reihenfolge ihres Verschwindens auf. Mit anderen Worten: Eierstocksdegeneration äußert sich bei *Gallus* zuerst an der Sporenbildung, Eierstocksregeneration einer kastrierten Henne zuerst an der weiblichen Färbung der Brustfedern. Nach Erreichung des Schwellenwertes erfolgt hinsichtlich einiger Eigenschaften (wozu aber weder Sporenbildung noch Kamm- und Lappenbildung gehören) ein unvermittelter Umschlag aus dem hormonal bedingten in den pseudosexuellen Zustand. Dies ist besonders auffällig bei Hühnerrassen, die im männlichen (= pseudosexuellen)

Kleid eumelanotisch, im weiblichen dagegen phäomelanotisch gefärbt sind. Vermindert sich die Menge des produzierten Ovarialhormons während des Federwachstums bis zum Schwellenwert, so ist der Übergang vom Hennentypus der Feder zum Hahnentypus (nach dem Gesetz »Alles oder nichts«) ein ganz unvermittelter (Figur 351). Es hat sich dabei gezeigt, daß die Einwirkung des Ovarialhormons bei Hühnern nur etwa 24 Stunden (höchstens 48 Stunden lang) anhält; die wachsende Feder bedarf also, wenn sie weibliche Färbung annehmen soll, einer dauernden Einwirkung ständig neu gebildeter Hormone.



1



2

Figur 352. GALLI (Phasianidae). – *Gallus gallus* Linnaeus, *Rasse »Brown Leghorn«: erwachsener Hahn.* ***1***, normale Federn; ***2***, Federn nach Verabreichung von Schilddrüsensubstanz. Von links nach rechts: Kragenfedern, Schulterfedern, Sattelfedern. (Nach Horning und Torrey, 1927)

Es läßt sich zeigen, daß diese »Morphohormone« nicht allein von den Keimdrüsen gebildet werden, sondern daß ein inniges Zusammenspiel der letzteren mit anderen endokrinen Drüsen, insbesondere der Thyreoidea, erfolgt. Crew (1925) erzielte durch Schilddrüsenverfütterung eine Vermauserung normal gefärbter Hähne in ein Gefieder von weibchenähnlicher Struktur und Färbung; bei Hennen dagegen bleibt der Hyperthyreoidismus ohne auffällige Wirkung. Auch Horning und Torrey (1927) fanden, daß Verfütterung von Schilddrüsensubstanz an Hühner (*Brown Leghorns* und *Barred Plymouth Rocks*) beim Hahn eine andere Wirkung hat als bei der Henne. Reicht man kleine (nicht giftig wirkende) Dosen, so wird die Melaninbildung (vergleiche Seite 179 und Figur 352) im männlichen Geschlecht viel stärker angeregt als im weiblichen, was diese Autoren als ein Zeichen dafür ansehen, daß die Ovarialhormone der durch Thyreoidfütterung geförderten Melaninentwickelung entgegenwirken. Nach Crew (1927) nehmen Hähne eines hennenfiedrigen Stammes nach Schilddrüsenektomie Hahnengefieder an.

Wir stehen in diesem Zweig der Forschung noch in den allerersten Anfängen, und die Einbeziehung weiterer Vogelarten in den Kreis experimenteller Untersuchungen (insbesondere auch solcher, die einer doppelten Mauser unterworfen sind und deren Geschlechter zur einen Zeit des Jahres einen weiten, zur anderen einen geringen Färbungsabstand einhalten), wird gewiß mancherlei Modifikationen der heutigen Anschauungen zur Folge haben.

Mit einer hierhergehörigen Art, der Stockente (*Anas platyrhynchos*) hat Goodale (1916) experimentiert. Kastrierte Erpel verlieren die Fähigkeit, im Sommer ein weibchenartiges Ruhekleid (Eklipsekleid) anzulegen; ihr Eklipsekleid gleicht vielmehr dem Brut- (= Pracht-) Kleid; gleichzeitig tritt (wie auch beim *Perlhuhn*) als Folge der Kastration eine außerordentliche Verlangsamung der Mauser ein; statt rasch zu verlaufen, verteilt sich der Federwechsel über einen langen Zeitraum. Goodale folgert hieraus wohl mit Recht, daß die Entwickelung des Ruhekleides bei *Anas* den eusexuellen männlichen Merkmalen zugeteilt werden muß, und daß sein Zustandekommen an eine Periode intensiver sekretorischer Tätigkeit der Hoden (Klimax oder Postklimax ihrer Entwickelung) gebunden ist.

Die »sekundären« Geschlechtsunterschiede sind also, wie wir sahen, teils eusexuelle, teils pseudosexuelle. Sie können sich bei den Vögeln in vieler Hinsicht äußern: in der Farbe, Länge, Gestalt und Struktur des Gefieders und anderer Integumentgebilde, in der Irisfarbe, in der Pupillengröße, in der Körpergröße, im Bau der Stimmwerkzeuge und in anderen Merkmalen, deren Entwickelung meist ebenfalls in mehr oder weniger deutlichem Zusammenhang mit der Werbung oder Brutpflege steht. Alle diese Eigenschaften mögen gesondert besprochen werden. Es sei jedoch vorausgeschickt, daß von sekundärem Geschlechtsdimorphismus durchaus nicht bei allen Vögeln gesprochen werden kann, und daß es in großen Gruppen, so bei vielen *Alcedinidae*, *Meropidae*, den *Steganopodes*, *Tubinares*, *Pygopodes*, *Sphenisci*, *Micropodidae*, *Jyngidae* nicht gelingt, das Geschlecht nach äußeren Merkmalen festzustellen. Der Kreis hierhergehöriger Arten erweitert sich noch gewaltig, wenn wir von minutiösen Differenzen der mittleren Körpergröße absehen, denn dann sind auch *zahlreiche Oscines* (so *alle Corvidae*), die meisten *Limicolae*, die *Laridae*, *Alcidae* und so weiter darin aufzunehmen.

Geschlechtsunterschiede in der Färbung

Sofern der akzessorische Geschlechtsunterschied in der Färbung und Struktur des Gefieders zum Ausdruck gelangt, offenbart sich in der Regel das Männchen als das in der phyletischen Entwickelung vorausgeeilte Geschlecht: die Differenzen zwischen Mann und Weib treten dann meist erst nach der Jugendmauser hervor, und man kann von einem asexuellen Jugendkleid sprechen, dem das Weibchen zeitlebens näher bleibt als das Männchen. Doch ist dies nicht durchweg der Fall. Die *Mehrzahl der Picidae* zeigt schon im Jugendkleid die geschlechtsbegrenzten Färbungsmerkmale kaum schwächer ausgeprägt als nach Anlage des definitiven Gewandes, und dies gilt auch für *Sitta europaea*, sowie für *manche Trochili* (*Eustephanus fernandensis* und andere). Die männliche Präponderanz äußert sich oft darin, daß die Melanine in stärkerer Konzentration zur Ablagerung gelangen als beim Weibchen (gesättigteres Rotbraun, tieferes Schwarz; leuchtenderes Blau infolge Zunahme des zum »Schirm« zusammentretenden Eumelanins); in sehr vielen Fällen gelangt sie ferner dadurch zum Ausdruck, daß die Federn des Männchens durch (schwarzes) Eumelanin, die des

Weibchens dagegen nur durch (rotbraunes) Phäomelanin gefärbt werden, oder daß die Melanine beim Männchen teilweise durch Lipochrome überlagert, ja sogar ganz verdrängt werden (*Oriolus*, *manche Pici*), schließlich auch darin, daß die primitiven gelben Lipochrome eine Wandlung in orangefarbene oder rote erfahren haben (*Loxia*, *Pinicola*, *manche Pici*). Die Erreichung einer höheren Entwickelungsstufe bedeutet es auch, wenn an die Stelle diffuser Färbung gewisse Zeichnungen im männlichen Geschlecht aufgetreten sind (wobei dann oft farblose mit grell gefärbten Regionen wirkungsvoll kontrastieren), oder wenn der Bau der Federstrahlen (Radii) derartige Veränderungen erfahren hat, daß metallische Farben erzielt werden, welche im Gefieder der Jungen und der Weibchen noch fehlen (*viele Trochili*, *Nectariniidae*).

Figur 353. PASSERES (Cotingidae). — *Chasmorhynchus tricarunculatus* Verreaux: rechts Männchen, links Weibchen. (Nach Cunningham, 1900)

Ungleich seltener als die bisher besprochenen gradativen sind alternative Geschlechtsunterschiede. *Dryobates major* möge als Beispiel angeführt sein: nachdem das asexuelle, durch einfarbig roten Oberkopf gekennzeichnete Jugendkleid verlassen ist, erhält das Männchen einen schwarzen, nur in der Okzipitalgegend roten, das Weibchen hingegen einen einfarbig schwarzen Oberkopf. Auch die Papageien aus der Gattung *Eclectus* gehören hierher; nicht nur im Jahreskleid, sondern bereits im Jugendkleid sind die Geschlechter sehr verschieden gefärbt: das Männchen grün mit roten, das Weibchen dunkelrot mit blauen Abzeichen.

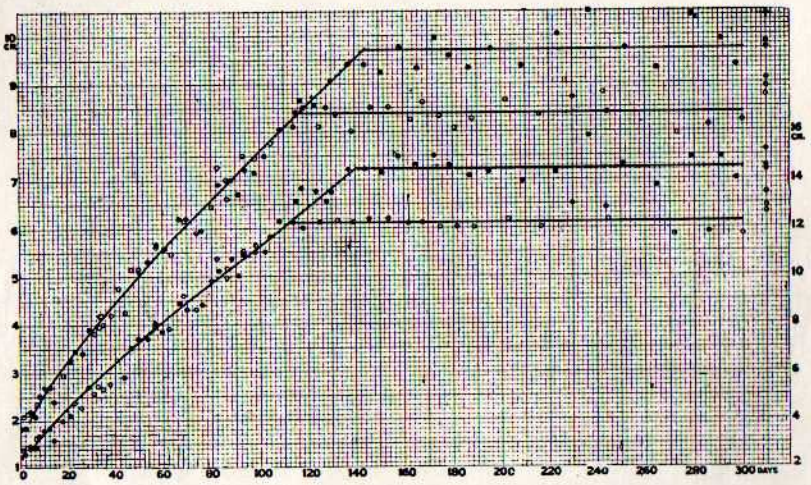
Gering an Zahl sind auch die Fälle, welche das Vorkommen von weiblicher Färbungspräponderanz belegen. Es entfernt sich also hier das Weibchen erheblicher vom Typus des Jugendkleides als das Männchen. Beispiele: *Halcyon lazuli*, *Tadorna variegata*, sowie *einige Arten*, bei denen die übliche Rolle der Geschlechter hinsichtlich der Werbung und der Sorge um die Nachkommenschaft vertauscht ist.

Daß die Geschlechter sich durch die Färbung des Schnabels und nackter Hautstellen sowie die Bildung von Hautlappen unterscheiden, ist *von vielen Arten* bekannt (Figur 353); auch im Irispigment kann sich der Sexualdimorphismus offenbaren, so bei *gewissen Nashornvögeln* (*Anthracoceros coronatus*,

Rhyticeros plicatus, am auffälligsten bei *Buceros rhinoceros*, da hier das Männchen eine dunkel rotbraune, das Weibchen eine weiße Iris besitzt), *Drongos* (*Dicrurus hottentottus jentincki*), *Staren* (*Sturnus*), *Kuckucken* (*Phoenicophaus*), *Papageien* (*Cacatua*) und *Störchen* (*Xenorhynchus asiaticus*). Bei *Sula nebouxi* hat das Männchen eine kleine runde, das Weibchen eine große sternförmige Pupille.

Größenverschiedenheit der Geschlechter

Besteht eine Größenverschiedenheit zwischen den Geschlechtern, so ist gewöhnlich das Männchen im Mittel, bei einzelnen Arten sogar stets, größer. Dies ist der Fall *bei fast allen Passeres*, den *Anseres*, *Lari*, *Ardeae*, *Galli*, *Ralli*, *Grues*, *Rhea* und anderen. Der beträchtlichste Größenabstand wird unter den Passeres wohl bei *einigen Meliphagidae* gefunden, deren Weibchen als wahre Zwerge den Männchen gegenüber erscheinen (*Stigmatops monticola*: Flügel beim Männchen 79 bis 82, beim Weibchen 68 bis 70 Millimeter lang); noch größer ist er zuweilen in anderen Ordnungen, so bei der Moschusente (*Cairina moschata*:

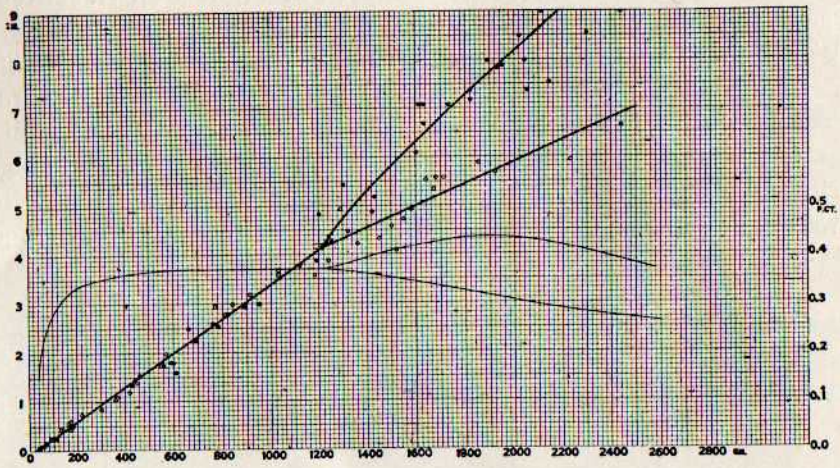


Figur 354.

Figur 354. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus*: Obere Kurve: Länge des Femur (absolute Werte in Zentimetern am linken Rand), in Beziehung gesetzt zum Lebensalter in Tagen. — Untere Kurve: Länge der Tibia (absolute Werte in Zentimetern am rechten Rand), in Beziehung gesetzt zum Lebensalter in Tagen. — Punkte: für männliche, Kreise: für weibliche Tiere erhaltene Werte. Zwischen dem 100. und 120. Tage stellen die beiden Röhrenknochen ihr Wachstum beim Weibchen ein, während ihre Länge beim Männchen noch weiterhin zunimmt. (Nach Latimer, 1927)

Gewicht des Männchens 4, des Weibchens 2 Kilogramm), bei der Großtrappe (*Otis tarda*: Gewicht des Hahnes 11 bis 16, der Henne 5 bis 6 Kilogramm), beim Auerhuhn (*Tetrao urogallus*: Gewicht des Hahnes 4,5 bis 7, der Henne 2,5 bis 5 Kilogramm). Das weibliche Geschlecht ist das größere in folgenden Gruppen: *Casuarii*, *Apteryges*, *Crypturi*, *Turnices*, *Parridae*, *Aquilinae*, *Falconinae*, *Pandioninae*, *Striges*, *Centropodinae*, *bei den meisten Limicolae und* — als einziges Beispiel unter den *Passeres* — *bei dem Dicaeiden Pristorhamphus versteri*. Am bedeutendsten ist die körperliche Überlegenheit des Weibchens wohl beim Sperber (*Accipiter nisus*) und *einigen seiner Gattungsgenossen*, da es hier das Männchen um das Doppelte an Gewicht übertrifft (Männchen 108 bis 178, Weibchen 220 bis 320 Gramm).

Die geschlechtlichen Größenunterschiede bestehen noch nicht bei den Embryonen; sie stellen sich erst im postembryonalen Leben ein (bei *Otis tarda* etwa vom 5. Tage an). Latimer (1927) fand, daß die 3 langen Knochen der unteren Extremität (Femur, Tibia, Tarsometatarsus) bei *Gallus* ihre endgültige Länge im weiblichen Geschlecht schon am 115., im männlichen Geschlecht aber erst am



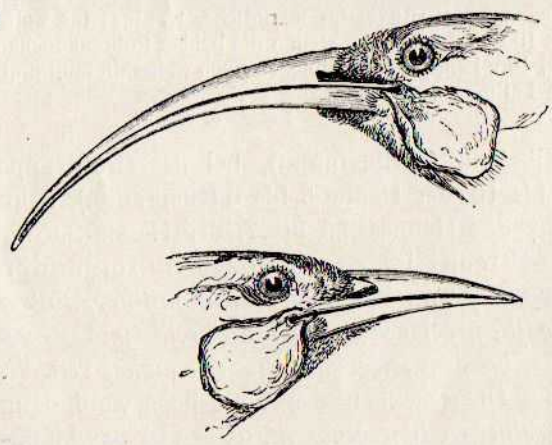
Figur 355.

Figur 355. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus, domesticus*: Kurve der Gewichtszunahme des Humerus, verglichen mit dem Gesamtgewicht des Körpers. An der Ordinate links das Humerusgewicht in Gramm, an der Abszisse das Körpergewicht in Gramm. Punkte: für männliche, Kreise: für weibliche Tiere erhaltene Werte. Nach Erreichung eines Körpergewichtes von 1220 g bleibt das Humeruswachstum beim Weibchen erheblich gegen das Wachstum beim Männchen zurück. — Die dünne Kurve zeigt das Humerusgewicht, ausgedrückt in Prozenten des Körpergewichtes. (Nach Latimer, 1927)

140. Lebenstag erreichen; die Verknöcherung des Radius ist bei der *Henne* am 98., beim *Hahn* am 144. Tage beendet (Figuren 354, 355). Hier mögen innersekretorische Beziehungen zwischen Keimdrüse und Thymus eine für Tempo und Beendigung des Wachstums ausschlaggebende Rolle spielen.

Geschlechtsunterschiede im Skelettbau

Unterschiede im Skelettbau. Nach Nopcsas Untersuchungen ist, wenn sexuelle Unterschiede im Bau des Brustbeins bestehen, das größere Geschlecht im Besitze eines längeren und schmaleren Sternum (Längenbreitenindex bei *Accipiter nisus:* Männchen 1,7, Weibchen 1,9; bei *Tetrao urogallus:* Männchen 3,0, Weibchen 2,2). Dies gilt jedoch nur für die flugfähigen Formen; bei den »*Ratiten*« soll es sich umgekehrt verhalten, also das größere Geschlecht ein stärker reduziertes Sternum besitzen. Auch Kattinger



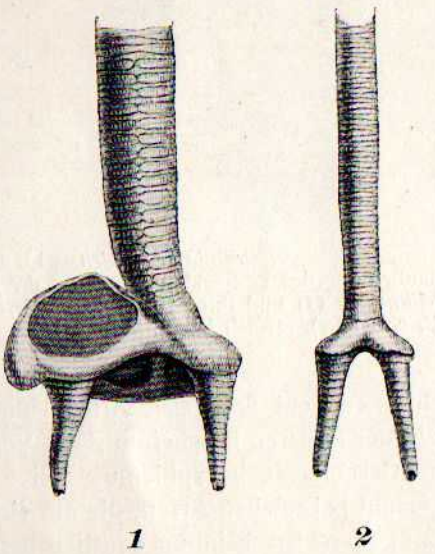
Figur 356. Passeres (Sturnidae). — *Heteralocha acutirostris* Gould: oben Kopf des *Weibchens*, unten der des *Männchens*. (Nach Buller aus Newton, 1893)

(1928) deckte eine Anzahl von Geschlechtsunterschieden in den Skelettproportionen von *Raubvögeln* auf (Schädelindizes, Beckenindizes). Verwiesen sei ferner auf das, was bereits bei früherer Gelegenheit (Seite 75, Figur 82) über geschlechtliche Verschiedenheiten im Bau des *Papageienbeckens* gesagt wurde.

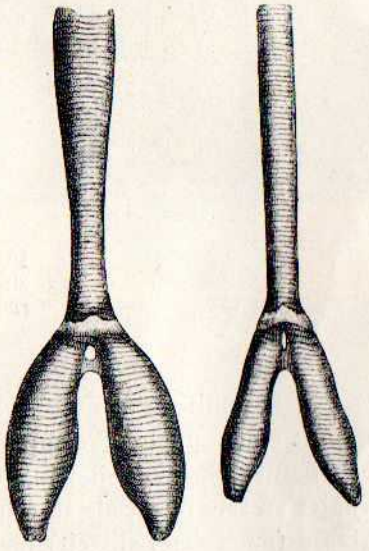
In der Schnabelform unterscheiden sich die Geschlechter wesentlich bei *manchen Bucerotidae*, ferner bei dem Dendrocolaptiden *Pseudocolaptes boissonneautii*, dessen Weibchen bei geringerer Körpergröße einen geraderen und wesentlich längeren Schnabel besitzt als das Männchen, am auffälligsten aber bei der neuseeländischen Gattung *Heteralocha* (Figur 356).

Geschlechtsunterschiede und Werbung

Endlich seien die zahllosen Bildungen erwähnt, die in unmittelbarer Beziehung zur Werbung stehen, sei es, daß sie durch ihre Pracht erregend wirken sollen (wie die Schmuckfedern der *Paradisaeidae*) oder im Kampf mit Nebenbuhlern ihren Dienst verrichten (wie die Laufsporen *vieler Galli*).



Figur 357.



Figur 358.

Figur 357. Anseres. — *Mergus albellus* Linnaeus: ***1***, *Trachea und Bronchien des Männchens*, mit linksseitig ausgebildeter »Pauke«; ***2***, *Trachea und Bronchien des Weibchens*. (Nach Yarrell, 1843)

Figur 358. Anseres. — *Oidemia nigra* Linnaeus: *Trachea und Bronchien des Männchens* (links) und *des Weibchens* (rechts). (Nach Yarrell, 1843)

Unterschiede im Stimmapparat

Die Stimme ist bei den meisten Vögeln zu einem geschlechtlichen Werbemittel geworden, das der Färbung und Form an Bedeutung nicht nachsteht, ja sogar als wichtigster Reiz im Verkehr der Partner wirken kann. Die akustische Wirksamkeit der Stimmwerkzeuge und ihre Verwendung läßt sich nun meist aus dem Bau nicht ohne weiteres ablesen; daher erscheint uns der Syrinxbau der Geschlechter zuweilen sehr ähnlich, und doch sind die Stimmen von Männchen und Weibchen grundverschieden. Doch fehlt es nicht an Beispielen für beträchtliche morphologische Geschlechtsunterschiede im Bereich der Luftwege. Nur im männlichen Geschlecht legt sich die Trachea in Schlingen bei *Tetrao urogallus*, *Diomedea nigripes* und den *Cracidae*. Auch die Auftreibungen im unteren Abschnitt der Luftröhre (»Labyrinth«) oder in deren Mitte, welche für manche

Anseres und *Cephalopterus* eigentümlich sind (Seite 189), sind in typischer Ausbildung auf das Männchen beschränkt (Figuren 357, 358), ebenso ist es die zu einer stark S-förmigen Biegung führende, außerordentliche Verlängerung der Bronchien bei *Ciconia nigra* (wohingegen die Luftröhre bei *Diomedea albatrus*, *Platalea* und den *Kranichen* in beiden Geschlechtern gleich stark in Windungen gelegt ist). *Rostratula benghalensis* ist dadurch bemerkenswert, daß hier (offenbar gleichfalls im Zusammenhang mit der Stimmbildung, denn das Weibchen, nicht das Männchen ist hier der werbende Teil) die Luftwege beim Weibchen komplizierter gebaut sind als beim Männchen: nur jenes besitzt eine gewundene Trachea (Figur 359).

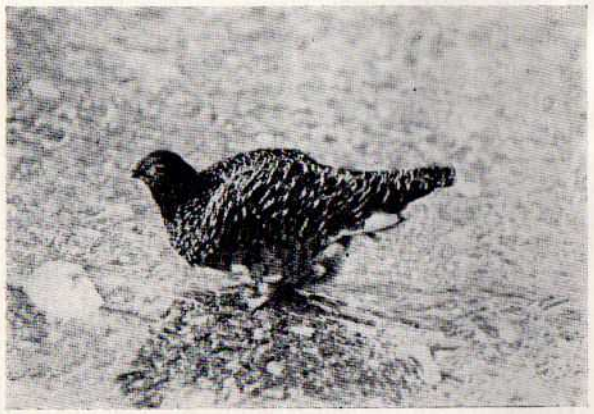
Figur 359. LIMICOLAE. — *Rostratula benghalensis* Linnaeus: zur Veranschaulichung des gestreckten *Verlaufes der Luftröhre beim Männchen* (*1*) und ihres gewundenen *Verlaufes beim Weibchen* (*2*). (Nach Wood-Mason, 1878)

Periodischer Wechsel des Geschlechtsdimorphismus

Die Periodizität der Geschlechtsfunktionen geht *bei vielen Arten* Hand in Hand mit einem periodischen Wechsel in der äußeren Erscheinung des Vogels, wobei dann zur Fortpflanzungszeit der Geschlechtsdimorphismus weit ausgeprägter zu sein pflegt als zur Ruhezeit. Schon bei solchen Arten, die nur einmal im Jahre (nach der Brutzeit) mausern, kann diese Erscheinung deutlich hervortreten, sie ist jedoch dann auf die lebenden Zellen des Integuments beschränkt (Schnabelfärbung von *Fringilla coelebs*, von *Passer domesticus*, Schnabelhöcker von *Pelecanus erythrorhynchos*, aufrichtbare Hörner des männlichen *Tragopan*, die nach der Brutzeit gänzlich einschrumpfen) und erstreckt sich nicht auf die Federn — es sei denn, daß die männliche »Prachtfärbung« anfänglich durch unscheinbar gefärbte Federstrahlen verhüllt wurde und erst nach deren im Frühjahr erfolgenden Abbrechen in die Erscheinung tritt (*Acanthis cannabina*, *Fringilla coelebs*). Auffälliger ist dieser Unterschied bei denjenigen Vögeln, deren Gefieder im Laufe des Jahres einem doppelten Wechsel unterliegt, die also ein Ruhekleid und ein Brutkleid besitzen. Bei *Philomachus pugnax*, *Carduelis tristis*, *Dolichonyx oryzivora*, *Piranga erythromelas*, *Budytes flavus feldegg*, *Muscicapa hypoleuca*, *Emberiza melanocephala*, vielen *Ploceidae* und *Anatidae* ist das Männchen im Ruhekleid der Färbung nach nur schwer vom Weibchen zu unterscheiden; im Brutkleid hingegen hat ersteres einen gewaltigen Färbungsvorsprung gewonnen. Aber mit dem Vertauschen des Ruhekleides gegen das Brutkleid vergrößert sich der sexuelle Färbungsunterschied keineswegs stets, so nicht bei den *Alcidae*, bei *Phalacrocorax*, *Podiceps*, *vielen Sylviiden*, *Cisticola*, *Merops apiaster*.

Es wurde bereits früher (Seite 36) darauf hingewiesen, daß unter den *Enten* die paläarktischen Arten sämtlich zweimal im Jahre mausern, die tropischen dagegen nur einmal. Das von den Männchen der letzteren jahrein, jahraus getragene Gefieder entspricht seiner Färbung nach seltsamerweise meist dem (»eusexuellen«) Ruhekleid, nicht dem (»pseudosexuellen«) Brutkleid ihrer paläarktischen Verwandten; daher ist bei den *Enten der heißen Zone* der Geschlechtsdimorphismus viel geringer ausgeprägt als (den größten Teil des Jahres über) bei unseren heimischen Arten.

1



2

Figur 360. GALLI (Tetraonidae). — *Lagopus lagopus alaskensis* Swarth: *Männchen* (*1*) *und Weibchen* (*2*), in Alaska aufgenommen am 25. Mai (*1*) und 7. Juni (*2*), also während der Brutzeit. Man beachte die auffälligen Farbenkontraste des Männchens, bewirkt durch die Bewahrung einer großen Zahl weißer Federn des Winterkleides, und die ausgezeichnete Schutzfärbung des Weibchens, das vor Beginn der Fortpflanzungsperiode eine völlige Kleingefiedermauser durchgemacht hat. Im Winter sind beide Geschlechter völlig weiß gefärbt. (Nach J. Dixon, 1927)

Geschlechtsunterschiede im Mauserverlauf

Geschlechtsunterschiede im Mauserverlauf. Stimmen auch Umfang und Zeitpunkt der Mauser bei beiden Geschlechtern in der Regel überein, so gibt es doch einige bemerkenswerte Ausnahmen. So bestehen erhebliche Unterschiede bei *einigen Hühnervögeln* (*Lagopus* — Figur 360 —, *Perdix*) und *Enten*. Beim *schottischen Moorschneehuhn* trägt das Männchen sein »Winterkleid« von Oktober bis Juni, sein »Schutzkleid« von Juni bis Oktober; das Weibchen hingegen trägt das »Winterkleid« von August bis März, das »Schutzkleid« von April bis Juli. Die biologische Bedeutung dieser Tatsache wird später erörtert werden. Bei den *paläarktischen Arten der Gattung Anas* beginnt der Erpel seine Mauser ins Ruhekleid viel zeitiger als die Ente, denn er nimmt an der Brutpflege nicht teil, während

sie bis in den Hochsommer für die Aufzucht der Jungen zu sorgen hat und sich erst dann den zu zeitweiliger Flugunfähigkeit führenden Schwingenwechsel »leisten« kann, wenn die Nachkommenschaft ein gewisses Alter erreicht hat. Beim Blaukehlchen (*Luscinia svecica*) ist die Frühjahrsmauser der Kehlfedern auf die alten Männchen beschränkt.

Geschlechtsdimorphismus und Brutpflege

Biologische Bedeutung gewinnt der Geschlechtsdimorphismus bei den Vögeln meist nur in Verbindung mit dem Fortpflanzungsgeschäft. Sehr ausgeprägt ist die Überlegenheit des Männchens, nach Maßgabe der Färbung oder auch der Größe, bei den Arten, deren Männchen sich um die Aufzucht des Nachwuchses nicht bekümmern (*viele Anseres, Phasianidae, Philomachus*, die *Trochilidae*) oder deren Männchen, wie bei *Lagopus, manchen Enten* und so weiter, die Nestfeinde durch auffällige Färbung und erregtes Gebaren geradezu auf sich ziehen, während sich hier die alleinbrütenden Weibchen hinter einer Färbungsmaske verbergen und ein äußerst ruhiges, vorsichtiges Wesen zur Schau tragen (Figur 360). Umgekehrt darf man wohl als Regel aufstellen, daß der Übergang des Brutgeschäfts auf das Männchen begleitet ist von körperlicher Überflügelung desselben durch das Weibchen. Als Beleg mögen *Apteryx*, die *Casuarii*, *Charadrius morinellus*, *Centropus* dienen, bei denen das — sich vorwiegend erst nach dem Auskommen der Brut um seine Mutterpflichten bekümmernde — Weibchen das größere ist. Noch deutlicher tritt dies bei einigen Arten in Erscheinung, deren Weibchen die gesamte Brutpflege dem (oder den) Gatten überlassen: *Phalaropus, Rostratula, Turnices*. Hier sind die Weibchen nicht nur das größere, sondern auch das lebhafter gefärbte Geschlecht. Indessen bildet *Rhea* eine Ausnahme. Daß auch die ausschließliche Übernahme des Brutgeschäfts durch das Weibchen nicht immer zu dessen körperlicher Unterlegenheit führt, sehen wir an den *Accipitres* und *Striges*. Bei den *Accipitres* kann man diese scheinbare Regelwidrigkeit mit der Rolle erklären, die dem nichtbrütenden Partner bei der Brutpflege zugefallen ist: das kleine Raubvogelmännchen ist fluggewandter als seine große Gattin; es erjagt die Beute und übergibt sie ihr zur Zergliederung und Austeilung an die Jungen.

Die geringsten Geschlechtsunterschiede finden wir unter solchen Arten, bei denen beide Gatten sexualpsychologisch ziemlich gleich gestimmt sind und sich zu annähernd gleichen Teilen der Brutpflege hingeben: *Jynx, Tubinares, Phalacrocorax, Ardea, Podiceps, Cygnus atratus* und so weiter — doch gestattet dieser Satz keine Verallgemeinerung dahin, daß etwa äußerliche Gleichheit der Geschlechter einen Rückschluß auf geteilte Brutpflichten oder übereinstimmende Äußerungen der Brunst zulasse (*Scolopax rusticola*!).

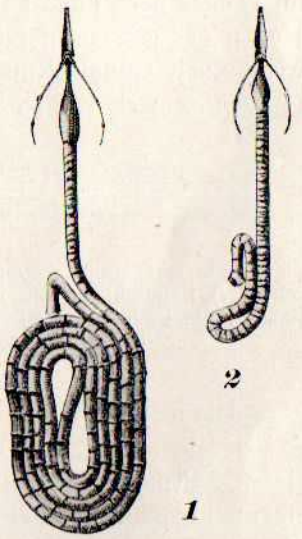
Übertragung männlicher Eigenschaften auf das Weibchen

Aus dem einleitend (Seite 318) Gesagten ging hervor, daß die vom Männchen zur Schau getragenen »Sexualcharaktere« im Weibchen latent enthalten sind und es nur des Fortfalles hemmender Stoffe bedarf, um sie zur Entfaltung gelangen zu lassen. Eine derartige Entwickelungshemmung scheint nicht stets an die Anwesenheit von Ovarien geknüpft zu sein: es gibt bei vielen Vogelarten Männchen, die zeitlebens die für ihr Geschlecht charakteristische Endphase der Färbung nicht erreichen, andere, die viel später zum Ziele gelangen als der Durchschnitt oder einzelne Bevorzugte ihrer Geschlechtsgenossen. Auf der anderen Seite sind bei manchen Arten (*Lanius collurio, Phoenicurus phoenicurus, Pipilo maculatus*) Weibchen gefunden worden, die bei normaler Beschaffenheit des Ovars ein mehr oder weniger männchenartiges Gefieder trugen. Hier offenbart sich wohl eine

Tendenz des weiblichen Geschlechts, den Färbungsvorsprung einzuholen, den das Männchen gewonnen hat. Die Übertragung von Eigenschaften, die beim Männchen eine Bedeutung als Mittel bei der Werbung gewonnen haben, auf das Weibchen, geschieht oft nur andeutungsweise: verwiesen sei auf die kurze spitze Feder am Kopf der weiblichen *Pteridophora alberti*, die der gewaltigen Schmuckfeder des Männchens entspricht, oder auf die Verwachsung einiger Trachealringe beim Weibchen von *Metopiana peposaca*, und zwar genau der gleichen Elemente, welche beim Männchen zur Bildung einer mächtigen »Trommel« herangezogen worden sind. Auch Figur 361 sei in diesem Zusammenhang eingeschaltet.

Rassenunterschiede im geschlechtlichen Färbungsabstand

Endlich sei noch bemerkt, daß man eine ganze Anzahl von Arten kennt, deren Rassen sich durch die Größe des sexuellen Färbungsabstandes unterscheiden. Er ist dann bei einer Rasse sehr groß, bei einer anderen äußerst gering oder gleich Null. Dazwischen können Übergänge vermitteln. Beispiele: Im Formenkreis *Oenanthe lugens* ist bei der Rasse *halophila* das Männchen dem Weibchen in der Entwickelung vorangeeilt: jenes besitzt eine tiefschwarze, dieses eine schmutzigweiße bis matt schwärzliche Kehle. Bei der Rasse *Oenanthe lugens lugens* hat das Weibchen den Vorsprung des Männchens vollkommen eingeholt: beide Geschlechter sind hier im Besitz einer tiefschwarzen Kehle. Anders liegt der Fall in den Formenkreisen *Oenanthe mœsta* und *Oenanthe oenanthe*: die geographische Variation tut hier eine zunehmende Vergrößerung des sexuellen Färbungsabstandes dar, weil die Weibchen der fortschrittlicher gefärbten Rassen an der Färbungsentwickelung keinen Anteil nehmen.



Figur 361. PASSERES (Paradisaeidae). – *Phonygama gouldi* Gray: *Trachea, beim Männchen* (*1*) auf dem Musculus pectoralis aufgerollt, *beim Weibchen* (*2*) vor dem Eintritt in die obere Thoraxöffnung nur eine kurze Schlinge bildend. (Nach North, 1901)

Mutative Vergrößerung des Geschlechtsdimorphismus

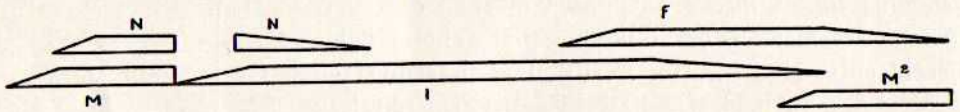
Dies führt uns zu einer Betrachtung der Bedeutung, welche den mutativen Umwandlungen für die Vergrößerung des sexuellen Färbungsabstandes zukommt. Wir kennen heute eine ganze Reihe von auffälligen Färbungsmutationen bei nichtdomestizierten Vögeln, die nur im männlichen Geschlecht in die Erscheinung treten; sehr selten ist der umgekehrte Fall (rostfarbene Weibchen von *Cuculus*). Äußert sich die mutative Veränderung in beiden Geschlechtern, so kann (wie bei *Pavo nigripennis*) eine erhebliche, unvermittelte Zunahme ihres Färbungsabstandes die Folge sein, weil die Geschlechter in Färbung und Zeichnung noch weiter auseinanderstreben als es bisher der Fall war (Stresemann, 1926).

Fortpflanzung

Erreichung der Geschlechtsreife

Fortpflanzung. — Bei den *kleinen Vogelarten* regt sich der Fortpflanzungstrieb sehr zeitig. Schon im Alter von wenigen Wochen beginnen die Männchen vieler *Passeres* mit Gesangsübungen und machen (in Gefangenschaft) Paarungsversuche, wiewohl ihre Keimdrüsen noch unentwickelt sind. Die Geschlechtsreife wird bei den meisten Kleinvögeln (zum Beispiel allen *Passeres* mit Ausnahme der größten Arten) und individuell bei *einigen Accipitres* bis zur Größe des *Hühnerhabichts* und *Wanderfalken* aufwärts, sowie beim weiblichen *Fischreiher*, beim

Haushuhn und den *Crypturi* schon in dem auf das Geburtsjahr folgenden Jahre erreicht. Die Weibchen kleiner *Ploceiden* (*Amadina*) haben in Gefangenschaft sogar schon im Alter von knapp 6 Monaten Eier gelegt. Die Angehörigen der Gattung *Corvus*, *die Seeschwalben* (*Sterna*) und *kleinen Möwen* (*Larus*), *die kleineren Accipitres*, *die Gänse* und so weiter pflanzen sich normalerweise erst kurz vor Ablauf ihres 2. Lebensjahres, *große Möwen* (*Larus argentatus*), *große Accipitres* (*Aquila*), auch *Sula* und *Colymbus* kaum vor dem Ende des 3. Lebensjahres fort. Dafür zeichnen sich *die großen Vögel* gegenüber *den kleinen* durch eine längere Lebensdauer aus. Die männlichen Keimdrüsen reifen im allgemeinen etwas langsamer als die weiblichen. Das Weibchen von *Struthio* ist nach $3^1/_2$ Jahren, das Männchen erst ein halbes Jahr später geschlechtsreif (Pickrell, 1905). Bei den *Fasanen der Gattung Chrysolophus* legen die Weibchen ansnahmslos schon in dem auf ihre Geburt folgenden Jahre, während die Männchen erst 1 Jahr später zur Zucht tauglich sind (v. Wissel, 1927). Auch in den Fällen, in welchen der Hoden im 1. oder noch im 2. Lebensjahr keine reifen Spermien liefert, erfährt er wie der Hoden des geschlechtsreifen Tieres zur Brunstzeit der Art eine vorübergehende, wenn auch verhältnismäßig geringe Vergrößerung (*Alcidae* nach Verwey, 1922; *Chlidonias* nach van Rossem, 1923).



Figur 362. Columbae. — *Diagramm der Gliederung der Fortpflanzungsperiode.* (*M*) Werbungszeit; (*N*) Betätigungen am Nestbau; (*I*) Bebrütung der Eier und Jungen; (*F*) Fütterung der Jungen; (M^2) Werbungszeit des 2. Fortpflanzungszyklus, der bereits beginnt, bevor die Jungen der 1. Brut das Nest verlassen haben. (Nach Whitman-Carr, 1919)

Die meisten Vogelarten tragen bei Eintritt der Geschlechtsreife ein Gefieder, das sie ein halbes Jahr oder gar noch längere Zeit zuvor angelegt hatten — zu einem Zeitpunkt also, in dem sich ihre Drüsen mit innerer Sekretion noch in einem jugendlicheren Entwickelungszustand befanden und die Entwickelung der hormonalen Einwirkung auf die Gefiederfärbung noch im Fluß war. So tritt dann oft der Fall ein, daß der Vogel, obwohl er hinsichtlich der Funktionstüchtigkeit der Keimdrüsen kaum mehr vor älteren Artgenossen zurücksteht, doch ein durchaus verschiedenes Kleid (das »1. Jahreskleid«, in anderen Fällen das »Jugendkleid«) trägt. Beispiele liefern *viele kleine Passeres*, so *Aplonis*, *Erythrina*, *Chasiempis*, *Phoenicurus*, *Janthia*; ferner *einige Accipitres* (wie *Accipiter*), *einige Reiher* (*Ardea*) *und andere*.

Da aber das Gefieder ein Ausdruck der Konstitution seines Trägers ist, werden bei der Gattenwahl die zwar knapp geschlechtsreifen, aber noch unausgefärbten Individuen in der Regel abgewiesen und nur als Ersatzgatten angenommen; untereinander paaren sie sich, da ihnen die sexuelle Erfahrung fehlt und ihre Libido noch gering ist, kaum je. Dies gilt wenigstens für Reiher und Tagraubvögel.

Fortpflanzungsperiode

Die Fortpflanzungsperiode gliedert sich *bei vielen Vögeln* in die folgenden Abschnitte, die sich mehr oder weniger unvermittelt ablösen: Verlobung, Erweckung der Paarungsbereitschaft, Nestbau, Bebrütung der Eier und Nestlinge, Fütterung oder Führung der Jungen (Figur 362).

Der Zusammenhalt der Partner, die sich zur Erzeugung des Nachwuchses vereint haben, ist bei den Vögeln in weitaus den meisten Fällen einer Ehe gleichzusetzen, wobei wir mit Heinroth (1928) unter dem Begriffe »Ehe« eine »gewisse Lebensgemeinschaft«, einen Zusammenhalt auch über die kurze Dauer der Konsummation hinaus, verstehen wollen. Zusammenhalt der Geschlechter

Wenn eine Ehe besteht, so trägt sie, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, den Charakter der Monogamie. Ihre Dauer wechselt sehr von Artengruppe zu Artengruppe. Sie wird oft erst beim Einsetzen der Brunst geschlossen und findet ihr Ende nach der Ablage des 1. Eies (*manche Enten*), nach dem Ausschlüpfen der Brut (*manche Enten*) oder nachdem die Jungen der elterlichen Pflege nicht mehr bedürfen (die meisten »Nesthocker«); doch ist wohl im letzten Falle weniger eine Zuneigung zum Ehepartner, als vielmehr das gemeinschaftliche Interesse an der Aufzucht des Nachwuchses das einende Band. Beim *Großen Buntspecht* stehen, nach den Erfahrungen Heinroths (1927), »Mann und Frau anscheinend dauernd auf dem Kriegsfuß miteinander. Man hat das Gefühl, als sei es jedem der beiden Vögel gräßlich, daß zum ganzen Brutgeschäft und zum Auffüttern der Jungen noch ein Zweiter gehört. Ähnliches trifft man bei vielen *insektenfressenden Singvögeln*.« Schließt sich an den ersten Fortpflanzungszyklus unmittelbar ein zweiter an, so wird die Ehe, wie Beringungsversuche ergeben haben, vielfach aufgelöst und es kann dazu kommen, daß benachbarte Paare ihre Gatten austauschen (Baldwin, 1921, 1928). Dies veranschaulicht die Stammtafel auf Seite 332.

Vereinen sich die gleichen Partner nach Jahresfrist aufs neue, so ist das wohl manchmal als ein Beweis des »Wiedererkennens«, also dauerhafter Zuneigung, aufzufassen, kann sich aber auch aus der Gewöhnung an die gleiche Niststätte ergeben. So kommen »Dauerehen« bei *vielen größeren Vögeln* (*Raubvögeln, Eulen, Störchen und anderen*) zustande. Anders verhält es sich mit den *Gänsen*. Hier trennen sich die Paare auch im Winter nicht. Wie Heinroth ausgeführt hat, liegt dies darin begründet, daß die Jungen von beiden Eltern fast ein Jahr lang, also bis zum Wiedereinsetzen des Brutgeschäfts, geführt werden. Ein von Schneider (1928) jahrelang unter genauer Beobachtung gehaltenes Paar der *Schleiereule* (*Tyto alba*) hat mindestens 8 Jahre zusammengehalten; denn die Gatten benutzten jahraus, jahrein die gleiche Schlafstätte.

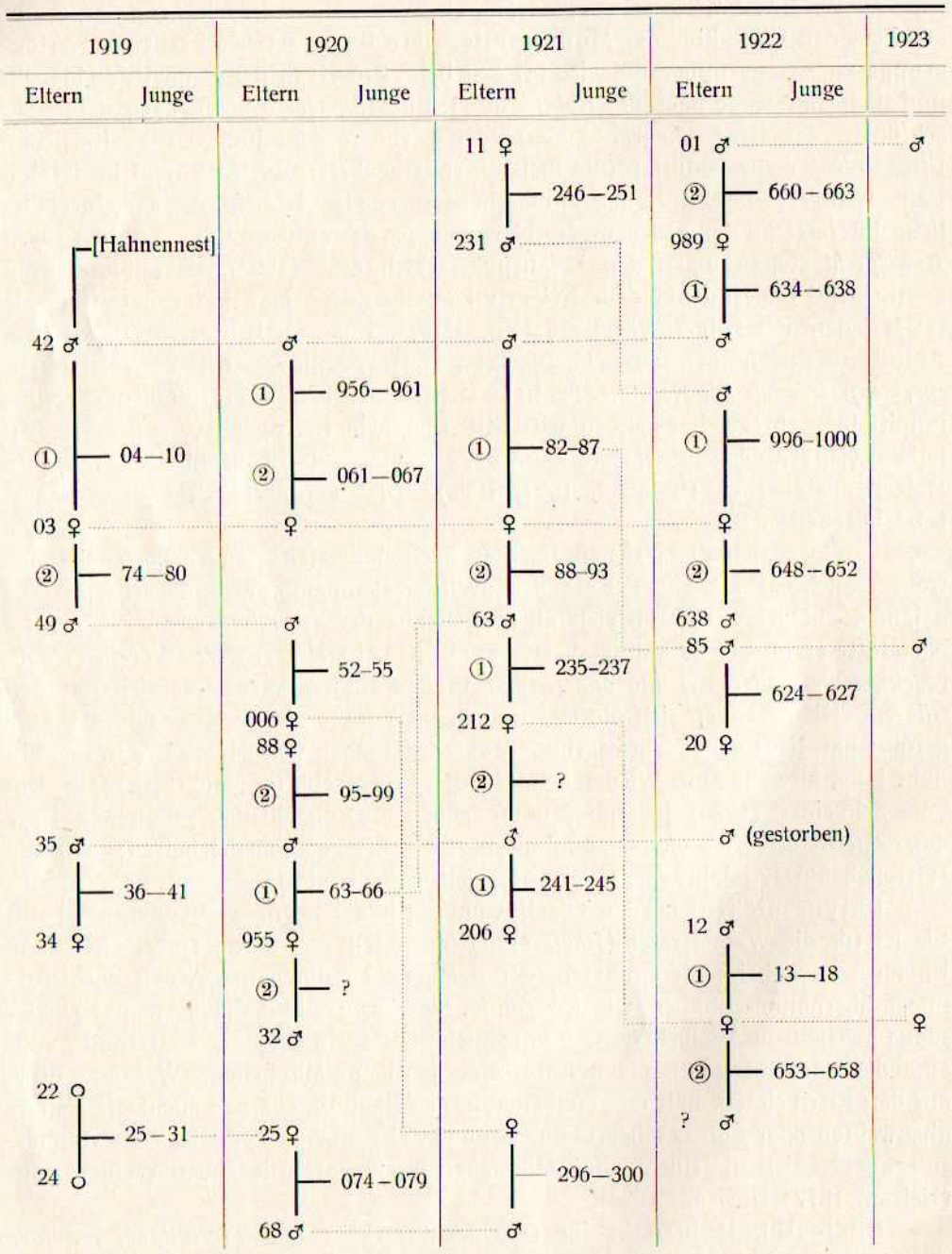
Polygamie tritt bei den Vögeln wohl nur in der Form der Vielmännerei auf. Sie ist für die Wassertreter (*Phalaropus*) festgestellt; vielleicht findet sich diese Eheform auch bei anderen Arten, deren Männchen die ganze Arbeit der Brutpflege übernommen haben, wie *Rostratula*, die *Turnices* und *Crypturi*. Bei *Phalaropus* machen die Weibchen oft 2 oder mehr Gelege in geringer Entfernung voneinander und überlassen deren Bebrütung je einem Männchen. Während diese auf den Eiern sitzen, hält das Weibchen in der Nähe Wache und sucht die Feinde abzuwehren oder von der bedrohten Brut auf sich abzuziehen. Ist das erfolglos, so schließen sich die flüchtenden Männchen ihrem voranfliegenden Weibchen an (Nelson, 1877; Dawson, 1923).

Ehelosigkeit herrscht im Geschlechtsverkehr der *Trochilidae, mancher Galli* (*Tetrao, Lyrurus*) und *Limicolae* (*Philomachus*), wohl auch bei *Paradisaea* und bei der *Mehrzahl der Nestparasiten*. Beebe (1925) meint, daß auch bei *Crypturus variegatus* von einer Ehe nicht die Rede sein könne. Hier finden sich also die

Geschlechter nur bei der Balz zusammen; eine gemeinschaftliche Teilnahme an der Wartung oder Sicherung der Brut besteht nicht.

Verlobung

Die Fortpflanzungsperiode wird zunächst eingeleitet durch das Aufsuchen eines Partners, soweit ein solcher nicht schon aus der vorjährigen Brutzeit übernommen wurde. Bei der *Mehrzahl der Anseres* ist die Verlobung durch eine lange



Stammtafel von Troglodytes aëdon Vieillot (Passeres).
Nach Beringungsergebnissen entworfen von Baldwin & Bowen, 1928.
Die Zahlen entsprechen den (abgekürzten) Ringnummern. ①, ② 1. und 2. Brut.

Zeitspanne von der eigentlichen Paarung getrennt; die Geschlechter finden sich hier, so bei der *Stockente*, schon im Herbst und Winter zusammen und leiten ihre zu einem festen »Verlöbnis« führenden Bekanntschaften durch »Gesellschaftsspiele« ein, die beim Männchen in »Imponierbewegungen«, beim Weibchen in »Koketteriebewegungen« bestehen, aber nie bis zur Begattung durchgeführt werden (Heinroth, 1910). Eierstock und Hoden verkehren zu dieser Zeit noch im Zustand völliger Ruhe. Das Gefieder ist bereits im Frühherbst durch Mauser zur höchsten Prachtentfaltung, zum Gipfel des Sexualdimorphismus gelangt, und wenn die eigentliche Fortpflanzungszeit gekommen ist, haben die Schmuckabzeichen des Männchens ihre Aufgabe bereits erfüllt. Bei der Eisente (*Clangula hyemalis*) »beginnt daher die Mauser des Kleingefieders vom Pracht- zum (unscheinbareren) Sommerkleid schon im April und ist Mitte Mai im allgemeinen bereits beendet; das Großgefieder bleibt davon unberührt. In diesem kombinierten Sommerkleide wird die Reise nach dem nordischen Brutgebiete ausgeführt und Begattung wie Brut erledigt« (Graf Zedlitz, 1925). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Mergus serrator*. Das männliche Prachtkleid ist also hier ein Verlobungs-, aber kein Hochzeitskleid; es gehört ja auch, wie wir bereits sahen (Seite 318), zu den pseudosexuellen, von der Entwickelung der Sexualhormone unabhängigen Merkmalen. — Auch die Seetaucher (*Colymbus*) halten bereits paarweis zusammen, bevor sie an ihren Brutstätten eintreffen. Es ist für sie kaum möglich, einen Ersatz für den verlorenen Gatten zu finden, wenn die Brutzeit schon begonnen hat.

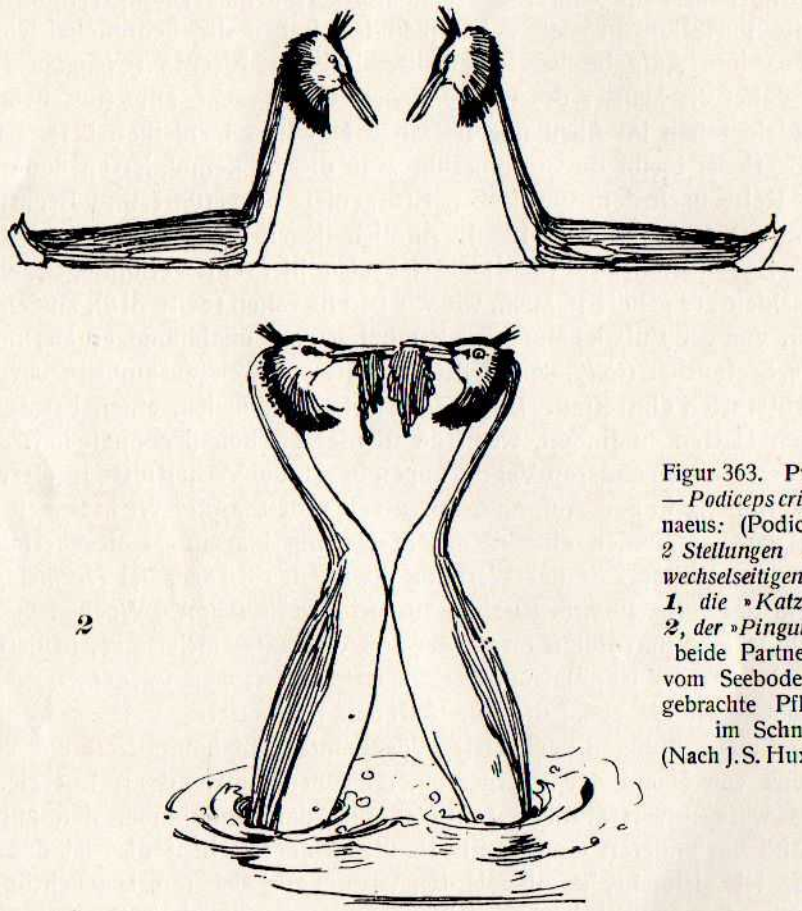
In den meisten anderen Vogelgruppen liegen die Verhältnisse insofern anders, als die Verlobung in den Anfang der Brutzeit fällt und die Wirksamkeit und das Ausmaß der Zeremonien eine rasche Steigerung bis zum Koitus erfährt. Bei *Columba* dauert diese Zeit der Werbung etwa 7 bis 8 Tage, bei *Haematopus* aber halten die Paare (nach J. S. Huxley, 1925) teilweise schon 4 Wochen vor der Eiablage zusammen und füllen diese Zeit mit Werbungsspielen aus, in deren Kreis selbst (unwirksame) Kopulationen schon bald einbezogen werden. Den Ort der Balz bildet meist die Nähe des auserkorenen Nistplatzes.

Balz

Die Balzhandlungen der meisten Vögel sind recht kompliziert und verlangen mindestens von einem der Partner einen großen Aufwand an Energie. Dieser Aufwand wäre unverständlich, wenn es nur darauf ankäme, den äußerlichen Widerstand des anderen Geschlechts zu überwinden. Nicht dies ist das Wesentliche. Es ist vielmehr, damit die Begattung zur sicheren Befruchtung führe, unerläßlich, daß sowohl im männlichen wie im weiblichen Partner ein hochgesteigerter psychischer (erotischer) Reizzustand eingetreten sei, der längere Zeit auf den Organismus eingewirkt haben muß. Nicht nur das Weibchen, sondern auch das Männchen muß daher in wachsendem Maße in diesen Zustand der Bereitschaft versetzt werden, der nur auf dem Umwege über die Psyche auch zu einem somatischen Reifestadium werden kann. Gehen die dazu erforderlichen Reize nicht unmittelbar vom Weibchen aus, so vertreten andere Männchen dessen Stelle, oder aber der männliche Partner treibt sich selbst durch bestimmte Arbeitsleistungen auf den Gipfel der Erregung. Beim Weibchen erfolgt der Follikelsprung erst, nachdem seine Libido voll geweckt worden ist, und die Ovulation steht sogleich still, wenn es sich unbehaglich fühlt. Entsprechend verhält sich das Männchen. Hat zu Beginn der Fortpflanzungsperiode anhaltend schlechtes, kaltes, trübes Wetter geherrscht, so verläuft die Balz unserer meisten Singvögel

flauer: die Folge äußert sich nicht allein darin, daß die Gelege aus einer ungewöhnlich geringen Eierzahl zu bestehen pflegen, sondern sie kommt auch dadurch zum Ausdruck, daß viele der abgelegten Eier unbefruchtet geblieben sind.

Selbst nahe verwandte Arten unterscheiden sich regelmäßig durch die Formen der Werbung, sei es nun, daß die Stimme oder daß die Art, sich zu bewegen, dabei im Vordergrund steht. Dies hat zur Folge, daß stets nur artgleiche Partner dadurch stimuliert werden; für artfremde Tiere bleibt die Zeremonie unverständlich.



Figur 363. Pygopodes — *Podiceps cristatus* Linnaeus: (Podicipedidae). *2 Stellungen aus dem wechselseitigen Balzspiel. 1, die »Katzen-Pose«; 2, der »Pinguin-Tanz«;* beide Partner halten vom Seeboden heraufgebrachte Pflanzenteile im Schnabel. (Nach J. S. Huxley, 1914)

Figur 363.

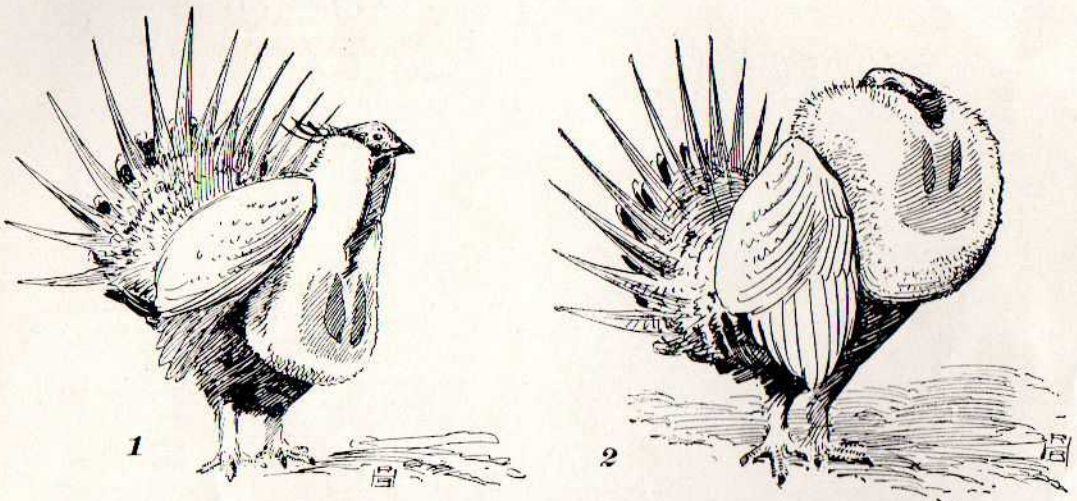
Je komplizierter oder spezialisierter die Balz, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß die erotische Energie nicht an einen untauglichen Partner vergeudet werde.

Für die Darstellung der Balzhandlungen ist es erforderlich, zu unterscheiden zwischen Arten, bei denen die Geschlechter in sexual-psychologischer Hinsicht ähnlich gestimmt sind und solchen, bei denen eine weitgehende geschlechtliche Differenzierung der Triebhandlungen Platz gegriffen hat.

Im allgemeinen kann man voraussetzen, daß die Balzhandlungen des Männchens nicht sehr erheblich von denen des Weibchens abweichen, wenn die Geschlechter in der äußeren Erscheinung weitgehend übereinstimmen, daß sie da-

gegen recht verschieden sind, wenn der Geschlechtsdimorphismus einen hohen Grad der Entwickelung erreicht hat; denn dieser dürfte wohl, wie wir bereits früher (Seite 328) andeuteten, seinen Ursprung oft aus dem Bedürfnis genommen haben, wenigstens das eine Geschlecht mit unauffälligen Farben und dazu noch mit unauffälligen Lebensäußerungen zu begaben.

Bei annähernd gleich gefärbten Arten pflegen sich die Partner gegenseitig zu stimulieren; die Handlungen, welche das Männchen dabei ausführt, können denen des Weibchens äußerst ähnlich sein (Figur 363), ja dies geht sogar zuweilen so weit, daß die Rolle der Geschlechter in jedem Stadium der Balz, selbst bei der Koitusstellung, vertauscht werden kann (*Gallinula chloropus*, *Podiceps cristatus*, *Columbae*). Der zunächst auffordernde Teil ist bald das Männchen, bald das Weibchen — je nachdem, ob dieses oder jenes zuerst in den psychischen Bereitschaftszustand gerät.



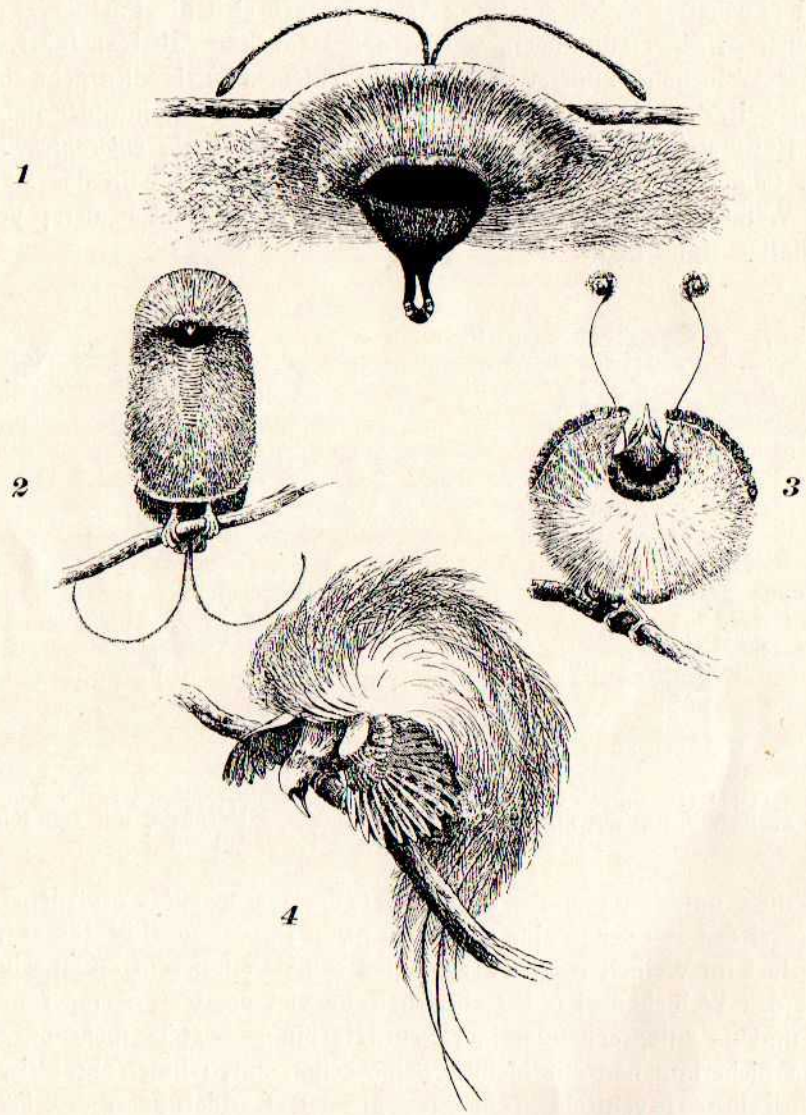
Figur 364. Galli (Tetraonidae). — *Centrocerus urophasianus* Bonaparte: *Balzstellungen des Hahnes.* ***1***, in Vorbalz, die Luftsäcke aufpumpend; ***2***, in Hochbalz, mit voll aufgeblähten zervikalen Luftsäcken. (Nach Horsfall, 1920)

Wenn der morphologische Unterschied der Geschlechter groß ist, so bietet in der Regel das Männchen eine ganze Zahl von Bewerbungskünsten auf, um die Paarungslust im Weibchen zu erwecken und seine Gefühlszentren zu stimulieren, während das Weibchen sich bei alledem sehr viel passiver, »temperamentloser« verhält und — entsprechend seiner Schutzfärbung — stets mehr oder minder auf seine Sicherung bedacht bleibt. Seine schon durch innersekretorische Vorgänge ausgelöste psychische Teilnahme an den Darbietungen des Männchens äußert sich oft nur darin, daß es sich als aufmerksamer Zuschauer einstellt. Bei *Crypturus* und *Phalaropus* ist das Weibchen der Akteur und das Männchen der stille Bewunderer.

Alle stimulierenden Schaustellungen sind am wirksamsten, wenn sie den Reiz des Neuartigen, Überraschenden in sich bergen. So finden wir verwendet: rasche Veränderung der Körperform (etwa durch Aufblasen von Luftsäcken, wie in Figur 364, oder durch Sträuben des Gefieders, wie in Figur 365, ***4***, oder durch plötzliche Blutfüllung schwellbarer Lappen, wie sie die »Rose« der Waldhühner und Fasanen darstellt); die Einnahme bizarrer Körperhaltungen (Figur 365, 366);

Vorweisung sonst verborgener Schmuckfarben; die Äußerung von Lauten, die lediglich für die Balz aufgespart werden, und vieles andere mehr.

Hierzu noch einige Beispiele. Die Männchen von *Paradisaea guilelmi* und *rudolphi* hängen sich mit dem Kopf nach unten am Zweige auf (Figur 365, *1*). *Möwen* und *Eissturmvögel* (*Fulmarus*) zeigen sich gegenseitig ihre grell gefärbte



Figur 365. Passeres (Paradisaeidae). — *Balzstellung von* (*1*) *Paradisaea rudolfi* Finsch; (*2*) *Diphyllodes magnificus* Pennant; (*3*) *Cicinnurus regius* Linnaeus; (*4*) *Paradisaea minor* Shaw. (Nach Seth-Smith, 1923)

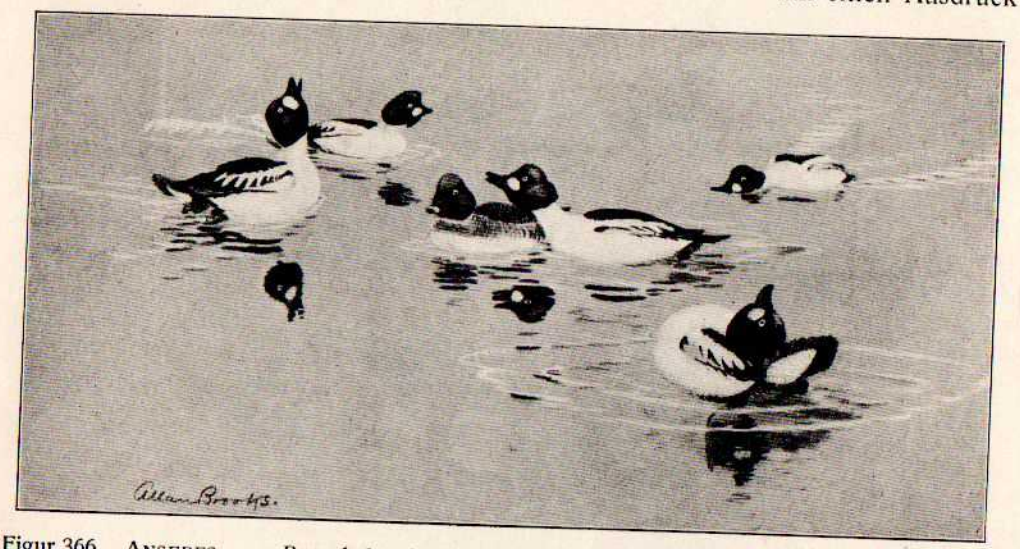
Mundhöhle; das gleiche tun dem Weibchen gegenüber die Männchen einiger *Paradiesvögel*: *Cicinnurus und Diphyllodes* überraschen dabei durch eine grüne Schleimhaut! Erpel weisen ihre grell gefärbten Füße vor.

Es mag zunächst befremden, daß derartige Schaustellungen nicht nur bei einseitiger, sondern auch bei wechselseitiger Balz vorgenommen werden, und daß sich dann der Partner durch Färbungen erregen läßt, die ihm selbst in gleichem

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
BIBLIOTECA
Inventario nº 23.186 Top. 592.1 K7
Fecha de ingreso
Compra Donación Fortpflanzung 7-2
Librería Precio 4
BIBLIOTECA RESERVA

Maße zukommen. Man muß sich jedoch vergegenwärtigen, daß das Individuum über sein eigenes Aussehen nicht unterrichtet ist. Anders verhält es sich mit der Verwendung akustischer Reize bei der Balz. Diese wirken wohl nur dann stark anziehend und sexuell stimulierend, wenn sie von den Tönen abweichen, die das Individuum selbst hervorzubringen imstande ist. Bei gleicher Färbung, gleichem »Temperament« ist die Differenzierung der Artstimme in spezifisch männliche und spezifisch weibliche Laute oft sehr weit getrieben, und das Gehörorgan zum vornehmsten Empfänger erregender Eindrücke geworden (so bei den *Striges*).

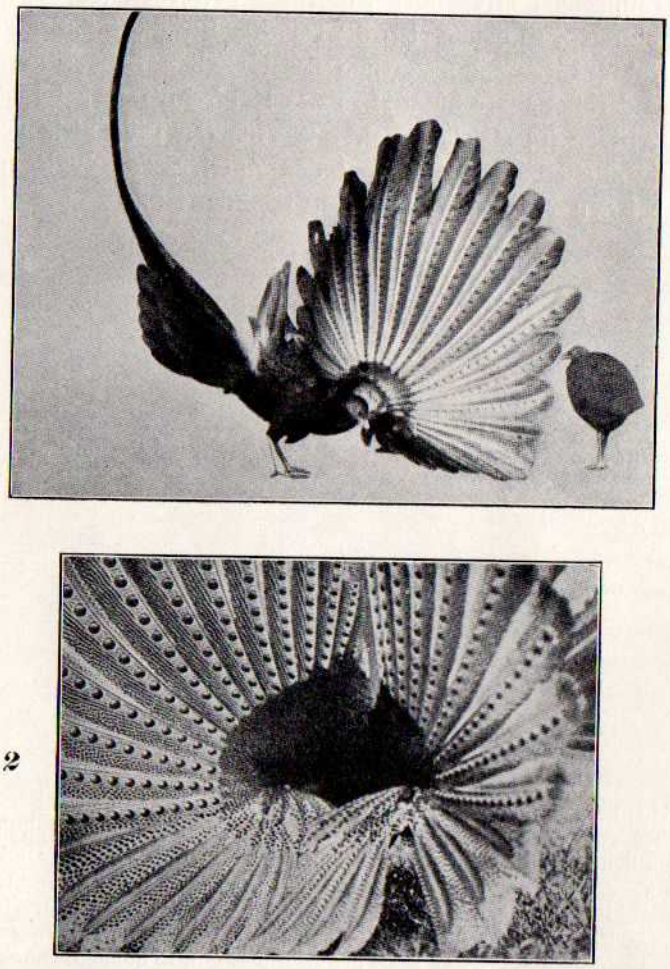
Die Handlungen, in denen sich die sexuelle Erregung äußert, sind in vielen Fällen abgeleitet aus Bewegungsformen des täglichen Lebens und erheben sich nur wenig über deren Sphäre hinaus: so das Kopfschütteln bei *Podiceps*, die von beiden Geschlechtern im gleichen Takt ausgeführten Flugspiele von *Sterna fuliginosa*, das Eintauchen des Halses bei den *Anseres*, das Gefiedersträuben und Federputzen bei den *Tauben*. Aus diesem »Rohmaterial« — um einen Ausdruck



Figur 366. ANSERES. — *Bucephala clangula* Linnaeus: *Balzstellungen der um ein Weibchen versammelten Männchen.* Im Hintergrund rechts die Anfangsstellung mit flach ausgestrecktem Hals, aus der der Vogel entweder zum Unterwasser-Angriff auf die Nebenbuhler oder zur Einnahme der eigentlichen Balzstellungen (über ein Hochwerfen des Kopfes — links — zum Zurückschleudern des Kopfes bis zur Berührung des gefächerten Schwanzes — rechts unten) übergeht. Diese nur bei der Balz erfolgenden ruckweisen Kopfbewegungen sind zur Hervorbringung des lauten, knarrenden Balztones erforderlich, des einzigen Lautes, über den das Männchen verfügt und zu dessen Bildung die Trachea sehr merkwürdige Auftreibungen entwickelt hat, ähnlich denen von *Mergus merganser*, dargestellt in Figur 208.
(Nach einer Zeichnung von Allan Brooks aus J. C. Phillips, 1925)

von E. Selous zu verwenden — können sich dann komplizierte »Paarungskomments« entwickeln, wie es etwa das Spritztauchen mancher *Enten*, der höchst kunstreiche Balzflug mancher *Limicolae* und *Accipitres* oder das Radschlagen des *Pfauen* ist. Werden Vorzüge des Federkleides zur Schau gestellt, so geschieht das stets in einer gleichsam methodischen Art und Weise; der Vogel ist sich instinktiv bewußt, in welcher Ansicht er sich dem Partner zu zeigen hat, um seine Pracht voll zur Geltung zu bringen. Dies ist oft die Ansicht von vorn (Figur 367), bei manchen Fasanen (*Gennaeus, Phasianus*) aber die Seitenansicht.

Ein großer Teil der Balzzeremonien deutet ferner symbolisch auf den Nestbau oder auf die künftige Betreuung des brütenden Weibchens und der Jungen hin. Der männliche *Kiebitz* lädt seine Partnerin durch Ausdrehen einer Nestmulde zur Paarung ein; »das Männchen des Kormorans (*Phalacrocorax carbo*) taucht nach Nestmaterial und bringt es alsbald einem Weibchen mit einer gewissen Feierlichkeit. Das Weibchen fängt sofort an, daran herumzuzerren und stellt, nachdem es bei diesen spielenden Bewegungen auf den Boden geraten ist, den

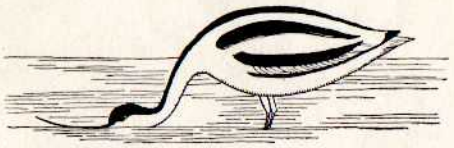


Figur 367. Galli (Phasianidae). — *Argusianus argus* Linnaeus: *Männchen in Balzstellung* (*1*) *von der Seite gesehen*, (*2*) *von vorn gesehen.* Die Arm- und Handschwingen werden auseinandergespreizt, wobei der Vogel beide Flügel wie einen Schild vor sich hinhält; durch den von den Flügeln gebildeten Ring hindurch blickt er das Weibchen an, wie auf dem unteren Bilde zu sehen ist; dieses läßt dicht oberhalb der rechten Hand die linke Kopfseite erkennen. (Nach Seth-Smith, 1925)

Paarungsantrag, der dann vom Männchen entweder mit derselben Symbolhandlung oder mit einem direkten Tretversuch erwidert wird« (Portielje, 1927). Dies Herbeitragen von Nestmaterial wird auch von vielen anderen Vogelarten (so von *Locustella* und *Larus ridibundus*) geübt; und man kann sich vorstellen, daß sich aus solchen Anfängen der Bau von »Spielnestern« und »Laubengängen« entwickelt hat, wie er vor allem im Werbungsspiel *einiger Paradiesvögel* zu großer Bedeutung gelangt ist.

Es kann aber der Paarungsantrag auch im Anbieten von Futter bestehen. Bei *einigen Sterna-Arten* tritt das Männchen dasjenige Weibchen, das sich zur Abnahme eines im Schnabel präsentierten Fischchens bereitgefunden hat; nach den Beobachtungen von Spennemann (1928) erweckt bei *Centropus bengalensis* das Männchen die Begattungslust des Weibchens häufig dadurch, daß es sich ihm mit einer Heuschrecke im Schnabel naht, die erst nach dem Coitus an das Weibchen verfüttert wird. Das liebebedürftige Weibchen von *Turnix varia* bietet dem Männchen unter Lockrufen Leckerbissen an, die es ihm im Schnabel hinhält (Seth-Smith, 1907).

In all diesen Fällen treibt die geschlechtliche Erregung zu Handlungen, die unmittelbar gegen den als Ehepartner ausersehenen Vogel gerichtet sind; daneben sucht sie vielfach ein Ventil anderer Art, wie etwa im Bau eines Nestes ohne Anwesenheit eines Weibchens (*manche Ploceinae, Sylvia und andere*). Auch der von vielen unserer Singvögel mit großem Eifer vorgetragene Gesang ist ein Ausfluß dieses Erregungszustandes, und er ist von biologischer Zweckmäßigkeit selbst dann, wenn er schon tagelang zum besten gegeben wird, bevor auch nur einer der weiblichen Artgenossen aus dem Winterquartier zurückgekehrt ist und durch dieses Signal angelockt werden kann; es wohnt ihm nämlich dann die Bedeutung eines Zeichens inne, das den artgleichen Männchen zu verstehen gibt, das Nistgebiet sei hier bereits besetzt. Heftige Kämpfe der Männchen untereinander oder auch der Männchen gegen andere als das auserkorene Weibchen können sich anschließen — Kämpfe, die der Sicherung des Nistgebietes gelten und gleichzeitig sexuell stimulieren.



Figur 368. LIMICOLAE. — *Recurvirostra avosetta* Linnaeus: *Weibchen in der zur Begattung auffordernden Stellung.* (Nach J. S. Huxley, 1925)

Die Männchen jener Vogelarten, die keine eheliche Bindung kennen, kümmern sich in der Regel nicht um Territorialfragen, so wenig wie sie an der Brutpflege Anteil nehmen. Ihre Balzspiele haben, sofern sie, wie es gerade unter ihnen sehr verbreitet ist, gesellig ausgeführt werden, wohl vor allem die biologische Bedeutung, den eigenen sexuellen Erregungszustand zu steigern. Hierher gehören die Balzspiele des *Birkhahns* und wohl auch der *Paradiesvögel.*

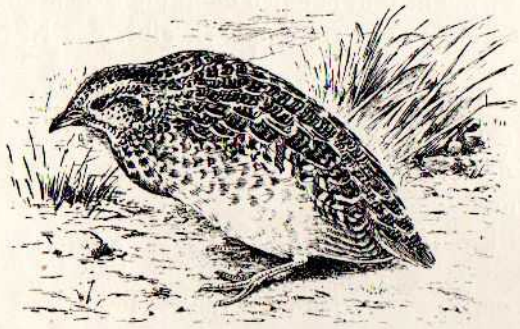
Diese Steigerung der männlichen Libido ist ein äußerst wichtiges Moment, besonders bei Vogelarten, die an sich temperamentlos sind. Beim Säbelschnäbler (*Recurvirostra avosetta*) fehlt dem Männchen nahezu jeglicher Werbungstrieb, und die Annahme einer Stellung durch das Weibchen, die dessen Paarungsbereitschaft ausdrücken soll (Figur 368), scheint hier das einzige Mittel zu sein, das Männchen zu stärkerer Erregung zu bringen (J. S. Huxley, 1925). Hier ist also das Weibchen der entschieden aktivere Teil bei der Balz; und ein Schritt weiter führt zu jenen Vogelarten, deren Weibchen polyandrisch veranlagt sind und ihre eigene Libido nicht nur in durchaus männlich anmutenden Balzhandlungen äußern (*Crypturi*), sondern auch durch Kämpfe mit anderen Weibchen bis zum höchsten Gipfel steigern (*Turnix, Phalaropus*); sie sind dann gleichzeitig in vielen Fällen (wie bei *Turnix* und *Phalaropus*) in Hinsicht auf die Körpergröße den Männchen überlegen, ja die Weibchen *einiger Turnix-Arten* scheinen sogar (im Gegensatz zu den Männchen) ein farbenprächtiges Brutkleid anzulegen, um die Wirksamkeit

ihrer Reize zu steigern; bei *Phalaropus* ist der Wechsel zwischen Ruhekleid und Brutkleid zwar beiden Geschlechtern gemeinsam, aber das Weibchen ist zur Paarungszeit lebhafter gefärbt als das Männchen.

Die aufreizenden Schaustellungen, welche das Weibchen von *Crypturus variegatus* dem Männchen gibt, sind von Beebe (1925) anschaulich beschrieben worden; ähnlich treibt es, nach den Beobachtungen von Seth-Smith (1907), das Weibchen von *Turnix varia*. Die Balz spielt sich hier folgendermaßen ab: »Das Männchen kauert sich im kurzen Grase nieder, und nun läuft das Weibchen im Kreis um den Gatten mit erhobenem Schwanz und aufgeblasener Kehle. Dann bleibt es stehen und beginnt zu gurren und zu brummen (ganz ähnlich wie ein *Tauber* sein Weibchen lockt), wobei es mit den Füßen stampft und scharrt (Figur 369). Derweilen antwortet das Männchen mit leisen, wimmernden Tönen.«

Psychische Selektion

Alle Bewerbungskünste haben aber nicht allein die Aufgabe, in einem beliebigen Partner das Verlangen nach geschlechtlicher Vereinigung zu wecken und zu steigern, sondern sie stehen in den meisten Fällen gleichzeitig im Dienste der »psychischen Selektion« (Lloyd Morgan), die wohl *außer bei den höher entwickelten Säugetieren nur noch bei den Vögeln* wiederkehrt. Im Wettbewerb wird von dem umworbenen Teil das kräftigere, mutigere und gleichzeitig, im Sinne der Orthogenese, »schönere« Individuum bevorzugt. Bei der Rostgans (*Casarca casarca*) ist nicht das Männchen, sondern das Weibchen das streitsüchtige Geschlecht. »Man macht die Erfahrung, daß die Weibchen tatsächlich diejenigen Männchen bevorzugen, die sich durch besondere Stärke und Kampfeslust auszeichnen, und namentlich noch nicht fest gepaarte Kasarka-Weibchen spielen ihre Bewerber geradezu gegeneinander aus. Wenn ich hier von Bewerbern spreche, so ist das nicht ganz richtig, denn gewöhnlich bewirbt sich hier nicht der männliche Vogel, sondern das Weibchen sucht sich ein Männchen aus und hetzt es auf die Artgenossen. Zieht der Erwählte dann dauernd den kürzeren, so schließt sie sich einem Stärkeren an und treibt es mit ihm auf die gleiche Weise« (Heinroth, 1911). Daß das umworbene Weibchen 2 Bewerber aufeinander hetzt, kommt auch anderweit vor; Selous (1906) sah es bei *Charadrius alexandrinus*. H. Cinat-Tomson (1926) folgerte aus ihren planvollen Versuchen am Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*), daß, »je reicher die schmückenden sekundären Geschlechtscharaktere des Männchens entwickelt sind, es desto mehr Chancen hat, vom Weibchen gewählt zu werden«. Besonders klar geht die Bedeutsamkeit der geschlechtlichen Färbungsauslese aus dem Verhalten der Weibchen eheloser Vögel hervor, worüber später. Freilich kann Ausdauer und Hartnäckigkeit bei der Bewerbung die Schönheit zuweilen ersetzen, ja übertrumpfen.



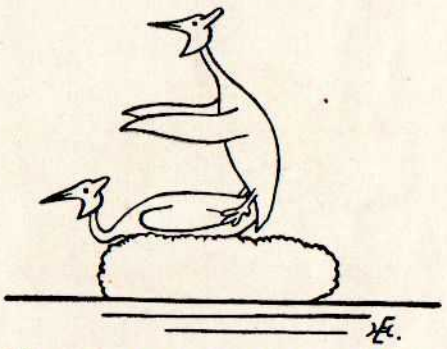
Figur 369. TURNICES. — *Turnix varia* Latham: *Weibchen, durch Gurren um das Männchen werbend.* (Nach Seth-Smith, 1907)

Die Männchen mancher Arten, besonders der *ehelosen*, sind auf eine sehr lange Dauer kräftezehrender Balz eingerichtet und daher zu Beginn dieser Periode

überaus fett. Das Männchen von *Otis tarda* wiegt im April um $^1/_3$ mehr als am Ende der Balzzeit, und das Maximalgewicht der männlichen Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*) sinkt von 320 Gramm im April rasch ab auf 263 Gramm im Juli (Graf Zedlitz, 1926).

Begattung

Hat die sexuelle Erregung bei beiden Partnern ihren Höhepunkt erreicht — wobei die stärkeren Reize bald vom Männchen, bald vom Weibchen ausgehen —, so erfolgt die Begattung, eingeleitet dadurch, daß das Weibchen eine einladende Stellung einnimmt, die dem Männchen den Akt möglichst erleichtert. Der Zeitpunkt der ersten wirksamen Kohabitation geht meist der Ablage des ersten Eies um höchstens einige Tage voraus und kann dann sehr häufig wiederholt werden, bis das Gelege vollzählig ist; doch genügt zuweilen selbst bei *Fasanen*, die über 10 Eier legen, ein einziger Paarungsvorgang zur Befruchtung des ganzen Geleges. v. Wissel (1920) berichtet über einen Fall, der eine Lebensdauer der Spermien im Ovidukt des Weibchens von nahezu 4 Wochen beweist. Von einem Stamm Swinhoefasanen (*Gennaeus swinhoei*) wurde ihm in der Nacht vom 19. zum 20. April der Hahn gestohlen, eine der Hennen legte am 22. April das 1. Ei, mit langen Legepausen folgten 8 weitere, das letzte am 16. Mai. Alle Eier erwiesen sich als befruchtet. Es ist ferner der Fall verbürgt (Huperz, 1921), daß eine Truthenne (*Meleagris*) nach mindestens 30tägiger Isolierung vom Hahn 2 befruchtete Eier gelegt hat.



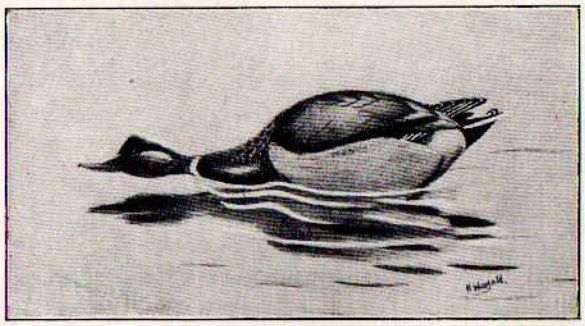
Figur 370. Pygopodes (Podicipedidae). — *Podiceps cristatus* Linnaeus: *Stellung der Partner während der auf dem Nest vollzogenen Begattung.* (Nach E. Hesse, 1910)

Wird das Weibchen zur Zeit der Vervollständigung des Geleges von einem artfremden Männchen getreten, so kann die Folge sein, daß der Nachwuchs teils aus reinblütigen, teils aus mischblütigen Tieren besteht (Halbgeschwister im Nest von *Hirundo rustica*, die teils *Hirundo rustica*, teils *Delichon urbica* zum Vater hatten; Halbgeschwister unter den Jungen einer *Stockente*, die teils reine Stockenten, teils Mischlinge *Stockente* × *Moschuserpel* waren). Nachdem das Gelege vollzählig ist, hören die Kopulationen in der Regel völlig auf, so groß der Paarungsdrang bis dahin auch sein mochte, denn das Weibchen läßt sich nun nicht mehr stimulieren, und eine Vergewaltigung kommt bei den Vögeln (außer bei *Anatiden*) nicht vor.

Dieser letztere Umstand ist wohl vornehmlich darauf zurückzuführen, daß das Vogelmännchen gar nicht die Möglichkeit hat, seinen Willen durchzusetzen. Seine vorderen Extremitäten kann es zum Anklammern nicht oder nur sehr »behelfsmäßig« verwenden, sie dienen ihm oft nur dazu, bei der Vergattung das Gleichgewicht zu erhalten (Figur 370), und das weibliche Geschlecht hat keine Strukturen entwickelt, die dem Männchen das Anhaften erleichtern könnten. So ist dieses in der Regel ganz darauf angewiesen, die Gattin durch »Zärtlichkeiten« oder imponierende Eigenschaften zu gewinnen, und muß es sich jederzeit gefallen lassen, abgewiesen zu werden.

Bei manchen Arten kommt indessen dem glatten Ablauf der Konsummation der Umstand zustatten, daß es genügen kann, den Kopf des Vogels plötzlich

auf den Boden zu drücken, um einen hypnoseähnlichen Zustand der Bewegungslosigkeit herbeizuführen, der durch akustische Reize leicht wieder aufgehoben werden kann. Das Weibchen der Moschusente (*Cairina moschata*) erwartet das Männchen oft nicht in der Bereitschaftsstellung, sondern wird von ihm stürmisch gehetzt, »sobald aber der Erpel sie im Hals- oder Rückengefieder gefaßt hat, liegt sie meist wie hypnotisiert, mit vorgestrecktem Kopf und Hals, in der bekannten Tretstellung da« (Heinroth, 1911). Sehr oft schließt sich an die Begattung, welche bei manchen Arten nur Sekunden, bei anderen länger dauert, ein eigenartiges Nachspiel an. Von einer Taube, *Phaps chalcoptera*, beschreibt Whitman (1919) den Hergang folgendermaßen: »Wenn die Berührung zwischen Männchen und Weibchen hergestellt ist, so steigt jenes nicht, wie bei den meisten oder allen anderen Taubenarten, sogleich nach der Beendigung des Kontaktes ab, sondern nimmt seine Haltung auf dem Rücken des Weibchens wieder auf und beginnt dann mit den schon zuvor geäußerten Kopulationstönen, um zu endigen mit einem Sprung, mit Flügelklatschen, Schnabelsperren, Stolzieren und so weiter. Das ist ein höchst theatralisches Gebaren. Der Tauber geht dabei zu Werke, als ob er Voraussicht hätte und jede Einzelheit berechnete im Hinblick darauf, den Akt mit einem hohen Klimax zu beenden. Er verhält sich für einen Augenblick ruhig, um sich zu versichern, daß seine Füße an der richtigen Stelle stehen; er beugt den Kopf herab, um zum Endsprung gerüstet zu sein, dann bereitet er sich vor zu einem Kreszendo von Gurrtönen, die mit einem fast unhörbaren Laut beginnen und bis zu einer großen Explosion ansteigen — einem Ton, in den der Vogel alle Kraft legt, über die er verfügt, und der mit einem ungestümen »wiw« abbricht in dem Moment, wo der Vogel mit einem plötzlichen, lauten Flügelklatschen auf den Boden springt. Dort wird der Orgasmus vollkommen, wie man es an Körperhaltung, Federstellung, Funkeln der Augen, Öffnen des Schnabels und am Paradieren mit schleifenden Flügeln und schleifendem Schwanz erkennt.« Bei der *Stockente* (Figur 371) schießt das Männchen, unmittelbar nachdem es den Rücken des Weibchens verlassen hat, »in ganz merkwürdiger, aber sehr charakteristischer Weise gewöhnlich in einem Halbkreis um die Ente herum« (Heinroth, 1909), bei *anderen Anseres* nimmt das Nachspiel einen wesentlich verschiedenen Verlauf. Von *Recurvirostra* schreibt Huxley (1925): »Das Männchen sprang auf einer Seite vom Weibchen herab (nach unseren Beobachtungen immer nach links) mit halb ausgebreiteten Flügeln; dabei kam der eine Flügel über den Rücken des Weibchens zu liegen, und in dieser Stellung liefen beide Vögel zusammen mehrere Meter durch das flache Wasser.«

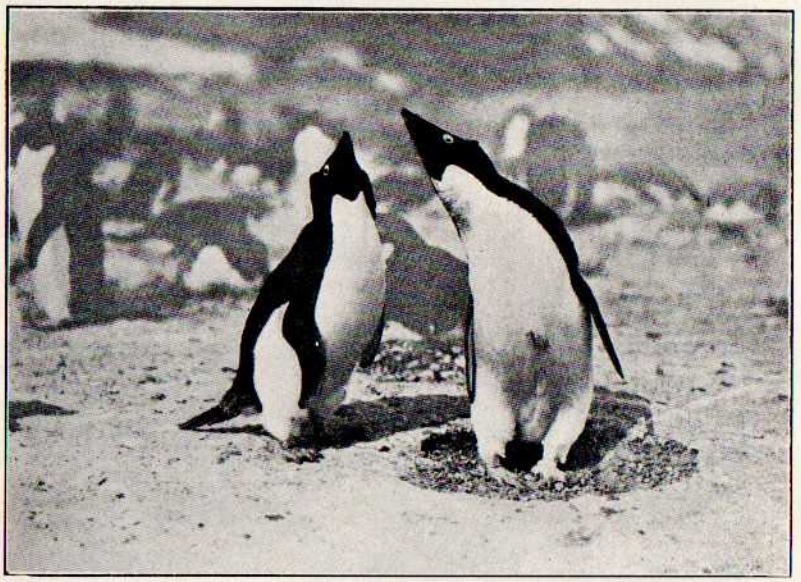


Figur 371. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus: *Körperhaltung des Männchens während des Begattungs-Nachspiels*, bei dem es das Weibchen rasch umschwimmt. (Nach Wormald, 1910)

Die Begattung wird in der Regel in nächster Nähe des Nestes oder noch häufiger auf dem Neste selbst, etwa während des Nestbaues, vollzogen; bei *Podiceps cristatus* gibt das Weibchen seine Bereitwilligkeit zum Paarungsakt dadurch zu erkennen, daß es aufs Land zu schwimmt und das Nest besteigt (siehe Figur 370). Bei den *meisten Anseres* aber, bei denen ja das Sperma durch einen langen Penis übertragen wird, vereinigen sich die Geschlechter auf dem Wasser, und beim Mauersegler (*Micropus apus*) erfolgen wenigstens Versuche zur Kopula zuweilen während des Fluges.

Ort der Eiablage

Die Wahl des Nistplatzes wird sehr oft durch das Männchen, nicht durch das Weibchen getroffen; jenes hat dann gewissermaßen das Territorium zu erobern und führt seine Partnerin an den auserkorenen Platz. So verhalten sich die *meisten Zugvögel unter unseren Singvögeln*, bei denen ja die Männchen einige Tage vor den Weibchen aus der Winterherberge zurückzukehren pflegen; so handelt auch der *Kiebitz* und (nach Heinroth, 1909) der *Ziegenmelker*. Aber es



Figur 372. Sphenisci. — *Pygoscelis adeliae* Hombron & Jacquinot: *Werbung*. Das Weibchen steht in der von ihm ausgescharrten Nestmulde und hat dort auf einen Bewerber gewartet, der sich nun soeben eingefunden hat. Beide Vögel sind dabei, Bekanntschaft zu schließen. Wenn sie einig geworden sind, beginnt das Männchen Steine zum Nestbau herbeizutragen. (Nach Levick, 1915)

gibt auch Ausnahmen von dieser Regel. Bei den *Columbae* suchen beide Partner nach einer passenden Niststätte, bis die Entscheidung des einen vom anderen angenommen wird. Das Weibchen des Gänsesägers (*Mergus merganser*) und der Moschusente (*Cairina moschata*) fliegt gewöhnlich ohne die Gesellschaft seines Männchens auf die Suche nach einer Bruthöhle. Bei *Pygoscelis adeliae* scharrt das Weibchen eine Nestmulde aus und wartet geduldig auf das Erscheinen eines Männchens; hat sich ein solches eingefunden (Figur 372), so türmen sie in gemeinsamer Arbeit um die Nestmulde einen Steinwall auf.

Nestbautrieb

Noch während die Werbungsspiele in vollem Gang sind und oft schon bevor die Vergattung erfolgt ist, schafft sich bei vielen Arten die sexuelle Erregung in

der Betätigung des Nestbautriebes Luft. Der Anteil, den die Geschlechter an der Aufführung und Ausgestaltung des Nestes nehmen, wechselt sehr. Je verwickelter die zu verrichtende Arbeit, um so ausschließlicher wird sie zur Angelegenheit nur eines der Gatten, da eine gleichmäßige Teilung der Aufgabe kein brauchbares Ergebnis zeitigen würde. Oft ist es vorwiegend das Männchen, das die Neststoffe herbeiträgt, während das Weibchen sie auftürmt oder miteinander verflicht (*Columba, Ardea cinerea, Pygoscelis adeliae, Larus minutus*, siehe Figur 372a); in anderen Fällen begleitet das Männchen die Gattin regelmäßig auf der Suche nach Nestmaterial, ohne die Baustoffe selbst mit dem Schnabel zu ergreifen (*Fringilla coelebs, Acanthis cannabina* und verwandte Arten, *Luscinia megarhynchos, Sitta europaea, Parus*), oder aber es kümmert sich gar nicht um den ganzen Vorgang (so die nicht ehigen Arten, aber auch einige in Ehe lebende, wie *Acrocephalus arundi-*

Figur 372a. LARI. — *Larus minutus* Pallas. Das Männchen ist mit einem aufgelesenen Halm herbeigeflogen und läßt sich auf dem Rücken des im Nest sitzenden Weibchens nieder. Im nächsten Augenblicke wird der Halm so niedergelegt werden, daß das Weibchen diesen Baustoff bequem mit dem Schnabel fassen und zum Nestbau verwenden kann. (Nach Bengt Berg, 1916)

naceus, Hippolais icterina, die *Turnices*); schließlich tritt noch der extreme Fall hinzu, daß das Männchen die ganze Arbeit allein besorgt (*Locustella luscinioides, Pyromelana, Hyphantornis*) oder doch wenigstens den Rohbau und die äußere Verkleidung des Nestes allein herstellt, so daß vom Weibchen nur noch das Innere fertigzustellen ist (*Ploceus manyar* und *philippinus, viele Acrocephalus-Arten, Troglodytes*). So stark ist zuweilen der aus sexueller Erregung hervorgehende Nestbautrieb des Männchens, daß es außer dem eigentlichen Brutnest noch weitere Nester errichtet, um Befriedigung zu finden (*Sylvia, Pica pica, Podiceps cristatus, Gallinula chloropus, viele Ploceidae* und so weiter); diese erlangen dann gewöhnlich

nicht die Vollkommenheit der Brutnester, da solche nur unter weiblicher Mitwirkung erzielt werden kann; es fehlt ihnen zum Beispiel, wie bei *Troglodytes* und *Sylvia communis*, die Ausfütterung; sie werden allenfalls als Schlafraum benutzt.

Hier und da rückt auch dieser Trieb in die Sphäre der Werbung. Das Männchen von *Ploceus manyar* baut eine ganze Anzahl von Nestern in geringem Abstand voneinander und überläßt es einem Weibchen, darunter die Wahl zu treffen (Spennemann, 1926). Noch weiter hat sich der männliche Nestbautrieb bei den *Laubenvögeln* (einer Gruppe der Paradisaeidae) entwickelt und nach einer bestimmten Richtung hin differenziert. Hier errichten die Männchen, bevor es zur Begattung und zur Anlage eines auf Baumästen angebrachten Brutnestes kommt, auf einem freien Platz im Walde einen kunstvollen »Laubengang«, dessen

Figur 373. PASSERES (Paradisaeidae). — *Chlamydodera maculata* Gould: *Laube und Tanzplatz*, dieser übersät mit Gegenständen, die der Vogel zusammengetragen hat: Rippen und Wirbel von Schafen, Zehenphalangen vom Emu, bunte Glasscherben, Glasstöpsel, Metallstückchen, Fruchtkerne, Patronenhülsen, kleine Scherben von Emu-Eiern und anderes. (Nach S. W. Jackson, 1912)

Aufriß in der Regel etwa die Gestalt eines U hat, und vor dessen Ein- und Ausgang eine Plattform oder Tenne aus Zweigen hergestellt zu werden pflegt. Dieser Bau entsteht wohl regelmäßig durch die Arbeit nur eines Männchens. Er wird in auffälliger Weise geschmückt, indem entweder, wie in der Gattung *Chlamydodera*, mit besonderer Vorliebe Knochen und Schneckengehäuse auf den Plattformen aufgehäuft werden (Figur 373), oder, wie bei *Prionodura*, frische (möglichst weiße) Blumen Verwendung finden, die der Erbauer in das Dach der Laube steckt oder auf deren Boden deponiert. Das dunkel violettblaue Männchen von *Ptilonorhynchus violaceus* zieht nach den Versuchen von Nubling (1921) die blaue Farbe allen übrigen Farben bei weitem vor und nimmt daher blaue Papierfetzen oder Wollstreifen, auch blaugeblümte Porzellanscherben mit großer Begier auf, um sie auf der Plattform niederzulegen. [Auch der Eichelhäher, *Garrulus glandarius*, dessen hellblaues Flügelfeld seinen auffälligsten Farbenschmuck bildet, zeigt (nach M. Hertz, 1928)

eine sehr ausgesprochene Neigung für Blau; man vergleiche dazu das, was oben, Seite 135 bis 136, über die angebliche Blaublindheit der Vögel gesagt wurde.] Diese Schmuckstücke werden sorgfältig bewacht und beobachtet. Bringt man sie in eine andere Lage und steckt man etwa eine der Blumen mit der Kronenöffnung nach unten in die Laube hinein, so beeilt sich das Männchen alsbald, die vorherige Ordnung wieder herzustellen (North, 1902). Heftige Kämpfe der Männchen sind gewöhnlich, verursacht dadurch, daß ein »neidischer« Nachbar die Laube zu beschädigen sucht. Der ganze Vorgang des Laubenbauens und der Ausschmückung steigert die geschlechtliche Erregung des Männchens in hohem Grade, aber auch die des Weibchens, das sich nach Vollendung des Baues in der Laube einfindet, um seltsame Balzvorführungen des Männchens mit äußerlicher Passivität anzuschauen. Diese Schauspiele finden auf dem freien Platz vor der Laube statt (Figur 374). Das Männchen nimmt dabei nicht nur wunderliche Stellungen an und trägt nicht allein ein Fülle absonderlicher Laute vor, sondern »während der Vorstellung ergreift es auch dann und wann mit dem Schnabel ein Blatt, eine Blume, eine Feder oder eine blaue Perlenschnur, gleichsam als wolle es dem Weibchen zeigen, was für Schätze und welchen Putz es besitze«. Das ganze Programm, dessen Augenzeuge Nubling (1921) war, währte 35 Minuten.

Figur 374. PASSERES (Paradisaeidae). — *Ptilonorhynchus violaceus* Vieillot: *Männchen auf dem Tanzplatz* vor seiner Laube. Aufgenommen in New South Wales von R. Potter. (Nach Nubling, 1921)

Manchen Vogelgruppen geht der Trieb, Baustoffe zur Errichtung eines Nestes herbeizutragen, völlig ab; von ihnen soll später die Rede sein. Sofern aber dieser Instinkt entwickelt ist, werden die Gegenstände in der Regel mit dem Schnabel ergriffen; nur die *Accipitres* packen sie meistens mit den Füßen, und noch anders macht es angeblich der kleine Papagei *Agapornis pullaria*: er soll die als Nistmaterial ausersehenen Holzspäne mit dem Schnabel zwischen die Federn von Unterrücken und Bürzel stecken, um so beladen in die Nisthöhle einzuschlüpfen, wo er sich durch Schütteln und Gefiedersträuben seiner Last entledigt. Während die zum Nestbau erkorenen Äste, Reiser oder Halme bei anderen Ordnungen auch aus größerer Entfernung vom Nest aufgesammelt zu werden pflegen, beschränken sich die *Anseres* auf solche Pflanzenteile, die sie mit dem Schnabel erreichen können, wenn sie auf den Eiern sitzen; diese türmen sie dann zu einem Ringwall auf (Heinroth, 1928). Ferner verdient hervorgehoben zu werden, daß manche Vogelarten, wie die *Fringillidae*, in der Regel eine ganze Menge Halme auflesen und im Schnabel festhalten, bevor sie mit ihrer Fracht zum Neste fliegen, während andere, so die *Columbae* und die Dohle (*Coloeus*), von jedem Ausflug regelmäßig nur einen einzigen Halm oder Zweig zurückbringen.

Nestform

Die einfachste Nestform ist die einer Schale oder eines Napfes, auf den Boden gestellt oder durch Zweige und Äste von unten oder auch von den Seiten gestützt. Das Bedürfnis, die Eier der Sicht von oben zu entziehen oder den

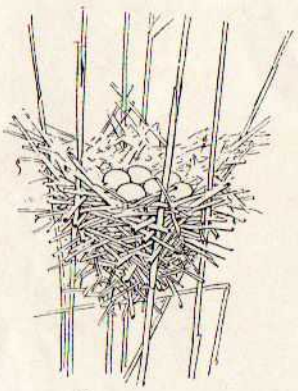
Feinden den Zugang zum Nest zu erschweren, hat dann den Antrieb zur Weiterentwickelung gegeben. Dabei sind vornehmlich 2 Wege beschritten worden: der eine führte zur Überwölbung der Nestmulde, gipfelnd in einem Nesttyp mit kleinem seitlichen Eingang, der andere Weg mündete aus in Hängenestern, die jeglicher Stütze entbehren. Die vollkommensten »Baukünstler« haben es verstanden, beide Prinzipien miteinander zu vereinen und Hängenester mit kleiner, seitlicher Eingangsöffnung zu »konstruieren«.

Unter den nicht zu den *Passeres* gehörigen Vogelordnungen begegnet man nur wenigen Ansätzen, den Nestbau über die primitive Form eines locker geschichteten Reisighaufens (*Phalacrocorax, Columbae, Ciconiae, Ardeae, Accipitres, Opisthocomus, Cracidae*) oder eines Napfes (*Macrochires, Ralli, Colius*) zu erheben (Figuren 375, 376). Einige Baukünstler gibt es auch unter ihnen immerhin. So überdeckt der Schattenvogel (*Scopus umbretta*) seine Nestmulde mit Reisiglagen; der Mönchssittich (*Myiopsitta monachus*)

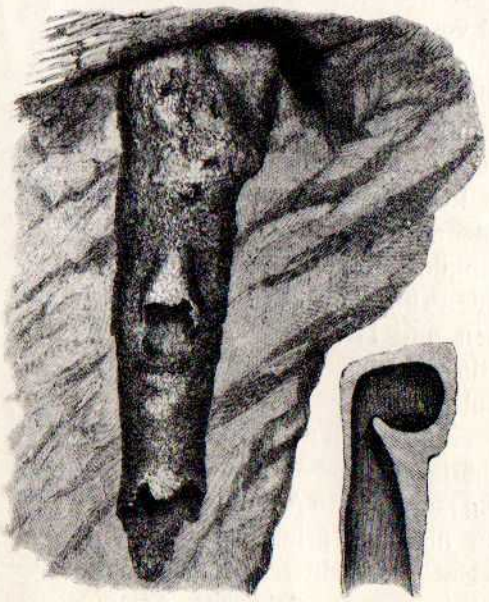
Figur 375. LARI. — *Anous minutus* Boie: *Nestling mit einem seiner Eltern auf dem Nest.* Dieses ist aus Pisoniablättern in eine Zweiggabel gebaut; die Blätter sind durch Exkremente des Vogels auf ihrer Unterlage befestigt und miteinander verkittet. Auf den Capricorninseln östlich von Queensland aufgenommen von O. Webb. (Nach Mac Gillivray, 1928)

Figur 375a. ARDEAE. — *Egretta alba* Linnaeus: *durch Umbrechen der Rohrhalme gebildetes Nest.* (Aufgenommen in Montenegro von R. B. Lodge, 1908)

flicht ein in 2 Kammern gegliedertes Nest, dessen Eingang gewöhnlich abwärts gekehrt ist, sehr kunstvoll an Zweigspitzen an; unter den Cuculiden errichten einige *Centropus-Arten* ein backofenförmiges Nest, und unter den *Macrochires* gibt es manche, die ein recht hochentwickelter Bautrieb auszeichnet; voran steht der Segler *Panyptila* (Figur 377).



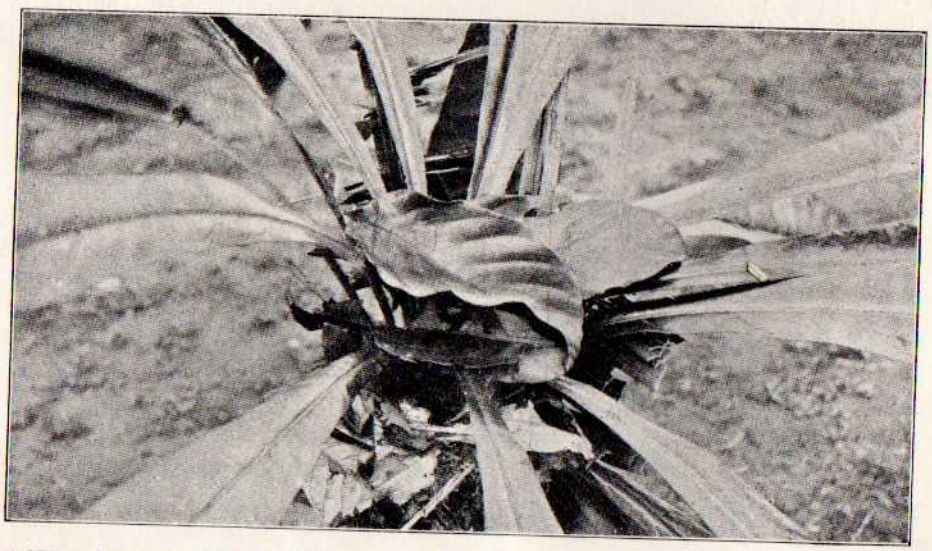
Figur 376.



Figur 377.

Figur 376. ARDEAE. — *Ixobrychus minutus* Linnaeus: *schematische Darstellung des Nestes*, um dessen Konstruktion zu zeigen. (Nach A. Richard, 1922)

Figur 377. MACROCHIRES (Micropodidae). — *Panyptila cayennensis sancti-hieronymi* Salvin: *Nest an einem Felsüberhang.* Rechts: schematischer Längsschnitt durch das Nest. Es ist aus Flughaaren von Pflanzensamen zusammengeleimt. Der Vogel schießt reißenden Fluges von unten in den Tunnel hinein. In halber Höhe der Außenwand befindet sich ein blind endigender »falscher« Eingang. (Nach Salvin, 1863)



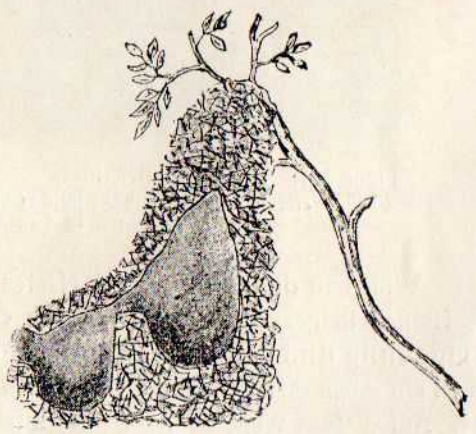
Figur 378. PASSERES (Formicariidae). — *Thamnomanes caesius glaucus* Cabanis: *Nest, gegen Sicht von oben, sowie gegen Sonne und Regen durch Blätter geschützt,* die der Vogel vom Boden aufgelesen und über dem Nest niedergelegt hat. Aufgenommen in Britisch-Guiana von P. G. Howes. (Nach Beebe, 1917)

Die weitaus zahlreichsten Beispiele für kunstvolle Nestformen aber liefern die *Passeres*, und zwar sind es die kleinen und kleinsten Arten, deren Baukunst unsere Bewunderung am lebhaftesten erweckt.

Figur 379. PASSERES (Dicaeidae). — *Dicaeum hirundinaceum* Shaw & Nodder: *Männchen, die aus dem seitlichen Eingang des Beutelnestes schauenden Jungen fütternd.* Aufgenommen in Victoria. (Nach Lawrence und Littlejohns, 1916)

Bevor wir uns den Baustoffen und deren Verarbeitung zuwenden, mag die kurze Schilderung einiger Singvogelnester in der Reihenfolge ihrer vermutlichen morphogenetischen Stellung ihren Platz finden.

Wir können dabei ausgehen von Figur 378, welche uns das weitverbreitete Bedürfnis zeigt, den Nestinhalt der Sicht von oben und gleichzeitig den schädigenden Wirkungen von Sonne und Regen zu entziehen. Hier sind es einige als Dach verwendete, mit dem Nest nicht verbundene Blätter, welche diese Aufgabe erfüllen sollen. Weit widerstandsfähiger ist die Konstruktion, wenn sie in den Bau einbezogen wird: das Ergebnis ist ein überwölbtes Nest mit seitlichem Eingang — ein sehr oft wiederkehrender Typus. Viele Arten sind weiterhin dazu gekommen, diese Zugangsöffnung nicht allein aufs äußerste zu verengern, sondern ihre Benutzung durch Feinde auch noch weiter zu erschweren; entweder, indem sie die Pforte zu einem Tunnel mit abwärts gekehrter Mündung verlängern [*manche Ploceinae, Remiz* (Figuren 396, 397)], oder, indem sie um das eigentliche Nest noch einen unten offenen Sack flechten, der den seitlichen Eingang verdeckt (*Myiobius barbatus*). Diese Prinzipien haben meist zur Voraussetzung, daß das Nest an einem einzigen Zweige aufgehängt ist.



Figur 380. PASSERES (Dendrocolaptidae). — *Drioctistes erythrophthalmus* Wied: *Medianschnitt durch das aus Zweigstücken konstruierte Hängenest*, um dessen Gliederung in Vorraum und Brutraum zu zeigen. (Nach H v. Ihering, 1900).

Den gleichen Zweck, den also, die Feinde abzuhalten, verfolgt wohl die Gliederung des Nestinneren in 2 Kammern, wofür *Myiopsitta, Furnarius* (Figur 400) und *Drioctistes* (Figur 380) Beispiele liefern, oder die Verwendung von Dornenzweigen, die beim Nestbau winklig gelegt werden und daher nach allen Seiten starren (*Synallaxis*).

Derartige Schutzmaßnahmen sind von besonderer Wichtigkeit in reptilienreichen Tropenländern, denn *Schlangen und Eidechsen* sind wohl die gefährlichsten Nesträuber. M. E. Peck (1910) hat in der folgenden Tabelle einen lehrreichen Vergleich gezogen. Sie berücksichtigt den Neststand und die Nestform nur der wehrlosen Nesthocker und stellt die Verhältnisse im Staate Iowa, in der gemäßigten Zone zwischen 40 und 45° nördlicher Breite gelegen, denen eines Tropenlandes entgegen. Die Zahlen entsprechen den Arten.

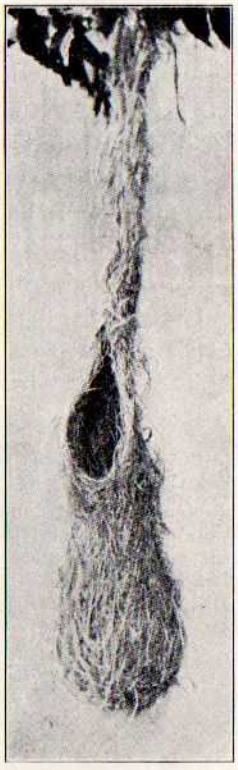
Staat	Oben offene, von unten gestützte Nester	Nester in Höhlungen	oben offene Hängenester	Nester mit seitlichem Eingang
Iowa	65	21	8	6
Britisch-Honduras. .	43	32	10	15

Figur 381. PASSERES (Icteridae). — *Icterus wagleri* Sclater: *Nistbaum mit 50 Nestern*, die als langgestielte Beutel von den Astspitzen herabhängen. (Aufgenommen in Costa Rica von M. Cary, 1903)

Standort des Nestes

Will man die Sicherung des Nestes gegen Beraubungen beurteilen, so genügt es freilich keineswegs, sich an dessen Gestalt zu halten. Die Wahl der Nestumgebung und die Verwendung der Baustoffe kann so getroffen sein, daß auch ein »oben offenes« Nest außerordentlich schwer zu entdecken und zu erreichen ist. Auf diesem Wege haben es bei uns das Goldhähnchen (*Regulus regulus*), der Zeisig (*Carduelis spinus*) und andere, in den Tropenländern aber eine große Menge von Arten erstaunlich weit gebracht, und jedem, der im Urwald nach Nestern gesucht hat, ist bekannt, wie selten diese Nachforschungen zum Erfolg führen. Die Methoden, nach denen dabei von den Vögeln verfahren wird, sind mannigfach.

Wir wollen uns darauf beschränken, einige zu erwähnen. Bei vielen Arten macht sich das Bestreben geltend, die Nester möglichst am distalsten Punkte der Äste aufzuhängen (Figuren 381, 382); manche begnügen sich mit dieser Maßnahme nicht, sondern wählen regelmäßig nur solche Äste aus, die über das Wasser hängen; einige haben diese Art der Sicherung noch weiter vervollkommnet: ihre Nester täuschen Pflanzenklumpen vor, wie sie nach Hochwasser zufällig im Gezweig hängen bleiben (*Onychorhynchus, Todirostrum cinereum, Aramides albiventris und andere*). Wenn die Nester in Astgabeln stehen, so wird oft auf raffinierte Verkleidung der Außenwand Wert gelegt: so täuschen die stets vertikal angehefteten Rindenstreifen bei *Neositta* aufs vollendetste die natürliche Fortsetzung der gewachsenen Rinde vor (Figur 385); gleichermaßen verschwindet



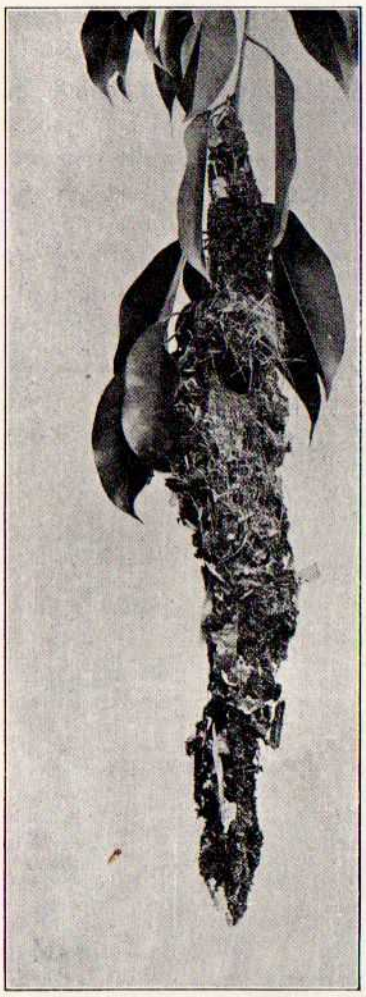
Figur 381 a.

Figur 382.

Figur 381 a. PASSERES (Icteridae). – *Ostinops decumanus* Pallas: *an einer Zweigspitze herabhängendes beutelförmiges Nest.* Aufgenommen in Surinam. (Nach einer Aufnahme von Penard, 1910)

Figur 382. PASSERES (Meliphagidae). — *Plectorhyncha lanceolata* Gould: *Nest in die Spitze eines Casuarina-Zweiges eingebaut.* (Aufgenommen in Victoria von L. S. Chandler, 1913)

das Nest von *Eopsaltria* völlig in seiner Umgebung, da an der Außenwand Flechten- und Rindenstückchen durch Spinnweben befestigt werden. Ein weiterer Weg, das Nest dem Blick der Feinde zu entziehen, führt zu äußerster Verkleinerung und Abflachung desselben, freilich auf Kosten der Gelegegröße (*Lalage, Microeca*, siehe Figur 386), oder aber zur Anlage des Nestes in schwer zugänglichen Höhlen oder Spalten. Wenn wir auch hierfür einige Belege bringen sollen, so sei daran erinnert, daß *Collocalia gigas* auf Java ihr Nest stets hinter



Figur 383.

Wasserfällen anlegt und nur der es erreichen kann, der ein Sturzbad nicht scheut (M. Bartels); daß auf der gleichen Insel *Collocalia francica vestita* mancherorts an der Küste in Grotten brütet, deren Eingang bei Flut unter dem Meeresspiegel liegt, und daß *andere Salanganen-Arten* des Malayischen Archipels sich in Flußtunnels ansiedeln, und zwar an Stellen, die kilometertief im Berginneren liegen.

Wehrlose Arten flüchten sich, wollen sie ihr Nest sicher anbringen, zuweilen unter den Schutz von wehrhaften Tieren. Peck hat in Britisch-Honduras die Beobachtung gemacht, daß kleine *Tyranniden-* und *Tangaren-Arten* sich gern zu Nistkolonien vereinen, deren Kristallisationskern ein Nest des großen, streitbaren Tyranniden *Pitangus* formt, und daß sie ihm die Abwehr der räuberischen *Häher* und *Raubvögel* übertragen. Eine gleichartige Vergesellschaftung von Staren (*Aplonis cantoroides*) und Stachelbürzlern (*Edolisoma* und *Graucalus*) hat O. Meyer (1929) im Bismarckarchipel festgestellt, und nach G. L. Bates (1909) schließt sich *Ploceus cucullatus* in Kamerun stets aufs engste an den *Menschen*

Figur 383. Passeres (Nectariniidae). — *Cinnyris flammaxillaris* Blyth: *Nest, in etwa 4 bis 6 m Höhe von einer Astspitze herabhängend.* Der Boden der Nestkammer ist gewaltig verlängert durch Holzmulm, der vor den Bohrlöchern holzbohrender Raupen aufgelesen und durch Spinnweben verbunden worden ist. Aufgenommen in Siam. (Nach Herbert, 1923)

Figur 384. Macrochires (Trochilidae). — *Selasphorus rufus* Gmelin: *die beiden nahezu flüggen Jungen im Nest, das außen mit Flechten verkleidet ist.* Aufgenommen in Oregon von H. T. Bohlman. (Nach Finley, 1905)

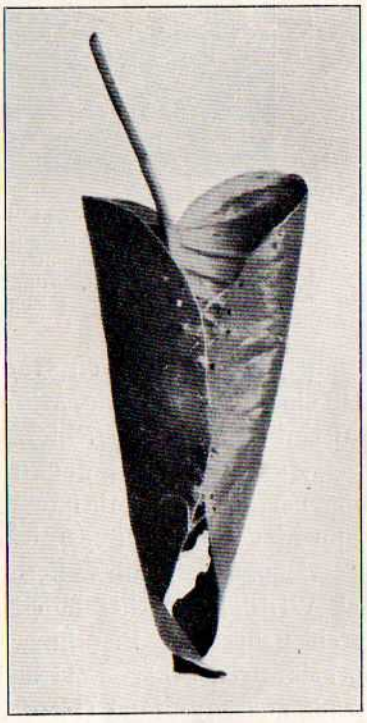
Figur 385.

Figur 386.

Figur 385. PASSERES (Sittidae). — *Neositta chrysoptera* Latham, *die im Nest sitzenden Jungen fütternd*. Das Nest ist größtenteils aus Rindenstückchen hergestellt, welche stets so angebracht werden, daß ihre langen Seiten der Richtung des Stammes parallel laufen. Dadurch wird das Nest fast unsichtbar. Die Verbindung der Rindenstückchen geschieht durch eine große Zahl von Spinneweben. Aufgenommen in New South Wales von R. A. Gilbert. (Nach P. A. Gilbert, 1922)

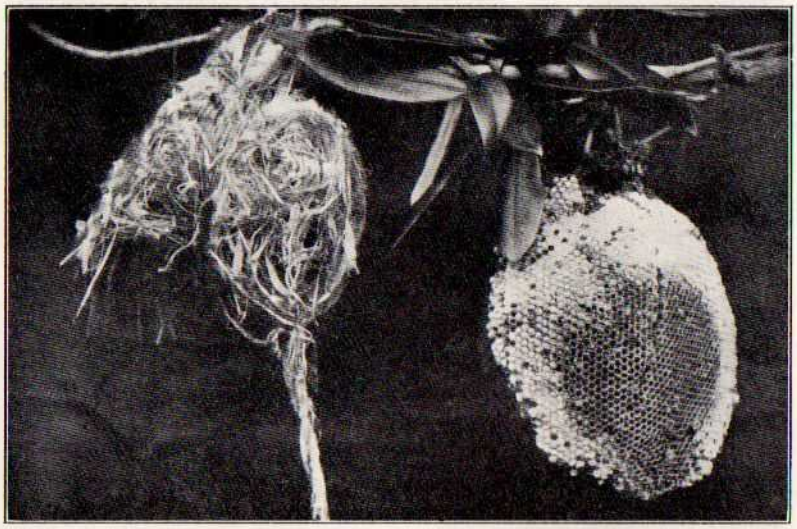
Figur 386. PASSERES (Muscicapidae). — *Microeca flavigaster* Gould: *brütender Vogel*. Das Nest ist so winzig, daß der Vogel es unter seinem gesträubten Gefieder völlig verbirgt. Es enthält nur 1 Ei.
(Aufgenommen in Queensland von Harvey, 1919)

Figur 387. PASSERES (Sylviidae). — *Orthotomus sutorius* Forster: *Nesttüte, aus einem einzigen Blatt von Pothos aureus hergestellt, dessen Ränder vom Weibchen aneinander »genäht« worden sind*. Nach Fertigstellung wird die Tüte mit weichen Flughaaren von Pflanzensamen, besonders solchen von *Bombax malabaricum* und *Ceibia petandra*, ausgepolstert, und in dieses Polster werden die 3 Eier abgelegt. An dem einen Blattrand befinden sich 16, am anderen 17 Einstichlöcher. Oberhalb der Stelle, an der die Blattränder sich decken, sind 3 Löcher der einen und 4 Löcher der anderen Seite durch eine einzige, sehr feine, aber feste Faser verbunden worden, die 5 mal von der einen zur anderen Seite hinüberzieht und an den 4 Öffnungen dadurch fest verankert ist, daß sie mehrmals um die schmale Blattbrücke gewunden wurde, welche Einstichloch und Blattrand trennt. Die nächsten 4 Öffnungen jeder Seite befinden sich in dem Bereich der Überkreuzung der Blattränder; sie liegen so aufeinander, daß der Vogel gleichzeitig durch ein Loch des rechten und eines des linken Blattrandes feine, zusammengedrehte Baumwollfasern hindurchführen konnte, die an beiden Seiten buschig auseinander streben und so das Zurückschlüpfen der Faser aus dem Loch verhindern. Mit stärkeren Fasern (von Gräsern und anderen Pflanzen) ist dann der Prozeß des Nähens und Schnürens durch die Lochpaare hindurch wiederholt worden.
(Nach Wood, 1925)



Figur 387.

an und sucht sich zum Nestbau Bäume an den belebtesten Plätzen und Straßen der Dörfer aus. In allen Tropenländern sucht eine ganze Reihe von Vogelarten die Nachbarschaft von Wespennestern (Figur 388). Besonders bekannt ist dies von *Cassicus cela*. »Das Wespennest ist an die äußerste Spitze eines Urwaldbaumes gebaut, und dicht daneben sind die langen Hängenester der *Icteriden* angebracht; am gleichen Zweig kann man ihrer zuweilen 8 bis 10 zählen, andere hängen an Nachbarästen, und zwar so nahe, daß sich die Wohnstätten der Insecten und die der Vögel aneinander reiben, wenn der Wind bläst« (Beebe, 1909). Um die *Icteriden* kümmern sich die Wespen nicht, wohl aber greifen sie jedes andere Tier sofort an, das sich ihrem Bau zu nahen wagt. Alle Nester von *Ploceus luteolus*, die Lynes (1924) in Darfur fand, waren in 1 oder 2 Fuß Abstand von einem kleinen Wespennest angebracht. Auch hier lebten *Vögel und Wespen* in völliger Harmonie. Die Tyranniden *Myiozetetes* und *Legatus* bauen in Britisch-Honduras nach Möglichkeit ihre Nester auf Akazien,



Figur 388. PASSERES (Muscicapidae). — *Gerygone personata flavida* Ramsay: *Nest an einer Zweigspitze, unmittelbar neben einem Wespenbau hängend.* Um die Aufnahme machen zu können, mußten die Wespen zuvor ausgeräuchert werden. Aufgenommen in North-Queensland von A. J. Campbell. (Nach Campbell und Barnard, 1917)

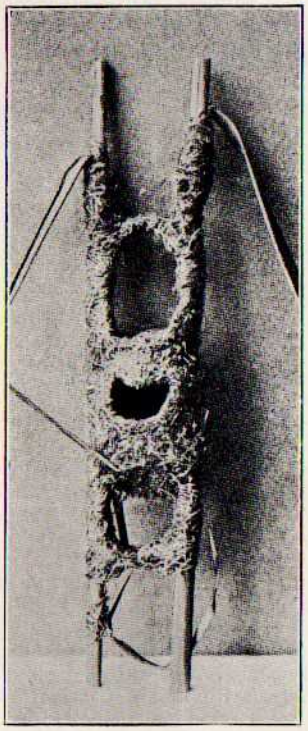
deren hohle Dornen von stechenden Ameisen bewohnt werden (Peck, 1910). Daß eine Spechtgattung, *Micropternus*, regelmäßig in bewohnten Baumameisenbauten ihre Wiege errichtet, wird weiter unten (Seite 366) zur Sprache kommen.

Zur Sicherung gegen Überflutungen errichten die Flamingos (*Phoenicopterus*) ein hochgetürmtes Schlammnest (Figur 425); andere Arten, wie die Lappentaucher (*Podiceps*), bauen gar schwimmende Nester (Figur 414).

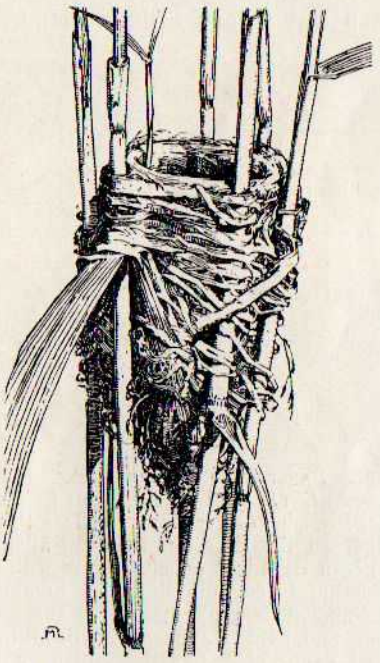
Mannigfach sind weiterhin die Schutzmaßnahmen gegen die Wirkung des Windes, welcher durch Bewegung der Neststützen den Bau auseinanderzureißen oder die Eier hinauszurollen droht. Zu den auffälligsten Sicherungsvorkehrungen gehört wohl diejenige, welche Sarudny (1903) an den Nestern von *Remiz macronyx* fand (Figur 389); auch das Nest von *Acrocephalus arundinaceus* sei in diesem Zusammenhang abgebildet (Figur 390).

Baukunst als ererbte Anlage

Nicht nur an der allgemeinen Nestform, sondern auch an den arteigentümlichen Baustoffen pflegen alle Individuen der gleichen Spezies (wenigstens in der gleichen Gegend) mit Zähigkeit festzuhalten, so daß es in der Regel keine Schwierigkeiten bereitet, aus dem Nest auf den Hersteller zu schließen. Diese Bewahrung der Tradition kann darin gipfeln, daß die bezeichnenden Eigentümlichkeiten des Nestbaues zum Gattungs-, ja selbst zum Familiencharakter werden und für die Taxonomie einen wichtigen Fingerzeig bilden. Alle Nester der artenreichen Gattung *Rhipidura* ähneln einander weitgehend, und die afrikanischen *Terpsiphone-Arten* bauen fast das gleiche Nest wie die indischen und chinesischen. Auf der anderen Seite fehlt es freilich nicht an Arten, bei denen der Willkür des Individuums hinsichtlich der Wahl des Neststandes oder der Baustoffe ein gewisser Spielraum



Figur 389.



Figur 390.

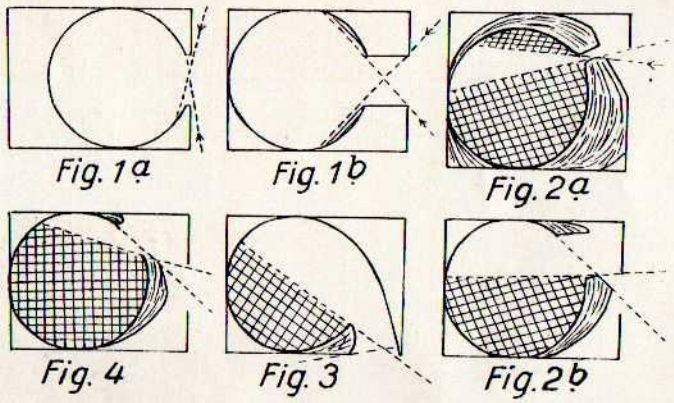
Figur 389. Passeres (Remizidae). — *Remiz macronyx* Severzow: *Nest, zwischen 2 Rohrhalme eingeflochten.* Der Bau ist nahezu fertig, es fehlt zur Vollendung nur die Verkleinerung der Einflugöffnung. Die beiden Halme, an denen das Nest befestigt ist, werden oberhalb und unterhalb desselben durch je eine Querverbindung zusammengehalten; dadurch wird erreicht, daß bei starkem Windgang das Nest vor dem Zerreißen gut geschützt ist. Derartige Querverbindungen bringt diese Beutelmeise nach Sarudny nur in den Rohrwäldern von Seistan an, und auch dort nur in jenen Gegenden, die während der Brutzeit dem »Wind der 120 Tage« ausgesetzt sind. (Nach Sarudny, 1903)

Figur 390. Passeres (Sylviidae). — *Acrocephalus arundinaceus* Linnaeus: *Nest.* Das Nest ist meist 50 bis 100 cm über dem Wasserspiegel an Rohrhalme angeflochten. Der Schutz der Eier vor dem Hinausrollen bei starkem Wind wird dadurch erreicht, daß die Nestmulde sehr tief ist und ihr oberer Rand sich etwas nach innen vorwölbt. (Nach A. Richard, 1918)

gelassen ist (worüber beispielsweise die Feststellungen von Levick (1915) an *Pygoscelis adeliae* zu vergleichen sind), und an »regelwidrigem« Verhalten einzelner Mitglieder wohlumgrenzter Ordnungen. So sind *nicht alle* Papageien Höhlenbrüter; *Pezoporus*

legt seine Eier in ein zwischen Grasbüschel verstecktes Nest, *Euphema petrophila* birgt sie unter überhängende Klippen, und *Myiopsitta* baut ein großes, backofenförmiges Reisignest. Die *meisten Columbae* und *viele Sturnidae* erbauen noch freistehende Nester; einige Arten aus diesen Gruppen aber sind zu Höhlenbrütern geworden. Und solcher Beispiele lassen sich noch viele nennen.

Alle zum Nestbau führenden Verrichtungen sind im wesentlichen Triebhandlungen; auch ohne ein Vorbild gesehen zu haben, baut der Vogel sein Nest in durchaus artgemäßer Weise. Der Annahme, daß er durch Erfahrung hinzulerne, ist Altum (1898) mit guten Argumenten entgegengetreten. In der Tat pflegen zwar jüngere Vögel schlechtere Nester zu bauen als ältere, aber nur darum, weil bei diesen der ganze Organismus höher gestimmt, die ganze Tätigkeit stärker ist. »Nur der organische Kulminationspunkt, nichts anderes, bewirkt Meisterschaft; ist dieser noch nicht erreicht oder überschritten, so begegnen uns sofort Stümpereien.« Die Anpassungsfähigkeit an die gegebenen



Figur 391. PASSERES (Spermestinae). — *Poëphila gouldiae* Gould: *Reaktion auf experimentell erzwungenen Lichteinfall ins Nest, das im Sagittalschnitt gezeichnet ist.* Schraffiert: im Schatten liegender Bereich des Nestinneren. Das Paar wurde genötigt, in einem »Harzer Bauer« zu nisten, das außer an der Einschlupfseite an allen Seiten mit Pappe bedeckt war. Die Einschlupfseite wurde gegen das Licht gekehrt. Es wurde zunächst das übliche kugelförmige Nest mit seitlichem, dem Einschlupf gegenüberliegenden Eingang gebaut (Figur 1a), mit dem Erfolg, daß alle Teile des Nestinneren dem direkten Licht ausgesetzt waren. Die Vögel suchten diesem Übelstand zu begegnen und bauten zunächst an das Eingangsloch einen mehrere Zentimeter langen Tunnel an, erreichten damit aber nur das Abfangen einiger Randstrahlen (Figur 1b). »Das Resultat war anscheinend doch nicht befriedigend, denn nach einer weiteren Woche war eine Umlagerung der Baustoffe insofern zustande gekommen, daß der Tunnel, verkürzt und seitwärts verschoben, durch die vordere, sehr dicht geflochtene Wand führte, wie aus der Zeichnung Figur 2a (Sagittalschnitt) und 2b (Querschnitt) hervorgeht.« Figur 3 und 4: Endergebnisse zweier weiterer Versuche. (Nach Adlersparre, 1915)

Umstände setzt oft in Erstaunen; sie erklärt sich aus dem hochentwickelten Assoziationsvermögen der Vögel, mit dessen Hilfe die Triebhandlungen in zweckmäßige Bahnen geleitet werden (Figur 391). Auch hier muß man Altum beipflichten, wenn er sagt: »Der Vogel paßt sich den bestehenden Verhältnissen an, aber er weicht nur dann von seinem eigentlichen Verhalten ab, wenn 2 kollidierende Befehle an ihn ergehen; er läßt sich alsdann durch den stärkeren bestimmen, und der zweite wird dann nicht mehr oder nicht mehr ganz naturgemäß ausgeführt.«

Baustoffe

Unter den Baustoffen der Vogelnester spielen pflanzliche Stoffe der verschiedensten Art die weitaus größte Rolle, daneben dienen, vornehmlich zur Ausfütterung der Eiermulde, Federn und Haare. Seinen endgültigen Halt

erhält der Bau meist durch bloße Bestandteile. Anders verfahren ziehen die Baustoffe mit ihrem klebrigen Speichel und leimen sie aneinander, sofern sie nicht gar reine Speichelnester errichten (Figuren 392 bis 394). Recht verbreitet ist die Einbeziehung von Lehm oder Erde in den Bau; es geschieht dies zuweilen wohl nur, um ihm einen festeren Halt zu geben (*Turdus*), aber es kann auch dazu kommen, daß das Nest fast ganz aus durchspeicheltem oder »geknetetem« Lehm besteht und andere Stoffe nur noch als Bindemittel Verwendung finden (*Corcorax*, *Furnarius*, *Sitta neumayer und tephronota*), oder daß das Nest aus durchspeicheltem Schlamm errichtet wird (manche *Hirundinidae*). *Einige Pinguin-Arten* bauen ihr Nest aus kleinen Steinen.

Es fehlt noch sehr an genauen Beobachtungen darüber, wie die geschickteren Baukünstler bei ihrer Arbeit verfahren. Immerhin hat die Untersuchung auch nach dieser Richtung bereits ihren Anfang genommen.

Vögel, welche napfförmige, von unten und von den Seiten gestützte Nester bauen, beginnen in der Regel mit einem Unterbau, der so gestaltet wird, daß die Nestmulde allerseits eine feste Stütze erfährt und gleichzeitig für den Vogel bequem zugänglich ist (Figur 395). Bis dies Ziel erreicht ist, müssen zuweilen gewaltige Mengen von Baustoff für den Unterbau verbraucht werden: Schacht (1907) berichtet von einem Nest der *Misteldrossel*, das eine Höhe von 1 Meter hatte. Dann erst schreitet der Vogel zur Auskleidung und Formung der Nestmulde und schließlich in vielen Fällen zur Verkleidung der Außenwand.

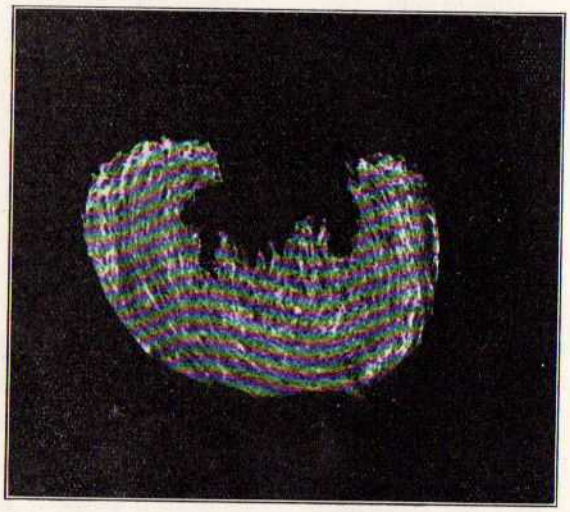
Schichtung, Verflechtung oder Verfilzung der alle Segler (*Micropodidae*), denn sie über-

Figur 392. MACROCHIRES (Micropodidae). — *Chaetura pelagica* Linnaeus: *Nest*, aus Zweigstückchen bestehend, die miteinander durch Speichel verkittet sind. (Nach Beebe, 1907)

Verarbeitung der Baustoffe

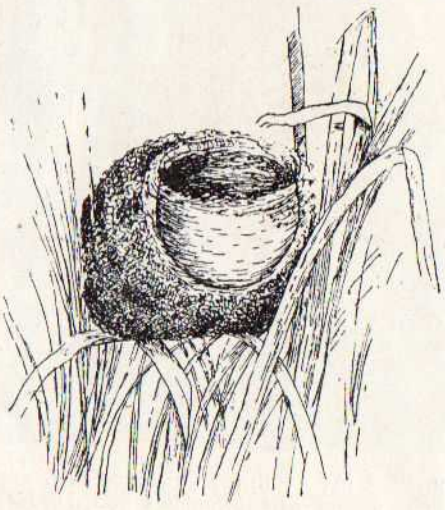
Figur 393. MACROCHIRES (Micropodidae). — *Cypsiurus battassiensis infumatus* Sclater: *Nest*, zusammengeleimt aus Flughaaren von Grassamen und einigen Federn und mit Speichel auf dem Blatt einer Palmyrapalme (Borassus flabelliformis) befestigt. Die Eier werden mit Speichel auf dem Nestboden festgeklebt, um sie vor dem Hinausrollen zu bewahren. Aufgenommen in Siam von E. G. Herbert, 1926.

Schlösser (1927) hat die letzten Stadien des Nestbaues, nämlich die Formung der Nestmulde, bei der Amsel (*Turdus merula*) genau verfolgt.



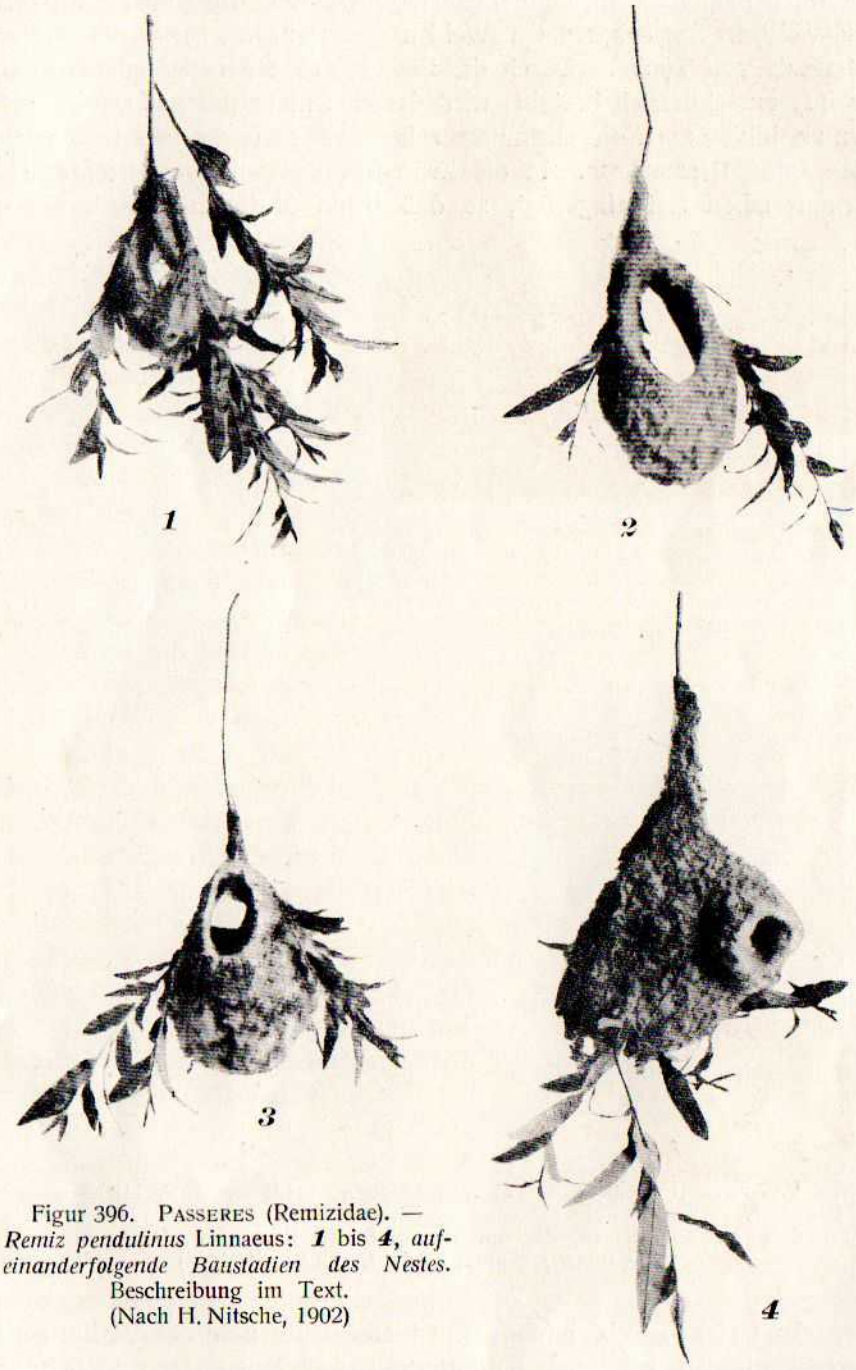
Figur 394. MACROCHIRES (Micropodidae). — *Collocalia* (*wahrscheinlich francica vestita* Lesson): *Nest*, ganz aus erhärtetem Speichel bestehend. Die Speicheldrüsen der Erbauer erfahren zur Brutzeit eine gewaltige Vergrößerung. (Nach Beebe, 1907)

Das Weibchen pflegte sich durchschnittlich 7 Minuten am Nest aufzuhalten und zwischen 2 Besuchen eine Pause von 1 bis 4 Minuten einzuschalten. War es mit neuen Baustoffen (trockenen Halmen) zurückgekehrt, so drückte es zunächst dieses Material mit dem Schnabel tief in die schon ziemlich weit gediehene Nestmulde. Dann begann die eigentliche Bauarbeit. Der Vogel preßte sich sehr tief ins Nest hinein und verfiel sofort in einen krampfartigen Zustand. »Alle Körperkraft schien, nach unten wirkend, nur im Rumpf konzentriert zu sein. Schwanz und Flügel, erst locker und entspannt, gerieten durch die heftige Anstrengung des Gesamtorganismus in schnelle, zitternde Bewegung. Dieses Hineinpressen des Körpers in die Nestmulde dauerte stets genau 4 Sekunden. Es erhob sich dann das Weibchen für einen Zeitraum von 5 Sekunden ein wenig aus der Nestmulde. Entspannung trat ein. Dann erneutes Einpressen des Körpers. Der Wechsel von Arbeit in Anspannung und gelöster Ruhe konnte bis zu 30mal hintereinander erfolgen. Mit jedem Niederducken machte das Tier eine Drehung seines Körpers um etwa 36° gegen seine frühere Stellung. Auf je 10 Duckungen kam also eine Totalumdrehung des bauenden Vogels im Nest. Im allgemeinen erfolgten $2^1/_2$ bis 3 Umdrehungen im gleichen Sinne. Dann setzte, oft erst beim nächsten Nestbesuch, eine Drehung im Gegensinne ein.« Schlösser möchte 2 Arten der Bautätigkeit unterscheiden: die soeben geschilderte triebhafte und daneben die »rationale«. »Öfters kam es vor, daß das Tier plötzlich aus seinem Krampf erwachte, wenn ein etwas zu langer Halm ein Hindernis beim Bau bot. Das widerspenstige Objekt wurde stets mit Sorgfalt in die Nestwand eingeflochten. War das Hälmchen beseitigt, so setzte in wenigen Augenblicken das rhythmische, krampfhafte Arbeiten wieder ein.«



Figur 395. PASSERES (Sylviidae). — *Acrocephalus schoenobaenus* Linnaeus: *Nest im Schilf, halbiert*, um die ungleichmäßige Dicke des äußeren, aus Moos bestehenden Mantels zu zeigen. Nur auf diese Weise konnte die erforderliche Stabilität des Nestes erreicht werden. (Nach Schiermann, 1927)

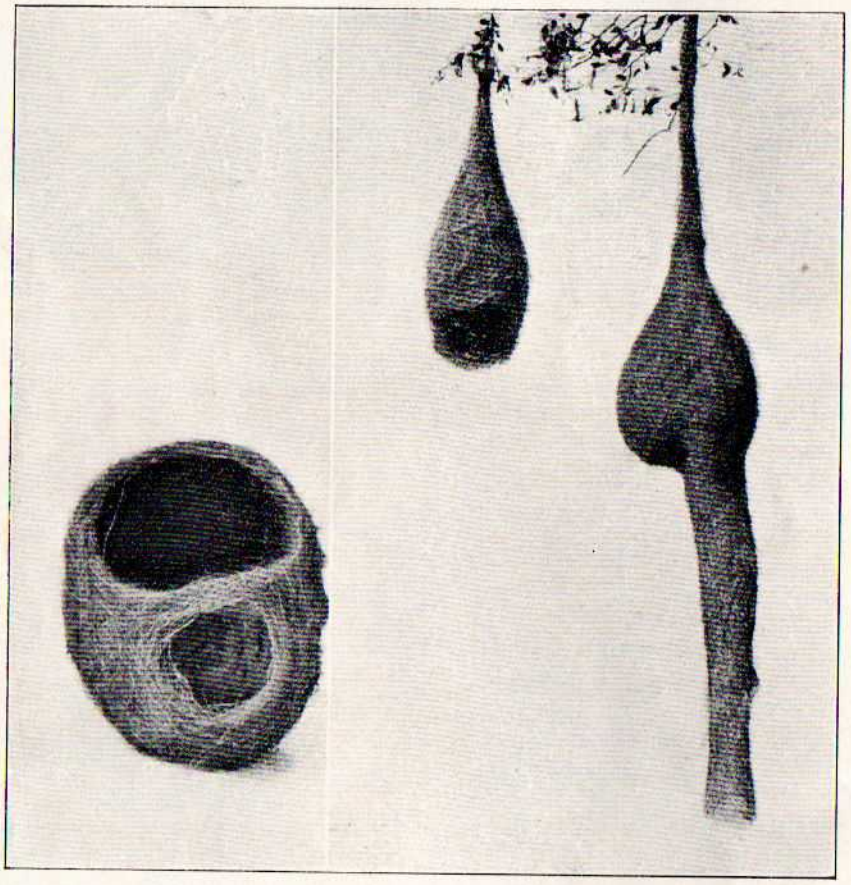
Bei den Hängenestern wird von oben nach unten fortschreitend gebaut. Das Verfahren der Beutelmeisen (*Remiz pendulinus*) ist der Figur 396 zu ent-



Figur 396. PASSERES (Remizidae). — *Remiz pendulinus* Linnaeus: **1** bis **4**, *aufeinanderfolgende Baustadien des Nestes.* Beschreibung im Text. (Nach H. Nitsche, 1902)

nehmen; sie gibt 4 verschiedene Baustadien wieder. 6 aus Südungarn stammende Beutelmeisen-Nester, welche Nitsche (1902) eingehend untersuchte, zeigten eine Zusammensetzung aus 2 verschiedenen Arten von Baustoffen, nämlich (1) langen,

festen Fasern (Grashalme, schmale Grasblätter, Luftwurzeln von Weiden), die auch größtenteils durch Schafwolle ersetzt sein können, und (2) weichen, wolligen, kurzfaserigen Bestandteilen, dem »Polsterstoff«. Als Polsterstoff dienen vornehmlich die wolligen Samenhaare der Weiden und Pappeln, sowie Bestandteile der Fruchtstände von Typha. »Durch die Fasern, aus denen der obere Anfang des Nestes fast ausschließlich besteht, wird dasselbe nicht nur am Zweige befestigt, sondern sie bilden auch die Grundlage seiner Wände und seines Bodens und bestimmen seine Gesamtform. In die Zwischenräume dieses Geflechtes sind die Polstermaterialien fest eingefügt, so daß beide Stoffe zusammen ein dickes,

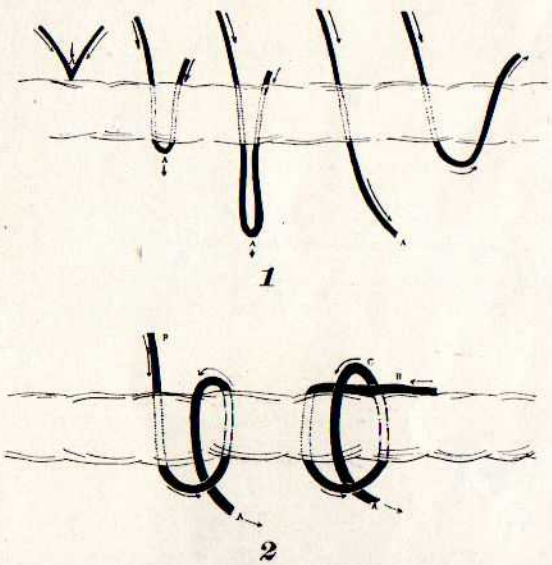


1 *2*

Figur 397. PASSERES (Ploceinae). — *Ploceus philippinus* Linnaeus: *2*, links *unvollendetes*, rechts *fertiges Nest*, von einer Zweigspitze herabhängend; *1*, *unvollendetes Nest* in Ansicht von unten, um den »Steg« zu zeigen, der zum Anflechten der Eikammer (oben) und der Einflugsröhre (unten) benutzt wird. (Nach Wood, 1926)

filziges, sehr festes Gewebe bilden. Am besten kann man das Verhältnis beider vergleichen mit dem bei einem Knüpfteppich zwischen Kette und Schuß einerseits und den eingeknüpften, kurzen Woll- und Seidenfäden andererseits bestehenden. In dem so gebildeten Nestbeutel wird ferner noch eine Schicht lockeren Polsterstoffes aufgehäuft, welche direkt die Eier trägt.« Wie die Vögel dabei zu Werke gehen, hat Marie Assaulenko (1908) beobachtet. »Zwei dünne Weiden-

oder Birkenzweige werden von der Stelle an, wo die Gabel sich bildet, mit langen Hanffasern umwickelt. Um diese zu verfestigen, flattert der Vogel, die Fasern im Schnabel haltend, um den Ast herum, hängt sich auch manchmal an eins der Ästchen an und versucht unter drolligem Kopfnicken das eine Ende der Faser oben am Ast aufzuwickeln. Ist diese höchst schwierige Arbeit endlich gelungen, so flattert und kriecht das Vögelchen sehr gewandt zwischen den herabhängenden Ästchen hin und her, das andere Ende der Faser noch immer im Schnabel haltend, wodurch ein Geflecht entsteht. Sobald das letztere ungefähr 2 Finger breit ist, verwickelt der Vogel die 2 oder 3 herabhängenden Ästchen, jedes einzeln, mit Nistmaterialien, um sie dann an den Enden zusammenzuknüpfen. Auf diesem Fundament entsteht nun die eigentliche Nestmulde, welche fast ausschließlich aus Pflanzenwolle, meist Weidenwolle, hergestellt wird. Jetzt kommen auch die Füßchen des Baumeisters in Betracht. Hat das Nest ungefähr die Form eines Finkennestes erreicht, so bleibt der eine Gatte — soviel ich bemerken konnte, das Männchen — beständig darin sitzen und empfängt die vom anderen Gatten fleißig zugetragenen Niststoffe, welche er sofort unter sich schiebt und mit Hilfe von Schnabel und Füßen zusammenfilzt. Seine Bewegungen sind dabei überaus drollig: er strampelt und scharrt mit den Füßen, zaust mit dem Schnabel im Nest herum und erinnert in seinen Bewegungen sehr lebhaft an ein im Sande sich badendes Huhn. Ist die Nestmulde endlich ganz fertig, so werden die beiden Schmalseiten des Nestes verwebt, eine Arbeit, an der sich beide Gatten beteiligen; somit bekommt das Nest die Form eines Körbchens, welches einen recht breiten Henkel hätte (Figur 396, *2*). Gewöhnlich beginnt das Weibchen zu brüten, sobald die Rückwand des Nestes fertig ist. Die Einflugsröhre wird dann vom Männchen allein angebracht.«

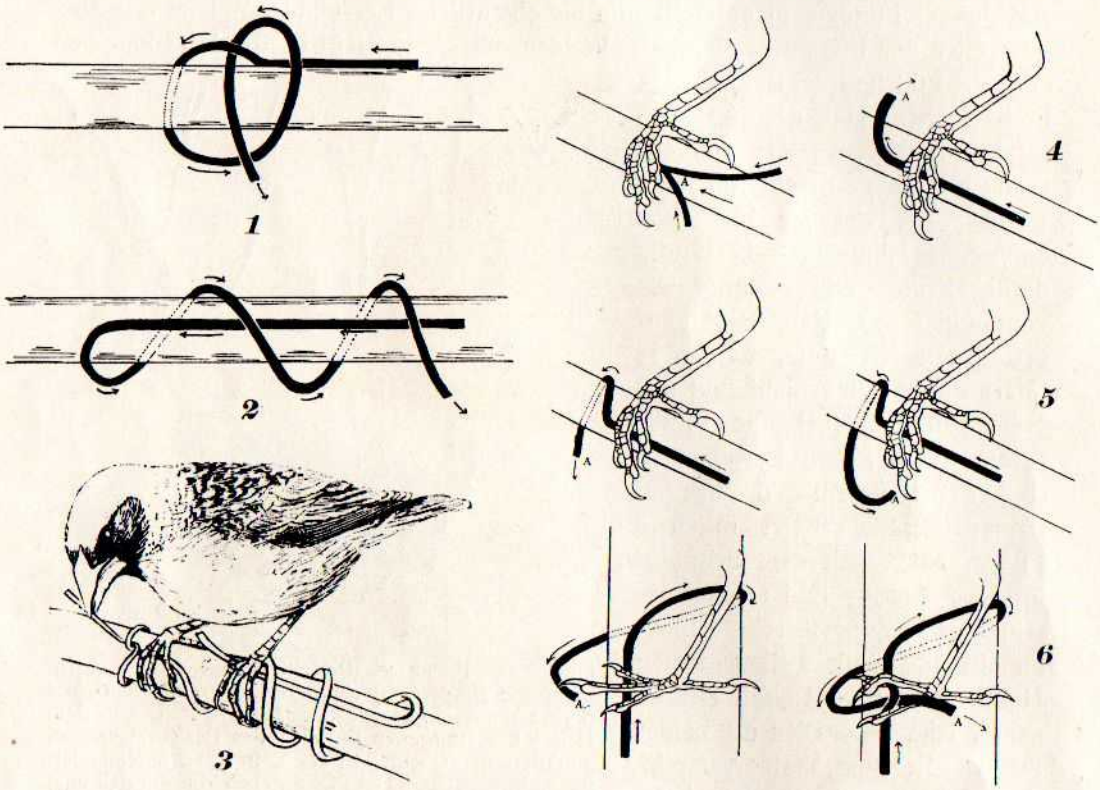


Figur 398. PASSERES (Ploceinae). — *Quelea quelea* Linnaeus: *einige Beispiele für das Durchflechten eines Geflechts mit einem neuen Baststreifen.* Die in dem Geflecht verborgenen Strecken des Baststreifens sind punktiert dargestellt. In (*1*) 5, in (*2*) 2 aufeinanderfolgende Stadien. Die Pfeile geben die Zugrichtung, (*A*) die Angriffsstelle des Schnabels an. (Nach Friedmann, 1922)

Das Nest der Beutelmeise wird also als ein hängender Kranz angelegt; Rückwand und Vorderwand werden zuletzt in Angriff genommen. Entsprechend verfahren nach Ruß (1879) *einige Webervögel*, die kugelförmige Nester mit seitlichem Einschlupf errichten, so *Quelea quelea* und *Ploceus melanocephalus*. Von dem letztgenannten heißt es: »Findet das Männchen einen passenden horizontalen Zweig, so umwickelt es diesen und benutzt ihn, so vorgerichtet, für die Anlage des ersten, stets aufrecht, also vertikal stehenden und später als Eingangsschwelle dienenden Kranzes. Nach der einen Seite flicht der Baumeister die Flugröhre,

nach der anderen das eigentliche, kugelförmig gestaltete Nest an diesen Kranz. Die Form der Kugel wird erst lose hergestellt aus unregelmäßig kreuz und quer liegenden Rispen, dann erst wird das Gewölbe regelrecht durch Bast, Fasern und starke Grashalme, am liebsten jedoch aus gebogenen, dünnen, frischen Birkenreisern gefertigt.«

Auf etwas andere Weise wird das beutelförmige, mit einer sehr langen Einflugröhre versehene Nest des Bayawebers (*Ploceus philippinus*) hergestellt. Das Männchen baut zunächst eine langgestreckte Glocke und webt dann an deren unteren Rand eine feste Querverbindung, so daß die Glocke von hier ab in 2 Räume zerlegt wird, von denen der eine einen gewölbten Boden erhält und



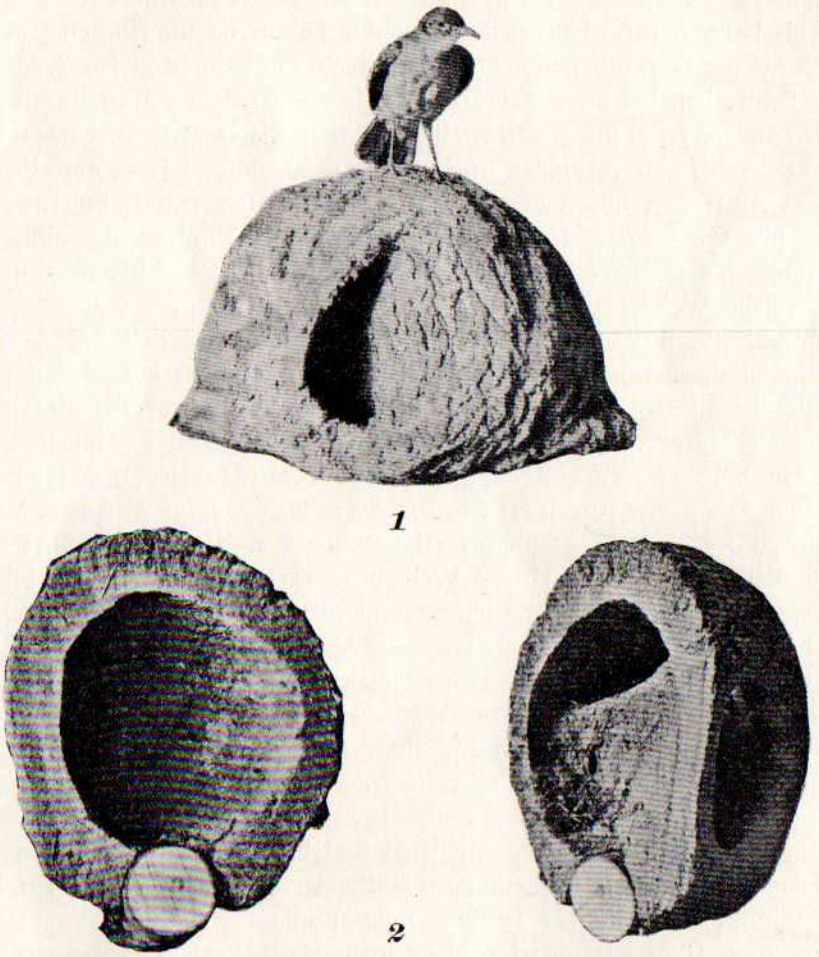
Figur 399. Passeres (Ploceinae). — *Quelea quelea* Linnaeus: *einige der beim Umflechten eines Zweiges zur Verwendung kommenden Knotenarten.* Die in der Ansicht unverdeckten Strecken des Baststreifens schwarz, die verdeckten punktiert dargestellt. Die Pfeile geben die Zugrichtung des — in **3** dargestellten — Vogels an. **3** zeigt die planmäßige Zusammenarbeit von Schnabel und Füßen; **4** bis **5**, sowie **6** illustrieren die Beteiligung des Fußes in aufeinanderfolgenden Stadien dieses Zusammenwirkens. (*A*) Angriffsstellen des Schnabels.
(Nach Friedmann, 1922)

damit zur Eikammer wird, während der andere zu einem langen, abwärts gekehrten Tunnel ausgezogen wird, welcher dem Ein- und Ausflug dient (Figur 397).

Einzelheiten über die bei den *Ploceiden* so hoch entwickelte Flechtkunst, bei der Schnabel und Füße zu geschicktem Zusammenspiel verwendet werden, hat Friedmann (1922) bekanntgegeben; es genüge hier der Hinweis auf die Figuren 398 und 399 und deren Erläuterung.

Unter den Lehmbauern sind neben den Töpfervögeln (*Furnarius*, Figur 400) die *Felsenkleiber* besonders bemerkenswert. Ihr meist an Felswände geklebtes Nest

hat etwa die Gestalt eines kurzrohrigen, auf die Unterlage gestülpten Trichters. Seine Wände bestehen nicht etwa aus reinem Lehm, sondern sind »in Wirklichkeit recht kompliziert, außer Steinsplittern findet man hier Ästchen, Lappen, Blättchen, Düngerstücke, zerdrückte Insecten, Wollflöckchen und so weiter. Im allgemeinen sind diese Materialien in geringer Menge vorhanden; sie dienen nur dazu, die Haltbarkeit der einzelnen Lehmklümpchen zu erhöhen. Unter den Kleibern kommen Individuen vor, die ihre Nester besonders auszuschmücken lieben; einst bemerkte Sarudny im Gebirge Kara-Lüke einen grünen Fleck an einem Felsen, der lebhaft



Figur 400. Passeres (Furnariidae). — *Furnarius rufus* Gmelin: oben *ein von vorn gesehenes Nest mit seinem Erbauer*, unten *die beiden Hälften eines sagittal durchschnittenen Nestes*, um die Gliederung in Vorraum und Brutraum zu zeigen. Der Vorraum liegt bald (wie in **1**) links, bald (wie in **2**) rechts vom Brutraum (in den Provinzen Buenos Aires und Entre Rios liegt er meist auf der linken Seite). Gewicht des fast ganz aus Lehm bestehenden Nestes 3 bis 4,5 kg; Gewicht seines Erbauers etwa 75 g. (Nach Doello-Jurado, 1919)

in den Strahlen der aufgehenden Sonne funkelte: bei genauerer Besichtigung erwies er sich als ein Kleibernest, dessen Oberfläche dicht mit den Flügelfedern verschiedener *Cetonia- und Buprestis-Arten* belegt war« (Sarudny & Härms, 1923). Ungeheure Lehmmengen werden zuweilen von diesem kleinen Vogel (Gewicht der *Sitta tephronota* etwa 40 Gramm) verbaut; Nester, die Sarudny fand, erreichten

ein Gewicht von 45 Pfund, und der gleiche Forscher schätzt das Gesamtgewicht des verbrauchten Lehmes (wovon viel zum Verschmieren von Felsspalten Verwendung findet) auf mitunter 80 Pfund. Nach Sarudny werden die Nester der Felsenkleiber von beiden Geschlechtern gebaut, »wobei sich das Männchen mehr um die Außenteile, das Weibchen hingegen mehr um die Innenteile bemüht«. Bei einer verwandten Art, *Sitta europaea*, welche die Öffnungen vorgefundener Baumhöhlen durch eine Lehmwand verengert, baut (nach Rendle, 1915) nur das Weibchen, und zwar geht das »Mauern« in folgender Weise vor sich. Der Vogel führt die Mauer kranzförmig um die Ränder der Öffnung auf, »indem er erbsen- bis bohnengroße Klümpchen feuchter Lehmerde im Schnabel herbeiholt und nach Art der Schwalben kunstgerecht Schicht auf Schicht klebt. Während nun aber die Schwalben bei ihrer Maurerarbeit die verschiedenen Mörtellagen ziemlich lose aufeinandersetzen, pflegt das Kleiberweibchen die einzelnen Bällchen dadurch fest und dauerhaft zu verbinden und zu verkitten, daß es jedes derselben sofort nach dem Auftragen mit dem Schnabel sorgfältig bearbeitet, und zwar durch längeres, überaus hastiges Daraufpicken und Daraufhämmern, das einigermaßen dem »Trommeln« der *Spechte* ähnelt, wodurch die Masse gleichsam durchknetet und auf solche Weise fest und bündig gemacht wird«.

Dauer des Nestbaues

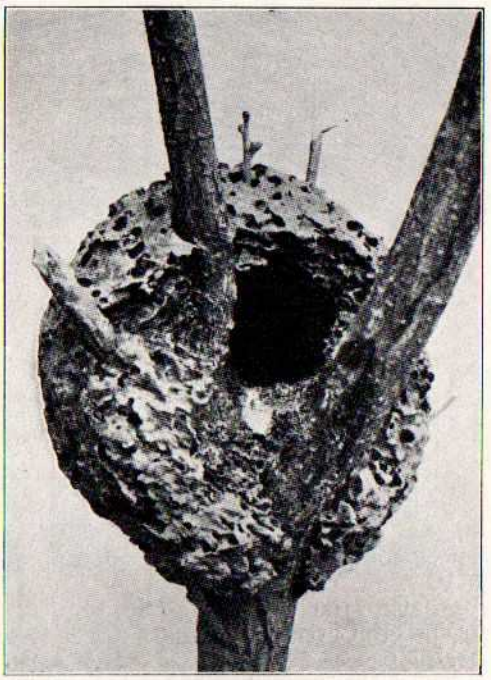
Obwohl die meisten Vögel nur wenige Stunden täglich mit dem Bauen beschäftigt sind, so pflegt das Nest doch nach erstaunlich kurzer Zeit zur Aufnahme der Eier fertig zu sein. Bei täglich 2- bis 3stündiger Arbeitszeit ist das Nest der Misteldrossel (*Turdus viscivorus*), an dem nur das Weibchen schafft, in etwa 7 bis 8 Tagen fertiggestellt; drängt die Zeit aber (2. Brut!), so reichen schon 3 Tage aus. Das große Kugelnest des *Ploceus melanocephalus* wird vom Männchen innerhalb zweier Tage im Rohbau fertiggestellt; 2 weitere Tage währt die Ausfütterung der Eikammer durch das Weibchen. Das umfangreiche Beutelnest der Schwanzmeise (*Aegithalus caudatus*) entsteht durch gemeinsame Tätigkeit beider Gatten in 9 Tagen; fernere 9 Tage nimmt die Ausfütterung mit Federn in Anspruch — es sind über 2000 Federn in einem solchen Nest gefunden worden! —, die anscheinend vorwiegend Sache des Weibchens ist (R. H. Brown, 1924). Lange währt dagegen naturgemäß die Herstellung eines nur aus Speichel bestehenden Salanganennestes: nämlich bei *Collocalia francica vestita* nach den Feststellungen Francks (1926) 33 bis 41 Tage. »Die größte Leistung, welche ein Paar in einer Nacht vollbrachte, war eine aus reinem Speichel bestehende Ansatzfläche von 45 Millimeter Länge, 8 Millimeter Höhe und 2,5 Millimeter Dicke.« Nach den Erfahrungen Rendles nimmt beim Kleiber (*Sitta europaea*) »die Herstellung eines Baues bei dem ganz ungestümen Baubetrieb nicht mehr als 2 Wochen in Anspruch, selbst dann, wenn die Lehmwand, wie bei den Schwarzspechtlöchern, von reichlicher Handgröße ist.«

Die Mehrzahl der Vögel bevorzugt zum Bauen die ersten Stunden nach Sonnenaufgang, oft schon um deswillen, weil die zu verwendenden Gräser und Fasern durch den Nachttau geschmeidig geworden sind.

Aushöhlen von Holz und Erdreich

Die Nestbautätigkeit besteht keineswegs stets im Herbeitragen von Stoffen, sondern bei *einigen Höhlenbrütern* in deren Wegschaffen — eine Arbeit, die eine sehr beträchtliche Kraftentfaltung erfordern kann. Das gilt vornehmlich für diejenigen *Spechte*, welche ihre Nisthöhle in gesundes Holz zimmern. Beim Abschlagen der Späne »wirkt die Hornscheide des Schnabels

bei den Spechten nicht etwa wie ein scharfes Messer oder ein Beil, sondern ausschließlich als ein keilförmiger Hammer mit stumpfer Schneide. Will der Schwarzspecht (*Dryocopus martius*) größere Späne — von ungefähr 10 Zentimeter und noch mehr Länge — abschlagen, so hackt er keineswegs blindlings darauf los, sondern führt, wenn er eine Stelle zu bearbeiten beginnt, gewöhnlich von oben nach unten hüpfend, senkrecht übereinander 3 bis 4 Hiebe, hüpft wiederum empor und zwängt den Schnabel gleichsam als Stemmeisen in die durch die Einschläge entstandenen Fugen, um dadurch die bereits etwas gelockerten, zäheren Holzteile vollends abzuschleißen und hinter sich zu schleudern« (Rendle, 1914). Andere Vögel als die *Picidae* vermögen gesundes Holz nicht anzugreifen; sofern sie, wie *viele Capitonidae und Paridae*, sich selbst eine Höhle im Inneren von Stämmen bereiten, beschränken sie sich auf das Aushöhlen abgestorbenen Holzes. Weit verbreiteter als die Holzbearbeitung ist das Ausscharren von Erdgängen, deren blindes Ende zur Eikammer erweitert wird. Dieser Arbeit unterziehen sich zur Vorbereitung der Brutpflege *Apteryx, die Todidae, die meisten Meropidae, fast alle kleineren Tubinares, einige Alcidae, Momotidae, Galbulidae, Bucconidae und Alcedinidae*, unter den Limicolae *Dromas ardeola*, unter den Striges *Speotyto cunicularia*, unter den Psittaci *Cyanolyseus patagonicus*; aus der Ordnung der Passeres gehören hierher einige *Hirundinidae* (so *Riparia riparia, Psalidoprogne* und *Stelgidopteryx*), *einige Dendrocolaptiden, Pteroptochiden* (*Hylactes*), ein *Sturnide* (*Pseudopodoces*), ferner *Pseudochelidon, Pardalotus* und andere. Zum überwiegenden Teile sind das Arten, die in offenem, baumarmem oder baumlosem Gelände leben; ihre nächsten Verwandten bauen entweder Reisignester in Büsche (*Podoces*, aber nicht *Pseudopodoces*), oder sie verfertigen halbkugelige Schlammnester an Felsen (die *meisten Hirundinidae* außer *Riparia riparia, Stelgidopteryx und anderen*), oder aber sie legen ihre Eier in vorgefundenen Höhlungen ab (*alle Striges* außer *Speotyto*; *fast alle Psittaci*, aber nicht *Cyanolyseus*; *alle Philydorinae*, außer *Automolus und Sclerurus*; *viele Meropidae, Alcedinidae und Bucconidae*).



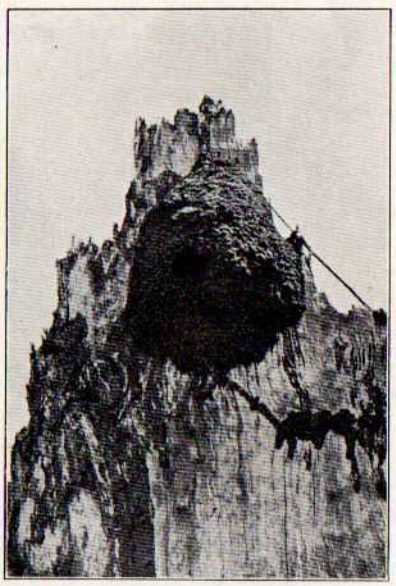
Figur 401. Pici (Picidae). — *Micropternus brachyurus williamsoni* Kloss: *Nisthöhle, eingemeißelt in den kugeligen, sehr harten Bau einer Baumameise*, etwa $3^1/_2$ m über dem Boden. Die Ameisen benutzen den Bau, auch nachdem der Specht sich darin festgesetzt und seine Eier abgelegt hat.
(Aufgenommen in Siam von E. G. Herbert, 1926)

Bei der Grabtätigkeit dienen Füße und Schnabel als Werkzeuge. Wie wohl bei allen Vögeln, die eine schwere Hack- oder Minierarbeit zur Herstellung der Wiege zu verrichten haben, so lösen sich auch bei der Uferschwalbe (*Riparia riparia*) die Gatten bei diesem Geschäfte ab. Nach Studer und Fatio (1894) war ein Paar

imstande, innerhalb von 48 Stunden einen Gang von mehr als 60 Zentimeter Länge zu graben. Ein Paar des kleinen Eisvogels *Ceyx tridactylus*, das Stuart Baker (1927) bei der Arbeit beobachtete, höhlte in weniger als 40 Minuten einen Tunnel von etwa 25 Zentimeter Tiefe aus; die Vögel lösten dabei mit dem Schnabel den Sand ab und warfen ihn hinter sich »wie ein grabender Hund«.

Benutzung von Ameisen- und Termitenbauten

In den tropischen Ländern gibt es eine ganze Reihe von Arten aus den Gruppen der *Picidae*, *Halcyones*, *Psittaci*, welche ihre Eier, statt sie selbstgeschaffenen oder vorgefundenen Baumhöhlen anzuvertrauen, regelmäßig in die Bauten von Erdtermiten, Baumtermiten oder Baumameisen ablegen, nachdem sie ein Loch hineingearbeitet haben, groß genug, um den Vogel einschlüpfen zu lassen. So verfährt unter den Spechten *Micropternus brachyurus*: er brütet im Zentrum der großen kugeligen Bauten von Crematogaster und verwandten Ameisengattungen, die ihre aus zusammengekitteten Laubstückchen



Figur 402. Halcyones. — *Halcyon sancta* Vigors & Horsfield: *Nest an einem Baumstumpf im Inneren eines Baum-Termiten-Baues.* Aufgenommen in New South Wales von Ch. Barrett. (Nach S. A. White, 1922)

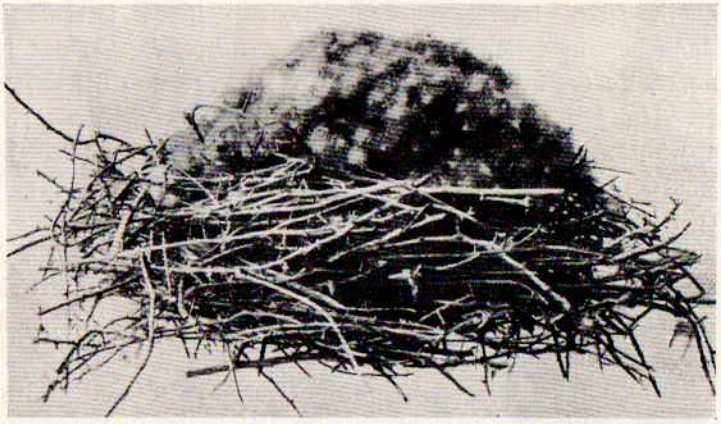
Figur 403. Lari. — *Gygis alba* Sparrman: *ein Ei, ohne weiteres auf einen Ast abgelegt.* In dieser Lage wird es bebrütet. (Im Tuamotu-Archipel aufgenommen von R. H. Beck, 1923)

bestehenden Papiermaché-Nester hoch oben in den Ästen von Bäumen anfertigen (Figur 401). Die stete Verteidigungsbereitschaft dieser wehrhaften Ameisen richtet sich nie gegen den Specht oder seine Brut; auch bleibt der Bau, der ein Spechtnest enthält, weiterhin von den Ameisen bewohnt, obwohl der Eindringling sich reichlich von ihnen und ihren Larven und Puppen nährt. Auch *Halcyon chloris* richtet sich gern in solchen Ameisenbauten ein (Herbert, 1924). Die Bauten von Baumtermiten sind bei *Eisvögeln* des indo-australischen Gebietes sehr beliebt, vor allem bei Angehörigen der Gattungen *Tanysiptera* und *Halcyon* (Figur 402); einige brasilianische und papuanische *Papageien* (*Eupsittacula aurea*, *Tirica*, *Micropsitta*) haben die gleiche Gewohnheit angenommen, während der australische Papagei *Psephotus pulcherrimus* regelmäßig in den Bauten von Erdtermiten nistet.

Fehlen des Nestbautriebes

Wenn wir die große Gruppe von Vögeln übergehen, die nur sehr wenig Niststoffe zu einer dürftigen Unterlage für die am Boden abzulegenden Eier zusammen-

tragen, so bleiben lediglich noch die Arten zu erwähnen, die an dem erkorenen Nistplatz keinerlei Veränderungen — außer etwa seiner Vertiefung zu einer Eimulde — vornehmen (Figur 403). Bei manchen Offenbrütern erfolgt dies, weil jede Anhäufung von Niststoffen verräterisch wirken würde: sie verlassen sich auf die ausgezeichnete Schutzfärbung des brütenden Vogels (*Caprimulgidae*) oder (auch) der Eier (*manche Lari* und *Limicolae*, *Colymbus*, *manche Kraniche*, *Lagopus* und so weiter). Andere Arten sind der Bautätigkeit, welche ihre nächsten Verwandten noch ausüben, völlig entwöhnt worden, weil sie dazu übergegangen sind, fremde Nester (oft nach Kampf) mit Beschlag zu belegen: hierher gehören die Angehörigen der Gattung *Falco*, der Stärling *Molothrus* (*Agelaioides*) *badius*, der Ibis *Guara rubra*, die Webefinken *Clytospiza monteiri*, *Amadina erythrocephala*, *Amadina fasciata* und andere, welche freistehende Nester, und eine große Anzahl von Höhlenbrütern, welche verlassene Spechthöhlen oder von anderen Vogelarten und von Nagetieren gegrabene Erdgänge für ihre eigenen Zwecke verwenden. Der sekundäre Verlust des Nestbautriebes kann so weit zurückliegen, daß kein



Figur 404. ANSERES. — *Malacorhynchus membranaceus* Latham: *das Weibchen hat als Unterlage für seine Eier ein verlassenes Nest des Stachel-Ibis, Carphibis spinicollis* Jameson, *gewählt*, und sein Gelege völlig mit den eigenen Nestdunen zugedeckt. (Nach North, 1913)

einziger Angehöriger einer ganzen Ordnung oder Familie mehr die Gewohnheit besitzt, Niststoffe einzutragen: wir erinnern an die *Striges*, die *Coraciidae*, *Trogonidae*, welche sich mit vorgefundenen Hohlräumen der verschiedensten Art begnügen, oder an die *Anseres* und *Limicolae*, welche zum Teil zwar gern auf erhabenen Punkten ihr Nest errichten, dann aber durch den Baumbewuchs geschaffene Nestmulden oder fremde Plattformnester (Figur 404) benutzen müssen, weil sie nicht imstande sind, Zweige zu transportieren und zu einer tragfähigen Unterlage zu schichten.

Wiederbenutzung des alten Nestes

Freistehende Nester werden von den wenigsten Vögeln mehr als einmal benutzt. Insbesondere gilt das für die *Passeres*, welche selbst für Ersatzbruten ein neues Nest, oft in unmittelbarer Nachbarschaft des ersten oder an dessen ehemaligem Standorte, zu errichten pflegen; sie erleichtern sich ihre Aufgabe dabei meist dadurch, daß sie das alte Nest zum Teil abtragen und die Baustoffe in das neue Nest einfügen. Hier und da begegnet man bei *Passeres* der Gewohnheit,

das Nest der vergangenen Brutperiode zu überbauen. Der Webervogel *Plocepasser mahali* nimmt unter den *Passeres* eine Sonderstellung ein: er flicht sein großes Nest nicht nur für eine Brutperiode, sondern besetzt es das ganze Jahr über und zieht mehrere Bruten darin auf. Die großen Reisighaufen, welche *viele Accipitres, Ciconiae* und *Ardeae* zusammentragen, pflegen alljährlich wieder benutzt, zuvor aber repariert und höhergetürmt zu werden. *Aquila chrysaëtos* und *Haliaëtus albicilla* tun dies nicht; sie wechseln in der Regel zwischen 2 oder gar 3 Horsten, und nach einigen Jahren der Benutzung wird dann mindestens ein Jahr eingeschaltet, in welchem der Horst leersteht (und die zwischen den Niststoffen hausenden Parasiten absterben?). Höhlenbrüter, insbesondere einige *Spechte und* die *Papageien*, halten mit großer Beharrlichkeit an dem einmal geschaffenen oder eroberten Nistraum fest, und man kann sich auf die Beständigkeit dieser Eigenschaft so sicher verlassen, daß das Recht, aus genau bezeichneten Baumhöhlen alljährlich die Papageienbrut auszuheben, sowohl in Brasilien wie auf den Molukken vom Vater auf den Sohn vererbt wird.

Bautätigkeit nach Brutbeginn

Das Erscheinen des ersten Eies bedeutet keineswegs stets die Einstellung der Bautätigkeit. Ist die letztere eine Angelegenheit beider Geschlechter, so vollendet das Männchen in vielen Fällen (so bei *Remiz, Ploceus*) das Nest erst zu einem Zeitpunkt, an dem das Weibchen bereits in der notdürftig hergerichteten Wiege brütet. Handelt es sich um Plattformnester, so wird der Nestrand bei vielen Arten während des ganzen Brutgeschäfts und auch noch während des Heranwachsens der Jungen dauernd erhöht; es wird dadurch erreicht, daß der brütende Vogel mehr und mehr versteckt und gleichzeitig auch die Gefahr verringert wird, die Jungen möchten aus dem Neste fallen (*Ardea, Hydranassa, viele Accipitres*). Manche *Raubvögel* tragen hierfür mit Vorliebe frische, belaubte Zweige ein, welche von Zeit zu Zeit erneuert werden; besonders bei *Pernis* hat sich diese Gewohnheit zur Regel ausgebildet. Nachträgliche Veränderungen am Nest werden ferner bei solchen Arten oft erforderlich, deren Bau durch Überschwemmungen bedroht werden kann. Wenn Gefahr im Verzuge liegt, wird bei *Pygoscelis adeliae* (nach Levick, 1915) die bedenkliche Situation sofort erkannt, und die Höherschichtung des steinernen Nestes erfolgt seitens beider Gatten nicht immer erst, wenn das Nest schon vom Schmelzwasser umgeben ist, sondern mitunter bereits, solange es noch auf trockenem Boden steht.

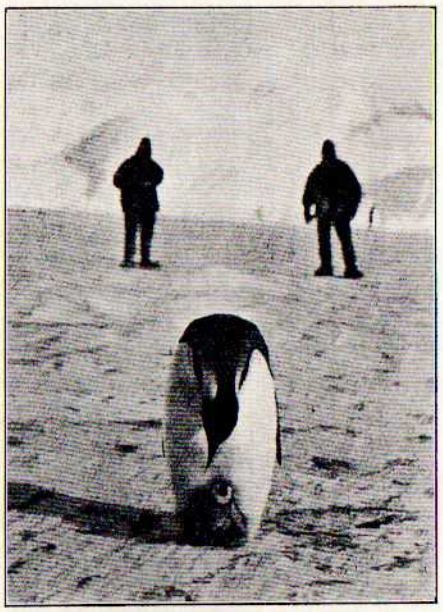
Organveränderungen zur Nestbau-Zeit

Nur bei wenigen Vögeln gehen zur Brutzeit histologische Veränderungen an Organen vor sich, die mittelbar oder unmittelbar in den Dienst des Nestbaues gestellt werden. Am auffälligsten ist das periodische Anschwellen der Speicheldrüsen bei den Seglern (*Micropodidae*) und *einigen* Schwalben (*Hirundinidae*), wovon schon auf Seite 156 die Rede war.

Eiablage und Klima

Die Jahreszeit, zu welcher die Eiablage erfolgt, ist durchaus nicht immer diejenige, in der das Brutpaar die angenehmsten Witterungsbedingungen vorfindet. Nicht auf das Wohlbefinden der alten Vögel wird Rücksicht genommen, sondern auf die Bedürfnisse des Nachwuchses, und daher wird die Abhängigkeit der Brutzeit vom Klima nur dann deutlich, wenn man allen Betrachtungen den Zeitpunkt zugrunde legt, an welchem die Jungen ihre Selbständigkeit erlangen. Das ist nämlich der Termin, an dem die günstigsten Ernährungs- und Witterverhältnisse bestehen müssen. Nimmt die Entwickelung der Eier und Jungen lange Zeit in Anspruch, so liegt im allgemeinen der Beginn der Brutzeit entsprechend

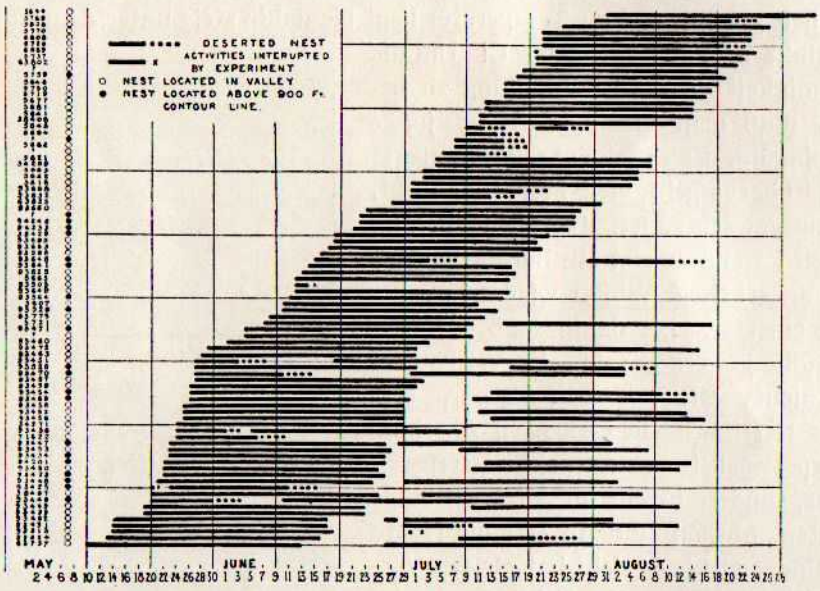
früher als bei kurzbrütenden und rasch heranwachsenden Arten. So legt der Bartgeier (*Gypaëtus barbatus*), dessen Brutdauer 56 Tage beträgt, in Südeuropa seine Eier schon im Januar (zuweilen schon Ende Dezember); die Jungen fallen dann im März aus, sie werden bis Mitte Juli gefüttert; einer Führung durch die Eltern sind sie bis September bedürftig; im Oktober beginnen diese mit neuen Brutvorbereitungen. Ähnlich verhält es sich mit anderen großen Raubvögeln, so dem Gänsegeier (*Gyps fulvus*) und dem Seeadler (*Haliaëtus albicilla*). Noch drastischer ist das Beispiel des Kaiserpinguins (*Aptenodytes forsteri* (Figur 405). Er legt sein Ei unter 64° südlicher Breite im tiefsten Winter, nämlich Anfang Juli, und wenn dann nach schätzungsweise 53 Bebrütungstagen das Junge zur Welt kommt, ist der (einzige bisher entdeckte) Brutplatz (das See-Eis vor dem Kap Crozier am Fuße der Vulkane Erebus und Terror) noch immer für den größten Teil des Tages in Dunkelheit gehüllt, und die Temperatur liegt bis dahin stets unter dem Nullpunkt, ja sie sinkt mitunter auf — 50° C! Um die Notwendigkeit dieser Zeiteinteilung zu begreifen, muß man wissen, daß der junge Kaiserpinguin, der aus einem relativ äußerst kleinen Ei hervorgeht, viele Monate braucht, ehe er ausgewachsen ist, daß aber schon im März, also wenn er erst ein halbes Jahr alt ist, der antarktische Winter wieder in voller Schärfe einsetzt. Bis dahin muß er völlig selbständig geworden sein. Er vermausert daher nicht, wie *andere Pinguine*, sein wolliges Nestlingskleid erst nach Abschluß des Körperwachstums gegen ein wasserfestes Gefieder, sondern bereits im Alter von 4 bis 5 Monaten, obwohl er dann erst die Hälfte seines Endgewichts erreicht hat. Dieser Vorgang tritt im Januar oder Februar, also im antarktischen Hochsommer, ein. Die Jugendentwickelung erfolgt demnach beim Kaiserpinguin aus dem dargelegten Grunde gewissermaßen überstürzt. Weit günstiger liegen die Bedingungen für den etwas kleineren Königspinguin (*Aptenodytes patachonica*), da er in milderem Klima brütet. Auf der Macquarie-Insel (etwa 55° südlicher Breite) legt dieser Vogel sein wolliges Jugendkleid erst ab, nachdem er völlig ausgewachsen ist, nämlich im Alter von 10 Monaten; solange darf er sich nicht aufs Wasser wagen, er hat es aber auch zuvor nicht nötig, da der Winter am Brutplatze ziemlich mild ist. Diese Art kann es sich auch leisten, ihr Ei erst im Frühjahr (November) zu legen (E. A. Wilson, 1907).



Figur 405. SPHENISCI. — *Aptenodytes forsteri* Gray, *sein Junges auf den ausgebreiteten Schwimmhäuten haltend und wärmend.*
Nach einer Aufnahme von E. A. Wilson, 1907.

In den gemäßigten Zonen findet man die Eier der kleineren Vögel, die sich ja rasch entwickeln, mit wenigen Ausnahmen im Frühjahr und Frühsommer. Handelt es sich dabei um spät eintreffende Zugvögel, so beginnen nahezu alle Individuen fast gleichzeitig mit dem Brutgeschäft; eilt dessen Erledigung da-

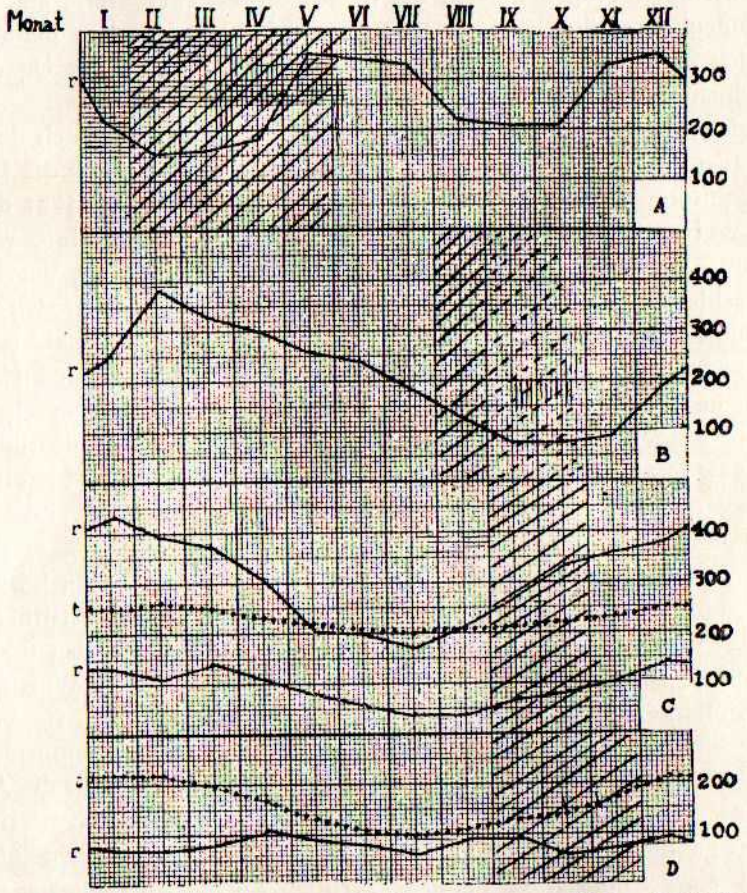
gegen nicht, so kann der individuellen Stimmung und (teilweise durch das Lebensalter bedingten) Disposition ein weiter Spielraum offen bleiben (Figur 406). Unter den zu ungewöhnlicher Jahreszeit brütenden Arten ist der Eleonorenfalk (*Falco eleonorae*) besonders bemerkenswert. Er legt nämlich seine Eier auf den Kykladen regelmäßig erst um den 1. August herum, also viel später als alle anderen Falken. Krüper (1864) ist den Ursachen dieser Erscheinung nachgegangen und hat sie in dem Umstand gefunden, daß bis Ende August das Vogelleben auf diesen Felseninseln äußerst gering ist, daß es aber von da ab von wandernden, fetten Kleinvögeln wimmelt, welche die Hauptnahrung des Falken bilden. Im Gefolge ihrer Beutetiere scheinen dann die jungen Eleonorenfalken im September und Oktober nach Süden abzuwandern, wobei sie bis nach Madagaskar gelangen.



Figur 406. Passeres (Troglodytidae). — *Troglodytes aëdon* Vieillot: *Brutperioden von 85 Paaren, die im Jahre 1927 bei Gates Mills (Ohio) nisteten.* Die Linien bezeichnen die Brutperiode, von der Ablage des 1. Eies an bis zum Ausfliegen der Jungen gerechnet. Wird eine Linie durch Punkte fortgesetzt, so bedeutet dies den vorzeitigen Abbruch der Brutpflege. Das Diagramm zeigt eine beträchtliche individuelle Variation hinsichtlich des Beginnes der 1. Brut (Extreme: 10. Mai bis 31. Juli); es verdeutlicht ferner die Tatsache, daß nur solche Paare zu einer 2. Brut schreiten, die frühzeitig mit der 1. Brut begonnen hatten. (Nach Baldwin und Bowen, 1928)

In den Tropen ist die Brutzeit weitgehend abhängig von den Regenzeiten (Figur 407). Im allgemeinen herrscht daher auch zwischen den Wendekreisen eine ausgesprochene Periodizität der Fortpflanzungserscheinungen, wobei wieder die Rücksicht darauf bestimmend ist, daß die Nahrung dann am reichlichsten geboten werde, wenn der Nachwuchs ihrer am dringendsten bedarf. Körnerfresser, Fruchtfresser und Insectenfresser kommen in den Äquatorialgebieten meist während oder am Ende der Regenzeit aus dem Ei, welche nicht allein einen Überfluß an Nahrung beschert, sondern auch eine Zunahme der Vegetationsdichte mit sich bringt. Fischfresser dagegen verlegen ihre Brutzeit dort oft in die Trockenzeit, da während der Dürre ihre Nahrung sich an einigen wenigen Plätzen in großer Menge zusammendrängt und sehr leicht erbeutet werden kann

(Graf Zedlitz, 1911), und diejenigen Vogelarten, die auf den Uferbänken der Flüsse Afrikas brüten, sind natürlich gleichfalls auf jene Monate angewiesen, in denen der Wasserstand niedrig ist (L. Schuster, 1928). Es gibt nun freilich zwischen den Wendekreisen eine ganze Reihe von Landgebieten, in denen die periodischen Klimaschwankungen ein nur sehr bescheidenes Ausmaß erreichen und die Entwickelung der Brut in keinem Monat des Jahres gefährdet erscheint; aber selbst da ist bei den meisten Arten die Tendenz unverkennbar,



Figur 407. Accipitres. — *Polyborus plancus* Miller: *Brutzeiten* (schraffiert) *in ihrer Abhängigkeit von der Periodizität des Klimas.* ***A***, in Guiana; ***B***, in Pará; ***C***, in Rio de Janeiro und dem Hinterland (Alto da Serra); ***D***, in Montevideo. (*r*) Regenkurve; (*t*) Temperaturkurve. In den Tropen (***A***, ***B***, ***C***) beginnt die Brutzeit, bevor die Regenzeit (voll) einsetzt. (Nach H. Snethlage, 1928)

die Fortpflanzungsperiode aller Individuen auf bestimmte Monate zusammenzudrängen. Der biologische Vorteil dieser Tatsache liegt klar zutage: die Aussicht, einen gleichgestimmten Ehepartner zu finden, wird dadurch für das Individuum, das in den Fortpflanzungszyklus eingetreten ist, wesentlich erhöht. Diese Rücksicht ist es auch wohl vornehmlich, welche dazu geführt hat, daß manche auf tropischen Inseln brütende *Seevögel* sich dort nur während eines kurzen Zeitabschnittes zusammenfinden und, wie es Schauinsland (1899) auf Laysan beobachtete, »fast auf Stunden genau« von allen Seiten herbeiströmen.

Da auf Laysan (wie auch auf anderen ozeanischen Inseln) eine ganze Reihe von Arten in ungeheurer Individuenzahl von den Brutplätzen Gebrauch macht, für sie alle aber der Raum nicht ausreichen würde, wenn sie gleichzeitig dort zusammenträfen, so hat sich ein geregelter Turnus entwickelt. »Ist eine Art mit ihrem Brutgeschäft fertig, so macht sie der anderen Platz; während sie die Insel verläßt, stellt sich die andere ein. Die Folge davon ist, daß man fast zu jeder Jahreszeit brütende Vögel auf Laysan findet.«

In denjenigen Tropenländern, die in ausgesprochener Weise eine doppelte, durch Perioden der Dürre getrennte Regenzeit haben, schreiten manche Vogelarten jährlich 2mal, in etwa 6monatigem Abstand, zur Brut. Für Uganda stellte dies van Someren (1916) fest.

In welchem Maße der Beginn der Paarungslust und damit auch der Beginn der Eiablage von der Witterung abhängig ist, lehrt deutlich die Erfahrung, die man in unseren Breiten machen kann. Aber auch die Intensität der Brunst wird vom Wetter beeinflußt, und da es psychische Einflüsse sind, welche den Follikelsprung auslösen, so geben sich in unseren Breiten viele Vogelarten bei anhaltend schlechtem Wetter mit einer geringeren Eierzahl zufrieden als sonst, während umgekehrt überreiche Nahrung zur Produktion großer Gelege führen kann. Wenn in den der Sahara nördlich vorgelagerten Steppen und Halbwüsten der winterliche Regenfall ausbleibt (ein Ereignis, das sich dort durchschnittlich aller 3 Jahre wiederholt), so schreiten manche Vogelarten dort überhaupt nicht zur Brut, ja sie lösen nicht einmal ihre sozialen Verbände auf (Graf Zedlitz, 1911); und ebenso verzichten die Sommergäste Nowaja Semljas in schnee- und eisreichen Sommern auf das Fortpflanzungsgeschäft (Pearson).

Unter andere klimatische Bedingungen versetzt, zeigen manche gekäfigten Vögel die Fähigkeit zu rascher Anpassung an die neue Periodizität: *Ciconia ciconia* brütet im Zoologischen Garten zu Lima (Peru) im September und Oktober (Murphy, 1925); australische Tauben (*Phaps*, *Ocyphaps*), welche Whitman (1919) in Chicago pflegte, nisteten dort anfänglich im Winter, aber sie verschoben schrittweise ihre Fortpflanzungszeit, bis sie schließlich in den Sommer fiel.

Eierzahl

Die Zahl der Eier, die zusammen ein »Gelege« bilden, kann für die Art durchaus konstant sein, dann nämlich, wenn es nur aus 1, 2 oder 3 Eiern besteht. So legen regelmäßig nur 1 Ei: *sämtliche Tubinares, die meisten Alcidae, die großen* und *einige mittelgroße Columbae, einige Laridae, Crypturus variegatus, Eupodotis edwardsi, Dromas ardeola,* viele *große Accipitres, einige Micropodidae* und *Caprimulgidae.* Auch für die *Passeres* fehlt es nicht an Beispielen: der kleine Fliegenschnäpper *Microeca flavigaster* (Figur 386), die Campophagiden *Lalaga leucomelaena* und *Edolisoma tenuirostre,* der Timeliide *Drymodes brunneopygus* — sämtlich Bewohner Australiens. Die 2-Zahl wird normalerweise nicht überschritten bei *Apteryx, den Columbae, Sphenisci, Alcidae, Colymbidae, Gruidae, Caprimulgidae* und *Trochilidae.* 3 ist die Höchstzahl bei den *meisten Laridae* und *Pterocletes,* 4 bei den *meisten Limicolae* und den *Turnices.* Wenn die Gelegezahl noch größer ist, so hält es schwer, eine obere Grenze als die normale zu bezeichnen. Unter den Passeres legen die meisten Eier *einige Spermestinae und Paridae* (*Parus major* bis zu 12, ja 15 Stück, *Aegithalos caudatus* bis zu 16 (und 19?) Stück); unter den *Anseres* bringt es *Anas crecca* zuweilen auf über 16 Stück, unter den *Gallidae* soll *Perdix perdix* zuweilen 18, ja 22 Eier legen.

Wir nannten bereits einige Vogelgruppen, in denen die Eierzahl für alle Angehörigen dieselbe ist, gleichviel, ob es sich um große oder kleine Arten handelt und um solche, die in den Tropen oder unter kühlem Klima hausen. Ihnen stehen diejenigen Gruppen gegenüber, bei denen große oder geringe Eierzahl eine *Speziseigentümlichkeit* geworden ist und, wie bei den *Crypturi*, mit der Zahl der jährlichen Bruten zusammenhängen mag. In weiteren Gruppen wirken Körpergröße oder »Klima« regulierend. So legen in einigen Ordnungen (*Columbae*, *Sphenisci*, *Anseres*, *Accipitres*, *Striges*) große Arten im allgemeinen weniger Eier als naheverwandte kleinere — eine Erscheinung, die vielleicht in Beziehung zu setzen ist zu dem höheren Lebensalter, welches jene aus physiologischen Gründen erreichen können, die aber auch in den mit der Größe wachsenden Ernährungsschwierigkeiten sowie darin begründet sein mag, daß große Vögel wehrhafter sind und ihre Nachkommen daher bessere Aussichten haben, die Geschlechtsreife zu erlangen. Noch allgemeinere Gültigkeit besitzt die Regel, daß — sofern es sich um »Nesthocker« handelt — Angehörige der gleichen Familie, ja Gattung und Art in der tropischen Zone weniger Eier zu einem Gelege vereinigen als in der gemäßigten. *Sehr viele Passeres* bringen es in den Tropen nur zu 2 Eiern, wenn nicht gar nur zu einem — Zahlen, die in den gemäßigten Zonen für keinen einzigen Singvogel die Regel bilden. Entsprechend verhalten sich einige *Accipitres* und *Striges*, ja selbst echte »Nestflüchter«: die Seeschwalben (*Sterna*) und Regenpfeifer (*Charadrius*). Andererseits neigen manche bis in die Nähe des Polarkreises verbreitete Singvögel dazu, in den nördlichsten Brutgebieten mehr Eier zu legen als unter niedrigeren Breiten (*Troglodytes troglodytes*; *Anthus pratensis* auf Island); am auffälligsten ist dies bei *Oenanthe oenanthe*, die es auf Grönland häufig bis zu 8, gelegentlich gar zu 9 Eiern bringt, während in Deutschland und England die Zahl 6 nur ganz selten um 1 überschritten wird.

Es ist noch nicht vollauf geklärt, worin diese Erscheinung begründet sein mag; aber man geht wohl kaum fehl, wenn man in der höheren simultanen Vermehrungsziffer lediglich einen Ausgleich für höhere Vernichtungsziffern erblickt. Ein sehr hoher Prozentsatz des Nachwuchses erliegt in unseren Breiten den Unbilden des Winters; sofern die Art diesen Gefahren auszuweichen strebt, indem sie wandert, geht sie bei Überfliegung der Meere noch größeren Gefahren entgegen. Der Bestand der Tropenvögel wird dagegen von derartigen Schädigungen nicht bedroht. Es ist wahrscheinlich, aber noch nicht erwiesen, daß *viele Tropenvögel* im Laufe des Jahres eine größere Zahl von Bruten machen als die ihnen nahe verwandten Vögel unserer Breiten. Feststeht dagegen, daß *Oenanthe oenanthe* in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet jährlich nur eine Brut aufzieht und dabei im marokkanischen Atlas meist 5, in Deutschland meist 6, in Grönland meist 7 bis 8 Eier legt.

Manche Gattungen sind anscheinend auf dem Wege dazu, die Eierzahl im Gelege zu reduzieren; es handelt sich dabei einmal um solche Vögel, die vom 1. Ei ab brüten und einen längeren Legeabstand innehalten. So legt *Sula cyanops* zwar stets 2 Eier, aber nur eines der Jungen pflegt aufgezogen zu werden; das 2. Junge, das erst mehrere Tage nach dem älteren Geschwister die Eischale verläßt, geht fast regelmäßig zugrunde. *Sula leucogastra* produziert oft nur 1 Ei; die Ökonomie ist am weitesten getrieben bei *Sula bassana* und *Sula piscatrix*, welche sich ausnahmslos mit nur einem Ei begnügen (Dunlop, 1913). Die gleichen

Ursachen mögen dazu geführt haben, daß viele der *großen Accipitres* nur 1 Ei ablegen; denn mit der absoluten Körpergröße wächst bei den *Tagraubvögeln* auch der Legeabstand und damit die Wahrscheinlichkeit, daß nachgeborene Junge dem baldigen Tode verfallen sind (siehe unten, Seite 382).

Noch einer weiteren Ursache muß hier gedacht werden, die zur Verkleinerung des Geleges führen kann: es ist die Rücksichtnahme auf die Nestgröße. Diese wird wesentlich durch die Zahl der Jungen bestimmt, die darin aufgezogen werden müssen; und je kleiner der Bau, desto leichter ist er zu verbergen. Die Nester der 1eiigen *Microeca-* und *Lalage-Arten* sind weit besser vor Entdeckung gesichert als die der 2eiigen (Figur 386). Unter den *Galli* legen diejenigen Arten, welche am Boden brüten, zum großen Teil mehr als 8 Eier; die *Cracidae* dagegen, die ihre Nester auf Bäumen errichten, müssen sich mit einer viel geringeren Zahl (2 bis 3) begnügen, da es ihnen offenbar nicht möglich ist, in dem luftigen Reisigbau eine größere Zahl hinreichend zu erwärmen.

Bei vielen Arten beobachtet man stärkere Schwankungen in der Zahl der Eier, die zu einem Gelege vereinigt werden. Sie können verschiedene Ursachen haben. Als solche wirkt zunächst einmal das Alter des weiblichen Vogels. Gegen Ende ihres Lebens legen die Weibchen weniger Eier als zuvor. Beim *Haushuhn* nimmt die Zahl der jährlich produzierten Eier vom 1. bis 8. Lebensjahr konstant ab, und zwar so, daß die Jahresproduktion jeweils 88 Prozent der vorjährigen beträgt (Brody, 1924). Jourdain erwähnt, daß alte *Kolkraben* und *Mäusebussarde* nur mehr 1 Ei legten und bebrüteten. Umgekehrt legen Vogelarten, deren Entwickelung langsam verläuft, im 1. Jahre ihrer Geschlechtsreife weniger Eier als später (*Phasianus* nach v. Wissel, 1927). Ferner gilt es als Regel, daß hohe sexuelle Erregung des Weibchens und Nahrungsüberfluß eine Steigerung, die entgegengesetzten Faktoren eine Verringerung der durchschnittlichen Eierzahl im Gefolge haben. Norwegische *Rauhfußbussarde* und *Schneeulen* produzieren in Lemming-Jahren fast doppelt so viele Eier als gewöhnlich.

Nachgelege und 2. Gelege bestehen oft aus weniger Eiern als das 1. Gelege des Jahres; doch kommt es auch hier ganz auf die Verhältnisse an, die zur Zeit der Werbung und Eiablage herrschten. Bei der Schleiereule (*Tyto alba*) pflegt das 2. Gelege stärker zu sein als das 1., weil die durch den Winter geschwächten Mäusebestände sich erst im Spätfrühling und Sommer erholen (Schneider, 1928). Das gleiche trifft auf viele *Passeres* zu. Unsere *Turdus-* und *Parus-Arten* legen im 1. Gelege weniger Eier als im 2., wenn der Beginn der Brutzeit durch abnorm warmes Aprilwetter allzu zeitig geweckt wurde.

Beziehungen zwischen Eigewicht und Zahl der Eier

Beziehungen zwischen relativem Eigewicht (also dem Verhältnis des Gewichts des Einzeleies zum Körpergewicht) und Eierzahl im Gelege lassen sich kaum nachweisen. Da die relative Größe des Eies innerhalb derselben Verwandtschaftsgruppe mit der Abnahme der absoluten Körpergröße zu steigen pflegt (siehe oben, Seite 261), so muß auch, bei gleicher Eierzahl im Gelege, das Gelegegewicht des kleinen Vogels relativ größer sein als das Gelegegewicht seines großen Verwandten. Ein Ausgleich derart, daß kleine Arten weniger Eier produzieren als große, erfolgt nicht; im Gegenteil haben jene in vielen Gruppen höhere Gelegezahlen als diese.

Heinroth (1922), der auch zu dieser Frage umfassendes Material gesammelt und in Tabellenform zusammengestellt hat, ermittelte das höchste relative Gelege-

gewicht bei einer Wachtel, *Coturnix delegorguei*: bis zu 130 Prozent des Körpergewichts bei Annahme eines Geleges von 13 Eiern, und beim Tüpfelsumpfhuhn (*Porzana porzana*): 125 Prozent bei 12 Eiern. Es folgen *einige kleine Limicolen*, sämtlich mit 4 Eiern im Gelege: *Tringa hypoleucos* 117 Prozent, *Calidris minutilla* 112 Prozent, *Philomachus pugnax* 92,3 Prozent, *Lymnocryptes minima* 88 Prozent. Sehr hoch ist die Verhältniszahl auch für das Goldhähnchen (*Regulus regulus*), falls es dieses auf 11 Eier bringt: 120 Prozent, und bei der Schellente (*Bucephala clangula*), falls man 12 Eier als volles Gelege betrachtet: 110 Prozent. Auf der anderen Seite kann das Gelegegewicht auf weniger als 5 Prozent sinken, wenn es sich um größere Vögel mit nur 1 Ei handelt: *Caloenas* 4 Prozent, *Goura* 2,5 Prozent, *Sula bassana* 2,9 Prozent.

In einigen Fällen glaubt Heinroth freilich feststellen zu können, daß eine Beeinflussung der Eigröße durch die Gelegegröße vorliegt. »Die beiden Eier von *Crax* wiegen zusammen gerade soviel wie das Gelege der gleich schweren *Auerhenne*, das aus 8 Eiern besteht«, und bei Besprechung der *Laro-Limicolae* macht er die Bemerkung, »daß das relative Eigewicht der *Laridae* fast um so viel höher als das der *Schnepfenvögel* liegt, als der Unterschied im Gelege von 3 : 4 beträgt«. Auch ist er versucht, die sehr bedeutende relative Größe des Eies von *Circaëtus* und besonders von *Dromas* als eine Folge der Eineiigkeit anzusehen. Einen entsprechenden Fall gab Stuart Baker (1925) bekannt: unter 2 *Batrachostomus-Arten* der indischen Fauna legt die größere, *Batrachostomus javensis hodgsoni*, stets 2 Eier, die kleinere, *Batrachostomus moniliger*, stets nur 1 Ei; dementsprechend ist das Ei der größeren Art mit durchschnittlich 26,5 × 17,6 Millimetern kleiner als das Ei der kleineren Art (28,9 × 20,6 Millimeter). Auch der südamerikanische Regenpfeifer, *Charadrius* (*Zonibyx*) *modestus*, könnte hier genannt werden, dessen beide Eier größer sind als die des größeren *Charadrius* (*Eudromias*) *morinellus*, der 3 Eier legt. Es ist indessen noch völlig unklar, welchen Vorteil die Vergrößerung des Eies gewähren könnte; wahrscheinlich wird sie durch vermehrte Eiweißbelieferung erzielt, doch fehlt es noch an vergleichenden Untersuchungen.

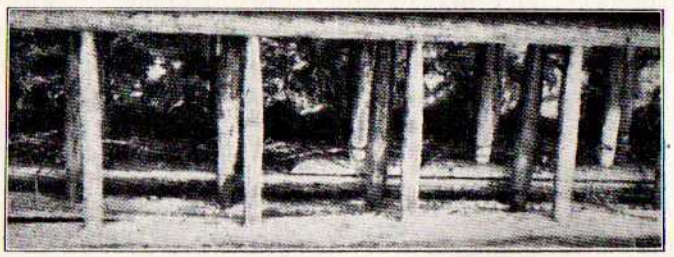
Nachlegen

Entfernt man einer *Taube* oder einer *Raubmöwe* das eine ihrer beiden Eier, so gibt sie sich mit dem Ausbrüten eines einzigen Eies zufrieden. Hier treten stets 2 Oozyten annähernd gleichzeitig in die große Wachstumsperiode ein (vergleiche oben, Seite 248); ein einzelnes Ei kann daher »nicht geliefert werden«. Ebenso verhält es sich — mutatis mutandis — mit der Lachmöwe (*Larus ridibundus*): Gelege 3 Eier, und dem Kiebitz (*Vanellus vanellus*): Gelege 4 Eier, und wohl überhaupt mit *allen Laro-Limicolen*. Sie ergänzen also das verkleinerte Gelege nicht. Vertreter anderer Ordnungen dagegen, deren volles Gelege aus 4 oder mehr Eiern besteht, beantworten eine Reduzierung desselben auf die Hälfte (oder mehr) durch Nachlegen — vorausgesetzt, daß die Entfernung der Eier spätestens unmittelbar nach der Ablage des letzten Eies erfolgte. Sie fahren dann im Legen fort, bis die volle Gelegezahl wieder erreicht ist. Stieve (1918) machte folgenden Versuch: »Wir entnahmen dem Nest einer *Dohle*, die 5 Eier gelegt hatte, am Tage der Ablage des 5. Eies 4 Eier. Das Tier setzte einen Tag aus, legte dann aber an 4 aufeinanderfolgenden Tagen je 1 Ei, also im ganzen mit den zuerst gelegten 5 Eiern 9 Eier. Nun wurden abermals 4 Eier aus dem Neste genommen, die Mutter legte wieder 4 Eier nach, an 4 aufeinanderfolgenden Tagen, nachdem sie zuerst einen Tag mit dem Legen ausgesetzt hatte. Im ganzen

hatte dieses Tier also 13 Eier in 15 Tagen abgelegt.« Ein Weibchen von *Jynx torquilla* hat man auf diese Weise veranlaßt, an 62 aufeinanderfolgenden Tagen 62 Eier zu legen (Zoologist, 1897), ja ein Specht (*Colaptes auratus*) legte sogar 71 Eier in einem Zeitraum von 73 Tagen (Burns, 1900). Bei der Domestikation des *Haushuhns* hat sich der Mensch diese Eigenschaft zunutze gemacht und Rassen gezüchtet, die im Jahre 200 bis 300 (und in ihrem Leben über 1000) Eier legen; den Rekord hält eine *Henne*, die im Jahre 1926 351 Eier produziert hat (Jull, 1927).

Der Reiz, der den Vogel zum Nachlegen veranlaßt, geht vermutlich von den Brutflecken aus. Der Vogel wird wohl erst dann mit dem Legen aufhören, wenn alle zum Brutfleck umgewandelten Hautbezirke mit einer Unterlage in Berührung kommen, die in ihren Eigenschaften etwa denen der Kalkschale entspricht.

Das Ei an sich bedeutet dem Vogel ebensowenig ein zu ihm gehöriges Objekt wie etwa das Nest an sich; die Verbindung wird allein durch die Lagebeziehungen zur nächsten Umgebung hergestellt. Entfernt man einer *Taube* die Eier, so wird sie nur dann den Versuch machen, dieselben in die Mulde zurückzurollen, wenn sie ganz dicht neben das Nest gelegt wurden; anderenfalls erkennt sie die Eier nicht als Gegenstände, die sie etwas angehen.



Figur 408. PASSERES (Turdidae). — *Turdus merula* Linnaeus: *zwischen die Sprossen dreier an eine Mauer gelehnter Leitern hat ein Amselweibchen 9 Nester gebaut*, von denen 5 auf dem Bilde zu sehen sind. Der Vogel hatte infolge der sich mehrfach genau wiederholenden Nestumgebung die Orientierung verloren. (Nach Hawkins, 1925)

Das gleiche Verhalten fand Portielje (1925) bei *Rhea americana*. Daß es sich mit dem Wiedererkennen des Nestes nicht anders verhält, haben Whitmans (1919) Versuche an Tauben erwiesen. Die Gewohnheit, das Nest an einem bestimmten Platze zu finden, macht diese Vögel (besonders die Männchen) oft unfähig, auf eine veränderte Situation zweckmäßig zu reagieren; sie lassen zum Beispiel das Nest mit den kleinen Jungen unbeachtet, wenn es aus dem Nistkasten auf den Boden des Flugkäfigs gestellt wird. Es ist hier vielleicht der Platz, auf die Verwirrung hinzuweisen, welche eine sich mehrfach genau wiederholende Nestumgebung im Vogelkopfe anrichtet. Hat ein ungesellig brütender Singvogel sein Nest etwa zwischen den Sprossen einer Leiter (Figur 408), in einem der Quadrate eines Spaliers oder in einer Tonröhre errichtet, die mit anderen Röhren gleichen Kalibers zu einem Stapel aufgeschichtet wurde, so baut er oft eine ganze Reihe von Nestern (gezählt wurden bis zu 23, ja 24) neben- oder übereinander, alle in gleicher Weise umrahmt. Es kann dazu kommen, daß das Gelege auf mehrere dieser Nester verteilt wird, bis schließlich der Vogel die Sache gewöhnlich aufgibt.

Läßt man, bevor man einen Teil des Geleges entfernt, einige Tage nach dem Ablegen des letzten Eies verstreichen, so legt der Vogel nicht nach. Stieves *Dohlen* brüteten dann auf der verbliebenen Eierzahl weiter, »und wenn auch nur ein einziges die ganze Tätigkeit der Eltern in Anspruch nahm«.

Nachgelege

Anders, wenn sämtliche Eier entfernt werden. In diesem Falle schicken sich alle Vogelarten, *einige altweltliche und neuweltliche Geier vielleicht ausgenommen*, zu einem Nachgelege an, zu dem die Vorbereitungen sogleich getroffen werden können. Diese bestehen in der Wiederaufnahme der Werbung, gesteigert bis zu erneuter Kopulation, und meist auch in der Anlage eines neuen Nestes. Bei den *Columbae* beginnt ein neuer Fortpflanzungszyklus oft schon eine halbe Stunde nach erfolgter Zerstörung des Nestes, und das 1. Ei des Nachgeleges erscheint dann zuweilen schon nach 5 Tagen, bei kaltem Wetter erst nach 7 bis 8 Tagen (Whitman-Carr, 1919). Bei *Corvus corone* kann das 1. Ei schon nach etwa 8 Tagen, bei *Scolopax rusticola* nach 7 Tagen, bei *Turdus viscivorus* und *Lanius collurio* schon nach 4 Tagen im neuen Nest abgelegt werden; bei großen Vögeln scheint die Frist wesentlich länger zu sein.

Wir hatten schon bei einer früheren Gelegenheit (Seite 249) Veranlassung genommen, darauf hinzuweisen, daß alle gestielten Follikel, welche zur Auffüllung des Geleges nicht mehr benötigt werden, nach Beginn des Brutgeschäftes zugrunde gehen. Die Atresie ergreift zuerst die am weitesten ausgebildeten Follikel und schrittweise die nächst kleineren. Wird daher der Vogel sogleich nach Ablage des letzten Eies zum Nachlegen veranlaßt, so wird die Rückbildung den größten oder doch wenigstens den zweitgrößten unter den »Reservefollikeln« noch nicht ergriffen haben; statt zugrunde zu gehen, macht er die letzten Reifungsstadien durch und tritt in den Eileiter ein, und der normale Legeabstand wird nicht oder nicht wesentlich vergrößert. Je mehr Zeit nach dem Ablegen des letzten Eies verstreicht, um so weitere Fortschritte macht die vom größten zu den jeweils kleineren Oozyten absteigende Zerstörung der Follikel, und um so länger wird dann auch der Zeitraum sein, den der jeweils größte unter den noch unangetasteten Follikeln benötigt, um zur vollen Reife zu gelangen. Gelege, die nach halber Bebrütungsdauer oder kurz vor deren Ende zugrunde gehen, werden daher viel später ersetzt als solche, die bald nach ihrer Fertigstellung zerstört wurden.

2. Brut

Viele Vogelarten mit kurzer Brutdauer und kurzer Nestlingszeit begnügen sich im Laufe des Jahres nicht mit einem einzigen Gelege, sondern schließen an die Aufzucht der 1. Brut einen weiteren »Fortpflanzungszyklus« an, dem manche Arten (so *Streptopelia decaocto*) ziemlich regelmäßig noch einen dritten folgen lassen. Der zeitliche Abstand kann dabei ungemein gering sein: *manche Columbae, auch Caprimulgus, Acrocephalus arundinaceus* und *Gallinula*, machen »ineinandergeschachtelte Bruten«; die Eier des 2. Geleges erscheinen dann schon, bevor die Jungen der 1. Brut selbständig geworden sind. Bei *Caprimulgus* übernimmt nunmehr das Männchen die Fütterung der beiden Erstgeborenen, während das Weibchen brütet (Heinroth, 1909); bei *manchen Columbae* wird für die 2. Brut das gleiche Nest benutzt wie für die 1., und die halberwachsenen Jungen helfen dann ihre beiden jüngeren Geschwister ausbrüten; bei *Gallinula* sind die Jungen der 1. Brut beim Füttern der Nachgeborenen behilflich; bei *Acrocephalus arundinaceus* baut das Weibchen am 2. Nest, während das Männchen die Jungen der 1. Brut allein großzieht (Noll-Tobler, 1924).

Polyandrie

Noch wirksamer als durch ineinandergeschachtelte Bruten wird (freilich nur bei Überzahl der Männchen!) eine rasche Vermehrung durch Polyandrie der Weibchen erreicht. Stehen dem Weibchen mehrere brutpflegende Männchen zur Verfügung, so kann es in kurzer Zeit zur Mutter einer zahlreichen Nachkommenschaft werden. Dieser Weg ist von *manchen Crypturi*, den *Turnices*, *Phalaropus* und *Rostratula* beschritten worden. Besonders weit scheint es darin (nach Beebe, 1925) *Crypturus variegatus* gebracht zu haben. Während *Tinamus major* in Britisch-Guiana im April ein Gelege von 4 bis 8 Eiern macht, das vom Männchen bebrütet wird und anscheinend für die Erhaltung der Art ausreicht, verteilt das Weibchen von *Crypturus variegatus* gewissermaßen sein Gelege auf die weitaus in der Überzahl vorhandenen Männchen. Jedes Männchen bebrütet nur 1 Ei und hat sich dann der Wartung seines Sprößlings anzunehmen, aber noch bevor dieser erwachsen und selbständig ist, kann man das Männchen auf einem weiteren Ei brüten sehen. Beebe hält es für sicher, daß jedes Männchen in dieser Weise mindestens 3 Eier nacheinander zu betreuen hat: man findet solche die ganze lange Regenzeit über, vom März bis Oktober. Mit dieser Annahme steht im besten Einklang das Ergebnis von Versuchen, welche Seth-Smith (1907) im Londoner Zoologischen Garten mit einem Weibchen von *Crypturus tataupa* anstellte, dem er 2 Männchen beigeben konnte. Es verteilte an diese beiden Gatten seine Eier wie folgt (die Daten bezeichnen die Zeit der Vervollständigung des Geleges; die Brutdauer beträgt 21 Tage):

Männchen I		Männchen II	
6. Juni:	6 Eier	26. Juli:	2 Eier
28. Juli:	6 (?) Eier	10. August:	5 Eier
September:	6 Eier		

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den *Turnices*. Das normale Gelege des Weibchens besteht aus 4 Eiern, seine Eierproduktion im Laufe der Fortpflanzungszeit ist aber viel größer; sie nimmt offenbar zu mit der Zahl der Männchen, die es sich (durch seine Reizmittel, teilweise auch im Kampfe mit Nebenbuhlerinnen) zu erobern versteht. In Indien findet man Eier von *Turnix dussumieri* von April bis Oktober (Stuart Baker, 1915). Ein Weibchen von *Turnix pugnax*, welches Hauth (1890) in Gesellschaft eines einzigen Männchens käfigte, baute diesem hintereinander eine ganze Anzahl von Nestern und legte vom 24. April bis 16. Mai insgesamt 18 Eier; nach dem Legen dreier Eier wurde regelmäßig eine 1tägige Pause gemacht. Zwischen dem 17. und 25. Mai folgten weitere 7, zwischen dem 4. und 15. Juni abermals 8 Eier, so daß dieser Vogel innerhalb von 55 Tagen 33 Eier hervorbrachte, die er in der Freiheit auf 8 bis 9 Männchen hätte verteilen müssen. Ob dasselbe Männchen im Laufe einer Fortpflanzungsperiode mehr als einmal zur Brutpflege herangeholt wird, ist noch ungewiß, aber angesichts der äußerst kurzen Brutdauer und raschen Entwickelung sehr wahrscheinlich. Die Brutdauer beträgt nämlich (nach Seth-Smith, 1907) bei *Turnix tanki* 12 Tage, bei *Turnix varia* 13 Tage; die Jungen sind nach 10 Tagen nahezu flugfähig und tragen dann bereits ihr Jugendkleid, das sie im Alter von 5 bis 6 Wochen gegen das Alterskleid vertauschen. Schon am Ende der 4. Woche werden sie vom Männchen vertrieben, und beide Geschlechter sind fortpflanzungsfähig, bevor sie den vierten Lebensmonat vollendet haben (Mörs, 1915). Solange die Eier bebrütet werden,

scheint das Weibchen eine gewisse Aufsicht über die Männchen zu führen und sie, wenn es not tut, »zu Neste zu treiben«, was in einigen anderen Vogelgruppen die Männchen der säumigen Gattin gegenüber tun (Mörs).

Was von der Brutpflege der Goldschnepfe, *Rostratula benghalensis*, bekannt geworden ist, entspricht ganz und gar dem Verhalten von *Turnix*. Auch hier verteilt das größere und weit lebhafter gefärbte Weibchen sein aus 4 Eiern bestehendes Gelege auf mehrere Männchen (falls sich ihm dafür die Möglichkeit bietet); auch hier ist die Fortpflanzungszeit äußerst ausgedehnt und erstreckt sich in Indien sogar fast über das ganze Jahr. Die Männchen sind häufiger als die Weibchen. Dies ist zwar offenbar eine Bedingung, aber nicht die Ursache der Polyandrie; denn auch bei der Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*) ist das Zahlenverhältnis der Geschlechter ganz wesentlich zugunsten des Männchens verschoben (Graf Zedlitz, 1927, schätzt es auf 5 Männchen zu 1 Weibchen), und dennoch treibt das männliche Geschlecht keine Brutpflege, sondern hat nur das Weibchen zu begatten und lebt im übrigen ohne soziale Bindungen.

Ebenso verhält es sich wohl mit den Folgen einer regelmäßigen Überzahl der Weibchen; sie kann dazu führen, daß die Männchen jedes sich ihnen anbietende Weibchen begatten und dann, wie *Pavo*, in polygyner Ehe leben (siehe unten, Seite 409) oder aber, daß sie alle Brutpflegeinstinkte einbüßen. Das scheint jedoch nicht die notwendige Konsequenz aus weiblicher Überzahl zu sein: auch die dritte Möglichkeit, daß nämlich viele Weibchen unbefruchtet bleiben und darauf warten müssen, eintretende Verluste auszugleichen, dürfte (bei den *Accipitres*) verwirklicht sein.

Figur 409. Turnices. — *Turnix nigricollis* Gmelin: *vorn das große, lebhaft gefärbte Weibchen, hinten das kleine, schlicht gefärbte, brutpflegende Männchen.* (Nach K. Neunzig, 1921)

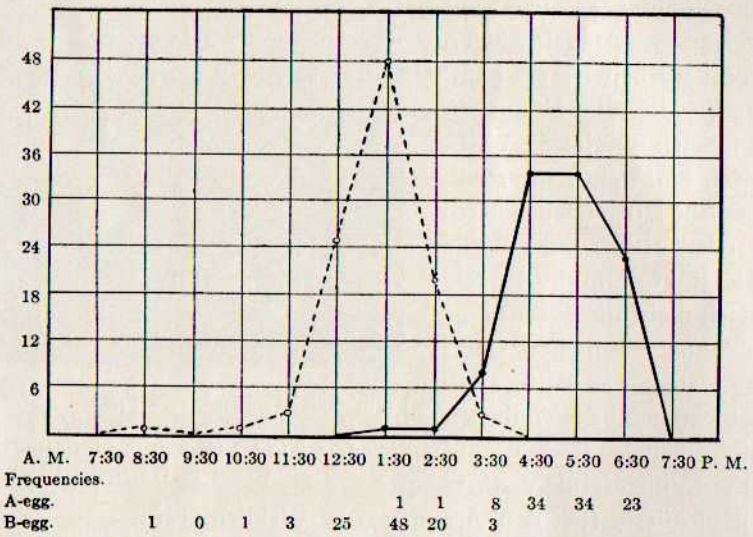
Einen anderen Weg haben die *Rothühner* und *Steinhühner* (*Alectoris*) beschritten, um innerhalb einer kurzen Zeit eine große Nachkommenschaft zu erzielen. Hier legt das Weibchen 2 Nester an. Nachdem das 1. mit etwa 10 Eiern belegt worden ist, wird es für ungefähr 14 Tage im Stich gelassen, und währenddem legt das Weibchen etwa ebenso viele Eier in das 2. Nest. Nun erst kehrt es zum 1. Nest zurück, um die Eier auszubrüten, während die Erbrütung des 2. Geleges Sache des Männchens ist. Jeder von den Eltern kümmert sich nur um die Aufzucht der von ihm selbst erbrüteten Kükenschar; eine Vereinigung beider Völker findet nicht statt (Portal, 1924).

Lege-abstand

Das Legeintervall, das heißt der zeitliche Abstand im Legen zweier Eier, ist bei den meisten Vögeln, darunter *wohl sämtlichen Passeres*, das gleiche wie beim *Haushuhn* und beträgt 20 bis 24 Stunden. 38 bis 48 Stunden sind das Minimum bei *Struthio, Rhea, Cygnus, Anser, Casarca, Ardea, Ciconia*, den *Grues, Otides, Columbae, Accipitres, Striges, Trochilidae, Micropus*, bei *Cuculus und Caprimulgus*, etwa 62 Stunden bei *Leipoa* und *anderen Megapodiiden* sowie bei *Crypturus tataupa*, mindestens 3 Tage bei *Dromaeus, Casuarius* und *Pygoscelis*. Angeblich noch

größer ist der Zeitabstand zwischen den beiden Eiern des *Kondors*, 5 Tage verstreichen zwischen dem 1. und 2. Ei von *Apteryx*, 4 bis 5 Tage sind das Intervall bei *Gypaëtos*, 6 bis 7 Tage bei *Sula cyanops*. Das Intervall entspricht wohl im allgemeinen der zur Absonderung der Eihüllen erforderlichen Zeit und wird durch den Umstand geregelt, daß der Follikelsprung erst eintritt, nachdem das vorhergehende Ei den Uterus verlassen hat (siehe oben, Seite 252). Vergrößerung des normalen Zeitabstandes ist nicht selten und hat vermutlich psychische Ursachen. Es sind auch Fälle bekannt geworden, in denen das Intervall zwischen 2 Eiern wesentlich kürzer war als gewöhnlich (bei *Colaptes auratus* nur 13 Stunden); die außerordentlich geringe Größe des einen Eies zeugt dabei untrüglich für das Pathologische einer solchen Durchbrechung der Regel.

Rasche Aufeinanderfolge des Sprunges zweier Follikel kann auch zur Bildung von Doppeleiern führen: beide Dotterkugeln werden dann von einer gemeinsamen Eiweiß- und Schalenhülle umgeben, und es ergibt sich ein Ei, das etwa $1^1/_2$ bis $1^3/_4$mal so groß ist wie ein normales. Doppeleier verdanken freilich ihr



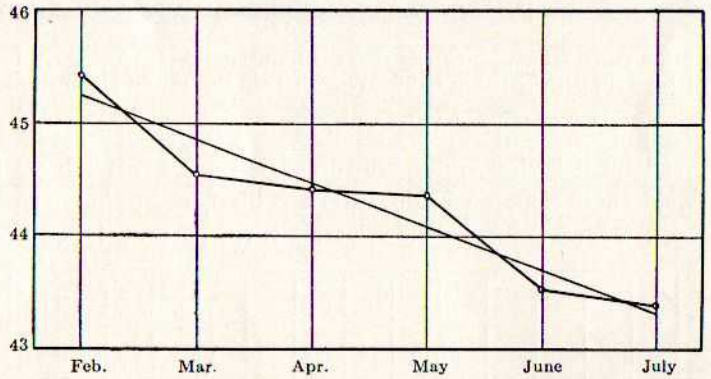
Figur 410. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *Kurven zur Veranschaulichung der Tatsache, daß das 1. Ei des Geleges* (ausgezogene Linie) *zu einer späteren Tageszeit abgelegt zu werden pflegt, als das 2. Ei* (gebrochene Linie). (Nach Cole & Kirkpatrick, 1915)

Entstehen zuweilen einem anderen Umstand: nämlich dem, daß ein Follikel 2 Oozyten beherbergte. War das der Fall, so werden beide Dotterkugeln durch eine gemeinsame Dottermembran umschlossen, denn in ihr geht ja die vom Follikelepithel gelieferte Zona radiata auf (oben, Seite 252). Meist sind Doppeleier ein wenig dünnschaliger als normale Eier. Daß ihnen lebensfähige »Zwillinge« entschlüpfen, kommt sehr selten vor (festgestellt bei *Struthio*).

Die Zeit der Ablage des 1. Eies wechselt nach der Spezies; zuweilen erfolgt das Legen in den Abendstunden (*Phasianus*), häufiger aber in den frühen Morgenstunden. Das 2. Ei hat sich in seinem Erscheinen nach dem 1. zu richten; ist der Legeabstand nicht genau 24 Stunden oder ein Vielfaches davon, so kann es zu erheblich anderen Tageszeiten abgelegt werden als sein Vorgänger. Dies ist bei den *Columbae* der Fall (Figur 410). Hier macht sich noch eine weitere Erscheinung

bemerkbar. Die Tagesstunde der Ablage des 1. Eies ist abhängig von der Tageslänge; im März erfolgt die Ablage daher früher am Nachmittag als im Juni. Aber auch das Erscheinen des 2. Eies, also das Intervall zwischen beiden Eiern, wird von der Tageslänge beeinflußt. Im Mittel beträgt es bei *Columba livia* etwas über 44 Stunden; aber dieser zeitliche Abstand vergrößert sich in den Monaten geringer, er verringert sich in den Monaten großer Tageslänge (siehe Figur 411). Ebenso verhalten sich *andere Taubenarten*, auch solche, deren mittleres Intervall nur etwa 38 Stunden beträgt (Whitman-Carr, 1919). Es mag sein, daß hier Einflüsse der Außentemperatur eine ausschlaggebende Rolle spielen.

Sobald das erste Ei abgelegt ist, verändert sich bei vielen Vogelarten das Benehmen der Ehegatten vollkommen. Die Zärtlichkeitsbezeugungen, die erregten Werbespiele werden eingestellt, und einer der Partner beginnt mit der Bebrütung des Eies; er wird darin vom anderen bei manchen Arten für längere oder kürzere Zeit abgelöst, bei anderen nicht. Bei einer weiteren Artengruppe beginnt die Bebrütung erst, nachdem das Gelege nahezu oder gänzlich vervollständigt ist. Bebrütung



Figur 411. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *Diagramm zur Veranschaulichung der Tatsache, daß der zeitliche Abstand zwischen dem 1. und 2. Ei des Geleges von Februar bis Juli ständig abnimmt.* Ordinaten: mittlerer Stundenabstand zwischen der Ablage des 1. und 2. Eies. (Nach Cole und Kirkpatrick, 1915)

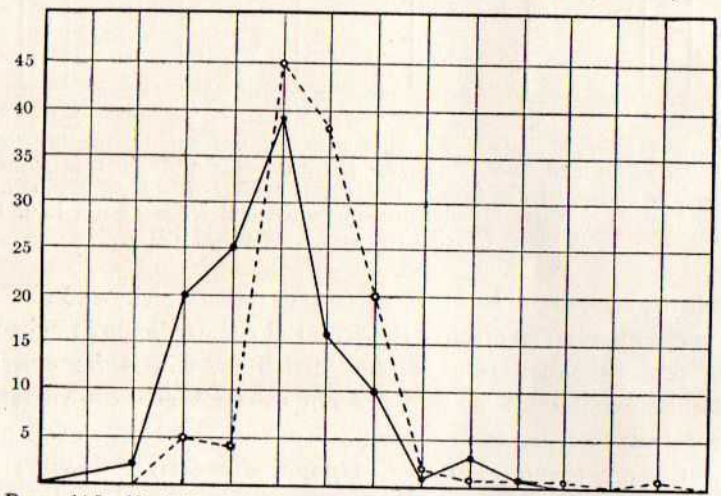
Die Bebrütung vom 1. Ei ab birgt den Vorteil in sich, daß eine Beraubung des Geleges von Anbeginn an erschwert wird. Bei Arten, die ihre flachen Plattformnester oft in schwankenden Baumwipfeln errichten, wie *Ardea cinerea, Ciconia, Accipitres*, kommt weiter hinzu, daß nur auf solche Weise die zuerst abgelegten Eier davor geschützt werden können, bei Sturm aus dem Nest zu rollen. Es brüten vom 1. Ei ab: *die Corvidae, Loxia, Upupa, die Striges, Cuculi, Bucerotidae, Trochilidae, Micropus, die Accipitres, Psittaci*, die meisten *Laridae, Ardeae, Ciconiae, Colymbi, Steganopodes, Grues*, manche *Sphenisci* und *Apteryx*. Infolge dieser Bebrütungsweise kommen die Jungen gewöhnlich nicht gleichzeitig, sondern etwa im Abstand der Eiablage zur Welt (Figur 412). Besonders auffällig ist der Altersunterschied zwischen den Geschwistern der in offenen Nestern brütenden *Striges*, der *Bucerotidae* und *einiger Kuckucke* (*Geococcyx*), von denen anfänglich die älteren beim Ausbrüten der jüngeren behilflich sind.

Die Folgen des Brütens vom 1. Ei ab zeigen sich bei *Podiceps* häufig darin, daß, obwohl das Gelege aus 4 bis 5 Eiern besteht, doch nur 2 Junge auskommen und aufgezogen werden. Diese sind in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen

noch völlig auf die elterliche Pflege angewiesen; sie begeben sich nicht aufs Wasser, sondern führen, wie Heinroth (1922) bemerkt hat, »noch längere Zeit unter den Tragfedern und Flügeln der Eltern ein ziemlich verstecktes Dasein, so daß man diese Gruppe mit Recht als die Beuteltiere unter den Vögeln bezeichnet hat«.

Figur 412. Accipitres. — *Circus cyaneus* Linnaeus: *Nestgeschwister*, 18, 14 und 10 Tage alt, daneben zum Größenvergleich ein Ei. (Nach Heinroth, 1927)

Sobald nun ein Junges ausgeschlüpft ist und sich im Gefieder des Elternvogels geborgen hat, scheint bei diesem der Führungstrieb den Bruttrieb zu übertäuben; der Vorgang wiederholt sich, da beide Eltern brüten, noch einmal; die restlichen Eier aber werden ihrem Schicksal überlassen (Schiermann, 1927).



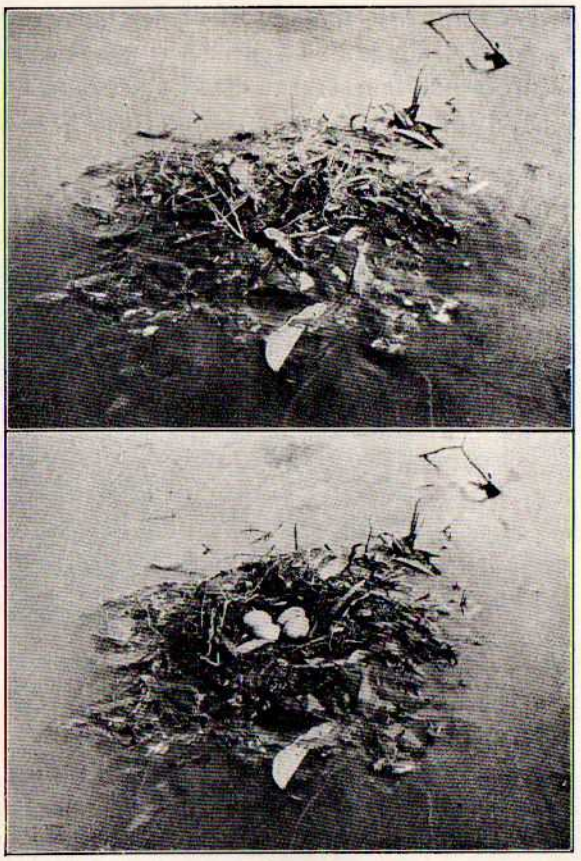
Days.	14.5	15	15.5	16	16.5	17	17.5	18	18.5	19	19.5	20	20.5
A-egg.	1	2	20	25	39	16	10	1	3	1			
B-egg.			5	4	45	38	20	2	1	1	1	0	1

Figur 413. Columbae. — *Columba livia* Linnaeus: *die Kurven zeigen, daß das aus dem 2. Ei des Geleges hervorgehende Junge in nur sehr geringem zeitlichen Abstand von seinem Geschwister zu schlüpfen pflegt, obwohl der Legeabstand etwa 44 Stunden betrug.* Ausgezogene Linie: Schlüpfstunde des 1. Jungen; gebrochene Linie: Schlüpfstunde des 2. Jungen. Ordinaten: Zahl der Fälle. (Nach Cole und Kirkpatrick, 1915)

Bei *Nesthockern* hat das Brüten vom 1. Ei ab oft zur Folge, daß zwar alle Eier auskommen, aber nur ein Teil der Jungen bis zum Flüggewerden heranreift. Die jüngsten Individuen gehen meist zugrunde, da sie von den älteren Ge-

schwistern mißhandelt werden (*Ardea, Corvus frugilegus, Sula cyanops*) oder von ihnen gar aus dem Neste geworfen werden (*Aquila chryaëtos*). Bei *Gypaëtos* (und wohl auch bei *Aquila pomarina*) wird das 2. Junge von den Eltern regelmäßig kurz nach dem Ausschlüpfen getötet und zerhackt (Schumann, 1928). Desgleichen zieht *Stercorarius maccormicki* stets nur eines von seinen beiden Jungen auf.

Auch *Columba* brütet vom 1. Ei ab; obgleich nun das 2. Ei dem 1. Ei erst nach etwa 44 Stunden folgt, so schlüpfen doch die Jungen fast gleichzeitig (siehe Figur 413). Es rührt dies vornehmlich daher, daß die brütende Taube sich erst dann fest auf das Gelege setzt, wenn es vollständig ist, bis dahin aber nur über den Eiern steht, so daß die zur Keimentwickelung erforderliche Wärme nicht erzielt wird. Hinzu kommt noch, daß (wie schon auf Seite 293 erwähnt wurde) diejenigen Eier, bei denen die Bebrütung sofort nach der Ablage einsetzt, sich rascher entwickeln als solche Eier, die eine Zeitlang abgekühlt worden waren.



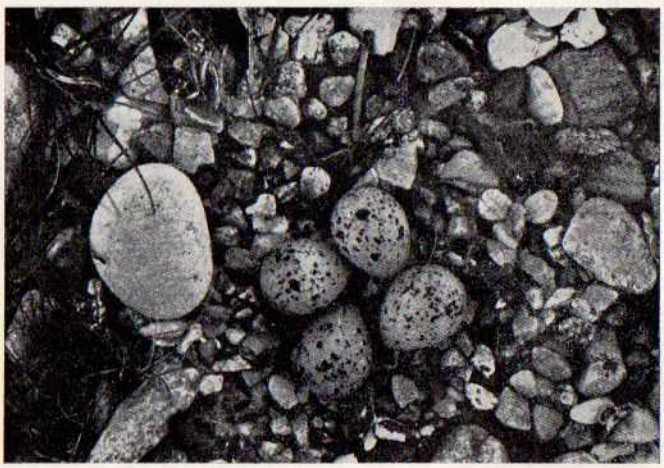
Figur 414. Colymbi (Podicipedidae). — *Podiceps ruficollis novaehollandiae* Stephens: oben vom Vogel vor dem Verlassen sorgfältig zugedecktes Nest; unten das gleiche Nest nach Freilegen der Eier. Aufgenommen in New South Wales von H. Burrell, 1910.

Die eierreichen Arten unter den *Ralli* warten mit dem Brüten in der Regel, bis etwa die Hälfte der Eier abgelegt ist, die gleichfalls eierreichen *Picidae* und ebenso *Struthio* und *Rhea* beginnen die Bebrütung meist kurz vor der Vervollständigung des Geleges; die *Mehrzahl der Passeres*, die *Anseres* und *Gallidae*, wohl auch die *Limicolae* schieben sie auf, bis das letzte Ei gelegt ist, ja es können hier noch Tage verstreichen, ehe sie sich dauernd aufs Nest setzen. So blieben die 10 Eier eines Steinhuhnes (*Alectoris graeca saxatilis*) bis zum 10. Tage nach Ablage des letzten Eies unbedeckt; das 1. Ei war mithin 20 Tage bei sehr kaltem Wetter in Kälteruhe verharrt (Richard, 1926). Dies ist wohl bei *Alectoris* sogar das Minimum, da das Weibchen hier 2 Nester zu belegen hat (siehe oben, Seite 379). Bei solch eierreichen Nestflüchtern, wie es die *Enten* und die *Hühnervögel* sind, würde eine erhebliche Ungleichmäßigkeit im Auskommen der Jungen die elterliche Fürsorge stark erschweren; sie nehmen den Nachteil der Eigefährdung in Kauf. Viele offenbrütende *Entenarten* suchen ihr Gelege bis zum Einsetzen des Brutaktes (und während der Brutpausen) der Sicht dadurch zu entziehen, daß sie es

mit Nestdunen und anderen Neststoffen sorgsam zudecken; das Zudecken nehmen auch die Steißfüße (*Podiceps*) vor (Figur 414).

Schutzfärbung der Eier

Es kann nicht zweifelhaft sein, daß ein reines Weiß die ursprünglichste Färbung der Vogeleischale ist, und daß die Fleckenfärbung derselben (siehe oben, Seite 256) ein sekundärer Erwerb ist, der dem Bedürfnis entgegenkommt, das Ei unauffälliger zu machen. Rein weiße Eier finden wir fast ausschließlich bei verdeckt, etwa in Höhlen, brütenden Arten und bei solchen Offenbrütern, die ihr Gelege vom 1. Ei ab bebrüten (*Columbae, Ardeae, Trochili, Striges, Podicipedidae*) oder es doch wenigstens bis zum Einsetzen der Inkubation sorgfältig zudecken (*Anseres,* manche *Galli*). Ausnahmen — zu denen das Huhn (*Gallus gallus*) und *die Cracidae* gehören — kommen indessen vor. Je freier sich das Gelege dem Auge darbietet, um so vollendeter pflegt es sich in der Färbung der Umgebung anzupassen: erinnert sei an die Eier der *Lari, Limicolae* (Figur 415), *Grues, Turnices,* von *Luscinia, Caprimulgus, Casuarius, Dromaeus, Otis, Lagopus* und so weiter.



Figur 415. Limicolae. — *Charadrius hiaticula* Linnaeus: *Gelege zwischen Steinen.* Man beachte die Schutzfärbung der Eier. Aufgenommen auf Hiddensee. (Nach G. E. F. Schulz, 1909)

Die Fleckenfärbung geht oft wieder spurlos verloren, wenn eine Vogelart die offene Nistweise, der ihre nächsten Verwandten noch anhängen, gegen das Brüten in dunklen Räumen vertauschte. Beispiele hierfür liefern unter den Passeres: *Pseudopodoces humilis, Montifringilla, Leucosticte, viele Phylloscopus-Arten, Pseudochelidon, Copurus,* unter den Limicolae *Dromas ardeola,* unter den Alcae *Lunda* und *Fraterculus,* unter den Falconidae *Microhierax* — anderer nicht zu gedenken. Nicht alle dem unmittelbaren Zutritt des Tageslichtes entzogene Eier sind ungezeichnet, wohl aber ist unter den *Passeres* der Fall äußerst selten (*Helinea, Garrulax*), daß gänzlich ungezeichnete Eier in offenen Nestern zur Schau gestellt werden — wenn auch nicht zu leugnen ist, daß die eigentliche Aufgabe der Zeichnung, das Ei mit einer Tarnkappe zu versehen, oft nur recht unvollkommen erreicht wird (*Turdus philomelos*!). In umfangreicheren Nestbauten ist eben das Ei verloren, wenn das Nest erst einmal von einem Feinde entdeckt worden ist, wie seine Farbe auch sein mag; die Selektion wirkt daher hier in erster Linie auf die Beschaffenheit des Nestes, nicht die Eifarbe ein — es sei denn, daß der Bau

sehr lose gefügt und daher durchsichtig ist. Ein solches Nest baut der Coerebide *Cyanerpes cyaneus*, der aus dunkelbraunen oder schwarzen Fasern einen tiefen, über Wasser hängenden Beutel verfertigt — mehr ein Netz als ein Nest. Man kann durch die Wandung hindurch die Eier sehen: sie sind darum schwarz, mit leichtem rötlichen Tone (Beebe, 1917).

Anteil der Geschlechter am Brutgeschäft

Im allgemeinen beteiligen sich beide Eltern am Brüten dann, wenn der Geschlechtsdimorphismus sehr gering ausgeprägt ist; mit seiner Zunahme wird das Brutgeschäft mehr und mehr zur Angelegenheit nur des einen Partners, und zwar dessen, der weniger auffällig gefärbt ist. Freilich bestehen von dieser Regel auch mancherlei Ausnahmen: so ist es höchst seltsam, daß bei *Terpsiphone paradisi* auch das schneeweiße, langgeschwänzte Männchen, nicht nur das braune Weibchen sich auf die Eier setzt, während andererseits bei *Troglodytes* und *Scolopax* das Männchen keinerlei Anteil am Brutgeschäft nimmt, obwohl es äußerlich vom Weibchen nicht zu unterscheiden ist. Wie bei *Scolopax*, so gleichen auch bei *Tringa hypoleucos* die Geschlechter einander: aber nur das Männchen sitzt auf den Eiern (Stein, 1928).

Bebrütung durch beide Gatten

Sind beide Gatten beim Brutgeschäft tätig, so lösen sie sich meist in streng geregelter Weise ab, wobei das Männchen während einiger Tagesstunden, das Weibchen die übrige Zeit auf den Eiern sitzt. Für *Columba livia* gilt folgendes: das Männchen brütet tagsüber etwa von 10 bis $^1/_2$ 3 Uhr, in welcher Zeit es wiederholt vom Weibchen abgelöst zu werden pflegt, das Weibchen ununterbrochen von $^1/_2$3 Uhr nachmittags bis 10 Uhr vormittags. Fast den gleichen Turnus hält der Schwarze Schwan (*Chenopsis atrata*) ein: Brutstunden des Männchens tagsüber von 10 bis 5 Uhr (Heinroth, 1911). Umgekehrt verhält sich *Struthio*: von 5 Uhr nachmittags bis 8 Uhr morgens bedeckt das Männchen die Eier, tagsüber brütet das Weibchen. Schreiner (1897) hat dies mit dem geschlechtlichen Färbungsdimorphismus in Zusammenhang gebracht: das schwarze Männchen ist nachts, das graue Weibchen tags weniger auffällig. Wie bei *Struthio*, so brütet nach den Beobachtungen von Loos (1903, 1904) und Rendle (1914) auch bei den Spechten der Gattungen *Picus und Drycopus* während der Nacht stets das Männchen, das überhaupt am Brutgeschäft viel stärker beteiligt ist als seine Gattin. Das 1. Ei der Kraniche (*Megalornis*) wird vom Männchen allein bebrütet; erst wenn das 2. Ei gelegt worden ist, hilft auch das Weibchen. Bei *Pygoscelis* lösen sich die Gatten erst nach Ablauf einiger Tage ab. Bei manchen kleinen, eierreichen *Spermestinen* brütet das Paar in dem geräumigen, kugeligen Bau oft stundenlang gemeinschaftlich, nicht nur nachts, sondern auch am Tage (*Estrilda melpoda, Estrilda astrild* nach Russ).

Ablösung beim Brüten

Die Ablösung des einen Gatten durch den anderen geht oft nicht ohne weitere Formalität vor sich. Zuweilen ist es dem brütenden Teil sichtlich unangenehm, die Eier verlassen zu müssen, und er weicht nur sanfter Gewalt. Nicht wenige Arten haben eine geregelte »Ablösungszeremonie« ausgebildet. Von einem Pelikan (*Pelecanus occidentalis*) beschreibt F. M. Chapman (1908) diesen Vorgang folgendermaßen: »Der zurückkehrende Vogel läßt sich dicht beim Neste nieder und nähert sich, die Schnabelspitze zum Zenith emporgerichtet, mit langsamen Schritten, den Kopf von einer Seite zur anderen schaukelnd. Zu gleicher Zeit steckt der brütende Vogel seinen Schnabel senkrecht ins Nest, zuckt mit den halbgeöffneten Flügeln und gibt einen tiefen, rauhen, keuchenden Ton von sich,

den einzigen, den ich je bei einem alten Pelikan dieser Art gehört habe. 5- oder 6mal stößt nun der herankommende Vogel mit seinem erhobenen Kopfe, dann hält er inne, und beide Vögel beginnen darauf mit scheinbarer Gleichgültigkeit ihr Gefieder zu putzen; einen Augenblick später aber steigt der Partner, der bisher gebrütet hatte, vom Nest, und der neuangekommene nimmt sofort seinen Platz ein.« Max Schmidt (1866) schildert die Zeremonie ausführlich vom Fischreiher (*Ardea cinerea*). Nach stundenlanger Abwesenheit kommt das Männchen »plötzlich herbeigestrichen, meldet sich der Gattin durch einen lauten, rauhen Schrei an, den diese schwächer erwidert, und stellt sich neben sie aufs Nest. In der Regel steht dann das Weibchen auf, wendet die Eier mit dem Schnabel vorsichtig um, steckt einige vorstehende Reisigspitzen sorgsam unter, während welcher Verrichtungen ihm das Männchen zärtlich das Gefieder ordnet. Die Vögel bleiben noch einige Augenblicke nebeneinander stehen, indes das Weibchen mehrmals mit seinem Schnabel den Schnabel des Männchens querüber faßt, vielleicht, um dieses dadurch zum Niedersitzen zu bewegen, und dann das Nest verläßt. Das Männchen tritt nun in die Mitte des Nestes, ordnet die Eier und ihre Unterlage nochmals nach seinem Gefallen und setzt sich dann vorsichtig darauf nieder«. Bei *Ardea* und ihren *nächsten Verwandten* ist die Ablösung innig verquickt mit dem Trieb, den Nestrand nach Einsetzen der Bebrütung dauernd zu erhöhen. Von einem Reiher Nordamerikas, *Hydranassa tricolor ruficollis*, berichtet J. S. Huxley (bei Bent, 1926) folgendes: »Fast ohne Ausnahme entfernt sich der abgelöste Partner, um einen oder, noch häufiger, mehrere Äste aufzunehmen, die er dem brütenden Vogel anbietet. Die Überreichung geschieht in der Begrüßungsstellung. Darauf baut der brütende Partner dieses Material in das Nest ein. Ablösung und Zweigübergabe nehmen ihren Fortgang auch nach dem Schlüpfen der Jungen, wahrscheinlich so lange, bis sie das Nest verlassen.« Auch das Männchen der Weberfinken *Amadina fasciata* und *Estrilda subflava* bringt bei der Ablösung stets einen Halm, eine Feder oder andere weiche Baustoffe im Schnabel mit.

Verständigungsmittel der Gatten

Die Verwendung von Rufen als Verständigungsmittel bei der Ablösung wurde soeben erwähnt. Wie während des ganzen Fortpflanzungszyklus, so sind sie auch während des Brutgeschäfts neben den Bewegungsformen ein wichtiges Band im Verkehr der Geschlechter. Über ihre Bedeutung hat Whitman (1919) ein reiches Material gesammelt. Bei der Bronzeflügeltaube (*Phaps chalcoptera*) ruft der Tauber die Taube, wenn er einen Nistkasten als Brutstätte auserkoren hat. Sie fordert ihn durch Rufe vom Nest aus auf, Stroh einzutragen. Er ruft die Gattin, die noch Junge versorgt, um sie zu einem neuen Nestbau zu verleiten, und so weiter.

Triebhandlungen im Dienste der Brutsicherung

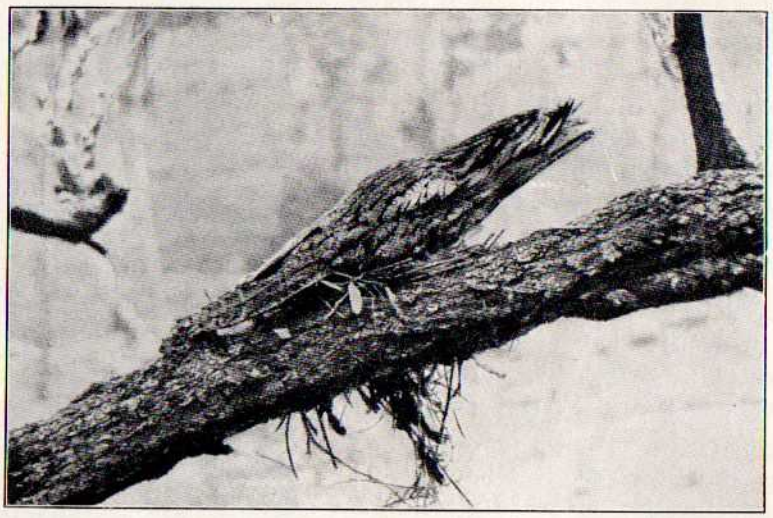
Wenn eine weibliche Taube ihre Nestbautätigkeit zu lange unterbricht oder das Brüten nachlässig betreibt, so wird sie vom Gatten so lange »getrieben«, bis sie ihre Pflichten wieder aufnimmt (Whitman, 1919). Das gleiche gilt für Papageien (Marquess of Tavistock, 1928). Dieses »zu Neste treiben« ist in keiner Weise mit sexuellen Wünschen des Männchens verknüpft, wie denn überhaupt in der Regel Bebrütung und geschlechtliche Begehrlichkeit einander ausschließen. Bei den Tauben hören die Paarungen sofort auf, sobald das Brüten einsetzt, und nachdem das 1. Ei abgelegt worden ist, sucht sich das Männchen einen Schlafplatz aus, der möglichst weit von dem Weibchen entfernt ist. Bis zur Zeit der Eiablage waren beide Vögel gewöhnt, nebeneinander am Eingang des Nistkastens

zu schlafen; in der Nacht aber, die dem Legen des 1. Eies folgt, ändert das Männchen seine Ruhestatt. Auch tagsüber, außer wenn es selbst zu brüten wünscht, hält es sich fortab von der Nähe der Gattin fern. »Irgend etwas treibt den Vogel dazu, dies zu tun; aber was? Ist seine Liebe erkaltet? Nein, denn er ruft sein Weibchen und ist so verliebt wie bisher. Ich kann mir kein Motiv und kein Gefühl vorstellen, das ihn bewegen sollte, vom Weibchen entfernt zu schlafen« (Whitman, 1919). Entsprechendes konnte Heinroth (1909) an seinem Ziegenmelkerpaar (*Caprimulgus europaeus*) feststellen. Am Morgen nach der Ablage des 1. Eies zeigte der Gatte »ein ganz verändertes Benehmen. Er knarrte nicht mehr und machte keinerlei Paarungsversuche, sondern saß während des ganzen Tages auf einer Schrankecke und ließ seine Gattin nicht aus den Augen.« Offenbar ist diese Triebhandlung ein Ergebnis der Selektion; die unmittelbare Nähe des nicht brütenden Partners würde das Nest leichter auffindbar machen. Für Höhlenbrüter, soweit sie keines »Wachtpostens« bedürfen, und für gesellige Arten wäre ein solcher Absonderungstrieb ohne Wert; er pflegt ihnen demgemäß zu fehlen, und man kann oft beide Gatten nebeneinander schlafen sehen, wobei einer von beiden der Bebrütung obliegt oder sie sich beide darein teilen (*Estrilda*). Eine Ausnahme macht zum Beispiel der Kleiber (*Sitta europaea*); obwohl diese Art in einer Höhle mit engem Einschlupf nistet, brütet (nach Rendle, 1915) dennoch nur das Weibchen, aber »es erscheint auffällig, daß das Männchen, welches während des Nestbaues so außerordentlich laut ist, fast vollständig schweigt, solange die Höhle das Gelege birgt. In einiger Entfernung hält dasselbe Wache, lockt und warnt, wenn es etwas Verdächtiges wahrnimmt, läßt sich aber sonst kaum vernehmen«.

Figur 416. CAPRIMULGI. — *Nyctibius griseus* Gmelin: *in Brüttestellung*. Das einzige Ei liegt in einer natürlichen Höhlung, die sich durch Ausfaulung an derjenigen Stelle gebildet hat, an der der Hauptstamm abgebrochen war. Durch seine aufrechte Zwangshaltung (welche auch dem heranwachsenden Jungen eigen ist) täuscht der Vogel einen Aststumpf vor. Man beachte auch das bis auf einen schmalen Schlitz geschlossene Auge. Aufgenommen in Trinidad von A. Muir, 1925.

Die psychische Umstellung des brütenden Vogels der Umwelt gegenüber äußert sich bei vielen Arten darin, daß der Fluchtreflex für die Dauer der Bebrütung nahezu völlig ausgeschaltet wird und der Vogel sich auf den Eiern streicheln, greifen, in eine andere Lage bringen läßt, ohne den Versuch zu machen, sich in Sicherheit zu bringen. Er nimmt dabei eine Schutzstellung an, die ihn dem Blick der Feinde entzieht, sei es nun, daß er sich flach auf den Boden oder tief in die Nestmulde drückt oder auch, wie *Nyctibius* (Figur 416), steil aufrichtet, dergestalt den toten Stumpf eines Astes vortäuschend. Alle *Caprimulgiden* und *Podargiden* schließen, wenn

sie auf den Eiern sitzen, die Augen bis auf einen ganz schmalen Spalt (Figur 417). Zur Schutzstellung nehmen indessen im großen ganzen nur diejenigen Arten ihre Zuflucht, deren Eier keine gute Schutzfärbung besitzen; ist dagegen die Eifarbe der Umgebung gut angepaßt, so pflegt sich ein ungesellig brütender Vogel hinwegzuschleichen, schon lange bevor der Feind in die Nähe des Nestes gekommen ist (*viele Limicolae*, die *Grues*). Höhlenbrüter verlassen sich im allgemeinen auf die gesicherte Lage ihres Nestes und sind sehr schwer von ihren Eiern zu vertreiben; Eindringlinge werden (bei den *Parus-Arten*, *Jynx und anderen*) durch ein schlangenartiges Zischen empfangen. Wird der brütende Vogel aber in der Höhle ergriffen, so tritt eine schwere Störung der Lagekorrelations-Reflexe auf, die besonders leicht bei Eulen (*Athene*, *Glaucidium*, *Tyto*) auszulösen ist. Packt man einen *Steinkauz* mit der Hand, so gerät er in den Zustand der hypotonischen Akinese, der mehrere Minuten lang währen kann: mit etwas seitwärts stehenden Flügeln und seitlich gedrehtem



Figur 417. PODARGI. — *Podargus strigoides* Latham: *brütender Vogel*. Zu beachten die Schutzfärbung, das bis auf einen schmalen Schlitz geschlossene Auge, die Körperhaltung und Körperstellung (parallel zum Aste). Aufgenommen in New South Wales von Otho Webb. (Nach F. Irby, 1927)

Kopf, lebhaft atmend, bleibt er ganz ruhig liegen und reagiert nicht mehr auf äußere Reize (L. Reisinger, 1926). Verwandte innere Ursachen hat vermutlich eine merkwürdige Bewegungsform, die im Zeitabschnitt der Brutpflege oft zu beobachten ist und durch die Zweckmäßigkeit ihrer Anwendung den Schein der einsichtigen Handlung erweckt: das »sich-lahm-Stellen«, dessen Aufgabe darin besteht, die Aufmerksamkeit der Feinde von der Brut auf den alten Vogel abzuziehen. Es ist aber, um diese Reaktion auszulösen, erforderlich, daß der Vogel in der Nähe des Nestes oder auf dem Nest überrascht und heftig erschreckt oder geängstigt wird. Hatte er, während sich der Mensch am Nest zu schaffen macht, gerade eine Brutpause eingeschaltet, so kümmert er sich in der Regel gar nicht um den Nestfeind, auch wenn er ihn bemerkt. Eine Ausnahme macht unter anderem der Schwarzhalsschwan (*Cygnus melanocoryphus*); die Gatten stürzen in solchem Falle wütend herbei, um das Nest zu verteidigen (Heinroth, 1920). Auch die großen, wehrhaften *Accipitres* verhalten sich so.

Alle diese Triebhandlungen erfolgen indessen nicht nach einem starren Schema; ihre Form, ihr Ausmaß ändern individuell ab, sie mögen wohl auch hier und da unter die Kontrolle des Intellektes geraten; ferner können sie sich zu Beginn der Bebrütungsperiode anders äußern als an deren Ende.

Für die ganze Dauer des Fortpflanzungszyklus ist weiterhin die (meist beim Männchen stärker ausgeprägte) Streitlust bezeichnend. Sie stellt sich zu Beginn eines jeden Zyklus ein und sinkt an dessen Ende ab »wie ein Fieber«. Da sie sich nicht gegen den Partner, sondern allein gegen die Nachbarn und für Feinde gehaltene Tiere richtet, gehört auch sie zu jenem großen Komplex von Trieben, welche im Dienste der Sicherung des Nachwuchses stehen. Streitanlaß ist während der Werbungszeit die Eifersucht, nach der festen Anpaarung und während der Brutpflege hauptsächlich die Überschreitung der Territorialgrenzen seitens eines Grenznachbarn (oder die Annäherung eines »Feindes«). Die Grenzführung ist je nach der Art und den Siedlungsverhältnissen verschieden weit; aber selbst die gesellig brütenden Arten halten streng auf Beachtung räumlicher Schranken (siehe unten, Seite 408), mit Ausnahme vielleicht einiger *Pinguine*.

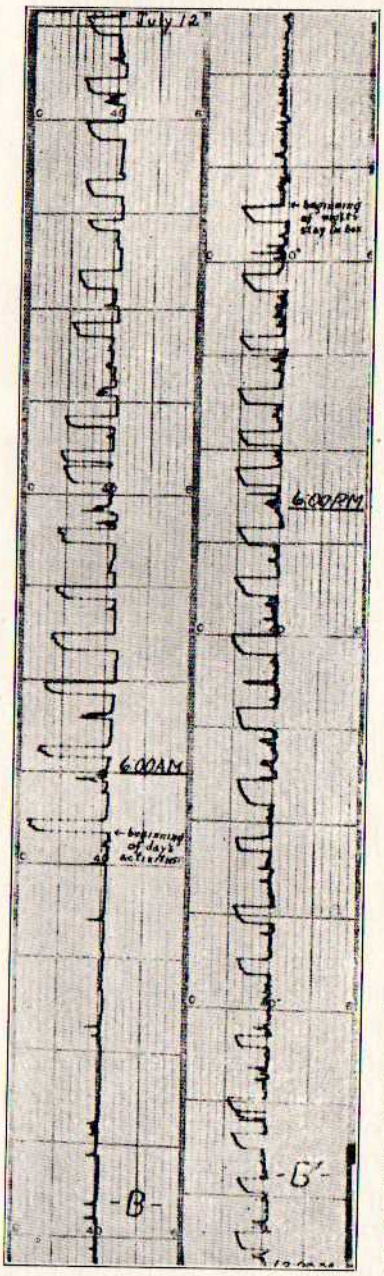
Wie sich die Eifersucht *bei Tauben* äußert, darüber hat Whitman (1919) eine Reihe von Aufzeichnungen hinterlassen. Wir wollen die folgende anführen: »In einem Falle setzte ich ein kleines Bauer mit *Turteltauben* in den (größeren) *Klagetauben*-Käfig. Der Klagetauber trieb seine Gattin, die eine Turteltaube war, in die entfernteste Ecke des Käfigs, kehrte dann zurück zum Bauer und hackte nach den fremden Turteltauben, um dann wieder zu seinem Weibchen zu eilen und sie sehr zärtlich zu schnäbeln. Dies Gebaren wiederholte sich Tag für Tag. Es geht daraus hervor, daß er einen scharfen Unterschied zwischen seiner Gattin und anderen Turteltauben machte.«

Bebrütung durch nur einen Partner

Ganz auf das Weibchen ist das Geschäft des Brütens übergegangen bei *vielen Passeres* (zum Beispiel *Corvus, Ploceus, Fringilla, Loxia, Pyrrhula, Turdus merula, Muscicapa hypoleuca, Troglodytes*), bei den *Trochilidae*, vielen *Accipitres*, den meisten *Striges* und *Anseres*, den *Gallidae* mit ausgesprochenem Geschlechtsdimorphismus, bei *Scolopax, Philomachus* und so weiter; nur das **Männchen** bebrütet die Eier bei *Apteryx, Dromaeus, Casuarius, Rhea, den Crypturi, Turnices* und einigen *Limicolae*, wohl auch bei *Centropus*.

Meist ist dem nichtbrütenden Partner, selbst wenn er das Brutgeschäft bis zum Ausschlüpfen der Jungen dem anderen Partner überläßt, eine für die Sicherung der Brut mehr oder weniger wichtige Sonderaufgabe übertragen. Sie besteht gewöhnlich darin, daß er den brütenden Vogel mit Nahrung versorgt (viele *Passeres, Bucerotidae, Accipitres*) oder sich doch wenigstens zum Schutze des Nestes bereit hält und die Feinde verjagt oder auf sich ablenkt. Dies scheinen selbst die Männchen vieler *Enten-Arten* zu tun, die sich kaum je unmittelbar am Neste zeigen (L. Schuster, 1928). Es gilt auch von den polygynen *Pavo-Männchen* (siehe unten, Seite 409) und von den polyandrischen *Phalaropus-Weibchen* (siehe oben, Seite 331). Bei den in Ehelosigkeit lebenden Arten dagegen nimmt einer der Erzeuger in keinem Zeitabschnitt irgendwelches Interesse am Schicksal der Brut. Während der Bebrütungszeit kommt dieses Verhalten auch bei ehigen Arten vor. Es gibt selbst unter den *Passeres* viele Arten, deren Männchen sich um das brütende Weibchen gar nicht kümmern, ihm also auch noch die Ernährungssorgen aufbürden. Hierzu zählt die Gruppe der Zaunkönige (*Troglodytes*). Wie die Untersuchungen

von Baldwin und Kendeigh (1927) erwiesen haben, unterbricht daher das Weibchen bei *Troglodytes aëdon* sein Brutgeschäft sehr häufig; etwa um die Mitte der Brutdauer verläßt es die Eier innerhalb 24 Stunden 27- bis 43mal, um etwa 6 Minuten lang auf Futtersuche zu gehen; im Durchschnitt bleibt es tagsüber nicht länger als 14 Minuten hintereinander auf dem Gelege sitzen (Figur 418). Kurz vor dem Ausschlüpfen der Jungen verlängern sich die Zeiträume der Bebrütung erheblich, während die für die Futtersuche benutzten Pausen sich kaum ändern, also etwa 6 Minuten betragen.



Figur 418.

In anderen Vogelordnungen ist das alleinbrütende Geschlecht zuweilen auf sehr langes Fasten eingerichtet. Eine weibliche Eiderente (*Somateria mollissima*) verließ in Gefangenschaft während der 28tägigen Brutdauer ihr Gelege kaum je und kann ganz ohne Futter und Wasser aus (Jourdain, 1913); ja im Tring-Park hat ein Emu-Männchen (*Dromaeus*) gar während 60 Bruttagen keine Nahrung aufgenommen! Bei den *Pinguinen* der Gattung *Pygoscelis* lösen sich zwar die Gatten beim Brutgeschäft ab, aber nur im Intervall vieler Tage, und die Vögel fasten zu dieser Zeit mindestens 18, zuweilen aber bis zu 28 Tagen (Levick, 1915). Die physiologische Vorbereitung auf so lange Entbehrungen besteht häufig darin, daß der Körper vor dem Brutbeginn sehr viel Fett speichert. Manniche (1910) hat festgestellt, daß die Weibchen von *Phalaropus fulicarius* mager im Brutgebiet eintreffen, während die Männchen (welche die gesamte Brutpflege zu übernehmen haben) bei ihrer Ankunft äußerst fett sind.

Figur 418. Passeres (Troglodytidae). — *Troglodytes aëdon* Vieillot: *Kurven der im Inneren des Nistkastens automatisch registrierten Temperatur am 12. Juli, 6 Tage nach Ablage des letzten Eies.* Die Kurvenblätter sind von unten nach oben zu lesen, Blatt *B'* bildet die Fortsetzung von Blatt *B*. Sobald das brütende Weibchen den Nistkasten verläßt, sinkt die Temperatur, um nach der Rückkehr des Vogels sofort wieder anzusteigen. So entsteht eine nach links gerichtete Kurvenzacke. Die Figur lehrt: bis kurz vor 6 Uhr a. m. hat der Vogel Nachtruhe gehalten, dann folgen bis etwa $^1/_2$10 Uhr p. m. in außerordentlich gleichmäßigen Zeitabständen die Perioden der Abwesenheit vom Nest, die der Erholung und Nahrungssuche des brütenden Vogels dienen und eine durchschnittliche Dauer von $14^3/_{10}$ Minuten haben. (Nach Baldwin und Kendeigh, 1927)

Brutflecke

Da die Feder ein schlechter Wärmeleiter ist, kommt es zur wirksamen Übertragung der Körpertemperatur auf das Ei darauf an, das letztere mit der Haut in möglichst unmittelbare Berührung zu bringen. Bei den meisten Vögeln bilden

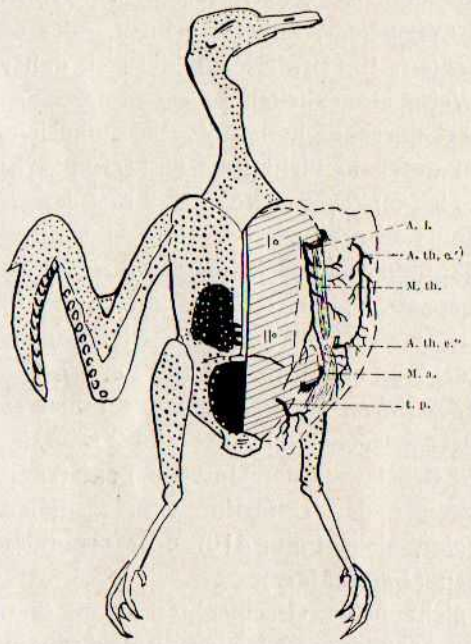
sich in den Hautbezirken, die für die Bedeckung der Eier ausersehen sind, kurz vor Beginn der Brutzeit die »Brutflecke« aus, über deren Sitz und Anzahl wir die ersten sorgfältigen Nachrichten dem vortrefflichen Friedrich Faber (1825) verdanken. Sie entstehen meist im Gebiete der nur mit Pelzdunen bestandenen Federraine (Apterien), und zwar am häufigsten im mittleren Bereich des Unterrains, der von der rechten und der linken Unterflur eingefaßt wird (siehe oben, Seite 26). Ihre Größe entspricht keineswegs dem Umfang des Geleges, sondern ist wesentlich abhängig von der Gliederung des Gefieders in Raine und Fluren: *Podiceps* mit schmalem Unterrain hat auch einen sehr schmalen medianen Brutfleck, obgleich er bis zu 6 Eier legt. Indessen fallen in einigen Gruppen zur Vergrößerung der Brutflecke nicht nur Pelzdunen, sondern auch Konturfedern aus, so bei den *Striges* und *Lari*. Eine Sonderstellung nimmt die Mehrzahl der echten »Wasservögel« ein; da gerade ihre mit dem Wasser in Berührung kommende Unterseite eines starken Wärmeschutzes bedarf, ist ihr Unterrain entweder, wie bei den *Steganopodes* und *Colymbidae*, äußerst schmal, oder er fehlt gänzlich, wie bei den *Anseres* und *Sphenisci*. Ein Brutfleck bildet sich daher hier nicht; sein Mangel wird auf andere Weise ausgeglichen.

Die Zahl der Brutflecke ist für jede Art durchaus konstant. Sie entspricht manchmal der Zahl der Eier im Gelege, aber durchaus nicht immer. Stets paarig treten die Brutflecke auf bei den *Stercorarius-Arten*, welche nur 2 Eier legen, aber auch bei den *meisten Alcidae*, welche nur 1 Ei produzieren. Eine Anpassung an die Eierzahl scheint sich in der letztgenannten Gruppe insofern vollzogen zu haben, als *Uria aalge* und *lomvia* im Gegensatz zu ihren Verwandten (und in Übereinstimmung mit den *Tubinares*) nur einen Brutfleck besitzen. Bilden mehr als 2 Eier das Gelege, so werden sie entweder von einem medial (im Bereich des Unterrains) gelegenen Brutfleck erwärmt (*Accipitres, Passeres, Podiceps*) oder es treten 3 Brutflecke auf: ein weit kaudalwärts gelegener medialer und 2 laterale, die im Seitenrain (zwischen Hauptzweig und Brustzweig der Unterflur) entstehen und durch die Konturfedern des Hauptzweiges der Unterflur vom medialen Brutfleck getrennt bleiben (*Larus, Limicolae*, siehe Figur 419) oder sekundär mehr oder minder mit ihm zusammenfließen (*Phasianidae*).

Die Brutflecke gelangen, falls sich nicht beide Geschlechter am Brüten beteiligen, nur in demjenigen Geschlecht zur Ausbildung, das sich dieser Aufgabe zu widmen hat; sie finden sich daher bei *Accipiter* und *Circus* nur im weiblichen, bei *Phalaropus* dagegen nur im männlichen Geschlecht. Wie schon erwähnt, legen sie sich bereits an, bevor die Eiablage erfolgt ist, denn es ist kein mechanischer, sondern ein hormonaler Reiz, der den Federausfall verursacht. Die Feststellung von Brutflecken kann daher durchaus nicht als Beweis dafür gelten, daß der betreffende Vogel im Begriff gewesen war, seine Gelege zu bebrüten. B. Lange (1927) fand sogar eine erst 1jährige (also noch nicht fortpflanzungsfähige) Lachmöwe (*Larus ridibundus*), bei der zur Brutzeit die beiden lateralen Brutflecke bereits andeutungsweise aufgetreten waren.

Über das histologische Bild, das die Brutflecke verschiedener Vogelarten auf der Höhe ihrer Ausbildung gewähren, sind wir durch B. Lange unterrichtet worden. Dieser Untersucher fand als Eigentümlichkeit: erhöhte Vaskularisation, in mehreren Vogelgruppen (*Phasianidae, Accipitres*), verbunden mit Gewebsauflockerung und Vermehrung der Zellen in den Lücken

zwischen den Bindegewebsfasern — Eigenschaften der Haut, die starke Anklänge an Entzündungsprozesse zeigen. Die Veränderungen gegenüber dem Ruhezustand der Haut bleiben stets auf die Schicht der Coriumgefäße beschränkt; die Epidermis nimmt an ihnen nicht oder nur insofern teil, als (bei *Accipitres*) die kernhaltigen und kernlosen Schichten eine Vermehrung erfahren. Meist fehlt im Bereich des Brutfleckes das subkutane Fett (Ausnahme: *Accipitres*). Alle Federanlagen verschwinden und mit ihnen auch die Coriumschicht der glatten Federmuskeln. Bei *Gallus* ziehen, wenn der Brutfleck auf der Höhe seiner Ausbildung steht, die Gefäße mit ihren feinsten Verzweigungen gegen die Epidermis, »um sich dort vielfach zu verflechten und zur Bildung eines Schwammkörpers zusammenzutreten. Anfänglich inselförmig, schließen sich dann die Inseln zusammen und bilden eine parallel der Oberfläche angeordnete, ziemlich dicke Schicht von annähernd gleicher Breite« (Koutnik, 1927). Wie dies auch für andere unbefiederte und stark vaskularisierte Hautstellen gilt, übertrifft die Temperatur der Haut am Brutfleck die der benachbarten, federtragenden Hautbezirke um ein geringes. Daß die Körpertemperatur bei dem Geschlecht, das die Erbrütung der Eier vorwiegend oder ausschließlich besorgt, höher ist als beim anderen, wurde bereits früher (Seite 205) erwähnt.



Figur 419. LARI. — *Larus ridibundus* Linnaeus: *gerupft.* »Die Haut der linken Rumpfseite ist abpräpariert und zurückgeklappt. Federfluren punktiert, Brutflecke schwarz, Fascia superficialis schräg schraffiert, zurückgeschlagene Haut gebrochen umrandet. (*A.i.*) Arteria subcutanea thoracis; (*A.th.e.'*, *A.th.e.''*) Äste der Arteria thoracica externa; (*t.p.*) Hautast der Arteria pelvica interna; (*M.a.*) Musculus subcutaneus abdominis; (*M.th.*) Musculus subcutaneus thoracis. Bei (*I*) und (*II*) werden die Äste der Arteria thoracica externa subcutan.« (Figur und Text nach B. Lange, 1927)

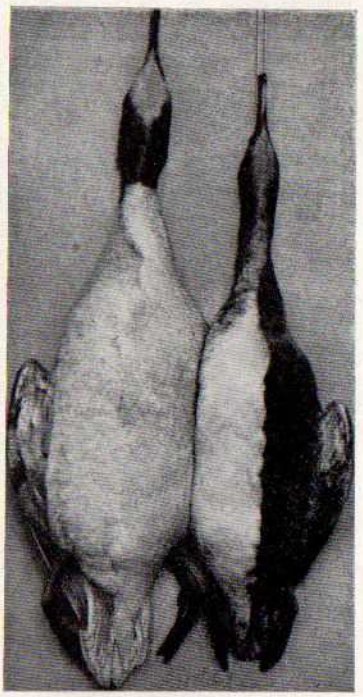
Kompensation mangelnder Brutflecke

Die Hautgefäße, die die Brutflecke versorgen (Figur 419), können verschiedenen Ursprungs sein. Laterale Brutflecke und die kranialen Bezirke medialer Brutflecke liegen gewöhnlich im Bereich des unteren Astes der Arteria thoracica externa (Figur 222, »*thor. inf.*« und Figur 229, 6) beziehungsweise (bei *Podiceps*) eines zur Brutzeit an Mächtigkeit stark gewinnenden Seitenastes derselben, der Arteria subcutanea thoracis (= Arteria incubatoria, Barkow); in ihrem kaudalen Bezirk dagegen werden mediale Brutflecke in der Regel aus einem Hautast der Arteria pelvica interna gespeist, die ihrerseits einen Zweig der Arteria femoralis (Figur 229, 24) darstellt.

Besondere Verhältnisse liegen bei den *Anseres* vor. Hier bildet sich nicht, wie bei fast allen anderen Gruppen, ein Brutfleck schon vor der Produktion des Geleges, sondern es wachsen vielmehr auf der Unterseite des für die Brutpflege bestimmten Vogels, meist also des Weibchens, zwischen den gewöhnlichen Pelzdunen die »Nestdunen« (Miß Jackson, 1915), von jenen unterschieden durch ihre Farbe und vor allem durch ihre viel bedeutendere Länge. Wenn das Gelege

nahezu vollzählig ist, rupft sich das Tier, über den Eiern stehend, diese Nestdunen aus; sie bilden dann einen die Wärme zusammenhaltenden Kranz um die Eier und werden während der Brutpausen zum Bedecken des Geleges benutzt. Es ist sehr bemerkenswert, daß die Farbe dieser Nestdunen bei Offenbrütern eine andere ist als bei Höhlenbrütern. Kleinere Offenbrüter haben nämlich stets dunkle, also an die Farbe der Umgebung angepaßte Nestdunen; Höhlenbrüter dagegen und wehrhafte, große Arten haben weißliche Nestdunen, weil sie auf eine Schutzfärbung verzichten können (siehe Figur 420). Nach Beendigung des Brutgeschäfts findet man kaum noch Reste dieser Nestdunengeneration am Körper der Ente; eine neue Generation sproßt erst wieder kurz vor Beginn der nächsten Fortpflanzungsperiode, unter unseren Breiten also etwa im März. Ist der Vogel zu einem Ersatzgelege genötigt, so stehen ihm nur noch wenige oder gar keine Nestdunen für die Polsterung zur Verfügung.

Auch *Sula* und *Phalacrocorax* ermangeln, wie schon gesagt, eines Brutfleckes. In welcher Weise sein Fehlen bei *Phalacrocorax* kompensiert wird, ist noch nicht bekannt. Mehrere, *wenn nicht alle Sula-Arten* bebrüten ihr aus einem einzigen Ei, höchstens aber aus 2 Eiern bestehendes Gelege nicht mit der Körperwand, sondern mit den Schwimmhäuten beider Füße, die sie, bevor sie sich niederlassen, über das Ei breiten. Es wäre wichtig, einmal zu untersuchen, ob nicht vielleicht die in der Schwimmhaut vorkommenden arterio-venösen Anastomosen (siehe oben, Seite 204) für diese seltsame Art der Wärmelieferung eine besondere Bedeutung erlangen. *Uria* verhält sich ähnlich; sie benutzt freilich beim Brutakt die Schwimmhäute nicht als Decke, sondern als Unterlage für das Ei; genau so macht es auch der Kaiserpinguin (*Aptenodytes*).



Figur 420. ANSERES. — *Weibchen von Mergus merganser* Linnaeus (links) und *Mergus serrator* Linnaeus (rechts), *beide halbseitig gerupft, um die Nestdunen freizulegen.* Die ungerupften Hälften sind einander zugekehrt. *Mergus merganser* hat als Höhlenbrüter weiße, *Mergus serrator* als Offenbrüter dunkle Nestdunen. Verkleinerung $^2/_{15}$. (Nach Heinroth, 1928)

In der Ordnung der Pinguine (*Sphenisci*) ist es überdies zur Bildung einer »Bruttasche« gekommen, in die das Ei aufgenommen wird. Diese Tasche liegt vor der Kloakalöffnung; der aufrecht stehende Schlitz, der ihre Öffnung bildet, kann durch Wirkung quergestreifter Hautmuskeln, wohl Ausstrahlungen des Musculus subcutaneus abdominis (siehe oben, Seite 94) und des Musculus ischioflexorius, willkürlich verengert oder erweitert werden; zudem fällt über sie noch eine Falte der Bauchhaut (siehe Figur 2).

Während der Entwickelungsperiode des Keimlings besteht die Aufgabe der Eltern nicht allein im Erwärmen oder Beschatten, sondern auch im Wenden der Eier (Figur 421). Dies muß bis zum Ende des 2. Bebrütungsdrittels von Zeit zu Zeit geschehen, da andernfalls leicht schädliche Verwachsungen der

Eihäute mit der Schalenhaut entstehen oder das Eiweiß nicht völlig von der Allantois umwachsen, sondern nur zum Teil in den Eiweißsack eingeschlossen zu werden scheint.

Bebrütung über die normale Brutdauer hinaus

Je nach den Ansprüchen, welche der Embryo an die äußere Wärmezufuhr stellt, währt die Bebrütung bis zum Ausschlüpfen, oder sie wird schon Tage zuvor abgebrochen (*Oxyura*?). Es kommt vor, daß sie noch lange über die normale Brutdauer hinaus fortgesetzt wird, wenn der Keimling abgestorben ist oder das Gelege unbefruchtet war. Ein Kiwi (*Apteryx*) saß im Londoner Zoologischen Garten nahezu 4 Monate auf einem tauben Ei; ein weiblicher Wanderfalke (*Falco peregrinus*), dem sein 10 Tage lang bebrütetes Gelege gegen wassergefüllte Hühnereier vertauscht worden war, hörte gleichfalls nicht bald nach dem Ende der normalen Brutdauer (29 Tage) mit dem Brüten auf, sondern saß noch am 61. Tage auf dem Horst (Schiermann, 1925). Die meisten Vogelarten aber scheinen einen so großen »Sicherheitskoëffizienten« nicht einzurechnen; so läßt ein *Columba-Paar* sein Gelege im Mittel schon am 23. Tage, spätestens am 28. Tage im Stich, wenn die Jungen am 17. Tage nicht geschlüpft waren (Cole & Kirkpatrick, 1915), ja *Ectopistes*, die sich schon auf das Nest setzt, bevor ein Ei darin liegt, verläßt das Gelege, wenn die Jungen 12 bis 20 Stunden nach der normalen Zeit noch nicht geschlüpft sind (Whitman, 1919). Solche Arten, die normalerweise auf die 1. Brut eine 2. oder gar 3. folgen lassen, scheinen es eben eiliger zu haben als etwa die *Tagraubvögel* und der *Kiwi*, bei denen nur ein jährlicher Fortpflanzungszyklus die Regel bildet.

Figur 421. Limicolae. – *Recurvirostra avosetta* Linnaeus: *Wenden und Verschieben der Eier nach mehrstündigem Brüten.* Der Vogel klemmt dabei das spitze Ende des Eies im Schnabel fest.
(Aufgenommen an der Ostsee von G. E. F. Schulz, 1908)

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Vögel, mögen sie sich auch über die normale Dauer hinaus dem Brutgeschäft hingeben, doch ein gutes Zeitgefühl dafür haben, wann das Ausschlüpfen zu erwarten wäre. Die den Eltern beim Schlüpfakt eigene, aufmerksame Spannung stellt sich bei *Columba* zuweilen schon vor diesem Ereignis ein (Whitman). Bei der Graugans (*Anser anser*) bleibt das Männchen für die ganze Dauer der Brutzeit dem Neste fern und stellt sich erst dann zum Schutze der Jungen ein, wenn diese die Eischale gesprengt haben, »ja ich glaube mit Sicherheit behaupten zu können, noch bevor sie der Eischale entschlüpft sind« (Heinroth, 1911).

Schlüpfakt

Gesteigert wird das Interesse am Schlüpfakt indessen besonders durch die Rufe des Jungen; beginnt sich doch dieses durch Piepsen zu melden, sobald es die Eischale an einer Stelle durchstieß, ja gewöhnlich schon, nachdem es nur die innere Schalenhaut perforiert und (bei noch unverletzter Eischale) den Inhalt der Luftkammer eingeatmet hat. Einer Unterstützung durch die Eltern

bedarf wohl das normal entwickelte Junge bei seinen Versuchen, sich aus der Schale zu befreien, niemals; sie wird ihm aber nicht ganz selten zuteil. Gabrielson (1913) sah bei *Galeoscoptes carolinensis* wiederholt, wie das Weibchen Stücke von der Schale abbrach, um die vom Schnabel des Jungen geschaffene Öffnung zu vergrößern; das gleiche beobachtete Bengt Berg (1924) beim *Kranich* und Miß Turner (1909) bei der *Wasserralle* (Figur 422). Soweit es sich um Nesthocker handelt, pflegen die Schalenreste von den alten Vögeln sogleich nach dem Schlüpfvorgang aus dem Neste getragen oder verschluckt zu werden, wobei sehr sorgsam darauf geachtet wird, daß keine Splitterchen zurückbleiben (aber dies unterbleibt oft bei den *Striges* und *Steganopodes*); junge Flamingos (*Phoenicopterus*) fressen die Trümmer der Eischalen, denen sie entschlüpften, regelmäßig selbst auf — vielleicht ist dieser Kalziumzuschuß zur Nahrung für sie von Wichtigkeit (F. M. Chapman, 1905). Die meisten Nestflüchter, so die *Galli* und *Anseres*, lassen die leeren Eischalen unberührt im Neste liegen, viele *Limicolae* entfernen sie jedoch.

Figur 422. RALLI. — *Rallus aquaticus* Linnaeus: *Weibchen, im Begriff, dem Jungen beim Ausschlüpfen durch Vergrößerung der Eiöffnung zu helfen.*
(Nach einer Aufnahme von E. L. Turner, 1909)

Junge n-pflege

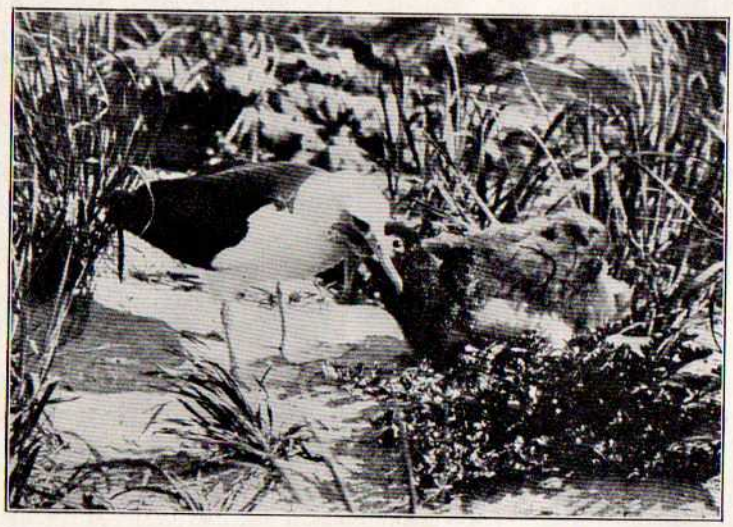
Die Aufgaben, die den Eltern erwachsen, nachdem die Jungen die Schale verlassen haben, sind je nach der Art so verschieden, daß sich nur wenig Allgemeingültiges darüber sagen läßt. Wie sehr die Fütterungsweise der Jungen von Ordnung zu Ordnung wechselt, wurde schon auf Seite 310 angedeutet. Selbst innerhalb

Figur 423. STEGANOPODES (Sulidae). — *Sula dactylatra* Lesson, *ihr Junges durch Heraufwürgen der Kost fütternd.*
(Aufgenommen auf Laysan von W. K. Fisher, 1904)

der gleichen Ordnung können die Verhältnisse recht verschieden liegen: Unter den Lari erbrechen die Möwen (*Larus und Verwandte*) die Nahrung vor den Jungen, die Seeschwalben (*Sterna und Verwandte*) dagegen reichen sie ihnen mit dem Schnabel. Unter den *Ciconiae* würgen die alten Störche (*Ciconiidae*) die Nahrung aus dem Kropfe hervor und speien sie auf den Nestrand, während die Löffler (*Plataleidae*) es so machen wie *Diomedea* (Figur 424).

(1) Verhalten der Nesthocker

Bei den Nesthockern sind (wie bei den Nestflüchtern) die Jungen während der ersten Zeit noch der Erwärmung durch den alten Vogel bedürftig; in diese Aufgabe pflegen sich die Geschlechter genau so zu teilen wie zuvor, als es galt, die Eier zu bedecken; wenn also nur das Weibchen oder nur das Männchen brütete, so bleibt ihm auch weiterhin das Erwärmen des Nachwuchses allein aufgebürdet; andererseits behalten zum Beispiel bei *Columba* die Geschlechter ihren bisherigen Turnus für weitere 8 Tage unverändert bei. Anders steht es mit dem Füttern.



Figur 424. TUBINARES. — *Diomedea immutabilis* Rothschild: *Fütterungsvorgang.* Der junge Vogel steckt seinen Schnabel quer in den Schnabel des alten, der die Nahrung aus dem Schlund emporwürgt und mit der Zunge in den Schnabel seines Kindes schiebt. (Aufgenommen auf Laysan von W. K. Fisher, 1904)

Unter den »Nesthockern« gibt es eine große Anzahl von Arten, bei denen allein das Weibchen brütet; an der Aufzucht der Jungen aber ist fast stets auch das Männchen durch Herbeischaffen des Futters beteiligt, wie es ja in vielen Fällen auch schon zuvor, als Äußerung des gleichen Instinktes, der allein brütenden Gattin die Nahrung zutrug. Eine bemerkenswerte Ausnahme machen unter den Nesthockern die *Trochilidae* und einige *Ploceidae* (*Viduinae*) mit stark ausgesprochenem Geschlechtsdimorphismus. Bei den *Trochilidae* kümmert sich das Männchen weder um das brütende Weibchen noch um den erzielten Nachwuchs. Freilich besteht das Gelege hier nur aus 2 Eiern. Ob sich wohl die farbenprächtigen *Paradiesvögel* wie die *Kolibris* verhalten? — Zur Feststellung der Frage nach der Beteiligung des Männchens an der Brutpflege sind wir bei den *Webern* bisher auf Gefangenschaftsbeobachtungen angewiesen geblieben. Nach diesen zu urteilen, nimmt bei *Diatropura progne* und *Urobrachya axillaris* das Männchen an der Fütterung der 2 bis 3 Jungen nicht teil. Diese Eigenschaft hat die Entwicke-

lung der Polygynie und schließlich des Brutparasitismus in der Gruppe der *Viduinae* ermöglicht.

Wenn sowohl Männchen wie Weibchen die Jungen mit Futter versorgen, so bedeutet das noch nicht, daß sie sich bei dieser Tätigkeit völlig gleich verhalten. Bei vielen, von Wirbeltierfleisch lebenden *Accipitres* schlägt der Vater die Beute und trägt sie in den Fängen herbei, aber nur die Mutter versteht sich darauf, sie so kunstgerecht zu zerlegen, daß sie von den Jungen verschluckt werden kann. Bei vielen *Passeres* beteiligt sich zwar der Vater eifrig an der Futtersuche, übergibt die Nahrung aber nicht den Jungen, sondern der Mutter, die sie dann an die Brut austeilt (*Spizella, Melospiza* nach Jones, 1913). Bei *Troglodytes troglodytes* und *Locustella luscinioides* stellt sich der Vater erst dann zur Übernahme des Fütterungsgeschäftes ein, wenn die Jungen das Nest verlassen haben.

Figur 425. PHOENICOPTERI. — *Phoenicopterus ruber* Linnaeus: *Fütterung der Jungen* auf dem Nest durch Hervorwürgen der Nahrung. (Aufgenommen auf den Bahamas von F. M. Chapman, 1905)

Die Zahl der täglichen Fütterungen ist von mancherlei Faktoren abhängig: von dem für die betreffende Art gültigen Entwickelungstempo, vom Alter der Nestlinge, ferner davon, ob die zu Neste getragene Beute groß oder klein ist, ob die Nahrung im Schnabel herbeigetragen wird oder der fütternde Vogel in Gestalt eines Kropfes über einen umfangreichen Nahrungsbehälter verfügt, von der Witterung und anderem mehr. Bei manchen Arten sind die Abstände zwischen 2 Fütterungen sehr groß und werden dann, wie Schauinsland (1899) auf Laysan beobachtete, »geradezu pedantisch« eingehalten; der dortige Albatros (*Diomedea immutabilis*) fütterte zwischen 3 und 4 Uhr nachmittags, der Tropikvogel (*Phaëton rubricauda*) zwischen 9 und 10 Uhr vormittags sein einziges Junges. Die Beobachtungen von Gross (1912) bestätigen dies, denn dieser Autor stellte auch für *Phaëton lepturus americanus* fest, daß das Junge nur einmal am Tage, gewöhnlich in den zeitigen Morgenstunden, mit Futter versorgt wird. Die Nahrungsmenge, welche den Jungen bei einer einzigen Mahlzeit in den Schlund gewürgt wird, beträgt hier im Alter von 30 bis 50 Tagen $^1/_5$ bis $^1/_6$ ihres Gesamtgewichtes! Junge Rotspechte (*Dryobates major*) erhielten in einer Stunde 12mal den Besuch ihrer Eltern, während er jungen Grauspechten (*Picus canus*) in der gleichen Zeit durchschnittlich nur 3- bis 6mal

zuteil wurde: die Buntspechte (*Dryobates*) füttern aus dem Schnabel, die Erdspechte (*Picus*) dagegen aus dem Kropf (Loos, 1903). Ist die Zahl der Jungen sehr groß, so häufen sich die Futterbesuche beträchtlich: »Ein von mir beobachtetes Blaumeisenpärchen (*Parus caeruleus*) zum Beispiel fütterte seine über halbwüchsigen Jungen morgens von 7 bis 8 Uhr 72-, von 9 bis 10 Uhr 58-, mittags von 11 bis 12 Uhr 52-, von 12 bis 1 Uhr 28- und von 1 bis 2 Uhr 34-, sowie am Abend von 5 bis 6 Uhr 53-, von 6 bis 7 Uhr 58- und von 7 bis 8 Uhr 31 mal« (R. Zimmermann, 1922). Das angeführte Beispiel beleuchtet gleichzeitig die allgemeingültige Tatsache, daß die Regsamkeit der Eltern in den Morgen- und Abendstunden viel größer ist als um die Mittagszeit. Mit Hilfe eines Apparates, der jedes Einfliegen in die Nisthöhle selbsttätig registriert, des »Terragraphen«, stellte Bussmann (1924—25) fest, daß ein *Kohlmeisen-Paar* mit 8 Jungen 350- bis 390mal, ein *Kleiber-Paar* 370- bis 380mal, ein *Gartenrotschwanz-Paar* 220- bis 240mal täglich zur Fütterung erschien.

Längere, durch ungünstige Witterung verursachte Ausdehnung der Futterpausen schadet den Nestlingen im allgemeinen nichts. Besonders die *Segler* scheinen darauf vorbereitet zu sein, daß Regen und Sturm eine Hungersnot über sie bringen. Junge Mauersegler (*Micropus apus*) vermögen ungemein lange zu fasten. Ein Jungvogel dieser Art, den Hugues (1907) dem Neste entnahm und ohne jede Nahrung hielt, starb erst nach 21 Tagen weniger 3 Stunden; sein Gewicht hatte sich in dieser Zeit von 57 Gramm auf 21 Gramm verringert.

Bei einem Futterbesuch wird in manchen Fällen nur eines der Jungen bedacht, in anderen Fällen wird die Nahrung an alle gleichmäßig ausgeteilt; dies besonders dann, wenn die Nestgeschwister etwa die gleiche Größe besitzen und sich gleich stürmisch um das Futter bewerben. Trifft das nicht zu, so gehen die schwächeren sehr oft leer aus. Altum (1898) hat über das unterschiedliche Verhalten der Insektenfresser und der Körnerfresser folgende interessante Feststellung gemacht: »Unsere *Sylvien* stopfen ihre im Schnabel gehaltene Beute, welche aus einer Anzahl Insecten besteht, auf einmal einem Jungen in den geöffneten Rachen. Dieses nun gibt sich sofort zufrieden, so daß, wenn man selbst diese Tierchen erzieht, ein solches unmittelbar nach dem Darreichen des Futters nicht zum erneuten Aufsperren des Schnabels zu bewegen ist. Kommt man aber einige Minuten nachher wieder, so zeigt es sich wieder nahrungsbedürftig. Die Körnerfresser, etwa die Finken, haben aber den ganzen Kropf voll und würgen die Nahrung portionsweise herauf, um mehrmals hintereinander zu füttern. Im Gegensatz zu den ersten sind entsprechend dieser Fütterungsweise der Alten auch die Jungen nicht mit einer, auch starken Portion zufrieden. Das gefütterte Junge schlingt das Futter hinab, sperrt aber den Schnabel noch fortwährend auf, als wenn es die Art und Weise, wie die Alten füttern, kenne. Diejenigen Jungen wollen also nur einen Bissen, deren Alte nur einen bringen, und umgekehrt.«

Die Einhaltung einer strengen Reihenfolge beim Füttern wird bei offenbrütenden Vögeln mit rascher Verdauung (Insectenfresser) durch das Verhalten der Jungen ermöglicht, deren jedes nach Empfang seiner Portion den der Ankunftsstelle der Alten zunächstliegenden Platz verläßt, um sich, zurückkriechend, über den Nestrand entleeren zu können. Die entstehende Lücke wird sogleich von einem der Geschwister besetzt. »So dreht sich die ganze Geschwisterschar im engen Nestnapfe beständig im Kreise« (Altum, 1898). Geradeso macht es der

Eisvogel (*Alcedo atthis ispida*). In dessen Bruthöhle sitzen etwa 6 bis 8 Nestlinge; da das Nest am Ende eines langen Tunnels liegt und hier nach dem Einschlüpfen des Elterntieres völlige Finsternis herrscht, hat sich folgende Regel ausgebildet: Die Jungen ordnen sich im Neste strahlenförmig an, wobei jeder seinen Schnabel nach dem Nestrand zukehrt. »Es liegt dabei meist einer mit dem Schnabel in der Öffnung und dieser wird dann mit dem Fischchen bedacht, das die Eltern bringen. Dann rückt er weiter in der Richtung des Uhrzeigers nach links hin, und der nächste nimmt seinen Platz am Loch ein; so kommt jeder zu seinem Rechte« (Heinroth, 1927).

Es ist gleichfalls Heinroth gewesen, der darauf hinwies, daß bei Höhlenbrütern, wie den *Eisvögeln* und *Spechten*, die Jungen durch plötzliche Verdunkelung des Nestes (wie sie ja jedesmal einsetzt, wenn die Alten am Eingang der Höhle erscheinen) zur Futterabnahme angeregt, durch Aufhellung des Nestes dagegen erschreckt werden. Blindgeborene Offenbrüter werden schon am 1. Tage nach dem Schlüpfen durch akustische Eindrücke, vor allem aber durch leichte Erschütterungen der Unterlage zum Sperren veranlaßt, wozu noch der Reiz kommt, der sich bei leichter Berührung der »Tastwülste« (siehe oben, Seite 310) einstellt. Auf den Fütterungstrieb der Eltern wirken erregend der Bettellaut der Jungen, ihre Kopfbewegung und andere optische Leitmale. Unter den Leitfarben wird, wie wir sahen (oben, Seite 310), Gelb, Orange oder Rot stark bevorzugt, sei es als Rachenfärbung, sei es, wie bei *Fulica atra*, als Färbung der Schnabelumgebung. Gerade diese Farben sind es, welche auf viele (aber nicht alle!) Vogelarten einen besonders starken Reiz ausüben.

Figur 426. PASSERES (Paridae). — *Parus ater* Linnaeus: *etwa 11tägiger Nestling, im Begriff, seinen Kotballen abzugeben.* (Nach Heinroth, 1925)

Bei denjenigen Vögeln, welche ihre Jungen aus dem Kropf füttern, pflegt sich der Nahrung in dieser Ösophagus-erweiterung Drüsensekret beizumischen, dessen Einwirkung auf das Futter die Jungen nicht entbehren können. Die künstliche Aufzucht junger Körnerfresser mißlingt aus diesem Grunde in der Regel. Beträchtliche histologische Veränderungen gehen zur Zeit der Jungenpflege am Kropfe der *Columbae* vor sich; die Jungen werden hier, wie dies schon früher (Seite 158 bis 159) geschildert wurde, mit der »Kropfmilch« gefüttert.

Bei den Jungen sehr vieler Nesthocker ist der Vorgang der Nahrungsaufnahme verkoppelt mit dem Entleerungsreflex, eine Tatsache von hoher biologischer Bedeutung vor allem dann, wenn es sich um Arten handelt, die in tiefen Nestern oder in tiefen Höhlen brüten. Bei den meisten *Passeres* und den *Pici* werden die Fäzes in der ersten Zeit des Nestlingsdaseins von einem sehr resistenden Häutchen umschlossen, gebildet aus zähem Schleim, dessen Absonderung im letzten Abschnitt des Darmkanals erfolgt. Das Gewicht solcher »Kotballen« ist oft erstaunlich hoch: bei *jungen Colaptes* erreichen sie zwischen dem 15. und 18. Lebenstag (zu welcher Zeit sie hier am größten sind) mehr als $^1/_{10}$ des Vogelgewichtes! Der Elternvogel (aber nicht jeder!) wartet nun auf das der Fütterung unmittelbar folgende Austreten des Kotballens und nimmt ihn mit dem Schnabel entweder vom Nestrande oder (wie bei den höhlenbrütenden *Meisen*) unmittelbar vom After ab. In den ersten Tagen pflegt er meist verschluckt, später meist im Schnabel

fortgetragen und abseits deponiert zu werden. Heinroth (1926) beschreibt den Vorgang bei *Parus* wie folgt: »Zur Entleerung richtet sich der junge Vogel dergestalt auf, daß er wie ein Dreibein auf Schnabel und Füßen steht (siehe Figur 426). Die Afteröffnung kommt dann in die gleiche Höhe wie der weit emporgerichtete Sperrschnabel der Nestgeschwister, und sie ist von einem Kranze weißer Federn umgeben, so daß sie auch im Dämmerlichte des Höhlennestes gut gesehen werden kann. Da Vater und Mutter nach dem Abgeben eines Futterbrockens stets noch einen Augenblick ihre Kinder betrachten, so bemerken sie sofort diesen als erhabensten Punkt erscheinenden Strahlenkranz, nehmen nun den fein säuberlich umhäuteten Kotballen unmittelbar beim Austreten ab, ehe er zwischen die vielen Kinder rollt, und fliegen damit weg.« Ist die Beweglichkeit der *jungen Passeres* größer geworden, so spritzen sie vielfach ihren Kot über den Nestrand hinweg oder zum Höhleneingang hinaus, so wie es jugendliche Nesthocker aus anderen Gruppen schon in sehr zartem Alter tun. Nur die *Columbae* und unter den Webervögeln viele Arten der *Spermestinae* unternehmen nichts gegen eine Beschmutzung des Nestinneren.

Figur 427. Accipitres. — *Accipiter nisus* Linnaeus: *das Weibchen hat sich während der heißen Mittagszeit breitbeinig über seine Jungen gestellt* und schützt sie vor den Sonnenstrahlen durch weit ausgebreitete Flügel. (Nach einer Aufnahme von J. H. Owen, 1922)

Die Aufgaben der Eltern sind aber mit Wärmung, Fütterung, Tränkung, Reinhaltung, Verteidigung noch nicht sämtlich aufgezählt. Ebenso lebenswichtig wie die Warmhaltung kann die Beschattung sein. Das gilt schon für die Zeit der Embryonalentwickelung. Die Glut der Tropensonne tötet den Keimling und später das ausgeschlüpfte Junge in kurzer Zeit ab, wenn sie freien Zutritt zum Nest hat. Wenn tropische *Sula-Arten* des Bedeckens der Eier oder des kleinen Jungvogels müde geworden sind, so stellen sie sich für kurze Zeit daneben, meist aber so, daß ihr Körperschatten aufs Nest fällt. *Raubvögel* pflegen, wenn das Nest der Sonne ausgesetzt ist, ihre Jungen mit ausgebreiteten Schwingen vor den Strahlen zu schirmen (Figur 427); *Reiher* tun ein gleiches, ja sie fächeln sogar mitunter den Nestlingen Kühlung zu.

Manche Besonderheiten zeigt die Brutpflege der Nashornvögel (*Bucerotidae*), deren Besprechung hier eingeschaltet sei. Sie nisten zumeist in vorgefundenen Baumhöhlen wie die *Psittaci* und *Rhamphastidae* auch. Ungleich diesen sichern sie aber die Brut in ganz eigenartiger Weise dadurch, daß sie den Eingang zur Nisthöhle bis auf einen schmalen Spalt vermauern. Dies geschieht bei *Lophoceros erythrorhynchos* in der Weise, daß zunächst beide Geschlechter in gemeinsamer Arbeit die Einflugsöffnung durch Lehm, dem pflanzliche Stoffe beigemischt werden, verkleben. Das Weibchen schlüpft ein, sobald der Eingang so weit verkleinert worden ist, daß es sich eben noch durchzwängen kann. Von da ab mauert das Männchen allein von außen weiter und läßt nur einen senkrechten Spalt frei, groß genug, um die Spitze des geöffneten Schnabels hindurchzustecken. Währenddem legt die Gattin im Inneren ihre 3 bis 4 Eier ab und läßt sich vom Männchen füttern. Nach einer Brutzeit von etwa 28 Tagen schlüpfen die Jungen aus; nun trägt das Männchen auch für diese die Nahrung herbei, bis nach weiteren 3 Wochen das Weibchen die Lehmmauer von innen aufpickt und sich dadurch aus seinem Gefängnis befreit, um nunmehr das Männchen in der weiteren Aufzucht der Brut zu unterstützen. Die Wand wird von beiden Eltern wieder wie zu Beginn gemeinschaftlich verschlossen. Im Alter von 5 bis 6 Wochen verlassen auch die Jungen das Nest, nachdem sie die Öffnung hinreichend erweitert haben (Wieschke, 1928). Bei normalem Mauserverlauf scheint das Weibchen, während es in der Bruthöhle eingeschlossen ist, stets das gesamte Groß- und Kleingefieder zu wechseln. Auch ist es wohl sicher, daß das Weibchen die Mauer von innen vervollständigt und mit seinem eigenen Kot oder dem der Jungen verstärkt. Bei einer indischen Art, *Lophoceros birostris*, besteht die Mauer sogar nur aus dem Kot des Weibchens und wird nach den Beobachtungen Hornes (1873) durch dieses allein vom Inneren der Bruthöhle aus in 2 bis 3 Tagen aufgeführt. Daß das Männchen seiner Gattin die Nahrung in einem Sack überreiche, der aus der abgestoßenen keratinoiden Schicht des Magens besteht, ist wohl eine Sage.

Wenn die Jungen das Nest verlassen haben, so bedürfen sie noch eine Zeitlang der elterlichen Wartung und Leitung. Bei kleinen *Passeres*, die sich erst dann aus ihrer Wiege hinauswagen, wenn sie einigermaßen fliegen können, dürfte nach etwa 10 Tagen die Anwesenheit eines alten Vogels für das weitere Fortkommen nicht erforderlich sein; bei *großen Nesthockern*, wie den *Accipitres*, ist mit einem wesentlich längeren Zeitraum zu rechnen. Jungvögel mit Sperreflex (also *Passeres*, *Pici*, *Cuculi* und so weiter) lassen sich auch außerhalb des Nestes die Nahrung noch eine Zeitlang zutragen und in den Rachen stopfen, ehe sie dazu übergehen, sie selbständig aufzusuchen. Dadurch, daß sie den Eltern bei der Nahrungssuche nachfliegen, werden sie mehr und mehr mit der engeren, dann auch weiteren Nestumgebung vertraut und üben dabei ihren Orientierungssinn, das Abfliegen, Landen und anderes. Bei manchen *Accipitres*, welche größere Beutestücke schlagen, erfolgt die Übergabe von einem Individuum an das andere zuweilen durch Fallenlassen aus der Luft; so übergibt das Männchen den Fang seinem Weibchen, so werden also nach dem Ausfliegen auch die Jungen von den Eltern versorgt. Das zwingt die jungen Raubvögel, sehr früh ihre Gewandtheit im Packen einer durch die Luft eilenden Beute zu üben. Eine beabsichtigte Anleitung seitens der Eltern ist nicht anzunehmen; es liegt eine reine Triebhandlung vor, welcher ebensowenig eine bewußte Absicht, ihren Zweck zu erreichen, innewohnt, als etwa Lust- oder Unlust-

rufe bei den Vögeln mit der Absicht, eine Verständigung mit Artgenossen zu erzielen, ausgestoßen werden. Alle Verrichtungen, deren Ausführung von vitaler Bedeutung für ihn sind, vollbringt der junge Vogel nach einiger Zeit, auch ohne das elterliche Vorbild gesehen zu haben; nur dauert es dann länger, bis er sie beherrscht. Das letztere gilt auch für den Segelflug, da seine Ausführung eine planmäßige Ausnutzung der Luftströmungen bedeutet, die reiche Erfahrungen vorauszusetzen scheint.

K. Lorenz (brieflich 1928) zog 1927 mehrere junge Dohlen (*Coloeus monedula*) auf und gesellte ihnen, nachdem sie in Gefangenschaft 1 Jahr alt geworden waren, im folgenden Jahre junge Dohlen hinzu, um zu ermitteln, wieweit die Jungen durch das Beispiel der Alten beeinflußt werden. »Bis zu einem gewissen Alter spiegeln sie getreu die Stimmung der Alten, werden sofort schreckhaft, wenn die Alten »dünn« werden, auch wenn die Ursache des Erschreckens sie in Abwesenheit der letzteren nicht erregt hätte. Interessant war auch, daß sich umgekehrt die Jungen durch die Sorglosigkeit der Alten von der Ungefährlichkeit gewisser Erscheinungen überzeugen lassen. So fürchteten sich die 1927er *Dohlen* panisch vor meinem freifliegenden Storch, und noch mehr vor meinem Kakadu. Erst ganz langsam gewöhnten sie sich an diese schrecklichen Erscheinungen. Die heurigen Jungvögel, die den vorjährigen einzeln und in 5- bis 6tägigen Intervallen beigesellt wurden (um ein solidarisches Abwandern zu verhindern), übernahmen von ihnen ohne weiteres die erworbene, völlige Furchtlosigkeit vor Storch und Kakadu.«

Daß der arteigene Gesang bei den meisten Vögeln nicht angeboren ist, sondern erlernt werden muß, wird später zur Sprache kommen.

Der Pflege ihrer ausgeflogenen Jungen geben sich meist beide Eltern hin; wird aber an die 1. Brut unmittelbar eine 2. angeschlossen, so füttert nur der Gatte weiter, der mit dem Nestbau nichts zu tun hat.

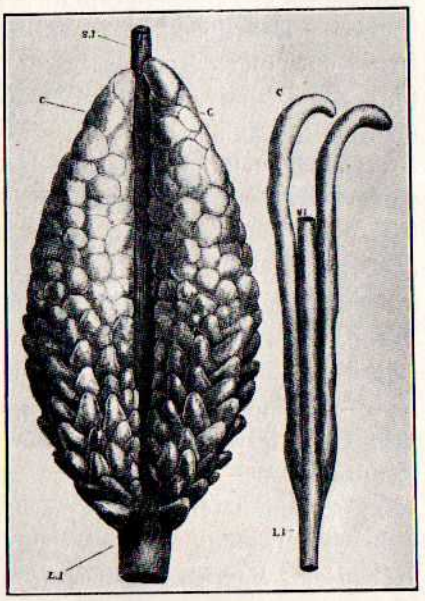
(2) Verhalten der Nestflüchter

Der Entwickelungszustand 1tägiger Nestflüchter ist in mancher Hinsicht demjenigen vergleichbar, in welchem sich junge Nesthocker beim Verlassen des Nestes befinden. Ihre Wartung wird (in der ersten Zeit oder auch bis zur Auflösung der Familie) häufiger, als dies bei Nesthockern vorkommt, nur einem der beiden Eltern aufgebürdet (dem Weibchen bei den *Otides* und *Meleagridae*, vielen *Anseres*, *Phasianidae*, *Tetraonidae*, *Philomachus*, *Scolopax*, dem Männchen bei den *Casuarii*, *Rhea*, den *Crypturi*, *Turnices*, manchen *Limicolae*). Bei *Alectoris* führt jeder Partner nur die von ihm erbrütete Kükenschar (siehe oben, Seite 379). In anderer Weise erfolgt die Teilung der Aufgabe bei den Kranichen (*Grues*): das Männchen nimmt sich des Erstgeborenen, das Weibchen des Letztgeborenen an, so daß man einen alten Vogel stets nur von einem jungen begleitet sieht. Ähnlich verhält es sich bei *Podiceps*: häufig scheint hier der jeweils brütende Gatte das zuerst, der andere das als zweites ausschlüpfende Junge zu führen, doch besorgen sie gemeinsam deren Fütterung und Schutz (Heyder, 1924).

Wie die Nesthocker, so kennen auch die Nestflüchter ihre Jungen (aber nicht deren Zahl) in der Regel genau und beißen fremde Kinder, die sich ihrer Kükenschar anzuschließen suchen, fort. Nur in den allerersten Stunden nach dem Schlüpfen kann es vorkommen, daß eine Vermischung artgleicher Kindertrupps von verschiedener Abkunft geduldet wird (*Somateria*, *Oidemia fusca*, *Mergus merganser*), eine Tatsache, welche wohl die Grundlage für den noch zu besprechenden Brutparasitismus der Schwarzkopfente (*Heteronetta atricapilla*) abgegeben hat.

Dagegen kann man auch den Nestflüchtern in den meisten Fällen fremde Eier zum Ausbrüten unterschieben und ihnen die Aufzucht der Stiefkinder überlassen, sofern sie im System nicht allzu weit getrennt sind. Sie haben kein instinktives Wissen vom Aussehen ihrer eigenen Jungen. Eine Ausnahme scheinen einige *Enten-Arten* zu bilden.

Auch die »Nestflüchter« suchen teilweise für ihre Jungen in den ersten Tagen die Nahrung und halten sie ihnen im Schnabel vor; das tun unter anderem die *Otides, Grues, Ralli, Turnices* und *Podicipedidae*, unter den *Galli* die Gattung *Polyplectron*. In anderen Gruppen werden die Jungen allenfalls zum Futter gelockt, aber nicht von Schnabel zu Schnabel gefüttert: *Struthio, Casuarius*, die meisten *Galli, Limicolae und so weiter*. Bei den *Anseres* suchen sich die Jungen vom 1. Tage ab die Nahrung selbst; die Mutter hat sie nur zu verteidigen und zu wärmen; außerdem liegt ihr die Aufgabe ob, das dunige Gefieder der Küken einzufetten und dadurch wasserfest zu machen. Nach den Beobachtungen von Heinroth (1910) erfolgt dies in der Weise, daß sich die führende Ente mit besonderer Sorgfalt die Federn ihrer Unterseite mit dem Bürzeldrüsensekret einreibt; so wird es automatisch auf die Jungen übertragen, wenn diese sich unter das wärmende Gefieder der Mutter drängen.



1 2

Figur 428. CRYPTURI. — *Blinddärme* (*C*) von *1*, *Calodromas elegans* d'Orbigny & Geoffroy und *2*, *Nothura maculosa* Temminck. (*S. I.*) Dünndarm; (*L. I.*) Enddarm. Der »traubenförmige«, gewaltig aufgetriebene paarige Blinddarm von *Calodromas* dient mutmaßlich der Speicherung feuchter Fäces, welche die erste Nahrung der Jungen abgeben. (Nach Beddard, 1898)

Eine interessante Abhängigkeit der Jungen vom Elternvogel scheint (nach Wetmore, 1926) bei dem Tinamiden *Calodromas elegans* zu bestehen. Im Kropf und Darmtrakt eines Dunenjungen fand Wetmore nichts anderes als den feuchten Blinddarmkot des erwachsenen Tieres. Sollten die Jungen von *Calodromas* in der trockenen Pampa auf diesen Stoff wegen seines Feuchtigkeitsgehaltes angewiesen sein, und sollte etwa damit auch die gewaltige Ausbildung der Blinddärme bei *Calodromas* (Figur 428) im Zusammenhang stehen, welche sehr wohl als eine Art Wasserbehälter dienen könnten?

Die jungen Lappentaucher (*Podicipedidae*) sind in den ersten Lebenstagen noch nicht dafür eingerichtet, sich längere Zeit aufs Wasser zu begeben; kaum dem Ei entschlüpft, erklettern sie den Rücken des Elterntieres und werden von diesem in einer wärmenden Tasche geborgen, deren Außenwand der Flügel bildet. In diesem Behälter nimmt der alte *Podiceps* seine Jungen sogar unter Wasser mit, da die Flügel beim Tauchen an den Körper angedrückt bleiben. Will er sie füttern, so reicht er ihnen, die Armdecken etwas lüftend, die Nahrung nach hinten. Auch die Schwäne (*Cygnus*) nehmen ihre kleinen Jungen auf den Rücken, wenn diese ermüdet sind oder frieren; aber die Einrichtung einer Wärmetasche fehlt ihnen.

Die Flughühner (*Pterocletes*) haben schon von den ersten Lebenstagen an einen starken Wasserbedarf. Dieser wird, nach Gefangenschaftsbeobachtungen Meade-Waldos, auf die Weise befriedigt, daß der Vater (welcher die Jungen die Nacht über hütet) seine Brustfedern an der Tränkstelle naß macht und eiligst zu den Jungen zurückfliegt; diese saugen die Feuchtigkeit aus den Federn. Eine solch »umständliche« Methode ist um so verwunderlicher, als das alte Flughuhn in seinem Kropf sehr viel Wasser aufzunehmen pflegt; offenbar ist bei diesen Vögeln die Tränkung von Schnabel zu Schnabel (wie sie von Störchen und anderen geübt wird) eine mechanische Unmöglichkeit.

Zusammenhalt der Familien

Bei vielen Arten trennen sich die Eltern von den Kindern, sobald diese ihrer Wartung nicht mehr bedürfen, ja sie vertreiben sie dann gewaltsam aus dem Brut- und Nahrungsbiotop und zwingen sie so, sich auf die Wanderschaft zu begeben. Das geschieht vornehmlich von seiten der *fleischfressenden Raubvögel*, ferner derjenigen Vogelpaare, die an die 1. Brut eine 2. Brut anschließen wollen (mit Ausnahme der oben, Seite 377, erwähnten Fälle, wie *Gallinula*), und mancher Insectenfresser, wie des Rotkehlchens (*Erithacus rubecula*) und *der Spechte*. Die Jungen streifen dann fortab ohne enge Anlehnung an Artgenossen umher, bis sie fortpflanzungsfähig geworden sind und sich einen Partner suchen; oder die Geschwister halten, wie bei den *Meisen, Goldhähnchen, vielen Fringilliden*, noch monatelang zusammen, um bis zum Erwachen des Fortpflanzungstriebes gemeinsam umherzustreifen; die Scharen wachsen dadurch, daß sich andere Trupps ihnen anschließen, oft zu großen, »offenen« Verbänden an, in welche auch Angehörige anderer Arten aufgenommen werden.

Wenn geschlossene »Elternfamilien« in solch streichenden oder wandernden Scharen untertauchen, so wird wohl das Elternpaar in der Regel sehr bald das Bewußtsein der Zugehörigkeit zueinander wie zu den Kindern verlieren, und wenn dann nach Monaten der Fortpflanzungstrieb neu erwacht, so muß sich die Gattenwahl wiederholen. Wieweit das Gedächtnis dazu beiträgt, eine Wiederwahl des vorjährigen Partners herbeizuführen, ist noch zu wenig erforscht. Aus einigen Wahrnehmungen könnte gefolgert werden, daß das Personengedächtnis bei Vögeln recht gering entwickelt ist. Beim Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*) vergessen Weibchen und Männchen die geschlossene Ehe bereits nach einer Trennung von 4 bis 5 Tagen vollständig (Cinat-Tomson, 1926). Diese Feststellung besagt freilich noch nicht viel; die Tiere mögen sich wohl erkennen, doch mag ihr Interesse aneinander erkaltet sein. Whitman (1919) experimentierte mit Tauben: 2 Weibchen, die eine gleichgeschlechtliche »Ehe« geschlossen hatten, wurden getrennt; die eine einem Männchen vermählt, die andere in einem entfernten Käfig einzeln gehalten. Nach 9tägiger Trennung gab die letztere beim Wiedersehen deutlichste Zeichen freudigen Wiedererkennens; selbst nach einer weiteren Trennung von 26 Tagen ließ ihr Benehmen darauf schließen. v. Lucanus (1923) teilt folgenden interessanten Fall mit. »Ein *Graupapagei* verband mit dem Wort »Höpfchen« einen Wiedehopf, der sein Zimmergenosse war. Nach dem Tode des Wiedehopfs hörte der Papagei das Wort nicht mehr von mir und schien es aus seinem Sprachschatz verloren zu haben. Als ich nach 2 Jahren wieder einen Wiedehopf erhielt, rief der Vogel sofort beim Anblick des Vogels »Höpfchen« und bewies damit, daß er nach so langer Zeit den Wiedehopf wiedererkannt hatte. Außer dem Wiedehopf hielt ich damals noch viele andere Vögel, auf die aber der Papagei niemals

das Wort »Höpfchen« anwandte.« Ein *Molukken-Kakadu*, den Danica Gräfin Lanjus von Wellenburg in Pola pflegte, zeigte ein noch stärkeres Personengedächtnis. Der Vogel, der (nach brieflichem Bericht) 1898 unmittelbar von Singapore in ihr Haus gekommen war, hatte von der Dienerschaft die Anrede »Frau Gräfin« erlernt. Als er nach 10jährigem Aufenthalte einer befreundeten Familie geschenkt wurde, »sah ich ihn nur noch selten, und von 1913 an, wo ich Pola verließ, erst nach 14 Jahren zum ersten Male wieder. Ich kam unangemeldet in das Haus, und als die Damen mich begrüßten, sagten sie, »Koko« müsse mich schon am Schritt auf der Treppe erkannt haben, denn er habe sich ganz ausgelassen gebärdet, wie immer, wenn ihm etwas besondere Freude machte. Er setzte sich dann auch sofort auf meinen Finger, lehnte sich an meine Wange, und plötzlich sagte er leise, als wolle er mir etwas Geheimnisvolles anvertrauen: »Frau Gräfin«. Tatsächlich soll er die ganze Zeit hindurch diese Worte niemals mehr gebraucht haben, was wohl ein sicheres Zeichen ist, daß er mich nach 14 Jahren richtig wiedererkannt hatte.« Derartige Feststellungen lassen es durchaus möglich erscheinen, daß sich die Gatten bei manchen Arten auch nach winterlicher Trennung bewußt wieder aufsuchen, wobei individuelle Variationen hinsichtlich der »Lautsprache« das Wiedererkennen besonders erleichtern und die Wiederwahl am wirksamsten beeinflussen mögen.

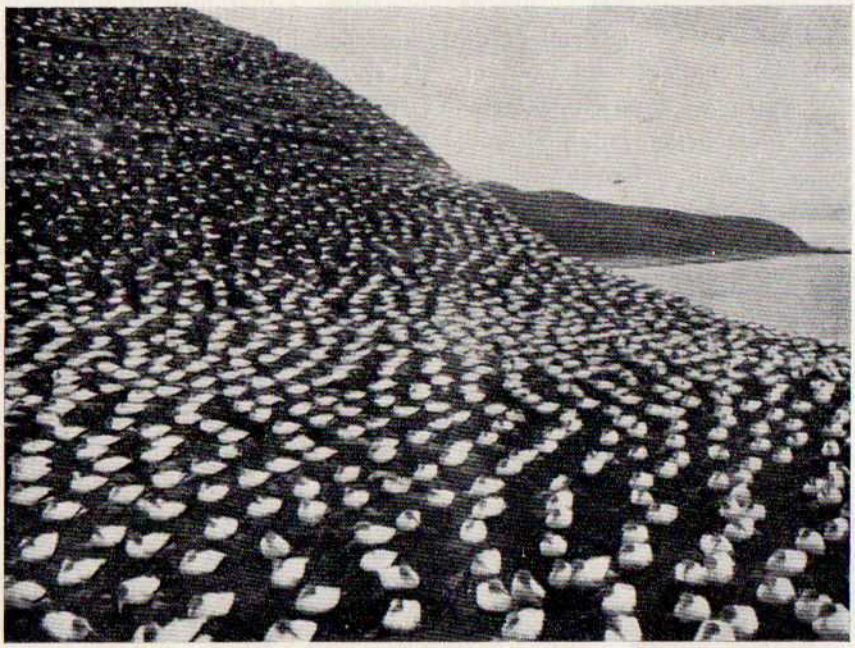
Für einen besonders innigen Familienzusammenhalt weit über die Fortpflanzungsperiode hinaus, ja bis zum Beginn der kommenden Brutzeit sind die Gänse (*Anser*) bekannt. Hier erlischt (nach Heinroth, 1911) »der Verteidigungstrieb des Elternpaares selbst dann noch nicht, wenn die Kinder schon voll erwachsen sind. Schießt man zum Beispiel die Jungen *zahmer Wildgänse*, nachdem sie etwa $^3/_4$ Jahr alt geworden sind, so geraten die Alten immer noch in sehr große Aufregung. Sie suchen nach dem unsichtbaren Feind, der ihre Kinder schwer verletzt oder tötet, und stehen mit ausgebreiteten Flügeln und zischend vor den verendenden Jungen, um sie zu verteidigen«. Ebenso fest bleiben die Kinder ihren Eltern verbunden. »Das gute Zusammenhalten der Familie bis in das kommende Frühjahr hinein bringt es mit sich, daß man gar nicht schwer vollkommen flugfähige *Graugänse* auf Parkteichen halten kann. Im Alter von 9 Wochen können junge Gänse fliegen, und kurze Zeit später unternehmen sie schon Rundflüge über ihrem Wohnteich, wobei die Alten natürlich fortwährend locken, so daß die Jungen immer wieder zu ihnen zurückkommen.«

Beim *Haselhuhn* besteht eine ausgesprochene »Mutterfamilie«, bis die Jungen einige Tage alt sind; erst dann findet sich der Vater in der »Kette« oder doch in ihrer unmittelbaren Nähe ein (v. Krüdener, 1925), um bis zu der im Spätherbst erfolgenden Auflösung des Familienverbandes bei ihr zu bleiben. Ähnliches wird vom Königshuhn (*Tetraogallus caucasicus*) berichtet. Ein umgekehrtes Verhalten zeigt sich bei *vielen nordischen Limicolae*, deren Weibchen sehr bald aus dem Familienverband ausscheiden, um die weitere Obhut der Jungen dem Männchen zu überlassen und in Gesellschaft von Geschlechtsgenossinnen die Reise nach dem Süden anzutreten, bevor die Familie folgt (Kolthoff, 1901). Falls überhaupt keine Ehe zustande kommt, so ist die aus dem Geschlechtsverkehr sich ergebende Familie für die ganze Dauer ihres Zusammenhaltes eine Mutterfamilie (*Philomachus, Scolopax, Tetrao, Lyrurus, Trochilidae*), selten eine Vaterfamilie (*Turnices, manche Crypturi*).

Wenn die Jungen voll erwachsen sind, suchen bei *einigen Trappen-Arten* die jungen Männchen die Gesellschaft älterer Männchen; die jungen Weibchen dagegen halten sich dann zu älteren Geschlechtsgenossinnen, bis die Fortpflanzungszeit die Trupps wieder zueinander führt. Das wird sowohl für *Chlamydotis undulata macqueeni*, wie für *Sypheotis bengalensis* angegeben.

Geselliges Brüten

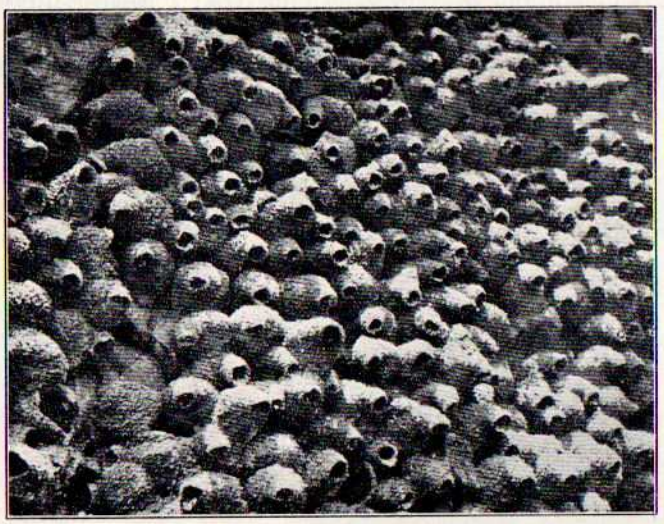
Die sozialen Instinkte schwinden bei vielen Arten für die Dauer der Fortpflanzungszeit, um dem Bedürfnis nach Verteidigung eines mehr oder minder großen Areals gegen jeden fremden Artgenossen zu weichen. Dies gilt vor allem für Insectenfresser, deren Brutbiotop gleichzeitig der Nahrungsbiotop ist. Neben diesen gibt es viele Spezies, die jahraus jahrein in großen Verbänden leben, oder deren Geselligkeitstrieb sich gerade zur Fortpflanzungsperiode steigert.



Figur 429. STEGANOPODES. — *Sula serrator* Gray: *Brutkolonie bei Kap Kidnappers, Neuseeland.* (Nach einer Aufnahme von H. S. Cottrell, 1923)

In der Regel wird der gesellige Zusammenhalt zur Brutzeit nicht bis zum Aufgeben der Monogamie getrieben, und er findet nur darin seinen Ausdruck, daß viele Paare auf engem Raum nebeneinander nisten (Figur 429). Das ist der Fall bei *vielen Seevögeln* aus den Gruppen der *Tubinares, Sphenisci, Steganopodes, Alcae, Lari*, die sich dann zu Hunderttausenden zusammenfinden können; hierher gehören ferner viele *Ardeae, Accipitres, Meropidae, Micropodidae*, unter *den Passeres manche Hirundinidae* (Figur 430), *Turdidae* (*Turdus pilaris*), *Corvidae* (*Corvus frugilegus*), *Ploceidae* (Figur 431) *und so weiter*. In einigen Fällen hat der Trieb zum Zusammenschluß sogar dazu geführt, daß die Nester vieler Paare miteinander verflochten werden und im Gezweig eines Baumes gewaltige Klumpen bilden; jedes Nest besitzt jedoch seinen eigenen Zugang von außen (*Philetairus* — Figur 432 — und *Ploceus sakalava* unter den *Ploceidae*; *Aplonis metallica* unter den *Sturnidae*; *Myiopsitta* unter den *Psittaci*). Unter der sich jährlich mehrenden Last solcher Nestklumpen brechen oft die Äste herab.

Das dichtgedrängte Nisten in Siedlungen ist oft nur eine Folge des Umstandes, daß an geeigneten Brutplätzen großer Mangel herrscht. Dann aber gewährt es auch einen großen Vorteil insofern, als die Abwehr von Feinden durch das Zusammenwirken aller Siedlungsgenossen wesentlich erleichtert wird. Das gilt vor allem für die *Seevögel*. In kleinen *Seeschwalben-Kolonien* kommt gewöhnlich kein Gelege auf, weil sich die wenigen Altvögel der räuberischen Möwen nicht erwehren können; nur eine große Schar ist dazu imstande. Zu einem beabsichtigten gemeinsamen Handeln kommt es jedoch nicht. Beim Eindringen eines fremden Vogels »ist das Vorgehen nur scheinbar organisiert. Jeder der ortsgewöhnten Vögel kämpft bloß gegen seinen eigenen Feind; daß der Feind in diesem Falle für mehrere gemeinsam ist, ist ein reiner Zufall« (Schjelderup-Ebbe, 1924). Gefördert

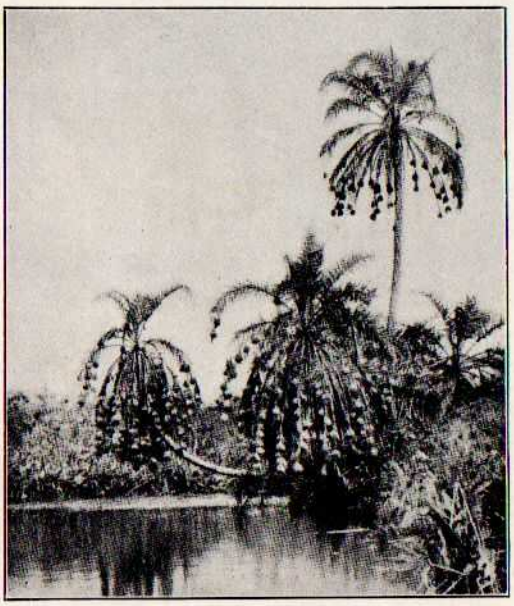


Figur 430. PASSERES (Hirundinidae). — *Petrochelidon lunifrons* Say: *Ausschnitt aus einer Kolonie von Nestern, die an einem Felsblock angeklebt sind.* Die retortenförmigen Nester bestehen fast ausschließlich aus durchspeicheltem, getrocknetem Schlamm. (Aufgenommen in Kalifornien von T. J. Storer, 1927)

wird die gleichzeitige zweckmäßige Reaktion aller Artgenossen durch die Lautsprache, die bei gesellig brütenden Arten besonders stark differenziert zu sein scheint.

Außer bei den *Pinguinen*, deren sozialer Zusammenhalt gesondert besprochen werden möge, bringt die gesellige Nistweise den Vögeln wohl keinen anderen Vorteil als den des erhöhten Schutzes gegen Feinde. Insbesondere erstreckt sich das gemeinschaftliche Vorgehen nicht auf die Bebrütung der Eier und die Wartung der Jungen. Es ist zwar früher behauptet worden, daß in den Siedlungen der Lummen (*Uria*) kommunistische Jugendpflege herrsche, das ist aber nicht der Fall. Gorbunow (1925) konnte sich durch Versuche überzeugen, »daß jede Lumme lediglich ihr eigenes Junges füttert und hudert, jedes Fremde aber, das sie um Nahrung anbettelt, wegbeißt. Junge Lummen, die ihre Eltern verloren haben, sind unrettbar dem Hungertode ausgeliefert«. Ebenso wissen andere gesellig brütende Seevögel, zum Beispiel die *Möwen* und *Seeschwalben*, ihre eigenen Eier und Jungen genau von fremden zu unterscheiden. Erleichtert wird ihnen dies

wohl einmal durch ein sehr hoch entwickeltes Ortsgedächtnis, in dem jede kleinste Eigentümlichkeit der Nestumgebung haften bleibt (Anflugs- und Abflugsrichtung werden pedantisch innegehalten!), dann aber gewiß auch durch individuelle Eigenarten der Eifärbung und Nestlingsfärbung. Die Eier der gesellig brütenden *Alken, Lummen, Seeschwalben, Möwen* sind für große Veränderlichkeit bekannt; kaum 2 Gelege gleichen einander im Zeichnungsmuster, selbst die Grundfarbe kann erheblich abändern. Bei vielen Seeschwalben (*Sterna*) steht es ebenso mit der Färbung des Dunenkleides. In jeder Kolonie kann man mindestens 2 einander scharf gegenüberstehende Färbungsgruppen von Dunenjungen unterscheiden. Culemann (1928) beobachtete bei der Silbermöwe (*Larus argentatus*), daß die mit Futter anfliegenden Alten ihre im Pflanzenwuchs versteckten Jungen systematisch suchen und durch Schreie anlocken. »Bei solchen Lauten kommen die Jungen aus ihren Verstecken hervorgekrochen, nicht nur die zugehörigen, sondern alle anderen in der Umgebung versteckten auch. Die fremden Jungen werden derart heftig fortgebissen, daß sie häufig eingehen.« Sind die Jungen stärker herangewachsen, so werden sie vermutlich am Gesicht erkannt, vielleicht auch an der individuellen Stimme, wie denn auch die Jungen ihre Eltern schon von weitem an der Stimme erkennen, was folgende für die *Gänse* gültige Bemerkung Heinroths (1911) beweist: »Es wirkt für den Beobachter überraschend, wenn die in hoher Luft kreisenden Jungen ihre Eltern unter einer ganzen Menge anderer lockender Artgenossen sofort heraushören und auf diese Weise den ihnen vorher unbekannten und wegen hoher Bäume zunächst unsichtbaren Teich finden, auf den man die flugunfähigen Eltern versetzt hat.«



Figur 431. PASSERES (Ploceidae). — *Hyphantornis cucullatus abyssinicus* Gmelin: *Kolonie von Nestern an wilden Dattelpalmen.* Aufgenommen im Kongostaat von H. Lang. (Nach Chapin, 1917)

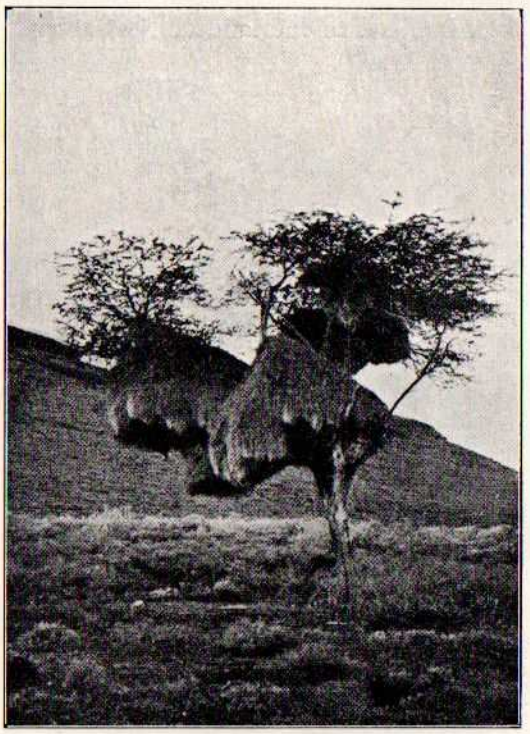
Auch in den Seevogelsiedlungen hält jedes Paar an der Verteidigung eines Brutareals unbedingt fest; es ist nur um vieles kleiner als bei den solitär brütenden Arten; so mißt es bei der Lumme oft nur eine Handspanne. Bei einer Silbermöwenkolonie fand Culemann (1928) »eine ganz deutliche Trennung zwischen den Wohngebieten der einzelnen Brutpaare. Selbst in dem Teil der Kolonie, wo sich die Nester bis auf $1^1/_2$ bis 2 Meter nahestanden, durfte eine bestimmte Grenze von fremden Männchen oder Weibchen nicht überschritten werden«. Genau die gleiche Wahrnehmung machte F. M. Chapman (1908) in einer dicht besetzten Siedlung von *Sula leucogastra.*

Polygynie

Bei der Eiderente (*Somateria mollissima*) scheinen sich aus dem Umstand, daß die Aufgabe der Männchen während der Brutzeit lediglich im Beschützen des Weibchens besteht, bei dichter Scharung der Nester eigenartige soziologische

Folgen zu ergeben. Turner (1886) hat darauf aufmerksam gemacht, daß in solchem Falle jedes Weibchen, wenn es sich während einer Brutpause aufs Wasser begibt, von wenigstens 2 Männchen begleitet wird; er war sogar Zeuge eines Gefolges von 7 Männchen. Umgekehrt sah dieser Beobachter auch wiederholt bis zu 3 Weibchen unter der Patronage eines einzigen Männchens stehen.

Bei der Eiderente kann sich also die Fürsorge des Männchens auf mehr als ein Weibchen erstrecken; ob es bei allen, die es zu beschützen trachtet, Gattenrechte besitzt, ist jedoch sehr fraglich. Das sicherste Beispiel für echte Polygynie (deren Bestehen bei Vögeln wir oben — Seite 331 — mit Unrecht in Zweifel gezogen haben), liefert der Pfau (*Pavo cristatus*). Das Männchen befruchtet mehrere Hennen, kümmert sich nicht um das Schicksal der Eier oder kleinen Dunenjungen, wird aber, wenn die Kinder halberwachsen sind, in Gesellschaft mehrerer Hennen mit deren Familie gesehen und übernimmt nun die Führung dieses großen Familienverbandes, wie er wohl schon zuvor für die Sicherung seines von mehreren Gattinnen besetzten Brutgebietes zu sorgen hatte. Entsprechendes ist von anderen *Galli* aus dem Freileben nicht bekannt (für *manche Otides* wird es vermutet); das Huhn (*Gallus gallus*) ist erst unter dem Einfluß der Domestikation, welche das Aufrichten von Territorialgrenzen unmöglich macht, zu einem Vogel mit polygyner Fortpflanzungsweise geworden.



Figur 432. PASSERES (Ploceidae). — *Philetairus socius* Latham: »*Kollektivnester*«, aufgenommen in Griqualand-West von Marloth. (Nach Stark, 1900)

In polygyner Ehe leben anscheinend auch einige Webervögel aus der Unterfamilie der *Viduinae*, deren sehr auffällig gefärbte und gestaltete Männchen sich an der Fütterung des Nachwuchses nicht beteiligen. Für *Urobrachya axillaris* wird das von Stark (1900) angegeben; nach diesem Beobachter lebt das Männchen in Gesellschaft von 10 bis 12 Weibchen, deren jedes sich nach erfolgter Befruchtung an den Nestbau begibt und 2 bis 3 Eier legt. Mouritz (1913), der ausgiebige Gelegenheit fand, das Fortpflanzungsgeschäft von *Euplectes xanthomelas* in Südrhodesia zu studieren, gewann den Eindruck, daß zu jedem Männchen 3 bis 4, wenn nicht noch mehr, Gattinnen gehörten, die sämtlich ihre eigenen Nester besaßen, wennschon die Bauten alle auf engem Raume beieinanderstanden. In geringer Entfernung von dieser Weibchensiedlung pflegte das Männchen von einem Baume aus Wache zu halten, Eindringlinge zu vertreiben und seinen Harem vor nahender Gefahr zu warnen. Nach dem Verhalten in Gefangenschaft zu urteilen, lebt auch *Depranoplectes jacksoni* (Figur 433) in Vielweiberei.

Gelegentlich kommt Bigamie, verbunden mit der Sorge um das Wohlergehen von 2 Weibchen und deren Brut, bei Raubvögeln (*Circus, Accipiter*) vor.

In anderen Fällen beteiligen sich überzählige Weibchen (und Männchen?) zuweilen am Nestbau eines angepaarten Paares; das ist unter den Vögeln Europas besonders oft bei der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*) beobachtet worden. Noch häufiger kommt dies bei dem (den *Corviden* nahestehenden) australischen *Corcorax melanorhamphus* vor; man kann 3 bis 6 Individuen am gleichen Neste bauen sehen. North (1904) und Söderberg (1918) vermelden dasselbe für *Pomatorhinus temporalis* (Crateropodidae), wie der vorige ein Bewohner Australiens. Es scheint bei diesen Arten nicht selten vorzukommen, daß mehr als ein Weibchen die Eier in dieses so entstandene Nest ablegen; häufiger noch ereignet sich das bei den geselligen Cuculiden Südamerikas, *Guira* und *Crotophaga*, mit dem Erfolge, daß gewöhnlich das überladene Nest verlassen wird oder doch wenigstens nur ein Teil der Eier auskommt. Euler (1867) konnte sich freilich davon überzeugen, daß dieser Kommunismus mitunter keine nachteiligen Folgen hat. Er fand 3 Crotophaga-Nester, das eine mit 7, das andere mit 11, das dritte mit 4 Eiern. »Beim 1. und 2. Neste beobachtete ich jedesmal eine Gesellschaft von 6 bis 10 alter Vögel; beim 3. waren immer nur 4 zugegen. Auf allen 3 Nestern fand ich nie mehr wie einen Vogel brütend sitzen; es war mir leider unmöglich, mit Sicherheit zu erweisen, ob sich die Vögel im Brüten ablösten, jedoch bin ich sehr geneigt, dieses anzunehmen, denn an der Ätzung nahmen alle teil; überhaupt ist die ganze Lebensweise dieses Vogels absolut gesellschaftlich.«

Figur 433. PASSERES (Viduinae). — *Drepanoplectes jacksoni* Sharpe: *Männchen im Brutkleid*, als Beispiel für einen in Polygynie lebenden Singvogel. (Nach K. Neunzig, 1921)

Ehelosigkeit

Die Überzahl der brutpflegenden Weibchen über die zur Fortpflanzung herangezogenen Männchen ist oft (so bei *Pavo*, den *Otides* und *Viduinae*) mit einem erheblichen Sexualdimorphismus verknüpft, dessen Steigerung durch geschlechtliche Zuchtwahl zustande kommen mag. Noch ausgeprägter pflegt der Unterschied zwischen Männchen und Weibchen in Hinsicht auf die Größe oder (auch) auf die Färbung zu sein, wenn gar keine Ehe zustande kommt. In diesem Falle bindet sich ja kein Männchen für die Dauer eines Fortpflanzungszyklus an ein einzelnes Weibchen, sondern alle Männchen stehen allen liebebedürftigen Weibchen fortwährend »zur Verfügung«, und die reizvollsten unter ihnen haben daher Aussicht, auf Kosten der reizloseren Rivalen Väter einer sehr zahlreichen Nachkommenschaft zu werden.

So dürfte es sich erklären, daß gerade bei den ehelosen Arten die Körpergröße der Männchen die der Weibchen oft (aber nicht immer!) ganz gewaltig übertrifft (*Tetrao urogallus, Cairina moschata, Philomachus pugnax*).

In welcher Weise den Weibchen Gelegenheit geboten wird, unter mehreren Männchen die Wahl zu treffen, ist vom Balzplatz der Birkhähne (*Lyrurus tetrix*) bekannt und von Selous (1909/10) eingehend beschrieben worden. Zwei weitere Beispiele seien nachstehend genauer ausgeführt.

Von der bengalischen Trappe, *Sypheotis bengalensis*, berichtet Hodgson (bei Hume, 1873), sie sei weder polygam noch monogam. »Diese Vögel streifen dauernd umher und brüten stets in der Gegend, die sie gerade besuchen. Ihre Streifzüge unternehmen sie gesellig, aber unter strenger Trennung der Geschlechter, so, wie sie bei keiner anderen Art vorkommen dürfte. Man findet stets 4 bis 8 im gleichen Umkreis, wenn auch selten sehr dicht beisammen, und nachdem die Männchen ihre volle Körpergröße erreicht haben, leben sie stets völlig abgesondert von den Weibchen. Selbst in der Liebeszeit ist der Verkehr zwischen den Geschlechtern ein rasch vorübergehender und spielt sich ab ohne all die Zeichen von Eifersucht und Streitlust, welche doch zu dieser Zeit bei den meisten Vögeln auftreten. Ist die Fortpflanzungsperiode herangekommen, so begeben sich die Männchentrupps und die Weibchentrupps in das gleiche Gebiet, ohne sich jedoch zu vermischen. Ein zur Liebe disponiertes Männchen tritt vor und empfiehlt sich durch sehr merkwürdige Prozeduren, die dem menschlichen Gesang und Tanz durchaus entsprechen, der benachbarten Weibchenschar . . . bis eine der Hennen sich aus dem Trupp der übrigen löst und er mit ihr ein Balzspiel nach Art eines Truthahns beginnt, wobei er unter beständigem Brummen die Flügel schleifen läßt und den Schwanz ausbreitet. Sind auf solche Weise alle Liebeszeremonien durchgeführt worden, so zieht sich der Trapphahn zu seiner Gesellschaft zurück und die Trapphenne zu der ihren. Kein Anzeichen weist darauf hin, daß zwischen den Geschlechtern irgendwelche weitere oder dauerhaftere Intimität Platz greift als die eben beschriebene, noch hilft das Männchen dem Weibchen irgendwie bei der Bebrütung oder der Jungenpflege.«

So lückenhaft dieser Bericht auch ist, läßt er doch wohl erkennen, daß die geschlechtliche Zuchtwahl hier eine günstige Gelegenheit findet, sich zu betätigen. Weit klarer aber tritt deren Rolle bei der Werbung des Kampfläufers (*Philomachus pugnax*) zutage, eines Vogels, bei dem wohl deutlicher als bei irgendeinem anderen das Männchen polygyn, das Weibchen polyandrisch veranlagt ist. E. Selous (1906—07) hat Wochen gespanntester Beobachtungstätigkeit an einem Balzplatz dieser Art verbracht und seine Wahrnehmungen meisterlich geschildert. Der Kampfläufer ist bekannt für die sehr große Variabilität des männlichen Hochzeitskleides; man findet kaum 2 Gleichgefärbte unter einer großen Schar: am auffälligsten sind die Verschiedenheiten der Kragen- und Stirnfärbung, bald weiß, bald rostfarben, bald grau, bald schwärzlich oder aus all diesen Farben gemischt. Die Weibchen sind viel kleiner als die Männchen (sie wiegen nicht einmal halb so viel) und von unscheinbarem Äußeren. Nach erfolgter Befruchtung seines Geleges sondert sich das Weibchen von der Gesellschaft der Männchen ab und übernimmt die ganze Aufgabe der Brutpflege. Bis aber dieses Ereignis eingetreten ist, spielt sich der Verkehr der Geschlechter, nach Selous, auf folgende Weise ab:

Die Männchen versammeln sich bei Morgengrauen auf einem traditionellen Balzplatz, in gut besetzten Revieren bis zu 16, ja 20 an Zahl, und warten auf das Erscheinen der Weibchen. Ihre Erregung ist groß: sie macht sich in Spiegelfechtereien Luft, zuweilen auch in hitzigen Kämpfen, dann nämlich, wenn ein

Neuankömmling die Territorialrechte der anderen nicht respektiert hat. Das Benehmen verändert sich sofort, wenn ein Weibchen in den Kreis einfällt: alle Männchen legen sich plötzlich der Länge lang auf den Boden oder beugen wenigstens den Kopf tief zur Erde, einzelne kommen wohl auch in gebückter Haltung heran und werfen sich vor dem Weibchen nieder. »Obwohl voller Verlangen, scheinen die Vögel zu wissen, daß sie warten müssen, und davor bange zu sein, sich zu viel herauszunehmen. Man merkt ihnen die erzwungene Unterwürfigkeit an, dieses »ich möchte schon, wenn ich nur könnte«. Was die Kampfläuferin anlangt, so verrät jede ihrer Handlungen — mehr noch ihre Untätigkeit, ihre Gleichgültigkeit, ihre Ruhe —, daß sie die Situation völlig beherrscht, daß jedes Männchen am Boden von ihrem Willen abhängt. So erscheint sie ganz als hübsche, unbekümmerte Herrin eines zahlreichen und schönen Harems, dessen Mitglieder sämtlich, wie sie sich auch drehen und winden mögen, warten müssen, bis die Wahl auf sie fällt.« Hat sich das Weibchen für einen der Rivalen entschieden, so hockt es sich vor ihm hin, worauf er aufsteht und die Paarung vollzieht, derweil die anderen regungslos verharren und keine Störung wagen [ganz im Gegensatz zu dem Verhalten der meisten anderen Vogelarten, die ja gerade durch den Anblick sich vergattender Artgenossen in höchste Wut versetzt werden und den Akt zu verhindern trachten]. Tagelang fortgesetzte Beobachtungen am gleichen Balzplatz belehrten Selous bald, daß einzelne Männchen in ganz auffälliger Weise von dem weiblichen Geschlecht bevorzugt wurden. Oft erschienen mehrere Weibchen gleichzeitig im Ringe, und die Favoriten hatten dann manchmal kurz hintereinander 2 oder mehr Begattungen auszuführen, während die anderen Männchen unbeachtet blieben. Es waren insbesondere 2 Kampfläufer, die eine große Anziehungskraft ausübten: ein »blaukragiger« und ein »braunkragiger«. Von dem letzteren notierte Selous: »Mit Ausnahme eines anderen Vogels, welchen ich persönlich noch hübscher finde, der aber ein Sonderling ist und (soviel mir bekannt) keine Freundin besitzt, dünken mich er und der blaukragige mit der weißen wallenden Kopfzier die beiden allerschönsten zu sein. Daß gerade sie beide die Bevorzugten gewesen sind, ist gewiß seltsam, und noch merkwürdiger ist die Tatsache, daß der eine von den so sehr Glücklichen ausgezeichnet ist durch eine hervorragende Entwickelung gerade jenes Schmuckes, der für die Art besonders charakteristisch ist, nämlich des Kragens. So haben wir denn nicht nur Selektion, will mir scheinen, sondern Selektion, welche, wenn sie ständig in dieser Richtung wirkte, aus dem männlichen Kampfläufer das machen mußte, was er ist.«

Daß es nicht Mangel an geschlechtlichem Verlangen ist, der die Weibchen des Kampfläufers bestimmt, bei ihrer Wahl so kritisch zu verfahren, wird schlagend durch folgendes bewiesen: Selous war mehrfach Zeuge gleichgeschlechtlicher Paarungen zweier Weibchen inmitten ihrer »Verehrer«. Da so viele Männchen in erzwungenem Zölibat leben müssen, sind auch zwischen ihnen die sexuellen Verirrungen häufig.

Geselliges Leben der Pinguine

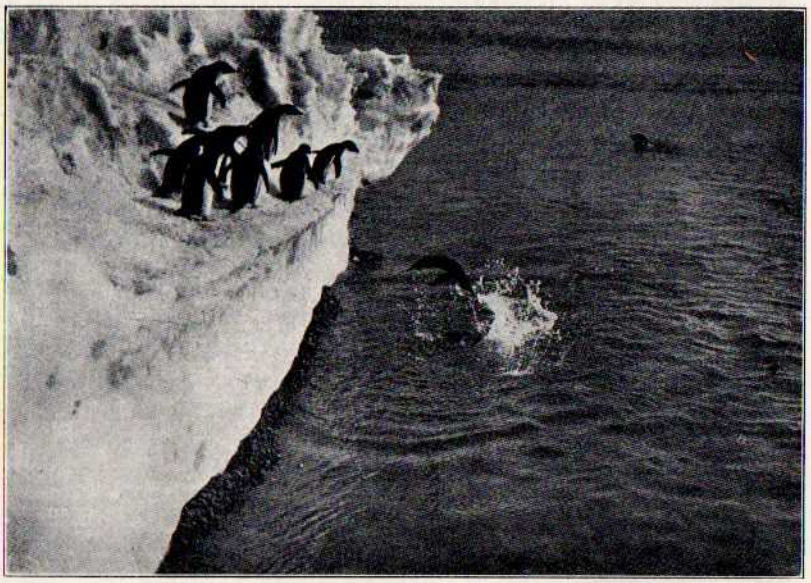
Das soziale Leben der Pinguine weicht in so wesentlichen Punkten von dem anderer Vögel ab, daß seine Besprechung abgetrennt werden mußte. Hier haben wir es wirklich oft mit einer geselligen Organisation zu tun, deren Vollkommenheit die Tierpsychologie vor schwer lösbare Probleme stellt. Zunächst einmal muß festgestellt werden, daß die Zusammenrottungen der Pinguine zur Brutzeit etwas anderes sind als nur eine dichte Massierung von »Elternfamilien«,

die einander ständig befehden. Hier ist es mehrfach zur Bildung von Körperschaften gekommen, die den Nachwuchs als Eigentum der Gesamtheit betrachten. Einige Beispiele mögen das erläutern.

Wir erwähnten schon (oben, Seite 369), daß der Kaiserpinguin (*Aptenodytes forsteri*) inmitten des antarktischen Winters unter äußerst ungünstigen Witterungsverhältnissen für die Erhaltung der Art zu sorgen hat. Dieses Ziel kann nur durch eine sehr merkwürdige Arbeitsteilung erreicht werden. Aus den klassischen Forschungen E. A. Wilsons (1907) hat sich ergeben, daß von den in der Brutkolonie versammelten Kaiserpinguinen ein großer Teil keine Eier legt; auf 10 bis 12 Alte entfällt nur 1 Ei. Alle Siedlungsgenossen aber, Weibchen wie Männchen, betrachten die Eier und später die Jungen als Gut der Allgemeinheit und raufen sich buchstäblich um den Vorzug, die Rolle des Wärmers übernehmen zu dürfen; sobald einer von ihnen — nehmen wir an, durch Hunger getrieben — das eroberte Kleinod im Stich läßt, stürzen sofort Umstehende herbei, um es unter ihrer Bauchfalte zu bergen und der eisigen Kälte zu entziehen. Wahrscheinlich ist dieses Verhalten so zu erklären, daß die Art sehr spät geschlechtsreif wird — ihre durchschnittliche Lebensdauer wird auf $34^1/_3$ Jahre geschätzt —, und daß die Bemutterungsinstinkte schon einige Jahre vor der Fähigkeit, Nachwuchs zu erzeugen, in voller Stärke auftreten. — Von den Adeliepinguinen (*Pygoscelis adeliae*) berichtet Levick (1915): »Wenn die Jungen etwa 14 Tage alt sind, tritt in der sozialen Struktur der Kolonie ein völliger Wandel ein: während bisher jedes Paar nur für seine eigene Nachkommenschaft sorgte, werden nun die Jungen zu kleinen Gruppen von 12 Stück bis zu vielen Dutzenden vereinigt, und jede dieser Kindergruppen wird von einigen wenigen Alten betreut, welche ein wachsames Auge auf die Kleinen haben, um zu verhindern, daß sie sich absondern und so eine leichte Beute der *Raubmöwen* werden. Die übrigen Alten begeben sich auf die Wanderung zum Wasser, um dort Nahrung zu holen.« Auf solche Weise wird erreicht, daß sich weit mehr als die Hälfte der Alten unbesorgt entfernen kann, um Futter für die Jungen zu holen, welche um so größere Nahrungsmengen erheischen, je älter sie werden. Anscheinend kehren die Eltern mit ihrem Fang stets nur zu der Kindergruppe zurück, in der sich ihre eigenen Jungen befinden; dort aber wird die Beute unterschiedslos an alle verteilt.

Der gesellige Zusammenhalt der Pinguine hat eine Reihe weiterer eigenartiger Erscheinungen gezeitigt, deren einige, dem Bericht Levicks entnommen, hier angeführt werden mögen. Auch wenn die Männchen des *Adeliepinguins* auf den Eiern sitzen, schläft ihre Streitlust nicht ein; und falls sie hitzigen Temperaments sind, so kommt es zuweilen zu wüsten Balgereien, welche die ganze Nachbarschaft gefährden. Levick war einmal Zeuge folgenden Vorganges: »Während 2 Vögel miteinander kämpften, standen mehrere Paare um sie herum, welche sich von Zeit zu Zeit einander zukehrten und durch Laute und Bewegungen anzudeuten schienen, daß sie miteinander verhandelten. Plötzlich drehte sich einer um und lief auf die beiden Streithähne zu, schob sich buchstäblich zwischen sie und tat alles, um sie am Kampf zu hindern, wiewohl er selbst keinen Hieb austeilte. Wie oft während eines Kampfes, schauten Viele mit sichtlichem Interesse den Vorgängen zu und unterbrachen hierbei ihre eigenen Geschäfte.« Wie Jourdain (brieflich, 1928) mitteilt, kommt freilich ähnliches auch bei *Hausgeflügel* vor. »Ich habe einen alten Hahn gesehen, wie er sich in den Streit zweier Küken mischte

und ihn beilegte, und kenne einen Fall, daß eine Ente den Streit zweier junger Hähne schlichtete.« Verwandt damit ist wohl die Eigenschaft der meisten Vogelarten (*Philomachus* ausgenommen), daß sie an dem Paarungsakt von Artgenossen Ärgernis nehmen und ihn durch Dazwischenfahren zu verhindern suchen, ferner, daß sie über verwundete und daher »fremdartige« Bewegungen ausführende Artgenossen herfallen. — In der Nähe einer der großen Kolonien befand sich ein Abfallhaufen, auf welchen die Expeditionsmitglieder die Überreste von allerart Speisen geworfen hatten. Für die Pinguine waren diese Speisereste wertlos, da die Alten die Nahrung nur im Wasser und die Jungen sie nur aus dem elterlichen Schlunde aufnehmen können, aber die Raubmöwen waren sehr erpicht darauf. »Dicht bei diesem Abfallhaufen befand sich ein großer Hügel, der mit Nestern bedeckt war, und es war diese Kolonie, welche die Wachposten stellte. Sehr selten verließ einer von diesen den Haufen, bevor nicht ein anderer gekommen war, ihn abzulösen, solange sich Raubmöwen in der Nähe



Figur 434. Sphenisci. — *Pygoscelis adeliae* Hombron & Jacquinot: *Sprung von der Eiskante in flaches Wasser.* Man beachte die Aufmerksamkeit, mit der die Zurückgebliebenen den Sprung verfolgen. (Nach Levick, 1915)

zeigten; aber wenn diese sich verzogen, so taten das auch die Pinguine. In dem Moment, wo die Möwen zurückkamen, lief ein Pinguin vom Hügel zum Abfallhaufen. Es schien so, als bestände eine Art primitiven Einvernehmens unter den Pinguinen, denn man sah niemals viele zugleich auf dem Haufen; die Masse schien beruhigt zu sein, solange einer aus ihrer Mitte Wache hielt.« — Infolge der langen Ablösungspausen ist immer ungefähr die Hälfte der ganzen Siedlung von aller elterlichen Sorge befreit, solange die Jungen noch nicht geschlüpft sind. Diese Erholungszeit wird gesellig, am Eisrande oder im Wasser verbracht und zu »Gesellschaftsspielen« benutzt, deren Hergang Levick mit großer Anschaulichkeit geschildert hat. Ein solches Spiel besteht in der Freude an gemeinsamer »Floßfahrt« auf rasch vorbeitreibenden Eisschollen. Daß hingegen die am Rande des See-Eises versammelten oft lange zögern, sich in die Fluten zu stürzen

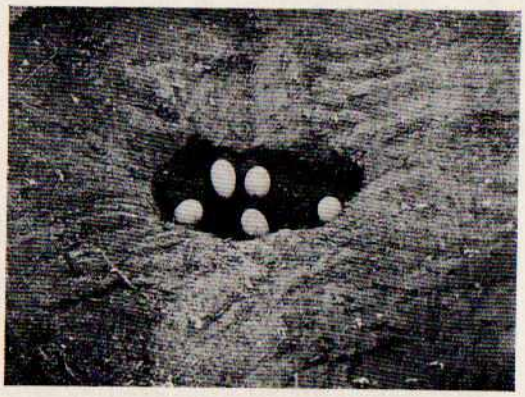
und sich gegenseitig den Vortritt lassen wollen (Figur 434), ja einander hinunterzustoßen trachten, ist wohl nicht, wie Levick es tut, als »Spiel« zu werten, sondern dürfte eine Äußerung der berechtigten Furcht vor dem Seeleoparden (*Hydrurga leptonyx*) sein, dessen lauernde Anwesenheit unter dem Versammlungsplatz die kurzsichtigen Vögel erst dann feststellen können, wenn einer ihrer Genossen gepackt worden ist. Das Vorbild eines Mitgliedes der Gesellschaft, das eine schlechte Erfahrung gemacht hat, dürfte auch hier, wie bei den *Dohlen* von K. Lorenz (oben, Seite 402), seitens der anderen Individuen zur Richtschnur genommen worden und so schließlich das zweckmäßige Verhalten der ganzen Population zustande gekommen sein.

Erbrütung der Eier durch Bodenwärme

In 2 weit getrennten Ordnungen sind einzelne Vertreter dazu übergegangen, sich von der Notwendigkeit freizumachen, als Wärmequelle für die Ei-Entwickelung die Körperwärme zu benutzen: bei *den Limicolae* und *den Galli*. Aus der Reihe der ersteren kann nur der Krokodilwächter, *Pluvianus aegyptius*, angeführt werden. Er vergräbt sein Gelege etwa 10 Zentimeter tief im heißen Sand der Flußinseln und läßt es dort von der Sonnenwärme zeitigen. Die einzige Brutpflege, die er bis zum Schlüpfen der Jungen zu treiben scheint, besteht darin, daß er sich in der heißesten Tageszeit auf den Sand, der die Eier bedeckt, setzt, vielleicht, um die Wirkung der Sonnenstrahlen abzuschwächen (Koenig, 1926). Bei den zu den Galli zählenden *Megapodiidae* haben sämtliche Arten den Brutinstinkt eingebüßt. Sie zeigen besondere Einrichtungen, die sie dazu befähigen, ihre Eier der Erbrütung durch hohe Bodentemperaturen zu überlassen: der Dotter ihrer Eier ist sehr groß und fettreich (siehe oben, Seite 291); bei *Megapodius* beträgt das Dottergewicht 185 bis 220 Prozent des Eiweißgewichtes, bei *Gallus* hingegen nur 62 Prozent! Die *Megapodiiden-Eier* wiegen etwa 12,5 bis 17 Prozent ihres Erzeugers, die Eier gleich großer *Haushühner* dagegen nur 4 Prozent. Um eine normale Entwickelung des Embryo herbeizuführen, genügen in dieser Gruppe Temperaturen zwischen 25 und 30° C. Am ursprünglichsten verhält sich wohl *Eulipoa wallacei* von den Molukken, die es ganz ähnlich macht wie der *Krokodilwächter*: sie begibt sich zur Ablage an den Meeresstrand und verscharrt ihre Eier 35 bis 60 Zentimeter tief im sonnendurchwärmten Sand. Etwas höher entwickelt ist die Brutpflege der *Megapodius-Arten*: diese kratzen entweder, wie *Megapodius eremita* vom Bismarckarchipel, 60 bis 100 Zentimeter tiefe Löcher in lockeres Erdreich, um auf dem Grund derselben ihre Eier abzulegen und sie wieder mit der ausgeworfenen Erde zu bedecken, oder sie türmen, wie *Megapodius forsteni* von den Südmolukken, mächtige Humushaufen auf, in deren Inneres sie ihre Eier, die voneinander stets durch lockere Erde getrennt bleiben, vergraben. In beiden Fällen wird erreicht, daß die vom Embryo entwickelte Wärme wie in einer Kochkiste zusammengehalten und dem Keimling gewissermaßen als Brutwärme nutzbar gemacht wird (Meyer und Stresemann, 1928), doch setzt der Embryo seine Entwickelung auch dann ungestört fort, wenn man das Ei nach halber Brutdauer ausgräbt und im Zimmer bei einer zwischen 25 und 30° C schwankenden Temperatur aufbewahrt (O. Meyer, 1929).

Keine *Megapodius*-Art hat den Wendekreis des Steinbocks überschreiten können; denn ihre Brutweise setzt, um zum Erfolg zu führen, eine ziemlich hohe Bodenwärme voraus (im Horizont der *Megapodius-Eier* beträgt sie auf den Inseln des Bismarckarchipels 30° C). Bei *Leipoa ocellata*, welche der Südhälfte

Australiens angehört und dort bis Victoria verbreitet ist, hat denn auch eine sehr wesentliche Vervollkommnung des Verfahrens Platz gegriffen insofern, als hier die bei der Zellulosegärung erzeugte Wärme in den Dienst der Ei-Entwickelung gestellt wird. Nach Mattingley (1908) und anderen Beobachtern gehen die Vögel dabei so zu Werke, daß sie zunächst in sandigem Boden eine geräumige Höhle graben, den ausgeworfenen Sand als Ringwall um das Loch türmend. Sie füllen letzteres alsdann mit vegetabilischem Abfall, wie Blättern, Zweigen, Rinde, und überlassen es für mehrere Monate der Gärung, die alsbald entsteht, wenn diese Stoffe naß geworden sind. Es entwickelt sich so eine Gärungswärme von etwa 29 bis 36° C, eine Temperatur also, welche die Außentemperatur in Victoria um mehr als 10° C übertrifft und von deren Schwankungen gänzlich unbeeinflußt bleibt. 6 bis 9 Tage vor der Ablage des 1. Eies wird in der Mitte dieses in Fermentation begriffenen Haufens die Eikammer ausgescharrt; sein in ihrer Tiefe abgelegtes Ei deckt der Vogel sogleich mit den ausgehobenen Stoffen wieder zu, wobei diese Stoffe jedoch reichlich mit Sand vermengt werden — ein Umstand, der dem Luftsauerstoff den Zutritt zu den Eiern ermöglicht. Der Vorgang wiederholt sich, bis das Gelege vollzählig ist. Es besteht, wie bei *anderen Megapodiiden* auch, wohl meist aus 6 bis 8 Eiern, mitunter findet man aber bis zu 20 Eier vor. Diese werden in mindestens mehrtägigem und recht unregelmäßigem Abstand gelegt, und zwar stets so, daß sie nicht unmittelbar nebeneinander liegen, sondern — und das gilt auch für *Megapodius* — durch Schichten lockerer Erde getrennt bleiben (Figuren 435, 436). Gewöhnlich findet man sie so angeordnet, daß sie mehrere (2 bis 3) Stockwerke einnehmen, deren jedes 3 bis 6 Eier birgt. An dem Geschäft der Vorbereitung des Nesthügels nimmt auch das Männchen teil, aber in geringerem Grade als das Weibchen. Ganz ähnlich verfahren (nach E. Mayr, 1929) die Angehörigen der Gattungen *Aepypodius und Talegallus*.



Figur 435. Galli (Megapodiidae). — *Leipoa ocellata* Gould: *durch Abtragung der oberen Schichten des Nesthügels bloßgelegte Eier*. Sie stehen, den stumpfen Pol aufwärts gekehrt, im dunklen Erdreich der Eikammer. Letztere wird von einem breiten Ringwall gärender vegetabilischer Stoffe umgeben. (Nach Mattingley, 1909)

Ausnahmslos werden die Megapodiiden-Eier so eingescharrt, daß sich ihr stumpfer Pol nach oben kehrt; die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtung wurde schon an früherer Stelle (Seite 289) auseinandergesetzt.

Falls die Brut-Temperatur etwa 29 bis 32° C beträgt, entschlüpft dem Megapodiiden-Ei das Junge nach mindestens 42 Tagen; es wird einmal für *Leipoa* sogar eine Entwickelungsdauer von über 70 Tagen verzeichnet. Das Küken ist mit sehr straffen, langen Dunen oder, wie bei *Leipoa*, Übergangsformen von Dunen zu Konturfedern, dicht bedeckt und im Besitze so weit ausgebildeter Schwungfedern, daß es sofort imstande ist, Flüge von 5 Meter Länge auszuführen. Elterliche Pflege genießt es nicht, aber die Jungen scheinen sich doch bald bei

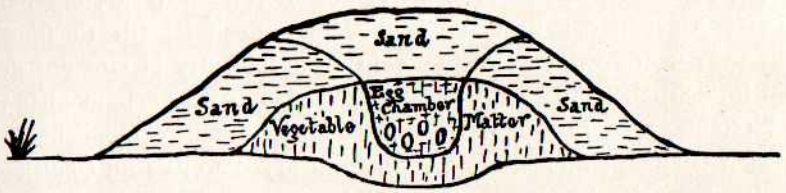
den Alten einzufinden, wenigstens stieß ich selbst im Gebirgswald von Seran auf ein kleines »Volk« von *Eulipoa wallacei*.

Brut-parasitismus

Der fortpflanzungsbiologische Abschnitt sei beschlossen durch eine kurze Behandlung des Brutparasitismus.

Die Eigenschaft, anderen Arten die gesamte Sorge für die eigene Nachkommenschaft zu überlassen, ist aus einer ganzen Reihe von Vogelgruppen bekannt geworden. Brutparasiten sind: viele *Kuckucke*, einige Stärlinge (*Icteridae*), einige Webervögel (*Ploceidae*), die den Spechten nahestehenden *Indicatoridae* und eine Enten-Art (*Heteronetta*).

Der Weg, welcher vom normalen Verhalten zum Verlust aller Brutpflegeinstinkte geführt hat, ist gewiß nicht in allen Fällen der gleiche gewesen. In Betracht kommen als Zwischenstufen: (1) Verlust des Brutpflegeinstinktes beim Männchen, verbunden mit Auflösung aller Ehefesseln; (2) Verlust des Nestbautriebes, verbunden mit dem Trieb, fremde Nester für die eigenen Eier zu beschlagnahmen.



Figur 436. GALLI (Megapodiidae). — *Leipoa ocellata* Gould: *schematischer Schnitt durch den Nesthügel.* In der Mitte die Eikammer mit 4 senkrecht stehenden Eiern, seitlich umgeben von den in Gärung begriffenen Pflanzenstoffen und bedeckt mit einer Sandschicht. (Nach Mattingley, 1908)

(1) bei Cuculiden

Unter den *Cuculiden* ziehen viele Gattungen, wie *Centropus*, *Phoenicophaus*, *Geococcyx*, ihre Brut in selbstgefertigten Nestern groß. Es sind meist schlechte Flieger. Auch die Arten der Gattung *Coccyzus* gehören hierher; *Coccyzus americanus* und *melacoryphus* legen jedoch bisweilen ihre Eier in fremde Nester, um sie dort selbst auszubrüten. Das ist offenbar ein wichtiger Schritt auf dem Wege zum Schmarotzertum, dem in dieser Familie so viele, und zwar durchweg gewandt fliegende Arten anhängen: in der Neuen Welt *Tapera*, in der Alten Welt mit Australien und Neuseeland *Clamator*, *Eudynamis*, *Urodynamis*, *Scythrops* und die vielgestaltigen *Cuculinae*, welche sich um die Gattungen *Cuculus und Chalcites* gruppieren. Diese alle verhalten sich ähnlich insofern, als das Weibchen seine Eier auf die Nester der Wirtsvögel zu verteilen pflegt und in dasselbe Nest für gewöhnlich nicht mehr als 1 Ei legt, wiewohl, vor allem bei *Clamator* und *Eudynamis*, von dieser Regel Abweichungen vorzukommen scheinen. Viele Arten, so *alle Cuculinae*, aber auch *Eudynamis*, folgen gewöhnlich dem Trieb, mit der Ablage ihres Eies die Entfernung mindestens eines Wirts-Eies aus dem heimgesuchten Nest zu verbinden; dadurch wird dem jungen Parasiten nach dem Ausschlüpfen der Konkurrenzkampf um die Nahrung erleichtert. Ein mit hochgradiger Empfindlichkeit der Rückenhaut gegen Berührungsreize verbundener »Hinauswerftrieb« sichert den bis zum 4. oder 5. Tage völlig nackten jungen *Cuculinae* bald nach dem Ausschlüpfen die Alleinherrschaft im Neste; ob er auch bei *Tapera*, *Clamator*, *Eudynamis*, *Scythrops* in dieser Weise ausgebildet ist,

erscheint fraglich; hier pflegen wohl die Kinder des rechtmäßigen Nestinhabers durch den vor ihnen ausschlüpfendem und rascher heranwachsenden Kuckuck nach und nach hinausgedrängt zu werden, aber zuweilen wächst auch die ungleiche Brut gemeinsam auf, wie *Urodynamis* im Nest von *Gerygone* (Buller, 1888).

Über die Soziologie der parasitischen Kuckucke sind wir bisher nur sehr unvollkommen unterrichtet. Wie bei der Besprechung der Gewohnheiten von *Cuculus canorus* näher ausgeführt werden wird, ist bei dieser Art von einer Ehe nicht die Rede; die Geschlechter kommen in der Regel nur zum Paarungsakt zusammen, doch ist zuweilen beobachtet worden, daß das legebereite Weibchen von einem oder 2 Männchen in seinem Vorhaben insofern unterstützt wird, als diese die Aufmerksamkeit der Nestinhaber auf sich zu lenken trachten. Ebenso verhält sich (nach Mell, 1924) *Eudynamis scolopacea*: während sich das durch seine schwarze Farbe sehr auffällige Männchen bemüht, die Wirtsvögel auf sich abzuziehen, legt das weit unscheinbarere Weibchen in aller Geschwindigkeit sein Ei in deren Nest. Die Einschmuggelung des Eies erfolgt wohl auch bei den parasitischen Kuckucken in der Regel auf dem normalen Wege, das heißt durch unmittelbares Ablegen des Eies aus der Kloake; doch ist für *Cuculus* daneben festgestellt worden, daß das Weibchen sein Ei abseits des Nestes auf den Boden ablegt und im Schnabel in das auserwählte Nest trägt; dies erfolgt aber wohl nur, wenn der Nesteingang dem Kuckuck das Einschlüpfen nicht ermöglicht, und dürfte daher bei den Glanzkuckucken der Gattungen *Chrysococcyx* und *Chalcites*, welche hauptsächlich bei *Ploceiden* und *Nectariniiden* schmarotzen, die Regel bilden.

Verhalten von Cuculus canorus

Das Brutschmarotzertum ist bei keiner Art so eingehend untersucht worden wie beim europäischen Kuckuck, *Cuculus canorus canorus*. Hier liegen die Verhältnisse so:

Sowohl das Männchen wie das Weibchen haben ein Territorium von bestimmtem Umfang inne, in das sie Jahr für Jahr zurückkehren und das sie gegen Geschlechtsgenossen verteidigen. Die für die Männchen geltenden Gebietsgrenzen fallen indessen gewöhnlich nicht mit denen zusammen, die von den Weibchen innegehalten werden; das Zahlenverhältnis der Geschlechter scheint von Ort zu Ort zu wechseln, und so kann es vorkommen, daß 1 Männchen durch das Territorium von 4 oder 5 Weibchen streift und diese begatten darf, umgekehrt aber kann auch 1 Weibchen die Herrin eines zwischen 2 oder mehr Männchen aufgeteilten Areals sein. Eine »Ehe« (die ja nur bei Ausübung einer Brutpflege Sinn hat) wird nicht geschlossen, wenngleich die Männchen den Weibchen zuweilen bei der Unterbringung des Eies behilflich sind, indem sie die Aufmerksamkeit der Nesteigentümer auf sich ablenken (Scholey, 1922).

Jedes Weibchen, das ein Territorium sein eigen nennt, sucht nach Möglichkeit alle seine Eier auf die Nester der gleichen Vogelart zu verteilen, und zwar vermutlich derjenigen, der seine Zieheltern angehörten. Von dieser Gepflogenheit müssen die Kuckucke freilich dann abweichen, wenn die betreffende Vogelart sehr spärlich vorkommt, oder wenn sie die Konkurrenz eines anderen Kuckuckweibchens zu erdulden haben. Neben solchen »endemischen« (»dominierenden«) Weibchen trifft man häufig vagabundierende, die ihre Eier in einem weiten Gebiet ziemlich wahllos unterbringen; dies dürften junge Tiere sein, die noch keine Möglichkeit fanden, sich ein Territorium anzueignen, und daher fremde Areale flüchtig durchstreifen.

Das Weibchen legt seine Eier im Abstand von mindestens 48 Stunden. Ihre Zahl hängt von der Gunst der Umstände ab. Verteilt sich der Brutbeginn in der Population der Wirtsart über einen längeren Zeitraum und ist der Wirtsvogel gleichzeitig häufig, so sind die Verhältnisse einer Produktion vieler Eier besonders günstig: man hat ein und demselben Weibchen bis zu 26 Eier nachweisen können. Gewöhnlich aber ist der Kuckuck genötigt, das Legen schon früher einzustellen; Čapek (1896) fand, daß in seinem Gebiet die Legezeit des Weibchens im Durchschnitt 36 Tage (im Maximum 40 Tage) betrug, wenn es bei *Phoenicurus phoenicurus*, und nur durchschnittlich 22 Tage, wenn es bei *Lanius collurio* schmarotzte. Nur in günstigen Fällen kann es dabei jeden 2. Tag ein Ei unterbringen. Von verschiedenen Beobachtern wird glaubhaft versichert, das Kuckucksweibchen vergrößere seine Aussicht, frische Nester anzutreffen, zuweilen dadurch, daß es ältere Bruten vernichtet und so deren Eltern zu einem neuen Nestbau veranlaßt.

Wie sich schon aus der hohen Zahl der alljährlich gelegten Eier ergibt, ist die Vernichtungsziffer sehr groß. Nach den Erfahrungen Čapeks, welcher 273 Funde von Kuckuckseiern registrierte, gelangen nur 62 Prozent zur Bebrütung (in 14 Prozent wurde das Nest vom Brutpfleger verlassen, in 12 Prozent hatte der Kuckuck sein Ei in ein verlassenes Nest gelegt, in 7 Prozent lag das Kuckucksei außerhalb des Nestes, in 5 Prozent wäre 1 Kuckuck zugrunde gegangen, da 2 Weibchen das gleiche Nest heimgesucht hatten) — aber da die von den heimgesuchten Pflegern sofort zerstörten oder überbauten und die erst nach einigen Stunden als störend empfundenen Eier nicht in Rechnung gestellt werden konnten, wird die Vernichtungsziffer vor Einsetzen der Bebrütung wahrscheinlich noch weit höher sein.

Unter den Eiern, welche von den Wirtsvögeln angenommen werden, geht wiederum ein Teil während der Bebrütungszeit zugrunde (schätzungsweise 30 Prozent); und über die Sterblichkeit der Jungen im Nest geben uns Aufzeichnungen J. H. Owens aus den Jahren 1911—1920 Aufschluß. Von 109 Kuckucken, deren Ausschlüpfen dieser englische Beobachter feststellte, starben 47 (= 43 Prozent) im Nest, also ohne ein Alter von 21 Tagen erreicht zu haben.

Der Reiz, der den Kuckuck zur Eiablage veranlaßt, ist offenbar ein psychischer (Chance, 1922): der Vogel geht systematisch auf Nestersuche, und erst der Anblick eines mit dem Nestbau beschäftigten Pflegerpaares löst die Reifung eines Follikels aus. 4—5 Tage später ist dann das Ei zur Ablage bereit und wird in das erkundete Nest gelegt; das Zeitintervall entspricht genau dem, welches bei *kleineren Singvögeln* bis zur Zeitigung eines Nachgeleges verstreicht, wenn das 1. Gelege bald nach Brutbeginn vernichtet worden war (siehe oben, Seite 377). So erklärt es sich, daß die Kuckuckseier in weitaus den meisten Fällen noch unvollständigen Gelegen oder ganz frischen Vollgelegen der Wirtsvögel hinzugefügt werden.

Unter den 273 durch Čapek gefundenen Kuckuckseiern fanden sich:

bei unvollständigen Gelegen	130	Stück
bei frischen Vollgelegen	68	,,
bei bebrüteten Vollgelegen	20	,,
in eileeren, aber besetzten Nestern . . .	5	,,
in eileeren und verlassenen Nestern . .	13	,,

Die Eiablage erfolgt beim Kuckuck (in der Regel) nicht, wie bei den *Singvögeln*, in den frühen Morgenstunden, sondern in den zeitigen Nachmittagsstunden, meist zwischen 2 und 6 Uhr — zu einer Tageszeit also, in der die geringste Aussicht besteht, einen der Nesteigentümer auf dem Nest zu finden, da die meisten *Passeres* erst vom letzten Ei an brüten. Bevor sich das Weibchen zur Eiablage anschickt, fixiert es lange Zeit von einem Beobachtungsstand aus das Nest und die Wirtsvögel und sucht den günstigen Augenblick abzupassen, in dem es sich dem Neste unbemerkt nahen kann. Sehr oft wird es jedoch dabei von den Eigentümern überrascht; diese sehen im Kuckuck stets instinktiv ihren Feind und suchen ihn mit großer Erbitterung zu vertreiben. Das Kuckucksweibchen wehrt sich nicht, kehrt aber hartnäckig zurück und erreicht gewöhnlich seine Absicht doch.

In offene Nester pflegt der Kuckuck sein Ei aus der Kloake abzulegen, was äußerst rasch erfolgt — ein Aufenthalt von 5 Sekunden kann genügen. Will er aber Nester mit engem seitlichen Eingang heimsuchen, so legt er sein Ei zuvor auf dem Erdboden ab und trägt es in der Mundhöhle an den Nesteingang, um es mit dem Schnabel ins Innere zu befördern oder hineinfallen zu lassen. Anschließend entfernt er sehr oft eines oder auch mehrere Eier des Wirtsvogels, indem er sie im Schnabel fortträgt (Figur 437) — und zuweilen gleich darauf verschlingt — oder sie einfach hinauswirft.

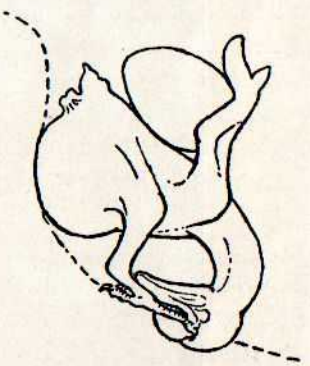
Figur 437. Cuculi (Cuculidae). — *Cuculus canorus* Linnaeus: *Weibchen im Begriffe, ein einem Wiesenpiepernest entnommenes Ei im Schnabel davonzutragen.* (Nach einer Aufnahme von E. L. Turner aus Chance, 1922)

Die Folgerungen, welche die Wirtsvögel aus dem Besuch ihres Nestes durch einen Kuckuck ziehen, sind von Art zu Art verschieden. Sind der Eiablage Kämpfe vorausgegangen, so verlassen viele Vögel das Nest und bauen ein neues; das Kuckucksei ist dann verloren. Besonders empfindlich sind in dieser Hinsicht die *europäischen Phylloscopus-Arten*: der Weidenlaubsänger (*Phylloscopus collybita*) gibt fast stets sein Nest nach einem Kuckucksbesuch auf, und kaum weniger kritisch veranlagt ist der Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*): in 17 Nestern dieser Art fand Čapek Kuckuckseier, aber davon waren 13 (= 77 Prozent) verlassen worden.

Bei manchen anderen Arten mag die Zurückweisung des Kuckuckseies ebenso häufig sein, aber sie werfen dasselbe sogleich aus dem Nest, noch ehe es vom Eiersammler gefunden wurde. Ein *Laubsänger* kann das nicht tun, weil er zu schwach und sein Nest zu tief ist. Einen Gegensatz bildet das Verhalten des Gartenrotschwanzes (*Phoenicurus phoenicurus*): er nimmt das Kuckucksei fast stets an (unter 88 Fällen war das Nest nur 5mal aufgegeben worden).

Das Ei des europäischen Kuckucks besitzt Eigenschaften, welche der Erhaltung der Art besonders dienlich sind. Zunächst einmal zeichnet es sich durch eine sehr beträchtliche Festigkeit der Schale aus und läuft daher viel weniger als ein Singvogel-Ei Gefahr, beim Transport im Schnabel oder beim Legeakt zu zerbrechen; auch hat das Ei infolge dieser Eigenschaft größere Aussicht, bei den Beseitigungsversuchen der Wirtsvögel unverletzt zu bleiben; denn wenn ein Vogel ein Ei aus dem Nest werfen will, so beginnt er gewöhnlich damit, daß er ein Loch in die Schale pickt, um es besser mit dem Schnabel fassen zu können (Heinroth). Setzt man die Druckfestigkeit der Eischale bei *Lanius collurio* mit 10,2, bei *Sylvia* mit 9,5 an, so beträgt sie bei *Cuculus canorus canorus* 13,7 bis 17,6 (Rey, 1892). Dem entspricht es, daß die Kalkschale eines Kuckuckseies stets schwerer ist als die eines gleich großen Singvogeleies (relatives Schalengewicht 7,2 Prozent gegenüber 5 bis 6 Prozent). Weiterhin verläuft die Embryonalentwickelung beim Kuckuck etwas rascher als bei seinen Stiefgeschwistern: bei jenem erfolgt das Schlüpfen nach $12^1/_2$, bei diesen meist erst nach 13 bis 14 Tagen, so daß der junge Kuckuck beim Verlassen der Eischale vielfach einen bedeutsamen Entwicklungsvorsprung gewonnen hat.

Die Haut des frisch ausgeschlüpften Kuckucks ist rosig und, um ihre Reizbarkeit zu gewährleisten, nackt. Er bettelt, ähnlich wie gleich alte Singvögel, mit aufgesperrtem Rachen, aber unter wenig lebhaften Kopfbewegungen, und ist in den ersten 4 Lebenstagen noch stumm — eine offenbar wichtige Anpassung: denn durch fremdartige Bettellaute könnten die Stiefeltern leicht gegen den Kuckuck eingenommen werden, durch sein Schweigen aber fällt er bei keiner Vogelart störend auf. Wenn der junge Kuckuck etwa 10 Stunden alt ist, erwacht in dem blinden, aber relativ schon sehr muskelstarken Wesen der Trieb, alle Objekte aus dem Nest zu werfen, die seine Wiege mit ihm teilen; erst wenn er ein Alter von $3^1/_2$ bis 4 Tagen erreicht hat und die Federanlagen gebildet werden, erlischt dieser Instinkt wieder. Ausgelöst wird er durch Berührungsreize. Nach den Feststellungen von W. H. Hudson (1903) ist die Haut des Kuckucks bis zum 4. Tage auf der Unterseite des Körpers nur in geringem Maße reizbar; dagegen sind die Organe des Tastsinnes an den Seiten und auf dem Rücken dicht geschart, und am empfindlichsten ist die Haut einer flachen Grube in der Gegend des Synsacrum, die es dem Vogel ermöglicht, seine Last aufzuladen, ohne daß sie vom Rücken abgleitet; nachdem sie ihren Zwecken gedient hat, also vom 4. Tage ab, bildet sich diese Grube wieder zurück. Auf ihre Berührung reagiert der Vogel »als sei er mit glühenden Nadeln gepiekt«. Hudson beobachtete das Verhalten eines Kuckucks beim Hinauswerfen eines Eies. »Wenn bei den Bewegungen des Vogels das Ei auf dessen Oberseite geriet, so begann er immer unruhiger zu werden, was aber nur zur Folge hatte, daß das Ei zu rollen anfing und nun auch noch andere Hautstellen reizte. Hatten nun alle Anstrengungen des Vogels, von dem Gegenstand freizukommen, die Sache nur noch verschlimmert, so hörte er auf,



Figur 438. Cuculi (Cuculidae). — *Cuculus canorus* Linnaeus: *etwa 50 Stunden alter Nestling, im Begriff, auf seinem Rücken ein Ei über Bord zu werfen*, wobei er rückwärts am Nestrand emporklettert. (Nach Heinroth, 1926)

sich hin und her zu bewegen, und duckte sich tiefer und tiefer auf den Boden des Nestes. Dadurch wurde das Ei nach oben gedrängt und rollte schließlich in die Rückengrube, also in die allerempfindlichste Stelle des Körpers. Sobald das geschah, ging in dem Benehmen des Vogels mit einem Schlag eine Veränderung vor sich: er machte sich steif, richtete sich im Nest auf, spannte seine schlaffen Muskeln und stand nun da, den Rücken wagerecht, den Kopf hinabgebeugt, die nackten Flügelchen hoch über den Rücken erhoben« (Figur 438), und das Hinauswerfen nahm seinen Anfang. Auf diese Weise werden (oft nach mehreren vergeblichen Versuchen, die den Vogel stark erschöpfen) Eier oder Stiefgeschwister auf den Nestrand befördert oder über Bord geworfen, bis der junge Kuckuck im Nest allein ist. Seine Pflegeeltern bekümmern sich um diesen Vorgang nicht; sie lassen ihre eigenen Jungen, wenn sie auf dem Nestrand liegen, ruhig verklammen und sterben, denn die Bemutterungsinstinkte werden bei ihnen nur durch solche Eier oder Junge ausgelöst, die am richtigen Platze, also in der Nestmulde liegen.

Figur 439. Cuculi (Cuculidae). — *Cacomantis prionurus* Lichtenstein: *junger Vogel, der von einem der Stiefeltern* (ein Paar des Sylviiden *Acanthiza pusilla* White) *gefüttert wird.*
Aufgenommen in Victoria von T. V. Givens, 1925

Ja oft tragen sie ihre eigene Brut, die auf dem Nestrand im Sterben liegt, fort, als seien es »Fremdkörper«, und lassen sie in einiger Entfernung fallen.

Mit seinem großen, orangegelb gefärbten Sperrachen erregt der junge Kuckuck den Fütterungsinstinkt seiner Pfleger außerordentlich stark, ja es kommt sogar vor, daß sich Vögel zu seiner Atzung einfinden, die an dem Nest gar nichts zu schaffen haben. Im Gegensatz zu jungen Singvögeln bewegt er beim Betteln die Flügel gar nicht, »was wohl seinen Grund darin hat, daß namentlich die locker gebauten Grasmückennester aus dem Leim gehen und herunterfallen würden, wenn sich der schwere Insasse viel darin bewegte« (Heinroth). Im Alter von etwa 20 bis 21 Tagen verläßt er seine Geburtsstätte und wird dann noch ungefähr 2 Wochen lang außerhalb des Nestes gefüttert (Figur 439), bis er selbständig geworden ist und sich auf die Wanderung in die Winterherberge begibt.

Die Zahl der Vogelarten, welche dem europäischen Kuckuck als Wirte dienen müssen, wechselt von Ort zu Ort und richtet sich nicht allein nach der gegebenen Zusammensetzung der Singvogelfauna. So ist der Rotrückenwürger (*Lanius collurio*) mancherorts in Deutschland der bevorzugte Kuckuckspfleger, während man in England nur sehr selten ein Kuckucksei in einem Würgernest findet; und während man in Sachsen nur ausnahmsweise Kuckucke festgestellt hat, die ihre Eier dem Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*) anvertrauen, ist dieser Vogel in weiten Teilen Finnlands und in Estland der beliebteste Wirt. Die Mehrzahl der regulären Kuckuckspfleger gehört zu den Insectenfressern; doch gibt es auch Kuckucksweibchen, die sich auf Körnerfresser spezialisiert haben, so auf den Bluthänfling (*Acanthis cannabina*) und den Goldammer (*Emberiza citrinella*). In Finnisch-Lappland hat stellenweise vornehmlich der Bergfink (*Fringilla montifringilla*) den jungen Kuckuck aufzuziehen.

Es wurde schon gesagt, daß jedes Kuckucksweibchen nach Möglichkeit sein ganzes »Gelege« auf die Nester derselben Vogelart verteilt, und zwar derjenigen, von der es selbst aufgezogen worden war. Wenn Ausnahmen von dieser Regel vorkommen, so liegt dies am Mangel günstiger Gelegenheiten: entweder hatte das betreffende Weibchen kein eigenes Territorium inne, sondern war dazu verurteilt, zu vagabundieren und seine Eier wahllos unterzubringen, oder aber ein dominierender Kuckuck sah sich in seinen Berechnungen irgendwie getäuscht und mußte nun sehen, wie er das seinem »primären« Pfleger zugedachte Ei rasch anderwärts los würde, was dann zu erheblichen »Mißgriffen« führen kann (Wahl ganz ungeeigneter Pfleger oder Unterbringung des Eies in ein Nest, das viel zu weit entwickelte Eier oder gar schon Junge enthält).

Selbst in der gleichen Gegend sind also die Kuckucksweibchen in verschiedene biologische Rassen geschieden (*Rotkehlchen-Kuckucke, Rotschwanz-Kuckucke, Rohrsänger-Kuckucke, Bachstelzen-Kuckucke* und so weiter), und dieser Umstand hätte wahrscheinlich längst eine Vervielfältigung der Kuckucksarten zur Folge gehabt, wenn der Kuckuck gleich seinen brutpflegenden Verwandten in monogamer Ehe lebte. Die Promiskuität ist wohl beim Kuckuck das wichtigste Bindemittel für die Erhaltung der Arteinheit geworden. Ihr ist es auch in erster Linie zuzuschreiben, daß die Angleichung der Eifärbung an diejenige der Wirtseier vielerorts keine rechten Fortschritte macht, dort nämlich, wo sich mehrere biologische Kuckucksrassen in den Raum zu teilen haben. Männchen und Weibchen unterscheiden sich nämlich beim Kuckuck in ökologischer Hinsicht ziemlich stark, wenigstens zur Fortpflanzungszeit: jenes bewohnt mehr den Wald und seine Ränder, dieses dagegen durchstreift die von seinen angestammten Pflegern besiedelten Biotope, um Nester zu suchen. Auf das Liebesgekicher eines Weibchens eilen die Männchen aus der Umgebung herbei, und so ist der Entstehung von »Mischtypen« Tür und Tor geöffnet.

Färbungsanpassung der Kuckuckseier

Die Auswirkung der Selektion bei Eiern, die offen daliegen und daher einer besonderen Schutzfärbung bedürftig sind, hatten wir bereits kennengelernt (oben, Seite 384). Beim Kuckuck üben nicht die Nestfeinde, sondern die Pflegevögel die Ausmerzung des Unpassenden. Daß sich die meisten *Passeres* wirklich gegen die Adoptierung von Eiern sträuben, die in der Färbung nicht recht zu ihrem Gelege stimmen wollen, haben zahlreiche Versuche zur Genüge erwiesen. Rensch (1925) konnte zeigen, daß der Vogel sich dabei zuweilen nicht von einer instink-

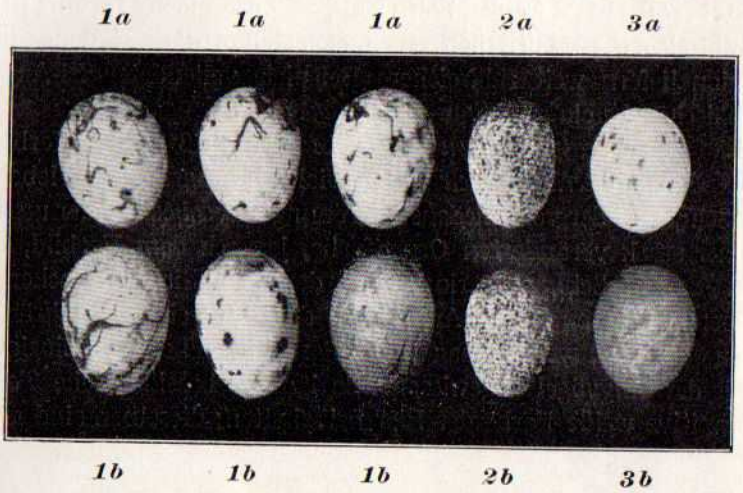
tiven Kenntnis der Färbung seiner eigenen Eier leiten läßt, sondern nur den Mangel an Einheitlichkeit im Gelege als störend empfinden kann: einer *Gartengrasmücke* nahm er ihr unvollständiges Gelege von 3 Eiern und ersetzte es durch 3 Eier der *Zaungrasmücke*. Die *Gartengrasmücke* legte am folgenden Tage ihr 4. Ei, warf es aber alsbald aus dem Nest, da es »als diskordant empfunden« worden war.

Die Wirkung der durch unzählige Generationen fortgesetzten Färbungsauslese ist besonders deutlich dort, wo nur wenige Vogelarten zu primären Kuckuckswirten geworden sind und diese wenigen sich in der Färbung ihrer Eier weitgehend ähneln oder ökologisch scharf geschieden sind. Die Angleichung des Kuckuckseies — ermöglicht dadurch, daß jedes Weibchen zeitlebens Eier vom gleichen Färbungs- und Zeichnungscharakter legt — kann dann so vollkommen sein, daß es selbst dem Kenner Schwierigkeiten bereitet, zwischen Vorbild und Kopie zu unterscheiden. So sind in weiten Strichen Finnlands *Phoenicurus phoenicurus, Saxicola rubetra, Oenanthe oenanthe* und *Muscicapa hypoleuca* die bevorzugten Wirtsvögel; sie alle legen einfarbig blaue Eier, und dementsprechend ist dort die gewöhnliche Färbung der Kuckuckseier blau: in einer Sammlung von 69 finnischen Kuckuckseiern ist dieser Typ 47 mal (= 68 Prozent) vertreten; daneben, aber weit seltener, kommen dort noch Kuckucksweibchen vor, welche Eier vom Typ derer des *Bergfinken*, der *Goldammer* und der *weißen Bachstelze* legen (Wasenius, 1926). In England, dessen biologische Kuckucksrassen sich vorwiegend an Wirtsvögel mit gefleckten Eiern halten, ist der einfarbig blaue Eityp unbekannt. Die Angleichung des Kuckuckseies an das Wirtsei kann freilich nur dann zustande kommen, wenn die Mehrzahl aller Individuen des erkorenen Pflegers nicht allzu kritisch, aber auch nicht allzu unkritisch veranlagt ist. Es gibt eine ganze Anzahl sehr »heikler« Singvogelarten, die sich infolge dieser Eigenschaft den Kuckuck vom Halse halten: so *Anthus trivialis, Sylvia nisoria, Hippolais icterina, Phylloscopus collybita* und *Phylloscopus sibilatrix*. Ihr Gegenstück bilden die Arten, denen eine auch noch so auffällige Diskrepanz der Eifärbung gleichgültig bleibt: dahin gehört die Heckenbraunelle (*Prunella modularis*), in England einer der meist heimgesuchten Kuckuckswirte, der das Ei des Parasiten regelmäßig annimmt, obwohl es stets außerordentlich stark von den einfarbig grünlichblauen Braunellen-Eiern absticht. Eine Angleichung unterbleibt ferner in der Regel, wenn der Wirtsvogel infolge der Dunkelheit, die stets in seinem Baue herrscht, vorhandene Färbungsunterschiede nicht wahrzunehmen vermag: so beim Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*), einem Erbauer kugliger Nester mit engem, seitlich gestellten Einschlupfloch.

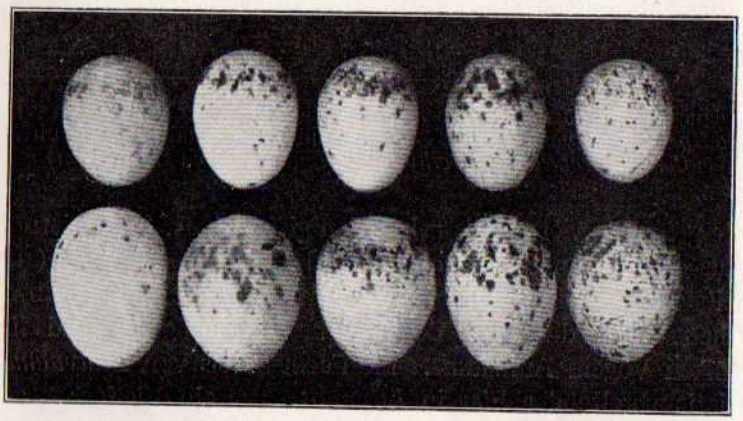
Wenn wir annehmen, die Angleichung der Kuckuckseier an die Eier der Wirtsvögel erfolge durch Selektion von seiten der letzteren, so setzen wir zu gleicher Zeit voraus, daß jede Abweichung vom ursprünglicheren Eityp erblich fixiert ist. Daß dies in der Tat der Fall ist, lehrt die Erfahrung so kundiger Kuckuckspezialisten wie Rey (1892) und Čapek (1896). Dem letzteren gelang es oft, die Familienähnlichkeit von Kuckuckseiern nachzuweisen. »Durch die Erblichkeit entstehen in einem bestimmten Gebiet ganze Stämme von Kuckucksweibchen, deren Eier eine gemeinschaftliche Abstammung voraussetzen lassen und die in der Regel auch denselben Brutpfleger benutzen, wenn sie sich auch recht weit voneinander ansiedeln.« Lediglich der Umstand, daß für die Ei-Färbung auch die vom Vater übertragenen Erbfaktoren mitbestimmend sind, kann die Festig-

keit der Rasse erschüttern und hat dann oft das Vorhandensein eines »Mischtypus« zur Folge, der schlecht und recht zu allerlei Vogeleiern paßt.

Statt einer Selektion von seiten der Wirtsvögel haben einige Autoren der Selektion von seiten des Kuckucks selbst das Wort geredet, indem sie behaupteten,



Figur 440. *Farbanpassung von Kuckuckseiern auf Java.* Obere Reihe: *Kuckuckseier*; untere Reihe: *Wirtseier.* ***1a***, Eier von *Surniculus lugubris lugubris* Horsfield, gefunden bei ***1b***, *Malacocincla sepiaria sepiaria* Horsfield; ***2a***, Ei von *Cacomantis merulinus lanceolatus* S. Müller, gefunden bei ***2b***, *Orthotomus sepium sepium* Horsfield; ***3a***, »*Kuckucksei*«, gefunden bei ***3b***, *Cyornis banyumas banyumas* Horsfield. (Nach Sody, 1927)



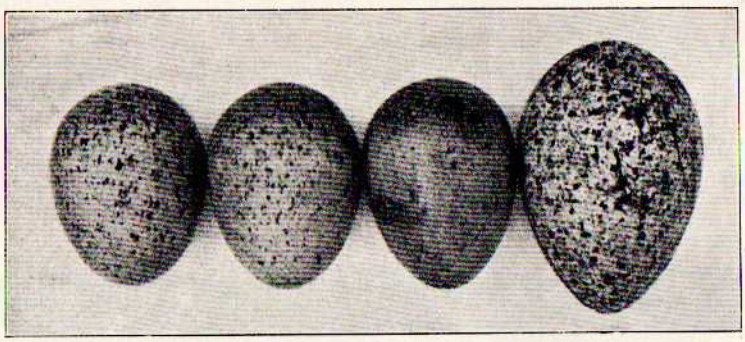
Figur 441. *Farbanpassung von Kuckuckseiern auf Java.* Obere Reihe: 5 Eier von *Cacomantis variolosus sepulcralis* S. Müller (Cuculidae), auf Java gefunden in Nestern des Würgers *Lanius schach bentet* Horsfield, dessen Eier die untere Reihe bilden. (Nach Sody, 1927)

der Kuckuck kenne das Aussehen seiner eigenen Eier und wähle sich die Pfleger nach deren Eierfarbe. Daß diese Meinung irrig ist, läßt sich leicht zeigen; am schlüssigsten ist wohl ein Beweis nach Art des folgenden: *Cuculus poliocephalus* legt im westlichen Himalaya stets weiße Eier und schmarotzt nur bei *Phylloscopus-Arten*, zu denen sein Ei vortrefflich paßt; in Japan und China dagegen legt er

meist terrakottafarbene Eier wie sein hauptsächlicher Wirt, *Horeites*. Im östlichen Himalaya, von Assam bis Garhwal, kommen beide Typen des *poliocephalus*-Eies, das weiße und das terrakottafarbene, nebeneinander vor, und aus dieser Zone sind viele Fälle bekannt, in denen der Kuckuck sein Ei im »falschen« Nest unterbrachte und ein rotes Ei zu weißen Eiern legte oder umgekehrt (Stuart Baker, 1923).

Die zahlreichen parasitischen Kuckucksarten Afrikas und der indo-australischen Region liefern weit zahlreichere Beispiele vollendeter Ei-Anpassung als unser europäischer Kuckuck (Figuren 440, 441).

Die Eier aller *brutpflegenden Kuckucke* sind weiß oder einfarbig bläulich; erst bei den *Schmarotzerkuckucken* treten vielfach scharf umschriebene Farbenflecke oder Schnörkel der verschiedensten Tönung auf, sei es auf der ursprünglichen oder auf einer stark veränderten Grundfarbe, je nach dem Vorbild, das kopiert werden soll. Es gibt Schmarotzerkuckucke, deren sämtliche Weibchen in der Ei-Färbung übereinstimmen; diese Arten sind dann auf einen beschränkten Kreis von Pflegern oder doch wenigstens auf das Parasitieren bei einer einzigen Gattung oder Familie der Singvögel angewiesen. So hat die brasilianische *Tapera naevia* noch die primitive weiße Farbe der Eier beibehalten; dieselben sind nie an einem



Figur 442. *Farbanpassung von Kuckuckseiern*: 3 Eier von *Eudynamis scolopacea malayana* Cabanis & Heine, auf Java gefunden bei (rechts) *Corvus coronoides macrorhynchus* Wagler. (Nach Sody, 1927)

anderen Orte gefunden worden als neben den gleichfalls weißen Eiern von *Dendrocolaptiden* aus den Gattungen *Synallaxis* und *Philydor*. Wiewohl (außer in Südafrika) bereits farbig, zeigen auch die Eier von *Clamator* innerhalb der gleichen geographischen Rasse durchweg den gleichen Färbungsstil und finden daher nur bei wenigen Vögeln Aufnahme. Im Formenkreis von *Eudynamis scolopacea* ist die Variationsbreite der Eier in Australien um ein Vielfaches größer als in Indien: denn in Australien hat sich die Art in viele biologische Weibchenrassen, jede mit einer Vorliebe für einen bestimmten Pfleger (aus den Familien der *Meliphagidae, Oriolidae, Paradisaeidae, Laniidae* oder *Dicruridae*) gespalten, während in Indien nur Krähen (*Corvus coronoides* und *splendens*) heimgesucht werden.

Größenanpassung der Kuckuckseier

Außer auf die Färbung hat die Selektion auch auf die Größe der Kuckuckseier und auf die Festigkeit ihrer Schale einen deutlichen Einfluß gehabt. *Cuculus canorus* und *viele andere Cuculinae*, welche *kleine Singvögel* zu Pflegern erwählt haben, legen Eier, die im Verhältnis zur Größe der Mutter geradezu winzig sind. Sie wiegen bei *Cuculus canorus* $^1/_{33}$ (dagegen vergleichsweise bei dem gleich großen *Turdus pilaris* $^1/_{15}$) des Erzeugers. Umgekehrt sind die Eier

von *Eudynamis scolopacea scolopacea* und *Clamator glandarius* relativ groß (ihr Gewicht beträgt bei letzterem $^1/_{11}$ des Erzeugers), denn ihre Wirte sind *Corviden*, die ebenso große oder noch größere Eier produzieren (Figur 442).

Auf die Dickschaligkeit der Kuckuckseier und die biologische Bedeutung dieser Tatsache wurde schon oben (Seite 421) aufmerksam gemacht; dabei ist es gleichgültig, ob das Kuckucksei, um sich der Größe der Wirtseier anzupassen, wie bei *Cuculus* kleiner, oder wie bei *Clamator* größer werden mußte: auch das *Clamator-Ei* ist dickschalig, dickschaliger als dasjenige gleich großer *Corviden-Eier*. Man vergleiche auch das unten (Seite 428) über die *Molothrus-Eier* Gesagte.

In der Neuen Welt fehlt es fast ganz an Schmarotzerkuckucken; *Tapera* und vielleicht noch *Dromococcyx* mit je 1 Art sind dort die einzigen parasitären Cuculiden. Deren Platz füllen mehrere individuenreiche Arten der Stärlinge (*Icteridae*) aus. Die Entwickelung des Brutparasitismus läßt sich in dieser Familie gut verfolgen. *Molothrus badius* baut angeblich nicht selten ein Nest für sich und pflegt darin seine Brut wie andere Vögel (unter Beteiligung des Männchens?); in der Regel aber bemächtigt er sich fremder Nester, vorzüglich derer von *Dendrocolaptiden*, wie *Anumbius anumbi*, und überbaut entweder die darin vorgefundenen Eier oder wirft sie hinaus, um seine eigenen Nachkommen in dieser Wiege großziehen zu können. Da nun zuweilen einige Weibchen das gleiche fremde Nest ins Auge gefaßt haben, ereignet es sich, daß sich in ihm mehrere Gelege des *Molothrus badius* vereinigen, die wohl schließlich, falls das Nest nicht verlassen wird, von einem einzigen Weibchen erbrütet werden. Eine andere argentinische Art, *Molothrus brevirostris* (= *rufoaxillaris*), ist — in konsequenter Weiterentwickelung der soeben besprochenen biologischen Eigentümlichkeit — gänzlich zum Schmarotzer geworden, der sich niemals mehr mit dem Nestbau abgibt, sondern seine Eier stets in fremden Nestern deponiert, aber ohne sich weiter um ihr Schicksal zu bekümmern. In das gleiche Nest soll das Weibchen 1 bis 3 Eier ablegen. Als Pfleger seines Nachwuchses benutzt der Vogel zuweilen *Anumbius anumbi*, meist aber seinen Verwandten *Molothrus badius*, der dann sowohl seine wie seines Vetters Sprößlinge zusammen aufzieht. Bei 70 Gelegen von *Molothrus badius*, welche Friedmann (1927) untersuchte, fanden sich in 65 Fällen Eier von *Molothrus brevirostris*! Dieser ist dermaßen auf seinen Hauptwirt angewiesen, daß er nirgends anderswo als in dessen Verbreitungsgebiet vorkommt. (2) bei Icteriden

Wie *Molothrus brevirostris*, so verfährt *Cassidix oryzivora* mit verwandten *Icteriden* (aus den Gattungen *Cacicus* und *Ostinops*). Letztere pflegen dann mindestens ein eigenes neben einem fremden Jungen großzuziehen. H. Snethlage (1928) fand in sämtlichen Nestern einer Kolonie von *Cacicus cela* (= *persicus*) ein *Cassidix-Ei*. Am höchsten entwickelt endlich ist in diesem Verwandtschaftskreis der Parasitismus des *Molothrus bonariensis*, der einer größeren Zahl von Vogelarten aus verschiedenen Familien der *Passeres*, mit Vorliebe aber dem Fringilliden *Brachyspiza capensis*, seine Eier unterschiebt, nicht ohne gleichzeitig diejenigen des Nestbesitzers entweder hinauszuwerfen oder durch Anpicken abzutöten. Nur ausnahmsweise unterbleibt diese »Vorsorge« für die eigenen Nachkommen, denen dann ihre raschere Embryonalentwickelung und ihr ungestümes Betteln im Wettbewerb um das dargebrachte Futter zustatten kommt. Nach Euler (1867) gehen bei solcher Konkurrenz die eigenen Jungen des Pflegers

meist zugrunde. Wie die Schmarotzerkuckucke, so lebt auch dieser Icteride nach Ansicht der meisten Autoren in Ehelosigkeit; doch verkleinern sich die Scharen, zu welchen sich die Einzeltiere für den größten Teil des Jahres zusammenschlagen, am Beginn der Fortpflanzungszeit erheblich, und es ist dann (nach Wetmore, 1926) kein ungewöhnliches Ereignis, ein Paar beisammen zu finden. Ja es scheint sogar, daß das Männchen bei der Nestersuche Dienste leistet.

Bei *Molothrus bonariensis* hat sich, dem weiten Kreis seiner Wirtsvögel entsprechend, eine ganze Reihe von »Weibchenstämmen« mit verschiedener Eifarbe und verschiedenen Instinkten ausgebildet. Bei Cantagallo in Brasilien, dem Beobachtungsgebiet Eulers (1900), kommen 2 Haupttypen der Eier vor, beide gefleckt, die eine mit rötlicher, die andere mit grüner Grundfarbe. Die Eier des ersteren Typs finden sich nur bei *Brachyspiza*, die des zweiten bei *Trichas*, *Tanagra*, *Spermophila und anderen Gattungen*. In Argentinien ist noch ein weiterer Haupttyp, der fleckenlos weiße, stellenweise sehr häufig, der nicht nur neben gleichfarbigen Wirtseiern, sondern sehr oft auch neben scharf kontrastierenden gefunden wird.

Wie die Eier der *Schmarotzerkuckucke*, so zeichnen sich auch die Eier der *Schmarotzerstärlinge* durch auffallende Festigkeit ihrer Schale aus. Die Eier der beiden Parasiten *Molothrus bonariensis* und *brevirostris* lassen sich viel schwerer anbohren als die der brutpflegenden Art *Molothrus badius* (Venturi, 1909).

(3) bei Ploceiden

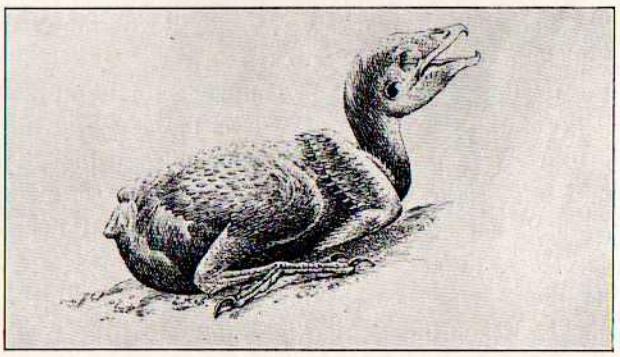
Die meisten Webervögel (*Ploceidae*) treiben Brutpflege wie andere Singvögel auch. Einige Arten haben sich indessen zu Brutschmarotzern entwickelt, offenbar, nachdem ihr soziales Leben das Stadium der polygynen Ehe mit weiblicher Brutpflege durchlaufen hatte (siehe oben, Seite 409). Bisher ist dies erwiesen von den stark geschlechtsdimorphen, im männlichen Geschlecht langschwänzigen »Witwen« (*Viduinae*) der Gattungen *Vidua* und *Tetraenura*; R. Neunzig (1929) vermutet, daß einige ihrer Verwandten, nämlich *Linura fischeri*, *Steganura paradisaea*, *Vidua hypocherina* und *Hypochera chalybeata* gleiche Gewohnheiten angenommen haben.

Vidua serena vertraut ihre Eier in Südafrika mindestens 4 anderen *Ploceiden* aus der Unterfamilie der *Spermestinae* an (*Estrilda*, *Coccopygia*, *Lagonosticta* und *Coliuspasser*). Bei der Eiablage scheint das Weibchen ein Ei des Wirtsvogels zu beseitigen, um Platz für die eigenen Eier zu schaffen (von denen oft mehrere in das gleiche Nest gelegt werden), und die verschiedenartigen Jungen wachsen dann gemeinsam auf (Roberts, 1917). In entsprechender Weise sucht *Tetraenura regia* die Nester von *Granatina granatina* heim.

Während die Eier der *brutpflegenden Viduinae* eine bläuliche oder grünliche Grundfarbe zeigen und bei einigen Arten (*Euplectes*, *Coliuspasser*) sogar eine Fleckenzeichnung tragen, sind die Eier von *Vidua und Tetraenura* rein weiß, offenbar in Anpassung an die gleichfalls weißen Eier ihrer Wirte. Aber die Anpassungen werden noch weiter getrieben: da die jungen Schmarotzer gemeinsam mit ihren Stiefgeschwistern aufgezogen werden, so hat sich das Bedürfnis ergeben, eine Übereinstimmung sowohl der »Leitmale« des Sperrachens (siehe Seite 310) wie der Färbung des jugendlichen Federkleides herzustellen. R. Neunzig (1929) konnte zeigen, daß Rachenzeichnung und Reflexionsperlen bei *Vidua serena* den entsprechenden Bildungen bei ihrem Hauptwirt *Estrilda astrild* überraschend ähneln, obwohl beide verschiedenen Unterfamilien der Webervögel angehören.

Nachdem er festgestellt hatte, daß der Nestling von *Linura fischeri* die gleiche Konvergenz zu *Granatina granatina ianthinogaster*, der von *Vidua hypocherina* zu *Estrilda erythronotos*, der von *Steganura paradisaea* zu *Pytelia melba* und *Pytelia afra*, endlich der von *Hypochera chalybeata* zu *Lagonosticta senegala* zeigt, glaubte er sich zu dem Schluß berechtigt, daß diese Artenpaare zueinander sämtlich im Verhältnis von Schmarotzer und Wirt stehen. Ja noch mehr: selbst im ersten Gefieder sind die Jungen von *Vidua serena* und *Estrilda astrild*, von *Tetraenura regia* und *Granatina granatina* schwer zu unterscheiden, so ungleich sie sich auch nach der ersten Mauser werden. Die obengenannten hypothetischen Schmarotzer zeigen ihrem hypothetischen Wirt gegenüber dieselbe erstaunliche Ähnlichkeit des Jugendkleides.

[Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Selektion auch in einer anderen Gruppe von Brutschmarotzern, bei den Kuckucken der Gattung *Eudynamis* nämlich, zu einer Veränderung der ursprünglichen Nestlingsfärbung geführt und sie der Färbung der jungen Wirtsvögel ähnlicher gemacht hat. Haben nämlich die Wirtsvögel von *Eudynamis* anfänglich schwarz befiederte Junge, wie die *Corvidae* und *Sturnidae*, so ist auch der junge *Eudynamis* schwarz (Jourdain, 1925); dort aber, wo Vögel mit braun befiederten Nestlingen zu Pflegeeltern des jungen *Eudynamis* geworden sind, wie in Nordaustralien und auf Neupommern (*Philemon*!), dort scheinen auch im ersten Federkleid von *Eudynamis* bräunliche Töne vorzuherrschen (Stresemann, 1927), doch fehlt es hier noch an genauen Nachrichten.]



Figur 443. Pici (Indicatoridae). — *Indicator variegatus* Lesson: *einige Tage alter Nestling aus dem Nest eines Steinsperlings, Petronia superciliaris* Blyth. Zu beachten die langen Haken an der Spitze von Ober- und Unterschnabel, welche vermutlich dem Vogel dazu dienen, die Stiefgeschwister zu packen und aus dem Nest zu werfen. Nach einer Aufnahme von A. Haagner gezeichnet von J. P. Chapin, 1924.

Ferner hat sich noch in einer ganz anderen Gruppe der *Webervögel*, bei der Gattung *Anomalospiza* nämlich, die zu den *Fringilliden* überzuleiten scheint, der Trieb zum Brutschmarotzertum entwickelt: der Pflegevogel ist in Transvaal eine *Prinia*, in Uganda eine *Cisticola*. Auf welchem Wege *Anomalospiza* zu ihren parasitären Gewohnheiten gelangt ist, läßt sich noch nicht erkennen; es mag sein, daß hier zunächst der Nestbautrieb verlorenging — wie wir dies schon von den Ploceiden *Clytospiza monteiri* und *Amadina erythrocephala* kennenlernten (oben, Seite 367). Wir hätten dann hier den gleichen Entwickelungsgang vor uns wie bei den *Icteriden* der Gattung *Molothrus*.

Die Honiganzeiger (*Indicatoridae*), die zur Ordnung der *Pici* gehören, sind wohl durchweg Brutschmarotzer, und zwar verteilen sie ihre rein weißen Eier mit Vorliebe auf die Gelege ihrer nächsten Verwandten, nämlich der in Baumhöhlen brütenden *Picidae* und *Capitonidae*. Ein Nestling von *Indicator variegatus* wurde in der Nesthöhle eines Steinsperlings (*Petronia superciliaris*) gefunden; wie Figur 443 zeigt, zeichnet er sich durch eine seltsame Bewaffnung des Ober- (4) bei Indicatoriden

und Unterschnabels aus, welche sich aus der — auch bei anderen Vertretern der *Pici* an der Spitze von Ober- und Unterschnabel auftretenden — Eischwiele unmittelbar ableiten läßt. Haagner & Ivy (1907) vermuten, daß diese scharfen Haken, die wie Zähne gegeneinander gerichtet sind, dazu dienen, in den Körper der Stiefgeschwister geschlagen zu werden, wenn sie der junge Honiganzeiger aus der Bruthöhle werfen will. Sie fallen ab, sobald ihr Träger flugfähig geworden ist.

(5) bei Heteronetta

Unter den Anseres sind Ansätze zum Nestparasitismus häufig. So kommt es nicht nur bei höhlenbrütenden Enten, die unter »Wohnungsmangel« leiden, sondern auch bei offenbrütenden Enten oft vor, daß 2 Weibchen der gleichen Art oder auch zweier verschiedener Arten in dasselbe Nest legen und eine Mutter die gesamte Brutpflege der anderen überläßt. Zu einer gewohnheitsmäßigen Nestschmarotzerin ist aber nur die südamerikanische Schwarzkopfente, *Heteronetta atricapilla*, geworden, deren Eier (nach Daguerre, 1923) zuweilen gelegeweise, häufiger aber einzeln in den Nestern von *Metopiana*, *Coscoroba* und anderen *Anseres*, ferner bei *Fulica*, *Aramus*, *Larus*, ja selbst bei Raubvögeln (*Milvago*) gefunden werden. Daguerre hält 2 Möglichkeiten für gegeben: entweder ist die Ente *Metopiana peposaka* der normale Wirt, und die in anderen Nestern gefundenen Eier sind sämtlich »verlegt«, oder aber, es pflegen auch die von den Angehörigen anderer Vogelordnungen erbrüteten Jungen aufzukommen, weil sie sich gleich nach dem Schlüpfen unter die Jungen der *Peposaka-Ente* mischen und mit diesen zusammengeführt werden. Auch in Europa pflegen manche Anseres, so *Eiderente*, *Samtente* und *Gänsesäger*, ohne weiteres fremde Junge anzunehmen, solange sie sich an den Anblick der eigenen noch nicht gewöhnt haben. Die Eier der Ente weichen in der Regel durch Größe und Färbung sehr stark von denen ihres Wirtes ab (falls sie nicht dem Gelege von *Metopiana* hinzugefügt werden). Trotzdem nehmen die Nesteigentümer daran kaum Anstoß, weil sie gewissermaßen noch nicht darauf eingerichtet sind, sich der Inanspruchnahme durch einen Brutschmarotzer zu erwehren.

Rasche Embryonalentwickelung der Brutschmarotzer

Wahrscheinlich haben alle Brutparasiten das Gemeinsame, daß ihre Embryonalentwickelung sehr rasch abläuft und die Jungen, welche ihren Eiern entschlüpfen, infolge dieser Eigenschaft vor ihren Stiefgeschwistern einen bedeutsamen Vorsprung gewinnen. Der junge *Cuculus canorus* entschlüpft dem Ei nach einer Bebrütung von $12^1/_2$ Tagen, während die Eier seiner Wirte meist 13 bis 14 Tage bebrütet werden müssen. Ebenso steht es mit *Eudynamis*: in Indien verläßt dieser Kuckuck schon nach 13 bis 14 Tagen die Eischale, während seine Stiefgeschwister (wie *Corvus splendens*) 15 bis 17 Tage zu ihrer Embryonalentwickelung benötigen. Nicht minder auffällig ist die Beschleunigung der Entwickelung bei den *parasitischen Molothrus-Arten*: es verbringt *Molothrus badius* (Brutpfleger) $12^1/_2$ bis 13 Tage, *Molothrus brevirostris* (Brutparasit des vorigen) $12^1/_2$ bis 13 Tage, *Molothrus bonariensis* (Brutparasit bei vielen Vogelarten) $11^1/_2$ Tage, *Molothrus ater* endlich (ein Bewohner Nordamerikas, gleichfalls bei vielen Singvögeln schmarotzend) nur 10 bis $10^1/_2$ Tage im Ei (Friedmann, 1927).

Schädigung der Wirtsvögel

Wenn die jungen Brutschmarotzer auf Kosten ihrer Stiefgeschwister aufgezogen werden (wie dies im Falle von *Cuculus* geschieht), so kann der Bestand des Wirtsvogels bei jahrelanger Fortsetzung der Schädigung ernstlich bedroht werden. Schiermann (1926) hat dies für den *Teichrohrsänger* nachgewiesen. An

einem märkischen See hielt er von 1919 bis 1925 alle Nester des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus*) unter genauer Aufsicht. Es kamen in den Nestern dieser Art auf:

1919	10	eigene	Bruten	und	4	Kuckucke
1920	9	„	„	„	6	„
1921	6	„	„	„	6	„
1922	3	„	„	„	8	„
1923	3	„	„	„	6	„
1924	3	„	„	„	6	„
1925	1	„	Brut	„	7	„

Alle vorgefundenen Kuckucks-Eier entstammten dem gleichen Weibchen außer im Jahre 1922, wo sich noch ein zweites Kuckucks-Weibchen an der Schädigung beteiligte. Rey (1897) hat den starken Rückgang von *Lanius collurio* bei Leipzig dem Kuckuck zur Last gelegt: er beobachtete in Revieren, die 4 bis 5 Jahre zuvor noch 60 bis 70 Würgerpärchen beherbergten, nur noch 3 Paare dieser Art, während der Kuckuck auffallend häufig geworden war. Unter 67 Nestern des Rotkehlchens (*Erithacus rubecula*), welche Čapek (1896) in seinem Beobachtungsgebiet fand, enthielten nicht weniger als 28 (= 42 Prozent) ein Kuckucksei. Ist auf diese Weise der Wirtsvogel in einem Bezirke ausgerottet worden, so muß sich der Kuckuck einen anderen Wirt suchen, und die Selektion findet dann ein neues Betätigungsfeld.

Lebensdauer. — Die Frage nach der Lebensdauer der Vögel zerfällt in zwei Teilprobleme. Es interessiert einmal, zu wissen, wie alt die Angehörigen einer Art unter günstigsten Bedingungen werden können, wie es sich also mit ihrer potentiellen Lebensdauer verhält; zum anderen aber ist es wichtig, sich darüber klar zu werden, welches Alter die Artvertreter im Mittel erlangen. Lebensdauer

Zur Beantwortung der ersten Frage bleiben wir im großen ganzen auf Berichte über gekäfigte Vögel angewiesen, die in großer Zahl vorliegen, wenn auch manche davon als unzuverlässig ausgeschaltet werden müssen. Hierzu gehören insonderheit die Angaben, welche Fitzinger (1853) aus den Akten der Schönbrunner Menagerie mitgeteilt hat, denn, wie der gegenwärtige Leiter dieser Anstalt, Antonius (1928), zugibt, mußten »Geschenke allerhöchster und höchster Herrschaften in der alten Hofmenagerie stets besonders langlebig sein, und wenn man sie sozusagen über ihren Tod hinaus am Leben erhalten konnte, indem man einen Artgenossen als gestorben abschrieb, so hat man es gewiß getan«.

Es ist offenkundig, daß zwischen den einzelnen Vogelordnungen in Hinsicht auf die potentielle Lebensdauer beträchtliche Unterschiede bestehen. Innerhalb derselben Verwandtschaftsgruppe pflegen größere Spezies ein längeres Leben zu haben als kleinere, aber dieser Satz läßt sich keineswegs dahin verallgemeinern, daß die potentielle Lebensdauer eine Funktion der Körpergröße sei. So wird *Struthio* höchstens 40 Jahre alt, während manche Papageien (so *Psittacus* und *Coracopsis*) ein Alter von über 50 Jahren erreichen können.

Die *Passeres* gehören zu den Vögeln, deren Konstitution ein langes Leben ermöglicht. Ein *Corvus corax* soll 69, ein anderer 50 Jahre in Gefangenschaft gelebt haben (?). *Die meisten kleineren Singvögel* (bis zur Größe des Kanarienvogels und der Nachtigall hinab) werden längstens etwa 25 Jahre alt. — Unter den *Accipitres* sind Fälle bekannt geworden, die ein Leben bis zu über 50 Jahren

bezeugen (*Helotarsus ecaudatus* 55, *Vultur gryphus* über 52, *Aquila chrysaëtos* 46, *Polyborus tharus* 41 Jahre). Den großen Tagraubvögeln stehen wohl einige Papageien (*Cacatua, Coracopsis, Ara, Psittacus*) nicht nach: sicher verbürgt erscheint, daß ein *Ara macao* 64 Jahre, ein *Coracopsis vasa* 54 Jahre alt geworden ist. — Unter den *Striges* hat die größte Art, *Bubo bubo*, nach Gurney (1899) in Gefangenschaft ein Alter von 68, 53 und 34 Jahren erreicht. Fast ebenso alt können die größten Arten der *Grues, Ardeae, Ciconiae, Steganopodes* und *Tubinares* werden. Unter den *Anseres* halten den »Rekord«: Ein *Cygnus bewickii* von über $24^1/_2$ Jahren; zwei *Branta canadensis* von 29 und 33 Jahren und eine *Dafila spinicauda* von fast genau 27 Jahren (Flower, 1925). Einzelne Vertreter der *Columbae* haben es in Gefangenschaft auf ein Alter von über 20 Jahren gebracht: *Ectopistes migratorius* (= *canadensis*) 22 und 26 Jahre, *Haustaube* 22, 29, 35 Jahre. Ungefähr 20 Jahre sind das höchste, sicher nachgewiesene Alter bei den *Galli* (*Gennaeus nycthemerus, Pavo cristatus, Haushuhn*).

Wie es mit der Zeugungsfähigkeit von Vögeln steht, die an der Grenze der für die Art gültigen potentiellen Lebensdauer stehen, darüber liegen nur sehr wenige Angaben vor. Meade-Waldo besaß ein Uhu-Paar, das im Jahre 1899 68 und 53 Jahre alt gewesen sein soll und seit 1864 regelmäßig gebrütet hatte. Die Zahl seiner direkten Nachkommen betrug 93. Ein einzeln gekäfigtes Weibchen von *Aquila rapax* hat im Alter von über 30 Jahren ein Ei gelegt. Eine 26jährige *Gymnorhina tibicen* lärmte bis zum letzten Tag, eine 24jährige *Gartengrasmücke* und eine nahezu ebenso alte *Feldlerche* sangen bis zum letzten Tag. Andererseits erlischt bei *Lege-Hennen* die Fähigkeit, Eier zu produzieren, nach dem 8. Lebensjahr fast völlig (oben, Seite 374); starke Eierproduktion scheint also ein frühes Erlöschen der geschlechtlichen Funktionen im Gefolge zu haben.

Es handelt sich bei den bisher genannten Zahlen um Rekorde, die wohl nur in Gefangenschaft, und auch da nur unter äußerst günstigen Bedingungen in höchst seltenen Fällen einmal erreicht werden. Ein Beispiel möge das klar machen. Den Literaturangaben, daß *Haushühner* 24, 25, ja 30 Jahre alt geworden seien, stehen die Erfahrungen der Hühnerzüchter gegenüber; diese haben ergeben, daß schon 8jährige Hühner zu den großen Raritäten gehören; ein 20jähriges Huhn ist eine bei weitem größere Seltenheit als ein 100jähriger Mensch. Das seit etwa 1909 in größerem Maßstabe angewandte Beringungsverfahren hat es ermöglicht, einige Daten über die Langlebigkeit freilebender Vögel zu sammeln. Beispiele (meist nach Witherby, 1926): *Larus argentatus* 15, 13, 13; *Larus ridibundus* 13, 12, 10; *Limosa limosa* mindestens 12; *Vanellus vanellus* $11^3/_4$, $11^1/_2$; *Anas platyrhynchos* $10^1/_2$; *Dafila acuta* mindestens 13; *Ardea cinerea* $15^3/_4$; *Ardea purpurea* 13; *Plegadis falcinellus* 10; *Ciconia ciconia* 10; *Buteo buteo* $15^1/_2$; *Turdus merula* 10; *Turdus philomelos* $8^3/_4$; *Oriolus oriolus* 8 Jahre.

Die weitaus meisten Individuen der hier angeführten Arten werden natürlich bei weitem nicht so alt. Am größten ist die Sterblichkeit vor Erreichung der Geschlechtsreife. Unter 140 beringten Lachmöwen (*Larus ridibundus*), welche nach ihrem Tode an Schenk (1924) zurückgemeldet wurden, standen 105 im 1., 20 im 2., 8 im 3., 2 im 4., 4 im 5. und 1 im 9. Lebensjahre. Mit dem Storch (*Ciconia ciconia*) verhält es sich nach dem gleichen Autor ganz ähnlich; von 94 durch einen Ring gekennzeichneten Exemplaren standen bei ihrem Tode 54 im 1., 10 im 2., 10 im 3., 7 im 4., 6 im 5., 1 im 6., 2 im 7., 1 im 8., 2 im 9. und 1 im 10. Lebens-

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
BIBLIOTECA
Inventario nº 23.187 Top. 592.1 K7
Fecha de ingreso
Compra Lebensdauer. — Donación Nachtvögel 7-9-5
Librería Precio
BIBLIOTECA RESERVA

jahre. Von 77 als Nestjunge beringten Rauchschwalben (*Hirundo rustica*) erreichte nur eine das 5. Lebensjahr (es starben 51 im 1., 17 im 2., 6 im 3., 2 im 4. und 1 im 5. Lebensjahre). Magee (1928) beringte seit 1922 erwachsene Karmingimpel (*Erythrina mexicana*) an einem Futterplatz und kontrollierte jährlich die sich dort einstellenden Individuen mit folgendem Ergebnis:

Beringungsjahr	Anzahl der Beringten	Anzahl der Wiederfänge im Jahre					
		1923	1924	1925	1926	1927	1. Halbjahr 1928
1922	254	33	19	5	3	2	1
1923	1092	—	71	41	22	13	1
1924	1043	—	—	87	44	26	8
1925	1510	—	—	—	122	62	27
1926	1084	—	—	—	—	122	28
1927	1441	—	—	—	—	—	89

Unter 621 wiedergefangenen Karmingimpeln befanden sich 1 mindestens 8-jähriger, 1 mindestens 7-jähriger, 4 mindestens 6-jährige. Das Durchschnittsalter der Wiedergefangenen belief sich auf etwa 2 Jahre 9 Monate. Magee nimmt an, daß die meisten der nicht wiederkehrenden Individuen den Tod gefunden haben. Das gleiche Resultat gewinnt man auf dem Wege der Berechnung, die auf folgende Art geschehen kann.

Bei *kleinen Singvögeln* beträgt die Vernichtungsziffer vom Erscheinen des Eies bis zum Ausflug der Jungen im Mittel etwa 60 bis 64 Prozent. Es verläßt also durchschnittlich nur $^1/_3$ der erzeugten Jungen das Nest, und von dem ausgeflogenen Nachwuchs erlebt schätzungsweise nur die Hälfte die nächste Brutperiode. Setzt man die Zahl der jährlich erzeugten Eier für einen kleinen europäischen Singvogel (wie das Rotkehlchen, *Erithacus rubecula*) mit 5 an, so stellt sich also die Vermehrungsziffer am Ende der Brutzeit auf $^5/_3$, zu Beginn des nächsten Frühjahrs auf $^5/_6$ des Bestandes an Brutpaaren. Burkitt (1926), der diese Berechnungen durchgeführt hat, ist zu dem Ergebnis gelangt, daß die voraussichtliche Lebensdauer des geschlechtsreif gewordenen Rotkehlchens 2,8 Jahre beträgt, denn im allgemeinen führt ja die Fortpflanzung nur dazu, den Individuenbestand der Art auf der bisherigen Höhe zu erhalten, nicht aber, ihn zu vermehren; die Zahl der überlebenden Jungen muß also gleich sein der mit Tod abgehenden alten Vögel.

Tag- und Nachtvögel

Die meisten Vögel sind Tagtiere; sie erwachen aus dem Nachtschlaf, nachdem die Helligkeit einen gewissen Schwellenwert erreicht hat, der für die einzelnen Arten und für diese wiederum je nach der Jahreszeit verschieden ist (»Weckhelligkeit«). Schwan (1921) gibt als mittlere Weckhelligkeit im Frühjahr für die Singdrossel (*Turdus philomelos*) und die Amsel (*Turdus merula*) 0,1, für den Kuckuck (*Cuculus canorus*) 1, für die Kohlmeise (*Parus major*) 1,8, für Weidenlaubsänger (*Phylloscopus collybita*) und Schwarzplättchen (*Sylvia atricapilla*) 4, für den Buchfink (*Fringilla coelebs*) 12, endlich für Girlitz (*Serinus serinus*) und Haussperling (*Passer domesticus*) 20 Meterkerzen an. Noch weit früher als *Amsel und Drossel* erwachen, wenigstens zur Sangeszeit, Feldlerche (*Alauda arvensis*) und Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*). Wie es sich mit dem Wechsel von Schlafen und Wachen bei Vogelarten verhält, die den

MUSEO DE LA PLATA BIBLIOTECA

Sommer in der Nähe des Polarkreises verbringen, ist noch ungenügend bekannt; um die Zeit der Sommersonnenwende herrscht dort selbst um Mitternacht eine Helligkeit, weit beträchtlicher als jene, die für die bei uns lebenden Arten als Weckhelligkeit gilt. Carl Zimmer (1919) hält hier 2 Möglichkeiten für gegeben: entweder der »Vorsprung«, das heißt die Minutenzahl des Erwachens vor Sonnenaufgang, nimmt nach Norden zu stetig ab, »oder aber, er bleibt zunächst so lange gleich, bis ein gewisses Minimum der Nachtruhe, das der Vogel nach unten hin nicht überschreiten kann, erreicht ist, und dann wirkt nicht mehr der Grad der Helligkeit auslösend, sondern der Zustand des Ausgeschlafenseins«.

Sobald die Helligkeit unter eine gewisse Grenze sinkt, tritt bei den typischen Tagvögeln das Bedürfnis nach Schlaf auf. Diese Reizschwelle scheint der »Weckhelligkeit« der betreffenden Arten annähernd zu entsprechen, aber auch ihre Lage wechselt in den höheren Breiten nach der Jahreszeit, und es wird noch darauf eingegangen werden, daß viele Tagvögel ihre periodischen Wanderungen vorwiegend oder gar ausschließlich nachts ausführen, während sie tagsüber ruhen. Aber nicht nur während der Zugzeiten, auch in der Brutzeit ist das Schlafbedürfnis vieler Arten wesentlich herabgesetzt (*Ardea cinerea, Ralli, Larus argentatus*). Viele *hochnordische Arten* zeigen auffällige Anpassungen an den winterlichen Lichtmangel ihrer Heimat. Im Bezirk Umanaq, an der Westküste Grönlands unter 70° 40′ N. gelegen, halten die *Schneehühner*, die *Jagdfalken* und selbst einige *Singvögel* (*Corvus corax, Carduelis linaria, Plectrophenax nivalis*) den ganzen Winter über aus, obwohl die Sonne vom 20. November bis 23. Januar unter dem Horizont bleibt (Bertelsen, 1923). *Die Alcidae* sind während des Sommers mehr oder minder ausgesprochene Tagtiere; indessen überwintert *Uria grylle mandtii* regelmäßig bei den Cary-Inseln, ja in eisarmen Wintern sogar im Smith-Sund und an der Amsterdam-Insel (Nord-Spitzbergen), unter 80° N., und erhält dabei häufig Gesellschaft von *Fratercula arctica naumanni* und *Uria lomvia*; ihre Nahrung (*marine Crustaceen, Fische der Litoralzone*) vermögen diese Vögel auch in vollkommener Nacht zu finden.

Den echten Tagvögeln stehen die Nachtvögel gegenüber, deren Aktivität erst nach Einbruch der Abenddämmerung einsetzt und bei Morgengrauen ihr Ende findet. Ihnen gehört die Mehrzahl der auf Mäuse Jagd machenden *Striges* an, ferner Jäger wie *Apteryx*, der fledermausjagende Raubvogel *Machaerhamphus*, einige *Caprimulgidae*, die *Podargidae* und, wenigstens zu gewissen Jahreszeiten, manche *Limicolae* (wie *Burhinus oedicnemus* und *Scolopax rusticola*) und manche *Ardeae* (wie *Nycticorax* und *Cochlearius*) — merkwürdigerweise aber auch 2 Pflanzenfresser: der Papagei *Stringops habroptilus* und der fruchtfressende »Fettvogel« *Steatornis*. Die kleineren Arten der *Tubinares* führen am Brutplatz ein ausgesprochen nächtliches Leben; die Ablösung beim Brüten, die Fütterung der Jungen geschieht nur während der Nachtstunden.

In der Abend- und Morgendämmerung und in hellen Nächten sind am tätigsten einige Arten, deren Beute fliegende Insecten bilden, wie *Caprimulgus europaeus* und einige *Muscicapiden*, ferner ist ein Dämmerungsvogel unter den *Lari* der Scherenschnabel (*Rynchops*).

Von Besonderheiten im Bau des Auges der Nachtvögel wurde schon früher das Wichtigste erwähnt (Stäbchenreichtum Seite 134; Reichtum derselben an Sehpurpur 141; Farbe der Ölkugeln der Zapfen 134; geringere Dicke

der Retina 136; wenig gefalteter Pecten 137; schwache Irismuskulatur 140; geringe Akkommodationsbreite 144; Fähigkeit zu besonders rascher Adaption 141; große Winkelöffnung der Cornea 146). Dem sei hier noch folgendes hinzugefügt.

Der ganze Augenhintergrund erscheint im Ophthalmoskop fast nur bei Nachtvögeln gelb oder orange, bei Tagvögeln dagegen gewöhnlich grau, graublau, bräunlich oder röstlich (Wood, 1917) — Färbungen, die nicht etwa durch die farbigen Ölkugeln der Zapfen oder durch durchschimmernde Chorioideagefäße hervorgerufen werden. Bei einigen Nachtvogel-Arten sind die Augen mit einem echten Tapetum lucidum ausgestattet, welches in der Dunkelheit das einfallende Licht orangerot, feuerrot oder dunkelrot zurückwirft. Van Rossem (1927) verzeichnet diese Eigenschaft für *Burhinus bistriatus*, ferner für die Nachtschwalben *Nyctibius*, *Antrostomus*, *Nyctidromus*, *Setopagis*, *Phalaenoptilus und Chordeiles*, während er bei vielen anderen Vögeln mit nächtlicher Lebensweise, so bei *allen Eulen* außer *Strix varia* und bei *allen Ardeae*, jeden Widerschein vermißte. Die Bedeutung dieses roten Tapetum, dessen histologische Struktur bisher noch nicht untersucht worden ist (vermutlich ist es wie bei *Crocodilus* ein Tapetum retinale), besteht wohl darin, daß das Licht zweimal durch dasselbe Sehelement hindurchtritt: einmal, bevor es auf das Tapetum gestoßen ist, und das zweite Mal, nachdem es von dort zurückgeworfen wurde. Höchstwahrscheinlich steht die Farbe der Ölkugeln in den Retinazapfen in innigem Zusammenhang mit der Farbe des Augenhintergrundes (*Nachtvögel*: Augenhintergrund rötlich oder rot, Ölkugeln blaßgelb bis bläulichgrün; *Tagvögel*: Augenhintergrund vorwiegend grau oder graublau, Ölkugeln gelb bis rubinrot).

Es sei übrigens betont, daß sich nicht alle Vögel, welche die Fähigkeit besitzen, auch im Dunkeln ihrer Nahrung nachzugehen, dabei allein oder vorwiegend durch den Gesichtssinn leiten lassen. Für die in der Finsternis der Polarnacht umherschweifenden Tubinares (*Fulmarus*, *Pagodroma*) kann als sicher gelten, daß sie wie *Apteryx* durch den Geruchssinn zur Nahrung hingeführt werden, und das Verhalten der *Eulen* macht es offenkundig, daß für sie das sehr fein ausgebildete Gehör bei der Nachtjagd eine große Bedeutung gewinnt. Noch verbreiteter ist bei nächtlicher Ernährungsweise das Ertasten der Beute (*Scolopax*, *Phoenicopterus*, *Platalea ajaja*, *Rynchops*).

Nahrung. Nahrungswahl

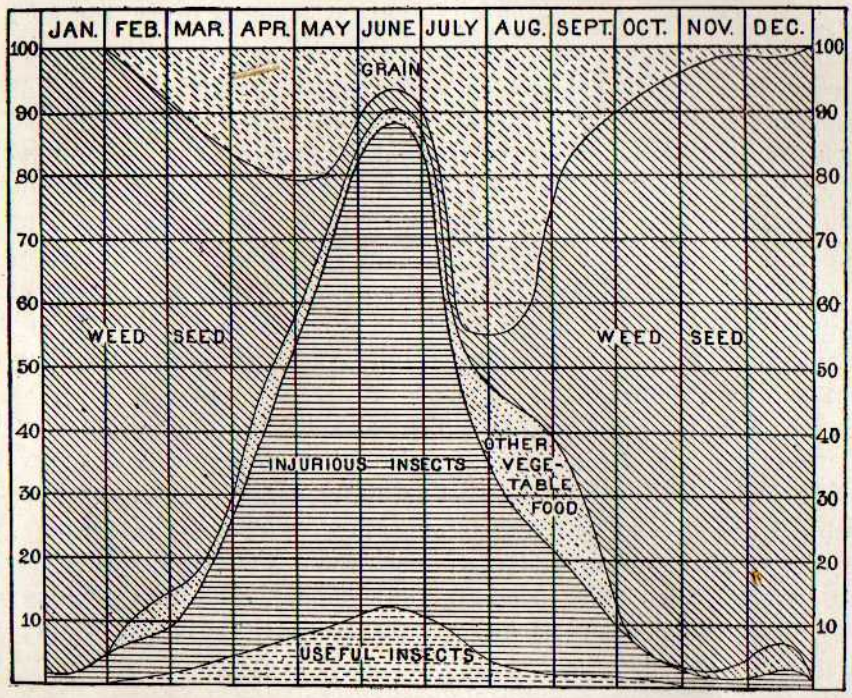
Ernährung. — Macht man die Nahrungswahl zum Einteilungsprinzip, so lassen sich die Vögel gruppieren in »Allesfresser« (euryphage Arten) und Ernährungsspezialisten (stenophage Arten), zwischen denen es alle Übergänge gibt. Ausgesprochene Beispiele für Stenophagie, die keinem erheblichen jahreszeitlichen Wechsel unterliegt, liefern der Schneckenhabicht (*Rostrhamus sociabilis*), der sich für den Fang von *Ampullarius dolioides* spezialisiert hat, das schottische Moorschneehuhn (*Lagopus scoticus*), das zu allen Monaten fast ausschließlich von Heidekraut (*Calluna vulgaris*) lebt, oder der australische Dicaeide *Dicaeum hirundinaceum*, der sich (und selbst seine Jungen) fast nur mit den Beeren der »Eichenmisteln« (*Loranthus*) ernährt.

Freilich gibt es wohl unter den Pflanzenfressern keine einzige Art, die ausschließlich etwa mit den Samen oder Früchten nur einer und derselben Pflanze auskommen kann, da darin nicht alle Bausteine des Eiweißmoleküls enthalten zu sein pflegen, die für den Aufbau von arteigenem Eiweiß unumgänglich nötig sind. Die Regel bildet ein mehr oder minder häufiger Nahrungswechsel, der teils

durch äußerliche Verhältnisse (Periodizität des Klimas und dessen Folgen, siehe Figur 444) aufgezwungen wird, teils aber auch rein ernährungsphysiologische Ursachen zu haben scheint, wie etwa das häufige Fressen von Früchten durch Raubvögel aus den Gattungen *Ibycter* und *Milvago* oder das Verzehren von Knospen und Blättern durch den Strandläufer *Calidris maritima*, um nur 2 Beispiele für zahllose andere zu nennen.

Nahrungsaufnahme

Die Art der Nahrungsaufnahme und die Beschaffenheit der Nahrung selbst sind von größtem bildnerischen Einfluß auf die Gestalt des Schnabels und der Zunge. Schnabel und Zunge wirken oft so organisch zusammen, wenn es sich darum handelt, die Nahrung zu ergreifen, zu prüfen, zu zerkleinern oder in den



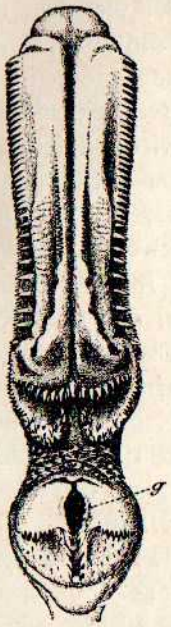
Figur 444. Passeres (Icteridae). — *Dolichonyx oryzivorus* Linnaeus: *Wechsel zwischen Körnernahrung* (schräge Schraffierung) *und Insectennahrung* (wagerechte Schraffierung) *im Kreislauf des Jahres.* (Nach Beal, 1900)

Schlund zu befördern, daß die Ausgestaltung des einen Werkzeuges ohne gleichzeitige Betrachtung des anderen nicht richtig verstanden werden kann. Ausnahmen ergeben sich beispielsweise bei den sehr weit vorstreckbaren Zungen der *Spechte*, welche erst außerhalb des Schnabels ihre Wirksamkeit entfalten.

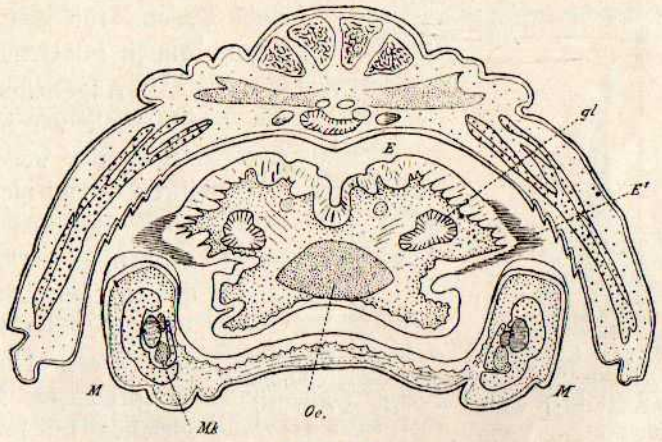
Um den Bau der Mundwerkzeuge zu begreifen, genügt es vielfach nicht einmal, das Zusammenspiel von Schnabel und Zunge ins Auge zu fassen. Auch das Bedürfnis, den nasalen Respirationsweg beim Freßakt zu sichern, kann für den Ausbau der Form und die Regelung der Lagebeziehungen der Zunge von großer Bedeutung geworden sein, wie Göppert (1903) dargetan hat. Wir sind darauf schon oben (Seiten 155, 179) kurz eingegangen.

Als Beispiel sei auf den Seihapparat der Schwimmenten verwiesen, der wohl am vollkommensten bei der vorwiegend von Kleinplankton lebenden Löffelente

(*Spatula clypeata*) ausgebildet ist. Die vom Zungenrande seitlich abstehenden Hornstacheln und Hornborsten haben die Aufgabe, nach Analogie der Borsten eines Wales zu wirken (Figur 445). Wie der Vorgang sich gestaltet, wird aber nur bei Betrachtung der Zunge im Rahmen des Schnabels (Figur 446) verständlich. Heinroth (1928) schildert ihn mit folgenden Worten: »Der Schnabel wird beim Schnattern fortwährend ein bißchen geöffnet und wieder geschlossen; die als Saugstempel wirkende Zunge zieht das Schlammwasser durch die Schnabelspitze ein und quetscht es beim Schnabelschluß hinten zwischen den Rändern des Ober- und Unterschnabels wieder heraus. Dabei werden kleine Futterteilchen von den feinen Nervenenden als solche erkannt und mit den Lamellen festgehalten. Da ein derartiger Futtererwerb vom Auge unabhängig ist, kann er auch des Nachts ausgeführt werden, und deswegen fliegen viele Enten im Dämmerlicht zur Äsung aus.« (Hinsichtlich der Nervenendigungen im Entenschnabel sei auf das weiter unten, Seite 480, Gesagte verwiesen.)



Figur 445.



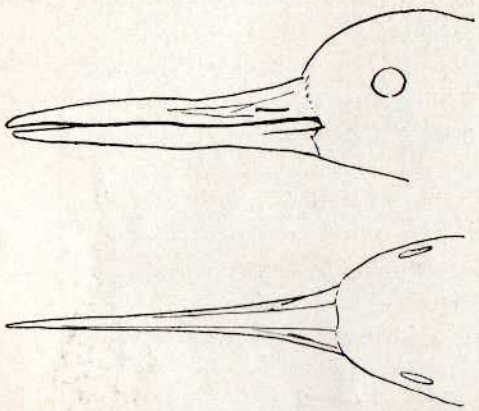
Figur 446.

Figur 445. ANSERES. — *Anas-Species*: *Zunge in Dorsalansicht.* (g) Kehlspalt. (Nach Gegenbaur, 1901)

Figur 446. ANSERES. — *Anas-Species*: *senkrechter Querschnitt durch Schnabel und Zunge.* (*Oe.*) Entoglossum; (*E*) verhorntes Epithel der Zunge; (*E'*) Epithelborsten; (*gl*) Drüse; (*M*) Unterkiefer; (*Mk*) Meckelscher Knorpel. (Nach Gegenbaur, 1901)

Noch eine weitere Eigentümlichkeit drängt sich aber bei der Betrachtung des Entenschnabels auf: die Lage des Orbitalspaltes (Seite 153), der sich nicht, wie bei den meisten anderen Vögeln, weit nach der Schnabelspitze zu erstreckt, sondern bereits in Höhe der Mundwinkel endet. Diese Einrichtung gestattet es der Ente, unter Wasser ihren Schnabel zu öffnen und ihre Zunge frei spielen zu lassen, ohne daß Wasser und Schlamm in die Choanen eindringen können; es genügt eine geringfügige Hebung des Zungengrundes, um einen wirksamen Abschluß des Orbitalspaltes gegen die Schnabelkammer hin herzustellen (Göppert). Biologisch-anatomische Betrachtungsweisen nach Art dieses Beispiels werden uns, wenn sie häufiger als bisher zu Hilfe genommen werden, manche Formverhältnisse (auch des knöchernen Gaumens) verständlich machen, die einer orthogenetischen Deutung spotten.

Göppert hat weiterhin gezeigt, daß das Ineinandergreifen aller Vorgänge, die beim Freßakt ausgelöst werden, sogar bis zum Larynx hin verfolgt werden kann, und daß dessen Lage durch die Art der Nahrung und deren Bewältigung zuweilen weitgehend beeinflußt wird. Beim Fischreiher (*Ardea cinerea*) liegt der Larynx weit hinter dem Zungenbereich. »Er ist damit ganz der Gegend zwischen den Unterkieferhälften, in deren Nachbarschaft wir ihn bei den übrigen Vögeln antreffen, entrückt und einem ungemein ausdehnungsfähigen Gebiet eingelagert. Verständlich wird diese Besonderheit daraus, daß die Reiher verhältnismäßig große Bissen, ganze Fische, verschlingen. Die Weite und Dehnbarkeit der Kehlgegend schützt den Kehlkopf vor Zerrungen beim Schluckakt, denen er bei Lage in weiter oral gelegenen Gebieten ausgesetzt sein würde.« Es ist vielleicht nicht überflüssig, hinzuzufügen, daß hier die Verkettungen keineswegs aufhören, sondern daß die Art der Nahrungsaufnahme beim Fischreiher außer vielen anderen strukturellen Besonderheiten einen eigenartigen Bau der Halswirbelsäule hervorgerufen hat und dieser wieder die Ursache für das Auftreten von Puderdunen im Gefieder geworden ist.



Figur 447. Limicolae. — *Haematopus ostralegus* Linnaeus, »Austernfischer«: *Schnabel* von der Seite und von oben. (Original)

Angesichts der reichen Formenfülle, die wir im Bau der Mundwerkzeuge der Vögel antreffen — sie hat ihren Grund nicht allein in der mannigfach verschiedenen Nahrung, sondern auch in dem Umstand, daß zur Lösung der gleichen Aufgabe ganz verschiedene Wege benutzt werden können —, muß hier dieser Hinweis auf eine erfolgversprechende Methodik des Formvergleiches im großen ganzen genügen. Wir werden uns nur noch bei einigen wenigen Beispielen aufhalten, an welchen eine besonders weitgehende Anpassung der Form an ihre Aufgabe nachgewiesen werden kann.

Der Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) lebt an der englischen Küste hauptsächlich von den dort zu großen Bänken vereinten Miesmuscheln (*Mytilus*) und besitzt zur Überwältigung dieser Muscheln in seinem meißelartigen, vorn bis zu Messerschärfe seitlich komprimierten Schnabel (Figur 447) ein Werkzeug von höchster Vollkommenheit. Wie er es benutzt, hat J. M. Dewar (1908) ergründet. Die meisten Miesmuscheln nehmen auf den Bänken eine horizontale Lage ein und kehren dabei die Dorsalränder ihrer Schalen nach oben, während sie sich mit den zwischen den Ventralrändern austretenden Byssusfäden auf der Unterlage befestigen. In dieser Lage ist die Muschel unverwundbar, wenn ihre Schalen dicht schließen, was bei Trockenlegung oder Benetzung mit Süßwasser eintritt. Der Austernfischer besucht daher jene Teile der Muschelbänke, die noch ein wenig überflutet oder doch wenigstens noch sehr feucht sind, denn unter solchen Bedingungen verharrt die Muschel in ihrer Ruhestellung: die beiden Schalenhälften klaffen dann unter der Wirkung des elastischen Ligamentes ein wenig auseinander. Da die »Bauchlage«, mit den dorsalen Rändern nach oben, die Normallage der

Miesmuschel ist, so findet man auch etwa 78 Prozent aller Muscheln von der Dorsalseite her eröffnet. Hat der Vogel eine Muschel in dieser Stellung entdeckt, so treibt er, in der Ebene der langen Muschelachse stehend, mit einem kräftigen Hieb seinen Meißel genau zwischen die Schalen, dicht hinter dem Hinterrand des Ligamentes, und wiederholt dies mit größter Kraft und Schnelligkeit, so daß dem Tier keine Zeit bleibt, seine beiden Schließmuskeln in Tätigkeit zu setzen. Um nun die Schalenhälften so weit voneinander zu trennen, daß er den Inhalt herauspicken kann, setzt er den Angriff in der Regel folgendermaßen fort: er benutzt seinen senkrecht zwischen die Schalen versenkten Schnabel wie einen Bolzen, um den er sich um 45° bewegt, und zwar erfolgt diese Körper- oder Kopfdrehung, soweit Dewar beobachten konnte, ausnahmslos nach der linken Seite des Vogels hin. Da auch der Schnabel diese Drehung mitmacht und dessen Höhe im Spitzenbereich viel beträchtlicher ist als seine Breite, vergrößert sich der Spalt so stark, daß der Mantel der Muschel einreißt und ihre beiden Adduktoren lahmgelegt werden. Das Ausfressen des Tieres kann nun beginnen.

Der *Nordsee-Austernfischer* ist also durch seine Schnabelgestalt der Miesmuschel angepaßt. Die erhebliche geographische Variation, die den Austernfischerschnabel auszeichnet, wird sich gewiß eines Tages wie die des Loxiaschnabels (unten, Seite 441) erklären lassen durch Verschiedenheiten der Ansprüche, die an ihn in den weit auseinanderliegenden Regionen des Verbreitungsgebietes von *Haematopus* gestellt werden. An der Küste von Nord-Carolina lebt der Austernfischer (in der Rasse *palliatus*) vorwiegend von Austern, *Ostrea virginica* (J. M. Dewar, 1922).

Figur 448. LIMICOLAE. — *Anarhynchus frontalis* Quoy & Gaimard: *Kopf* in Ansicht von oben, um den nach rechts gebogenen Schnabel zu zeigen. (Nach Reichenow, 1913)

Es lohnt sich, kurz bei der von Dewar festgestellten Tatsache zu verweilen, daß *Haematopus* sich nach Einführung des Schnabels in die Muschel stets nach links bewegt. Eine solch unabänderliche Einseitigkeit der Aktionsrichtung kommt auch sonst zuweilen vor; sie hat bei dem neuseeländischen Regenpfeifer *Anarhynchus* zur Folge gehabt, daß die Spitze des Schnabels *bei allen Individuen* nach rechts abbiegt (Figur 448).

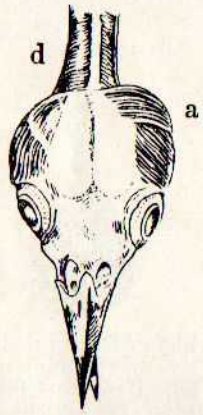
Erweiterung von Spalträumen

Unter den Möglichkeiten, mit Hilfe des Schnabels Spalträume zu erweitern, interessieren insonderheit die folgenden: (1) Einführung eines schmalen Meißels von rechteckigem Querschnitt und Drehung des Meißels um seine lange Achse: sie ist, wie wir sahen, im Schnabel von *Haematopus* verwirklicht. — (2) Einführung einer seitlich komprimierten Zange, deren Schenkel gegeneinander seitlich verschiebbar sind: Schnabel von *Loxia und Loxops*. — (3) Einführung einer flachen Zange, die beim Öffnen als doppelter Hebel nach oben und unten wirkt: Schnabel der »*zirkelnden*« *Arten* und einiger anderer Formen. — (4) Einführung nur eines Armes der Zange: Schnabel von *Heterorhynchus*.

Die Verfolgung des 2. Weges, den die Kreuzschnäbel (*Loxia*) und (unter den *Drepanididen*) *Loxops* eingeschlagen haben, führt zur Asymmetrie im Bereich des Schnabels und der Kopfmuskulatur — einer Asymmetrie, die ihren sinnfälligsten Ausdruck in der Überkreuzung der hornigen Schnabelspitzen findet (der knöcherne Schnabel nimmt daran so gut wie gar nicht teil, siehe Figur 8, ***1***).

Erblich festgelegt ist dabei nur der Trieb, den Unterschnabel seitwärts zu verschieben; nach welcher Seite hin diese Verschiebung erfolgt, bleibt bei den ersten Äußerungen des Triebes dem Zufall überlassen. Bei *Loxia* legt sich daher die Spitze des Unterschnabels anscheinend ebensooft auf die linke wie auf die rechte Seite der Oberschnabelspitze. Bei *Loxops* wird es wohl ebenso sein. *Loxia* verwendet ihr eigenartiges Spalterweiterungs-Werkzeug, um die Schuppen der Koniferenzapfen zu lüften, unter denen festgeklemmt die Samen liegen; der gekreuzte Schnabel von *Loxops* dient seinem Träger (nach Perkins, 1903) zur Freilegung von *Insecten*, die im Inneren von Blattknospen hausen.

Wenn der Kreuzschnabel (*Loxia*) daran geht, Koniferensamen aus der Umklammerung der Zapfenschuppen zu lösen, so dreht er zunächst den Kopf seitlich, bis dieser parallel zu der zu hebenden Schuppe gerichtet ist. Dann öffnet er den Schnabel ein wenig und verschiebt (wie dies zuerst von Yarrell, 1829, genau beschrieben worden ist) seinen Unterschnabel so weit seitlich, daß die vordem gekreuzten Schnabelspitzen einander nunmehr genau gegenüberstehen. In so verschmälerter Gestalt wird der Schnabel als Keil zwischen die Schuppen geschoben; dann erfolgt bei noch immer halbgeöffnetem Schnabel mit aller Kraft eine seitliche Verschiebung des Unterkiefers in entgegengesetztem Sinne, bis weit über die Ruhelage hinaus. Während nämlich die seitliche Exkursion, zu welcher der Unterkiefer befähigt ist, nach der Seite der Oberschnabelspitze nur bis zur Oppositionsstellung führt, kann die Unterschnabelspitze nach der anderen Seite bis zu 6 Millimeter von der Oberschnabelspitze entfernt werden. »Der Schnabel selbst funktioniert bei dieser zweiten Bewegung wiederum als Keil, indem durch die Kontraktion der Kaumuskeln unter den zuerst eingetriebenen Keil des Oberschnabels nunmehr ein zweiter Keil, den die Unterschnabelspitze darstellt, eingetrieben wird« (Duerst, 1909). Die Folge ist, daß zwischen Fruchtschuppe und Deckschuppe ein weiter Spaltraum geschaffen wird und der Vogel seine lange, schmale, vorn in einer beweglichen Schaufel endende Zunge unter den Samen stoßen kann, um ihn abzulösen und in den Rachen zu leiten.

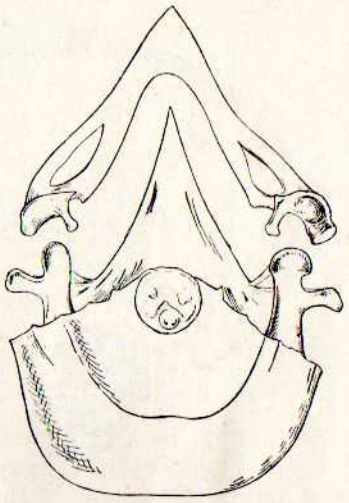


Figur 449. PASSERES (Fringillidae). — *Loxia curvirostra* Linnaeus, »Fichtenkreuzschnabel«: *Muskelasymmetrie am Kopfe und Halse eines Linksschlägers.* Der Musculus adductor mandibulae (*a*) ist links stärker entwickelt als rechts; der am Seitwärtsdrehen des Kopfes hauptsächlich beteiligte Musculus cucullaris (*d*) dagegen ist auf der rechten Seite mächtiger als auf der linken. (Nach Duerst, 1909)

Erfolgen die geschilderten Operationen an einem hängenden Zapfen (häufig wird der Zapfen abgebissen und in den Füßen auf einen Ast getragen), so klammert sich der Vogel nach den Beobachtungen von Duerst stets so an diesen an, daß die Unterschnabelspitze nach abwärts zu liegen kommt. Ein »Rechtsschläger«, das heißt ein Kreuzschnabel, dessen Unterschnabelspitze an der rechten Seite der Oberschnabelspitze ruht, kehrt daher stets das rechte, ein Linksschläger stets das linke Auge abwärts und kontrolliert mit ihm nach Eröffnung des Spaltes die Zungenbewegungen. Aus dieser Stellung ergibt sich weiter, daß beim Lüften der Schuppen nicht die Unterschnabelspitze, sondern die Oberschnabelspitze den Widerstand zu überwinden hat; der ganze Kopf mitsamt dem Oberschnabel

wird bei der seitlichen Verschiebung des Unterschnabels (2. Phase) um den Betrag dieser Verschiebung nach oben gepreßt. Die Arbeit haben hauptsächlich die Musculi adductores mandibulae externus, posterior und internus zu verrichten; sie sind daher, ebenso wie der Schnabelöffner (der Musculus depressor mandibulae), auf der Seite des Hakenüberschlages weit kräftiger entwickelt als auf der anderen (Figur 449). Dagegen ist auf der Seite, nach welcher die Oberschnabelspitze weist, stärker ausgebildet der Musculus pterygoideus, da er nicht nur den Schnabel zu schließen, sondern auch den Unterkiefer aus seiner weiten seitlichen Abweichung in die Ruhelage zurückzuziehen hat.

Der einseitige Gebrauch des *Loxia*-Schnabels findet ferner seinen deutlichen Ausdruck in der Asymmetrie der Unterkiefergelenke. »Das auf der Seite des Hakenüberschlages befindliche Gelenk ist so beschaffen, daß es sowohl eine Vorwärtsbewegung des Unterkieferastes, wie eine seitliche und eine große Rückwärtsbewegung gestattet. Das Gelenk der gegenüberliegenden Seite ist im Gegensatz dazu ein festes, das nur ganz geringe Bewegungen in anderer Richtung, als den durch das Öffnen und Schließen des Schnabels bedingten, erlaubt« (Duerst) (Figur 450).

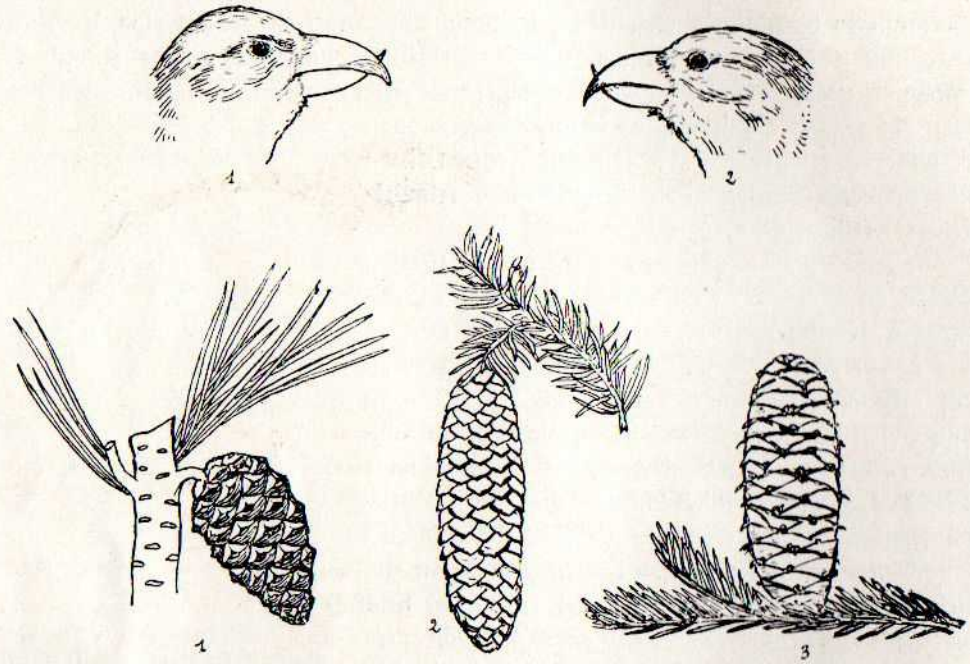


Figur 450. PASSERES (Fringillidae). — *Loxia curvirostra* Linnaeus, »Fichtenkreuzschnabel«: *Schädel und Unterkiefer* von ventral gesehen, um die Asymmetrie der beiden Unterkiefergelenke zu zeigen. Das Individuum ist ein »*Rechtsschläger*«.
(Nach Duerst, 1909)

Kreuzschnäbel sind in der paläarktischen Region etwa ebenso weit verbreitet wie die großzapfigen Koniferenarten. Diese zerfallen nun in eine ganze Anzahl Gattungen, Arten und Rassen von sehr verschiedener Verbreitung, und *Loxia* mußte sich im Schnabelbau den örtlichen Anforderungen anpassen. Als Begleiterin der Schwarzkiefer (*Pinus sylvestris*) bildete sich die sehr starkschnäbelige *Loxia pytyopsittacus* aus; die schlankschnäbelige *Loxia curvirostra curvirostra* ist an die Fichte (*Picea*) und Tanne (*Abies*) gebunden und vermag die spröden Zapfen von *Pinus sylvestris* nur mühsam zu öffnen. Wo das Fehlen der Fichte dazu zwang, sich ausschließlich Kiefernarten zuzuwenden (wie in Nordwestafrika, auf den Balearen und Zypern: *Pinus halepensis*; auf Korsika: *Pinus pinaster* und *Pinus laricio corsicana*), ist der Schnabel von *Loxia curvirostra* gedrungener geworden, ohne freilich den kräftigen Bau des *pytyopsittacus*-Schnabels zu erreichen (Figur 451).

Verbreiteter ist die 3. Methode des Spaltöffnens. Sie gelangt bei einer ganzen Reihe von Arten zur Anwendung, welche teilweise oder vorwiegend von *Würmern* und *Insecten-Larven* leben und darauf angewiesen sind, diese Nahrung aus dem Erdboden hervorzuziehen. Dazu gehören einmal die meisten langschnäbeligen Schnepfenartigen (*Scolopax, Capella, Calidris und Verwandte*). Vorrücken des Kiefergaumenapparates hat bei ihnen zur Folge, daß sich nur die Spitze des Oberschnabels hebt (wie dies oben, Seite 56, dargestellt wurde), und sie vermögen daher mit tief in Erde oder Schlamm versenktem Schnabel die dort »ertastete« Beute wie mit einer Zange zu fassen, ohne gezwungen zu sein, die Kiefer unter-

irdisch in ganzer Länge zu öffnen. Das würde bei der Länge des Schnepfenschnabels eine nicht zu bewältigende Muskelleistung erfordern; imstande sind dazu nur einige kurz- und starkschnäbelige Arten, insonderheit einige Stare (*Sturnus und Verwandte*) und Stärlinge (*Amblyrhamphus, Cacicus*), sowie der Tannenhäher (*Nucifraga*) und der Steinwälzer (*Arenaria*). Sie führen also den geschlossenen Schnabel in den Boden oder zwischen Rindenspalten, unter Steine und dergleichen ein und reißen ihn dann mit großer Kraft auf, um so den geschaffenen Gang zu erweitern (sie »zirkeln«). Der Processus angularis posterior, an dem der Herabzieher des Unterschnabels inseriert, ist daher bei ihnen besonders gut entwickelt. (In Ermangelung der Fähigkeit, zu »zirkeln«, wissen manche

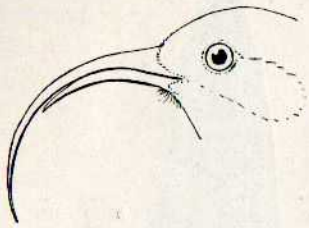


Figur 451. Passeres (Fringillidae). — Obere Reihe: **1**, *Loxia curvirostra poliogyna* Whitaker mit sehr kräftigem Oberschnabelhaken, eingerichtet für das Aufbrechen der Zapfen von *Pinus halepensis* (unten **1**); **2**, *Loxia curvirostra curvirostra* Linnaeus mit schlankerem Oberschnabelhaken, eingerichtet für das Öffnen der Schuppen von *Picea excelsa* (unten **2**) und *Abies pectinata* (unten **3**). (Nach Lavauden, 1924)

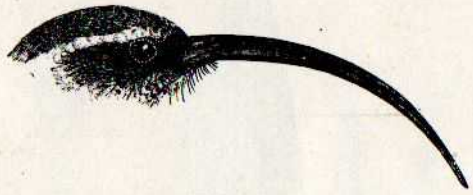
Laro-Limicolen — Vanellus, Charadrius, Tringa, Larus ridibundus — der im Boden versteckten *Würmer* dadurch habhaft zu werden, daß sie, ruhig auf einem Beine stehend, dieselben durch zitterndes Trippeln mit dem anderen Beine, also durch rasche Erschütterung des Bodens, veranlassen, aus ihren Löchern hervorzukriechen E. Hesse, 1920.)

Was die 4. Methode anlangt, so ist sie zu einem ständig geübten Verfahren wohl nur bei den *Drepanididen* der Gattung *Heterorhynchus* geworden. Diese Vögelchen suchen ihre *Insectennahrung* nach Art der Baumläufer (*Certhia*), indem sie an Ästen und Stämmen klettern und die Risse der Rinde untersuchen. Die sehr merkwürdige Gestalt ihres Schnabels, an dem der Oberschnabel den Unterschnabel weit überragt (Figur 452), erweist sich dem, der die Tiere bei der Nahrungssuche beobachtet, als das Ergebnis einer überraschenden funktionellen Anpassung.

»Der Oberschnabel wird in kleine Löcher und Ritzen des Holzes gesteckt, während die Spitze des Unterschnabels gegen die Oberfläche der Rinde angestemmt wird, und auf diese Weise öffnet der Vogel die Gänge holzbohrender Insecten. In anderen Fällen steckt er den Oberschnabel unter lockere Rindenstücke und läßt den Unterschnabel auf der Oberfläche derselben ruhen; so bricht er Stückchen der Rinde ab, unter denen seine Nahrung verborgen ist. Obgleich der Oberschnabel so dünn ist, daß er etwas gebogen werden kann, so ist er doch sehr stark, und diese Biegsamkeit des Schnabels im Bunde mit äußerster Beweglichkeit und Stärke des Halses unterstützt ohne Zweifel das Tier bei dem Eröffnen der Gänge recht wesentlich. Um seine Beute hervorzuziehen und zu bewältigen, verwendet es auch seine Bürstenzunge, welche bis zur Länge des Oberschnabels ausgestreckt werden kann. Häufig hämmert der Vogel gegen den Stamm. Er tut dies mit großer Kraft und weit geöffnetem Schnabel, so daß die Spitzen beider Kiefer gleichzeitig aufschlagen« (Perkins, 1903).



Figur 452.



Figur 453.

Figur 452. Passeres (Drepanididae). — Kopf von *Heterorhynchus lucidus* Lichtenstein. Zu beachten: die Kürze des Unterschnabels. (Nach Reichenow, 1914)

Figur 453. Passeres (Crateropodidae). — *Xiphorhamphus supercitiaris* Blyth, als Beispiel eines Insectenfressers mit langem, nach abwärts gebogenem Schnabel. (Nach Oates, 1889)

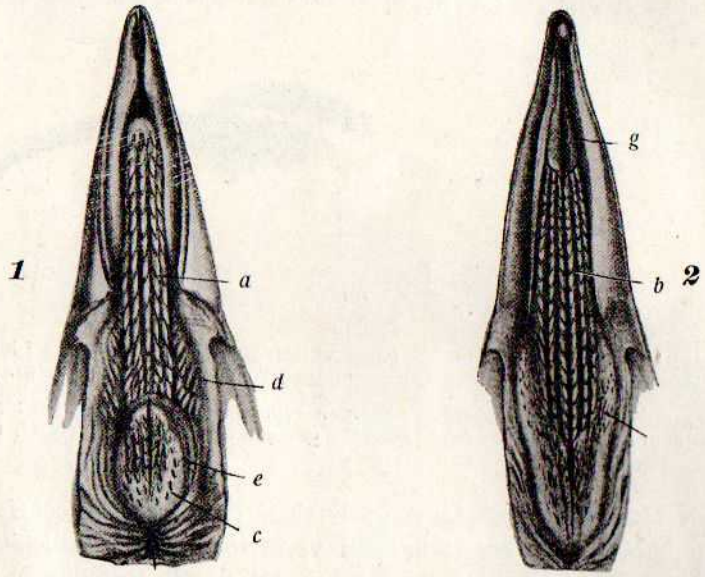
Bogenförmige Schnäbel

Die starke Krümmung des langen Schnabels, die wir soeben bei *Heterorhynchus* kennengelernt haben, ist eine sehr weit verbreitete Eigentümlichkeit. »Bogenschnäbel« haben unter anderen die meisten *Ibisse*, die Brachvögel (*Numenius*), der Mesitide *Monias benschi*, die *Upupae*, ferner zahlreiche Passeres, wie *Certhia*, die *Nektarsauger*, viele *Dendrocolaptidae*, *Crateropodidae*, *Timeliidae*, *Troglodytidae* (Figuren 453 und 504, 2). Man kann geradezu als Regel hinstellen, daß ein langer, schlanker Schnabel auch nach abwärts gekrümmt ist, wenn nicht eine besondere Art der Verwendung (Einstechen in die Erde, wie bei *Scolopax* und *Capella*, Einführung in lange, glockenförmige Blüten, wie bei manchen *Kolibris*, etwa *Docimastes*) einen geraden Schnabel verlangt. Die Krümmung muß also für den Vogel mit einem biologischen Vorteil verknüpft sein. Er besteht wahrscheinlich darin, daß es, gleiche Muskelleistungen angenommen, leichter ist, die Beute mit einem krummen Schnabel festzuhalten als mit einem geraden, wenn schon einmal die Art des Nahrungserwerbes eine beträchtliche Länge dieses Organes erforderlich machte. Zur Krümmung kann noch eine feine Zähnelung der Schnabelränder hinzukommen, wie bei den *Nectariniiden*.

Zusammenspiel von Schnabel und Zunge

Wir haben zuletzt nur noch die Wirksamkeit des Schnabels beim Ergreifen der Nahrung betrachtet, nicht mehr aber dessen Zusammenspiel mit der Zunge. Bei einigen Gruppen nimmt die Zunge tatsächlich keinerlei Anteil am Festhalten oder Verschieben der Beute, weil sie dafür zu kurz ist und nur noch den Atem-

weg zu schützen hat. Solch kurzzungige Formen (wie die *Hopfe, Eisvögel, Nashornvögel, Pelikane, Kormorane*) müssen die mit der Schnabelspitze ergriffene Beute mit einem Ruck des hochgeworfenen Kopfes nach hinten in den Rachen schleudern, wobei sie den Schnabel weit öffnen. Soweit aber die Zunge einen größeren Teil der Schnabelkammer ausfüllt, ist sie zu einer wichtigen Helferin für die Nahrungsbewältigung geworden. Ihre Rolle bei der Löffelente (*Spatula*) war bereits oben (Seite 437) geschildert worden. Die *fischfressenden Tubinares*, vor allem aber die *Sphenisci*, zeigen auf ihrem Zungenrücken Sondereinrichtungen zum Festhalten der schlüpfrigen Beute: starke, nach dem Schlunde hin gerichtete Hornpapillen, denen gleiche Bildungen am Dach der Mund-Rachenhöhle entgegenstarren (Figur 454). Mit Hilfe einer so beschaffenen Zunge kann der ergriffene Fisch schlundgerecht (also mit dem Kopfe magenwärts schauend) orientiert und



Figur 454. SPHENISCI. — *Catarrhactes chrysolophus* Brandt: **1**, *Boden der Mundhöhle mit der Zunge*, **2**, *Dach der Mundhöhle*. Zunge (*a*) und Horngaumen (*b*), ebenso wie Umgebung des Kehlspaltes (*c*) und der proximale Bereich des Mundhöhlenbodens (*d*) dicht besetzt mit nach hinten gerichteten, hornigen Papillen, welche ein Entgleiten der schlüpfrigen Beute verhindern; (*e*) Öffnungen von Schleimdrüsen; (*g*) glattes, horniges Widerlager für die Zungenspitze. (Nach Watson, 1883)

nach hinten geschoben werden. In solcher Tätigkeit besteht auch bei anderen Vögeln die wesentlichste Aufgabe dieses Organs — jedoch *nicht* bei den *Nektarsaugern und Spechten*, auch *nicht* bei den *Papageien*.

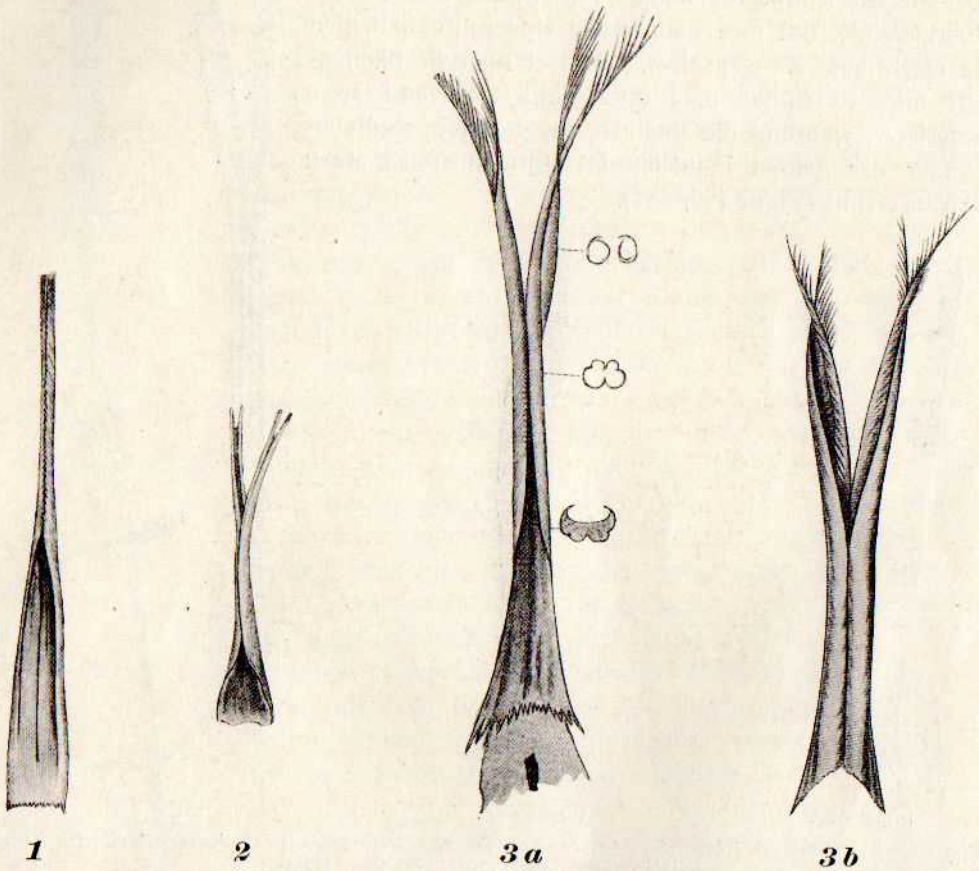
Mundwerkzeuge der Nektarsauger

Zu den auffälligsten Umbildungen der Mundwerkzeuge hat bei den Vögeln die Gewohnheit geführt, Blumen zu besuchen, um aus den Ausscheidungen der Nektarien Durst und Hunger zu stillen. Schnabel und Zunge hatten sich dabei gleicherweise den neuen Anforderungen anzupassen. Am vollkommensten ist das Ziel erreicht worden bei den *Trochilidae*, sowie unter den *Passeres* bei den *Meliphagidae, Nectariniidae, Coerebidae* und vielen *Drepanididae*; auf halbem Wege sind die *Zosteropidae* und *Dicaeidae* stehengeblieben.

Gleiche Gewohnheiten haben auch hier zu einer Fülle von Konvergenzen geführt. Um auf den Grund langer Korollen zu gelangen, mußte der Schnabel

bei allen Nektarsaugern lang und schmal und die Zunge weit vorstreckbar werden, und um den Nektar aufsaugen zu können, hatte die Zunge weitgehende Wandlungen durchzumachen, die aus recht verschiedenem Ausgangsmaterial zu recht ähnlichen Endformen führten.

Innerhalb der *Passeres* läßt sich die Umwandlung der Zunge aus einem einfachen Greiforgan, das den Schnabel beim Erfassen der Nahrung zu unterstützen hat, in ein Saugorgan klar verfolgen. Zunächst krümmen sich die Ränder des lang ausgezogenen »Zungenkörpers« (oben, Seite 154) aufwärts, so daß sich eine Rinne bildet (*Zosterops*). Berühren sich dorsal die Ränder dieser Rinne, so

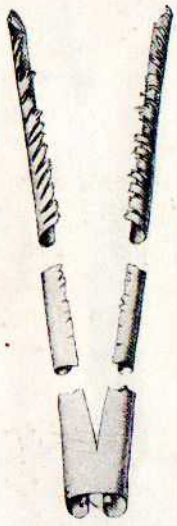


Figur 455. PASSERES. — *Saug-Zungen, in 3 verschiedenen Stadien der Differenzierung*: **1**, von *Himatione sanguinea* Gmelin (Drepanididae); **2**, von *Dicaeum trigonostigma* Scopoli (Dicaeidae); **3**, von *Moho braccatus* Cassin (Meliphagidae?), hier (*a*) Dorsal-, (*b*) Ventralansicht. (Nach Gadow, 1891)

entsteht ein einfaches Saugrohr (*Himatione*, Figur 455, **1**). Dieses Saugrohr gewinnt mit zunehmender Schnabellänge innerhalb der *Coerebidae*, *Meliphagidae*, *Nectariniidae* an Ausdehnung, und damit treten auch in seinem Spitzenbereich Komplikationen auf, die von Gadow (1883, 1891) näher untersucht worden sind.

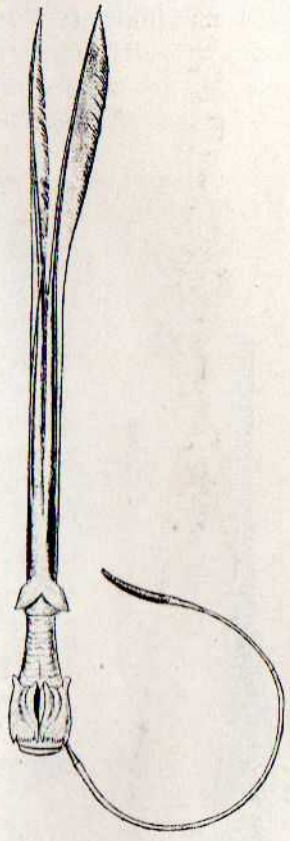
Bei den *Nectariniidae* findet man folgende Verhältnisse. Die Zunge bildet (bei *Anthreptes*) 3 Halbrohre: (1) ein medianes Halbrohr, das schon im basalen Zungendrittel endet und außer den Paraglossumspangen auch noch ein unpaariges, medianes Knorpelstück (Figur 63) zu beherbergen scheint; es trägt in der Mitte

eine flache Rinne, die durch Andrücken der Zunge an das Dach der Schnabelkammer zum Rohre geschlossen werden kann, denn auch die Ventralfläche des Oberschnabels ist zu einer Rinne eingebuchtet; (2) und (3) je eine laterale, anscheinend völlig verhornte, dünne Lamelle, die sich aus den seitlichen »Schneiden« des medianen Zungenkörpers (vielleicht Homologen der »seitlichen Zungenwülste« im Sinne von Kallius) differenzieren und, je weiter sie das mediane Stück distalwärts begleiten, sich um so stärker mit ihrem freien Rand dorsal- und medianwärts einrollen. Sie enden jedoch nicht wie das mediane Stück vor Erreichung der Schnabelspitze, sondern ragen weit über dessen Endpunkt hinaus und bilden als 2 leicht divergierende, um ihre Längsachse eingerollte Lamellen die eigentliche Zungenspitze. Breitet man sie flächenhaft aus, so findet man ihren äußeren Rand stets unverletzt, während die einander zugekehrten, medialen Ränder der beiden Lamellen im Spitzenbereich stark zerfranst sind (Figur 456, 457).



Figur 456.

Figur 457.



Figur 458.

Figur 456. Passeres (Nectariniidae). — *Anthreptes collaris* Vieillot: *distaler Teil der Zunge* in Ventralansicht. (Nach Gadow, 1883)

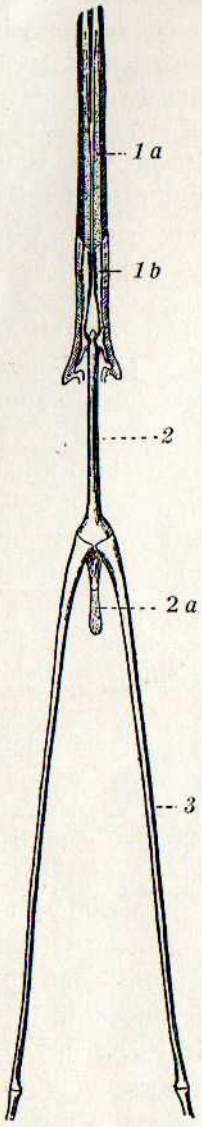
Figur 457. Passeres (Nectariniidae). — *Anthreptes malacensis* Scopoli: *distaler Teil des rechten Zungenrohres* in Dorsalansicht, mehrfach vergrößert. (Nach Gadow, 1883)

Figur 458. Macrochires (Trochilidae). — *Eulampis holosericeus* Linnaeus: *Zunge* in Dorsalansicht. Linkes Zungenbeinhorn entfernt; Membran der Zungenspitze links in natürlicher Einrollung belassen, rechts flächenhaft ausgebreitet. (Nach Lucas, 1891)

Noch unübersichtlicher ist das Bild der Zunge bei den *Meliphagidae* (Figur 455, *3*). Auch hier wachsen 2 seitliche, eingerollte Hornlamellen weit über ein medianes, flaches Halbrohr hinaus, aber es bleibt nicht bei diesem »2-Zipfelstadium«, sondern jedes der beiden Halbrohre gabelt sich seinerseits wieder ein- bis zweimal, so daß die Spitze der Zunge 4, ja 8 Halbrohre darstellen kann, sämtlich aus eingerollten Hornlamellen bestehend, von denen je 2 sich zu einem geschlossenen Rohr ergänzen. Sie sind nicht, wie bei den *Nectariniiden*, an ihrem medialen,

sondern an ihrem lateralen Rande zerfranst. — Eng an diesen Typus schließen sich die Saugzungen *einiger Drepanididen* an, obwohl letztere mit den *Meliphagiden* nicht näher verwandt sind, sondern sich von *Fringilliden* herleiten.

Einen ganz anderen Bau hat die Saugzunge der *Trochilidae* (Figur 458). Wir hatten bisher saugende Zungen kennengelernt, die nur in ihrem basalen Teil eine knorpelige Stütze besitzen, in ihrem längeren apikalen Teil hingegen lediglich aus verhorntem Epithel bestehen. Bei *den Kolibris* aber erstrecken sich die beiden Paraglossumspangen bis in die gegabelte Zungenspitze; und zwar sind sie im basalen Drittel verknöchert, in den apikalen 2 Dritteln jedoch zur Gewährleistung der erforderlichen Biegsamkeit auf dem Knorpelstadium stehengeblieben. Zunächst sind beide Spangen — wenn wir den Bau der Zunge von der Basis zur Spitze hin verfolgen — von einer gemeinsamen Hornscheide (nach F. A. Lucas, 1891, einer »knorpeligen«?! Scheide) umhüllt, die sich weiter vorn, die Gewebsbrücke zwischen rechtem und linkem Paraglossale durchschnürend, in 2 sich verjüngende Rohre gabelt. Jedes dieser so entstandenen Rohre wird von dem zugehörigen stabförmigen Paraglossale durchzogen (Figur 459). Am lateralen Rande der Hornscheiden erhebt sich ein »membranöser« Saum, dessen Höhe beträchtlich zunimmt, nachdem eine völlige Trennung von rechter und linker Zungenspitze erfolgt ist, und der sich gleichzeitig nach oben und median einrollt (Figur 460). Sein freier, medianwärts schauender Rand ist gewöhnlich stark eingerissen, so daß auch hier, wie bei den Saugzungen der *Passeres*, eine »Fransenbildung« vorgetäuscht wird (Figur 458). Die aufgenommene Flüssigkeit wandert offenbar in diesen beiden fast geschlossenen Rohren (deren Wand im wesentlichen durch den »membranösen Saum« gebildet wird) nach hinten und gelangt so auf die mit einer Medianfurche versehene Dorsalseite des basalen, unpaarigen Zungenkörpers.



Figur 459.

So verschieden auch — morphogenetisch betrachtet — die Zungen der *Kolibris* von denen der *honigsaugenden Passeres* sein mögen: funktionell zeigen sie doch eine auffällige Übereinstimmung, und sie können daher in dieser Hinsicht gemeinsam behandelt werden.

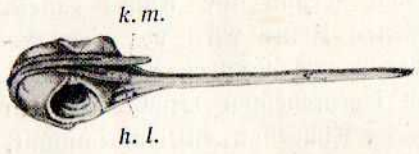
Saugakt

Figur 460.

Figur 459. MACROCHIRES (Trochilidae). — *Selasphorus rufus* Gmelin: *Zungengerüst.* (*1*) Paraglossale, bei (*1a*) knorpelig, bei (*1b*) verknöchert; (*2*) Kopula (Entoglossum), bei (*2a*) als knorpeliges »Urohyale« ausgebildet; (*3*) Keratobranchiale; von dem mit ihm gelenkenden Epibranchiale ist nur ein kurzes Stück dargestellt. Das Gerüst der eigentlichen Zunge ist in idealem Längsschnitt gezeichnet; der den Paraglossalia seitlich ansitzende, eingerollte, membranöse »Saum« ist daher vom Schnitt 2-mal getroffen: an seiner Basis und dann wieder an seinem freien Rand zwischen den Spitzen der beiden Paraglossalia. Vergrößerung 8-fach. (Nach Lucas, 1891)

Figur 460. MACROCHIRES (Trochilidae). — *Calypte annae* Lesson: *Zungenspitze* (eines jungen? Vogels) in Dorsalansicht, um die Einrollung des »membranösen Saumes« zu zeigen. (Nach Lucas, 1891)

Alle echten Saugzungen sind weit über die Schnabelspitze hinaus vorstreckbar. Am stärksten ist diese Eigenschaft bei *den Kolibris* entwickelt, bei welchen daher — um eine Verlängerung des Musculus kerato-mandibularis zu ermöglichen — die Zungenbeinhörner, und zwar besonders deren aborales Teilstück, das Epibranchiale, eine gewaltige Länge erreichen und sich bei einigen Arten in der Ruhelage um den Schädel herum bis an die Schnabelwurzel erstrecken können (Figur 461). Schon Gadow (1883) hat auseinandergesetzt, daß ein bloßes Vorstrecken der Zunge genügt, um in der Mundhöhle ein Vakuum entstehen zu lassen. Der Vorgang ist dabei folgender: Durch Kontraktion des Musculus mylo-hyoideus und des Musculus hyomandibularis medialis (Gadows »Musculus serpi-hyoideus«) wird die an Drüsen- und Fettgewebe reiche Zungenwurzel mitsamt dem Kehlhügel fest an den Gaumen angedrückt. Der Musculus kerato-mandibularis bewirkt sodann, daß die Zunge weit über die Schnabelspitze hinaus vorgeschnellt wird. Wenn nun nach Erschlaffen der beiden Muskeln, welche den Zungengrund hochdrückten, der Musculus tracheo-hyoideus und andere Abkömmlinge des Musculus sterno-hyoideus sich zusammenziehen und dabei Larynx und hinteren Teil des Zungengrundes vom Rachendach abziehen, so wird zwischen Zunge und Gaumen ein Vakuum gebildet. Dieser luftverdünnte Raum kann durch Vermittelung des von unpaariger Zungenbasis + Oberschnabelrinne gebildeten Rohres mit den paarigen Saugrohren in Verbindung gesetzt werden und wird sich dann mit der Flüssigkeit füllen, in welche die Zungenspitze eingetaucht ist.



Figur 461. MACROCHIRES (Trochilidae). — *Abgebalgter Kopf eines Kolibris*, von rechts oben, um den Verlauf des Musculus kerato-mandibularis (*k. m.*) und des Musculus hyomandibularis lateralis (*h. l.*), also des Vordrückers und des Rückziehers der Zunge, bis an die Schnabelwurzel zu zeigen. (Nach Gadow, 1883)

Daß diese Vorstellung richtig ist, lehrt die Beobachtung saugender *Kolibris*: sie ziehen beim »Trinken« die Zunge zurück (durch Wirkung des Musculus hyomandibularis lateralis, Gadows »Musculus stylo-hyoideus«) und strecken sie wieder vor, und das wiederholt sich vielmals in ganz kurzen Zeitabständen (Lucas, 1891). Jeweils wird so das erforderliche Vakuum aufs neue hervorgerufen. Ganz ähnlich saugt, nach den Beobachtungen von Aharoni (1912), die Nectariniide *Cinnyris osea*. »Mit äußerster Gier saugten sie Orangeblüten an, wobei sie ihre Schnäbel scheinbar ganz untätig darin hielten, bei näherer Betrachtung aber zeigte es sich, daß sich darin ihre Zunge wurmartig wand und schlängelte und daß sie ununterbrochen mit unglaublicher Geschicklichkeit in den Schnabel hinein- und hinausfuhr.« Der soeben erwähnte Rückzieher der Zunge, der Musculus hyomandibularis lateralis, hat bei *allen Vögeln mit weit vorstreckbarer Zunge* seinen Ursprung von der Außenfläche des Unterkiefers, um an Länge gewinnen zu können, auf den Hinterkopf verlegt (Figur 90); ja bei den *Kolibris* begleitet er sogar das Zungenbeinhorn bis zur Wurzel des Oberschnabels! (Figur 461).

Die besonders bei *den Trochiliden* stark entwickelten Speicheldrüsen haben vermutlich vor allem die Aufgabe, mit ihrem Sekret beim Saugakt alle Zwischenräume zwischen Zungenwurzel und Gaumen abzudichten, und erst in 2. Linie diejenige, die Zungenspitze mit einem kleberigen Sekret zu überziehen.

Ob sich in der Spitze der Saugzungen Tastkörperchen befinden, ist unbekannt.

Ornithophile Blüten

Von außerordentlichem Interesse sind die mannigfaltigen Wechselbeziehungen, die zwischen den nektarsuchenden Vögeln und den von ihnen bevorzugten Blüten bestehen und sich sowohl auf morphologischem wie auf physiologischem Gebiete äußern. Wie so viele Gewächse für ihre Weiterverbreitung auf den Samentransport durch Vögel angewiesen sind, so hat sich eine große Zahl zumeist tropischer, zum Teil auch subtropischer Pflanzen auf die Bestäubung ihrer Blüten durch Vögel eingestellt. Es sind dies die »ornithophilen« Blütenpflanzen. Ihre Zahl ist überall da groß, wo *Nectariniiden*, *Meliphagiden*, *Drepanididen* oder *Trochiliden* reich vertreten sind. Nach dem Urteil des Botanikers Sargent (1928) übertrifft in Westaustralien die Rolle der Vögel als Blütenbestäuber bei weitem die von Wasser, Wind und Insecten, und die Anpassung ist vielfach (so bei *Eucalyptus*) derart weit getrieben, daß das Aussterben der *Meliphagiden* rasch von dem Untergang der ornithophilen Pflanzen gefolgt werden würde.

Als bezeichnende Eigenschaft fast aller Vogelblumen kann ihr Mangel an Duft gelten, dem das nahezu völlige Fehlen des Geruchssinnes bei den *Passeres* entspricht. Zum Anlocken der Vögel dient ihnen meist eine kräftige Farbe, und wir finden als solche bei weitem am häufigsten Rot verwendet, das, wie aus vielen Versuchen hervorgeht, für die meisten Vögel unter allen Farben den höchsten Reizwert besitzt; aber auch Gelb und Weiß sind bei ornithophilen Blüten ziemlich verbreitet. Man hat wiederholt beobachtet, daß *Kolibris* derart auf Rot »dressiert« sind, daß sie sich auf jeden roten Gegenstand, und sei es auch ein Tuchfetzen oder dergleichen, herabstürzen, um ihn aus nächster Nähe zu mustern. Die so oft zu beobachtenden Übereinstimmungen in der Färbung weithin sichtbarer Gefiederbezirke der Nektarvögel mit der Färbung ihrer Lieblingsblüten beruht sicher nicht auf Zufall, sondern ist das Ergebnis einer sowohl am Vogel wie an der Blume wirksam gewordenen Farbenauslese. Scott-Elliot (1890), der über reiche Erfahrungen in Südafrika verfügte, betont: »Ein eigenartiges Rot, das man an der Brust [der Männchen] von *Cinnyris chalybea*, *Cinnyris afra*, *Cinnyris famosa*, *Cinnyris souimanga* und *Cinnyris bicollaris* findet, stimmt genau überein mit dem Farbton, den ich bei der Mehrzahl der ornithophilen Blüten Südafrikas fand. Dieses Rot ist zudem keineswegs eine häufige Blumenfarbe, und es gibt zu denken, daß Vertreter der verschiedensten Pflanzengruppen: *Labiaten*, *Aloë-Arten*, *Iridaceen*, *Leguminosen* sie annehmen, wenn sie vogelblütig werden.« Es kann wohl nicht daran gezweifelt werden, daß sich gerade bei den blütenbesuchenden Vögeln (wie übrigens auch bei manchen fruchtfressenden) die »Farbenfreudigkeit« besonders hoch entwickelt hat; unter deren Herrschaft scheint dann die geschlechtliche Auslese oft dazu geführt zu haben, daß diejenigen Gefiederfärbungen herausgehoben wurden, welche in dem Vogel angenehme Vorstellungen erweckten, nämlich eine Art Erinnerung an die Lieblingsnahrung. So darf man wohl die Erscheinung erklären, daß leuchtende Färbungen bei den *Trochiliden*, *Nectariniiden*, *Meliphagiden und Drepanididen* auffallend häufig als Gefiederschmuck verwendet worden sind, und daß manche von ihnen (*Myzomela*, *Vestiaria*, *Himatione*) ganz in Rot gehüllt erscheinen. Diese Tatsache steht durchaus nicht ohne Analogon da. Auf Neupommern leben 2, verschiedenen Gattungen angehörige Fruchttauben, *Ducula* (= *Carpophaga*) *rubricera und Ptilinopus insolitus*, welche beide an der Stirn einen hell kirschroten Höcker tragen. Heinroth (1902) hatte Gelegenheit, das Freileben dieser Arten zu beobachten, und bemerkt dazu: »Wundervoll

macht sich der rote Höcker an der Wurzel des Oberschnabels bei *Carpophaga*, er gleicht wie bei *Ptilinopus insolitus* täuschend einer Beere, nur ist er bei *Carpophaga* weich und trocknet daher am Balg ein, bei *Ptilinopus* dagegen hart und durch eine Auftreibung des Knochens verursacht. Beim Öffnen des Magens findet man bei beiden Arten sehr häufig Früchte von derselben Farbe und Größe, und mir hat sich sofort der Gedanke aufgedrängt: die Vögel tragen ihre Lieblingsnahrung als dekoratives Moment auf der Nase. So komisch die Sache zunächst klingt, ich glaube, daß diese Auffassung des Schnabelhöckers doch berücksichtigt zu werden verdient. Wenn wir überhaupt annehmen, daß bei den Gesichtstieren (*viele Sauropsiden, Schmetterlinge* und so weiter) Schmuckfarben und -formen vorhanden sind, um die Aufmerksamkeit, Zuneigung und so weiter anderer Individuen derselben Art zu erregen, so liegt es doch sicherlich nahe, daß bei einer Fruchttaube, die ja bei dem geringen Nährwert ihres Futters ungeheuere Mengen von Früchten verzehren muß, der Anblick ihrer Lieblingsnahrung stets eine angenehme Vorstellung erweckt.«

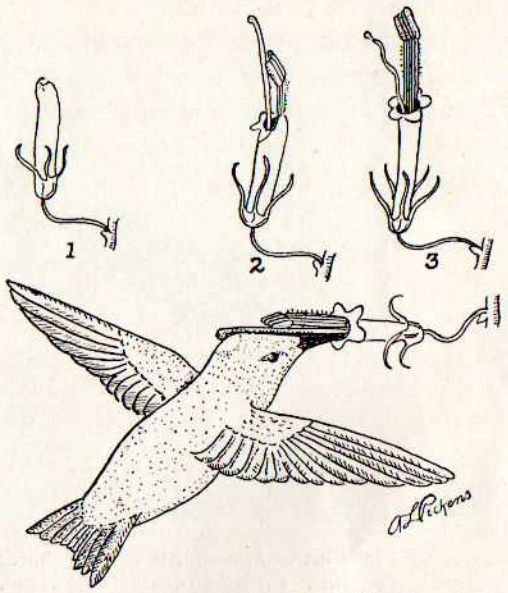
Ornithophile Blüten sind weiterhin oft gekennzeichnet durch Mangel einer Sitzfläche, welche *den Insecten* den Nektargenuß ermöglichen könnte, ferner durch sehr reichliche Honigproduktion, raschen Wassernachschub zu den Honigdrüsen und durch Abschwächung des Honigduftes — womit ihr Anreiz für Insecten verringert wird. Vielen Vogelblumen gegenüber zeigen die Insecten ein völlig gleichgültiges Verhalten; oder, soweit dies nicht der Fall ist, vermögen sie doch nicht bis zu den tief versteckten Nektarien zu gelangen: dazu ist nur noch *der Honigvogel* dank seines langen Schnabels befähigt.

Sehr wertvolle Mitteilungen über die Korrelationen zwischen Vögeln und Blüten auf den Sandwich-Inseln verdanken wir Perkins (1903). Heute halten sich die nektarbedürftigen Drepanididen auf dieser Inselgruppe vorwiegend an eine rotblühende *Metrosideros-Art*, welche der herrschende Waldbaum geworden ist; vor dessen Einführung aber sogen sie den Nektar aus glockenförmigen oder röhrenförmigen Blüten, vor allem denen der baumartigen *Lobeliaceen*. Die Entwickelung der extremen Schnabelformen der *Drepanididen* sei, so betont Perkins, nicht verständlich ohne eine Kenntnis der Inselflora. »Eine Reihe von Beobachtungen an einer der schönsten *Lobeliaceen* erwies, daß sie nur durch diese hochspezialisierten Vögel befruchtet werden können. Bei dieser Art reift der Pollen, bevor das Stigma hervorgestreckt wird; wenn letzteres geschehen ist, so ist der Pollen bereits verschwunden. Der Pollen kann nicht vom Winde fortgetragen werden, da er bei Berührung in einer klebrigen Hülle abgeworfen wird; diese Hülle bewirkt es aber gerade, daß er an der Stirn des Vogels haftet und von ihr nur mit Mühe entfernt werden kann. — Bei solcher Betrachtungsweise wird die Entwickelung der bemerkenswertesten Formen jeder der beiden *Drepanididen*-Gruppen verständlich, und diese Ursache ist es gewesen, welche in der einen Gruppe *Hemignathus*, in der anderen Gruppe *Drepanis* hervorgebracht hat, 2 Gattungen, die einander im allgemeinen Bau sehr ähneln, wiewohl sie nur entfernt verwandt sind. Wie leicht die außerordentliche Verlängerung des Schnabels — der die Ähnlichkeit hauptsächlich zu danken ist — erfolgen konnte (Hand in Hand mit zunehmender Länge der Blütenröhren) beweist der Umstand, daß manche Arten in Hinsicht auf die Schnabellänge selbst heute noch individuell variieren.« Perkins fand, daß sich die *Hemignathus-Arten* für *ganz bestimmte Lobeliaceen* spezialisiert haben: sie

besuchen nur diese, nicht aber andere in der Nähe blühende, auch wenn sie von anderen Nektarvögeln sehr geschätzt werden.

Eine solche Bevorzugung bestimmter Blüten ist auch für andere Vogel-Arten hin und wieder festgestellt worden. Nach Johow (1900) fällt die Anwesenheit des Kolibris *Eustephanus galeritus* bei Santiago ziemlich genau mit der Blütezeit des rotblühenden *Phrygilanthus tetrandrus* zusammen. Der gleiche Autor macht darauf aufmerksam, daß die Pollenkörner von *Phrygilanthus* und *anderen ornithophilen Loranthaceen* mit schmalen, flügelartigen Fortsätzen versehen sind, welche sich leichter zwischen den Ästen einer Vogelfeder festklemmen als runde Körner.

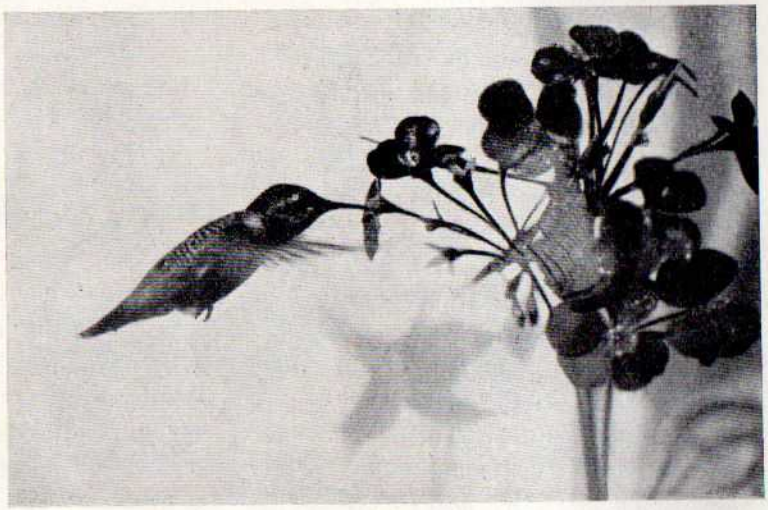
Es ist lange Zeit strittig gewesen, ob der Blütenbesuch der Vögel dem Nektar oder den durch den Nektar angelockten und in den Blüten sich aufhaltenden Insecten gelte. Heute kann es nicht mehr bezweifelt werden, daß für die allermeisten unter den langschnäbeligen Honigvögeln der Nektar den eigentlichen Anreiz biete und Insecten nur als eiweißhaltige »Zukost« aufgenommen werden. Man weiß jetzt, daß *Kolibris* nahezu 2 Monate ausschließlich mit Zuckerwasser und Blütennektar am Leben erhalten werden können. Auch für die *honigsaugenden Drepanididen* und für *Moho nobilis* genügt (nach Perkins, 1903) diese Fütterung (wie lange?). Aharoni (1912) fütterte die Nectariniide *Cinnyris osea* wochenlang nur mit siruphaltigem Zuckerwasser und meint, daß es »manchmal, aber ziemlich selten vorkommt, daß sie dieses oder jenes Insectchen auch aus freien Stücken erhaschen«. In der Ernährungsphysiologie mancher *Drepanididen* spielt der Honig eine so wesentliche Rolle, daß zu gewissen Jahreszeiten der Verdauungskanal keines einzigen der von Perkins geschossenen Exemplare auch nur eine Spur von Insectennahrung enthielt. Nach O. Meyer (1929) füttert *Myzomela sclateri* ihre Jungen bis zum Ausfliegen ausschließlich mit Nektar. Bei der überaus großen Beweglichkeit der »Honigvögel«, insbesondere der rastlos umherschwirrenden *Kolibris*, ist ihr starker Bedarf an leicht assimilierbaren Kohlehydraten, die ja die ernährungsphysiologische Grundlage im Stoffwechsel und Energiewechsel der Muskelarbeit bilden, verständlich. Wie groß die täglich aufgenommene Zuckermenge sein kann, hat Miß Sherman (1913) bei dem Kolibri *Trochilis colubris* ermittelt: nämlich das Doppelte des Körpergewichtes.



Figur 462. Macrochires (Trochilidae). — *Trochilus colubris* Linnaeus *bei der Bestäubung der Blüte von Macranthera LeContei.* Am Hinterkopf des Vogels hat sich von früheren Blütenbesuchen her Pollen festgeheftet, der dort als gelber Fleck erscheint und den die Narbe der zu bestäubenden Blüte gerade erreicht. Wie aus den Figuren (*2*) und (*3*) ersichtlich, wächst der Griffel früher zu seiner vollen Länge heran als die Staubfäden und trocknet sogleich nach der Befruchtung ein, dadurch den nun rasch zur selben Länge heranwachsenden Staubfäden den Weg freigebend. Um die Bestäubung erfolgreich durchzuführen, muß daher der Vogel von einer befruchteten (*3*) zu einer unbefruchteten (*2*) Blüte fliegen. (Nach Pickens, 1927)

Nicht alle langschnäbeligen Blütenbesucher nehmen indessen vorwiegend den Nektar auf. Einige leben wirklich, wie man es zeitweise für alle Blütenbesucher vermutete, fast ausschließlich von den in den Blütenkelchen vorgefundenen Insecten, nämlich die *Nectariniiden* der Gattung *Arachnothera* und vielleicht auch die unscheinbar gefärbten *Kolibris* der Gattung *Phaëtornis*; und so mag es denn zwischen diesen und den ausgesprochenen Nektarsaugern mancherlei Übergänge geben. Die Bedeutung des Blütenbesuches für die Kreuzbefruchtung der Pflanze bleibt natürlich in allen Fällen dieselbe.

Der von den Staubgefäßen abgestreifte Pollen bleibt also an den Stirn- oder Nackenfedern des Vogels haften und hat so alle Aussicht, beim Einführen des Kopfes in eine andere Blüte an deren Narbe abgestreift zu werden (Figur 462). Wie bekannt, pflegen die *Kolibris* nach Art der *Sphingiden* unter vibrierenden Flügelschlägen vor der Blüte zu »stehen«, während sie den Schnabel in den Kelch tauchen und den Saugmechanismus in Tätigkeit setzen (Figur 463). Die anderen



Figur 463. Macrochires (Trochilidae). — *Selasphorus rufus* Gmelin, *vor einer Geranium-Blüte schwirrend.* (Nach Finlay & Bohlman, 1905)

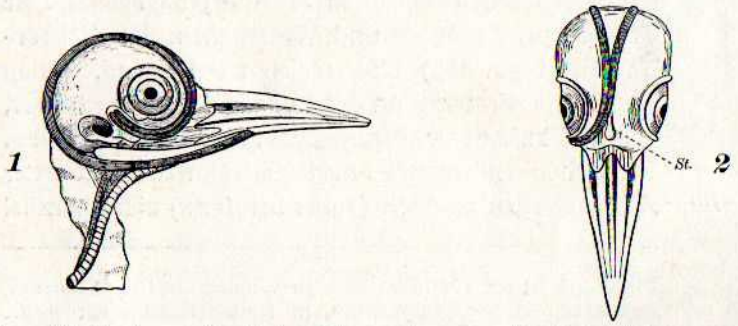
»Nektarvögel« suchen sich in der Regel einen Sitzpunkt außerhalb der Blüte und umklammern ihn während des Saugaktes, indessen geschieht dies nicht ausnahmslos: man kann in Afrika *Cinnyris superbus* und *Cinnyris chalybaeus* nach Kolibri-Art vor der Blüte schwirren sehen; das gleiche Verhalten zeigt nicht selten die indomalayische Nectariniiden-Gattung *Aethopyga*, ja (nach Johow, 1900) sogar der blütenbesuchende Tyrann *Elainea albiceps*.

Zungenapparat der Spechte

Die Spechte bilden eine den Passeres sehr nahestehende Gruppe, vor allem gekennzeichnet durch höchst eigentümliche Spezialisationen ihrer Mundwerkzeuge, die aus der Art der Nahrungsaufnahme zu erklären sind. Wie bei den Nektarsaugern, so ist auch bei den Spechten die Zunge zu einem weit über die Spitze des langen Schnabels vorstreckbaren Werkzeug geworden, aber sie dient nicht dem Aufsaugen, sondern dem Ablecken, Anleimen oder Aufspießen der Nahrung sowie der Aufnahme von Tasteindrücken und ist daher von Grund auf anders gebaut. Seine sehr gründlichen anatomischen Untersuchungen dieses Organes hat Leiber (1907) zu einer Monographie zusammengefaßt.

Die lange Specht-Zunge entspricht nur in ihrer kurzen, verhornten Spitze der Zunge der anderen Vögel, in ihrem langen, weichen Teil dagegen ist sie dem »Zungengrund« homolog, der sich hier ungemein gestreckt hat.

Gerüst. — An die lange, stabförmige Copula (das Entoglossum) setzen sich vorn die kurzen, die Zungenspitze stützenden und durch Verschmelzung unpaarig gewordenen Paraglossalia an, hinten gelenken mit ihr die Zungenbeinhörner, die bei allen Spechten (außer *Sphyrapicus*) von außerordentlicher Länge und gleichzeitig ungemein dünn und biegsam sind. Bei den meisten Arten enden sie, hinten um den Schädel herumgreifend, in der Mittellinie (*Picoides*) oder — durch einen kleinen, blasenartigen, gleichsam als Stoßfänger vor das Gehirn gelagerten »Stirnhöcker« (Figur 62, *S*) von der Mitte abgedrängt — seitlich von ihr an der Schnabelbasis (so bei *Dryobates maior, medius, minor*); bei ameisenfressenden Arten dagegen, wie *Picus viridis* und *canus*, *Colaptes* und *Jynx*, machen sie hier nicht halt, sondern steigen unterhalb des äußeren Nasenloches in den nach hinten offenen Sinus orbitalis hinab und finden erst an dessen vorderer Begrenzung im Os praemaxillare ein Hindernis, das sich ihrem weiteren Vordringen entgegenstellt (Figur 62). Bei *Picus* wenden sie sich in der Regel gemeinsam in den rechten, bei *Jynx* dagegen anscheinend häufiger in den linken Sinus. Einen anderen Weg hat



Figur 464. Pici (Picidae). — *Dryobates villosus* Linnaeus: Kopf abgebalgt, um den *Verlauf der Zungenbeinhörner* zu zeigen, die, durch den Stirnhöcker (*St.*) von der Mittellinie abgedrängt und durch den breiten Schnabelfirst am Eindringen in die Nasenlöcher verhindert, sich um den rechten Bulbus winden. (Nach Malherbe aus Leiber, 1907)

Dryobates villosus beschritten, um eine Verlängerung der vorderen Enden der Zungenbeinhörner zu erzielen: sie winden sich nämlich bei diesem Buntspecht um den (rechten) Bulbus (Figur 464). Leiber hat es verständlich gemacht, warum *Dryobates villosus* zur Erreichung desselben Resultates ein anderes Mittel wählen mußte als die *Picus-Arten*. Bei *Picus* öffnen sich nämlich die Nasenlöcher nach oben, und die sie trennende Schnabelfirste ist ziemlich schmal, so daß die von der Stirn nach vorn strebenden Zungenbeinhörner leicht in die Nasenlöcher gelangen können; bei dem auf schwere Hackarbeit eingerichteten Schnabel der *Dryobates-Arten* dagegen ist die Oberschnabelfirste sehr breit; sie hat die Nasenlöcher weit nach der Seite gedrängt und ihre Öffnung zu einer nahezu vertikalen gemacht. »Die Hornenden, welche von oben herkommen, stoßen also auf das Schnabeldach und können nicht von der Seite her eindringen.«

Mit dem Vordringen in den Zwischenkieferraum bis zum entferntesten Punkt macht die Verlängerung der Zungenbeinhörner bei *Picus canus* halt; nicht so aber bei *Picus viridis* und *Jynx*. Diese haben einen Weg zu weiterer

beträchtlicher Verlängerung des Apparates gefunden; die Zungenbeine senken sich nämlich in ihrem mittleren Teil tief in den Hals hinab und bilden eine weite Schlinge, die fast bis auf die Schultern hinunterreicht (Figur 174). So wird es möglich, daß der *Grünspecht* seine Zunge etwa 10 Zentimeter über die Schnabelspitze vorzustrecken vermag.

Unter dem Kehlkopf treten die Zungenbeinhörner in einen Schlauch ein, der ihre basalen Teile und das Entoglossum beherbergt und gewissermaßen einen infolge gewaltiger Verlängerung des Entoglossum weit nach vorn gestülpten Abschnitt des Mundhöhlenbodens darstellt. Die Wand dieses »Zungenschlauches« ist ungemein elastisch und zudem in der proximalen Hälfte während des Ruhezustandes in zahlreiche Querfältchen gelegt, ja sogar unter dem Kehlkopf eingestülpt, »so daß das hintere Stück der Zunge nach Art des Penis der Schlangen in einer Duplikatur liegt, die beim Ausstrecken der Zunge vorgezogen wird«. Vorn geht dieser Schlauch unter allmählicher Verjüngung ziemlich unvermittelt in die kurze Hornspitze der Zunge über, welche die Paraglossalia dicht umgibt. Beim Wendehals (*Jynx*), der seine Zunge nur als Leimrute verwendet, ist diese Hornspitze glatt; bei den eigentlichen Spechten (*Picinae*) dagegen ist sie Trägerin von Borsten und Widerhaken. Die Widerhaken (Figur 465) bilden sich anscheinend, genau so wie die »Fransen« an den Zungen der Nektarsauger, erst im Laufe der Ontogenese als Folge des Gebrauches. Die schon embryonal angelegten Hornschichten der Zunge werden nämlich (außer bei *Jynx*) nicht parallel

Figur 465.

Figur 465. Pici (Picidae). — *Dryocopus martius* Linnaeus, »Schwarzspecht«: *Zungenspitze*, in Kanadabalsam aufgehellt. (*f. h.*) Foramen zum Durchtritt des Nervus hypoglossus; (*o. e.*) Paraglossale; (*z. k.*) Entoglossum. Vergrößerung 9-fach. (Nach Leiber, 1907)

Figur 466. Pici (Picidae). — *Sphyrapicus varius* Linnaeus: *Zunge*, kurz und vorn zum Behufe des Saftleckens mit zahlreichen Borsten besetzt. (Nach Lucas, 1895)

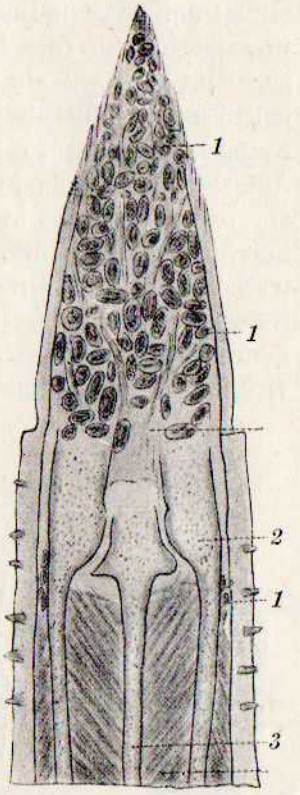
Figur 466.

zur Oberfläche der Zunge abgelagert, sondern sie bilden mit derselben einen nach hinten offenen, spitzen Winkel, so daß dann »die Hornspitze beim Gebrauch in der Richtung der Schichten gewissermaßen zerschlissen wird«. Ihre Wichtigkeit beim Fang von Insecten, die aus ihren Holzgängen hervorgezogen werden müssen, liegt auf der Hand; sie sind besonders reich an Zahl bei den holzbearbeitenden *Dryobates-Arten* und bei *Picoides*. — Anders muß man sich wohl die Entstehung der »Borsten« vorstellen, die bei vielen Arten neben den Widerhaken von den Seitenflächen der Zungenspitze entspringen. Bei *Sphyrapicus varius*, der nicht nur Insecten frißt, sondern daneben auch in großem Maßstabe zum Fressen von Cambium und zum Saftsaugen übergegangen ist, sind diese Borsten sogar fast ganz an die Stelle der Widerhaken getreten und machen die im Vergleich zu anderen Spechten sehr kurze Zunge »einem Kaminbesen ähnlich« (Figur 466).

Vorn endet der verhornte Anteil der Zunge bei den vorwiegend insectenfressenden Arten in einer nadelfeinen Spitze, die einige von ihnen befähigt,

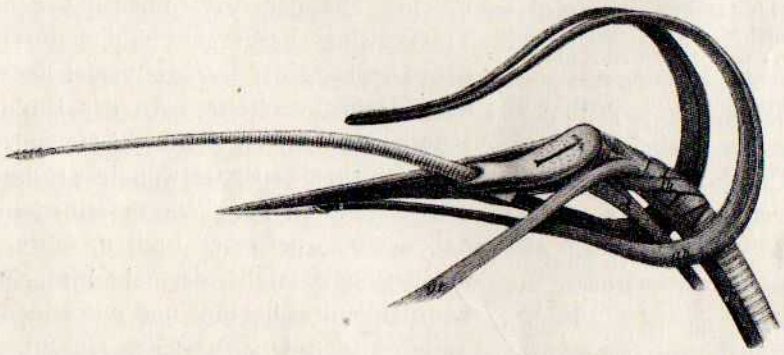
selbst ziemlich harte Chitinpanzer zu durchbohren; bei *Sphyrapicus* dagegen ist die Zungenspitze sanft gerundet.

Reiche Versorgung mit nervösen Endapparaten macht die Zunge der Spechte zu einem sehr empfindlichen Tastwerkzeug. Nach den Untersuchungen des Prinzen Ludwig Ferdinand (1884) finden sich solche Körperchen, welche sämtlich den Herbstschen Körperchen zuzuzählen sind, im ganzen Zungenschlauch und in besonders dichter Scharung unter dem Hornmantel der Zungenspitze (Figur 467); ihre Innervierung erfolgt teils durch den Ramus lingualis des Nervus hypoglossus, teils wohl durch einen den Nervus glossopharyngeus begleitenden Sympathicusstrang. Leiber vermutet, daß die feineren, nach vorwärts gerichteten Borsten der Zungenoberfläche die Aufgabe haben, die Tasteindrücke den Tastkörperchen zu übermitteln.



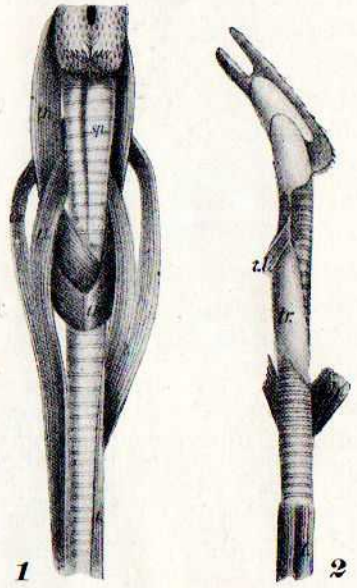
Figur 467. Pici (Picidae). — *Dryobates major* Linnaeus, »Großer Buntspecht«: *Zungenspitze* mit äußerst zahlreichen Herbstschen Körperchen (*1*); (*2*) Paraglossale; (*3*) Entoglossum. (Nach Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern, 1885)

Muskulatur. — Das Bedürfnis nach weiter Vorstreckbarkeit der Zunge hat bei den Spechten zu sehr auffälligen Verlagerungen des Ursprungs und der Insertion vor allem jener Muskelgruppen geführt, denen die Aufgabe obliegt, den Zungenapparat aus seiner Ruhelage nach vorn zu ziehen, beziehungsweise ihn wieder in die Ruhelage zurückschnellen zu lassen (Figur 468). Das Zungenbein wird, wie bei anderen Vögeln auch, von den paarigen Musculi kerato-mandibulares nach vorn gezogen. Diese haben ihren Ursprung bei den Spechten soweit wie möglich nach vorn in den Unterkieferwinkel verlegt; ihre Insertion



Figur 468. Pici (Picidae). — *Picus viridis* Linnaeus, »Grünspecht«: »*Seitliche Ansicht der Zungenmuskulatur*. Unterkiefer exartikuliert und mit dem Zungenapparat vom Schädel abgelöst. Linker Unterkieferast abgeschnitten, Musculus genio-thyreoideus an der Insertion vom Unterkiefer gelöst und nach unten geschlagen, Musculus cleido-thyreoideus wenig abgehoben, sonst alles in natürlicher Lage.« Verkleinerung $^3/_4$. (*c. t.*) Musculus cleido-thyreoideus; (*g. h.*) Musculus kerato-mandibularis; (*g. t.*) Musculus genio-thyreoideus; (*t.*) Musculus trachealis; (*t. h.*) Musculus tracheo-hyoideus. (Nach Leiber, 1907)

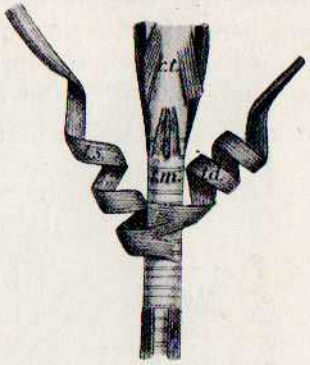
erfolgt am distalen Ende der Zungenbeinhörner, nachdem sie diese nebst deren Eigenmuskulatur (den beiden Musculi kerato-hyoidei [Kallius] = Musculi ceratoglossi [Leiber]) wie ein rings geschlossener Schlauch eingehüllt haben. Das Verhalten dieses Muskels erinnert also sehr an die Zustände, denen wir bei den *Nectariniiden* und *Trochiliden* begegnet sind (Seite 448). Während aber die Aufgabe, die Zunge zurückzuziehen, bei diesen der an der Schädelkapsel ansetzende Musculus hyomandibularis lateralis zugewiesen bekam, ist sie bei den Spechten von einem Abkömmling der Hypoglossusmuskulatur, dem Musculus tracheo-hyoideus, übernommen worden. Dieser Muskel inseriert ganz vorn an der Dorsalseite des langgestreckten Entoglossum und strebt, nachdem er aus dem Zungenschlauch ausgetreten ist, seiner Ursprungsstelle an der Dorsalseite der Trachea zu. Die Aufgabe, den Fasern dieses Rückziehmuskels die größtmögliche Länge zu erteilen, ist bei den Spechten, insbesondere bei den Arten mit extremer Ausstreckbarkeit der Zunge, auf sehr merkwürdige Art gelöst worden. Seinen eigenen Weg ist hierbei der Wendehals (*Jynx*) gegangen. Bei ihm ziehen die paarigen Musculi tracheo-hyoidei als gerade verlaufendes Band an der Trachea hinab und suchen dort einen möglichst tief gelegenen Ansatz. Da nun aber »die Luftröhre in der Regel beweglich ist und ihre Ringe gegeneinander verschiebbar sind, so verlöre der Muskel, wenn er nach unten rückt, seinen festen Ansatzpunkt, würde dieser nicht auf andere Art wieder geschaffen. Dies wird erreicht, indem der Ringknorpel, der sonst — bei *den anderen Spechten* — das feste Widerlager bildet, gewissermaßen dadurch verlängert wird, daß sich zwischen ihn und den Ursprung der tracheo-hyoidei ein neuer, dem Wendehals eigener Knorpel einschaltet, welcher aus der Verschmelzung der vorderen Trachealringe hervorgeht und dadurch den vor dem Ursprung der tracheohyoidei liegenden Teil der Trachea versteift. An der Bildung dieses Knorpels beteiligen sich nicht die ganzen Ringe, wodurch ein allseitig festwandiges Rohr entstehen würde, sondern nur Teile derselben in der Art, daß der Knorpel einen breiten, schräg geschnittenen Ring darstellt, der nahe hinter dem Ringknorpel ventral beginnt und mit seinem dorsalen Teil vor den Ursprung des Musculus tracheohyoideus zu liegen kommt.« Die Verschmelzung beginnt mit dem ventralen Teil des 5. Ringes und endet im dorsalen Teil des 23. Ringes (Figur 469).



Figur 469. Pici (Picidae). — *Jynx torquilla* Linnaeus, »Wendehals«: *1, Dorsalansicht des Kehlkopfes und des oberen Teiles der Luftröhre,* um die Insertionen der Muskeln zu zeigen. (*sp.*) dorsaler Spalt der Luftröhre; (*t.*) Musculus trachealis; (*t. h.*) Musculus tracheo-hyoideus; (*t. l.*) lateraler, (*t. m.*) medialer + ventraler Kopf des Musculus trachealis. Vergrößerung 3-fach. — *2, seitlich-ventrale Ansicht von Kehlkopf und oberem Teil der Luftröhre.* Muskeln entfernt bis auf die Insertionen der Musculi tracheales (*t. l.*) und den Ursprung der Musculi tracheo-hyoidei (*t. h.*), so daß der ausgedehnte »Trachealknorpel« (*tr.*) entblößt ist. Vergrößerung 2-fach. (Nach Leiber, 1907)

Bei den eigentlichen Spechten (*Picinae*) ist der Ursprung des Musculus tracheo-hyoideus bei weitem nicht so tief hinabgerückt, sondern behält seine Lage

im oberen, durch den Ringknorpel (Cartilago cricoidea) gestützten Abschnitt der Trachea bei. Vergrößerung der Faserlänge wird bei *Picus* dadurch erzielt, daß sich rechter und linker Muskel in engen Touren um die Luftröhre winden (Figur 470). Der Gang der Entwickelung, der zu diesem Verhalten geführt hat, läßt sich noch klar verfolgen. Bei den *Passeres* entspringen diese Muskeln seitlich an der Trachea; mit der zunehmenden Streckung des Zungengerüstes haben sie bei den *Picinae* ihre Ansatzstelle dorsalwärts verschoben und sind dann weiter über die Medianlinie vorgerückt, so daß sie einander kreuzen mußten. So ist bei *Dryobates minor* der rechte in 2 Bündel geteilt, zwischen denen der linke hindurchzieht, bei *Dryobates major* durchflechten sich beide Muskeln mit mehreren Bündeln; aber in beiden Fällen liegen die Ursprünge noch nahezu dorsal. Bei *Dryocopus martius* setzen sie nach der Überkreuzung schon lateral, bei *Dryobates medius* und *leucotis* gar schon an der Ventralseite an, und bei *Picoides* stoßen ihre Köpfe auf der Ventralseite zusammen. Bei *Picus canus* macht der Muskel $1^1/_2$ Windungen, bei *Picus viridis* 3 volle Windungen, die dicht hintereinanderliegen. Hier findet keine Durchflechtung der Faserzüge mehr statt wie bei den vorhergenannten Gattungen, »da bei mehrfacher Wiederholung einer so komplizierten Anordnung der Muskulatur eine zweckmäßige Aktion derselben erschwert oder unmöglich gemacht würde«, und die Muskeln überkreuzen einander nur, wobei sich der linke über den rechten legt.

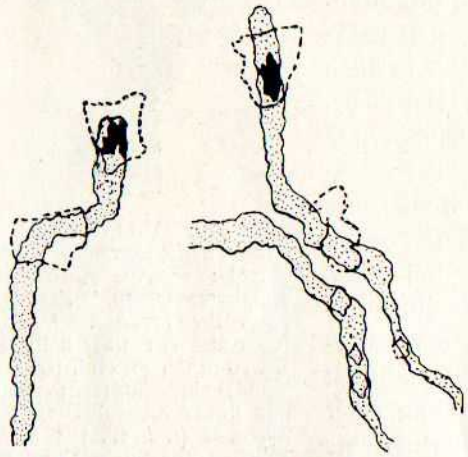


Figur 470. Pici (Picidae). — *Picus viridis* Linnaeus, »Grünspecht«: *ventrale Ansicht des Ringknorpels und des Anfangs der Trachea.* Musculi tracheales (*t.*) unterhalb der Insertion der Musculi tracheohyoidei abgeschnitten; rechter und linker Musculus tracheohyoideus (*t. d.*, *t. s.*) von der Trachea abgewickelt und daneben in ihren natürlichen Windungen wieder aufgerollt; (*c. t.*) Insertion des Musculus cleido-thyreoideus; (*t. m.*) medialer Kopf des Musculus trachealis. Natürliche Größe. (Nach Leiber, 1907)

Nahrung der Spechte

Wie bei der Besprechung der Spechtzungen schon gelegentlich angedeutet wurde, entspricht deren so wechselnde Ausbildung den Verschiedenheiten der Ernährung. Der Große Buntspecht (*Dryobates major*) frißt keine Ameisen, sondern lebt teilweise von *Sämereien*, vor allem aber zieht er mit seiner von Widerhaken starrenden Zunge *Käferlarven* aus den Rindenspalten oder unter der Rinde hervor und spießt sie dabei zum Teil auf. Ehe er zuhackt, stellt er den Sitz der Larven oder der Puppenwiegen offenbar vielfach mit dem Gehör fest, indem er den Stamm einer sorgfältigen Perkussion unterzieht (Figur 471). Die Erdspechte der Gattung *Picus* dagegen sind fast ausschließlich *Ameisen-Fresser*; sie suchen ihre Beutetiere vornehmlich in deren Bauten auf. *Picus viridis* tut dies bei uns selbst im strengen Winter und hackt dann spitz-trichterförmige Löcher bis zu einer Tiefe von 75 Zentimetern in die Hügel von *Formica rufa* und *pratensis*, um zu den Arbeiterinnen zu gelangen. Ebenso auf *Ameisen* hat sich der Wendehals (*Jynx*) spezialisiert; da er mit seinem verhältnismäßig schwachen Schnabel keine mühsame Hackarbeit zu verrichten vermag, ist er genötigt, den Winter in den Tropen zu verbringen. *Picus* und *Jynx* spießen ihre Beute nicht, dazu wäre auch das äußerst langgestreckte Zungengerüst zu schwach — bei *Dryobates* ist das Zungenbein nur $2^1/_2$-, bei *Picus* dagegen 4- und bei *Jynx* 5-mal so lang wie der Ober-

schnabel —, vielmehr ist ihre Zunge ganz auf das Leimen der kleinen Insecten eingerichtet, daher ist sie an den Seiten der Spitze nur schwach bewehrt oder, wie bei *Jynx*, völlig glatt. Der »Leim« wird in erster Linie von einer den Spechten eigentümlichen, unter der Zunge ausmündenden Drüse geliefert (siehe oben, Seite 156 und Figur 174, *gl.*). Diese Drüse (»Glandula picorum«) ist unter den *deutschen Picidae* am kleinsten bei *Dryobates major*, am größten bei *Jynx*, dazwischen schieben sich in aufsteigender Reihe *Dryocopus* und *Picus* ein; wir können also auch aus ihrer Ausbildung die Funktion der Zunge leicht ablesen. Mit ihrer Leimrute sind *Grauspecht*, *Grünspecht* und *Wendehals* instand gesetzt, in kurzer Zeit Magen und Ösophagus mit Ameisen vollzustopfen; man hat diese Abschnitte bei ihnen (und auch bei *Colaptes* und *Micropternus*) von einigen Tausend Ameisen erfüllt gefunden.



Figur 471. *2 Larvengänge* (von Pissodes piceae) auf der Innenseite von Weißtannenrinde, *von einem Specht* (wahrscheinlich Dryobates major Linnaeus) *perkutiert*. Der Specht hat den Verlauf der Gänge durch Abklopfen des Stammes nach dem Gehör bis zur Puppenwiege hin verfolgt und genau am Ende des Ganges die Rinde völlig durchgeschlagen. Schwarz die Stellen des Schnabeleinschlages; mit gestrichelter Linie umgrenzt die Stellen, an denen die Rinde nur auf ihrer Außenseite in dem bezeichneten Umfange weggemeißelt worden war. (Nach Leisewitz, 1905)

Der Specht-Zunge kann weiterhin die Aufgabe zugewiesen werden, das Auflecken von Baumsaft zu ermöglichen. Aromatisches Pflanzengewebe ist zur Lieblingskost *mehrerer Specht-Arten* geworden; *Centurus* hat sich zu einem argen Schädiger von Pflanzungen entwickelt, der mit Vorliebe Orangen oder Zuckerrohr anhackt, um den süßen Inhalt auszulecken. Auf den harzigen Saft der Koniferen und anderer Bäume sind bei uns der Große Buntspecht (*Dryobates major*), anscheinend auch der Dreizehenspecht (*Picoides*) sehr erpicht. Sie gehen hierfür ganz methodisch zu Werke, indem sie die auserwählten Stämme »ringeln«. Ein solches Specht-»Ringel« besteht aus einer Reihe dichtstehender, horizontal um den Stamm herum geführter Einschläge des Schnabels, welche die Rinde bis zum Kambium, teilweise auch bis ins Saftholz hinein durchdringen und zur Folge haben, daß die im Kambium aufsteigenden Saftbahnen verletzt werden und ihren Inhalt aus dem Loche austreten lassen, denn der Specht schlägt bei dieser Tätigkeit nie von oben nach unten, sondern von unten nach oben oder horizontal ein (Figur 472). In den Morgenstunden pflegt der Specht »seinen« Ringelbaum zu besuchen und die angesammelten Tropfen abzulecken. Neue Ringel werden nur im Frühling angelegt, da dies die Jahreszeit des Saftaufstieges ist, und häufig sieht man sie nicht rings um den Stamm verlaufen, sondern findet, daß sie auf die der Sonne zugekehrten Stammseite beschränkt bleiben, da hier eine besonders lebhafte Saftzirkulation stattfindet. Manchmal schlägt der Specht jahrelang an genau derselben Stelle wieder ein, an der er ein Jahr zuvor bereits tätig gewesen war, so daß sich die Wirkungen der Verletzungen gewaltig summieren und mächtige Überwallungsringe am Stamme hervortreten können (Figur 473).

Noch ausgeprägter als bei einigen unserer heimischen Spechte ist die Vorliebe für Baumsaft bei den nordamerikanischen Spechten der Gattung *Sphyrapicus*, die sich nicht nur auf das Ablecken der Harztropfen beschränken, sondern auch das Kambium verzehren. Ihre Arbeit hat zuweilen das Absterben der befallenen Bäume zur Folge. Wie wir sahen, ist ihre Zunge besonders für das Saftlecken gebaut: kurz, nur wenig vorstreckbar und an der Spitze sanft gerundet, dafür aber wie ein haariger Besen gestaltet (Figur 466).

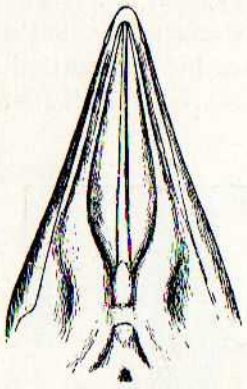
Figur 472. Pici (Picidae). — *Längsschnitt durch ein Spechtringel* (von *Dryobates major* Linnaeus?) *an einer Kiefer* (Pinus). Einhiebe des Spechtes schräg von unten nach oben gerichtet, um den Saftausfluß zu erleichtern. Die Hiebe sind Jahr für Jahr auf die Spitze des Ringels geführt worden, stehen daher im Querschnitt sämtlich auf einer Linie. (Nach Fuchs, 1905)

Figur 473. Pici (Picidae). — *Sphyrapicus varius* Gmelin: *Stamm einer Kiefer* (Pinus), *bedeckt mit »Ringeln«*, die dieser Specht hervorgerufen hat. (Nach einer Aufnahme von H. Tittel, 1929)

Mundwerkzeuge der körnerfressenden Passeres

Die körnerfressenden Passeres (sie gehören größtenteils den Familien der *Fringillidae, Ploceidae, Tanagridae, Icteridae, Drepanididae* an) besitzen in ihrem kräftigen Schnabel ein Werkzeug, das die Zerschrotung der Körner einleitet, also einen Teil der Aufgabe übernimmt, die in ihrer Gesamtheit bei den *Hühnern*, *Tauben* und *Gänsen* dem Muskelmagen überlassen bleibt. Die Arbeit erfolgt durch inniges Zusammenwirken von Oberschnabel, Unterschnabel und Zunge. Die scharfen Schneiden des mit einem mächtigen Hornüberzug versehenen Unterschnabels pflegen nicht genau auf die Schneiden des Oberschnabels zu passen, sondern mehr oder minder nach innen gekehrt zu sein und bei geschlossenem Schnabel in einer Rinne oder Grube des Schnabelkammerdaches zu liegen oder aber stellenweise wulstartig verbreitert zu sein. Der »Horngaumen«, also das Dach der Schnabelkammer, ist entweder, in Anpassung an die Form der Körner, löffelartig gewölbt und glatt, oder, noch häufiger, mit einer medianen Hornleiste versehen,

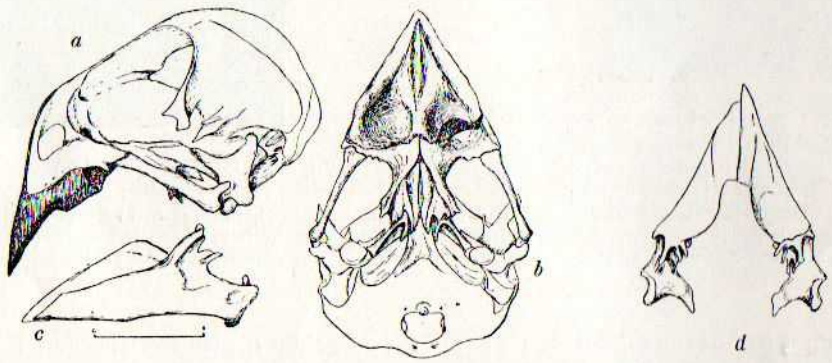
zu der sich 1 oder mehr Paare seitlicher Leisten gesellen können (Figur 8, 2 und 474). Oft wird das Relief noch weiter kompliziert durch runde (Figur 475) oder ovale Gruben des Horngaumens. Die Zunge reicht fast bis ans vordere Ende der Schnabelkammer; sie besitzt eine mehr oder minder ausgesprochene Löffelform und ist sehr stark verhornt, aber trotzdem ein überaus empfindliches Tastwerkzeug (Figur 503). Hat der Vogel ein Korn aufgepickt — wobei sich eine feine Spitze, wie sie für Zeisig (*Spinus*) und Stieglitz (*Carduelis*) bezeichnend ist, für das Erfassen sehr kleiner Körner eignet —, so schiebt er es mit Hilfe der Zunge an die günstigste Stelle der Beißzange, die je nach der Größe, Gestalt und Härte des Kornes bald weiter vorn, bald weiter hinten, bald mehr median, bald mehr seitlich sein wird, und bei dem nun folgenden Schluß der Kiefer verhindern die Leisten und Gruben des Horngaumens ein Ausgleiten des Bissens (Figur 476) oder führen gar, wie Zähne, eine gleichzeitige Zerkleinerung desselben in mehrere Teile herbei. Neben der Zerschrotung erfolgt vielfach auch die Enthülsung der Kerne, also eine gewisse Sonderung des Materials in wertvolleres und wertloseres.



Figur 474. PASSERES (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus, »Haussperling«: *Relief des Horngaumens*, mit medianem Kiel und seitlichen Wülsten. (Nach Suschkin, 1927)

Mundwerkzeuge der Papageien

In noch vollkommenerer Weise als der Schnabel körnerfressender Singvögel kann der Schnabel der meisten Papageien die Zerkleinerung harter Nahrungskörper bewerkstelligen. Er wirkt nicht nur wie ein Nußknacker,

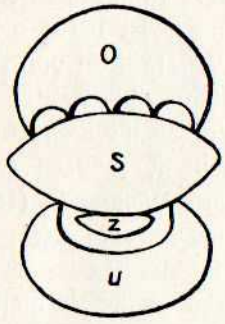


Figur 475. PASSERES (Ploceinae). — *Pyrenestes ostrinus rothschildi* Neumann: ***a***, *Schädel* mit einem Teil der Horndecke des Schnabels *in Seitenansicht*; ***b***, *Schädel in Ventralansicht*, auf der linken Seite ist die Horndecke des Schnabelkammerdaches teilweise entfernt, um die Mächtigkeit der Hornschicht im Bereich der »Knackgruben« zu zeigen; ***c***, *linker Unterkieferast* mit Eintragung seiner Umrisse vor und nach Entfernung der Horndecke; ***d***, *Unterkiefer in Dorsalansicht*, mit reich gegliederten Muskelfortsätzen; die Horndecke ist links abgetragen, rechts erhalten. Alle Figuren etwas vergrößert. (Nach Suschkin, 1927)

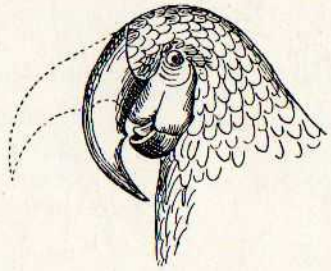
sondern auch wie eine Raspel, weil bei feststehendem Unterschnabel der Oberschnabel und bei feststehendem Oberschnabel der Unterschnabel gegen seinen Antagonisten vor und zurück bewegt werden kann. Als weitere Bewegungsmöglichkeit kommt noch eine, wenn auch geringe, seitliche Verschiebbarkeit des Unterschnabels hinzu. Für das Zustandekommen der feilenden Bewegungen ist der Umstand von besonderer Wichtigkeit, daß die Abwinkelung des Oberschnabels relativ zum

Schädeldach (Figur 477) bei *den Papageien* dank einer nahezu gelenkartigen Ausbildung der frontalen Biegungsstelle (oben, Seite 56) und der gelenkigen, nicht synostotischen Anfügung der Jochbögen und Palatina an das Maxillare ein weit größeres Ausmaß erreichen kann als bei allen übrigen Vögeln (den *Flamingo ausgenommen*); die Feilbewegung des Unterschnabels wird durch eine besondere Art der Einlenkung des Unterkiefers ermöglicht, der auf dem zugehörigen Gelenkkopf des Quadratum vor und rückwärts gleiten kann.

Die Spitze des Unterschnabels erreicht meist bei weitem nicht die des Oberschnabels, sondern ist gerade abgestutzt und findet ein Widerlager in einem Quer-



Figur 476.



Figur 477.

Figur 476. Passeres (Fringillidae). — *Schematischer Querschnitt durch den Schnabel*, um den Mechanismus zu zeigen, der beim Aufknacken eines Samenkornes (*S*) in Tätigkeit tritt. (*O*) Oberschnabel, mit 3 längsverlaufenden Leisten des Horngaumens versehen; (*U*) Unterschnabel; (*Z*) Zunge. (Nach Martin Schwartz, 1908)

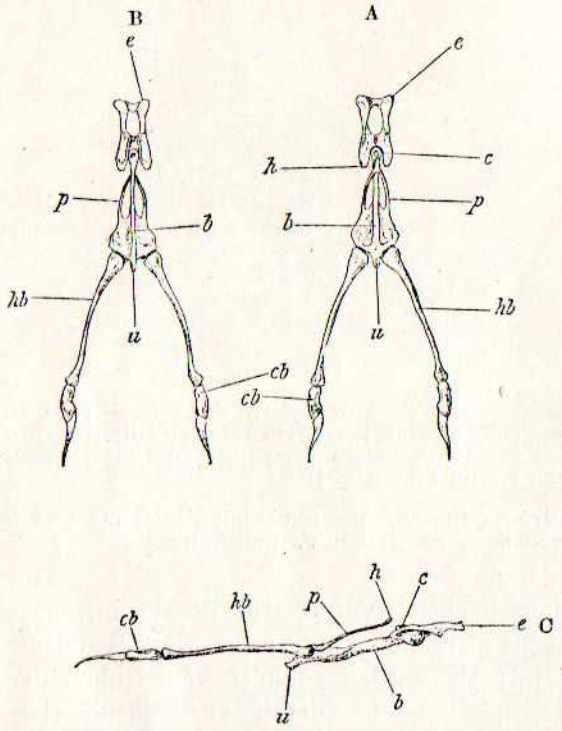
Figur 477. Psittaci. — *Microglossus aterrimus* Gmelin. Die Punktlinie deutet die *Stellung des maximal gehobenen Oberschnabels* an. (Nach V. Graber, 1886)

vorsprung der Ventralfläche des Oberschnabels. Vor diesem Quervorsprung ist die Unterfläche des Oberschnabelhakens meist mit erhabenen, gewinkelten Querleistchen, den »Feilkerben«, besetzt; sie werden gebildet von senkrechten, hintereinanderstehenden, harten Hornplatten, die durch anscheinend etwas weichere Hornbrücken miteinander verbunden sind. »Hat der Papagei ein Samenkorn zum Munde geführt, so drückt er dasselbe mit der Zunge fest an die vordere Hälfte der Oberkieferspitze, wo es an dem Quervorsprunge haftet, und indem er nun mit der Unterkieferspitze dagegendrückt, zermalmt er dasselbe auf den Feilkerben mit Leichtigkeit« (Finsch, 1867).

Solch verwickelten, in der ganzen Klasse einzig dastehenden Schnabelbewegungen entspricht eine starke Differenzierung der Kaumuskulatur (Figur 501). Ebenso sind die Zungenmuskeln der Papageien in eine größere Zahl von Bündeln mit selbständiger Wirkungsmöglichkeit aufgespalten als bei anderen Vögeln, denn bei der Nahrungsaufnahme spielt auch die Zunge eine sehr bedeutsame Rolle. Dieses so bewegliche Organ ist nicht übel mit einem menschlichen Finger verglichen worden, dessen Nagel abwärts schaut: denn wie der Finger ist auch die weiche Papageien-Zunge am distalen Ende mit einer Hornplatte (»Nagel«) versehen, deren Rand etwas über die Zungenspitze vorzuragen pflegt (Figur 479, *b*) und bei *Nestor* zu einem Saum feiner Härchen ausgefranst ist. Gestützt wird die Zungenspitze von den breiten, eine mehr oder minder weite Lücke zwischen sich lassenden Paraglossalia, die auf einer sattelförmigen Gelenkfläche des Ento-

glossum reiten und an denen die Muskulatur viele Ansatzflächen findet; im Bereich des Entoglossum gesellt sich zu ihnen noch ein weiteres, dem Muskelansatz dienendes Spangenpaar, nämlich die an der Abgangsstelle der Zungenbeinhörner mit der Copula gelenkenden, nach vorn oben gerichteten, bei den *Loriiden* zur Bildung eines gabelbeinförmigen Knöchleins sich vereinigenden »Parahyalia« (Mivart, 1895) (Figur 478).

Die Aufgabe der Papageien-Zunge besteht gewöhnlich nur im Festhalten und Rückwärtsleiten oder Zurechtschieben der Beute. Bei den *Loriiden* und bei *Microglossus* hingegen hat sie weitere Funktionen übernommen.



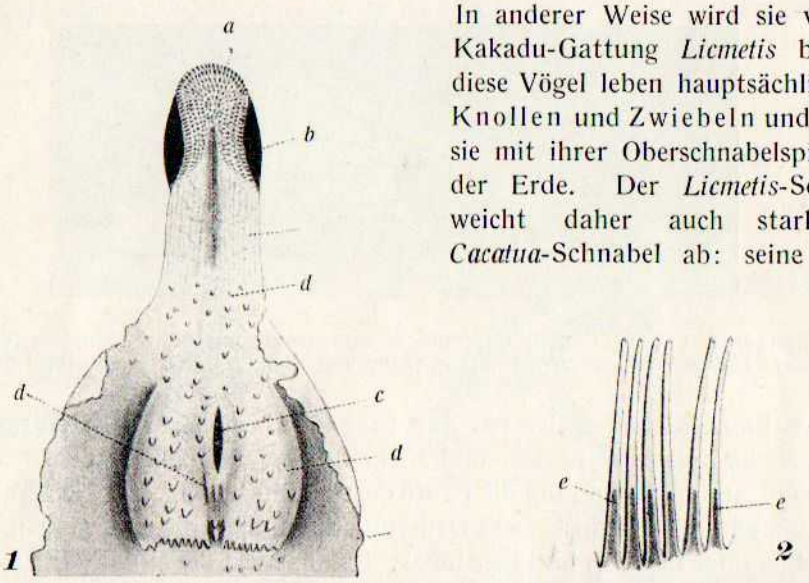
Figur 478. PSITTACI (Loriidae). — *Lorius domicella* Linnaeus: *Zungengerüst*. ***A***, von dorsal, ***B***, von ventral, ***C***, von lateral gesehen. (*b*) Copula der Zungenbeinhörner (»Entoglossum«); (*c*) Gelenkpfanne derselben; (*cb*) Epibranchiale; (*e*) das paarige Paraglossale; (*h*) Symphyse der »Parahyalia«; (*hb*) Keratobranchiale; (*p*) Muskelfortsatz der Copula (»Parahyale«); (*u*) aboraler Fortsatz der Copula (»Urohyale«). (Nach Mivart, 1895)

Sie ist bei den *Loriiden* für das Auflecken von Nektar und Pollen eingerichtet und dementsprechend nicht nur weit vorstreckbar, sondern auch, um die Worte Weinlands (1854) zu gebrauchen, »auf der ganzen Oberfläche des vorderen Viertels mit langen, steifen, in dichten Parallelreihen stehenden Borsten besetzt, welche diesen Teil zu einer rauhen Bürste machen. Diese Bürste erscheint vorn in einem Halbkreis, etwas über den Zungenrand vorhängend, während die hinteren 2 Drittel derselben in 2 seitliche Partien geschieden sind durch eine muskulöse mittlere Brücke, die von der fleischigen Basis der Zunge kommt und zur Bewegung der sonderbaren Zungenspitze dient« (Figur 479). Eine jede dieser Borsten besteht aus einem Zylinder von übereinandergeschichteten, elastischen Fasern, außen umgeben vom stark verhornten Epithel. Sie nutzen sich beim Gebrauch stark ab und besitzen daher ein Dauerwachstum: in ihre Pulpahöhle, die das untere Drittel einnimmt, steigen 1, selten 2 Gefäßschlingen auf (Figur 479, *e*). Nerven werden in den Borsten vermißt.

Wiederum einen anderen Gebrauch von seiner Zunge macht der Schwarze Kakadu, *Microglossus*, der sich vorzugsweise vom Inhalt äußerst hartschaliger Früchte, wie derer von *Canarium*, nährt. Nachdem er diese mit seinem gewaltigen Schnabel zertrümmert und zerfeilt hat, läßt er die Brocken zu Boden fallen und leckt die verwertbaren Bestandteile des Kernes einzeln wieder auf. Seine rosarote Zunge ist verhältnismäßig klein, aber äußerst beweglich.

Sie endet in einer schwarzen, eichelförmigen Spitze, welche so eingerollt werden kann, daß sie die Gestalt eines Löffelchens annimmt, mit dem die kleinen Krümel aufgeschöpft werden können, »und während er sie weiter nach hinten auf den Zungenrücken gleiten läßt, wölben sich rechts und links die Zungenränder anschließend darüber, eine bedeckte Rinne bildend, in welcher die Speise fortgeschoben wird« (E. von Martens, 1863).

Die freie Spitze des Oberschnabels wird von den meisten Papageien als ein Haken verwendet, an dem sich der Vogel beim Klettern im Gezweig hochzieht. In anderer Weise wird sie von der Kakadu-Gattung *Licmetis* benützt: diese Vögel leben hauptsächlich von Knollen und Zwiebeln und graben sie mit ihrer Oberschnabelspitze aus der Erde. Der *Licmetis*-Schnabel weicht daher auch stark vom *Cacatua*-Schnabel ab: seine Spitze



Figur 479. Psittaci (Loriidae). — *Lorius garrulus* Linnaeus: *1*, *Zunge*, an der Spitze dicht mit aufrechtstehenden Borstenpapillen (*a*) besetzt; (*b*) der die Ventralfläche der Zungenspitze bekleidende hornige »Nagel«; (*c*) Kehlspalt; (*d*) Papillen der Schleimhaut. — *2*, *Borstenpapillen der Zungenspitze*, 50-fach vergrößert, mit der die Papillenbasis einnehmenden Blutgefäßschlinge (*e*) und abgenützter Spitze. (Nach Weinland, 1854)

ist nicht stark hakig gekrümmt, sondern zu einem langgestreckten Grabstock geworden. Eine ähnliche Art des Nahrungserwerbes hat bei einem chilenischen Sittich, *Enicognathus leptorhynchus*, zu einer ganz ähnlichen Schnabelform geführt (Figur 480).

Jagd auf fliegende Beutetiere

Selbst unter den mit recht gutem Flugvermögen begabten Arten lesen viele ihre Beute nur vom Boden oder aus der Vegetation auf, andere wiederum tun das selten oder gar niemals, sind also auf den Fang fliegender Beutetiere eingestellt. Hinsichtlich des Grades der Anpassungen an diese Jagdweise bestehen freilich beträchtliche Unterschiede. Die Mehrzahl der »schnäppenden« Insectenfänger lauert von freier Warte herab auf vorüberfliegende Beute und kehrt mit dem gepackten Opfer zum Ansitz zurück, um es dort zu verschlingen (wie die *Meropidae*, *Galbulidae*, *Bucconidae*, *Trogonidae*, die *Todi*, viele *Halcyones*, unter den Passeres viele

Figur 480. Psittaci. — *Enicognathus leptorhynchus* King: zum Grabspatel verlängerter Oberschnabel. (Nach Le Maout, 1855)

Muscicapidae und *Tyrannidae*, ferner *Artamus* und *Pseudochelidon*). Die Füße solcher Insectenfänger sind meist schwächlich und stark verkürzt, zuweilen so sehr, daß der Vogel nicht mehr imstande ist, damit Schreit- oder Hüpfbewegungen auszuführen und für jede Ortsveränderung auf den Gebrauch seiner Schwingen angewiesen ist (*Meropidae, Galbulidae, Coraciidae, Halcyones, Trogonidae*); ihre Mundspalte ist oft, aber durchaus nicht stets, auffällig breit — fehlt diese adaptive Verbreiterung, so bilden nur kleine Insecten (*Hymenopteren* bei den *Meropidae*, *Lepidopteren-Leiber* bei den *Galbulidae*) die Hauptnahrung.

Figur 481. Caprimulgi. — *Caprimulgus europaeus* Linnaeus, »Nachtschwalbe«: *aufs äußerste aufgesperrter Schnabel* (Abwehrstellung). (Nach Heinroth, 1926)

Als Flugjäger haben sich für den Insectenfang am weitesten spezialisiert die *Caprimulgidae*, *Micropodidae* und *Hirundinidae*. Sie kehren nicht nach jedem Fang zum Auslug zurück, um die Beute dort zu töten und zu zerkleinern, sondern sie gleiten oder flattern in langem Dauerflug durch die Luft und würgen die dabei aufgeschnappten Insecten im Fluge hinab. Bei ihnen ist die Mundspalte auf Kosten der Schnabellänge extrem verbreitert und in dem gleichen Maße, wie sich das Flugskelett streckte und die Handschwingenlänge zunahm, die Verkümmerung der hinteren Extremität sehr weit fortgeschritten. Der Mund ist tief gespalten, bei *Caprimulgus* so tief, daß der Kehlspalt distal von der Verbindungslinie der Mundwinkel liegt. So bildet denn der aufgerissene Schnabel einen Fangtrichter (Figur 481); bei *Caprimulgus* wird dessen Öffnung noch dadurch vergrößert, daß sich die Spitzenhälfte des Unterschnabels beim Abspreizen des Unterkiefers in spitzem Winkel nach unten klappt, da sie mit der Basalhälfte gelenkig verbunden ist (oben, Seite 58). Alle diese durch die Luft gleitenden oder rudernden Insectenjäger sperren ihren Schnabel erst im Augenblick des Zuschnappens auf, erkennen also ihre Beute auch in reißendem Fluge. Außer etwa bei *Caprimulgus* wird sie gewöhnlich nicht sogleich hinuntergewürgt, sondern der Vogel sammelt sie im Rachen an und beginnt erst zu schlucken, nachdem sich eine größere Anzahl seiner kleinen Beutetiere angesammelt hat und der so entstandene Ballen von den mächtig entwickelten Schleimdrüsen gehörig eingespeichelt worden ist.

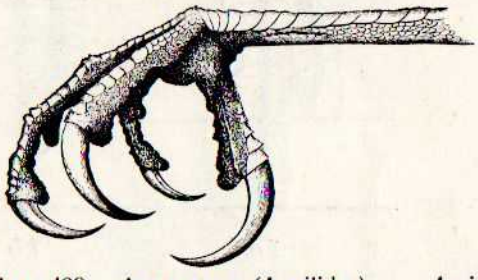
Unter den fliegenden Insecten wird von einer Reihe von Vogelarten auch den stachelbewehrten Hymenopteren nachgestellt; die Giftwirkung des Stiches scheint bei ihnen auszubleiben. Derartige Bienen-Feinde sind vor allem die *Meropidae* und *Artamidae*. Die Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*) aber, welche mitunter vor den Stöcken der Honigbiene eifrig Jagd macht, schnappt dabei, wie schon J. F. Naumann wußte und wie dies neuerdings Weippl (1928) bestätigen konnte, nur die stachellosen Drohnen auf und hütet sich, auch die Arbeiterinnen

zu fangen. Vermutlich läßt sie sich bei dieser Wahl durch den Flugton leiten, nach dem ja auch der Mensch eine Unterscheidung vornehmen kann.

Nahrungsaufnahme bei den Raubvögeln

Da bei den *Raubvögeln* nicht sowohl der Schnabel, als vielmehr der Fuß beim Nahrungserwerb die wichtigste Aufgabe zu erfüllen hat (von den ausschließlich aasfressenden und darum mehr oder minder nacktköpfigen und stets mit einem Lauffuß (Figur 482) ausgerüsteten Formen, den *altweltlichen* und *neuweltlichen Geiern*, abgesehen), so muß hier auf ihn mit einigen Worten eingegangen werden. Der Raubvogel — Tagraubvögel (*Accipitres*) und Eulen (*Striges*) verhalten sich hierin gleich — packt seine Beute nicht nur mit den Füßen, sondern pflegt sie auch, sofern es sich um Säuger und Vögel handelt, mit den Füßen zu töten, indem er entweder seine Krallen einschlägt oder (wie der Sekretär, *Sagittarius*) das gefaßte Opfer mit großer Kraft auf den Boden schmettert. Der Griff ist bei

Figur 482. Accipitres (Cathartidae). — *Sarcorhamphus papa* Linnaeus: *linker Fuß*, als Beispiel für den »Lauffuß« der aasfressenden Raubvögel. Zu vergleichen mit den Figuren 483 bis 486. (Nach Chubb, 1916)

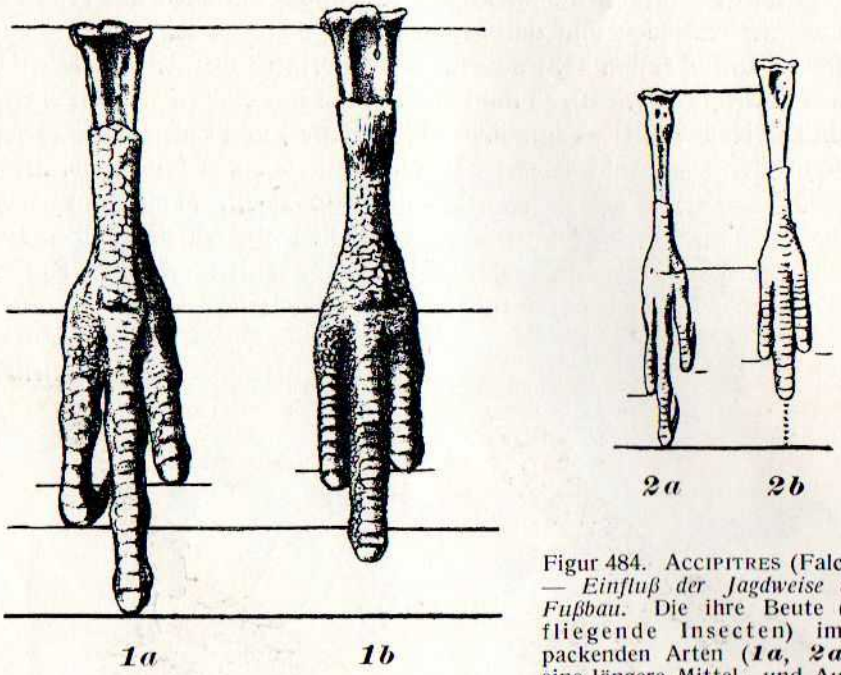


Figur 483. Accipitres (Aquilidae). — *Accipiter cooperi* Bonaparte: *rechter Fuß* mit besonders kräftiger Ausbildung der Kralle der 1. und 2. Zehe, die den »Greifzirkel« bilden. (Nach Coues, 1884)

den *Accipitres* ein anderer als bei den *Striges*. Bei den *Accipitres* bilden, analog der Spitze von Daumen und Zeigefinger der menschlichen Hand, die Kralle der 1. Zehe (Hinterzehe) und der 2. Zehe (Innenzehe) zusammen den »Greifzirkel« und pflegen daher kräftiger und länger zu sein als die Kralle der Mittel- und Außenzehe, da diese mehr zum Halten und Umspannen dienen (Figur 483). Das ist besonders deutlich am Fuß von *Aquila*, *Hieraaëtus*, *Ictinaëtus*, *Harpya* und anderen Räubern, aber auch bei den langzehigen *Falco*- und *Accipiter*-Arten ausgeprägt. Die *Striges* hingegen umklammern ihre Beute oft von 3 Seiten her, denn die 4. Zehe (Außenzehe) ist ja bei ihnen zur »Wende-Zehe« geworden, die je nach Bedarf entweder außen-seitlich gestellt oder den beiden vorderen oder der hinteren gegenübergestellt wird. Die 4 Krallen sind daher bei ihnen von annähernd gleicher Länge (Figur 486, 2). Beim Einschlagen wird das Krallenglied aller Raubvögel nahezu rechtwinkelig von der vorangehenden Phalanx abgebogen und durch einen in der Verzahnung von Beugersehne und Sehnenscheide bestehenden Sperrmechanismus in dieser Stellung festgehalten.

Die selbst bei nahe verwandten Arten oft verschiedene Jagdweise der Raubvögel drückt dem Fußbau aufs deutlichste ihren Stempel auf. Die Mehrzahl von ihnen greift ihre Beute vom Boden oder aus dem Gezweig auf, einige aber, nämlich außer dem »Fledermaushabicht«, *Machaerhamphus*, auch die langschwingigsten

und zugleich kurzschwänzigsten Falken (wie *Falco subbuteo, severus, longipennis, eleonorae, chiquera, subniger, aesalon, peregrinus*) jagen, *den Schwalben und Seglern entsprechend*, nur in der Luft. Verglichen mit ihren nächsten, mehr für



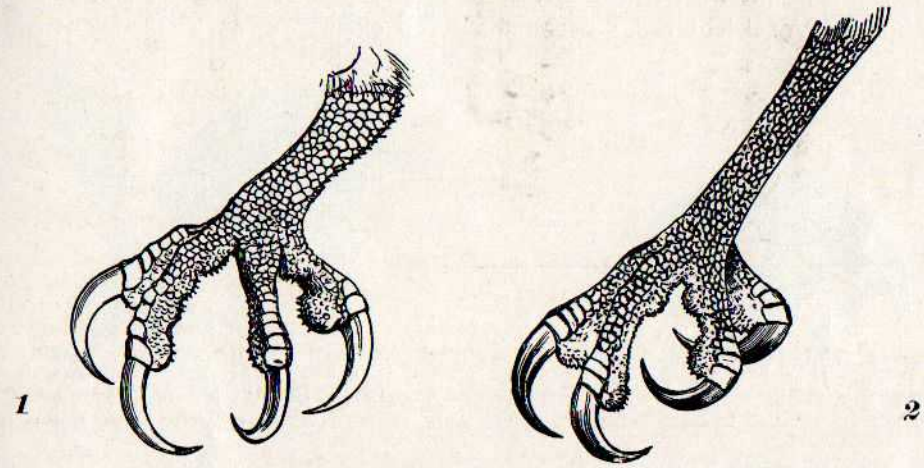
Figur 484. ACCIPITRES (Falconidae). — *Einfluß der Jagdweise auf den Fußbau.* Die ihre Beute (Vögel, fliegende Insecten) im Fluge packenden Arten (***1a***, ***2a***) haben eine längere Mittel- und Außenzehe und einen kürzeren Lauf als die Säugetierfresser (***1b***, ***2b***). Jeweils ist der *rechte Fuß* dargestellt; als Richtachse wurde die Achse gewählt, die durch das Gelenk zwischen Tarsometatarsus und 3. Zehe führt. (***1a***) *Falco peregrinus* Tunstall; (***1b***) *Falco cherrug* Gray; (***2a***) *Falco subbuteo* Linnaeus; (***2b***) *Falco tinnunculus* Linnaeus. (Nach Kleinschmidt aus Engelmann, 1928)

Figur 485. ACCIPITRES (Aquilidae). — *Accipiter fuscus* Gmelin: *linker Fuß* (und Schnabel), als Beispiel für den Fußbau eines Sperbers, der hauptsächlich von kleinen Vögeln lebt und seine Beute bis in dichtes Gestrüpp hinein verfolgt: sehr langer, schlanker Lauf, lange Mittelzehe. Verkleinerung $^3/_4$. (Nach Ridgway, 1874)

Säugetier-Fang eingerichteten Verwandten haben die zuletzt genannten längere und schlankere Mittel- und Außenzehen, sowie einen kürzeren Lauf (Figur 484). Die Streckung der Zehen (und Krallen) begünstigt das Umspannen fliegender Beute, erschwert aber das Schreiten auf ebener Fläche — sie ist nicht nur bei den obenerwähnten Formen, sondern auch bei den vogelfressenden Arten der Gattung *Accipiter* (Figur 485) im Gegensatz zu den reptilienfressenden erfolgt. Der längere Lauf der Säugetier- und Reptilienfänger hingegen, der mit einem längeren, also für rasches Bremsen und Wenden eingerichteten Schwanz in engster Verbundenheit steht, erleichtert dem auf den Boden niederstoßenden Vogel, den Aufprall abzufangen und auf seine Beute zuzulaufen.

Bei fischfressenden Raubvögeln erheben sich die Hornschuppen, welche die Zehensohlen bekleiden, als scharfe Stacheln. Diese Eigentümlichkeit ermöglicht das Festhalten schlüpfriger Beute; sie ist nicht allein bezeichnend für die Fischfresser unter den Accipitres (*Pandion*, *Busarellus*, in geringerem Grade auch *Haliaëtus* und *Haliastur*), sondern sie findet sich auch bei den Fischeulen (*Ketupa*, *Scotopelia*). Der Grad der Konvergenz von Fisch-Adlern und Fisch-Eulen wird noch dadurch vergrößert, daß diese als einzige unter den Eulen einen gänzlich unbefiederten, nicht einmal mit Borsten bekleideten Tarsus haben (Figuren 486, *1*, *2*).

Wie C. L. Brehm (1820) wohl mit Recht vermutete, erfüllt die dichte Tarsusbefiederung *der Eulen* wie so manche andere Besonderheit ihres Federkleides die Aufgabe, den lautlosen Flug sicherzustellen, »da befiederte Teile bei heftiger Bewegung in der Luft offenbar weniger Geräusch machen als unbefiederte«. Bei den Fisch-Eulen aber, die ihre Füße bei der Jagd tief ins Wasser tauchen müssen,



Figur 486. *Linker Fuß* (*1*) des Fischadlers (*Pandion haliaëtus* Linnaeus) und (*2*) der Fischeule (*Ketupa zeylonensis* Linnaeus). Man beachte die weitgehende Konvergenz in Laufbekleidung, Schildchenform der Zehensohlen und Krallengestallt, eine Folge gleichsinniger Anpassung an das Ergreifen von Fischen. Beim Fischadler ist als einzigem unter den Accipitres die 4. Zehe wie bei den Striges zur Wendezehe geworden. (Nach Blanford, 1895)

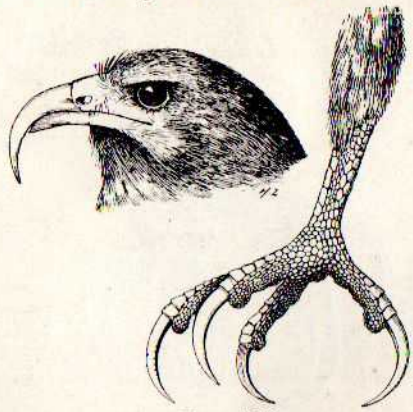
mußten diese Lauffedern infolge ständiger Abnutzung schließlich selbst in ihrer Anlage so vollständig verschwinden, wie die Nasenborsten bei den in der Erde wühlenden Saatkrähen (*Corvus frugilegus*).

Da kein Raubvogel die Beute in den Schnabel nimmt, ehe sie nicht von den Füßen umklammert worden ist (selbst geflügelte Ameisen und Termiten werden von den kleinsten *Falken-Arten* in der Luft »gegriffen«, um im Fluge zum Schnabel weitergereicht zu werden), so stehen die Besonderheiten des Schnabelbaues bei ihnen im wesentlichen nur mit der Art, die Nahrung zu zerkleinern, im Zusammenhang. Die *Eulen* sind dabei (außer wenn sie Junge füttern) nicht in gleichem Maße wie die Tagraubvögel darauf eingestellt, vor dem Kröpfen das Verdauliche vom Unverdaulichen zu trennen; sie würgen zum Beispiel kleine Säuger unzerstückelt mitsamt dem Fell und Schädel hinunter, was *Tagraubvögel* nie tun: letztere balgen vielmehr auch Mäuse sorgfältig ab und lassen die Haut zurück, und größere Beute rupfen sie umständlich. Dies hängt damit zusammen, daß die Eulen keinen Kropf besitzen, sich also eine oft wiederholte Gewöllbildung leisten können, während

die Tagraubvögel vor dem Auswerfen von Gewöllen zu mehrstündigem Fasten genötigt sind, weil andernfalls der Kropfinhalt den Ausgang versperren würde. Die Ansammlung unverdaulicher Nahrungsbestandteile im Magen ist also den Tagraubvögeln sehr unerwünscht und wird möglichst eingeschränkt. Beim Zerpflücken der Beute leistet den Falken ein paariger, von einem Knochenzapfen gestützter »Zahn« der Oberschnabelspitze wichtige Dienste, vor allem wohl dann, wenn es gilt, Chitinbildungen zu entfernen; *Harpagus* besitzt sogar 2 Paare derartiger »Zähne« (Figur 487). Eine ganz ähnliche Bildung tritt am Schnabel der insectenfressenden Würger (*Lanius*) auf und hat hier wohl die gleiche Aufgabe, denn auch darin stimmen die Würger mit den Tagraubvögeln überein, daß sie die Beute mit dem Fuß umklammern und »abbeißen«.

Unter den Tagraubvögeln verdient eine Art, der Schneckenhabicht *Rostrhamus sociabilis*, als Ernährungs-Spezialist mit engsten Anpassungen noch besonders erwähnt zu werden. Dieser in den Tropen des nördlichen Südamerika beheimatete Vogel lebt fast ausschließlich von einer großen Sumpfschnecke,

Figur 487.



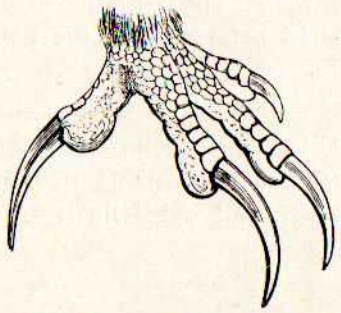
Figur 488.

Figur 487. Accipitres. — *Harpagus bidentatus* Latham: Schneide des Oberschnabels in 2 »Zähne« ausgezogen. (Nach Chubb, 1916)

Figur 488. Accipitres. — *Rostrhamus sociabilis* Vieillot: *Kopf und rechter Fuß*, beide für die Überwältigung der großen Gehäuseschnecke *Ampullarius dolioides* spezialisiert. Verkleinerung $^1/_2$. (Nach H. Lang, 1924)

Ampullarius dolioides. Am späten Nachmittag, wenn diese Lungenschnecken besonders häufig an der Oberfläche erscheinen, um die Atemluft zu erneuern, streicht *Rostrhamus* ganz niedrig über die Sümpfe hinweg und greift die erspähte Beute mit den dafür besonders gebildeten, langen Krallen eines Fußes (Figur 488). Dann bäumt er mit einem Beine auf, im Fuß des anderen die Schnecke so haltend, daß sie aus dem Gehäuse hervorkriechen kann. Sobald sie sich herauswagt, folgt der nächste Akt des Dramas: blitzschnell durchbohrt die scharfe Spitze des langen, schlanken Oberschnabels (Figur 488) den Körper des Beutetieres dicht hinter dem zähen Operculum, so daß nun die Schnecke daran wie ein wallnußgroßer Klumpen hängt. Eine neue Pause folgt, während der die Muskeln der Schnecke allmählich erschlaffen. Nach einigen Minuten schüttelt *Rostrhamus* kräftig den Kopf, und ehe noch die leichte Schale den Boden erreicht hat, hat der Schneckenhabicht sein Opfer mitsamt dem Operculum verschlungen. Stets erfolgt der Vorgang in der gleichen Weise; nicht das gebrechliche Gehäuse, ja nicht einmal der zarte Rand seiner Mündung wird jemals irgendwie verletzt (H. Lang, 1924).

Es ist auffällig, daß so wenige Vogelarten von ihren Füßen Gebrauch machen, um unter Laub und Erde verborgene Nahrung freizulegen, obwohl doch recht viele Formen ihre Kost am Boden suchen. Denen, die ihre Füße ausgiebig zum Scharren benutzen, sieht man dies meist ohne weiteres an der ungewöhnlich kräftigen Entwickelung von Lauf, Zehen und Nägeln an. Die meisten Hühnervögel (*Galli*) sind Scharrvögel, unter ihnen nehmen die Großfußhühner (*Megapodiidae*) der Leistungsfähigkeit nach die erste Stelle ein. Im Verhältnis zu ihrer Größe kaum weniger gewaltige Scharrfüße wie die Großfußhühner haben einige *Pteroptochidae*, vor allem die Angehörigen der Gattung *Pteroptochos* (= *Hylactes*). Als kraftvolle Scharrer sind weiter zu nennen die Vertreter der australisch-papuanischen Gattung *Orthonyx* und der Leierschwanz (*Menura*). Ferner heißt es von den Arten der madagassischen Gattung *Brachypteracias*, insbesondere der Art *leptosomus*, daß sie ihre Füße bei der Nahrungssuche zu Hilfe nehmen. Das tun endlich auch einige Drosseln (ohne daß es freilich bei ihnen zu deutlichen strukturellen Anpassungen gekommen wäre), insbesondere *Turdus litsitsirupa*, die sich dabei wie ein Huhn anstellt; ganz ausnahmsweise verhält sich auch die Amsel (*Turdus merula*) so. Scharren



Figur 489. Accipitres (Aquilidae). — *Ictinaëtus malayensis* Temminck: *linker Fuß*, mit kurzen Zehen und sehr langen, wenig gekrümmten Nägeln der 1., 2. und 3. Zehe, anscheinend eine Anpassung an das Ergreifen von Vogel-Eiern, von denen dieser große Adler hauptsächlich lebt. (Nach Blanford, 1895)

Unter den größtenteils scharrenden Hühnervögeln bildet der Glanzfasan (*Lophophorus*) eine sehr merkwürdige Ausnahme. Um Erdknollen, Zwiebeln, Insectenlarven und dergleichen aus dem Boden zu holen, verwendet er nämlich seinen Oberschnabel, der zu einer wahren Grabschaufel geworden ist: seine Schneide ragt vorn und seitlich weit über den Unterschnabel hinaus.

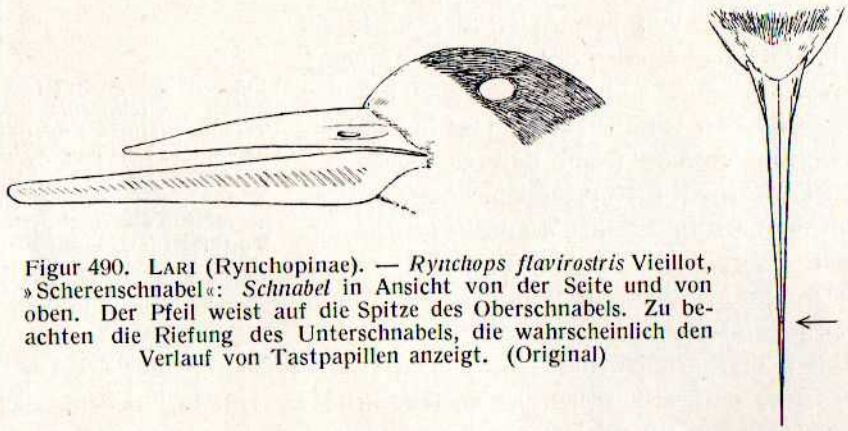
Wie die Tauchervögel ihre Begleiter haben, die sich an sie heften, um ihnen die Beute abzunehmen (unten, Seite 473), so hat auch der *Leierschwanz* in einem kleinen Singvogel, *Pycnoptilus floccosus*, seinen Gefährten, der dem großen Scharrvogel aus den gleichen Motiven folgt wie *Saatkrähe* und *Lachmöwe* dem Pflug. Er heißt darum in Australien »*Pilot-bird*«, denn sein Betragen erinnert an den *Pilot-Fisch*, der *die Haie* umschwimmt (Tregellas, 1921).

Die reichen Nahrungsquellen des Meeres und der Binnengewässer werden von vielen Vögeln ausgenutzt, doch ist die Zahl derer, welche imstande sind, in größere Wassertiefen hinabzudringen, nicht allzu groß, setzt dies doch weitgehende Anpassungen (im Bereich des Bewegungsapparates, des Gefieders, des Sehorganes und so fort) an das Tauchen voraus, die den Vogel zu einer anderen Art des Nahrungserwerbes unfähig machen. Nahrungsaufnahme aus dem Wasser

Die meisten Möwen (*Larus*) und viele Sturmvögel (*Tubinares*) nehmen ihre Nahrung nur von der Wasseroberfläche ab. Einige unter ihnen sind jedoch dazu übergegangen, unter Ausnutzung der Fallgeschwindigkeit ihren Körper ein wenig unter die Oberfläche zu drücken oder zu schieben, doch vermögen sie nur so lange unter Wasser zu bleiben, als die Auswirkung des Falles andauert. Unter den Möwen tun dies gelegentlich *Larus leucopterus* und *Rissa*, unter den

Sturmvögeln *Puffinus puffinus* und *Puffinus gravis*. Ganz in der gleichen Weise stürzt sich der Fischadler (*Pandion*) auf seine Beute. Hier haben wir die Anfänge des Stoßtauchens, das in vollkommenerer und regelmäßigerer Weise von den Seeschwalben (*Sterna*) und manchen schlankschnäbeligen Eisvögeln (wie *Alcedo* und *Ceryle*), und mit größerer Tiefenwirkung von den Tropikvögeln (*Phaëton*) und Tölpeln (*Sula*) geübt wird. Stets läßt sich der Stoßtaucher erst dann fallen, wenn er ein Beutetier erspäht hat; zu dessen Verfolgung unter Wasser ist er nicht befähigt, und die Fehlstöße sind daher häufig.

Ein Sproß der stoßtauchenden Gruppe der Seeschwalben, nämlich die Gattung der Scherenschnäbel, *Rynchops*, hat sich denn auch vor solchen Mißerfolgen dadurch gesichert, daß sie, statt sich aus der Höhe auf die an der Oberfläche erspähte Beute hinabzustürzen, dicht über dem Wasserspiegel hinfliegt und dabei ihren Unterschnabel eintaucht: nicht das Auge, sondern

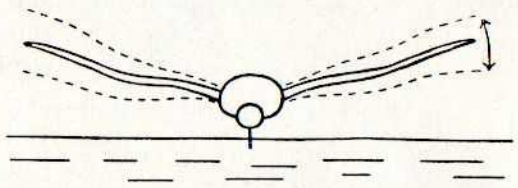


Figur 490. LARI (Rynchopinae). — *Rynchops flavirostris* Vieillot, »Scherenschnabel«: *Schnabel* in Ansicht von der Seite und von oben. Der Pfeil weist auf die Spitze des Oberschnabels. Zu beachten die Riefung des Unterschnabels, die wahrscheinlich den Verlauf von Tastpapillen anzeigt. (Original)

der Tastsinn leitet sie zur Beute hin. Das hat zu tiefgreifenden Veränderungen nicht nur im Bereich der Mundwerkzeuge, sondern des ganzen Bewegungsapparates geführt. Ober- und Unterschnabel sind von den Seiten her so stark zusammengedrückt, daß das Lumen der Schnabelkammer bis auf einen kleinen, nahezu gleichseitig 3-eckigen Raum (an der Basis gelegen) verschwand. Von der Kompression ist vor allem der Unterschnabel betroffen, der wie ein dünnes, 2-schneidiges Papiermesser zugeschärft ist und den Oberschnabel um 15 bis 20 Millimeter überragt (Figur 490). Mit diesem eigenartigen Instrument pflügt der Scherenschnabel gleichsam das Wasser; mit flachen, kaum unter die Horizontale gesenkten Flügelschlägen rudert er über dem unbewegten Spiegel dahin, beugt den von einem kräftigen Hals getragenen Kopf schräg hinab und läßt mit halb geöffneter Mundspalte etwa das Spitzendrittel des Unterschnabels im Wasser gleiten (Figur 491), um dann, wenn es auf eine Beute (kleine Fischchen, vorwiegend aber wohl Entomostraken) stößt, eine rasche Schnappbewegung zu machen oder den Kopf so zu halten, daß der Bissen entlang der oberen Schneide des Unterschnabels in die Mundhöhle gleitet. Ohne Zweifel ist, wie schon W. Marshall (1895) vermutet hat, der Unterschnabel von *Rynchops* stark innerviert; ich möchte annehmen, daß die engstehenden, schräg nach vornoben verlaufenden Riefen, die (etwa 35 bis 40 an Zahl) die Außenflächen von der Basis bis zur Spitze modellieren, den Verlauf von Tastpapillen anzeigen. Selt-

samerweise fehlt es noch ganz an histologischen Untersuchungen. Der Unterschnabel von *Rynchops* ist in solchem Maße auf die Abnutzung seiner Hornbekleidung angewiesen, welche beim Pflügen des Wassers statthat, daß er bei gekäfigten Individuen eine exzessive Länge erreicht (Beebe, 1907). — Wie andere Vögel, die sich bei der Nahrungssuche hauptsächlich vom Tastsinn leiten lassen (*Anas*, *Phoenicopterus*, *Platalea ajaja*, *Scolopax*), geht er seinem Futter sowohl bei Tage wie in der Dunkelheit nach, ja er bevorzugt sogar die Stunden der Dämmerung und der Nacht, wohl um deswillen, weil dann das Plankton reichlicher an die Oberfläche aufsteigt.

Einen Gegensatz zu den Stoßtauchern, mit denen wir uns vor dieser Abschweifung beschäftigten, bilden die Schwimmtaucher. Sie stoßen sich von der Wasseroberfläche mit Ruderschlägen ihrer Füße oder (wie die *Pinguine*) ihrer Flügel in die Tiefe. Die ersten Ansätze hierzu finden wir unter den *Anseres*, und zwar bei den Schwänen, Gänsen und Schwimmenten, welche bei der Nahrungssuche nicht den ganzen Körper unter Wasser drücken, sondern sich durch rudernde Beinbewegungen auf den Kopf stellen, bis sie genau senkrecht stehen und nur ihr Hinterende etwa von der Ansatzstelle der Beine an emporragt: sie »gründeln«. Das tun sie in ganz flachem Wasser, dessen Boden sie auf solche Weise mit dem Schnabel abtasten und schnatternd (siehe oben, Seite 437) abweiden können. Der lange Hals der Schwäne (*Cygnus*) und der Spießente (*Dafila*) ist gewiß eine Anpassung an eine derartige Nahrungsaufnahme. Die Tauchenten machen es anders; auch sie holen ihre Nahrung in der Regel vom Boden der Gewässer herauf, aber stets aus größerer Tiefe; sie tauchen daher völlig unter und pflegen sich durch kräftige Beinstöße zum Teil bis in ziemlich beträchtliche Tiefen hinabzuarbeiten. Ein weiterer Zweig der *Anseres* wird von den Sägern (*Merginae*) gebildet; als äußerst behende Taucher machen sie unter Wasser auf Fische Jagd, sie sind also nicht, wie die übrigen *Anseres*, auf mehr oder minder unbewegliche Beute eingestellt.



Figur 491. Lari (Rynchopinae). — *Rynchops cinerascens* Spix (»Scherenschnabel«): schematische Darstellung der *Körperhaltung und Flügelstellung während des Wasserpflügens*. Die gestrichelten Linien geben die obere und untere Grenze des Flügelschlages an. (Nach Young, 1928)

In ihrer freizügigen Bewegung unter Wasser schließen sich den Sägern die meisten anderen, überwiegend fischfressenden Tauchervögel an, so die *Alcae*, *Podicipedidae*, *Colymbidae*, *Phalacrocoracidae und Sphenisci*, während das Tauchen des Wasserhuhns (*Fulica*) mehr Übereinkunft mit demjenigen der Tauchenten zeigt.

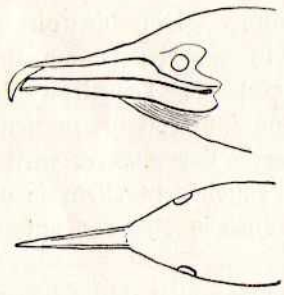
Selbst die vorzüglichsten Tauchervögel verharren bei der Nahrungssuche wohl nur in ganz seltenen Ausnahmen länger als etwa 90 Sekunden unter Wasser (meist nur wesentlich kürzere Zeit), und es scheint nur sehr gelegentlich vorzukommen, daß sie dabei in größere Tiefen als etwa 10 bis 12 Meter gelangen.

Die Tauchenten halten sich im allgemeinen an ziemlich seichte Stellen, insbesondere jene Arten, die — gleich den *Schwänen* und *Bernikelgänsen* (*Branta*) —, wenigstens außerhalb der Brutzeit, hauptsächlich von Wasserpflanzen leben. Dazu rechnen in Europa *Nyroca ferina* (die Tafelente) und *Nyroca nyroca* (die

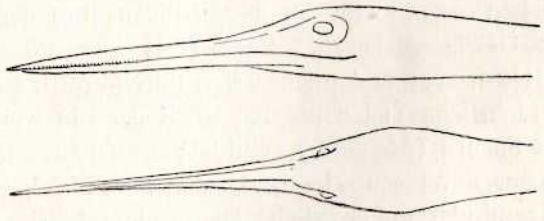
Moorente) und in Amerika *Nyroca vallisneria*, die von ihrer Lieblingsnahrung, den Wurzelstöcken und Winterknospen der *Vallisneria spiralis*, ihren Namen hat. Sie holen ihre Nahrung meist nur aus 1 bis 2 Meter Tiefe herauf. Größer ist in vielen Fällen die Tauchtiefe jener Arten, die marine Muscheln und Schnecken fressen, wie *Somateria, Oidemia, Clangula hyemalis*. Diese sieht man oft ihre Beute aus 3 bis 6, gelegentlich aber gar aus 8 bis 10 Meter Tiefe emporbringen. Besteht sie aus kleinen Mollusken, so wird sie unter Wasser verschlungen, nur große Beutestücke müssen über Wasser zurechtgeschoben werden. Oft findet man den Magen und den ganzen Ösophagus solcher Muschelfresser vollgestopft: in einer Eiderente (*Somateria mollissima*) hat man nicht weniger als 114 Miesmuscheln (*Mytilus*) gezählt, aus deren Schalen der Inhalt zum Teil schon ausgedaut war, und bei einer Samtente (*Oidemia fusca*) beherbergten Schlund und Magen 45 Austern (*Ostrea*).

Figur 492. Alcae. — *Alca torda* Linnaeus, »Tordalk«, mit 6 quergefaßten Sandaalen (*Ammodytes lanceolatus*) zum Brutfelsen zurückkehrend. (Nach Frohawk, 1910)

Wenn Tauchenten am Boden des Gewässers angelangt sind, so stehen sie natürlich auf dem Kopfe und reißen ihre Beute mit der hornigen Spitze des Oberschnabels (dem »Nagel«) oder durch Festbeißen ab. In ähnlicher Weise scheinen die Alken (*Alca*) und Papageitaucher (*Fratercula, Lunda*) ihren Fang zu bewältigen,



Figur 493.



Figur 494.

Figur 493. Steganopodes (Phalacrocoracidae). — *Phalacrocorax javanicus* Horsfield: *Schnabel* von der Seite und von oben. Stark verkleinert.

Figur 494. Steganopodes (Phalacrocoracidae). — *Anhinga rufa* Lacépède: *Schnabel* von der Seite und von oben. (Zum Text auf Seite 473). Stark verkleinert.

wenn er aus Sandaalen (*Ammodytes*) besteht: der im Sande halb vergrabene Fisch wird quer gefaßt, möglichst weit nach dem Mundwinkel hin geschoben und mit der Zunge fest gegen den Gaumen gepreßt, wodurch der Unterschnabel unter Wasser zu neuem Griff frei wird. So können denn diese Vögel mit einer ganzen Reihe quer im Schnabel gehaltener Fischchen (Figur 492) zu ihren Jungen zurück-

kehren. Man möchte vermuten, daß der hohe, seitlich stark komprimierte Schnabel der *Alken* und *Papageitaucher* (Figur 11) bei diesem Geschäft als ein in den Sand eindringendes Grabwerkzeug wirkt; er wäre dann also den Grabschnäbeln der Papageien *Enicognathus* und *Licmetis* an die Seite zu stellen.

Im Gegensatz zu den echten Stoßtauchern (*Sula, Phaëton, Sterna, Alcedo*), die sämtlich einen ganz geraden, spitz zulaufenden Schnabel haben, sind die fischfressenden Schwimmtaucher zum Teil mit einem scharfen Schnabelhaken ausgerüstet (*Mergus, Phalacrocorax, Alca, Spheniscus*). Den allergewandtesten unter den Schwimmtauchern, den Schlangenhalsvögeln (*Anhinga*), fehlt freilich dieser Schnabelhaken im Gegensatz zu ihren nächsten Verwandten, den Kormoranen (*Phalacrocorax*); ihr Schnabel ist vielmehr wie ein Stilett geformt (Figur 493, 494). Solche Bildung mußte unverständlich bleiben, bevor man die Jagdweise von *Anhinga* kannte. W. A. Forbes (1882) schildert sie wie folgt: »Die Schlangenhalsvögel fressen stets unter Wasser. Die Flügel beim Schwimmen halb ausgebreitet (wiewohl die Fortbewegung ausschließlich mit den Füßen geschieht), verfolgt der Vogel kleine Fische mit einer seltsamen, ruckweisen Bewegung von Kopf und Hals, so wie ein Mensch eine Lanze oder Harpune ins Gleichgewicht bringt, bevor er sie schleudert. In Stoßnähe angelangt, durchbohrt er plötzlich in wunderbar sicherem Stich den Fisch mit der Schnabelspitze und kommt dann sofort an die Oberfläche, wo der Fisch durch kräftige Rucke des Kopfes und Halses vom Schnabel abgeschüttelt und in die Luft geschleudert wird. Dann packt ihn der Vogel aufs neue und verschlingt ihn, gewöhnlich mit dem Kopfe voran.« Die Bewegungen der Halswirbelsäule, die den Harpunier-Apparat des Schlangenhalsvogels vervollständigt und sehr eigenartig gebaut ist, werden in einem späteren Abschnitt beschrieben werden.

Unter den Seevögeln sind, wie wir schon bemerkten, gar manche außerstande, zu tauchen. Einige ersetzen diese Fähigkeit dadurch, daß sie Koprophagen geworden sind, wie die Elfenbeinmöwe (*Pagophila eburnea*), deren Hauptnahrung (nach le Roi, 1911) die Losung der *Bären, Walrosse* und besonders der *Robben* bildet, oder daß sie andere Vogelarten für sich arbeiten lassen und ihnen die Beute abnehmen. So findet man (nach F. Steinbacher, 1929) die Scharen der auf einem märkischen See überwinternden Gänsesäger (*Mergus merganser*) stets vergesellschaftet mit Sturmmöwen (*Larus canus*), die die auftauchenden Säger bedrängen, um sie zur Hergabe des Fanges zu zwingen. Noch deutlicher ist diese Eigentümlichkeit bei einigen gewandten Fliegern, nämlich den Raubmöwen (*Stercorarius*) und den Fregattvögeln (*Fregata*) ausgeprägt, welche andere, schwächere oder weniger flugbegabte Seevögel so lange aufs hartnäckigste im Fluge verfolgen, bis das eingeschüchterte Opfer seinen Fang durch Auswürgen von sich gibt. Ehe der ausgespieene Fisch in den Wellen verschwindet, hat ihn der Pirat gewöhnlich im Sturzflug erreicht und gepackt. Faber (1826) nennt diese Beuteschmarotzer daher »Luftstoßtaucher«.

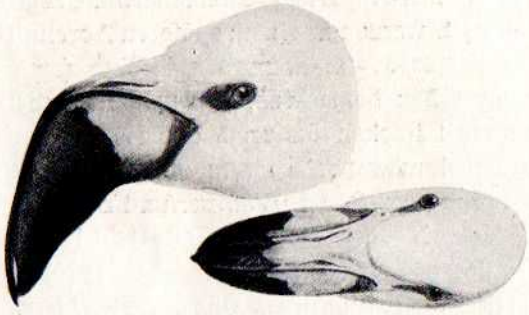
Der kleine Wassertreter (*Phalaropus lobatus*), der trotz mangelnder Tauchfähigkeit den größten Teil seines Lebens auf den Wellen verbringt, muß sich in anderer Weise helfen. Oft sieht man ihn, wie er sich in flachem Wasser mit großer Geschwindigkeit um seine eigene Achse dreht, um durch den erzeugten Strudel das Plankton heraufzuwirbeln. Nach mehreren Umdrehungen hält er inne und schnappt behende die winzigen Beutetierchen von der Oberfläche ab. Die

wirbelnden Umdrehungen werden bisweilen auch von heftigem Schlagen des Wassers mit den Flügeln begleitet (Figur 495).

Eine damit verwandte Erscheinung ist das Kreisschwimmen der Löffelenten (*Dafila*). »Es ist eine merkwürdige Eigenschaft aller Löffelenten, daß sie, zu mehreren vereint, eine dicht hinter der anderen herschwimmen, so daß sich der Kopf des einzelnen Vogels unmittelbar unter dem Schwanz des Vorgängers befindet. Dabei durchschnattern sie fortwährend das Wasser und rudern oft im Kreis herum; auf diese Weise wird die die Nahrung aufwirbelnde Beinbewegung vom Hintermann ausgenutzt« (Heinroth, 1928).

Figur 495. LIMICOLAE. — *Phalaropus lobatus* Linnaeus, »Schmalschnäbliger Wassertreter«: der Vogel wirbelt durch rasche Kreiselbewegung des Körpers *das Plankton* von der Tiefe an die Oberfläche des Wassers. (Nach Bahr, 1907)

[Hier haben wir ein Beispiel dafür, daß die Vorteile gemeinsamer Nahrungssuche voll ausgenutzt werden. Eine scheinbar planmäßige Treibjagd auf Fische führen manche Steganopodes (*Phalacrocorax, Anhinga, Pelecanus*) nicht selten aus. Heinroth (1903) beobachtete dieses Schauspiel beim indischen Schlangenhalsvogel (*Anhinga rufa melanogaster*). »Um zu fischen, gesellen sich Tausende, ja vielleicht Zehntausende zusammen, bilden einen Schwarm von einem oder mehreren Hundert Metern Länge und einigen Metern Tiefe und rücken in der Weise über und unter dem Wasser vor, daß die Vordersten untertauchen, nun von den Fliegenden überholt werden und nach dem Auftauchen wieder fliegend nacheilen; der ganze Zug bewegt sich also gewissermaßen walzenartig vorwärts.«]

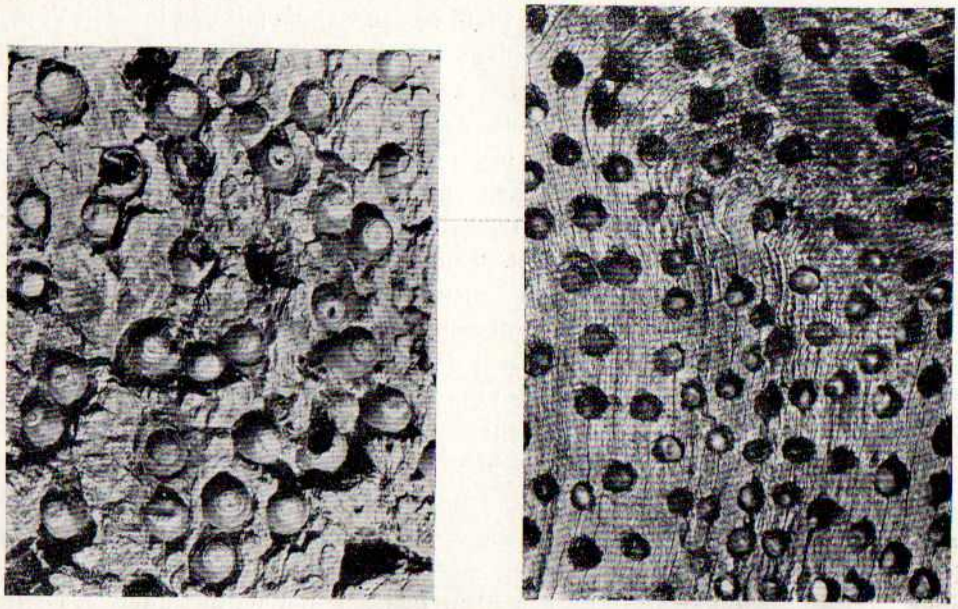


Figur 496. PHOENICOPTERI. — *Phoenicopterus andinus* Philippi: *Kopf* in Ansicht von der Seite und von oben. (Nach Rahmer, 1887)

Mangelndes Tauchvermögen kann endlich durch Hochbeinigkeit ersetzt werden. Viele am Rande der Gewässer fischende *Ardeae* und *Ciconiae*, einige *Limicolae* (wie *Recurvirostra* und *Himantopus*) geben eindrucksvolle Beispiele hierfür ab. Einige derart stelzbeinige Vögel sind sogar dazu übergegangen, »im Trüben zu fischen«, also ihre Nahrung zu ertasten. Wir wollen uns hier auf ein Beispiel beschränken: den Flamingo (*Phoenicopterus ruber*).

Im Wasser stehend, das ihm mitunter bis an den Bauch reicht, senkt er seinen langen Hals auf den schlammigen Grund hinab, und zwar so, daß sein in der Mitte nahezu rechtwinkelig nach unten abgebogener Schnabel (Figur 496) mit der Dorsalseite der vorderen Oberschnabelhälfte dem Boden aufliegt. Nun öffnet und schließt er, wie eine Schwimmente »schnatternd«, den Schnabel, um den Schlamm einzuziehen und zu filtern. Dabei wird nicht, wie bei anderen Vögeln, der Unterschnabel abgewinkelt, sondern der Oberschnabel ist der bewegliche, der weitaus voluminösere Unterschnabel der feststehende Arm; um mit J. F. Naumann zu reden, ist der Oberschnabel gewissermaßen der Deckel einer bauchigen Dose,

in die eine sehr umfangreiche, fleischige Zunge eingeschlossen ist. Diese letztere vervollständigt im Verein mit den dichtstehenden seitlichen Lamellen des Ober- und Unterschnabels den Seihapparat, der im Prinzip so gut mit dem der Enten übereinstimmt, daß man eine Zeitlang Enten und Flamingos als *Lamellirostres* zusammenfaßte, während man die Flamingos heute neben die *Ciconiae* stellt. Um den Schlamm aufzuwirbeln und die Wirkung der schnatternden Schnabelbewegungen zu verstärken, pflegen die Flamingos vor dem Seihen oder während desselben mit ihren »Schwimmfüßen« auf der Stelle zu treten. Was als verwertbarer Rückstand verschluckt wird, sind meist kleine Crustaceen wie *Artemia salina*, aber auch kleine Schnecken (*Cerithium*) und Muscheln. Die äußerst reiche Versorgung des Flamingo-Schnabels mit Tastkörperchen ist von Jobert (1872) beschrieben worden.



1 *2*

Figur 497. Pici (Picidae). — *Melanerpes formicivorus* Swainson, »Sammelspecht«: *1*, in der Rinde eines abgestorbenen Eichenastes gespeicherte *Eicheln*; *2*, *Steinchen*, die der Specht offenbar in Ermangelung von Eicheln in die Löcher geklemmt hat, welche er für die Aufnahme von Eicheln vorbereitet hatte. (Nach W. E. Ritter, 1921)

Vorrat-Sammeln

Die gefundene Beute wird von den meisten Vögeln sogleich verzehrt. Unter denen, welche bei Nahrungsüberfluß Vorräte sammeln, ist der kalifornisch-mittelamerikanische »Sammelspecht«, *Melanerpes formicivorus*, hervorzuheben, der sich seine Vorratskammern gewöhnlich in folgender Weise anlegt: Er hackt in die Rinde starker Bäume (meist Kiefern oder Zedern) nur für den Zweck des Eichelspeicherns Löcher und klemmt die Eicheln einzeln hinein. Die Zahl der so an einem einzigen Stamme gespeicherten Eicheln kann 1000 überschreiten. Das Eintragen erfolgt nur während einer kurzen Zeit des Jahres, nämlich unmittelbar nach dem Eichelabfall; bis zur nächsten Eichelernte pflegt die »Vorratskammer« geleert zu sein. In schlechten Eicheljahren befriedigt der Specht seinen Speicherungstrieb zuweilen in der Weise, daß er statt der Eicheln Steine gleicher Größe in die geschaffenen Löcher klemmt (W. E. Ritter, 1921) (Figur 497, *1*, *2*). H. de Saussure

(1858), dessen Bericht oft zitiert worden ist, beschreibt eine etwas andere Art der Eichelspeicherung dieses Spechtes; im Hochland von Mexiko legt er nämlich nach unserem Gewährsmann seine Vorratskammern im Inneren der hohlen Blütenstengel von Agaven an, um einige Monate nach der Ernte darauf zurückzugreifen. Er zieht dann die Eicheln einzeln wieder heraus und klemmt sie in selbstgeschaffene Löcher von Yucca-Stengeln, wo er sie aufhämmert.

[Eine nahe verwandte Triebhandlung ist vom Großen Buntspecht (*Dryobates major*) seit alters bekannt: nämlich die Anlage einer »Spechtschmiede«. Wenn der Buntspecht Kiefern- oder Fichtensamen fressen will, die den ganzen Herbst und Winter hindurch seine Hauptnahrung bilden, so klemmt er den mit dem Schnabel vom Baum gerissenen Zapfen in eine dafür ausgemeißelte Rindenstelle oder eine etwas vorbereitete, enge Astgabel in der Weise ein, daß die Spitze nach oben oder nach vorn oben zeigt. »Jetzt faßt er den Zapfen mit den inneren Vorderzehen und hackt so lange auf die Spitze, bis die Deckelchen zerspalten werden und der Samen herausgeklaubt werden kann. Ist er mit einem Zapfen fertig, was 3 bis 4 Minuten Zeit kostet, so holt er einen anderen auf dieselbe Weise, wirft aber den vorigen nie eher herab, als bis er den anderen in das Loch legen kann. Dieses Geschäft setzt er oft den größten Teil des Tages fort, und zwar auf einem und demselben Baum« (C. L. Brehm, 1820). Wie der Zapfenwechsel vor sich geht, konnte L. Schuster (1927) beobachten. Der Buntspecht riß einen Fichtenzapfen los und ergriff ihn im Fallen mit den Zehen, um seiner Schmiede zuzufliegen und den in ihr steckenden Zapfen mit dem Schnabel zu entfernen.]

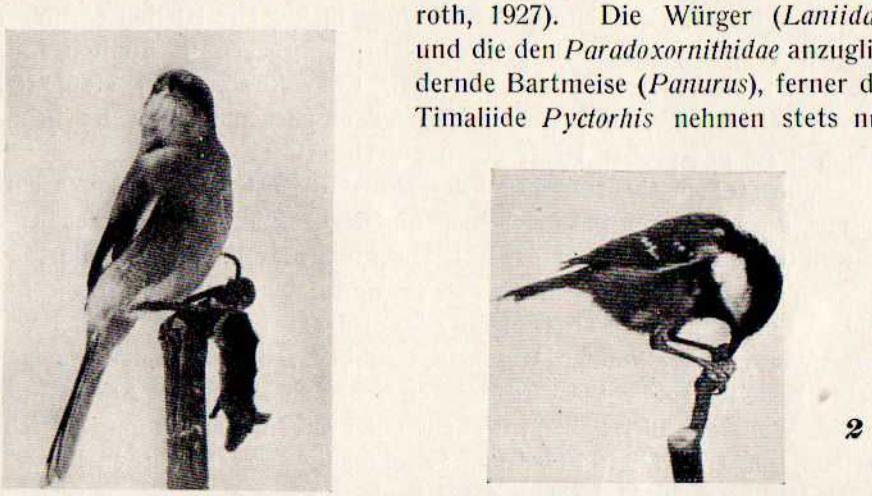
In den Anfangsstadien macht sich der Sammeltrieb auch bei *Sitta* und einigen *Corviden* bemerkbar. Unter den Corviden hat er beim Tannenhäher (*Nucifraga*) auffällige Formen angenommen: zur Zeit der Eichel-, Haselnuß- oder Zirbelnußreife füllt sich der Vogel seinen im oberen Abschnitt sehr dehnungsfähigen Schlund (den »Kehlsack«) prall mit den abgepflückten Nüssen, um sie an einem verborgenen Fleck am Boden wieder auszuwürgen und einzeln in die Erde, unter Wurzeln und dergleichen zu stecken. Daß sich der Tannenhäher seine Verstecke für längere Zeit genau zu merken und darum auch aus seiner Handlungsweise Vorteil zu ziehen vermag, wird durch die Feststellungen von Heinroth und M. Hertz über das Gedächtnis der Rabenvögel zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht. Immerhin mag manche Nuß vergessen werden und so auch diese Triebhandlung der Vögel in den Dienst der Pflanzenverbreitung treten (»synzoische« Ausbreitung).

Nach den Mitteilungen von Palmgren (1916) zu schließen, gehört sogar eine Eule, der Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*) zu denjenigen Vögeln, die für Zeiten der Not Vorräte eintragen. Man hat in der Schlafhöhle dieses Käuzchens zur Winterzeit eine ganze Anzahl toter Kleinvögel und Nager vorgefunden. Eulen besitzen ja keinen Kropf, sie können daher nicht, wie die Tagraubvögel, überschüssige Nahrung im Schlund speichern und davon längere Zeit zehren.

Vorräte sammeln endlich einige *Würger*, wie *Lanius collurio, collaris, nigriceps*, indem sie bei Nahrungsüberfluß einen Teil der erbeuteten Tiere (Insecten, junge Vögel, junge Mäuse) auf Dornen spießen und bei Bedarf auf diesen Vorrat zurückgreifen. Doch ist der Trieb nicht bei allen Individuen der Art gleich stark entwickelt.

Zerkleinerung der Nahrung durch Zerrupfen oder Zerschlagen

Oft ist die Beute zu groß, um unzergliedert in den Schnabel aufgenommen zu werden. Die Methoden, sie zu zerkleinern, sind keineswegs überall die gleichen. Die echten Meisen (*Paridae*) und die ihnen auch im System sehr nahe stehenden Rabenvögel (*Corvidae*), ferner einige Fringillidae (*Loxia, Spinus, Carduelis*), anscheinend auch *Capito*, halten sie mit beiden Füßen fest und bearbeiten sie in dieser Umklammerung mit dem Schnabel (Figur 498, *2*). Genau so machen es oft die Eulen (*Striges*) und die Tagraubvögel (*Accipitres*); diese weichen aber insofern ab, als sie sich auf kleinere Beute vielfach nicht mit beiden Füßen stellen, sondern sie frei in einem Fuß halten. Die Eulen fressen dann zwischen der Mittelzehe und Innenzehe heraus, die Tagraubvögel hingegen bilden eine »richtige Faust« und stellen die vorderen 3 Zehen der hinteren gegenüber (Heinroth, 1927). Die Würger (*Laniidae*) und die den *Paradoxornithidae* anzugliedernde Bartmeise (*Panurus*), ferner die Timaliide *Pyctorhis* nehmen stets nur



1 *2*

Figur 498. Passeres. — *Benutzung der Füße bei der Nahrungsaufnahme*: *1*, durch den Raubwürger, *Lanius excubitor* Linnaeus, der die Beute frei in einem Fang hält und den Lauf aufstützt; *2*, durch die Tannenmeise, *Parus ater* Linnaeus, welche die Beute mit beiden Füßen umklammert, um sie mit dem Schnabel bearbeiten zu können. (Nach Heinroth, 1926)

einen Fuß zu Hilfe; sie schließen die Faust um den Nahrungsbrocken »und legen den Lauf auf die Unterlage, so daß die Beute so gehalten wird, als ob ein Mensch etwas in die Hand nähme und den Unterarm aufstützte« (Heinroth) (Figur 498, *1*). Einen Fuß verwenden auch die Purpurhühner (*Porphyrio*) und *die meisten* Papageien (*Psittaci*). Man hat bei Papageien ausgiebige Gelegenheit gehabt, darauf zu achten, ob sie sich dabei mit Vorzug des rechten oder linken Fußes bedienen, und gefunden, daß es unter ihnen Rechtshänder und Linkshänder in ungefähr gleichem Verhältnis gibt. Darüber, welcher Fuß der zum Halten des Bissens benutzte wird, entscheidet wohl ein Zufall in der ersten Jugendzeit; aber an der einmal angenommenen Gewohnheit hält das Individuum (wenigstens in der Gefangenschaft) zähe fest. Auf die gleiche Weise wird, wie wir oben sahen (Seite 440), über Rechtsschnäbeligkeit oder Linksschnäbeligkeit beim Kreuzschnabel (*Loxia*) die Entscheidung getroffen. In der Organisation des Vogels ist die Rechtshändigkeit oder Linkshändigkeit demnach nicht begründet. — Kein Vogel vermag mit seinem Fuß so mannigfache Bewegungen auszuführen wie die *Papageien*, bei denen er zu einer wahren Hand geworden ist. Das äußert sich auch in der Innervierung. Die Zehenhaut ist bei den *Psittaci* mit einer großen

Zahl von Tastpapillen ausgestattet, die sich zu regelmäßigen Tastlinien anordnen und große Herbstsche Körperchen beherbergen. Jobert (1872), dem wir diesen Nachweis verdanken, hat, ebenso wie nach ihm Merkel (1880), in der Zehenhaut *anderer Vögel* vergeblich nach Tastkörperchen gesucht; Will (1850) fand Herbstsche Körperchen, freilich in sehr geringer Zahl, »im Fuß zwischen den Zehen« bei *Buteo*, *Tyto* und *Gallus*. — Der Klaffschnabel, *Anastomus oscitans*, der sich hauptsächlich von der großen Sumpfschnecke *Ampullarius* nährt, hält seine Beute mit einem Fuße fest, um sie in die rechte Lage zu bringen und vor dem Herausziehen des Tieres aus dem Gehäuse das Operculum »wie mit einem Rasiermesser« abzuschneiden (Jerdon, 1864). Entsprechend verhält sich auch (nach Werth, 1927) der Scheidenschnabel (*Chionis*). Alle anderen bisher genauer beobachteten Vögel verwenden ihre Füße bei der Bearbeitung der Nahrung nicht. Die Kleiber (*Sittidae*) und die Spechte (*Picidae*) klemmen größere Nahrungsbrocken in Spalten fest, um sie mit dem Schnabel bearbeiten zu können. Raken (*Coraciidae*), Hopfe (*Upupidae*), Eisvögel (*Halcyones*) und viele andere Vögel packen sie fest im Schnabel und schlagen sie mit großer Kraft gegen die Unterlage.

Von großem theoretischen Interesse ist die bei *mehreren Arten* der Gattung *Corvus*, am häufigsten bei der Nebel- und Rabenkrähe, und in gleicher Weise bei Möwen (wie *Larus dominicanus*) zu beobachtende Methode, große, harte Nahrungsbrocken dadurch zu zerkleinern, daß sie sie im Schnabel hoch in die Luft tragen und auf einer harten Unterlage zerschmettern lassen. Krähen verfahren in dieser Weise mit Wallnüssen, Muscheln, Krabben, selbst mit Knochen. Den Fall der Beute begleiten sie im Sturzflug und erreichen sie so fast im Augenblick des Aufpralls. Wahrscheinlich haben wir es auch hier mit einer angeborenen Triebhandlung zu tun, die erst durch Erfahrung zweckmäßig geregelt werden kann. Man hat (nach Kirkman, 1911) Krähen dabei beobachtet, wie sie die zu zerschmetternde Beute immer wieder aufs neue auf weichen Sandboden oder auf Gras fallen ließen. Andererseits liegen auch Beobachtungen vor, die die planmäßige Auswahl harten Untergrundes erkennen ließen. — Das gleiche Verfahren wendet der Bartgeier (*Gypaëtos*) an, der aus diesem Grunde schon im Altertum den Namen *Ossifragus* führte. Reiser (1894) schildert ein eigenes Erlebnis in Bulgarien folgendermaßen: Der Bartgeier »ließ deutlich erkennbar über 20 mal einen Knochen auf einen isolierten Felsknopf herabfallen. Unverdrossen stieg er mit dem Knochen jedesmal in einer Schraubenlinie etwa 80 Meter hoch empor, machte genau über dem Felsen eine kurze Schwenkung und ließ hierbei den Knochen fallen«. Es handelte sich um das Schulterblatt eines mittelalten Rindes. Auch Landschildkröten werden vom Bartgeier in entsprechender Weise zerschmettert.

Nach der Annahme australischer Ornithologen (Legge, 1917) pflegt der eierraubende Bussard *Gypoictinia melanosternon*, um die für ihn sonst unangreifbaren Emu-Eier zertrümmern zu können, einen Stein oder einen harten Erdklumpen aus der Luft auf sie herabfallen zu lassen; doch ist dieser Angabe gegenüber wohl einige Skepsis am Platze.

Prüfung der Nahrung mit dem Geschmackssinn

Wenngleich bisher nur Vertreter aus verhältnismäßig sehr wenigen Vogelgruppen auf den Besitz von Geschmacksknospen hin untersucht worden sind, so ist es doch recht wahrscheinlich geworden, daß alle Vögel ihre Nahrung schmecken. Die Geschmacksknospen sitzen niemals im Bereich der freien Zunge (siehe oben, Seite 118 bis 119), selbst wenn diese nur schwach verhornt ist, sondern stets in

glatter, völlig unverhornter Schleimhaut der Mundhöhle in der Nachbarschaft von Schleimdrüsenmündungen. Am häufigsten fand sie Bath (1906) in der den Boden der Schnabelkammer auskleidenden Schleimhaut beiderseits der Zunge, so bei *Turdus*, (Figur 132, **1**), *Sturnus*, *Passer*, *Dryobates*, *Falco*, *Columba*, *Gallus*; diese Vögel haben also eine Geschmacksempfindung schon im vorderen Schnabelbereich. Bei *Hirundo* und *Micropus*, ebenso bei *Buceros*, *Phoenicopterus*, *Haematopus* liegen dagegen die Geschmacksknospen in der Gegend des Kehlspaltes: sie prüfen demgemäß die Nahrung erst im hintersten Bereich der Mundhöhle. Ihnen schließen sich die *Anseres* an, bei denen die Umgebung des Orbitalspaltes zum Sitz dieser Organe geworden ist. Sowohl in der Umgebung des Kehlspaltes wie, dem Zungengrund gegenüberliegend, vor und neben dem Orbitalspalt finden sie sich bei *den Psittaci* (Figur 132, **2**); ihre Zahl ist in dieser Gruppe bedeutender als bei anderen Vögeln, aber noch immer gering im Vergleich zu *den Säugetieren*.

Figur 499. PSITTACI. — *Unterschnabelspitze* eines Papageien, um die in Parallelreihen angeordneten Tastpapillen zu zeigen. (Nach Goujon, 1869)

Manche Vögel, von denen wir bisher die Lage der Geschmacksknospen noch nicht kennen (wie *Larus*), verschlingen ihre Beute mit großer Hast. Der Geschmack wird infolgedessen oft erst geprüft, wenn der Bissen bereits in den Ösophagus geglitten ist. Ist die Geschmacksempfindung dann widrig, so wird die Beute wieder ausgebrochen.

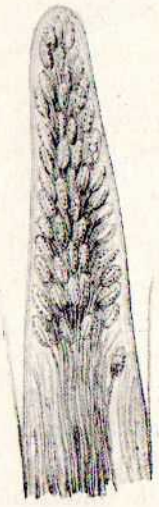
Tastsinn im Bereich der Mundwerkzeuge

Viele Verwendungen des Vogelschnabels werden erst recht verständlich, wenn man einen Einblick gewonnen hat in seinen feineren Bau, und wenn man insbesondere die Lage und Anordnung der Tastkörperchen kennt. Wir haben schon wiederholt Anlaß gefunden, darauf hinzuweisen. Die Unterschiede, die hier zwischen den einzelnen Vogelgruppen bestehen, sind so große, daß es nötig erscheint, auf Einzelheiten einzugehen.

Der Schnabel der Papageien ist, wie die Beobachtung des lebenden Vogels lehrt, ein sehr tastempfindliches Organ; bei der Werbung spielt das »Schnäbeln« der Partner eine bedeutende Rolle. Die Sinneseindrücke werden indessen nicht, wie man erwarten sollte, durch »eigentliche« Tastkörperchen aufgenommen, denn diese fehlen den Papageien vollkommen, sondern durch (ihnen in physiologischer Hinsicht vermutlich gleichwertige) Herbstsche Körperchen. Nach den Untersuchungen von Goujon (1869) liegen dieselben im Papageien-Schnabel dicht zusammengedrängt in langen, spitz-kegelförmigen Papillen, die in ganz regelmäßiger Anordnung ins Stratum corneum aufsteigen und stellenweise bis an den freien Schnabelrand reichen. An der Spitze des Oberschnabels scharen sie sich besonders eng, und hier sind sie auch am längsten; noch zahlreicher finden sie sich am Unterschnabel, besonders an dessen vorderem, abgestutzten Ende, wo sie bis an die Schneide gelangen. Bei Lupenvergrößerung kann man daselbst eine Reihe feinster Löcher erkennen, deren jedes der Spitze einer solchen Papille entspricht. Goujon zählte am Oberschnabel 32, am Unterschnabel 40 Tastpapillen. Über ihre Anordnung und ihren Bau unterrichten die Figuren 499 bis 501. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind die zahnartigen Höcker an den Schnabelrändern der Papageien-Embryonen (Figur 12) nichts anderes als frühe Entwickelungsstadien solcher Sinnespapillen. Bei *allen anderen Vogelgruppen* hat man an den

tastempfindlichsten Stellen des Schnabels und der Zunge neben Herbstschen Körperchen auch die »eigentlichen« Tastkörperchen gefunden. Diese haben bei den *Anseres* und *Striges* großenteils den Bau der Grandryschen Körperchen angenommen, sich also mit einer bindegewebigen Hülle umgeben.

Die Tastempfindlichkeit des Entenschnabels wurde schon oben (Seite 437) anläßlich der Beschreibung des »Schnatterns« erwähnt. Auch bei den *Anseres* bildet (wie bei den *Psittaci*) die Mundhöhlenseite der Schnabelspitze einen bevorzugten Sitz der Übermittler von Tasteindrücken. Sie sind hier gleichfalls zu Bündeln in kegelförmigen Papillen vereinigt, und zwar liegen dieselben im vorderen, stark verhornten Teil des Ober- und Unterschnabels, also im Bereich des »Nagels«, dicht neben- und hintereinander und verursachen hier, da sie das umgebende Horn ein wenig vorbuchten, eine zarte, vertikale Streifung der Horndecke, welche schon mit bloßem Auge wahrgenommen werden kann. Bei *Anser* zählte Ihlder (1870) an der Unterschnabelspitze 30 Papillen nebeneinander und 4 voreinander, im ganzen also 120. Da nun jede Papille durchschnittlich 15 Endkörperchen enthält, so hat *die Gans* allein in diesem kleinen Schnabelbezirk deren 1800. Im gegenüberliegenden Bereich des Oberschnabels sind die Papillen nicht ganz so zahlreich. Es ist interessant, durch Merkel zu erfahren, daß er bei *Anas* weniger Papillen vorfand; dies ist ohne weiteres verständlich, denn die *Gans* benutzt ihren »Nagel« beständig zum Grasrupfen, während die *Ente* von ihrer Schnabelspitze einen geringeren Gebrauch macht. Diese Papillen enthalten nun nicht, wie bei den *Psittaci*, nur Herbstsche Körperchen, sondern in der distalen Hälfte Grandrysche und nur in der proximalen Hälfte Herbstsche Körperchen. Auch andere Schnabelbezirke sind bei den *Anseres* äußerst reich an Endkörperchen, aber sie sind dort nicht in Papillen eingeschlossen, welche durch die Epidermis hindurchtreten, sondern liegen im Corium verstreut, wobei die Grandryschen stets dichter unter die Epidermis vorrücken als die immer gleichzeitig vorhandenen Herbstschen. Am dichtesten scharen sie sich am lamellentragenden Gaumenrand, wo Geberg (1893) bei *Anas platyrhynchos* durchschnittlich 27 Stück im Quadratmillimeter zählte (während an der tastempfindlichsten Stelle der menschlichen Hand, nämlich auf der Volarseite der Endphalanx des Zeigefingers, im Mittel nur 23 Meißnersche Körperchen auf den Quadratmillimeter entfallen). In der Gaumenhaut, die das Dach der Schnabelkammer bei der *Ente* auskleidet, verteilen sich Herbstsche und Grandrysche Körperchen nach Geberg folgendermaßen. Es kommen auf 1 Quadratmillimeter Gaumenhaut:

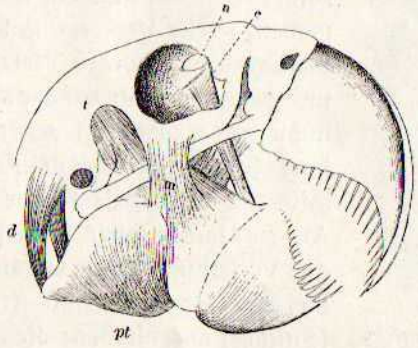


Figur 500. PSITTACI. — *Ein Bündel Herbstscher Körperchen* als Inhalt einer Tastpapille des Schnabels. (Nach Goujon, 1869)

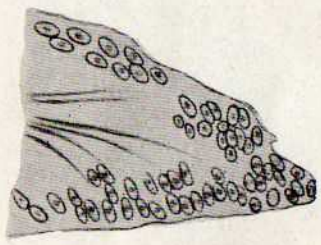
	Herbstsche Körperchen	Grandrysche Körperchen
im vorderen Drittel . . .	19	18
im mittleren Drittel . . .	15	14
im hinteren Drittel . . .	19	10

Die Zahl der Grandryschen Körperchen nimmt also von vorn nach hinten ab, während die Herbstschen ziemlich gleichmäßig verteilt sind. Insgesamt beherbergt die Gaumenhaut nach Gebergs Schätzung etwa 6850 Herbstsche und 6300 Grandrysche Körperchen. Ihre Innervierung erfolgt in der aus Figur 112 ersichtlichen Weise durch den Trigeminus. Den Tastkörperchen der Mundhöhle gesellen sich bei den *Anseres* noch sehr zahlreiche derartige Zellen an allen Stellen der Zunge hinzu.

Ganz anders verhält es sich mit Vertretern anderer Ordnungen. Bei *Sterna hirundo* kommen (Merkelsche) Tastzellen mit ihren ständigen Begleitern, den Herbstschen Körperchen, nur im Gaumen, und zwar nur auf den 3 erhabenen Längsleisten (und vielleicht noch an der Spitze des Unterschnabels) vor; die Zunge ist ganz frei von Endkörperchen. — Ähnlich liegen die Dinge bei den *Scolopacinae*, nur daß hier auch die Spitze des Schnabels reich an Endkörperchen ist, die an der äußersten Schnabelspitze nur noch aus Herbstschen Körperchen bestehen (Figuren 129, 130). — Bei *Gallus* und *Columba* »sind es hauptsächlich die Schnabelspitzen, welche an ihrer Mundhöhlenseite mit Tastzellen förmlich besät sind.



Figur 501.



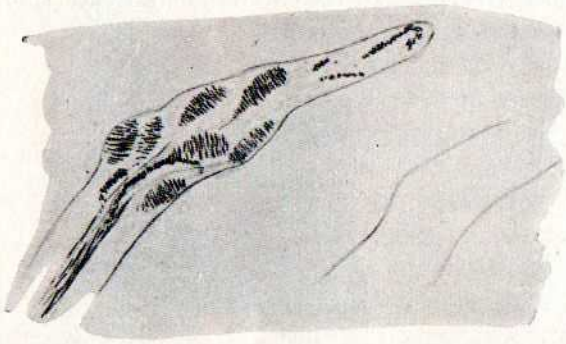
Figur 502.

Figur 501. PSITTACI. — *Ara macao* Linnaeus: *abgebalgter Kopf* nach Entfernung des Schnabelhorns. Die langen Tastpapillen sind dabei aus der sie umhüllenden Hornmasse herausgezogen worden, wie Finger aus einem Handschuh. (*n*) Nasendrüse. — Muskulatur [Bezeichnungen nach Lakjer, 1926]: (*e*) Musculus pseudotemporalis (= Musculus ethmo-maxillaris, Nitzsch), ein Heber des Unterschnabels; er zieht über den mächtigen Musculus pterygoideus hinweg, der als Anheber und Vorzieher des Unterschnabels und gleichzeitig Senker des Oberschnabels von der ventrolateralen Kante der vertikal gestellten Palatina entspringt und sich mit einer großen Zahl seiner Fasern, nachdem er den Ventralrand des Unterkiefers überquert hat, bei (*pt.*) an der Lateralfläche des Unterkiefers ansetzt. (*m*) Musculus adductor mandibulae externus medialis (= Musculus masseter, Nitzsch), von der Suborbitalspange [oben, Seite 51] entspringend. (*t*) Musculus adductor mandibulae externus superficialis, den Unterschnabel zurückziehend. (*d*) Musculus depressor mandibulae. (Nach Nitzsch, 1862)

Figur 502. PASSERES (Hirundinidae). — *Hirundo rustica* Linnaeus, »Rauchschwalbe«: Spitze des Unterschnabels mit den darin enthaltenen *Tastzellen*. Vergrößerung 75-fach. (Nach Merkel, 1880)

Während aber am Unterschnabel in der Tat nur die Spitze in der Länge von etwa 1 Millimeter von Tastzellen bestanden ist, reichen sie am Gaumen etwa 6 Millimeter weit nach hinten. In den vorderen Teilen finden sich beim Huhn zahlreiche konische Papillen, in welchen die Tastzellen gedrängt beisammen liegen« (Merkel, 1880). Die Zunge scheint frei von diesen Organen zu sein. — Bei den *Accipitres* vermochte Merkel Tastzellen im Schnabel nicht sicher nachzuweisen; wenn sie aber vorhanden sind, so dürften sie sich seiner Meinung nach auf die Spitzen beider

Schnäbel beschränken. Dagegen kommen sie in bedeutender Menge (als Grandrysche Körperchen) bei den *Striges* vor, die, weil sie ihre Beute größtenteils nachts fressen und außerdem auf die Nähe nur sehr mangelhaft akkommodieren können (oben, Seite 144 bis 145), die ergriffene Nahrung ausgiebig mit dem Schnabel betasten müssen. Sie finden sich einmal am Gaumen, dessen Schleimhaut sehr dick ist und sich zu Längsreihen runder Höcker und kurzer Leistchen, den hauptsächlichen Sitzen der Tastkörperchen, erhebt. Weiterhin liegen sie an der Spitze des Unterschnabels, der nach Merkel eine Einrichtung zeigt, »welche ganz an die hohen, von weicher Epidermis überzogenen Papillen der *Anseres* erinnert. Der Hornüberzug hat an der erwähnten Stelle eine etwa 2 Millimeter breite, spaltförmige Öffnung, aus welcher ein ganz niederer Wulst weicherer Epidermis hervorquillt. Macht man einen Längsschnitt, dann sieht man, wie sich an der beschriebenen Stelle auch eine leistenartige Fortsetzung der Cutis befindet, in welcher die Tastzellen in größerer Menge liegen«. — In der Ordnung der *Passeres* fand Merkel recht wechselnde Verhältnisse. Die *Hirundinidae* haben als Luftjäger, die auf jede Berührung der Schnabelspitze sofort reagieren müssen, eine ungemein reiche Versorgung beider Schnabelspitzen mit Tastzellen, und zwar nicht nur auf der Mundhöhlenseite, sondern auch eine kurze Strecke weit auf der Außenseite des Schnabels (Figur 502). An sie lassen sich hinsichtlich der Verteilung dieser Organe die Meisen (*Paridae*) und Kleiber (*Sittidae*) anschließen; die Zunge aller 3 Familien scheint frei von Tastzellen zu sein. Gerade umgekehrt verhalten sich die *Fringillidae*: hier ist die Zunge am reichsten damit ausgestattet (Figur 503), und am Gaumen und an den Schnabelspitzen treten sie stark zurück, obwohl sie auch hier keineswegs fehlen.

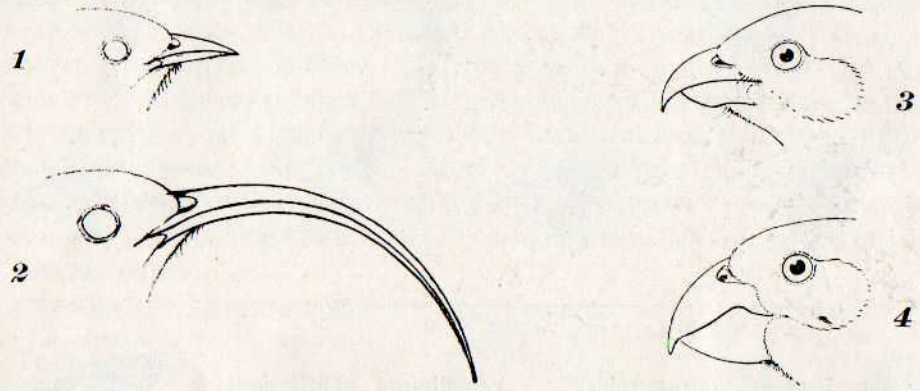


Figur 503. PASSERES (Fringillidae). — *Fringilla coelebs* Linnaeus, »Buchfink«: eine in den mächtigen Hornmantel des Zungenrückens bis dicht unter die Oberfläche aufsteigende *Papille mit den darin enthaltenen Merkelschen Tastkörperchen*, die hier zu Säulen aufeinandergelagert sind. Vergrößerung 225-fach. (Nach Merkel, 1880)

Bildung des Werkzeuges nach dem Bedürfnis

Es sind in den letzten Jahrzehnten auch von ornithologischer Seite Zweifel an der allgemeinen Gültigkeit des Aristotelischen Satzes geäußert worden, die Natur schaffe sich ihr Werkzeug nach dem Bedürfnis und richte sich nicht mit ihren Bedürfnissen nach dem Werkzeug. So hat Snodgrass (1902) aus dem Ergebnis seiner Magenuntersuchungen an *dick- und dünnschnäbeligen Arten* der Gattung *Geospiza* gefolgert, daß hier zwischen Schnabelgröße und Schnabelform einerseits, Größe und Härte der als Nahrung dienenden Körner andererseits keine Wechselbeziehung bestehe, denn: (1) die gleiche Art ernährt sich an verschiedenen Örtlichkeiten von verschiedenen Samen; (2) verschiedene Arten ernähren sich zuweilen an der gleichen Örtlichkeit von den gleichen Samen. Der auch von ihm bestätigten Tatsache, daß kleinschnäbelige Arten nur kleine Samen, großschnäbelige Arten dagegen sowohl kleine wie große Samen verzehren, mißt er keine weitere Bedeutung bei und schließt: »Wir müssen uns daher nach einer anderen Erklärung

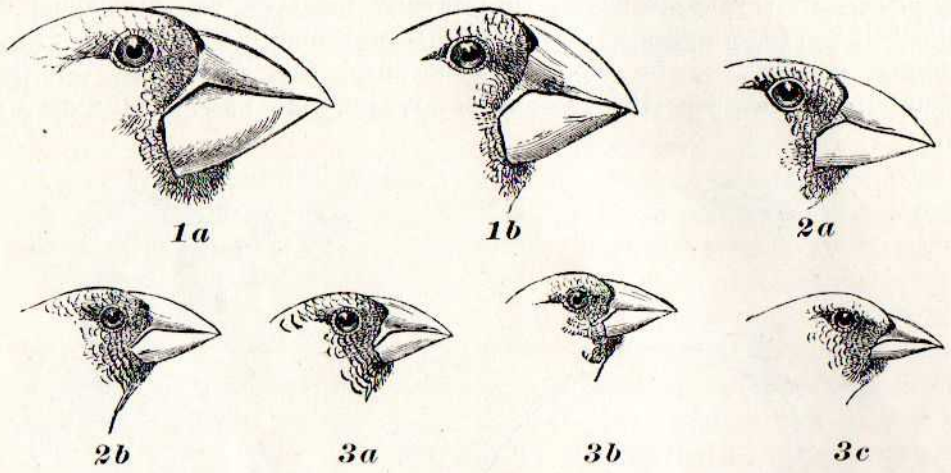
für die Variation des *Geospiza-Schnabels* umtun.« P. R. Lowe (1923) sucht sie in »zufälligen« Mutationen (Defizienzerscheinungen an Chromosomen oder dergleichen) — eine Hypothese, die das eigentliche Kernproblem nicht zu erklären vermag. Es ist nämlich sicher falsch, wenn man es als unwesentlich hinstellt, daß nur der dickschnäbelige Körnerfresser, nicht auch der dünnschnäbelige, große, harte Samen aufzubrechen vermag, und wenn man die Wichtigkeit dieses Unterschiedes durch den Hinweis darauf herabzusetzen sucht, daß sie sich beide in bezug auf die Wahl kleiner Samen gleich verhalten. Es liegt doch ohne Zweifel eine gewisse Arbeitsteilung vor, und diese reicht vielleicht aus, die zur Diskussion stehende Erscheinung zu erklären. Gäbe es auf den Galapagos-Inseln keine Pflanzen mit großen, hartschaligen Früchten, so würden sich auch keine *dickschnäbeligen Geospiza-Arten* entwickelt haben, ebensowenig, wie etwa die Ausbildung des Schnabels von *Loxia pytyopsittacus* (oben, Seite 441) ohne die Existenz von *Pinus sylvestris* denkbar ist. In diesem Zusammenhang sind die letzten Veröffentlichungen von Suschkin (1929) von großer Wichtigkeit. Suschkin hat die Ver-



Figur 504. Passeres (Drepanididae). — Kopf eines Raupenfressers, *Loxops coccinea* Gmelin (*1*); eines Nektarsaugers, *Hemignathus ellisianus* Gray (*2*); eines Blütenfressers, *Psittirostra psittacea* Gmelin (*3*), der hauptsächlich die weiblichen Blütenstände von Freycinetia verzehrt; eines Körnerfressers, *Chloridops kona* Wilson (*4*), der die Steinfrüchte von Myoporum aufknackt, in der gleichen Weise, wie *Coccothraustes* mit Kirschkernen verfährt. (*1* und *2* nach Rothschild, 1900; *3* und *4* nach Reichenow, 1914)

wandtschaftsverhältnisse der auf den Sandwich-Inseln lebenden *Passeres* unter Heranziehung anatomischer Merkmale untersucht und den Befund von Gadow bestätigt, daß sowohl *die finkenartigen Dickschnäbler* wie *die honigsaugerähnlichen Feinschnäbler*, die in der Familie der *Drepanididae* zusammengefaßt werden, aufs engste miteinander verwandt sind. Die heute so vielgestaltigen *Drepanididae* (20 Gattungen in 40 Arten) lassen sich nach Suschkin aus einem Zweig der *Fringillidae*, und zwar aus dem der *Carduelinae*, ableiten. Ihr erstaunlicher Formenwechsel (Figur 504) beruht lediglich auf Anpassungen, auf einer Plastizität der Gestalt (»adaptive radiation«), wie sie sich nur auf weit isolierten Inselgruppen auswirken kann — denn auf den Inseln, die, wie der Sandwich- und der Galapagos-Archipel, nur 1 Art oder ganz wenige Arten der Singvögel als Einwanderer empfingen, blieb zunächst eine Fülle von Nahrungsquellen unausgenützt. Damit fanden die wenigen Einwanderer auf isolierten Inseln die Möglichkeit zu einer Differenzierung nach vielen Richtungen vor, während hier Artgenossen auf den

Festländern sich nur in der bereits eingeschlagenen Richtung weiter zu entwickeln vermochten — für die Ausbeutung anderer Nahrungsquellen hatten sich dort schon andere Familien spezialisiert, die keine Konkurrenz aufkommen ließen. Eine Bestätigung seiner Theorie fand Suschkin, als er die systematische Stellung der *die Galapagos-Inseln bewohnenden Singvögel* studierte. Er konnte nämlich nachweisen, daß auch auf den Galapagos-Inseln die nach mehreren Richtungen hin »ausstrahlende« Differenzierung außerordentlich rasche Fortschritte gemacht hat: aus dem *Fringilliden-Zweig*, der die Körnerfresser-Gattung *Geospiza* hervorgebracht hat, hat sich auch eine Insectenfresser-Gattung: *Certhidea*, entwickelt, die wegen ihres ganz anderen Schnabelbaues bisher unter die *Mniotiltidae* eingereiht worden war (Figur 505).



Figur 505. PASSERES (Geospizidae). — *Verschiedene Entwickelungsformen des Schnabels auf den Galapagos-Inseln*: **1** bis **3**, Körnerfresser, **4**, Insectenfresser. **1a**, *Geospiza magnirostris magnirostris* Gould, ♂? (Charles Island?); **1b**, *Geospiza magnirostris strenua* Gould, ♂ (Abingdon Island); **2a**, *Geospiza fortis fortis* Gould, ♀ (Indefatigable Island); **2b**, *Geospiza fortis fratercula* Ridgway, ♂ (Bindloe Island); **3a** und **3b**, *Geospiza fuliginosa fuliginosa* Gould (Indefatigable Island); **3c**, *Geospiza fuliginosa minor* Rothschild & Hartert, ♀ (Bindloe Island); **4**, *Certhidea olivacea fusca* Sclater & Salvin (Bindloe Island). (Nach Salvin, 1876)

Nicht in allen Fällen ist freilich die Schnabelform als Ergebnis der Anpassung an Nahrung und Nahrungsaufnahme zu betrachten. Unter dem Druck orthogenetischer Tendenzen kann die Entwickelung der Schnabelgestalt aus der innigen Verbundenheit mit mechanischer Zweckmäßigkeit gelöst werden und in den Dienst der Werbung oder anderer Ausstrahlungen der psychischen Sphäre treten, wie dies van Tyne (1929) für die mächtigen, bunt gefärbten Schnäbel der *Rhamphastiden* annimmt und wie das auch für die Schnabelaufsätze der *Bucerotiden* und ähnliche »exzessive« Bildungen vermutet werden darf.

Ausnutzung der Nahrung. Zellulosereiche Nahrung

Um feste pflanzliche Nahrung der Wirkung der Verdauungsfermente und der Bakterien zugänglich zu machen, ist eine möglichst weitgehende Zertrümmerung derselben erforderlich. Sie wird, wie wir sahen, in einigen Gruppen (so bei *den Fringilliden* und *den Papageien*) schon durch die Tätigkeit des Schnabels ein-

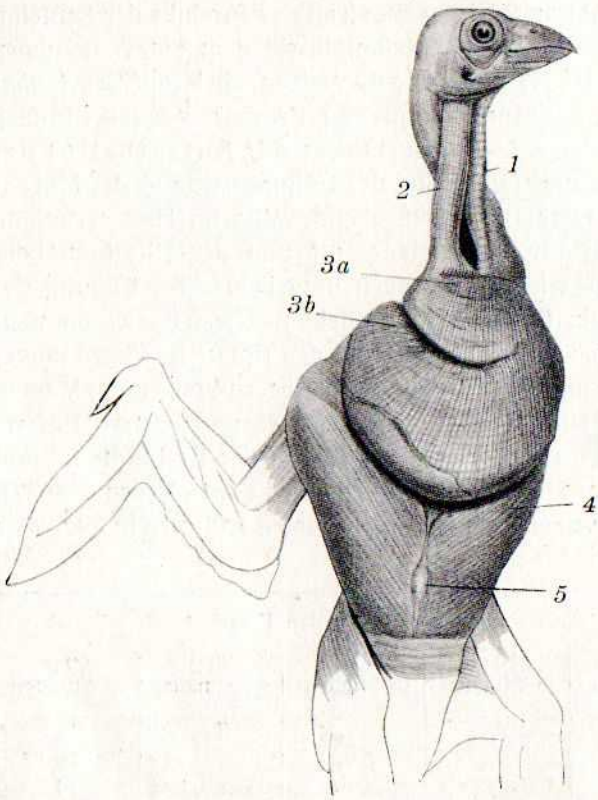
geleitet. Die Nahrung gelangt dann durchaus nicht immer sogleich in die Mühle des Muskelmagens, sondern wird bei *vielen Arten* für einige Zeit im Kropf gespeichert, wo sie durch Flüssigkeitsaufnahme eine Quellung erfährt und dadurch für die im Magen stattfindende Proteolyse vorbereitet wird. Nach Exstirpation des Kropfes beim *Huhn* ist die Ausverdauung der gereichten Körner in bezug auf Eiweiß und Kohlehydrate verringert, und der operierte Vogel benötigt daher größerer Nahrungsmengen als der normale (Ihnen, 1928). Die Flüssigkeit, welche die Quellung herbeiführt, ist wohl nur zum geringen Teil das Produkt der Schleimdrüsen der Ösophaguswand, zum größeren entstammt sie dem aufgenommenen Trinkwasser. Schwarz & Teller (1924) fanden, daß Weizen im Kropf des *Huhns* durch Flüssigkeitsaufnahme nach 6 Stunden um 32,7 Prozent, nach 8 Stunden um 36,7 Prozent schwerer geworden sei. Für die Dauer des Aufenthaltes der Nahrung im Kropf von *Taube* und *Huhn* sind der Füllungszustand des Magens und die Härte des Futters in erster Linie maßgebend. Wie im Hungerzustand der Rhythmus der Magen-Kontraktionen verlangsamt und der Rhythmus der Kropf-Kontraktionen beschleunigt wird, so hat auch umgekehrt eine Füllung des Magens dessen raschere Mahltätigkeit und das schließliche Sistieren der Zusammenziehungen des Kropfes zur Folge. Je härter weiterhin das Futter ist, desto länger wird es im Kropf zurückgehalten und in desto kürzerem Abstand folgen die Magenperistolen aufeinander (Ihnen). Nimmt der Vogel weichere und härtere Futterstoffe gleichzeitig auf, so erfolgt im Kropf eine Sonderung der Bestandteile, und die härteren Stoffe verbleiben darin länger als die weicheren (T. G. Browne, 1922). Ihnen (1928) stellt die Ergebnisse seiner Versuche an normalen Hühnern in folgender Tabelle zusammen:

Futtermittel	Es gingen durch den Kropf				
	5 g in Stunden	10 g in Stunden	15 g in Stunden	30 g in Stunden	60 g in Stunden
Weizen	1½	3¼	4¼	7	14
Gerste	2	3½	5¾	7	18
Hafer	1½	4¾	6	8½	19

Erfolgt die Fütterung *des Huhnes* mit Körnern bei völlig leerem Magen — ein Zustand, der im Freileben nur sehr selten eintreten dürfte —, so wandern sogleich einige Körner längs der »Kropfstraße« am Kropf vorbei in den Magen, der Rest wird zunächst im linken und erst nach dessen Füllung im rechten Kropfsack aufbewahrt. Vagusreizung, vom Ramus recurrens vagi vermittelt, hat die zur Entleerung führende Kontraktion des Kropfes zur Folge; dabei zeigt sich, daß der rechte Vagus nur die rechte, der linke nur die linke Kropftasche versorgt, und daß jene sich bei Reizung des Nerven in oral-dorsaler Richtung, diese dagegen in kaudal-ventraler Richtung einrollt. Anders ist es bei *Columba*: hier ziehen sich beide Kropfsäcke gleichsinnig vom oralen und kaudalen Rande her nach der Mitte hin zusammen (Ihnen).

Die Aufgabe, welche der gewaltige Kropf von *Opisthocomus* (Figur 506) zu erfüllen hat, ist kürzlich von Böker (1929) ermittelt worden. Das sehr muskulöse Organ wirkt auf die sperrige Nahrung — vorwiegend dicke Blätter von *Arum arborescens, Avicennia, Cecropia* — als Presse und zugleich als Mühle

ein; 2 hintereinandergeschaltete intrathorakale Kröpfe setzen seine Tätigkeit bis zu feinster Zerkrümelung der Blattstückchen fort. Bei allen anderen Pflanzenfressern fällt dagegen erst dem Muskelmagen die Aufgabe zu, das Zerkleinerungswerk des Schnabels fortzusetzen und die Zellulosehüllen möglichst zahlreicher Zellen aufzubrechen, um den Verdauungsfermenten den Zugang zu deren plasmatischem Inhalt (einem kolloidalen Gemisch von Eiweiß und Fettsubstanzen) zu eröffnen.



Figur 506. Opisthocomi. — *Opisthocomus hoatzin* P. L. S. Müller, abgebalgt, *um die mächtige Ausbildung des* in eine große Schleife gelegten *Kropfes zu zeigen*, der auf dem Brustbein ruht und die Entwickelung einer Crista sterni nur im kaudalen Drittel des Brustbeines zuließ. Im Gegensatz zu dem sehr muskulösen Kropf ist der Muskelmagen von auffällig geringem Fassungsvermögen. (*1*) Trachea; (*2*) Ösophagus; (*3a*) oberer, (*3b*) unterer Schenkel der Kropfschleife; (*4*) Musculus pectoralis; (*5*) Höcker, der den höchsten Punkt des Brustbeinkammes bezeichnet. (Nach Perrin, 1875)

Die Größe des Druckes, den die Muskulatur der Magenwandung bei Körnerfressern auf den Mageninhalt auszuüben vermag, waren schon Réaumur (1752) und Spallanzani (1783) durch Versuche festzustellen bestrebt. Réaumur fand, daß durchbohrte Röhren aus Eisenblech, die nur durch eine Belastung von 80 Pfund etwas eingedrückt werden konnten, im Magen von *Truthähnen* binnen 24 Stunden plattgedrückt und zum Teil aufgerollt worden waren. Im Magen eines *Truthahns* wurden 24 Wallnüsse, im Magen eines *Haushahns* eine Anzahl Haselnüsse binnen 4 Stunden zermalmt. In Spallanzanis Versuchen zerbrach ein *Truthahn*-Magen 12 Stahlnadeln in $1^1/_2$ Tagen und 16 anatomische Lanzetten in 16 Stunden; ein Granat mit 12 Ecken wurde im *Tauben*-Magen innerhalb eines Monats völlig abgeschliffen. Wohl kein Vogel verfügt über einen relativ so kräftigen Muskel-Magen wie die Mähnen-Taube (*Caloenas nicobarica*), die sich vorwiegend von äußerst hartschaligen Früchten nährt, um ihren Inhalt zu verwenden. Bei ihr wirken als Reibeplatten (siehe oben, Seite 162) 2 kreisförmige, knochenharte Scheiben von 2 Zentimeter Durchmesser und 5 Millimeter Dicke gegeneinander, die an ihren Rändern durch eine dehnbares Stück der Magenwandung verbunden sind und eine leicht konvexe Innenfläche besitzen.

Im Muskelmagen *des Haushuhns* steigt der aktive Druck bei harter Nahrung auf durchschnittlich 138 Millimeter, bei *der Hausente* auf 178 und bei *der Hausgans* auf 257 Millimeter Hg [während bei Fleischfressern sehr viel geringere Druck-

steigerungen: bis 26 Millimeter beim *Mäusebussard*, bis 84 Millimeter bei der (zu täglicher Gewöllbildung genötigten) *Schleiereule* festgestellt wurden] (Kato, 1911).

Das von den »zusammengesetzten« Drüsen des Drüsenmagens abgesonderte Ferment wird durch die freie Säure des Magensaftes zu einer Protease, dem Pepsin, aktiviert, und gelangt teils im Muskelmagen, in den es hinabrinnt, zur Wirkung, teils (so bei *Tauben* und *Papageien*) scheint es durch Brechbewegungen in den Kropf befördert zu werden und schon dort, wenn auch nur schwach, auf die Nahrung einzuwirken. Die Spaltung der Eiweißkörper geht im Magen nicht bis zu den Aminosäuren hinab, sondern macht bei den noch ziemlich kompliziert gebauten Albumosen und Peptonen halt. Bald nach dem Übertritt der Speisen in den Darm wird die Wirksamkeit des Pepsins paralysiert, da hier die Galle eine alkalische Reaktion herbeiführt. Eine Spaltung der Kohlehydrate erfolgt im wesentlichen erst im Bereich des Darmes; man hat zwar im Kropfinhalt von *Tauben* ein stärkespaltendes Ferment nachgewiesen, aber diese Diastase dürfte wohl den »Nahrungsmittelfermenten« angehören und mit dem pflanzlichen Futter aufgenommen worden sein. Hingegen kann es nach den Untersuchungen von Antony (1920) als erwiesen gelten, daß die Speicheldrüsen der Fringilliden (*Passer*, *Fringilla*, *Carduelis*, *Serinus*, vor allem *Pyrrhula*) wirklich ein diastatisches Ferment bilden. Nach längerer Einwirkung von Speicheldrüsenstückchen auf eine dünne Kleisterlösung von Reisstärke erfolgt nämlich bei Anwendung der Trommerschen Probe ein roter Niederschlag. Indessen dürfte die durch dieses Speichelsekret bewirkte Stärkespaltung wohl kein größeres Ausmaß erreichen, da durch die Zerkleinerungsarbeit des Schnabels ja nur ein verhältnismäßig sehr geringer Teil der aus Zellulose bestehenden Zellmembranen gesprengt worden war. — Während das Speicheldrüsensekret *erwachsener Hühner* keine Diastase enthält, fand Shaw (1913) eine solche beim *Küken*; bei ihm liefern die Drüsen des Mundhöhlenbodens mindestens bis zum 17. Tage nach dem Ausschlüpfen ein Ferment, das bei alkalischer Reaktion des Mediums wirkt und Stärke in weniger als $^1/_2$ Stunde hydrolytisch spaltet. Erklärt wird das unterschiedliche Verhalten des Speichels erwachsener und ganz junger Hühner durch die Feststellung, daß beim Küken die Pankreasfunktionen erst vom 7. Tage an zur vollen Entfaltung gelangen und noch im Alter von 4 Tagen völlig unentwickelt sind; es muß also zunächst eine Speicheldiastase kompensatorisch für die noch fehlende Pankreasdiastase auftreten. Im frisch ausgeschlüpften Küken ist kein Glykogenvorrat mehr enthalten, aber schon bei 2 Tage alten Tieren findet man nach Stärkefütterung wieder Glykogen in der Leber.

Nachdem die vom Muskelmagen (mit Unterstützung durch die Magensteinchen) fein zerschroteten Körner in die Duodenalschlinge abgegeben worden sind, unterliegt ihr Inhalt wohl zunächst noch der Wirkung des Pepsins (denn nach T. G. Browne, 1922 ist die Reaktion im oberen Abschnitt des Duodenum noch sauer), und erst von der Einmündungsstelle der Gallen- und Pankreasgänge ab der Wirkung des Pankreassaftes, der, wie bei *den Säugetieren*, sowohl ein stärkespaltendes wie ein fettspaltendes und ein eiweißspaltendes Ferment enthält.

Sehr beträchtlich ist (nach Untersuchungen bei *Huhn*, *Gans*, *Taube*) die Wirkung des stärkespaltenden Fermentes, der Pankreas-Diastase, welche die Stärke verzuckert und (bei *Anser*) durch eine in der Galle enthaltene Diastase in ihrer Tätigkeit unterstützt wird. — Die chemische Zerlegung der Fette in Glyzerin und Fettsäuren übernimmt die Pankreas-Lipase, das »Steapsin«, dessen

lipolytische Energie nach Langendorff (1879) bei *der Taube* noch größer ist als *beim Hund*. Zu seiner Aktivierung ist die Einwirkung der Galle erforderlich — daher die eng-nachbarlichen Beziehungen der aus Pankreas und Leber in das Duodenum einmündenden Gänge (Figur 183 und Seite 177). Die Fettsäuren werden dann vom Darmepithel resorbiert und innerhalb der Epithelzellen erneut zu Neutralfett synthetisiert, das an den Chylus abgegeben wird. — Die Eiweißspaltung im Darm ist zunächst das Werk des Pankreas-Trypsins; im Pankreassaft ist es als inaktive Vorstufe (Trypsinogen) enthalten, und es bedarf der Einwirkung eines in der Darmschleimhaut bereiteten Stoffes, der Enterokinase, auf das Trypsinogen, um es in wirksames Trypsin zu verwandeln. Trypsin ist (bei *Tauben*) imstande, das Nahrungseiweiß in weit einfachere Bausteine zu zerlegen als das Pepsin, denn es bildet neben Peptonen und Albumose auch gewisse Aminosäuren (Leucin, Tyrosin, Tryptophan, Histidin, Arginin und so weiter) in großer Menge, und zwar in schwach alkalischer Lösung oder bei neutraler, nicht aber — wie das Pepsin — bei saurer Reaktion des Mediums.

Die restliche Spaltung der Eiweißstoffe bleibt dem in den Zellen der Darmschleimhaut enthaltenen Erepsin vorbehalten, welches zwar genuine Eiweißkörper nicht zu zerlegen vermag, wohl aber die Albumosen und Peptone und auch jenen Rest, der dem Trypsin Widerstand leistete, in Aminosäuren zerfallen läßt. Für deren Resorption, Umwandlung und Weiterleitung spielen wahrscheinlich die in der Schleimhaut des Darmes so reichlich vertretenen und an vielen Stellen stark gehäuften Leukozyten (siehe Seite 173) eine wichtige Rolle.

Der Abbau der Kohlehydrate wird durch die im Lumen des Darmes wirksamen Diastasen von Pankreas und Leber bis zum Stadium der Disaccharide getrieben; deren weitere hydrolytische Spaltung in Monosaccharaide bleibt wohl Enzymen der Darmschleimhaut, den Karbohydrasen (Invertase, Maltase und so weiter) überlassen, und diese Monosaccharide gelangen schließlich in den Pfortaderkreislauf und werden in der Leber in Glykogen übergeführt und dort zum Teil als Reservestoff abgelagert.

Da die Zellulosen für die Verdauungsfermente nicht durchlässig sind und ihren Angriffen widerstehen, bliebe selbst bei stärkster Tätigkeit des Muskelmagens ein sehr großer Teil der pflanzlichen, von Zellulosemembranen umhüllten Zellen mit ihrem an wertvollen Nährstoffen reichen Inhalt unausgenutzt, wenn nicht zelluloselösende Bakterien dem Organismus des Vogels zu Hilfe kämen. Nach den Versuchen von Radeff (1928) zu schließen, verfügt *Columba livia* über eine Darmflora, die in besonders ausgiebigem Maße die »Rohfaser« (Zellulose) von Gerste und Mais vergärt (jene zu 11,1, diese zu 10,9 Prozent), während die Rohfaser des Weizens von ihr nur zu 2 Prozent und die des Roggens überhaupt nicht gelöst werden kann. Da in die überaus kleinen Caeca von *Columba* kein Darminhalt einzudringen vermag, so muß hier die Zellulose-Zersetzung im Hauptkanal des Darmes erfolgen, und ebenso dürfte es sich bei *allen körnerfressenden Passeres* verhalten.

Anders liegen die Dinge bei jenen von pflanzlicher Nahrung lebenden Vögeln, welche über ausgebildete Blinddärme verfügen. Bei ihnen sind die Blinddärme zum Ort der Zellulosezersetzung geworden; sie sind daher bei *den Galli* und *Anseres* um so länger, je ausschließlicher sich die Arten für eine Nahrung spezialisiert haben, die reich ist an schwer angreifbarer Zellulose. Die höchste

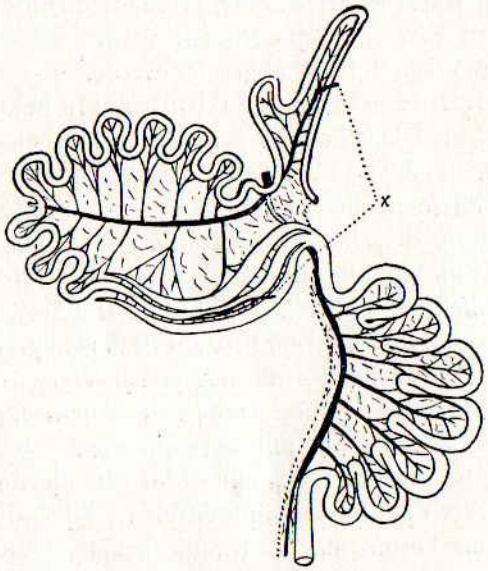
Ausbildung haben die Blinddärme bei *den Tetraonidae*, und unter diesen wieder bei den Schneehühnern (*Lagopus*), erreicht, die sich in einigen Arten (*Lagopus scoticus* und so weiter) das ganze Jahr über nahezu ausschließlich von Zweigspitzen des Heidekrautes (*Calluna*) und harten Blättern und Knospen ernähren. Auf die wichtige Rolle, welche die gewaltig langen Blinddärme für die Resorption der Nahrung beim »Grouse«, dem schottischen Moorschneehuhn (*Lagopus scoticus*), spielen, hat schon vor Jahren E. A. Wilson (1911) aufmerksam gemacht, indem er unter anderem darauf hinwies, daß die Tiere dem Hungertode preisgegeben sind, wenn als Folge des Überhandnehmens eines Nematoden, des *Trichostrongylus pergracilis*, eine Verstopfung der Blinddärme eintritt. Wilson betonte auch, daß das Grouse während der Nachtruhe nur die festeren, trockeneren und an unverdauter Zellulose reichen Darmwürstchen entleere, während der dunkle, schmierige Blinddarmkot anscheinend meist erst nach dem Erwachen, gewöhnlich an den ersten Futterplätzen oder Tränken oder auf dem Wege dorthin abgesetzt werde.

In neuester Zeit ist die funktionelle Bedeutung der Blinddärme beim *Haushuhn* von E. Mangold (1928) und einigen seiner Schüler zum Gegenstand eingehender Untersuchungen erhoben worden. Es erwies sich, daß die bakterielle Zersetzung der Zellulose bei diesem Vogel fast ausschließlich in den Caeca erfolgt. Dies zeigte sich deutlich nach operativer Entfernung derselben: Mais-Rohfaser wird vom normalen Huhn bis zu 17,01 Prozent, vom blinddarmlosen dagegen gar nicht verdaut (Radeff, 1928), und die Verdaulichkeit der Hafer-Rohfaser sinkt von 9,25 Prozent vor der Blinddarmexstirpation auf 0,98 bis 1,65 Prozent nach erfolgter Operation (Henning, 1928). Röseler (1928), der beim *Haushuhn* nach Weizen-, Hafer- und Gerstenfütterung den Eiweißgehalt des Blinddarmkotes mit dem des Darmkotes verglich, fand deutliche Unterschiede, die am ausgeprägtesten bei reiner Haferfütterung waren: in diesem Falle war der Eiweißanteil im Blinddarmkot 5-mal so groß als im Enddarmkot. »Durch die in den Blinddärmen erfolgende Aufschließung der Zellen durch bakterielle Lösung der Zellwände gelangen die gelösten Stoffe in die Blinddärme hinein und führen hier zu der gefundenen, starken Anreicherung der N-haltigen Substanzen. Maßgebend ist dabei die Aufschließung der Rohfaser; je mehr Zellwände aufgelöst werden, desto mehr Eiweiß wird frei zur Verdauung. Denn die fermentative Verdauung reicht gerade bei den Hühnern ja lange nicht aus zur Ausnutzung aller eiweißhaltigen Zellen, so daß im Darmkot zahlreiche Zellen dieser Art unverändert ausgeschieden werden.«

Bei zellulosereicher Kost findet man beide Blinddärme der *Galli* gewöhnlich völlig erfüllt von einem homogenen, schmierigen Brei, der keinerlei Schichtung erkennen läßt; das weist auf eine ständige Durchmischung des Blinddarminhaltes hin, ermöglicht durch die Eigenperistaltik der Caecalwandung. Hinsichtlich des Füllungsmechanismus gehen die Ansichten noch auseinander; man kann vermuten, daß der aus dem Mitteldarm in den Enddarm beförderte Kot durch antiperistaltische Bewegungen der Rectalwandung in die Blinddärme hineingepreßt wird, falls durch gleichzeitige Muskelwirkung in der Gegend der Ileo-Caecalfalte eine Absperrung des Enddarmlumens gegen das Mitteldarmlumen erfolgt. Die Entleerung der beiden Blinddärme ist gewöhnlich eine völlige; sie erfolgt rechts und links nicht gleichzeitig, sondern in einigem zeitlichen Abstand und hat wohl zur Voraussetzung, daß durch starke Wasserresorption der Blinddarminhalt bis zu einem gewissen Grade eingedickt ist. Röseler (1928) fand, daß sich die Blinddärme beim

Huhn nach Körnerfütterung durchschnittlich alle 24 bis 48 Stunden entleeren; »im allgemeinen entfällt, je nach der Art des Futters verschieden, eine solche Blinddarmentleerung auf 7,3 bis 11,5 Defäkationen aus dem Darm«. Sie ist auch bei diesem Vogel an der dunkleren Farbe, der schmierigen Beschaffenheit und dem starken Fäkalgeruch leicht von dem helleren und trockneren Darmkot zu unterscheiden.

Die Forschungen der letzten Jahre haben also die früher herrschende, von uns oben (Seite 176) wiedergegebene und noch 1925 von E. Mangold vertretene Anschauung, daß Zellulose von *den Anseres* und *Galli* anscheinend gar nicht verdaut werde, gründlich wiederlegt. Die Verdaulichkeit dieses Polysaccharids wird jedoch, wie bei der *Taube*, so auch beim *Huhn* weitgehend durch seine Herkunft bestimmt. Sie ist bei *Gallus* am größten bei rohem Weißkohl (21 Prozent) und beim Mais (19,7 Prozent), geringer beim Hafer (9,25 Prozent) und Weizen (5 Prozent); Gersten-Rohfaser, die durch die Darmflora der Taube am leichtesten vergoren wird, erwies sich für das Huhn als gänzlich unverdaulich. Bei Vögeln, die im Besitze eines sehr langen Enddarmes sind [*Rhea*, *Palamedea* (Figur 184, *1*) und *Struthio* (Figur 507)] dürfte sich wohl die bakterielle Zellulosezersetzung *wie beim Pferd* hauptsächlich in dessen Bereich abspielen. Untersuchungen stehen noch aus.



Figur 507. STRUTHIONES. — *Struthio camelus* (Linnaeus): *Darmkanal*. (*x*) Durchtrennungsstelle der Vene, die das Blut aus den Blinddärmen in die Vena pancreatico-duodenalis abführt. Zu beachten der äußerst lange, in viele Windungen gelegte Enddarm. (Nach Mitchell, 1896)

Darmbakterien

Das Bacterium, das die Zellulose im Darm von *Gallus* spaltet, gehört zur Gruppe des *Bacterium coli*; Rahner (1901) fand es besonders reichlich in den Blinddärmen, wo alle anderen Bakterien ihm gegenüber fast völlig zurücktraten. Anscheinend ist es das einzige obligate Bacterium des Haushuhns. Seine Unentbehrlichkeit hat Schottelius (1902) in einer Reihe von Versuchen dargetan. Steril aufgezogene *Küken* erreichten ein Alter von höchstens 30 Tagen und nahmen in dieser Zeit trotz anfangs reichlicher Nahrungsaufnahme nicht nur nicht zu, sondern büßten sogar bis zu 36 Prozent ihres Anfangsgewichtes ein. Den zu gleicher Zeit geschlüpften Kontrolltieren wurde dieselbe sterilisierte Nahrung — gequollene Hirsekörner, gehacktes, hartgekochtes Eiweiß und zerstoßene Eierschalen — dargeboten, aber nach Infektion derselben mit den frisch aufgeschwemmten Darmbakterien eines *erwachsenen Huhnes*: sie entwickelten sich normal.

Kern (1897) wies ein *Bacterium coli* auch bei vielen anderen, meist zu den *Passeres* gehörigen Vogelarten nach und hält es für ein obligates Darmbacterium der hauptsächlich pflanzliche Nahrung fressenden Vögel. Der Haustaube (*Columba livia*) fehlt es indessen (nach Scheunert und Schieblich, 1922)

fast ganz, dürfte also hier höchstens eine untergeordnete Rolle spielen. Als obligates Bacterium tritt dagegen bei der Taube der die Milchsäuregärung bewirkende *Streptococcus acidi lactici* auf. Bemerkenswert erscheint ferner, daß bei der Taube (und auch bei anderen Vögeln?) unter den anaëroben Darmbakterien die Eiweißfäulniserreger und Buttersäurebildner völlig fehlen. »Eine typische Eiweißfäulnis erscheint demnach im Verdauungstraktus der Taube so gut wie ausgeschlossen.«

Fleischnahrung

Fleischnahrung wird, auch wenn sie, wie bei *manchen Accipitres*, infolge Überfüllung des Magens stundenlang im Kropf aufbewahrt gewesen sein sollte, erst im häutigen, geräumigen »Muskelmagen« der Einwirkung von Pepsin + Salzsäure ausgesetzt, mit dem Erfolg, daß die festen Bestandteile des Nahrungseiweißes verflüssigt werden, während gelöste Eiweißkörper im Magen unbeeinflußt bleiben. Die verdauende Wirkung geht vom Pepsin, nicht von der Salzsäure aus, doch ist, um jenes wirken zu lassen, die vorherige Quellung der kollagenen und elastischen Fasern durch die freie Salzsäure des Magensaftes erforderlich. Von den Binde- und Stützsubstanzen werden bei hinreichend langer Einwirkung verdaut außer dem Bindegewebe auch Knorpel und Knochen, nicht dagegen die harten Kutikularbildungen wie Dentin, Chitin, Horn, Conchiolin und so weiter.

Um das Knochengewebe, in welchem organische Substanz (Kollagen) sich mit anorganischer Substanz (Kalksalze, vorwiegend Kalziumphosphat) innig durchdringen, aufzulösen, ist eine längere Einwirkung der freien Salzsäure des Magensaftes erforderlich. Die Schnelligkeit des Prozesses ist dabei von der Härte und Größe der Knochen abhängig, aber auch von dem Reichtum des Magensaftes an freier Säure. Stark ist dessen Einwirkung auf Knochen bei *Adlern*, beim Marabu (*Leptoptilos*) und ganz besonders beim Lämmergeier (*Gypaëtos*), für dessen Ernährung große Knochen eine wichtige Rolle spielen, weniger stark bei *Falken* und nur gering bei den *Eulen*; wenngleich die Eulen (im Gegensatz zu den Tagraubvögeln) Knochen überhaupt nicht zu verdauen pflegen, sondern sie unangegriffen im Gewölle wieder ausspeien, so haben doch die Versuche von Spallanzani (1783) mit einem Steinkauz (*Athene noctua*) erwiesen, daß selbst ein Taubenschenkelknochen schließlich im Eulenmagen völlig aufgelöst wird, wenn man ihn nach dem Auswerfen immer aufs neue der Magenverdauung aussetzt.

Unverdauliche feste Nahrungsbestandteile (wozu bei den *Falken* auch allerlei Vegetabilien gehören) und solche, deren Auflösung im Magen allzu lange Zeit in Anspruch nehmen würde, werden von den meisten Vögeln im Magen zu einem Ballen zusammengepreßt und als Gewölle wieder ausgespieen, es sei denn, daß ein kräftiger Muskelmagen den Organismus befähigt, die festen Substanzen zu zerreiben und dadurch ihren Durchgang durch den Darmkanal ungefährlich zu machen. Die Gewöllbildung erfolgt in der Regel, sobald sich im Magen unverdauliche oder schwerverdauliche Substanzen in genügender Menge angesammelt haben und ihre Sonderung von den wertvollen Bestandteilen der Nahrung durch Wirkung des Magensaftes erfolgt ist. *Kleinere Eulen* speien ihre aus Haaren und Knochen der erbeuteten *Kleinsäugetiere* bestehenden Gewöllklumpen oft schon wenige Stunden nach der Mahlzeit wieder aus und verteilen zuweilen den Ballast, der von einer und derselben Mahlzeit übrig blieb, auf 2 im Abstand mehrerer Stunden aufeinanderfolgende Gewölle; *Tagraubvögel*, die sich im allgemeinen sehr davor hüten, Federn oder Knochen in größerer Menge mit der Nahrung auf-

zunehmen, müssen den Ballast oft tagelang im Magen ansammeln, ehe er für die Gewöllbildung umfangreich genug geworden ist, oder sie — und nach Madon (1928) zuweilen auch *die Eulen* — beschleunigen den Vorgang, indem sie zur Vermehrung der Masse unverdauliche vegetabilische Stoffe (Blätter, Blumen, Holzwolle und dergleichen) verschlingen. — Rörig (1906), welcher Versuche mit Krähen (*Corvus cornix*) anstellte, fand, daß *kleine Nager* schon nach 2 Stunden im Magen sehr weit zerkleinert und verdaut worden sind und sich Reste des Mahles nach Ablauf dieser Zeit nur noch selten im Magen nachweisen lassen. Die Knochen werden dabei völlig aufgelöst; die Haare scheinen den Darm zu passieren, ebenso etwa aufgenommene kleine Federn, welch letztere jedoch zuvor von dem sehr muskelstarken Krähenmagen zerrieben werden.

Den Pylorus passiert also bei *den Fleischfressern* in der Regel nur ein Brei ohne größere feste Bestandteile; er wird dann, wie oben für *die Körnerfresser* geschildert, der Einwirkung der Pankreas- und Darmverdauung unterworfen.

Welche Bedeutung den Blinddärmen, die wir ja eben als Ort der Zelluloseaufspaltung kennengelernt haben, bei der Verdauung tierischer Kost zukommt, ist noch ungeklärt; es sei in diesem Zusammenhange darauf hingewiesen, daß die *Accipitres* einen relativ längeren Darm haben als die *Striges*, dafür aber der Blinddärme ermangeln, die bei den *Striges* von recht beträchtlicher Länge sind. Es dürften also die Caeca bei den *Striges* (und entsprechend auch bei den insectenfressenden *Cuculidae*, *Meropidae*, *Caprimulgidae*, *Coraciidae*) zu einer Sammelstätte für Bestandteile des Chymus geworden sein, deren tiefe Aufspaltung im Ileum nicht gelang und die hier, ohne die Darmpassage zu behindern, längere Zeit den fermentativen und bakteriellen Angriffen ausgesetzt werden können. Daß in den Caeca eine Aufspaltung von Chitin statthaben kann (wie Gadow, 1891, vermutet), ist recht wenig wahrscheinlich.

Gallenfarbstoffe

Angefügt seien hier einige Bemerkungen über die Gallenfarbstoffe, insbesondere ihre Entstehung bei den Vögeln. Als Endprodukt der Gallenfarbstoffbildung tritt, wenigstens bei *Anser*, nur Biliverdin auf, das die Galle intensiv grün färbt und somit auch dem Inhalt des ganzen Dünndarmes eine grüne Färbung erteilt, ja sogar bei manchen Arten mit der Galle in den Muskelmagen eindringen und dort die Koilinschicht (= »keratinoide Schicht«) färben kann. Ob die grüne Farbe der Kotsäulchen vieler pflanzenfressender Vögel von Biliverdin herrührt, oder ob der Gallenfarbstoff im Enddarm völlig zerstört wird, ist offenbar noch nicht untersucht worden.

Minkowski & Naunyn (1886) führten durch Vergiftung von *Gänsen* mit Arsenwasserstoffgas eine reichliche Zerstörung roter Blutkörperchen herbei und konnten auf Schnitten durch die Leber derart vorbehandelter Tiere nachweisen, daß die abgestorbenen Erythrozyten in den Blutkapillaren und den feineren Ästen der Lebervene von Lymphozyten verschlungen worden waren, in deren Innerem nun, wohl unter Einwirkung von intrazellulären Fermenten, ein weiterer Zerfall des Hämoglobins mit Abspaltung des Eisens aus dem Hämatin erfolgte. Dabei entstanden in einzelnen Zellen neben braunroten Pigmentklumpen auch Klümpchen von grasgrüner Farbe, die im Farbton durchaus dem Biliverdin glich, so daß die Autoren nicht daran zweifeln, daß sie wirklich durch Biliverdin bedingt sei. Sie nehmen ferner an, daß sich bei der normalen Gallenfarbstoffbildung die gleichen Vorgänge in der Leber abspielen.

Diese Genese des Biliverdins stimmt im wesentlichen vollkommen überein mit der von Giersberg (1923) festgestellten Entstehung des Ooporphyrins, das die Fleckenfärbung der Vogel-Eier hervorruft (oben, Seite 256). Hier wie dort werden zerfallende rote Blutkörperchen von Lymphozyten verschlungen und der Blutfarbstoff in ihnen unter Eisenabspaltung zu anderen Farbstoffen verarbeitet. Ooporphyrin ist sehr wahrscheinlich ein Zwischenprodukt auf dem Wege vom Blutfarbstoff zum Gallenfarbstoff (Hans Fischer, 1925); indessen wird anscheinend Ooporphyrin nur in der Eileiterwandung, Biliverdin nur in der Leber gebildet. Sollte es sich freilich in der Zukunft erweisen, daß das »Oocyan«, das die blaue Grundfarbe der meisten Vogel-Eier hervorruft und das wahrscheinlich identisch ist mit Bilicyanin (also wohl, wie das Biliverdin, eine Oxydationsstufe des Bilirubins ist), in der Eileiterwandung und nicht in der Leber entsteht, so wäre damit wohl die Möglichkeit der Biliverdinbildung auch in anderen Zellverbänden als denen der Leber wahrscheinlich gemacht.

Resorption und Anbau pflanzlicher Farbstoffe

Pflanzliche Farbstoffe werden zum Teil von der Darmschleimhaut resorbiert und gelangen wohl zunächst mit dem Fett in die Lymphbahnen und weiter ins Blut, um schließlich unverändert in der Haut abgelagert zu werden. Wie die Versuche von L. S. Palmer (1915, 1919) gezeigt haben, ist zur Erzielung der normalen Gelbfärbung von Schnabel, Läufen, Ohrscheiben der Hühnerrasse »*White Leghorn*« die Verfütterung eines im Pflanzenreich weit verbreiteten, gelben Lipochroms, des zu den Karotinoiden gehörigen Xanthophylls, unerläßlich; derselbe Pflanzenfarbstoff ist beim *Huhn* auch die einzige Quelle des gelben Dotterfarbstoffs, des Luteins (unten, Seite 500). Durch Verfütterung gefärbter Nahrung läßt sich im Versuch sogar eine abnorme Färbung von Haut und Federn erzielen. Sauermann (1889) bot *gelben Kanarienvögeln* und *weißen Italienerhühnern* pulverisierten Cayennepfeffer (*Capsicum annuum*); der darin enthaltene rote Farbstoff (»Capsicin«), wahrscheinlich ein Karotinoid, wurde nicht nur im Epithel der Beine und des Schnabels abgelagert, welche Teile daraufhin lebhaft fleischrot erschienen, sondern bei der nächsten Mauser auch im Gefieder und bei den Hühnern auch im Dotterfett. Reines Capsicin blieb indessen ohne Wirkung; um diese zu erzielen, war die gleichzeitige Darreichung des im Fett der Pfefferschote enthaltenen Trioleins, des Glyzerids der Oleinsäure, erforderlich, in welcher sich der rote Farbstoff löst. — Daß freilich keineswegs alle in der Haut oder in den Federn auftretenden Lipochrome exogenen Ursprungs sind, geht aus histologischen Untersuchungen von Desselberger (1929) hervor, welche in den Anlagen der Federn des roten Halsbandes von *Amadina fasciata* die Bildung einer farblosen Vorstufe des Lipochroms erkennen ließen. — Über die unmittelbar mit der Färbung des Hautfettes zusammenhängenden zarten Federtönungen siehe unten, Seite 512.

Endozoische Samenverbreitung durch Vögel

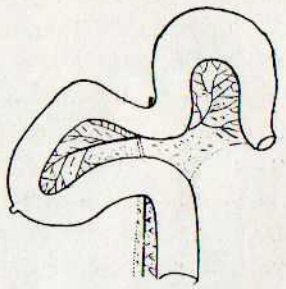
Im allgemeinen tritt, wie wir sahen, die Nahrung erst dann aus dem Magen in das Duodenum über, wenn alle gröberen und festeren Bestandteile zertrümmert oder durch die Wirkung des Magensaftes verflüssigt oder aber als Gewölle wieder ausgespieen worden sind. Diese Regel erfährt indessen bemerkenswerte Ausnahmen: denn unter den *Vegetabilienfressern* gibt es eine ganze Reihe, deren Darm durch besondere Weite seines Lumens für den Durchgang größerer Pflanzenkerne eingerichtet ist, und die daher als Samenverbreiter eine wichtige Rolle spielen.

Zwischen Früchten und fruchtfressenden Vögeln haben sich nämlich mannigfache Wechselbeziehungen entwickelt, die unsere Aufmerksamkeit in gleichem Maße verdienen wie jene Anpassungen, welche oben bei der Besprechung der Ornithophilie der Blüten erwähnt wurden. Die Mehrzahl der fleischigen Früchte ist mit ihrer auffälligen Färbung, ihrem Fruchtfleisch und ihrer meist sehr harten Kernschale ein Züchtungsprodukt der Vögel. Das Fruchtfleisch soll die Vögel anlocken und ihnen als Nahrung dienen; als Gegenleistung besorgen diese dann die Verbreitung der Kerne. Als Signalfarbe spielt, wie bei den Blüten, Rot oder Gelb die vornehmste Rolle; indessen ist, wie Liebmann (1909) ausgeführt hat, »die Sichtbarmachung der Fleischfrüchte nicht allein durch ihre eigene Farbe, sondern auch durch die des umgebenden Laubes veranlaßt. Diese Beziehungen zwischen Fleisch- und Laubfarbe hat Kerner (1891) näher untersucht; er fand beide derart voneinander abhängig, daß die Früchte sich vom Laube am besten abhoben, also möglichst deutlich hervortraten. So sind die Früchte rot bei grünem Laube, sei es, daß die Gewächse immergrün sind, oder daß die Früchte bereits im Laufe des Sommers reifen. Dagegen sieht man bei herbstlich rot oder gelb gefärbtem Laube blaue oder schwarze Fleischfrüchte auftreten. Weiße Früchte endlich sind bei solchen Pflanzen angebracht, die ihr Laub zur Zeit der vollen Reife bereits abgeworfen haben, da sie sich von den dunklen Zweigen besonders gut abheben (zum Beispiel *Cornus alba* und *Symphoricarpus*).« Vorzeitigem Fraß durch Vögel wird dadurch vorgebeugt, daß die Fleischfrüchte vor der Samenreife eine grüne, also eine Schutzfarbe tragen, und daß sie überdies hart sind und aus diesem Grunde vom Vogel verschmäht werden. Wie schwer dieser letztere Umstand ins Gewicht fällt, ergibt sich daraus, daß die Früchte von *Sorbus aucuparia*, *Crataegus oxyacantha*, *Rosa*, *Prunus spinosa* erst von den Vögeln verzehrt werden, nachdem der erste Frost eingetreten ist und bewirkt hat, daß die vordem prallen, festen Früchte schlaff und weich geworden sind. Die chemischen Eigenschaften unreifer Früchte scheinen dagegen zur Verhütung »unbefugten« Vogelfraßes eine nur sehr untergeordnete Rolle zu spielen, da die Mehrzahl der fruchtfressenden Vögel gegen die Geschmacksqualitäten bitter und sauer recht unterempfindlich ist (im Gegensatz zu den *Schnecken und Säugetieren*), wie sich denn die Vögel auch ätherischen Ölen gegenüber ganz anders verhalten als andere Tiere. So fühlen sich *Drosseln* angezogen durch die ätherischen Öle der *Juniperus-Beeren*, die großen Fruchttauben (*Ducula*) durch das Myristicin der *Muskatnüsse*; und die an ätherischen Ölen äußerst reichen Früchte des Zimtbaumes (*Cinnamomum*) werden auf Ceylon vorwiegend durch den Star *Sturnornis senex* verbreitet. Nicht anders steht es mit der Wirksamkeit giftiger Pflanzenalkaloide und Glykoside: die Pflanze erwehrt sich mit ihrer Hilfe offenbar nur des unbefugten Schnecken- und Säugetierfraßes, während sich die Vögel nicht dadurch abschrecken lassen. So werden die Beeren von *Atropa belladonna* durch *Turdus*, die Beeren von *Daphne mezereum* durch *Sylvia*, die von *Evonymus* durch *Turdus* und *Erithacus* ohne Schaden verzehrt.

Gestattet die Weite des Pylorus einen Durchtritt der Samen, so wandern dieselben in den Darm und werden mit dem Kote abgeschieden; anderenfalls werden die Kerne als »Gewölle« wieder ausgespieen oder vor dem Verzehren der Frucht aus dem Fruchtfleische herausgedrückt. So kann beispielsweise der Kern der Mistelbeere (*Viscum album*), der in der Breite 4 und in der Dicke 2 Millimeter mißt, nur von unserer größten Drossel, *Turdus viscivorus*, sowie vom Seiden-

schwanz (*Bombycilla garrulus*) in den Darm aufgenommen werden; *alle anderen Drossel-Arten* müssen ihn durch den Schnabel wieder abgeben und wenden sich daher nur im äußersten Notfall dieser Nahrung zu. Im allgemeinen verfügen alle fruchtfressenden Vögel über einen relativ weiten Darm, im Gegensatz zu den Körnerfressern, die ihre Nahrung im Schnabel oder Muskelmagen zerschroten; und die Kerne der von ihnen bevorzugten Früchte machen daher die Darmpassage durch.

Die von Kerner (1891) und späteren Untersuchern angestellten Keimungsversuche (zusammengestellt bei Kempski, 1906) haben ergeben, daß ein hoher Prozentsatz der im Kot abgeschiedenen Samen seine Keimfähigkeit nicht eingebüßt hat (beim *Rotkehlchen* 80 Prozent, bei der *Singdrossel* 85 Prozent, beim *Steinrötel* 88 Prozent nach Kerner), ja daß bei Ausscheidung durch den Darm die Keimfähigkeit der Samen von *Taxus*, *Berberis*, *Ribes*, *Lonicera* sogar eine Beschleunigung erfährt, und zwar, wie Liebmann vermutet, weil beim Durchgang durch den Verdauungskanal die dicke Kernschale etwas angerieben wird, so daß die Feuchtigkeit leichter zum Keimling gelangen kann. Mitunter scheint der Durchgang durch den Vogeldarm unumgänglich nötig zu sein. Nach Kempski (1906) stellte Maiden zahlreiche Keimversuche mit dem Samen der strauchartigen *Eremophila longifolia* an, jedoch stets vergeblich, während die Keimung bei den mit den Exkrementen des Emu (*Dromaeus*) abgehenden Samen dieser Pflanze binnen kurzem gelang. O. Meyer (brieflich) vermochte niemals reife Körner von *Evodia* zur Keimung zu bringen; diese Pflanze ist anscheinend ebenfalls durchaus auf die endozoische Verbreitung (so durch den Star *Aplonis cantoroides*) angewiesen.



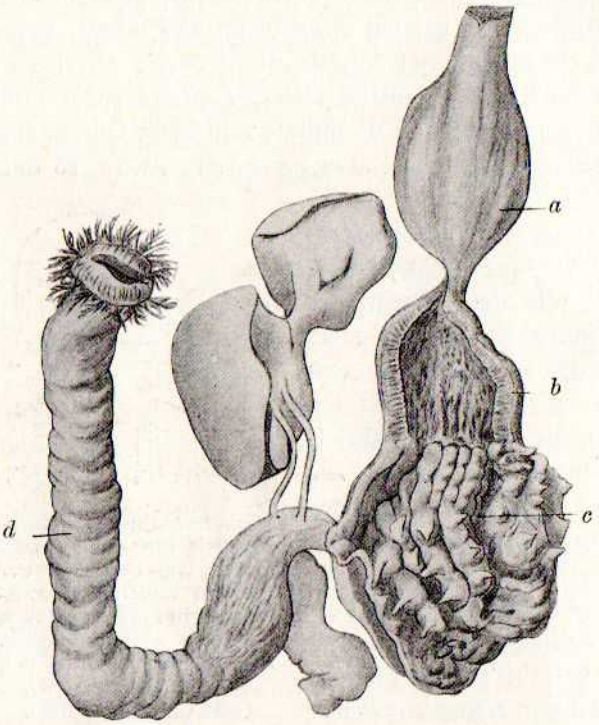
Figur 508. Colii. — *Colius capensis* Linnaeus: *Darmkanal*, wie derjenige der meisten anderen Fruchtfresser ein kurzer Schlauch von sehr weitem Kaliber. Zu vergleichen mit den Figuren 184 und 507. (Nach Mitchell, 1896)

Etwaigen schädigenden Einwirkungen der Verdauungssäfte werden die Kerne dadurch entzogen, daß die Darmpassage äußerst rasch verläuft; viele Fleischfrüchte, so die der *Rosa-Arten* und von *Sambucus nigra*, scheinen geradezu als Laxans zu wirken, und die aufgenommenen Samen werden dann binnen kürzester Frist wieder abgesetzt. Außerdem kommt den Samen die Schutzwirkung der Kernschale zustatten.

Die Mehrzahl der Vogel-Arten, die sich vorzugsweise oder gelegentlich von Früchten nähren und zur Samenverbreitung wesentlich beitragen (sie gehören zumeist den Familien der *Turdidae*, *Sylviidae*, *Mimidae*, *Pycnonotidae*, *Sturnidae*, *Paradisaeidae*, *Bombycillidae*, *Cotingidae*, *Rhamphastidae*, *Capitonidae*, *Coliidae*, *Musophagidae*, *Treronidae* und den *Casuarii* an) zeigt, außer etwa einer relativ bedeutenden Weite und Kürze des Darmkanals (Figur 508), keine auffälligen Anpassungen an diese Art der Ernährung und ist für keine Fruchtart spezialisiert. Doch fehlt es auch an solchen Spezialisten nicht.

An erster Stelle seien hier die tropischen *Fruchttauben* (aus den Gattungen *Ducula*, *Ptilinopus*, *Treron* und so weiter) genannt. Das hervorstechendste Merkmal ihres Darmtraktus (Figur 509) bildet seine Weite, verbunden mit sehr geringer Länge, die in scharfem Gegensatz steht zu den Eigenschaften des Darmes von *Columba* (Figur 183) und ihren nächsten Verwandten. Bei der

Haustaube vermögen nicht einmal Kirschkerne den Darm zu passieren; sie werden vielmehr, nachdem das Fruchtfleisch verdaut worden ist, nach einigen Stunden als »Gewölle« wieder ausgespieen. Die Fruchttaube *Ducula pacifica* und einige andere Arten dieser Gattung dagegen geben Muskatnüsse (wie *Myristica castaneifolia*) bis zu einer Größe von 12,5 × 25 Millimeter unversehrt durch den After ab, ja man hat in ihrem Verdauungskanal Früchte von *Elaeocarpus graeffei* gefunden, deren Kerne 30 × 50 Millimeter maßen (Wood, 1924)! Früchte von sehr großen Dimensionen, insbesondere Muskatnüsse, bilden sogar die bevorzugte Nahrung dieser Tauben. Zu den Muskatnüssen fühlen sie sich hingezogen, sobald die bräunliche Fruchthülle (Testa) aufgeplatzt ist und der brennend rote Arillus wie ein Signal aus dem klaffenden Pericarp hervorleuchtet. Sie nehmen nun die Muskatnuß, die oft so groß ist wie der Kopf der Taube, aus dieser Umhüllung heraus und verschlucken sie, wobei ihre Unterkieferäste wie bei fressenden Schlangen auseinandertreten. Im Magen findet in der Regel nur eine dieser hartkernigen Früchte Platz. Hier wird durch Wirkung einer eigentümlichen Bewaffnung der ziemlich muskelschwachen Wandung des Ventriculus, nämlich der in Figur 179 abgebildeten kegelförmigen »Koilinzähne«, der Arillus (die »Macis« der Muskatnüsse) abgeschabt, und nur diese dünne Hülle wird vom Vogel verwertet, während der gewaltige Kern nach der Darmpassage unverletzt wieder ausgeschieden wird und seine Keimfähigkeit behält. Da der Magen dieser Fruchttauben keine Mahltätigkeit zu verrichten braucht, so findet man in seinem Lumen niemals Kieselsteinchen.



Figur 509. Columbae (Treronidae). — *Phaenorhina goliath* Gray: *Verdauungskanal*. ***a***, Kropf; ***b***, Drüsenmagen und ***c***, Muskelmagen, beide eröffnet, um die zum Abschaben weicher Kernhüllen dienenden Koilin-»Zähne« des Muskelmagens zu zeigen; ***d***, der äußerst kurze, weite Darm, in dessen Duodenalabschnitt die beiden Gallengänge einmünden. (Nach Viallane, 1878)

Außer den *Myristica-Arten* werden auf solche Weise durch die Fruchttauben sehr viele andere Fruchtbäume (*Canarium, Myrica* und so weiter) verbreitet.

Im kleinen wiederholt sich das Bild bei einer Anzahl von *Singvögeln* mit muskelschwachem Hauptmagen. Die Früchte vieler auf Bäumen parasitierender *Loranthaceen* und wahrscheinlich auch die Früchte der indo-australischen Ameisenpflanzen (*Hydnophytum, Myrmecodia* und so weiter) werden durch kleine Vögel verbreitet und erlangen ihre Keimfähigkeit erst durch die Darmpassage. Im indo-

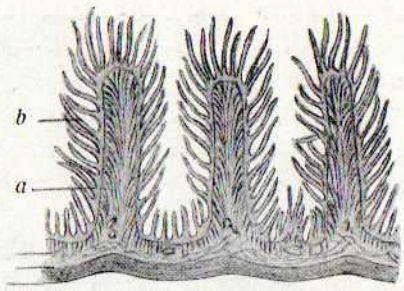
australischen Gebiet haben sich zahlreiche Arten der Gattung *Dicaeum* ganz für den Genuß von *Loranthus*-Früchten spezialisiert; selbst die halbflüggen Nestjungen erhalten lediglich diese Kost (Figur 510). Nach dem Bericht von Rumphius (1746) haben die Eingeborenen von Ambon eine abergläubische Furcht vor der Keimkraft des Kotes von *Dicaeum vulneratum* und meinen, daß er, auf den Körper des Menschen gefallen, selbst dort die *Loranthus*-Pflanze zur Keimung bringe. Genaue Beobachtungen über Beziehungen zwischen Vogel und Pflanze verdanken wir Docters van Leeuwen (1927), der eine javanische *Dicaeum*-Art im Käfig hielt: »Die großen *Loranthus pentandrus*-Früchte und auch die Früchte von *Elytranthe globosa* waren ungefähr so groß wie der Kopf des Tieres. Die Frucht wurde in den etwas nach unten gebogenen Schnabel gefaßt und so gedreht, daß die abgebrochene Anheftungsstelle des Fruchtstieles der Mundöffnung zugekehrt war. Dann drückt der Vogel mit dem Schnabel auf die stark gespannte Fruchthülle und dreht dabei die Frucht oft wieder um 90° nach außen. Durch den Druck wird der Samen schnell herausgepreßt und dann verschluckt. Das Tier preßt nun mit seinem Schnabel das Fruchtfleisch aus der Frucht heraus, verspeist auch dieses und läßt die leere Fruchtwand fallen. Die Samen wandern außerordentlich rasch durch den Verdauungskanal hindurch: Um 2 Uhr 45 Minuten wurden 3 Früchte von *Elytranthe globosa* und 3 von *Loranthus Schultesii* gegeben und verspeist. Um 3 Uhr 7 Minuten fielen alle Samen wieder heraus. Um 3 Uhr 30 Minuten gab ich 3 Früchte von *Elytranthe*: die Samen wurden um 3 Uhr 42 Minuten wieder ausgeschieden. Dabei nahm das Tier nicht mehr als 5 bis 6 Früchte, blieb dann einige Minuten ruhig sitzen und rieb schließlich die Samen mit eigenartig schaukelnden Bewegungen an den Zweigen ab«, wo sie mit ihrer über die ganze Oberfläche verteilten Klebeschicht sofort festhaften, um nach einiger Zeit die Haftwurzel austreten zu lassen.

Figur 510. PASSERES (Dicaeidae). — *Dicaeum hirundinaceum* Shaw & Nodder, der Hauptverbreiter australischer Loranthus-Arten, *mit einer Loranthus-Beere im Schnabel.* (Nach Littlejohns, 1924)

In den Tropen Afrikas erfüllen Musophagiden (*Chizaerhis*) und Capitoniden (*Barbatula*), in den Tropen der Neuen Welt in erster Linie Vertreter der *Tanagridae* (aus den Gattungen *Euphonia* und *Chlorophonia*) und der *Tyrannidae* (so *Phaeomyias murina* und *Elainea-Arten*) die Aufgabe, Loranthaceen zu verbreiten; beispielsweise hat sich auf Porto Rico die kleine *Euphonia sclateri* für die Beeren von *Phoradendron* spezialisiert. Nach Wetmore (1914) scheidet der Vogel nicht nur den Kern, sondern auch dessen vornehmlich aus Viscin bestehende Hülle wieder aus, entzieht ihr aber offenbar bei der Darmpassage neben anderen Nährstoffen die l-Arabinose, ein Monosaccharid. Da bei dieser Art der Ernährung der Ventriculus funktionell so gut wie ganz ausgeschaltet ist, ist er zu einem muskelfreien Hautsack ohne deutlich gegen das Duodenum abgesetzten Pylorus geworden, und der Darm ist, wie bei *den Fruchttauben*, sehr kurz und von großem Kaliber.

Seine Innenwand ist mit langen Zotten dicht besetzt, die sich übrigens auch bei *den Fruchttauben* finden (Figur 511).

Auch unsere deutsche Loranthacee, die Mistel (*Viscum album*), ist bekanntlich auf die Verbreitung durch Vögel angewiesen. Ihre Frucht tritt erst im Januar und Februar in den Zustand der Reife ein und wird dann von 2 Vogelarten begierig gefressen, die sie nach dem Durchgang durch den Darm mit dem Kot wieder absetzen: der Misteldrossel (*Turdus viscivorus*) und dem Seidenschwanz (*Bombycilla garrulus*). Eine Keimung des Samens erfolgt fast ausnahmslos erst dann, wenn die Beere von der Beerenhaut befreit ist, und dazu ist eben die Mitwirkung des Vogels erforderlich, denn in dessen Verdauungskanal wird die Beerenhaut von der den Kern umhüllenden Schleimschicht abgelöst. Letztere setzt sich (nach Tomann, 1906) aus 2 Schichten zusammen: einer äußeren, verdaulichen Zelluloseschleimschicht und einer inneren, unverdaulichen Pektoseschicht, welche den Samen vor den Einwirkungen der Verdauungssäfte schützt. Dazu kommen noch Tröpfchen einer fett- oder wachsartigen Substanz. Die Darmpassage ist auch hier eine äußerst rasche: in den Versuchen, die Tubeuf (1923) mit dem *Seidenschwanz* anstellte, erschien der gefressene Samen schon nach 10, 9, ja 7 Minuten wieder im Kot. So kann es nicht wundernehmen, daß die Verschleppung der Mistel durch die genannten beiden Vogelarten nur in ganz kleinen Schritten erfolgt, und daß manche Inseln, wie Irland, mistelfrei geblieben sind.



Figur 511. Columbae (Treronidae). — *Phaenorhina goliath* Gray: *Längsschnitt durch ein Darmstück.* Die ringförmig in das Darmlumen vorspringenden Wülste (*a*) der Schleimhaut sind zur Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche mit langen, dichtstehenden, fingerförmigen Zotten (*b*) besetzt. (Nach Viallane, 1878)

Stoffwechsel und Energiewechsel. Chemie des Eies

Den klarsten Einblick in den Bedarf an Nährstoffen als integrierender Bausteine oder als Energiequellen, den der Vogelkörper in einem bestimmten Lebensabschnitt und zwar in der wichtigsten Entwickelungsperiode hat, gewährt die chemische Analyse des Gesamt-Eies. Wir kamen bereits an früheren Stellen (Seiten 252, 255, 260) kurz auf die Zusammensetzung des Dotters, des Eier-Eiweißes (besser: des »Eierklars«) und der Schale zu sprechen und müssen nun noch einmal im Zusammenhang und mit etwas größerer Ausführlichkeit darauf eingehen.

Man darf unbedenklich annehmen, daß die im Vogel-Ei enthaltenen Stoffe, welche den Körper des Embryo aufbauen und den Betriebsstoffwechsel bis zum Ausschlüpfen unterhalten sollen, die allergünstigste Zusammensetzung zeigen, und weiterhin, daß der mütterliche Körper keine Luxusproduktion treibt, daß also alle an das Ei abgegebenen Stoffe für die normale Entwickelung des Embryo unbedingt nötig sind.

Die chemische Zusammensetzung des Eies und das relative Mengenverhältnis der einzelnen Stoffe sind mit ziemlich großer Genauigkeit bisher nur für *das Huhn* bekannt. Das Mengenverhältnis, unter anderem der Wassergehalt des Dotters, wechselt von Art zu Art (siehe oben, Seiten 252 und 260), es dürfte zum Teil von der Brutdauer abhängig sein (längere Brutdauer verlangt reicheren Fettgehalt des Eies); dagegen wissen wir noch nicht, wie weit die chemische Zusammen-

setzung abändern kann, müssen aber annehmen, daß sich die Variation selbst auf den Gehalt an seltenen anorganischen Stoffen erstreckt: die Eier von *Turacus* enthalten höchstwahrscheinlich stets Kupfer, während dieses Metall im *Hühner-Ei* völlig fehlt.

Die Untersuchungen von Pollard & Carr (1924) haben dargetan, daß die chemische Zusammensetzung des Ei-Inhalts selbst innerhalb derselben Art keineswegs konstant ist, sondern daß sie (ebenso wie die Eigröße) von der Nahrung abhängt, die der Mutter vor der Eiablage geboten wurde. Die genannten Autoren experimentierten mit Haustauben (*Columba livia*); unter sonst gleichen Bedingungen wurde jedem Paar monatelang nur eine einzige Körnerart als ausschließliche Nahrung geboten, und zwar erhielt dabei jedes Brutpaar seine besondere Kost zugewiesen. Es zeigte sich dabei, daß durch Fütterung mit Weizen oder Roggen oder Hafer oder Hirse oder Gerste das ernährungsphysiologische Gleichgewicht erhalten werden konnte und die Eierproduktion normal blieb, während die Fütterung mit Soyabohnen sehr starken Kalkmangel der Eischale nebst frühzeitigem Absterben des Embryo und die Fütterung mit Buchweizen- oder Sonnenblumensamen Verlust an Körpergewicht und gänzliche Unfähigkeit zur Eierproduktion im Gefolge hatte. Während nun aber Hirse zunächst den gleichen Nährwert zu haben schien wie Roggen, erwies es sich in der Folge, daß dies eine Täuschung sei, denn die Eier hatten eine anomale Zusammensetzung, und keines davon lieferte einen schlüpfreifen Embryo. Die Jungen der Hafertauben schienen sich zunächst normal zu entwickeln, überlebten aber nicht den 1. Monat. Nur die Weizen- und die Roggentauben lieferten eine voll lebenskräftige Nachkommenschaft. Pollard & Carr vermuten, daß Armut der Nahrung an Tryptophan von verderblicher Wirkung ist; nur aus den Eiern solcher Taubenpaare, in deren Futterstoff diese Aminosäure — anscheinend die Muttersubstanz des Eumelanins — zu etwa 4 Prozent beteiligt war, gingen lebenskräftige Junge hervor. Die hydrolytische Untersuchung ergab, daß zwar der Gesamtstickstoffgehalt, ausgedrückt in Prozenten des Eiinhalts, in allen Fällen ungefähr der gleiche war, daß aber die Verteilung des Stickstoffs auf die im Ei vorkommenden Bindungsarten von N wechselte: und nur diejenigen Eier, die mehr als 3 Prozent »Melanin-Stickstoff« (wohl ungefähr = Tryptophan-Stickstoff) enthielten, lieferten normale Junge.

Zusammensetzung des Dotters

Füttert man das *Huhn* mit vollwertiger Nahrung, so enthält der Gesamtdotter seines Eies etwa 48 Prozent Wasser und 52 Prozent Trockensubstanz. In dieser beträgt der Anteil der Fette und Lipoide etwa 2 Dritteile der organischen Substanz. Sie setzen sich zusammen aus Neutralfetten, Phosphatiden und Sterinen, daneben noch freien Fettsäuren.

Die Fette machen ungefähr 43 bis 49 Prozent der Trockensubstanz aus. In der Regel treten sie als Palmitin, Stearin und Olein auf; sie entstammen der Nahrung, dringen als Fettsäuren und Glyzerin ins Ei ein und werden dort wieder synthetisiert. In gleichem Maße aber wie das Körperfett ist auch das Dotterfett in seiner Zusammensetzung von der Ernährung des Tieres abhängig. Füttert man daher das Huhn ausschließlich mit Hanf, so zeigt auch das Dotterfett eine höhere Jodzahl als bei Gerstenfütterung, entsprechend der Jodzahl des Hanföls, eines Glyzerids der Linol-, Olein-, Linolen-, Isolinolin-, Palmitin- und Stearinsäure (Henriques & Hansen, 1903).

Die Phosphatide sind mit ungefähr 16 bis 20 Prozent an der Trockensubstanz des Dotters beteiligt. Sie treten als Lecithin und verwandte Körper auf. Das Lecithin wird heute aufgefaßt als eine Verbindung von Glyzerin und Phosphorsäure, welche sich mit Fettsäuren und Cholin verbunden hat; es enthält also etwas Stickstoff.

Unter den Eiweißen des Dotters, von denen etwa 30 Prozent der Trockensubstanz gebildet werden, überwiegt an Menge weitaus das Ovovitellin, ein Phosphorproteid mit 12 Prozent Stickstoff und 0,9 bis 1,3 Prozent Phosphor. Globuline und Albumen dagegen finden sich nur in geringfügigen Mengen.

Der Gehalt des Eidotters an Asche ist relativ geringer als der des Eierklars; man hat in ihr Natrium, Kalium, Magnesium, Eisen, Chlor, Fluor (0,2 Milligramm je Ei), Schwefel, Bor und Silicium nachgewiesen, überwiegend aber Kalzium und Phosphor (als Phosphorsäure, P_2O_5).

Der »gelbe Dotter« (oben, Seite 252) ist besonders reich an Fetten und Phosphatiden, der »weiße Dotter« dagegen reicher an Wasser, Proteiden und anorganischen Substanzen. (Nach Spohn & Riddle, 1916, enthält der weiße Dotter von *Gallus* 86,66 Prozent Wasser, und auf die Trockensubstanz bezogen nur 11 Prozent Phosphatide und 23 Prozent Fette, dagegen 44,5 Prozent Proteine und 6 Prozent Asche.) Nur im gelben Dotter findet sich, an die Dotterkugeln gebunden, ein Fettfarbstoff (Lipochrom), das gelbe Lutein. Das Lutein ist ein Karotinoid, und zwar ein Isomeres des Xanthophylls ($C_{40}H_{56}O_2$), gehört also strenggenommen nicht zur (sauerstofffreien!) Gruppe der Karotine ($C_{40}H_{56}$), sondern ist ein Oxydationsprodukt des Karotins. Füttert man das Huhn längere Zeit vor der Eiablage ausschließlich mit xanthophyllfreier Nahrung, so ist der Dotter nur schwach gelb gefärbt, und diese Gelbfärbung rührt nicht von Xanthophyll her (L. S. Palmer, 1915 und 1919). Daraus ergibt sich, daß das Lutein aus xanthophyllreichem Futter (Grünfutter, gelbem Korn und dergleichen) bezogen wird und exogenen Ursprungs ist. Verfütterung von Karotin bleibt ohne Wirkung auf die Dotterfärbung, wohl weil das Karotin nicht, wie das Xanthophyll, mit dem Fett in der Blutbahn transportiert wird.

Zusammensetzung des Eierklars

Im Eierklar des *Hühner-Eies* wird der größte Teil der Trockensubstanz, nämlich gegen 90 Prozent, von Eiweißen und Glykoproteiden geliefert, die als Ovoalbumin, Ovoglobulin und Ovomucoid bezeichnet werden.

Das (koagulierbare) Ovoalbumin bildet den Hauptbestandteil des konzentrierten Eierklars. Es ist ein Glykoproteid, denn es enthält neben den Aminosäuren auch Glukosamin, in welchem eine sauerstoffreiche Kohlehydratgruppe, die Glukose, sich mit einem Eiweißkörper verbunden hat; der Stickstoffgehalt des Ovoalbumins ist daher mit 15 Prozent nur gering im Vergleich zum Sauerstoffgehalt. Das Molekulargewicht dieses Eiweißkörpers ist sehr groß, wahrscheinlich noch größer als das des Hämoglobins (über 14000!). — Nur etwa den 8. Teil der organischen Stoffe des Eierklars bildet das Ovomucoid, gleichfalls ein Glykoproteid mit 12,6 Prozent Stickstoff und 2,2 Prozent Schwefel in der aschefreien Substanz. — Nur in geringfügigen Mengen kommt das Ovoglobulin als einziger einfacher Eiweißkörper im Eierklar vor; es enthält viel Glykokoll und etwas Schwefel in Cystin.

Im Betrag von 4 Prozent der Trockensubstanz finden sich im Eierklar Fette und Lipoide, sowie Fermente. 3 Prozent setzen sich endlich aus anorganischen Bestandteilen zusammen: vor allem Kalium, Natrium und

Chlor, dazu noch geringe Mengen von Kalzium, Magnesium, Eisen, Phosphor, Schwefel, Silizium und Spuren von Fluor.

Zusammensetzung von Schalenhaut und Kalkschale

Die Schalenhaut besteht, wie die Dotterhaut, aus Keratin, also aus einem Eiweißkörper mit hohem Gehalt an Cystin und entsprechend großem Reichtum an Schwefel. Bemerkenswerterweise ist in ihr auffällig viel Arsen nachgewiesen worden: in 100 Gramm Schalenhaut wurden 0,023 Milligramm Arsen gefunden. — Auch in der Ei-Schale gehören die organischen Stoffe, die 2 bis 5 Prozent der Schalensubstanz ausmachen (oben, Seite 255), zu den Keratinen; der Schwefelgehalt dieser Eiweißkörper beträgt wie in der Schalenhaut nicht weniger als 4,25 Prozent.

Stoffwechsel des Embryo

In welcher Weise die mannigfachen Bau- und Betriebsstoffe, die im *Hühner-Ei* enthalten sind, verwertet werden, ist durch zahlreiche Untersuchungen bis zu einem gewissen Grade klargelegt worden; besonders verdient machten sich darum in neuester Zeit vor allem Murray (1925, 1926) und Needham (1925 bis 1927).

Um die für das Leben erforderliche Energie zu liefern, werden bis zum 20. Tag 2250 Milligramm = etwa 18,3 Prozent der Trockensubstanz verbrannt und dabei 22 Kalorien entwickelt. Davon entfallen auf Eiweißstoffe 68,34, auf Kohlehydrate 126,50 und auf Fette 2066,00 Milligramm. Zu Beginn der Entwickelung sind Kohlehydrate, nämlich die Glukose, die alleinige Energiequelle; selbst noch vom 4. bis 7. Tage stellen sie über 99,5 Prozent aller verbrannten Nährstoffe, doch hört diese Art der Energielieferung am 13. Tage auf. Die Proteinverbrennung beginnt erst mit dem 4. Tage und erreicht niemals einen höheren Anteil am täglichen Gesamtverbrauch als 3,5 Prozent; sie erfolgt vermutlich auf Kosten des Ovoalbumins, nicht des Ovomucoids. Als zeitlich letzte Quelle für die Energieentwickelung, nämlich erst vom 7. Tage an, wird das Fett (zunächst wohl beginnend mit den freien Fettsäuren) in Anspruch genommen, und vom 14. Tage an wird täglich über 96 Prozent des Gesamtverbrauchs vom Fett bestritten, dessen anfänglicher Bestand von etwa 5600 Milligramm dadurch um mehr als $^1/_3$ verringert wird.

Die Feststellung dieser Reihenfolge Kohlehydrate — Eiweiß — Fett hat Needham zu gedankenreichen Erörterungen veranlaßt. Es sei sehr bemerkenswert, daß die Kohlehydrate den Anfang machen: sie bedürfen ja zur Verbrennung keiner fermentativen Vorbereitung, da Traubenzucker (Glukose) bei Sauerstoffzutritt ohne weiteres zu Kohlensäure und Wasser oxydiert wird. Die Fermente Lipase und Protease scheinen anfänglich im Ei noch nicht vorhanden zu sein, sondern erst im Verlaufe der Bebrütung gebildet und wirksam zu werden, worauf dann der Vorgang der Dotterresorption nicht mehr, wie wir es oben, Seite 273, schilderten, durch Phagozytose eingeleitet wird, sondern durch extrazelluläre Zerlegung der Fette und Eiweißkörper (Remotti, 1927). Daß der Anteil des Eiweißes an der Energielieferung so gering bleibt, hat wohl mehrere Ursachen. Einmal ist die spezifisch-dynamische Wirksamkeit des Eiweißes bei der Verbrennung sehr gering: es werden dabei verhältnismäßig wenig Grammkalorien entwickelt, Eiweißverbrennung bedeutet also eine Stoffverschwendung. Hinzu kommt, daß Eiweiß nicht, wie Kohlehydrate und Fette, glatt verbrannt werden kann, sondern daß als Endprodukt der Eiweißverbrennung Stickstoff übrig bleibt, den das von einer festen Schale umhüllte Ei nicht loswerden kann, sondern im Ammoniak-, Harnstoff- oder Harnsäuremolekül mitschleppen muß im Gegensatz

etwa zum *Forellen-Ei*, in dem 63 Prozent der insgesamt entwickelten Energie vom Eiweiß stammen: hier können die Endprodukte des Stoffwechsels ohne weiteres an das umgebende Medium abgegeben werden.

Den 68,34 Milligramm verbrannter Proteine entsprechen 11 Milligramm teils von der Urniere, teils von der Nachniere ausgeschiedenen und mit der Harnflüssigkeit in der Allantois abgelagerten Stickstoffes. In Beziehung zum Trockengewicht des Embryo gesetzt, ist die N-Exkretion natürlich in jener Periode am reichsten, in welcher das meiste Eiweiß verbrannt wird, also etwa vom 7. bis 14. Tage, mit einem steilen Kurvengipfel zwischen dem 8. und 9. Tage. Es ist nun sehr lehrreich, daß als erstes Endprodukt des Eiweißzerfalls in der Ontogenese das Ammoniak auftritt, und daß seiner Bildung die Bildung erst von Harnstoff und dann von Harnsäure zeitlich folgen. Der Embryo scheint also auch hier die phylogenetische Folge stoffwechselphysiologischer Prozesse in seiner Ontogenese zu wiederholen. Unter den 3 stickstoffhaltigen Exkreten hat Ammoniak das kleinste Molekulargewicht und den größten N-Gehalt, Harnsäure dagegen das höchste Molekulargewicht und den geringsten N-Gehalt. Während der ganzen Embryonalentwickelung werden 1,07 Prozent des Stickstoffes im Ammoniak, 7,58 Prozent in Harnstoff und 91,35 Prozent in Harnsäure ausgeschieden, von welcher in den letzten Bebrütungstagen der größte Teil ausfällt. Vom 11. Tage ab wird nämlich das Wasser durch die Wandung der Allantois in der gleichen Menge resorbiert, in der es mit dem Harn ausgeschieden wird, so daß dann die Konzentration der Allantoisflüssigkeit ständig zunimmt (Fiske & Boyden, 1926). Daß dies aus Gründen der Raumökonomie des Eies geschieht und dem Wasserhaushalt des Embryo zugute kommt, bedarf wohl keiner näheren Begründung; und man möchte vermuten, daß eben diese Notwendigkeit der Wasserresorption aus dem embryonalen Harn dazu führen mußte, daß der Organismus *des Vogels* nicht, wie der *des Säugetieres*, bei der Synthese von Harnstoff stehen bleibt, sondern ein noch komplizierteres stickstoffhaltiges Exkret, eben die Harnsäure, bildet. Möglicherweise sind nämlich die Diffusionsverhältnisse im Bereich des Allantoisepithels derartige, daß mit dem Wasser auch Ammoniak und Harnstoff hinausdiffundieren können und nur die hochmolekulare Harnsäure zurückgehalten wird. Entsprechendes gilt vielleicht für die Resorption der Harnflüssigkeit in der Kloake und dem Enddarm des erwachsenen Vogels (unten, Seite 507).

Wie weit die Harnstoffbildung des Embryo unter Mitwirkung von Arginase zustande kommt, ist noch unbekannt; Chaudhuri (1927) fand in der Niere frisch ausgeschlüpfter *Küken* beträchtliche Mengen dieses Ferments (das Arginin in Harnstoff und Ornithin spaltet).

Über die Assimilationsvorgänge im Hühner-Ei wissen wir natürlich noch viel mangelhafter Bescheid als über die Prozesse der Dissimilation. Als Baustoffe dienen nicht nur die meisten Bestandteile des Ei-Inhalts, soweit sie zur Energielieferung nicht benötigt werden (also von den Proteinen mindestens 96 Prozent des ursprünglichen Gehaltes), sondern auch ein Teil der in der Schale enthaltenen Kalksalze wird zum Aufbau des Embryo verwendet (siehe oben, Seite 286). Der in so reichem Maße im Ei enthaltene Phosphor, der, wie wir sahen, größtenteils an Eiweißkörper gebunden ist (von etwa 32 Milligramm P sind 64,8 Prozent im Lecithin, 27,1 Prozent im Vitellin enthalten), wird einmal benötigt zum Aufbau von Nukleinsäuren und deren Derivaten: den Nukleinen und Nukleo-

proteiden, die wichtige Bestandteile des Zellkernes darstellen, dann aber auch zum Aufbau des Skelettes; er verbindet sich zur Knochenbildung mit dem aus der Eischale abgebauten Kalzium zu Kalziumphosphat. In der letzten Bebrütungshälfte werden die Phosphatide rascher resorbiert als die Fette, und diese wieder rascher als die Proteine. Das schwefelhaltige Cystin und die freie Schwefelsäure des Eierklars kommen wohl vorwiegend der Federbildung des Embryo zugute, ebenso wie die Spuren von Kieselsäure (Dunen sind besonders reich an Silizium!); das Eisen (1,3 Prozent der Asche des Dotters, 0,5 Prozent der Asche des Eierklars bildend) wird, indem es in das Hämatoporphyrinmolekül eintritt und diesem die Fähigkeit erteilt, mit Sauerstoff zu reagieren, zu einem integrierenden Bestandteil des Blutfarbstoffes; die Alkalisalze beziehungsweise deren dissoziierte Ionen (Chlor ist in der Asche des Eierklars fast in der gleichen Menge enthalten wie das Natriumoxyd, nämlich zu etwa 29 Prozent gegenüber 31,5 Prozent) haben die osmotische Konzentration und die chemische Reaktion der Nährflüssigkeit sowie den osmotischen Druck der Zellen auf der Norm zu halten.

Daß das Lutein dem Embryo und — bis zum völligen Abbau des Dotterrestes — auch noch *dem jungen Hühnchen* als alleinige Quelle des gelben Hautlipochroms dient, geht aus den Untersuchungen von L. S. Palmer (1919) mit aller Deutlichkeit hervor. Die aus luteinfreien Eiern (oben, Seite 500) gezogenen Küken waren völlig normal, nur fehlte ihnen jede Spur der gelben Pigmentierung von Läufen, Schnabel und anderen Hautteilen. Den so erwiesenen Zusammenhang zwischen Dotterpigment und lipochromatischer Färbung des jungen Vogels hatte im gleichen Jahr (1919) J. W. Schmidt vermutet; er fand »das zeitliche Zusammenfallen der Dotterresorption mit dem Auftreten der gelben Färbung in der Mundhöhle *junger Passeres* — bei gleicher Natur des Farbstoffes an beiden Stellen — auffallend genug, um die Möglichkeit eines Zusammenhanges zu erwägen«. Freilich entspricht die lipochromatische Färbung in der Mundhöhle der Nestlinge durchaus nicht immer der Dotterfarbe, so nicht bei *den Corviden* und *den meisten Fringilliden*, wo jene ein leuchtendes Rot ist; das Lutein erfährt also offenbar in solchen Fällen, ehe es in den Zellen des Stratum germinativum der Epidermis abgelagert wird, oder in diesen selbst eine leichte chemische Veränderung.

Wie der *erwachsene Vogel*, so speichert auch schon *der Embryo* Reservestoffe auf. Für die gewaltige Muskelarbeit, die der Schlüpfvorgang mit sich bringt, wird Glykogen in der embryonalen Leber thesauriert und der Vorrat dabei restlos verbraucht. — Das Dotterfett wird zum Teil als Reservefett im Unterhautbindegewebe abgelagert, in recht großen Mengen bei *Megapodius* und *den Anseres* (wo es wohl auch als Wärmeschutz zu dienen hat), aber auch beim Hühnchen in ansehnlichen Quantitäten. Den Zusammenhang zwischen Dotterfett und Hautfett vermochte Gage (1908) darzutun: füttert man nämlich *die Henne* vor dem Legen mit dem roten, fettfärbenden Azofarbstoff Sudan III, so färbt sich der Dotter in konzentrischen Schichten rot; dieser rote Farbstoff wird vom 17. Tage, das heißt vom Beginn der Reservefettbildung durch den Embryo an, zugleich mit dem Fett im Unterhautbindegewebe abgelagert, zunächst zwischen Beinen und Bauch, zur Schlüpfzeit und einige Tage später auch an den Brustseiten und am Hals und schließlich auf der Dorsalseite des Beckens: überall besitzt dieses Fett die rote Farbe von Sudan III.

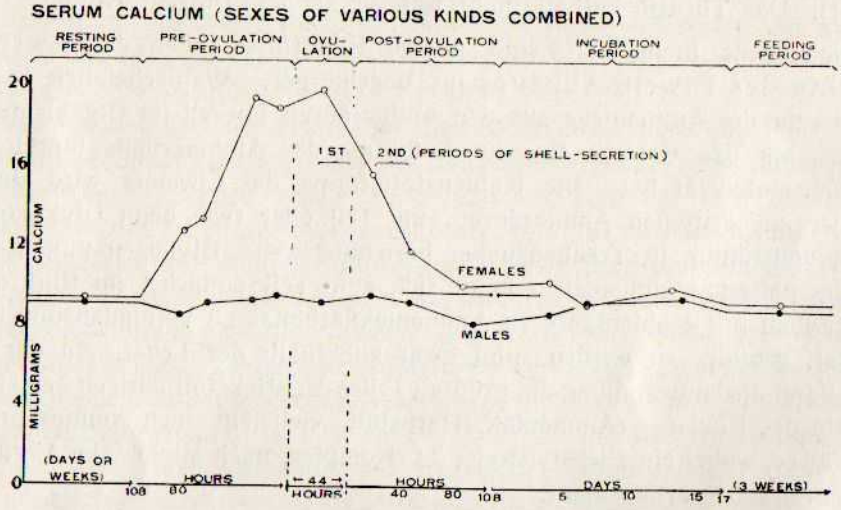
Vitamine des Eies. — Im Ei werden alle jene Ergänzungsstoffe angetroffen, deren Vorhandensein in der Nahrung auch im postembryonalen Leben für eine richtige Assimilation und den normalen Anbau der Nährstoffe erforderlich ist. Der Dotter enthält in reichlicher Menge das fettlösliche Vitamin A (Anti-Xerophthalmicum) und vor allem, in mindestens ebenso starker Konzentration wie der Lebertran, das antirachitische Vitamin D, das die richtige chemische Zusammensetzung der Knochen (das Verhältnis von Ca : P) gewährleistet und die normale Ablagerung seiner Kalksalze regelt. Ferner sind im Gesamt-Ei enthalten das wasserlösliche, antineuritische Vitamin B und das wasserlösliche »Wachstumsvitamin«, während das wasserlösliche antiskorbutische Vitamin C, dessen auch *die erwachsenen Vögel* nicht zu bedürfen scheinen, im *Hühner-Ei* nahezu völlig oder gänzlich fehlt.

Auf die Rolle der Vitamine in der Ernährungsphysiologie der Vögel nach Ablauf der Embryonalperiode kann hier nicht näher eingegangen werden; »Avitaminosen« dürften bei freilebenden Vögeln nicht vorkommen, da sie eine freie Nahrungswahl haben. Eine kürzlich erschienene Arbeit von Rosenbaum und Webster (1927) sei jedoch zum Anlaß genommen, über die Bildung des antirachitischen Vitamins D einiges zu sagen. Die genannten Forscher untersuchten das in den Mägen von nestjungen und erwachsenen Individuen des Sturmvogels *Pterodroma lessoni* in reichlicher Menge vorhandene Öl und fanden, daß dieses Öl überaus reich sei an antirachitischem Vitamin, reicher noch als geläuterter Dorschlebertran. Es wird den in tiefen, selbstgegrabenen Erdlöchern aufwachsenden Jungen von ihren Eltern als anscheinend einziges Nahrungsmittel eingewürgt. Über den Ort der Bildung gehen die Ansichten noch auseinander; soviel scheint indessen sicher zu sein, daß das Öl nicht unmittelbar aus der aufgenommenen Nahrung stammt, sondern zuvor im Körper des erwachsenen Vogels gespeichert, wenn nicht gar erst in ihm gebildet wird. Vermutlich wird es in seinen wesentlichsten Bestandteilen von irgendwelchen Drüsen sezerniert, und hierfür kommen wohl nur die Bürzeldrüse oder die Drüsen des Drüsenmagens in Betracht, die, wenn unsere Annahme zutrifft, bei der Aufzucht der Brut die gleiche Aufgabe zu erfüllen haben würden wie die — Kropfmilch liefernden — Epithelien des Kropfes der *Tauben*. Vitamin D wird, wie bekannt, soweit es nicht mit der Nahrung aufgenommen wird, im Tierkörper selbst erzeugt, und zwar durch Wirkung des Sonnenlichtes, dessen ultraviolette Strahlen einen in der Haut vorhandenen, sterinartigen Stoff (das Ergosterin) zum wirksamen antirachitischen Vitamin aktivieren. Der Vorgang bei *Pterodroma* (und andere *Tubinares* dürften sich gleich verhalten) ist also vielleicht derselbe wie bei melkenden Kühen: setzt man diese der Sonnenbelichtung aus, so bewirkt das eine Zunahme der antirachitischen Wirksamkeit der Milch (E. M. Luce, 1924). Da die *jungen Tubinares* sehr lange in ihren lichtlosen Höhlen verbleiben, bis sie flügge sind, wird für sie eine reichliche Zufuhr von Vitamin D mit der Nahrung von besonderer Wichtigkeit sein.

Erhaltung des ernährungsphysiologischen Gleichgewichts

Die bis heute vorliegenden Versuche, die darauf abzielten, die für Aufbau und Betrieb des erwachsenen Vogelkörpers notwendigen Nahrungsstoffe und ihr richtiges Mengenverhältnis festzustellen, sind noch ziemlich roh und sagen über die Bedingungen zur Erhaltung des ernährungsphysiologischen Gleichgewichts nichts Genügendes aus. Bei Untersuchungen über den Eiweiß-

stoffwechsel der Vögel wurde bisher meist nur der N-Gehalt der Nahrung bestimmt. Wir wissen aber jetzt, daß die biologische Wertigkeit der einzelnen Eiweißarten sehr verschieden ist, und daß gewisse Bausteine des Eiweißmoleküls für den Körper unumgänglich nötig, aber nicht in allen Pflanzeneiweißen enthalten sind, so neben vielen anderen Aminosäuren das Tryptophan, das Lysin und (wegen der beiden darin enthaltenen Schwefelatome) das Cystin. Das Protein der meisten Zerealien ist für *Hühnervögel* ungenügend, so das des Maises, da ihm Lysin und Tryptophan fast völlig fehlen. *Die Hausgans* soll zwar bei einer täglichen Ration von 50 Gramm Mais im Stickstoffgleichgewicht erhalten werden können, doch verliert sie dabei etwas Fett (Hàri, 1917). Es kommt auch nicht auf die Eiweißzufuhr allein an, sondern auf das Verhältnis des Eiweißes zur stickstofffreien Nahrung und auf die Ergänzung der Nahrung durch Mineralstoffe und Vitamine.



Figur 512. COLUMBAE. — *Kurve des Kalziumgehaltes des Blutserums.* Sie steigt beim Weibchen 108 Stunden vor dem Sprung des Follikels des 1. Eies plötzlich steil an. (Nach Riddle & Reinhart, 1926).
Man vergleiche dazu den Text auf Seite 255.

Das Huhn hat einen sehr geringen Eiweißbedarf pro Kilogramm Körpergewicht, benötigt dagegen sehr viel stickstofffreie Stoffe. Nach Meißner (1868) entfällt auf die angegebene Gewichtseinheit eine tägliche Resorption von 1,5 Gramm Eiweiß und 24,0 Gramm stickstofffreier Substanz bei einem 1338 Gramm schweren Huhn. Will man den Körper des Huhnes allein mit Eiweißdarreichung, ohne Zugabe von stickstofffreien Stoffen, auf seinem Eiweiß- und Fettbestand erhalten, so muß man ihm weit mehr Eiweiß bieten. Schimanski (1879) fütterte ein Huhn von 1730 Gramm Gewicht täglich mit 50 Gramm frischem, fettfreien Fleisch; es nahm ständig an Gewicht ab, obwohl bei solcher Ernährung 6,4 Gramm Nahrungseiweiß auf 1 Kilogramm Körpergewicht trafen. — Einen noch viel geringeren Stickstoffbedarf haben anscheinend die vorwiegend von Nektar lebenden Vögel. Ein kleiner Kolibri (*Trochilus colubris*) nimmt, als freilebendes Tier künstlich mit Syrup gefüttert, täglich das Doppelte seines eigenen Gewichtes an Rohrzucker zu sich (Miß Sherman, 1913) und kann bei solch stickstofffreier

Nahrung in Gefangenschaft 2 Monate lang am Leben erhalten werden (siehe auch oben, Seite 451).

Mineralstoffwechsel

Über den Mineralstoffwechsel unterrichten einigermaßen die Harnanalysen (unten, Seite 506). Viele anorganische Stoffe werden lange Zeit hindurch in den Geweben des Körpers gespeichert, um bei eintretendem Bedarf in relativ großer Menge verfügbar zu werden, wie Eisen, Kalzium und Phosphor. Über das plötzliche Ansteigen des Kalziumgehaltes im Blut kurz vor der Ovulation, das nicht etwa einer gleichzeitig erfolgenden starken Kalkaufnahme mit der Nahrung entspricht, siehe oben, Seite 255 und Figur 512. Unter den seltenen Metallen hat das Kupfer bei den *Musophagiden* eine biologische Bedeutung gewonnen; hier führt der Organismus das Kupferatom in das intensiv lichtgiftige Uroporphyrin ein und lagert dieses unschädliche Kupfersalz als roten Farbstoff, »Turazin«, in Menge in den Federn, besonders den Schwungfedern, ab (oben, Seite 41). Das Turazin enthält nicht weniger als 7,14 Prozent Kupfer.

Eiweißabbau und Harn

Noch sehr mangelhaft sind unsere Kenntnisse über die Zwischenprodukte des Eiweiß-Abbaues im Vogelkörper. Wahrscheinlich kann die Eliminierung des Ammoniaks aus den Aminosäuren überall im Organismus vorkommen, wo das Gewebe ein zur Auflösung der Aminogruppe hinreichendes Oxydationspotential hat. Die Kohlenstoffgruppe des Eiweißes wird dann, je nach der angegriffenen Aminosäure, zum Teil oder (wie beim Glykokoll und Alanin) vollständig in Traubenzucker beziehungsweise Glykogen umgewandelt; das abgespaltene Ammoniak scheint sich zum Teil zunächst im Blut oder in den Geweben mit Kohlensäure zu Ammoniakkarbonat zu verbinden und hieraus Harnstoff gebildet zu werden, und zwar außerhalb der Leber. In der Leber erfolgt dann die Umwandlung des größten Teiles der stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte des Eiweißes (Ammoniak, Harnstoff, vielleicht auch Aminosäuren) zu Harnsäure, wobei ein stickstofffreier 3 C-Komplex, nach Minkowskis Vermutung Milchsäure, als Paarling dient.

Daß die Leber der Ort des Aufbaues der Harnsäure ist, hat zuerst Minkowski (1886) nachgewiesen. Bei den Vögeln läßt sich die Leber leicht aus dem Kreislauf ausschalten, da das Blut des Pfortadersystems bei Unterbindung der Vena portae durch die Vena coccygo-mesenterica in die Nierenpfortader, also ins Gebiet der Vena cava posterior, abfließen kann (oben, Seite 217). Es zeigte sich, daß nach Ausschaltung der Leber von *Anser* der Ammoniak im Harn sehr erheblich vermehrt ist, während nur noch außerordentlich geringe Mengen von Harnsäure ausgeschieden werden. Gleichzeitig trat Milchsäure in sehr großen Quantitäten auf; im Harn normaler Gänse fehlt Milchsäure vollkommen. Mittels der Schlundsonde oder subkutan eingegebener Harnstoff wurde unverändert wieder ausgeschieden. »Die Fähigkeit des Vogelorganismus, zugeführten Harnstoff in Harnsäure zu verwandeln, ist demnach an das Erhaltensein der Leberfunktion gebunden.« — Aus der Leber gelangt die Harnsäure in den Körperkreislauf und damit auch in den Pfortaderkreislauf der Niere (oben, Seite 226), dessen Entstehung wohl mit der Harnsäurebildung in ursächlichem Zusammenhang steht.

Über die Zusammensetzung des normalen Harns von *Ente* und *Huhn* nach Fütterung mit Mais unterrichtet die folgende Tabelle (nach Szalágyi & Kriwuscha, 1914).

N	*Anas* Prozent	*Gallus* Prozent
als Gesamtstickstoff	100	100
in Ammoniak	3,20	1,49
in Harnstoff	4,19	0,99
in Harnsäure	77,88	85,86
in Purinbasen	0,53	1,69
als kolloidaler N	4,09	—
in Aminosäuren (Glykokoll?) . . .	2,71	2,52
in unbekannten Verbindungen . . .	7,40	7,45

Ferner finden sich als regelmäßigere Bestandteile im Harn: Kreatin, besonders bei Fleischnahrung und im Hungerzustand (Kreatinin dagegen nur in Spuren, da fast alles Kreatin den Vogelkörper unverändert passiert), und Asche. Letztere bildete in den Versuchen von Szalágyi & Kriwuscha im *Enten-Harn* 12,75 Prozent, im *Hühner-Harn* 15,90 Prozent der Trockensubstanz und enthielt: CaO, K_2O, Na_2O, P_2O_3, Cl_2 und SO_3, letztere meist als Sulfatschwefelsäure, nur zum geringen Teil als gepaarte Schwefelsäuren.

Ausscheidungsorte der Harnsäure sind in der Vogelniere die Zylinderzellen der gewundenen Harnkanälchen und der sich daran anschließenden, absteigenden Schleifenschenkel (Schoppe 1897, vergleiche oben, Figur 247 und 248). Wahrscheinlich tritt die Harnsäure nur in gelöster Form aus den Zellen aus. Bei der *Ente* ist der Harn noch 3 bis 4 Stunden nach der Entleerung homogen, während er bei vielen anderen Vögeln, so beim *Huhn*, schon beim Durchströmen des Ureters ungelöste Bestandteile enthält. Je länger der Harn steht, desto mehr verdichtet sich der Niederschlag. Er besteht größtenteils aus Harnkügelchen, winzigen, doppelbrechenden, radiär gestreiften Kügelchen, die meist kleiner sind als menschliche rote Blutkörperchen und in einer vielleicht von den Harnsammelrohren ausgeschiedenen schleimigen Substanz eingebettet liegen. Die Harnkügelchen erweisen sich fast durchweg als freie Harnsäure; in höchstens $^1/_{10}$ ihrer Gesamtmenge ist die Harnsäure an Alkali gebunden, also zu schwerlöslichen, sauren Uraten versalzt.

Die Harnsäureproduktion ist naturgemäß bei Fleischfütterung erheblich größer als bei kohlehydratreicher Kost: ein Huhn liefert bei rein animalischer Nahrung 4- bis 5-mal so viel Harnsäure wie bei pflanzlicher. Bei fleischgefütterten Hühnern, aber auch bei *gekäfigten Raubvögeln*, kommt es daher leicht zur Ablagerung von Uraten in vielen Organen, auch in den Gelenkspalten (»Vogelgicht«).

Die Menge des zur Lösung und Ausschwemmung der Harnsäure von der Niere ausgeschiedenen Wassers ist ziemlich erheblich, und zwar bei fleischlicher Kost größer als bei vegetabilischer. Bei freigestellter Wasseraufnahme hat man bei *Anser* bis zu 2 Liter, bei *Anas* bis zu 1 Liter, bei *Gallus* $^1/_2$ bis 1 Liter Ureterharn in 24 Stunden aufgefangen. Die Harnflüssigkeit wird indessen zum allergrößten Teil in der Kloake resorbiert (oben, Seite 228) und auf diese Weise dem Körper wieder nutzbar gemacht. Ein kaum 10 Zentimeter langes Stück des Rectum und der Kloake vermag 20 Kubikzentimeter Wasser innerhalb einer Stunde zu resorbieren (N. C. Sharpe, 1912).

Grundumsatz und Leistungszuwachs

Der aus Respirations- und Fütterungsversuchen berechnete relative Grundumsatz zeigt bei den größeren Vögeln etwa den gleichen Wert wie bei den größeren

Säugetieren (*Mensch* 800, *Pferd* 948 Kalorien je Quadratmeter Oberfläche und Tag). Bei kleinen Vögeln mit lebhaftem »Temperament« dagegen ist er viel höher. Das widerlegt die allgemeine Gültigkeit des Rubnerschen Oberflächengesetzes; denn dieses »Gesetz« besagt, daß die Verbrennung, auf die Einheit der Körperoberfläche bezogen, bei *allen Warmblütern* ungefähr gleich sei. Man muß wohl mit Kestner & Plaut (1924) annehmen, daß die Lebenstätigkeit des Protoplasma bei *kleinen Vögeln* besonders intensiv ist.

Im Respirationsversuch berechnete Gerhartz (1914) für *das Huhn* bei absoluter Ruhe und nach Abzug des Aufwandes für die Verdauungsarbeit den Minimalumsatz pro Quadratmeter und Tag zu 580 Kalorien bei 23° C Lufttemperatur und den gewöhnlichen Energieumsatz des ruhenden Huhns zu 1021 Kalorien. In roheren Versuchen fand Groebbels (1919) für den Waldkauz (*Strix aluco*) 730, für den Mäusebussard (*Buteo buteo*) 780, für die Rabenkrähe (*Corvus corone*) 840 Kalorien bei 20 bis 22° C, während Giaja (1925) bei »Neutralwärme« für den Stieglitz (*Carduelis carduelis*) im Mittel 1534 Kalorien, für den Raubwürger (*Lanius excubitor*) gar 1775 Kalorien ermittelte, bezogen auf die gleiche Flächeneinheit.

Die Höhe der Energieumsetzungen (oder, anders ausgedrückt, der Bedarf an Nährstoffen) ist nun nicht für jede Art bei Muskelruhe und gleichbleibender Temperatur konstant, sondern auffälligen periodischen Jahresschwankungen unterworfen. Gerhartz (1914) fand für *das Huhn* folgende Verhältnisse:

Zur Konstanterhaltung des Körpergewichtes erforderlicher Bedarf an Energie in den einzelnen biologischen Perioden des Huhnes.

Periode	Netto-Kalorien pro Tag und	
	Kilogramm Körpergewicht	Quadratmeter Körperoberfläche
Ruheperiode	85,10	1021
Mauserperiode	98,06	1074
Brutperiode 1. Periode	53,37	718
Brutperiode 2. Periode	74,00	970
Legeperiode	146,65	1786
Übergangszeit zur Legeperiode	109,20	1351

In der Brutperiode ist also der Energieumsatz am geringsten, er entspricht etwa dem Umsatz des normalen Huhnes bei minimalster Muskelleistung. Durch den physiologischen Vorgang des Brütens an sich wird er nicht beschleunigt. Damit findet der geringe Nahrungsbedarf brütender Vögel (oben, Seite 390), dem eine sehr langsame Darmpassage der Nahrungsstoffe entspricht (unten, Seite 512), seine Erklärung.

Die Mauserperiode führt zu einer geringen Steigerung des Normalumsatzes im Betrage von 5,2 Prozent, obgleich sich der Vogel zu dieser Zeit ruhiger zu verhalten pflegt als in der Normalperiode und weniger Nahrung aufnimmt. Es geht daraus hervor, wie beträchtlich der Leistungszuwachs ist, den die Neubildung des Federkleides beansprucht.

Ganz außerordentlich stark ist der Umsatz an Energie in der Legezeit, wird doch die Wärmebildung in dieser Periode um nicht weniger als 77,7 Prozent

erhöht. Produzierte das Huhn in den Versuchen von Gerhartz während der Ruheperiode täglich im Mittel 146,25 Kalorien, so stieg die Wärmebildung in der Legeperiode auf täglich 263,89 Kalorien, also um 117,64 Kalorien. Davon wurden pro Tag, da das Huhn jeden 2. Tag ein Ei mit dem kalorischen Wert von 87,8 Kalorien legte, 43,9 Kalorien als Ei abgegeben, das sind 262 Kalorien pro Tag und Quadratmeter Oberfläche, wovon 108 Kalorien auf Eiweiß, 154 Kalorien auf Dotterfett entfallen. Der Arbeitsaufwand, der für den Ansatz von Eiweiß und Dotter pro Ei benötigt wird, läßt sich für die Oberflächeneinheit zu 179 Kalorien berechnen. Zieht man nun den Arbeitsaufwand für die Eibildung und den Kalorienverlust durch die Eiabgabe von dem Mehrbetrag der Wärmebildung zur Legeperiode (765 Kalorien) ab, so ergibt sich noch immer ein sehr beträchtlicher Energierest (von 324 Kalorien), der wohl vor allem darauf hinweist, daß mehrere Eier gleichzeitig in die große Wachstumsperiode eintreten (oben, Seite 249 und Figur 273), aber auch ein Beweis dafür ist, »daß die Eibildung des Huhns mit sehr erheblichen energetischen Leistungen einhergeht«. Zur Zeit der Keimzellenreifung ist ja die Oxydationsenergie im ganzen Organismus unter dem Antrieb von Hormonen erheblich gesteigert (Zunahme der allgemeinen Erregung, Zunahme der Melaninbildung in der Haut und anderes).

Stoffwechsel und Muskelarbeit. — Die obere Grenze, die dem Leistungszuwachs bei der Muskelarbeit gezogen ist, läßt sich nur sehr schwer ermitteln. Für *die Taube* fand Gildemeister (1910) die Grenzleistung = dem 5-fachen Wert des Grundumsatzes. Nur der 3. Teil der bei der Kontraktion in Freiheit gesetzten Energie erscheint als äußere Arbeit, der Rest tritt als Wärme auf. Wir werden hierauf im Abschnitt »Bewegung« zurückkommen. Muskelarbeit spielt für die Konstanthaltung der Körpertemperatur auch bei den Vögeln eine gewiß nicht geringe Rolle.

Stoffwechsel und Körpergröße. — Bei der Größenzunahme wächst das Körpergewicht nach der 3. Potenz, die Oberfläche aber nur nach dem Quadrat der linearen Vergrößerung. Das besagt also, daß der größere Körper eine relativ kleinere Oberfläche hat. Auf die Einheit des Körpergewichts bezogen, müssen daher *kleinere Vögel* einen lebhafteren Stoffwechsel haben als *größere*, um den Verlust an Wärme ausgleichen zu können, die durch ihre Oberfläche abgegeben wird. Zur Erhaltung der Eigenwärme bedarf es eines Unterschiedes der Stoffwechselintensität, der mindestens der relativen Oberflächenvergrößerung proportional ist; wir sahen aber vorhin (Seite 507), daß diese Proportionalität nicht streng eingehalten zu werden pflegt, sondern daß kleine Vögel, voran die kleinen »Jäger«, einen Ruhestoffwechsel haben, dessen Lebhaftigkeit die theoretische Erwartung weit übertreffen kann.

Schon auf Seite 203 wurde Veranlassung genommen, auf den Zusammenhang zwischen Körpergröße und Stoffwechselintensität hinzuweisen; er ergibt sich beispielsweise daraus, daß Herzgröße und Schlagfrequenz bei kleineren Arten beträchtlicher sind als bei größeren. Weiter geht diese Verknüpfung hervor aus der Tatsache, daß die prozentuale Blutmenge kleiner Vögel diejenige größerer übertrifft: bei *Passer* entspricht sie $^1/_{10}$, bei *Columba* $^1/_{13}$, bei *Gallus* $^1/_{20}$ des Körpergewichts (Keilson, 1898). Auch die Atemfrequenz wächst rasch mit der Größenabnahme: bei *Casuarius* beträgt sie 2 bis 3, bei *Anser* 7 bis 9, bei *Anas* 16 bis 19,

bei kleinen Passeres (*Turdus*, *Fringilla*) bei Neutralwärme 60 bis 90 Atmungen in der Minute (P. Bert, 1870; Groebbels, 1927).

Die mit sinkender Körpergröße zunehmende Stoffwechselenergie läßt sich ebenso leicht im Respirationsversuch wie im Fütterungsversuch zeigen. Bei ausschließlicher Fütterung mit Mehlwürmern verbrauchte nach Rörig (1903) in den Wintermonaten ein *Star* (Gewicht 79 Gramm) 8 Prozent, ein *Schwarzplättchen* (Gewicht 25 Gramm) 10 Prozent, ein *Rotkehlchen* (Gewicht 16,5 Gramm) 13,4 Prozent seines Eigengewichtes an Trockensubstanz. Mit gleicher Deutlichkeit geht das Gesagte aus den Versuchen von Schildmacher (1929) hervor, der 2 verschieden große Webervögel, *Ploceus abyssinicus* (Gewicht 40 Gramm) und *Quelea quelea* (Gewicht 18 Gramm) unter gleichen äußeren Bedingungen ausschließlich mit Hirse ernährte. Bei einer Durchschnittstemperatur von 18° fraß die größere Art täglich 20 Prozent, die kleinere 28 Prozent ihres Körpergewichtes.

Stoffwechsel und Temperatur. — Der Leistungszuwachs zum Grundumsatz, der zur Erhaltung der Homoiothermie nötig ist, ist bei *den Vögeln der gemäßigten Zone* bei einer Außentemperatur von etwa 21 bis 28° C anscheinend = 0 (»Neutralwärme«); bei Absinken der Temperatur steigt er mehr oder weniger rasch, wobei die Dichte und Länge (also der Grad der »Sträubbarkeit«) des Federkleides, die Stärke des subkutanen Fettpolsters, endlich auch die Ausbildung des Luftsacksystems auf den Betrag der Verbrennungssteigerung, also der chemischen Wärmeregulation, einen entscheidenden Einfluß ausüben. Leichtentritt (1919) fand eine Steigerung des Sauerstoffverbrauchs von Sperlingen (*Passer*) um das 3-fache bei einem Temperaturabfall von 32,6 auf 9,8° C; Giaja (1925), der bestrebt war, die obere Grenze des Leistungszuwachses bei der chemischen Wärmeregulation zu ermitteln, fand, daß der Zuwachs bei einem Raubwürger (*Lanius excubitor*) nur 50 Prozent des Grundumsatzes betrug, als er die Temperatur von 28° auf 0,6° C erniedrigte, daß sie aber nach völliger Rupfung des Versuchstieres bei 0° auf das 3,2-fache des Grundumsatzes anstieg. Für den Stieglitz (*Carduelis carduelis*) ergab sich unter ähnlichen Bedingungen ein maximaler Leistungszuwachs vom 3,9-fachen des Grundumsatzes, ehe der Tod durch Erfrieren eintrat. Von weiteren Versuchen seien die folgenden angeführt:

Die beiden schon erwähnten Versuchsvögel von Schildmacher (1929) — *Ploceus abyssinicus* und *Quelea quelea* — verbrauchten innerhalb 24 Stunden bei einer Außentemperatur von 18° C 8 Gramm und 5,03 Gramm Hirse, bei einer Außentemperatur von 9° C dagegen mehr: 10 Gramm und 5,4 Gramm. Entsprechende Versuche hat schon Lapicque (1911) an *Tauben* und an dem tropisch-afrikanischen Webervogel *Uraeginthus bengalus* angestellt und dabei den Kalorienverbrauch in seinem Verhältnis zur Oberfläche berechnet. Er ging dabei aus von der Meehschen Formel: $O = K\sqrt[3]{g^2}$. In dieser Formel bedeutet O die Oberfläche, die am besten durch Ausbreiten der Haut auf Millimeterpapier ermittelt wird; K eine Konstante, die die Beziehung zwischen Oberfläche und Volumen ausdrückt und für alle Körper ähnlicher Form annähernd gleich ist, von Rubner (1883) für das *Huhn* zu 10,45 bestimmt und von Lapicque abgerundet mit 10 angenommen wurde; g endlich das Körpergewicht. Nach dieser Berechnung verbrauchten *Columba* (Gewicht 390 Gramm) und *Uraeginthus* (Gewicht 7,5 Gramm) für jedes Quadratdezimeter ihrer Oberfläche innerhalb 24 Stunden:

Bei einer Außentemperatur von	Kalorien	
	Columba	*Uraeginthus*
16° C	9,7	20
21,5° C	8,7	16
28° C	7,2	10,6
35° C	7,2	7,2
39° C	7,2	6,4

Die Tabelle verdeutlicht nicht allein den sehr viel größeren Kalorienverbrauch des kleineren Vogels bei niederer Temperatur, sondern sie besagt auch, daß 13,6 Kalorien = $^2/_3$ der Nahrung, die *Uraeginthus* bei 16° C aufnimmt, lediglich der chemischen Wärmeregulation zugute kommen; diese $^2/_3$ können durch Erhöhung der Außentemperatur auf 39° ersetzt werden. Während weiterhin dem Vogel bei einer Temperatur von 30 bis 35° genügend Energie zum Umherflattern, Singen, Balzen bleibt, ist er bei 16° genötigt, vom Morgen bis zum Abend andauernd zu fressen. »Erniedrigt man während der kurzen Tage der Wintersonnenwende die mittlere Temperatur nur um 1° C auf 15°, so reicht selbst die größte Tätigkeit des Verdauungsapparates nicht mehr zur Deckung des Nahrungsbedarfes aus; die Vögelchen magern ab und würden rasch Hungers sterben, obwohl sie den ganzen Tag fressen«. Wird jedoch die Tageslänge durch Erleuchten des Käfigs während der Nachtstunden künstlich verlängert, so ertragen diese Webervögel eine Temperaturherabsetzung auf 14° und selbst 13°.

Mit dem bei Absinken der Außentemperatur und bei Vergrößerung der relativen Oberfläche steigenden Nahrungsbedürfnis steht vermutlich die oben (Seite 204) erwähnte Tatsache (die »Bergmannsche Regel«) in Zusammenhang, »daß sehr viele Vogelarten in kalten Gebieten durch größere Rassen vertreten sind als in Gebieten mit höherer Jahres- oder Sommertemperatur«.

Steigt die Temperatur über den Wert der »Neutralwärme« hinaus, so treten die Vorrichtungen zur physikalischen Wärmeregulation in Tätigkeit, die hauptsächlich in einer vermehrten Transpiration auf der Lungenoberfläche und auf der durch Schleimdrüsensekretion angefeuchteten Mundschleimhaut bestehen; der Vogel pflegt dabei den Schnabel zu öffnen: er »hachelt«. Das geht bei allen Arten mit einer Erhöhung der Atemfrequenz einher und bei gewissen nacktkehligen Vögeln, wie *Phalacrocorax* und *Penelope*, aber auch bei den *Eulen*, mit zitternden Bewegungen der Kehlhaut. Da auch diese »Kühlmaschine« Betriebsstoff braucht, so sind die Verbrennungen bei Überschreiten der Neutralwärme wieder ein wenig erhöht.

Stoffwechsel und Geschlecht. — Die Intensität des Stoffwechsels scheint bei erheblichem Geschlechtsdimorphismus und ungleichem Anteil der Geschlechter an der Brutpflege für Männchen und Weibchen recht verschieden sein zu können, doch gibt es darüber nur sehr wenige zuverlässige Beobachtungen. Meissner (1868) fand, daß der *Hahn* seines Versuchsstammes einen relativ lebhafteren Stoffwechsel habe als das *Huhn*; jener hatte das 1,5-fache Gewicht, fraß aber mehr als das Doppelte an Gerste, ohne dabei Fett anzusetzen. Selbst für *Hausgänse*, bei denen doch der Geschlechtsdimorphismus nur schwach ausgeprägt ist, trifft diese Erscheinung (wenigstens zu gewissen Jahreszeiten) zu. Stieve (1922) mästete vom 4. II. ab eine männliche und eine weibliche Gans von

je etwa 4000 Gramm Körpergewicht mit derselben täglichen Futtermenge. Das Gewicht des Männchens war am 11. II. auf 4400 Gramm gestiegen, blieb aber während der folgenden 4 Wochen (bis zum Abbruch des Versuches) nahezu konstant (10. III.: 4500 Gramm), während das Weibchen beständig fetter wurde und am 10. III. 5950 Gramm wog.

Periodisches Schwanken des Fettansatzes

Wir sahen oben (Seite 508), daß der Energiebedarf in den verschiedenen *biologischen Perioden des Huhnes* außerordentlich wechselt, und entsprechende jahresperiodische Schwankungen gelten *für alle Vogelarten*. Der Mehrbedarf kann nun gewöhnlich nicht durch sofortige Mehreinnahme des Körpers, also durch gesteigerte Futteraufnahme, gedeckt werden, und darum bereitet sich der Körper durch Anhäufung von Vorratsstoffen, vor allem von Reservefett, darauf vor. Jede Überschreitung der zur Erhaltung des ernährungsphysiologischen Gleichgewichtes benötigten Futtermenge ruft Fettansatz hervor, dessen Menge sich bei längerer Dauer der »Mast« gewaltig summieren kann. Das ist besonders bekannt von der *Hausgans*, deren Gewicht man durch »Nudeln« in 4 bis 6 Wochen um 50 Prozent zu erhöhen vermag (von 4000 auf 6000 Gramm). Pflanzenfresser bilden ihr Fett überwiegend aus Kohlehydraten, und es gelingt bei ihnen (zum Beispiel bei *Gänsen*) nur schwer, einen auch nur mäßigen Fettansatz durch Fettfütterung herbeizuführen, während Fleischfresser ihr Körperfett aus dem Nahrungsfett beziehen. Dabei gehen auch die im Nahrungsfett enthaltenen Sterine und Farbstoffe in das Körperfett über. Schon J. F. Naumann (1820) hatte die Feststellung gemacht, daß die lichtempfindliche, rosige Tönung, welche die die Unterseite deckenden weißen Federn vieler Fischfresser, wie der Seeschwalben (*Sterna*), der Rosenmöwe (*Rhodostethia*) und der Säger (*Mergus*), auszeichnet, aufs innigste mit der Nahrung zusammenhängt. »Durch den häufigen Genuß der Fische entsteht ein sehr rotgelbes Fett, dessen Farbe um so mehr erhöht wird, je weniger sich der Vogel daneben noch anderer Dinge zur Nahrung bedienet«, und das so gefärbte Fett dringt in die Federn ein oder lagert sich auf der Oberfläche der Hornsubstanz ab. Bei Lichtzutritt wird der Farbstoff rasch oxydiert und verliert dadurch seine bisherigen optischen Eigenschaften. Dem rosigen Anhauch der weißen Federn der genannten Fischfresser entspricht beim Nachtreiher (*Nycticorax nycticorax*) ein reines Schwefelgelb, das wohl gleichfalls auf die Farbe des Nahrungsfettes zurückzuführen ist. Merkwürdigerweise nimmt bei *Mergus* nur das Gefieder des alten Männchens die Farbe des Fettes an.

Der Schmelzpunkt des Reservefettes, insbesondere des im Unterhautbindegewebe abgelagerten, liegt wohl, ebenso wie der des Bürzeldrüsenfettes, stets einige Grade unter der Rektaltemperatur, und er ist um so niedriger, je mehr die Haut starker Abkühlung ausgesetzt zu sein pflegt, am niedrigsten daher bei Wasservögeln der kalten Zonen. Genaue Bestimmungen liegen leider nur in recht geringer Zahl vor (so für das Fett der *Hausgans*: 32 bis 34° C). Das Fett des Königspinguins (*Aptenodytes patachonica*) hat einen so niedrigen Schmelzpunkt, daß es als »Öl« technische Verwendung gefunden hat. Dem entspricht der niedrige Schmelzpunkt des Fischfettes.

Der Fettansatz wird wahrscheinlich beeinflußt durch innersekretorische Vorgänge, die sich in mannigfacher Weise äußern können, zum Beispiel in periodisch wechselnder Intensität der Darmperistaltik. Bei *legebereiten Hennen* ist der Durchgang der Nahrung durch den Darm stark beschleunigt, bei *brütenden*

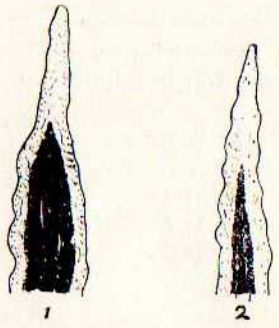
Hennen erheblich verzögert (Kaupp & Ivey, 1923). Bei gleich starker Nahrungsaufnahme kann also schon aus diesem Grunde im einen Falle Fettansatz, im anderen Falle Substanzverlust erfolgen; wichtiger aber sind gewiß andere, den Stoffwechsel beeinflussende Prozesse im Organismus. Das wird sofort deutlich, wenn man Vögeln bei annähernd gleichen Temperaturen das ganze Jahr über gleichwertige Nahrung reicht. Diesen Versuch hat Rörig (1903) angestellt, indem er *gekäfigte Insectenfresser* nur mit Mehlwürmern fütterte. Es stellte sich dabei heraus, daß die Versuchsvögel im Winter weniger Nahrung verbrauchten als im Sommer, da der Tag im Winter kürzer und die Ruhezeit des Vogels entsprechend verlängert ist, und da ferner die Keimdrüsen den Winter über im Zustand der Untätigkeit verharren. Rörigs Zusammenstellung seien folgende Angaben entnommen:

Vogelart	Gewicht in Gramm	Täglicher Verbrauch an Trockensubstanz, ausgedrückt in Prozenten des Körpergewichtes	
		im Winter (in geheiztem Raum)	im Sommer
Sturnus vulgaris . .	79	8	11,9
Sialia sialis	31	10,7	17,7
Sylvia communis . .	17	12,4	19,2
Erithacus rubecula .	16,5	13,4	20,0

Auf den außerordentlich starken Energieverbrauch, der mit der Bildung der Spermien einhergeht, hat vor allem Stieve (1922) hingewiesen. Die normale Brunstabnahme der männlichen *Hausgans* beträgt nach ihm $^1/_4$ des Körpergewichtes. »Sobald sich die ersten Liebesregungen zeigen, nimmt kein Gänsert mehr an Gewicht zu. Sperrt man ihn in einen dunklen Käfig und versorgt ihn reichlich mit Futter, ohne ihn aber zu stopfen, so frißt er zwar verhältnismäßig viel, magert aber doch ab, und zwar häufig stärker als dies normalerweise während der Brunst der Fall ist.« Will man während der Vorbrunst die normale Gewichtsabnahme von 800 bis 1000 Gramm verhindern, so muß man an den Gänsert soviel Nährstoffe verfüttern, wie sonst genügen, um eine Vermehrung des Gewichts um 2000 Gramm zu erzielen. Stieve stellt sich vor, daß es die bei der lebhaften Spermatogenese neu entstehenden Nukleine sind, die so ungeheuer viel Nährstoffe verbrauchen; es kann sich dabei, soweit das Reservefett in Anspruch genommen wird, natürlich im wesentlichen nur um die Lieferung von Energie für chemische Prozesse handeln.

Dem periodischen Fettansatz der Vögel wohnt also eine wichtige biologische Bedeutung inne. Am meisten neigen zum Fettansatz *viele Zugvögel* in der Zeit, die dem Aufbruch im Herbst oder Frühjahr vorangeht: sie legen sich damit einen Vorrat an Betriebsstoff an, der bei der zu bewältigenden Flugarbeit verbraucht wird. Aber auch *viele Strich-* und *Standvögel* unserer Breiten, insbesondere *Pflanzenfresser*, pflegen im Herbst und Winter besonders fett zu sein: das subkutane Fett dient ihnen nicht nur als wichtigster Brennstoff für die Tage des Nahrungsmangels, insbesondere zur chemischen Regulierung der Wärme, sondern als Wärmeschutz auch infolge seiner Eigenschaft, die Wärme schlecht zu leiten; bei *Wasservögeln* wird es daher in erster Linie am Bauch abgelagert. Fett wird ferner in vielen Fällen vor der Brutzeit, gleichsam »im Hinblick auf«

die mit dem Fortpflanzungsgeschäft verbundenen Verluste an Energie (oben, Seite 508) angesetzt, und zwar bei geteilter Brutpflege vorzugsweise bei dem brütenden Geschlecht (oben, Seite 390), da dessen bevorstehende Ausgaben besonders groß sind. Einige Tage vor dem Sprung des 1. Follikels werden diese Fettvorräte im weiblichen Körper mobilisiert, um dem Ovar zum Aufbau von Dotterfett angeboten zu werden, und der Fettgehalt des Blutes steigt dann mit einem plötzlichen Ruck. Soweit das zu dieser Zeit im Blute kreisende Fett nicht sogleich vom Ovar übernommen werden kann, wird es in der Leber abgelagert, die bei legebereiten *Hennen* außerordentlich stark verfettet zu sein pflegt, oder darüber hinaus in noch anderen Organen: bei der Henne ist der Kamm ein solches kurzfristig in Anspruch genommenes Depot größerer Fettmengen (Figur 513).



Figur 513. Galli (Phasianidae). — *Gallus gallus* Linnaeus: *Querschnitt durch den Kamm* einer Bankiva-Henne während der *Legeperiode* (*1*) und während der *geschlechtlichen Ruhezeit*, nach Abschwellen des Kammes (*2*). Fett durch Osmiumsäure geschwärzt, um die Fetteinlagerungen im zentralen Bindegewebe hervortreten zu lassen. Infolge seiner bedeutenden Gewichtszunahme fällt der zur Ruhezeit aufrecht stehende Kamm der Henne während der Legezeit um. (Nach G. Smith, 1911)

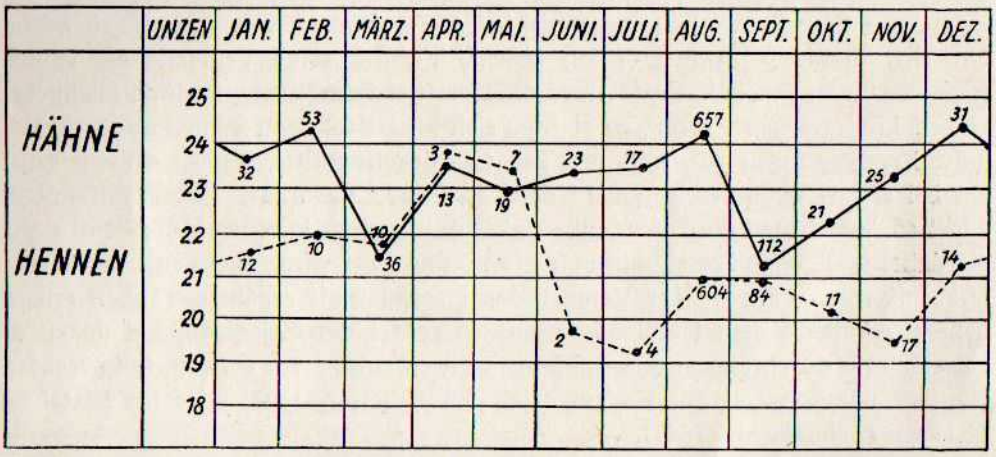
Wie schwer es jedoch zuweilen ist, die Mehreinnahmen und Mehrausgaben des Körpers auf ihre biologischen Ursachen zurückzuführen, ergibt sich aus Figur 514. Sie lehrt, daß die Kurve der Gewichtsschwankungen beim Hahn des *schottischen Moorschneehuhns* einen ganz anderen Verlauf nimmt als bei der Henne, weil der Anteil der Geschlechter an der Brutpflege recht verschieden ist und Hand in Hand damit auch die Mauserzeiten nicht übereinstimmen. Betrachten wir zunächst einmal die männliche (obere) Gewichtskurve, so zeigt sich ein Gipfel im Februar und ein starker Abfall im März — letzterer die Folge der Balzerregung und der unter lebhaften energetischen Leistungen erfolgten Spermienbildung. Nach der Anpaarung und der Rückkehr zu ruhigerer Lebensweise (Bewachung der brütenden Henne, Führung der Brut) steigt das Gewicht wieder an, obwohl der Vogel im April und Mai eine Kleingefiedermauser durchmacht. Nicht sie, sondern erst die Mitte August beginnende Vollmauser, die den Ersatz der substanzreichen Schwung- und Steuerfedern nach sich zieht, hat einen erheblichen Fettverlust zur Folge, der jedoch nach Beendigung der Mauser (Ende Oktober) bald wieder ausgeglichen wird.

Für die *Lagopus-Henne* kann ein Gewicht zwischen 21 und 22 Unzen, wie es von Dezember bis Mitte März beibehalten wird, als Ausdruck der »normalen« Fettspeicherung angesehen werden. Von Mitte März an steigt das Gewicht sehr rasch, und von Mitte April bis Mitte Mai bleibt es auf einem Höhepunkt stehen: der Organismus speichert Stoffe für die Dotterbildung und die nun einsetzende Brutzeit, während welcher das Weibchen nur selten und nur für kurze Zeit das Nest verläßt und im wesentlichen von seinem Fettvorrat zehrt. Dieser wird noch weiter in Anspruch genommen durch die Tätigkeit der Jungenführung und die sich im Juni-Juli unmittelbar anschließende Vollmauser, so daß Mitte Juli ein Tiefstand erreicht ist (während zu gleicher Zeit der *Lagopus-Hahn* für seine noch bevorstehende Vollmauser Stoffe speichert). Der erneute Abfall der weiblichen Gewichtskurve im Oktober und November nach vorübergehendem Anstieg

im August und September (der die überstandene Vollmauser anzeigt) ist vorläufig nicht zu erklären.

Stoffwechsel im Hunger

Über den Stoffwechsel hungernder Vögel ist eine Reihe von Untersuchungen angestellt worden, die sich aber fast sämtlich auf *Haushuhn* und *Haustaube* erstrecken, während Insectenfresser und Fleischfresser noch ganz außer Betracht geblieben sind. Es zeigte sich, daß bei hungernden Vögeln die Eiweißzersetzung unter dem Schutze des Fettes langsam vor sich geht, daß sie aber rapide zunimmt, sobald das gespeicherte Fett verbraucht ist. Junge, fettarme Tiere verhungern daher rascher als alte, fettreiche. Ein fettreiches, 1910 Gramm schweres *Huhn* verlor in 33 Hungertagen nicht mehr an Eiweiß als ein mittelfettes, 997 Gramm schweres Huhn in 12 Tagen; ersteres zersetzte



Figur 514. Galli (Tetraonidae). — *Lagopus scoticus* Latham: *Jahresperiodische Gewichtsschwankungen* bei Männchen und Weibchen. (Nach E. A. Wilson, 1911)

im ganzen bis zum Hungertode 65 Gramm Eiweiß mit 10,07 Gramm Stickstoff, letzteres 66 Gramm Eiweiß mit 10,22 Gramm Stickstoff. Ursprünglich sehr fette Tiere gehen schließlich nicht aus Mangel an Fett, sondern aus Mangel an eiweißartiger Substanz zugrunde (Kuckein, 1882). Nach den Berechnungen von E. Voit (1901) erlitten 2 von Kuckeins Versuchshühnern während der Hungerperiode folgenden Substanzverlust:

Huhn	Hungertage	Verlust an Körpergewicht	Verlust an Eiweiß
I	9	34,7 Prozent	41,1 Prozent
II	12	39,17 Prozent	37,0 Prozent

Hungerresistenz und Körpergröße

Die Hungerresistenz der Vögel ist nun auch weitgehend abhängig von ihrer Körpergröße. Während *Adler* etwa 30 Tage, *Schnee-Eulen* (nach Faber, 1826) 24 Tage und fette *Hühner*, wie wir soeben sahen, ungefähr ebenso lange ohne Nahrung bestehen können, starben hungernde *Tauben* (nach Chossat, 1843) im Mittel nach 9,85 Tagen; sie büßten im Versuch 40 Prozent des Anfangsgewichtes ein, und ihre Temperatur sank von 42,2° auf 26° im Augenblick des Todes.

Vögel unter Sperlingsgröße überleben selbst einen einzigen Hungertag nicht. Nach Lapicque (1911) stirbt ein Schmetterlingsfink (*Uraeginthus bengalus*) vom Gewicht von 7,5 Gramm schon 4 bis 5 Stunden nach Entleerung des Kropfes, und der Glykogengehalt seines Körpers ist währenddem nahezu völlig aufgebraucht. Um sich über Nacht am Leben erhalten zu können, ist *Uraeginthus* diesem Autor zufolge genötigt, seinen Kropf am Abend aufs äußerste zu füllen, so daß Magen und Darm während der Nachtstunden von dem gespeicherten Vorrat zehren können.

Daß die Eiweißzersetzung beim kleinen Vogel rascher zum Tode führt als beim großen, erklärt sich aus dessen weit größerer Stoffwechselenergie (oben, Seite 509).

Wasserhaushalt

Über das Wasserbedürfnis der Vögel und die Folgen der Wasserentziehung liegen nur sehr wenige exakte Untersuchungen vor. Am eingehendsten hat sich damit Nothwang (1892) beschäftigt, der seine Versuche an Tauben (*Columba livia*) machte. Fütterte er die Dursttiere durch Stopfen mit reichlichen Gaben lufttrockener Erbsen, so stellten sich im Mittel nach 2 bis 3 Tagen krankhafte Erscheinungen ein, und der Tod trat durchschnittlich nach 4 bis 5 Tagen ein bei einem Wasserverlust des Körpers von 22,22 Prozent. Lebensverlängernd wirkt es, wenn man die Dursttauben gleichzeitig auch hungern läßt; denn durch die dabei erfolgende Zersetzung von Eiweiß und Fett wird im Organismus Wasser frei gemacht. Während der Versuchsdauer mangelhaft ernährte Tauben erlagen dementsprechend dem Dursttod wesentlich später als diejenigen, bei denen die Eiweißstoffe durch erzwungene reichliche Eiweißzufuhr vor dem Zerfall geschützt wurden: nämlich erst am 13. Tag (Falck & Scheffer, 1854) oder im Mittel am 11. Tage (Schuchardt, 1847).

Im Freileben dürften also *selbst Körnerfresser* (wenigstens die größeren Arten) ein mehrtägiges Dürsten ohne Schaden ertragen können. Die Wasserexkretion hält sich ja bei den Vögeln in recht engen Grenzen; das von den Nieren zur Ausschwemmung der Harnsäure ausgeschiedene Wasser wird größtenteils in der Kloake wieder resorbiert (oben, Seite 228), und ebenso verläßt bei Wassermangel nur ein geringer Teil der Nahrungsflüssigkeit den Körper mit dem Kot; ihre Resorption findet im Darm (und bei Vögeln, welche im Besitz langer Blinddärme sind, wohl vorzugsweise in diesen) statt. Schweißdrüsen fehlen, und nur mit der Atemluft wird reichlicher Wasser abgegeben, wobei die Menge des ausgeschiedenen Wassers mit der Intensität des Stoffwechsels steigt, aber auch von der Lufttemperatur abhängig ist; denn beschleunigte Atmung, wie sie jeden Temperaturanstieg begleitet, fördert die Verdunstung des Wassers auf der Oberfläche der Lunge und der Mundschleimhaut und wirkt dadurch der Überhitzung des Körpers entgegen (oben, Seite 204). Nach Hàri (1917) gab eine Gans (*Anser anser*) in 24 Stunden nur etwa 42 Gramm Wasser mit der Atemluft ab, wenn sie mit 50 Gramm Mais gefüttert wurde, dagegen etwa 68 Gramm Wasser, wenn die tägliche Futterration auf 100 Gramm Mais erhöht wurde — beides bei einer Außentemperatur von 27° C. Dieselbe Gans hatte bei einer Fütterung mit 100 Gramm Mais eine Wasserverdunstung von nur etwa 31 Gramm, sobald die Lufttemperatur auf 16° C gefallen war.

Meissner (1868) hat darauf aufmerksam gemacht, daß der Vogelkot bei eiweißreicher Kost flüssiger ist als bei stickstofffreier, und daß dies nicht etwa mit

dem größeren Wassergehalt der Fleischnahrung zusammenhängt, denn der Kot ist bei Verfütterung getrockneten Fleisches ebenso flüssig wie bei der Verfütterung frischen Fleisches; allerdings ist dann starke Gewichtsabnahme und großer Durst die Folge so erheblichen Wasserverlustes. Meissner möchte dies damit erklären, daß, je mehr der Stoffwechsel auf Kosten des Eiweißes betrieben wird, desto mehr Kohlenstoff in Form von Harnbestandteilen ausgeschieden wird. Das hat zur Folge, daß weniger Kohlensäure produziert und ausgeatmet wird als beim Betrieb mit stickstoffloser Kost. Die »Kohlensäureproduktion nun reguliert und bestimmt die Ausgiebigkeit der Atmung, die Ventilationsgröße der Lunge; von dieser aber hängt die Größe der respiratorischen Wasserabgabe ab, so daß, wenn weniger Kohlensäure produziert wird und zur Ausatmung gelangt, auch die respiratorische Wasserabgabe vermindert werden wird, woraus dann weiter ein größerer Wassergehalt anderer Exkretionen, des Darmkots und besonders des Harns, resultieren muß.«

Es gibt unter den Vögeln einige Bewohner heißer Wüsten, die ganz vom Trinkwasser unabhängig geworden sind und ihren Wasserbedarf allein aus der Nahrung (Insecten, Pflanzenteile), sowie aus dem Tau decken; und zwar gehören dazu nicht nur kleine Arten wie die Lerchen *Alaemon* und *Ammomanes* oder die Laufhäher der Gattung *Podoces*, sondern auch eine Trappe, *Chlamydotis undulata*. Bei ihnen muß wohl die Wärmeregulation durch Wasserverdunstung äußerst sparsam arbeiten, und es ist undenkbar, daß sie im Verhältnis zur Gewichtseinheit ebensoviel Wasser ausatmen wie die *Gans*. Selbst unsere heimische Großtrappe (*Otis tarda*) trinkt bei reichlichen Grünfuttergaben niemals; sie verschmäht das dargebotene Trinkwasser sogar nach wochenlanger Wasserentziehung (Heinroth, 1928).

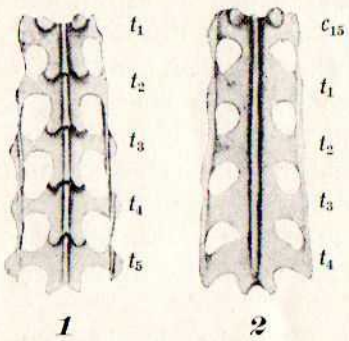
Bewegung der Wirbelsäule

Bewegung. — Die Umwandlung der vorderen Extremität in ein Flugorgan ist in der Ahnenreihe der Vögel von tiefgreifenden Veränderungen in den Bewegungsverhältnissen der Wirbelsäule begleitet gewesen. Nach Erreichung des Zustandes, in dem nur noch die Hintergliedmaßen den Rumpf zu unterstützen hatten, mußte es in fortschreitendem Maße zu einer Verfestigung der Verbindung zwischen Becken und Wirbelsäule kommen, und dies geschah, wie wir früher (Seite 64) gesehen haben, durch Einbeziehung einer wachsenden Zahl vor allem vor der Acetabularachse gelegener Wirbel in den starren Verband des Synsacrum; denn trotz ihres 2-beinigen Ganges halten die Vögel in der *Mehrzahl der Ordnungen* den Rumpf nicht steil aufgerichtet, sondern erheben ihn nur wenig gegen die Horizontale. Der Gesamtschwerpunkt des Körpers liegt daher beim Stehen vor der Verbindungslinie der Hüftgelenke. Aber auch die Brustwirbelsäule büßte mit zunehmender Vervollkommnung des Flugvermögens an Beweglichkeit mehr und mehr ein und wurde zu einem straff gespannten Bogen, an dem im Fluge der Schwerpunkt aufgehängt ist. In um so ausgiebigerem Maße steigerte sich die Beweglichkeit der Halswirbelsäule; denn der Hals mußte nun gleichsam die Aufgabe eines Armes übernehmen und den zu einer Hand gewordenen Schnabel leiten. Hierfür war die Vermehrung der Zahl seiner Elemente von Wichtigkeit — denn das war ein Mittel, die Summe der zwischen den Einzelgelenken ausführbaren Bewegungen zu vergrößern — und diese Vermehrung erfolgte, wie man wohl mit Fürbringer (1888) und Adolphi (1922) annehmen darf, nicht durch Einschaltung neuer Wirbel in den zu verlängernden Abschnitt, sondern durch

Rückwärtswanderung des Brustkorbes (und mehr oder minder um den gleichen Betrag auch des Beckens) entlang der Wirbelsäule. Mit der Notwendigkeit, den Kopf mit Hilfe des so verlängerten Halses ausgiebig in allen Ebenen des Raumes zu bewegen, ging aber auch das Bedürfnis einher, eine weitgehende Arbeitsteilung zwischen seinen einzelnen Gelenken vorzunehmen und das Maß der erforderlichen aktiven Gelenksicherungen auf ein Minimum herabzudrücken. Im Verfolg dieses Weges wurde die Halswirbelsäule der Vögel zu einem Organ von solcher Vollkommenheit der Einrichtungen, daß sich ein so maßgeblicher Beurteiler wie Hans Virchow (1917) zu der Äußerung veranlaßt gesehen hat, sie verhalte sich zu der Wirbelsäule eines *Säugetieres* wie eine hochdifferenzierte, moderne Maschine zu einem einfacheren und plumperen Vorläufer.

Brust-wirbelsäule

Wir erwähnten vorhin die Ursache für das feste Gefüge der Brustwirbelsäule, die in der Regel einen nach oben konvexen Bogen beschreibt. Ihre Elemente können, wenn überhaupt, so nur in sehr geringem Grade in seitlicher oder sagittaler Richtung voneinander abgebogen werden. Wo immer bei den *Landvögeln* auf sagittale Flexion zwischen den Einzelgliedern dieses Abschnittes nicht ganz verzichtet worden ist, oder wo immer der Verlust des Flugvermögens eine sekundäre Lockerung des Zusammenhanges herbeigeführt hat, da finden wir — wie bei *Struthio* — starke elastische Bänder zwischen den hohen Dornfortsätzen der Brustwirbel (Figur 67) ausgespannt, welche hier die Aufgabe einer Federung der Verbindung erfüllen und die durch den Meniscus besorgte Pufferung wirksam ergänzen mögen. Wenn größere Beweglichkeit besteht, so pflegt die seitliche beträchtlicher zu sein als die sagittale. Das ist zum Beispiel der Fall bei den meisten *Schwimmvögeln*, insbesondere jenen, die (*wie die Sphenisci*) die vorderen und hinteren Gliedmaßen gleichzeitig beim Schwimmen verwenden, und in geringerem Grade auch bei *den Accipitres* (mit Ausnahme der *meisten Falconidae*) und *Ralli*. Bei *den Eulen* (wenigstens bei *Asio*) überwiegt umgekehrt die sagittale Flexion (40° gegenüber 30°). Am unbeweglichsten ist die Brustwirbelsäule bei *Pelecanus*, *Falcinellus*, *Phoenicopterus*, *Falco* (Figur 515, *2*), *Microhierax*, *Polyborus*, *Podiceps* sowie bei den *meisten Galli*; sie alle haben ein ausgedehntes »Os dorsale« oder »Notarium« (siehe oben, Seite 63, wo irrtümlich auch *die Rallidae* in diesem Zusammenhang genannt wurden).



Figur 515. ACCIPITRES. — *1*, *Brustwirbel 1 bis 5* des Sperbers, *Accipiter nisus* Linnaeus. — *2*, *letzter Halswirbel und Brustwirbel 1 bis 4* des Merlinfalken, *Falco regulus* Pallas, miteinander zum Os dorsale verschmolzen. (Nach Suschkin, 1905)

Die Wirbelkörper der freien Brustwirbel grenzen in den meisten Gruppen mit Sattelgelenken aneinander; ihre kranialen Endflächen sind dann in sagittaler Richtung konvex, in querer Richtung konkav gestaltet und besitzen somit eine Form, die zwar eine gewisse seitliche und sagittale Flexion, aber keine Drehung zuläßt. Wenn das Bedürfnis nach ausgiebigerer Bewegung besteht, wie bei *den Papageien*, vor allem aber einigen langgestreckten *Tauchervögeln* (*Sphenisci*, *Phalacrocoracidae*), dann erfolgt die Artikulation der Brustwirbel nicht mehr durch Sattelgelenke, sondern durch Gelenkflächen, die nach dem opisthocoelen Typ gebaut

sind. Dort, wo die seitliche Flexion vor der sagittalen bevorzugt ist, zeigt dies die Gestalt der Wirbelkörper deutlich an: sie sind dann, wie bei den *Pinguinen*, stark von den Seiten her zusammengedrückt, im entgegengesetzten Falle aber (*Struthio*, Figur 67) in dorsoventraler Richtung komprimiert.

Halswirbelsäule

Im Halsabschnitt der Wirbelsäule bildet die Verbindung der Wirbelkörper durch Sattelgelenke die feste Regel für sämtliche Elemente, mit Ausnahme des Atlas und Epistropheus. Drehung ist im Halsabschnitt infolge des Umstandes, daß die Ebene, in der die Gelenkfortsätze miteinander artikulieren, nicht mit der Frontalebene des Halses zusammenfällt, bei gestrecktem Halse ausgeschlossen, und nur sagittale und seitliche Flexion in wechselndem Grade zugelassen. Drehbewegungen vollziehen sich zwischen Hinterhaupt und Atlas, sowie zumeist auch noch zwischen Atlas und Epistropheus, bei S-förmig gebogenem Halse jedoch auch mindestens zwischen C_2 und C_3 sowie zwischen C_3 und C_4.

Das Ausmaß der Bewegungen, welche in den Gelenken der Halswirbelsäule möglich sind, wird indessen nicht nur bestimmt durch die Ausgestaltung und Stellung der Gelenke am Körper und an den Zygapophysen des Wirbels, sondern auch durch die Form des Meniscus (oben, Seite 61), ferner durch die Bandapparate und die an den Wirbeln sich anheftenden Muskeln und Sehnen.

Figur 516. GRUES. — *Megalornis japonensis* P. Müller: *nach Entfernung der Muskulatur folgt die Halswirbelsäule dem Zug der dorsalen elastischen Bänder*, die, von C_7 bis C_{15} wirkend, die Bildung einer Schleife hervorrufen. (Nach H. Virchow, 1918)

Unter den straffen Bändern, die die Halswirbel miteinander verbinden, fällt besonders ins Auge neben den Kapselbändern der Gelenkfortsätze die Faserkapsel der Wirbelkörper. Gustav Jaeger (1858) vergleicht sie mit einer zylindrischen Röhre, »in deren beide Enden die Wirbelkörper so hineingesteckt sind, daß in der Mitte ein bald längeres, bald kürzeres Stück der Röhre frei bleibt. In diesen freien Abschnitt, der an der Innenfläche von der Synovialmembran überzogen ist, ist der Meniscus in ähnlicher Weise eingefügt, wie der Blendungsring in eine Mikroskopröhre.« Von seiner Peripherie aus verdünnt er sich gegen eine zentrale Öffnung, durch die das Ligamentum suspensorium hindurchtritt; er teilt das Wirbelgelenk in 2 getrennte Synovialhöhlen und schafft damit ähnliche Verhältnisse, wie sie am Unterkiefergelenk des *Menschen* bestehen. Eine schlaffe Gelenkkapsel weist auf ausgiebige Flexionsmöglichkeiten hin. Zwischen Hinterhaupt und Atlas, sowie zwischen Atlas und Epistropheus sind Bänder von besonderer Art ausgespannt, und am Zahnfortsatz des letzteren befestigen sich deren mehrere; sie sind, wie G. Jaeger nachgewiesen hat, Ausschnitte aus den Gelenkkapseln zwischen Condylus occipitalis und Atlas einerseits, Atlas und Epistropheus andererseits (Abbildungen bei Boas, 1929).

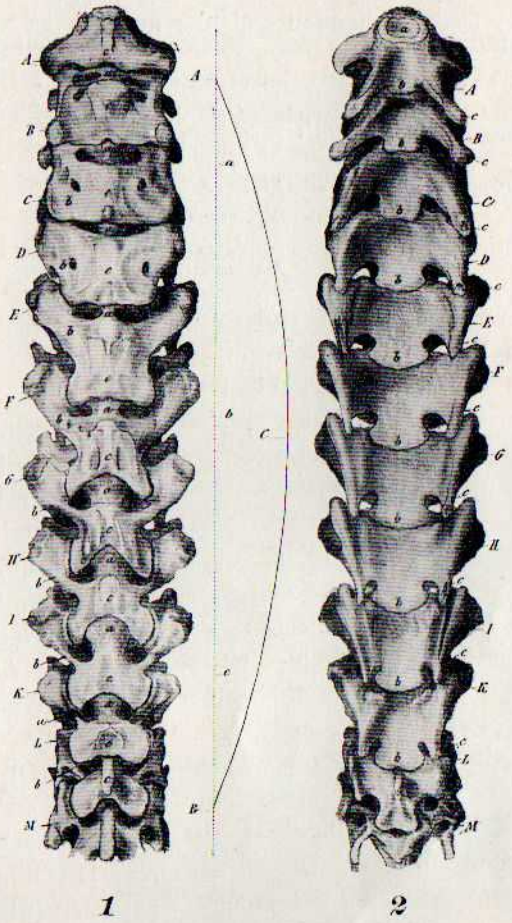
Elastische Bänder dienen im Bereich der Halswirbelsäule zur Verbindung sämtlicher Elemente. Sie pflegen jedoch nur (als Ligamenta flava) die Neuralbögen

benachbarter Wirbel miteinander zu verknüpfen, und nur in ziemlich wenigen Fällen findet man ein echtes Ligamentum nuchae ausgebildet, das hinter einer größeren Zahl von Wirbeln hinwegzieht, so bei *Rhea*, *Uria*, *Sarcorhamphus*, *Cacatua* und (nach Barkow, 1856) in größter Ausdehnung, nämlich die Spina des 1. Brustwirbels mit derjenigen des 4. Halswirbels verbindend, bei dem Tanagriden *Lamprotes loricatus*. Bis zum Epistropheus oder gar bis ans Hinterhaupt reicht es niemals. Überläßt man, indem man die Muskulatur durch Mazeration entfernt, die Halswirbelsäule dem unbehinderten Zuge der elastischen Bänder, so wird sie in den meisten Fällen stark dorsalwärts gebogen und der Kopf dabei auf den Rücken geworfen (Figur 516); er gerät also in die Lage, die er beim Berliner Urvogel, *Archaeornis siemensii*, einnimmt. Aufrichtung des Halses erfordert somit ständigen Muskelzug, der dem Zuge der elastischen Bänder entgegenarbeitet; die Schlafstellung aber, die bei den meisten Vögeln in einer Zurücknahme des Halses unter starker Rückwärtsdrehung des Kopfes besteht, dürfte mit weitgehender Ausschaltung der Muskeltätigkeit einhergehen. Wir werden auf die Schlafstellung noch einmal zurückkommen.

Während sich bei *den Säugern* die Drehbewegungen des Kopfes nur zwischen Atlas und Epistropheus vollziehen, finden bei *den Vögeln* die ausgiebigsten Drehungen zwischen Hinterhaupt und Atlas statt, wohingegen der Drehmechanismus zwischen Atlas und Epistropheus bei ihnen weit stärker gehemmt ist. In Übereinstimmung mit *den Reptilien* haben ja die Vögel nur einen Hinterhauptskondylus, der meist die Gestalt einer (zuweilen gestielten) Halbkugel besitzt (Figuren 53, 55, 58), seltener Nierenform zeigt und in eine entsprechend geformte Gelenkpfanne paßt (Figur 66, *1*, *ac*). Die Membrana atlanto-occipitalis, die den Schädel mit dem Atlas verbindet, ist sehr schlaff und läßt außer beträchtlicher Drehung auch noch starke seitliche und sagittale Flexion zu; nur der kräftig entwickelten Nackenmuskulatur (vor allem wohl dem Musculus complexus und dem Musculus rectus capitis posticus sowie ihren weit schwächeren Antagonisten) ist die Sicherung dieses »freien« Gelenkes übertragen, in dem alle jene Bewegungen ausgeführt werden können, die bei *den Säugern* auf 2 Gelenke verteilt sind. Die Aufgabe der Nackenmuskeln ist dabei eine recht große, denn bei den meisten Vögeln liegt ja der Schwerpunkt des Kopfes bei dessen Horizontalstellung weit vor dem Hinterhauptsgelenk, wenn auch der Konstruktionsplan des Vogelkopfes darauf abzielt, das Gewicht des Kopfes möglichst zu verringern und die schweren Organe in der Nachbarschaft des Hinterhauptsgelenkes zusammenzudrängen (Verlust der Zähne, Hauptentwickelung der Großhirn-Hemisphären in kaudaler Richtung, weit rückwärtige Zusammendrängung der Kaumuskulatur, leichter Bau der Schädelknochen, Verlagerung des Kaumechanismus in den Magen).

Eine besondere Art der Sicherung des Hinterhauptsgelenkes findet sich bei *den Spechten*. Vom oberen Rand des verknöcherten Ligamentum transversum atlantis (siehe unten) geht bei ihnen »eine kleine, vorn konkave, hinten konvexe Verlängerung aufwärts, welche von hinten den Condylus ossis occipitis wie eine Kapsel umfaßt. Es dürfte diese Bildung dazu bestimmt sein, dem Hinterhauptsgelenk eine größere Festigkeit zu geben, namentlich dem Ausweichen des Condylus occipitis nach hinten entgegenzuwirken, welches beim fortwährenden Hacken der Tiere mit dem Schnabel wohl leicht geschehen könnte« (Barkow).

Zwischen Atlas und Epistropheus ist gewöhnlich Drehung, daneben aber nur in wenigen Gruppen (so bei *den Sphenisci*) auch noch ausgiebigere sagittale und seitliche Flexion möglich. Mitunter ist selbst die Drehung völlig behindert, da Atlas und Epistropheus eine mehr oder minder vollkommene Verschmelzung eingegangen sind. Dieser Vorgang wird eingeleitet durch Verknöcherung eines quer über die Gelenkpfanne für den Condylus occipitalis ausgespannten, starken Bandes, des Ligamentum transversum atlantis, das über den Faserknorpel zwischen Zahnfortsatz und Condylus occipitalis, den Intercartilago atlantis, hinwegzieht. Eine völlige Verknöcherung dieses Bandes und des Faserknorpels hat zur Folge, daß der Epistropheus keine Drehung gegen den Atlas mehr auszuführen vermag. Barkow (1856) fand diesen Zustand häufig bei Vertretern der *Passeres*, bei den *Picidae* und bei *Cacatua*; am weitesten ist er fortgeschritten bei den *Bucerotidae*, wo zwischen Epistropheus und Atlas »keine Spur früherer Trennung und von Dens epistrophei und Ligamentum transversum atlantis nichts zu erkennen ist. Die Gelenkpfanne für den Condylus occipitalis zeigt einen ununterbrochenen knöchernen Boden« (Barkow) (Figur 517, *A*). Gewissermaßen um den so hervorgerufenen Ausfall an Drehungsmöglichkeiten auszugleichen, haben sich bei *den Bucerotiden* die Gelenkflächen zwischen Epistropheus und 3. Halswirbel so gestellt, daß hier eine Drehung um etwa 20° nach jeder Seite erfolgen kann, und selbst zwischen C_3 und C_4 kann der Hals noch ein wenig (um etwa 5°) gedreht werden. Dennoch scheint starke Torsion des Kopfes den Nashornvögeln Schwierigkeiten zu bereiten; wollen sie ihr Gefieder im hinteren



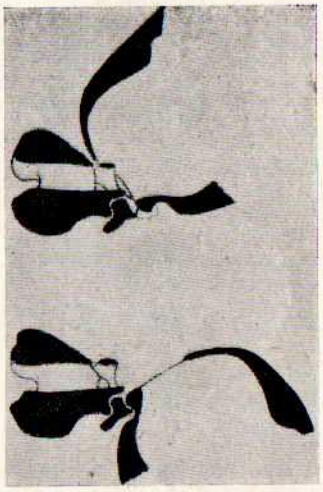
1 *2*

Figur 517. Bucerotes. — *Bucorvus abyssinicus* Boddaert: *Halswirbelsäule* (*1*) in Dorsalansicht, (*2*) in Ventralansicht. (*A*) der aus der Verschmelzung von Atlas und Epistropheus hervorgegangene Wirbel; (*B bis M*) 3. bis 13. Halswirbel. — *Zu 1*: man beachte die wechselnde Gestalt der kaudalen Begrenzung der Neuralbögen, damit zusammenhängend, daß *von A bis F* nur ventrale Flexion, *von G bis L* nur dorsale Flexion zugelassen ist, wobei sich dann der Fortsatz (*a*) unter die Wurzel der Postzygapophysen (*c*) schiebt. *Die Kurve A—C—B* bezeichnet den Umriß der Halswirbelsäule bei maximaler seitlicher Biegung, ausgeführt zwischen den Punkten *A und B*. — *Zu 2*: (*a*) Pfanne für den Condylus occipitalis; (*c*) Parapophyse des Querfortsatzes. Der mediane, nach kranial geneigte Höcker an der Ventralfläche des Wirbels *L* (= C_{12}) verrät, daß zwischen *K und L* im Gegensatz zu den vorhergehenden Gelenken starke Ventralflexion zugelassen ist; dabei gleitet unter diesen Höcker der eingebuchtete Rand des gegenüberliegenden Wirbelfortsatzes (*b*).
(Nach Barkow, 1856)

Körperabschnitt mit dem Schnabel putzen, so führen sie diesen unter dem Ast hinweg.

H. Virchow, der sich in einer Reihe von Arbeiten mit der Halswirbelsäule der Vögel eingehend beschäftigt hat, gibt als Bewegungsmöglichkeiten der beiden in Rede stehenden Gelenke an für:

		Sagittale Flexion	Seitliche Flexion	Drehung
Megalornis japonensis	Atl.-Occ.	100°	45° × 2	45° × 2
	Atl.-Epistr.	Spur	fehlt	10° × 2
Struthio camelus	Atl.-Occ.	90°	30° × 2	45° × 2
	Atl.-Epistr.	fehlt	fehlt	10° × 2
Asio otus	Atl.-Occ.	120°	45° × 2	45° × 2
	Atl.-Epistr.	fehlt	fehlt	25° × 2
Spheniscus demersus	Atl.-Occ.	90°	ausgiebig	stark
	Atl.-Epistr.	ausgiebig	ausgiebig	möglich
Phoenicopterus ruber	Atl.-Occ.	90°	30° × 2	45° × 2
	Atl.-Epistr.	Spur	Spur	gering



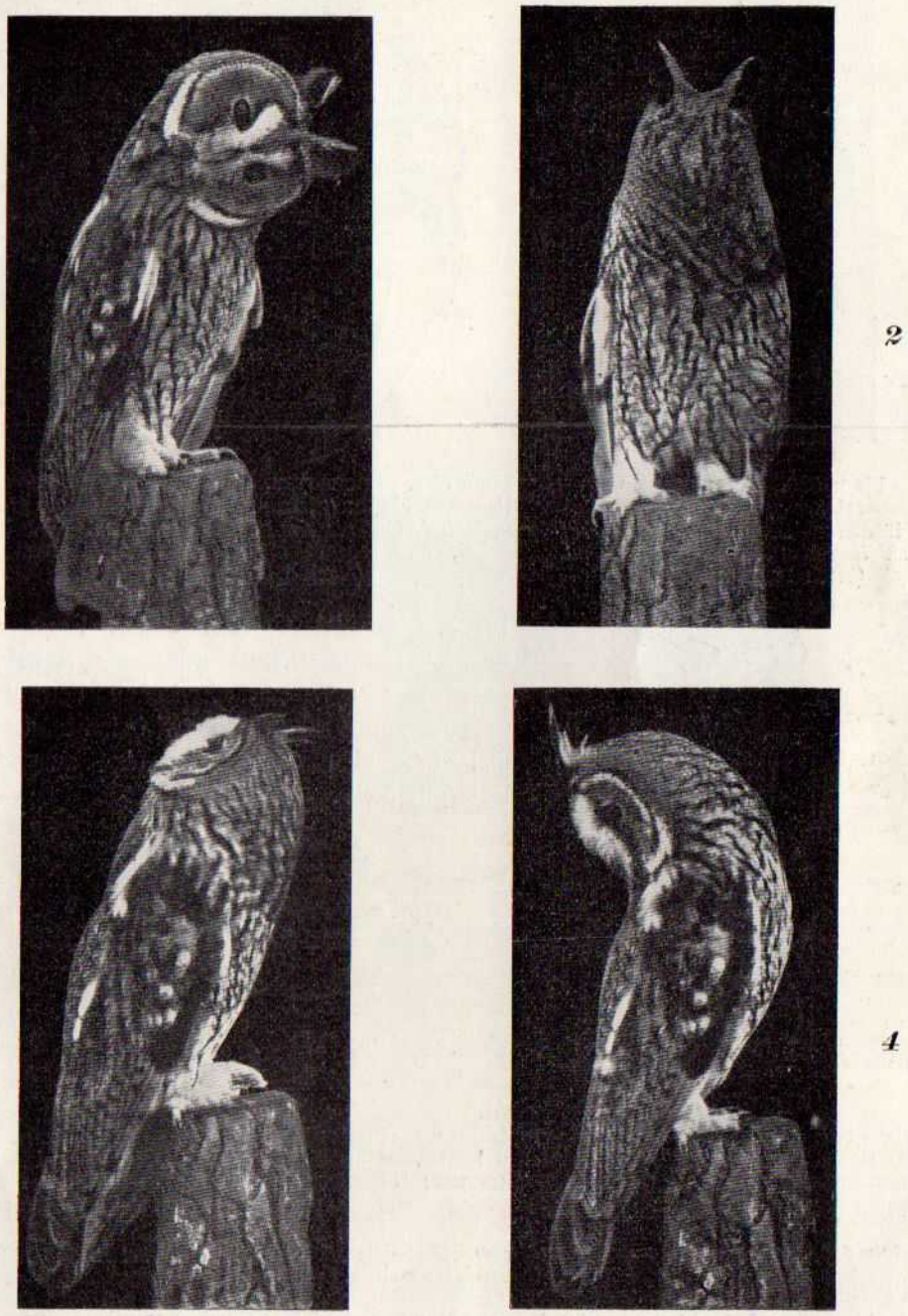
Figur 518. GRUES. — *Megalornis japonensis* P. Müller: *Medianschnitt durch Hinterhaupt, Atlas und Epistropheus*, oben in Dorsalflexion, unten in Ventralflexion. Bei dorsal flektiertem Kopf tritt der Neuralbogen des Atlas durch das Hinterhauptsloch in die Schädelhöhle ein. (Nach H. Virchow, 1918)

Stärkste Dorsalflexion zwischen Hinterhaupt und Atlas bringt es bei *Asio*, *Megalornis*, *Rhea* und wohl auch noch anderen Arten nach Virchows Annahme mit sich, daß sich die ganze Membrana atlanto-occipitalis mitsamt dem dorsalen Bogen des Atlas in die Schädelhöhle hineinschiebt (Figur 518). Bei dem Nashornvogel *Rhyticeros* ist Dorsalflexion in diesem Abschnitt überhaupt nicht möglich, da das Hinterhaupt gegen den Epistropheus stößt, sobald die Strecklage nach der Dorsalrichtung überschritten wird.

Die *meisten Vögel* vermögen den Kopf leicht um 180° nach hinten zu drehen und *Eulen* sogar eine Drehung desselben im Betrage von 270° auszuführen (Figur 519, 520). Dieser Beobachtung steht die Tatsache scheinbar schroff gegenüber, daß die beiden Drehgelenke ihrer Wirbelsäule eine Drehung von zusammen nur 55° (bei *Asio* von höchstens 70°) nach jeder Seite zulassen. Die Bewegung vollzieht sich also zu einem großen Teil im Bereich der eigentlichen Halswirbelsäule, vorwiegend dadurch, daß diese eine Schleife bildet, bei der sagittale Biegung und seitliche Biegung zusammenwirken.

Während die Befähigung zu seitlicher Flexion zwischen allen eigentlichen Halswirbeln (C_3 und folgende) ungefähr gleich groß, und zwar in der Regel gering, zu sein pflegt (Figur 517) (wenn schon durch Summation vieler Einzelbewegungen ein beträchtlicher Gesamteffekt erreicht werden kann), finden wir einen auffälligen Wechsel hinsichtlich der Bewegungsmöglichkeiten in sagittaler Richtung. Das hatte schon Cuvier (1800) beachtet. Man kann nach diesem Verhalten an der Halswirbelsäule 3 Abschnitte unterscheiden: im kranialen Abschnitt besteht die Möglichkeit zu starker ventraler Biegung, aber zu

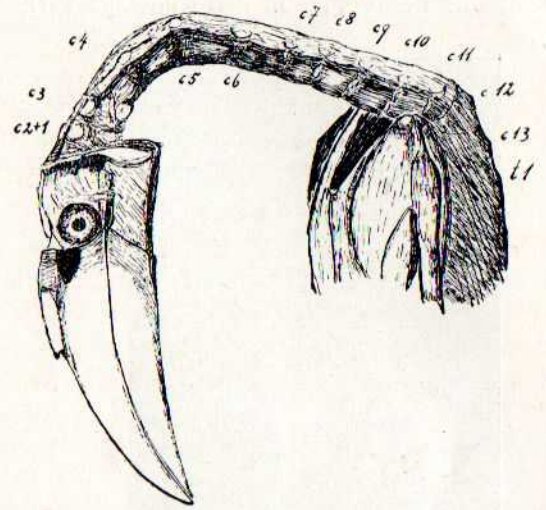
dorsaler Bewegung nur bis zur geraden Streckung; im 2. Abschnitt kehrt sich das Verhalten um: er kann dorsal stark gebogen, aber ventral nur gerade gestreckt werden (Figur 521); und im 3. (kaudalen) Abschnitt ist wieder die ventrale Biegung bevorzugt, woraus sich im ganzen die S-förmige Biegung ergibt, in der die Halswirbelsäule des Vogels in der Ruhelage verharrt (Figuren 201, 209).



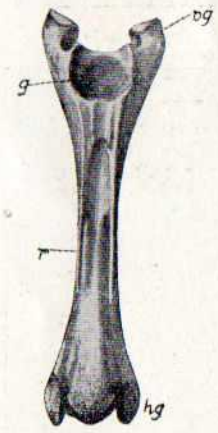
Figur 519. STRIGES. — *Asio otus* Linnaeus, »Waldohreule«: *Drehungs- und Beugungsmöglichkeiten im Bereich der Halswirbelsäule.* ***1***, nach unten horchend; ***2***, Kopf um 180° nach hinten gedreht; ***3*** und ***4***, nach hinten oben und hinten unten blickend. (Nach Heinroth, 1926)

Der 1. Abschnitt pflegt kurz zu sein und auch bei *langhalsigen Vögeln* nur aus 4 bis 5 Wirbeln zu bestehen (C_3 bis C_6 oder C_7, bei *Asio* nur bis C_4, bei *Cygnus* bis C_{14}). Er wird vom 2. Abschnitt meist an Länge übertroffen: dieser besteht aus 5 bis 6 langgestreckten oder bis zu 10, dann meist kürzeren, Wirbeln.

Figur 520. Accipitres. — *Accipiter gentilis* Linnaeus, »Hühnerhabicht«, *einen unter und vor ihm liegenden Gegenstand fixierend.* (Nach Heinroth, 1927)

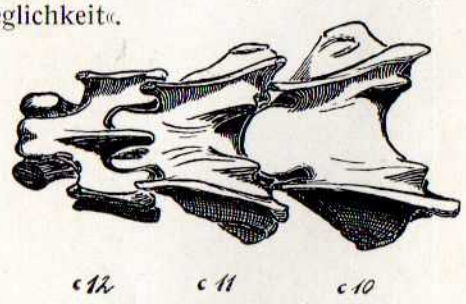


Figur 521. Bucerotes. — *Rhyticeros undulatus* Shaw: Kadaver abgebalgt, Rumpf steil aufgerichtet, *Hals dem unbehinderten Zuge des Kopfes überlassen.* Es zeigt sich dabei, daß er von C_5 bis C_{11} ventral versteift ist. (Nach Desselberger, 1930)



Figur 522.

Im 3. Abschnitt endlich zählte Boas (1929) »höchstens 4, manchmal nur 3 oder 2, bei *Rhea* sogar nur 1 Wirbel. Zwischen dem letzten derselben und dem Brustwirbel besteht aber gleichfalls eine oder sogar eine ausgedehnte Beweglichkeit«.



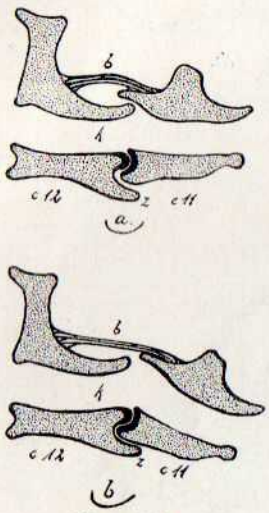
Figur 523.

Figur 522. Ardeae. — *Ardea cinerea* Linnaeus, »Fischreiher«: *6. Halswirbel in Ventralansicht.* (*g*) Grube zur Aufnahme eines hinteren Fortsatzes am Körper des 5. Halswirbels bei starker Ventralflexion desselben; (*vg*) Praezygapophyse mit fast frontal gestellter Gelenkfläche; (*hg*) Postzygapophyse mit fast transversal gestellter Gelenkfläche; (*r*) Parapophyse des Querfortsatzes. (Nach Boas, 1929)

Figur 523. Bucerotes. — *Bucorvus cafer* Schlegel: *10. bis 12. Halswirbel in Ventralansicht.* Zwischen C_{10} *und* C_{11} wird die Ventralflexion völlig behindert durch paarige Fortsätze des kranialen Wirbelkörperrandes (»Sublateralfortsätze«), unter denen sich die ventrale Kante des Sattelgelenkes des vorhergehenden Wirbels festklemmt; zwischen C_{11} *und* C_{12} fehlt diese Hemmungsvorrichtung: der Ventralflexion wird erst durch den in der Mittellinie von C_{12} nasenartig vorspringenden Zahn eine Grenze gesetzt, seine Wirkungsweise ist aus Figur 524 ersichtlich. (Nach Desselberger, 1930)

Daß sich die Wirbelgelenke bei dem Versuche, sie in dorsaler oder ventraler Richtung zu biegen, so verschieden verhalten, wird dadurch bedingt, daß sich die kranialen Endflächen der Wirbelkörper im 1. Abschnitt nach der ventralen, im 2. nach der dorsalen und im 3. wieder nach der ventralen Seite hin entwickelt sind (Figur 522), und daß die Gelenkflächen der Processus obliqui und gewisse Fortsätze der Wirbelkörper sogleich wie Sperrklinken wirken, wenn die Grenze der zulässigen Biegung erreicht ist, wobei sie eine Unterstützung durch den Bandapparat erfahren (Figuren 523, 524). Demgemäß liegt auch die Sagittalachse der Zygapophysen in jedem der 3 Abschnitte in einer anderen Ebene: im 1. pflegt sie stark nach vorn unten geneigt zu sein, im 2. dagegen nahezu horizontal zu liegen.

Die funktionelle Bedeutung der Versteifungen im Bereich der Halswirbelsäule der Vögel, insbesondere ihres längsten, mittleren Abschnittes, der ventral nur bis zur geraden Streckung bewegt werden kann, erblickt Boas (1929) hauptsächlich darin, daß auf solche Weise ein außerordentlich biegsames Organ in dem Augenblick, in dem der Vogel etwas vom Boden aufpicken will, sich in eine mit steifem Schaft versehene Hacke verwandelt wird, ohne daß zur Erzielung der Biegungsfestigkeit des Schaftes Muskelarbeit aufgewendet zu werden braucht.



Figur 524.

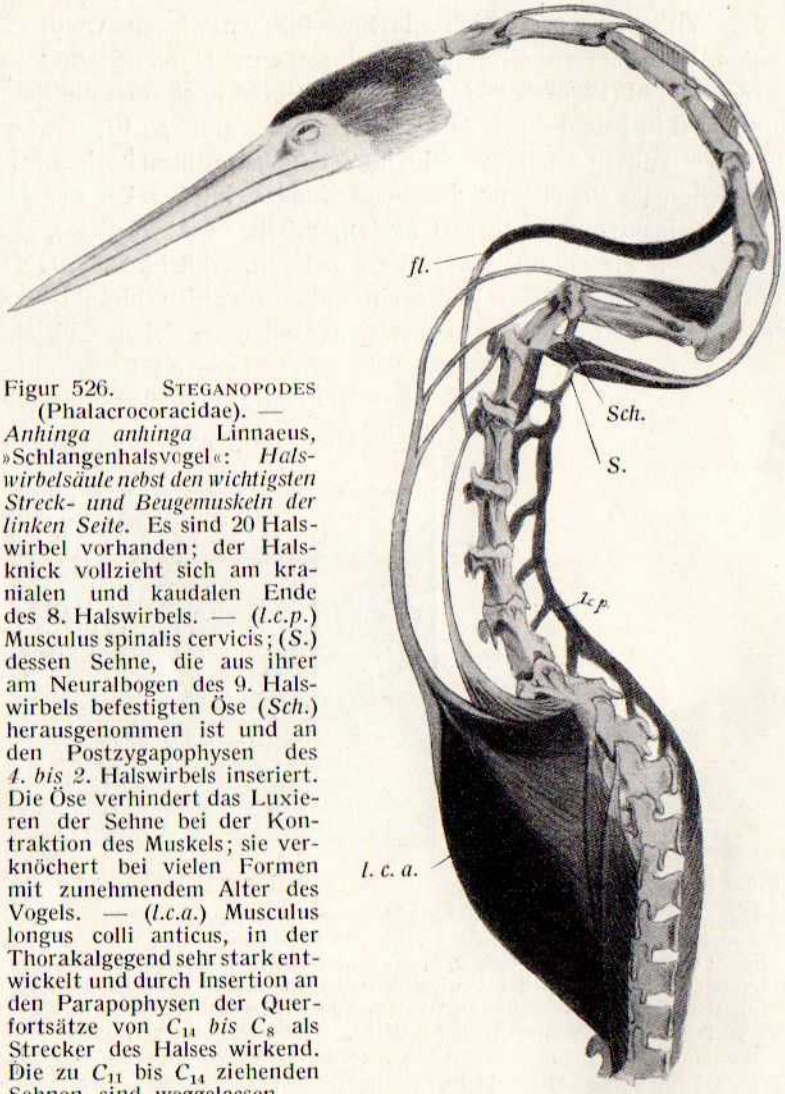
Figur 525.

Figur 524. Bucerotes. — *Bucorvus cafer* Linnaeus: *medianer Sagittalschnitt durch den 11. und 12. Halswirbel* im Schema, um den bei ventraler Flexion wirksam werdenden Hemmungsapparat zu zeigen; ***a***, bei gerader Streckung, ***b***, bei ventraler Flexion. — (*k*) das Lumen des Wirbelkanals; (*b*) Ligamentum flavum, bei Ventralflexion gespannt; (*z*) der auch in Figur 523 abgebildete Zahn, der die feste Verzahnung von C_{11} *und* C_{12} nach Erreichung des Grenzbetrages der zulässigen Ventralflexion bewirkt. (Nach Desselberger, 1930)

Figur 525. Steganopodes (Phalacrocoracidae). — *Anhinga rufa novaehollandiae* Gould: junger Schlangenhalsvogel im weißen Dunenkleid. Zu beachten der *Halsknick*, der etwa der Ruhestellung des Halses entspricht. (Nach einer Aufnahme von Le Souef, 1925)

Weiterhin dürfte es für *viele Flugvögel* von großer Bedeutung sein, in den ventralen Versteifungen des längsten Halsabschnittes einen passiven Tragapparat für den Kopf zu besitzen, insbesondere für jene langhalsigen Arten, die genötigt sind, den Hals im Fluge auszustrecken, damit der Körperschwerpunkt in die für den Flug günstigste Lage kommt (wie *Ciconia, Phoenicopterus, Megalornis und andere*); und es ist wohl kein Zufall, daß diese Versteifung nur bei *Struthio* fehlt, der, als Nichtflieger, seinen sehr langen Hals in der Ruhe und Flucht nahezu senkrecht emporrichtet, wobei er ihn auf den ventralwärts versteiften untersten Halsabschnitt stützt.

Der Übergang vom 1. zum 2. Abschnitt ist ein besonders scharfer, unvermittelter bei den Reihern (*Ardeae*) und beim Schlangenhalsvogel (*Anhinga*). Bei ihnen macht die Halswirbelsäule in der Ruhelage 2 scharfe Knicke und kann nicht ganz gerade gestreckt werden (Figur 525).

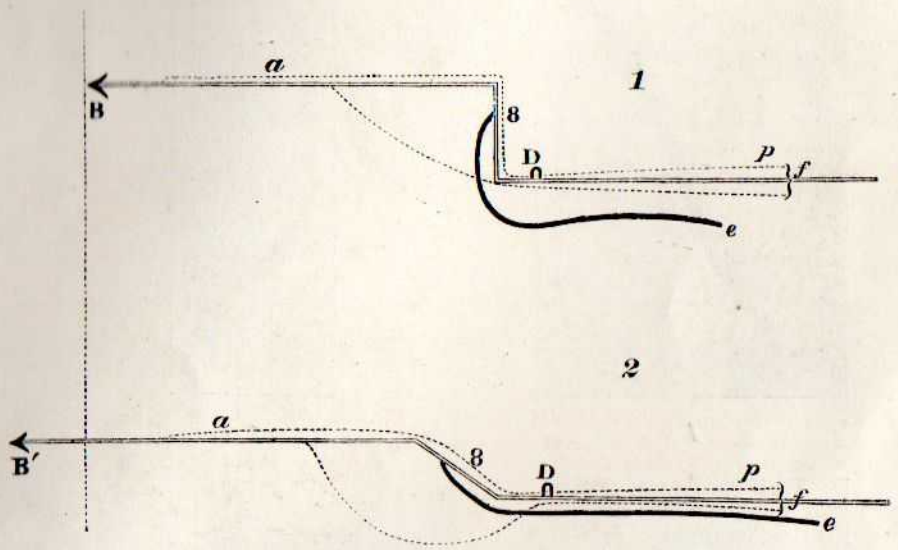


Figur 526. STEGANOPODES (Phalacrocoracidae). — *Anhinga anhinga* Linnaeus, »Schlangenhalsvogel«: *Halswirbelsäule nebst den wichtigsten Streck- und Beugemuskeln der linken Seite.* Es sind 20 Halswirbel vorhanden; der Halsknick vollzieht sich am kranialen und kaudalen Ende des 8. Halswirbels. — (*l.c.p.*) Musculus spinalis cervicis; (*S.*) dessen Sehne, die aus ihrer am Neuralbogen des 9. Halswirbels befestigten Öse (*Sch.*) herausgenommen ist und an den Postzygapophysen des *4. bis 2.* Halswirbels inseriert. Die Öse verhindert das Luxieren der Sehne bei der Kontraktion des Muskels; sie verknöchert bei vielen Formen mit zunehmendem Alter des Vogels. — (*l.c.a.*) Musculus longus colli anticus, in der Thorakalgegend sehr stark entwickelt und durch Insertion an den Parapophysen der Querfortsätze von C_{11} *bis* C_8 als Strecker des Halses wirkend. Die zu C_{11} bis C_{14} ziehenden Sehnen sind weggelassen. — (*fl.*) als Beugemuskel des kranialen Halsabschnittes selbständig gewordene Portion von (*l. c. a.*).
Weitere Erläuterungen im Text zu Figur 527. (Nach Garrod, 1876)

Bei *Anhinga* wird der Doppelknick dadurch hervorgerufen, daß die kranialen Gelenkflächen von C_8 bis C_3 der Endfläche des Wirbelkörpers gegenüber ventro-kranialwärts vorgeschoben sind und das Gelenk daher nur einer ventralen Biegung fähig ist, während die kranialen Gelenkflächen von C_9 bis C_{14} dorso-kaudal zurückgeschoben sind und an ihnen nur eine dorsale Biegung zustande kommen kann. »Aber bei keinem Wirbel sind sie so stark vorgeschoben, wie beim 8., und bei keinem so stark zurückgeschoben wie beim 9.; die Extreme stoßen also hier

unmittelbar aufeinander« (Virchow, 1917), und so bildet sich denn zwischen C_7 und C_8 ein scharfer, abwärts gerichteter Winkel, zwischen C_8 und C_9 ein scharfer, aufwärts gerichteter Winkel (Figur 527). C_8 ist dabei bedeutend länger als seine Nachbarn, wie die folgende, einer Arbeit von H. Virchow entnommene Übersicht der Länge der Halswirbelkörper von *Anhinga anhinga* (Abstände der Mitten von kranialer und kaudaler Endfläche der Körper) lehrt:

Halswirbel	Zentimeter	Halswirbel	Zentimeter
2	20,7	10	19,5
3	26,5	11	21
4	26,5	12	21
5	24	13	19,5
6	19,5	14	17
7	19,5	15	16
8	27,5	16	14
9	18	17	11,5
		18	11



Figur 527. STEGANOPODES (Phalacrocoracidae). — *Anhinga*, »Schlangenhalsvogel«: *Diagramme zur Veranschaulichung des Mechanismus der Halswirbelsäule*, der beim Harpunieren der Beute ausgelöst wird und den Kopf um die Strecke *B* bis *B′* vorschnellen läßt. *1*, *Beugestellung des Halses* wie in Figur 526; *2*, *Streckstellung des Halses*. Beim Vorschnellen des Halses wird der von C_7 mit C_8 und von C_8 mit C_9 gebildete Winkel stark vergrößert, und zwar infolge der Kontraktion des Streckmuskels (*e*), des Musculus longus colli anticus; der scharfe Knick wird wiederhergestellt durch Kontraktion der hinteren und vorderen Beugemuskeln (*f*), nämlich des Musculus spinalis cervicis und des in Figur 526 mit (*fl.*) bezeichneten Muskels. Der hintere Beugemuskel zieht bei (*D*) durch eine oft verknöcherte Sehnenöse. (*a*) der vor dem 8. Halswirbel, (*p*) der hinter ihm liegende Abschnitt der Halswirbelsäule. (Nach W. A. Forbes, 1882)

Die biologische Bedeutung dieser Einrichtung besteht darin, daß sie den Vogel instand setzt, seine Beute unter Wasser mit ungemein wuchtigem Stich zu spießen (oben, Seite 473). Die beigefügten Figuren 526 und 527 mögen den dabei in Wirkung tretenden Mechanismus erläutern.

Bei *den Reihern* begegnen wir ähnlichen Verhältnissen; sie pflegen ihren langen Hals in der Ruhelage in eine scharfe S-Kurve zu legen, nach Heinroths Vergleich »uhrfederartig zusammenzuziehen« (Figur 528), und vermögen ihn

mit größter Stoßkraft gegen die Beute vorzuschnellen. »Damit nun der lange Hals dem zustoßenden Schnabel den nötigen Nachdruck verleihen kann, müssen die Gelenke seitlich versteift sein, und daher kommt es, daß der Reiher, im Gegensatze zu den meisten anderen Vögeln, einen nach rechts und links wenig biegsamen Hals hat. Nur mit Mühe kann er an seine Bürzeldrüse gelangen — [daher wohl deren funktioneller Ersatz durch Puderdunen] —, und in der Schlafstellung steckt er den Schnabel nicht unter die Schulterfedern, sondern klemmt ihn vorn seitlich zwischen Handgelenk und Brust, was wohl kein anderer Vogel tut« (Heinroth, 1927). Der scharfe Umschlag aus

1

1a

2

2a

Figur 528. Ardeae. — *Ixobrychus minutus* Linnaeus, »Zwergrohrdommel«: ***1***, ***1a***, *Hals in Streckstellung*; ***2***, ***2a***, *Hals in Ruhestellung*. Die dorsale Biegung beginnt am kaudalen Ende von C_6. (Nach Heinroth, 1927)

ventraler Biegung in dorsale Biegung erfolgt bei *den Reihern* am kaudalen Ende des 6. Halswirbels (Figur 522); nicht weniger scharf, aber gleichfalls dorsalwärts gerichtet, ist die Abwinkelung zwischen C_7 und C_8. Bei *den Ardeae* ist

also der 6., nicht wie bei *Anhinga* (*und Phalacrocorax*) der 8., der für die Halsbewegung »kritische« Halswirbel.

Wie wird nun das Rückenmark bei so ausgiebigen Bewegungen der Halswirbelsäule vor Zerrungen geschützt? Hierauf haben die ausgezeichneten Untersuchungen von Earle (1822) eine Antwort gegeben. Er fand, daß zwar das Rückenmark die ganze Halswirbelsäule ohne merkliche Veränderung seines Kalibers durchzieht, daß dagegen der Wirbelkanal bald enger, bald weiter ist, und zwar schmiegen sich seine Wände dorsal von der Mitte eines jeden Wirbelkörpers der Medulla dicht an, um von hier nach kranial und kaudal stark auseinanderzuweichen: im Gelenkabschnitt ist der Wirbelkanal bis zu 3-mal so weit wie im zentralen Abschnitt des Wirbels. So nimmt er denn in jedem einzelnen Wirbel etwa die Form einer Sanduhr an. Vorn (ventral) wird er in seiner ganzen Länge knöchern begrenzt durch die Dorsalseite der Wirbelkörper, hinten (dorsal) dagegen bleibt in den Gelenken des mittleren Halsabschnittes bei extremer Streckung eine große, rautenförmige Öffnung, kranial eingefaßt von den auseinanderstrebenden Postzygapophysen, und hier erfolgt der Abschluß des Kanals lediglich durch eine derbe Membran, über die sich als weiterer Schutz das elastische Ligament spannt. Wird nun die Wirbelsäule stark gebogen, so findet das Rückenmark in dem ungemein weiten Epiduralraum des Gelenkabschnittes die Bedingung erfüllt, die es ihm gestattet, ohne Gefahr einer Zerrung den Bewegungen zu folgen. — Earle vermutet, daß auch die den Vögeln eigentümliche Austrittsweise der Spinalnerven im Halsabschnitt als Anpassung an dessen Biegsamkeit zu deuten sei. Der gemischte Spinalnerv zieht nämlich zunächst im Wirbelkanal unter beträchtlich spitzem Winkel schräg kranialwärts, ehe er durch eine Öffnung zwischen der Wurzel der Postzygapophyse und dem Wirbelkörper austritt und sich alsdann in Ramus anterior und Ramus posterior teilt.

Schwanzwirbelsäule

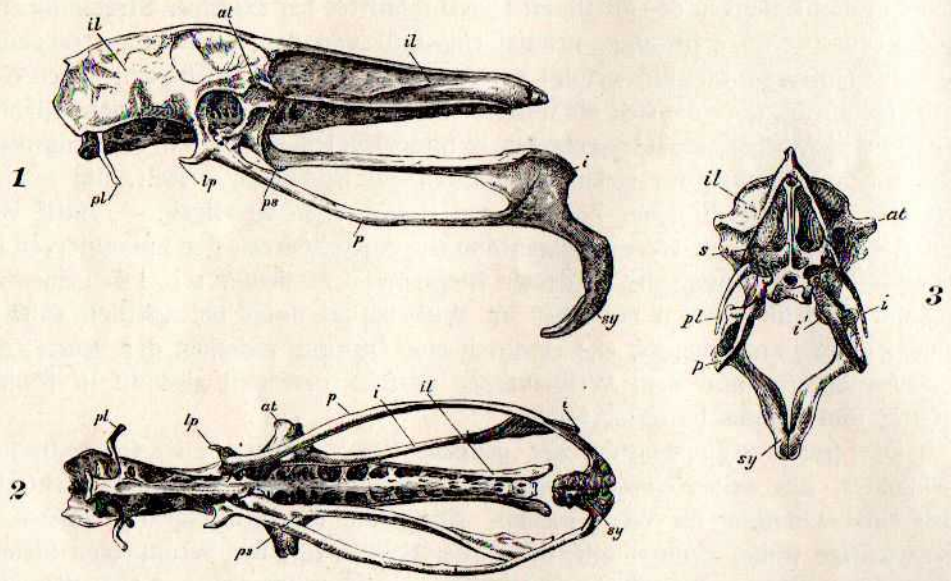
Die freien Kaudalwirbel *der meisten Vögel* grenzen mit Gelenkflächen aneinander, die weder einer Bewegung in sagittaler oder seitlicher Richtung, noch einer Drehung im Wege stehen. Alle diese Bewegungsformen spielen ja eine wichtige Rolle, wenn es gilt, die an der Wirbelsäule fest verankerten Steuerfedern zur Lenkung des Fluges zu verwenden; selbst *Struthio* hat sich hier eine große Leichtigkeit der Bewegungen nach allen Richtungen hin bewahrt. Daß bei *Spheniscus* die ventrale Flexion stark behindert ist, ist unschwer zu verstehen; sein Schwanz findet ja nur zum Stützen der Körperlast, nicht aber als Steuerorgan Verwendung.

Bewegungen der hinteren Extremität

Wie schon vorhin (Seite 517) bemerkt, hat die Lage des Schwerpunktes vor der Hüftachse zur Folge gehabt, daß eine Anzahl den echten Sakralwirbeln vorn und hinten benachbarter Wirbel eine innige Verschmelzung untereinander und mit dem Darmbein einging. Damit verlor der Lendenteil der Wirbelsäule alle Beweglichkeit, und die Muskeln, welche bei *den Reptilien* seine Beugung hervorrufen und teilweise am Schambein inserieren, mußten atrophieren. Hatte schon damit das Pubis der Vogelahnen eine wesentliche Entlastung erfahren, so wurde es gar durch die gleichzeitige Änderung in der Bewegungsweise des Beines völlig außer Funktion gesetzt und schwand daher bis auf geringe Reste. Wir haben dies schon früher einmal (Seite 74) auseinandergesetzt und durch 2, der Arbeit von Marcucci (1923) entlehnte Figuren (80, 81) erläutert. Das Pubis der Vögel ist also zum größten Teil eine Neubildung dieser Klasse. Seine beiden

nach hinten gerichteten Äste vereinigen sich (*außer* bei *Struthio*) nicht in einer Symphyse; dank der breiten Verschmelzung der Wirbelsäule mit dem Becken konnte auf einen unten geschlossenen Gürtel verzichtet werden. Wie fest der Verband auch ohne diese Querverstrebung des Gewölbes ist, zeigt sich ja daraus, daß der Körper des Vogels beliebig lange von nur einem Fuße getragen werden kann, wobei dann nur eine Beckenhälfte mit der Wirbelsäule in Verbindung steht.

Ein wesentlicher Grund, der dazu zwang, die Stabilisierung des Beckens nicht durch die Vereinigung der Pubisenden, sondern auf anderem Wege zu erstreben, war wohl die Größe der Eier. Ein von einem starren Rahmen umspannter Beckeneingang wäre unverträglich mit der Fortpflanzungsweise der Vögel, die wiederum verkettet ist mit dem Flugvermögen und mit der Homoiothermie (Carl Bergmann, 1850). Selbst im offenen Becken kann ja, wie wir (Seite 259) gesehen haben, der auf die Eier von den Seiten her ausgeübte Druck

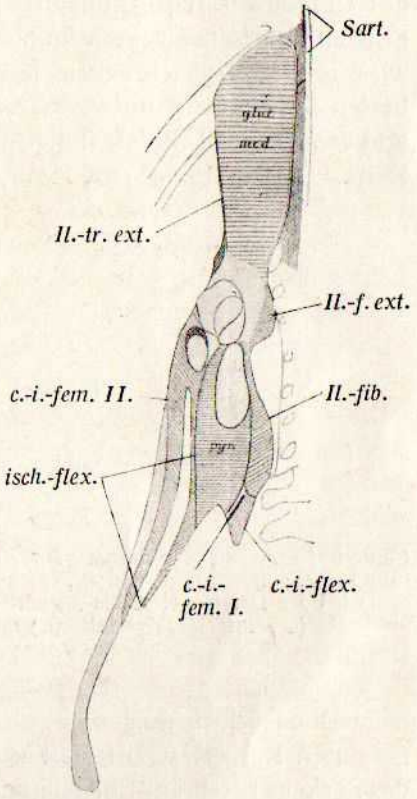


Figur 529. STRUTHIONES. — *Struthio camelus* Linnaeus, »Strauß«: *Becken* in Ansicht von links ***1***, von unten ***2***, und von vorn ***3***. (*at*) Antitrochanter; (*i, i'*) Ischium; (*il*) Ilium; (*lp*) Processus pectinealis; (*p*) Pubis; (*pl*) Rippe; (*ps*) in das Foramen obturatum einragender Fortsatz; (*s*) Dornfortsatz; (*sy*) Schambein-Symphyse. (Nach Mivart, 1874)

so groß sein, daß sich dieselben beträchtlich strecken müssen. *Struthio* bildet mit seinem geschlossenen Becken (Figuren 529, ***1*** bis ***3***) eine Ausnahme von der Regel, die ihre eigene Erklärung verlangt: dafür diene der Hinweis darauf, daß die relative Größe des Eies im allgemeinen mit der Zunahme der Körpergröße abnimmt (Seite 261) und mithin bei *Struthio* sehr gering ist: sein Gewicht beträgt hier nur $^1/_{60}$ des Körpergewichtes, bei einer *Amsel* hingegen $^1/_{13}$. Hinzu kommt, daß *Struthio* als Nichtflieger hinter der Hüftachse stark belastet sein darf und davon auch Gebrauch gemacht hat: sein Darm, insbesondere sein Enddarm (Figur 507), ist ungewöhnlich lang, und das wiederum scheint darauf hinzuweisen, daß er als Bewohner von Halbwüsten gezwungen ist, die aufgenommene Nahrung möglichst gut auszunützen. Aus dem verhältnismäßig hohen Gewicht des Darmpakets ergab sich aber das Bedürfnis nach einer knöchernen Stütze desselben, die durch eine Schambeinsymphyse geliefert worden ist.

Die Übertragung der Körperlast auf die hintere Extremität können wir uns in Anlehnung an Alix (1874) dadurch klarmachen, daß wir Becken + Wirbelsäule als einen Hebel betrachten, an dem der Gesamtschwerpunkt des Körpers aufgehängt ist. Im Niveau der Acetabula (also in der Hüftachse) stützt sich dieser Hebel auf Kopf und Hals des Femur und wird dadurch in einen vorderen und einen hinteren Arm zerlegt.

Der vordere Arm des Hebels ist der längere von beiden; an ihm zieht der Gesamtschwerpunkt des Körpers, der an der Wirbelsäule (und zwar häufig in der Frontalebene der Artikulation der 2. Sternalrippe mit ihrer Vertebralrippe) aufgehängt ist. Der hintere Hebelarm ist zwar kürzer, aber immerhin noch länger als bei allen anderen Wirbeltieren; er dient als Ursprungsfläche für mehrere sehr kräftige Muskeln, die durch Herabziehen des hinteren den vorderen Hebelarm und damit zugleich auch den ganzen vorderen Rumpfabschnitt heben. Die Muskeln, die dieses Schaukeln um die Hüftachse bewerkstelligen, ziehen vom hinteren Hebelarm hauptsächlich zum Femur, zum Teil auch zum Unterschenkel; es sind vor allem die folgenden: Musculus obturator, caud-ilio-femoralis, caud-ilio-flexorius, ischio-flexorius, ilio-fibularis und ischio-femoralis. Ihnen wirken durch Befestigung im Gebiet des präacetabularen Beckens entgegen vor allem: Musculus ilio-femoralis, sartorius, ilio-trochantericus und ilio-tibialis (Figur 530).



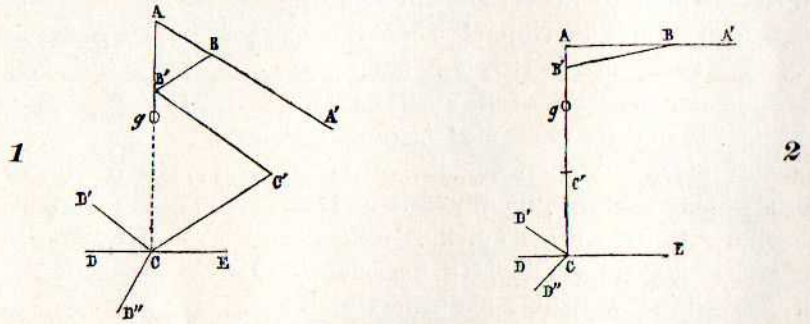
Figur 530. Alcae. — *Alca torda* Linnaeus, »Tordalk«: *linke Beckenhälfte in Dorsalansicht*, mit Eintragung der Ursprungsgebiete der Muskeln. (*c.-i. fem. I, II*) die beiden Köpfe des Musculus caud-ilio-femoralis; (*c.-i.-flex.*) Musculus caud-ilio-flexorius; (*glut. med.*) Muculus ilio-trochantericus posterior; (*Il.-f. ext.*) Musculus ilio-femoralis externus; (*Il.-fib.*) Musculus ilio-fibularis; (*Il.-tr. ext.*) Musculus ilio-trochantericus exterior; (*pyr.*) Musculus ischio-femoralis; (*Sart.*) Musculus sartorius.
(Nach Quennerstedt, 1872)

Die Schwerlinie, also das vom Schwerpunkt des Körpers herabfallende Lot, muß natürlich, wenn der Vogel die Füße nebeneinander setzt, in die Unterstützungsfläche fallen, und da die Schwerlinie den Boden vor der durch die Hüftgelenke gehenden Vertikalen erreicht, müssen die Füße entsprechend weit nach vorn gebracht werden. Das wird vor allem erreicht durch die Stellung des Femurschaftes, der nahezu horizontal nach vorn gerichtet ist, dessen Länge sich also im allgemeinen richtet nach dem Abstand: Hüftachse — Lage des Schwerpunktes beim ruhigen Sitzen.

Zur Vereinfachung der Darlegungen sei nun die Annahme gemacht, der Vogel stehe auf einem Beine. Dann schneidet die Schwerlinie das Kniegelenk und die mittlere Zehe mehr oder weniger nahe ihrem Ansatz am Tarso-Metatarsus (Figur 531). Die Stelzvögel im Sinne der Bewegungsphysiologie (das sind *vornehmlich die Grues, Ciconiae, Phoenicopteri, Anseres, Ardeae, Lari, Limicolae*)

bringen auch das Intertarsalgelenk unter den Schwerpunkt: ihr Lauf bildet beim Stehen die gerade Verlängerung des vertikal gestellten Unterschenkels (»Säulenunterstützung«). Die übrigen Vögel hingegen verringern in der Ruhe ihre Körperhöhe dadurch, daß sie Unterschenkel und Lauf mehr oder minder stark gegeneinander beugen und dabei das Intertarsalgelenk hinter die Schwerlinie bringen (Figur 531, *1*, *c'*); in diesem Falle haben besondere Einrichtungen entwickelt werden müssen, die das ruhige Stehen oder »Sitzen« mit der geringsten Muskeltätigkeit einhergehen lassen.

Je weiter rückwärtig die Beine eingelenkt sind, eine desto steilere Aufrichtung des Rumpfes ist nötig, um den Schwerpunkt über den Unterstützungspunkt zu bringen; und da die Schwimmbewegungen der Beine dem Körper einen um so wirksameren Vortrieb geben, je weiter hinten sie erfolgen, so hat gerade bei den besten Schwimmern unter den Vögeln die Rückwärtswanderung der Hüftgelenke und dementsprechend auch die Aufrichtung des Körpers beim Stehen den höchsten Betrag erreicht (*Sphenisci*, *Alcae*, *Colymbi*).



Figur 531. Aves. — *Schemata zur Erläuterung der Lage des Schwerpunktes und der Schwerlinie* bei *1*, einem Baumvogel; *2*, einem Stelzvogel. (*g*) Schwerpunkt, aufgehängt an der Wirbelsäule bei *A*. Der Hebel *A* bis *A'* wird in der Hüftachse bei (*B*) unterstützt. (*B'*) Kniegelenk, (*C'*) Intertarsalgelenk, (*C*) distales Laufende; (*D'*, *D*, *D''*, *E*) die 4 Zehen.
(Nach Alix, 1874)

Die Rückwirkungen, welche ausgelöst wurden durch die Übertragung der gesamten Körperlast auf die hintere Extremität, konnten nun nicht auf den Bau des Beckens beschränkt bleiben, sie mußten sich vielmehr auch in Konstruktionsänderungen der Extremität selbst zeigen. Diese offenbaren sich zunächst einmal in der veränderten Winkelstellung der langen Knochen: völlige Aufrichtung der Metatarsalia vom Boden, dafür Verkleinerung des Kniewinkels, wodurch die Wirksamkeit des Muskelzuges erhöht wurde, denn es war nun eine größere Entfernung des Angriffspunktes der Kraft vom Drehpunkt erreicht worden. Weiterhin erfolgte eine Vereinfachung der Gelenkverbindungen durch Verschmelzung der proximalen Tarsalreihe mit der Tibia, der distalen mit den aufgerichteten Metatarsalia II bis IV und dieser untereinander zum Laufknochen (Tarso-Metatarsus). Es ist aber wohl weniger eine einfache Druckwirkung gewesen, die diese Verschmelzung herbeiführte, als vielmehr die Wirkung des veränderten Ganges. Da der Fuß nun nicht mehr zum »Stemmkriechen« verwendet, sondern im wesentlichen nur noch in einer Vertikalebene gehoben und gesenkt wurde (Figur 81), erlosch das Bedürfnis nach der Ausführbarkeit selbständiger Rotationsbewegungen im Fußgelenk, die bisher durch die wechselseitige Gelenkverbindung

freier Tarsalia ermöglicht war. Die Vereinfachung des Fußgelenkes aber zog wiederum die Verkümmerung der distalen Fibulahälfte nach sich, da die Fibula nunmehr ihrer Aufgabe entledigt war, in den Bewegungsmechanismus der Tarsalia regelnd einzugreifen.

Um das Verständnis der Stellungen und Bewegungen des Vogelbeines vorzubereiten, ist eine Analyse dieser Bewegungen am Platze. Wir wollen uns daher zunächst mit dem Bau und der Mechanik der Gelenke: des Hüft-, des Knie- und des Intertarsalgelenkes, sowie der Zehengelenken befassen und werden dann kurz auf die Wirkungsweise einiger Muskeln eingehen, welche die einzelnen Abschnitte gegeneinander bewegen oder in ihrer Winkelstellung festhalten.

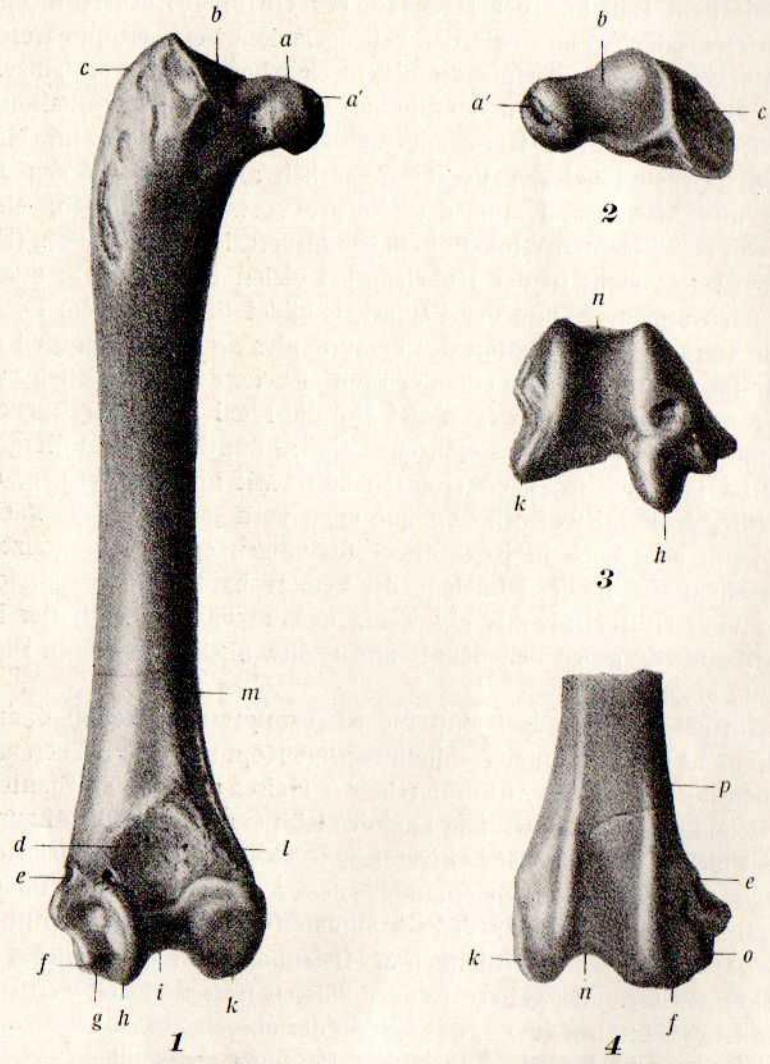
Hüftgelenk. — Die Bewegungen, die der Femurkopf im Hüftgelenk auszuführen hat, sind bei *den Vögeln* wesentlich andere als bei *den Reptilien*. Bei diesen muß das Femur, um den Körper vorwärtszuschieben, eine Drehbewegung von fast 2 rechten Winkeln in der Transversalebene ausführen (Figur 81); der Knochen selbst steht in der Ruhelage bei vielen Formen mehr oder minder wagerecht nach außen ab, und der Femurhals bildet dann mit dem Femurschaft nahezu eine Gerade. Die Rotation des Femurkopfes *der Vögel* hingegen geschieht beim Gehen im wesentlichen um eine der Frontalebene des Körpers nahezu parallel gerichtete Achse; die Hauptbewegung ist also die Flexion in einer Ebene, die der Sagittalebene sehr nahe liegt, während die Abduktion von untergeordneter Bedeutung ist und sich in engen Grenzen hält. Mit anderen Worten, das Bein wird im Hüftgelenk im wesentlichen nur nach vorn gehoben oder nach hinten gestreckt, kann aber auch in jeder dieser Stellungen etwas abgespreizt werden. Dementsprechend ist in der Ruhelage der Femurschaft nach vorn gerichtet und gleichzeitig vom Hüftgelenk aus ein wenig nach abwärts geneigt, der Hals aber nahezu rechtwinkelig gegen den Schaft und rechtwinkelig aus dessen Bewegungsebene heraus abgebogen.

Im Hüftgelenk der Vögel sind die Bewegungsmöglichkeiten dadurch sehr beengt, daß nicht nur der annähernd halbkugelige Kopf mit dem Becken artikuliert, sondern auch noch die obere Zirkumferenz des Halses und des Trochanter (major) an dieser Gelenkung teilnimmt. Die Last des Körpers wird nämlich hauptsächlich von diesen Flächen des Knochens aufgefangen. Auf sie stützt sich das Becken mit einer breiten, ziemlich flachen Gelenkfläche, dem Antitrochanter (Figur 77, *at.*), der gleichsam eine Verlängerung der acetabularen Gelenkfläche nach hinten oben und außen darstellt. Die Einheitlichkeit der Gelenkung wird durch eine gemeinsame Kapsel dokumentiert. Als weitere Bänder müssen unterschieden werden: (1) das sehr starke Ligamentum teres, das sich an der oberen Zirkumferenz des Femurkopfes in einer Grube befestigt, durch das Foramen acetabuli an dessen oberen Rande hindurchtritt und innen oben am Knochenrahmen angeheftet ist; (2) das gleichfalls sehr kräftige Ligamentum ilio-trochantericum, das, vom oberen und hinteren Rande des Antitrochanter entspringend, über die Gelenkkapsel hinweg zum Trochanter zieht. Dieses letztgenannte Band beschränkt besonders stark die Abduktion des Oberschenkels; noch mehr geschieht das durch die Form und Richtung des Antitrochanter (Knochenhemmung).

Kniegelenk. — Das Kniegelenk der Vögel weicht von dem *vieler Säuger* (so auch des *Menschen*) dadurch ab, daß die Fibula in seine Bildung eingeht und ihre wichtigste Aufgabe darin gefunden hat, die Tibia aus der Rotationsstellung

in die Ruhelage zurückzubringen, während sie andererseits ihren ursprünglichen Kontakt mit der Fußwurzel aufgegeben hat.

Die beiden Condylen, die sich an der distalen Epiphyse des Femur erheben, sind vorn schmal und verbreitern sich nach hinten zu; sie werden vorn durch eine breite und tiefe Grube, die Fossa patellaris (Figur 83, *3*, *S.i.*), getrennt, welche der Kniescheibe (Patella genu) als Gleitbahn dient. Der innere Condylus reicht



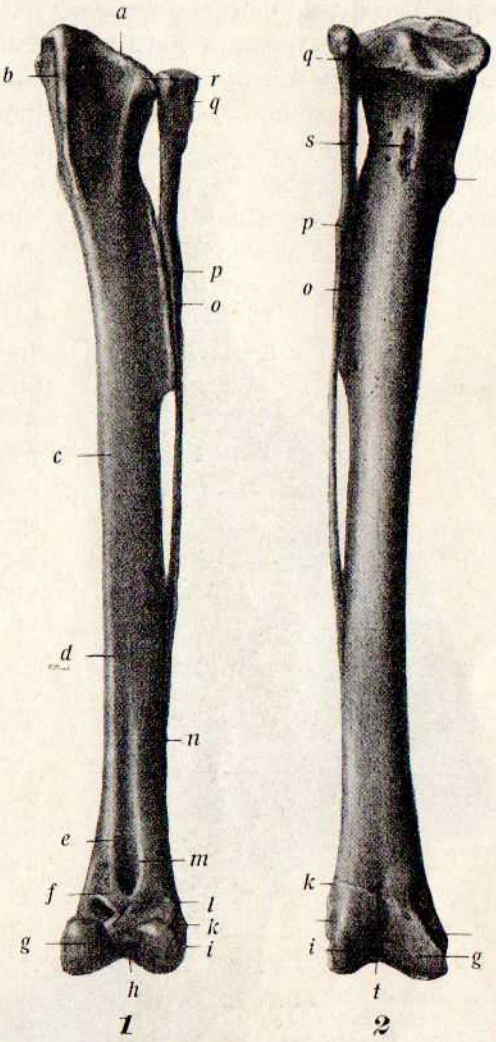
Figur 532. Accipitres (Aquilidae). — *Aquila chrysaëtos* Linnaeus, »Steinadler«: *linkes Femur*. *1*, von hinten, *2*, von oben, *3*, von unten, *4*, distale Epiphyse von vorn. (*a*) Femurkopf; (*a'*) Grube für das Ligamentum teres; (*b*) Gelenkfläche des Femurhalses; (*c*) Trochanter (major); (*d*) Fossa poplitea; (*e*) Insertionsstelle des Musculus gastrocnemius; (*f*) Condylus externus; (*g*) Sulcus fibularis; (*h*) Crista tibio-fibularis; (*i*) Sulcus intercondyloideus; (*k*) Condylus internus (= medialis); (*l*) Insertionsstelle des Musculus gastrocnemius; (*m*) Linea aspera; (*n*) Fossa patellaris; (*o*) Insertionsstelle des äußeren Seitenbandes; (*p*) Insertionsstelle der Sehnenschlinge für den Musculus ilio-fibularis. (Nach A. Milne-Edwards, 1867)

gewöhnlich nicht so weit distad wie der äußere und ist breit und flach. Der äußere Condylus trägt einen hohen Kamm, die Crista tibio-fibularis, den eine tiefe Furche von der Außenfläche des Knochens trennt. Diese Furche ist die Führungsrinne

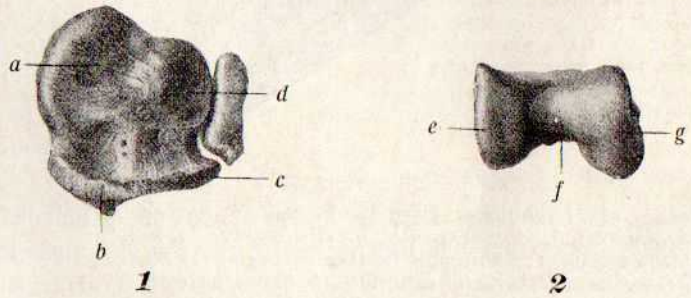
für den Kopf der Fibula, der erwähnte Kamm dagegen fügt sich zwischen die einander zugekehrten Seitenflächen des Fibulakopfes und des Tibiakopfes ein. Die Form der Gelenkflächen, die der Tibia zur Artikulation mit dem Femur dienen, geht deutlich aus den Figuren 532 bis 534 hervor, so daß sich eine nähere Beschreibung hier erübrigt.

Vervollständigt wird das Kniegelenk durch die Kniescheibe, durch faserknorpelige (im Zentrum rein knorpelige) Zwischenscheiben (Menisci), ferner durch Verstärkungsbänder der Kapsel und durch Kreuzbänder.

Die Kniescheibe ist der Endsehne des wichtigsten Streckmuskels für den Unterschenkel, des Musculus femoritibialis (Figur 535, *5*), eingelagert, dem sie als Rolle dient.



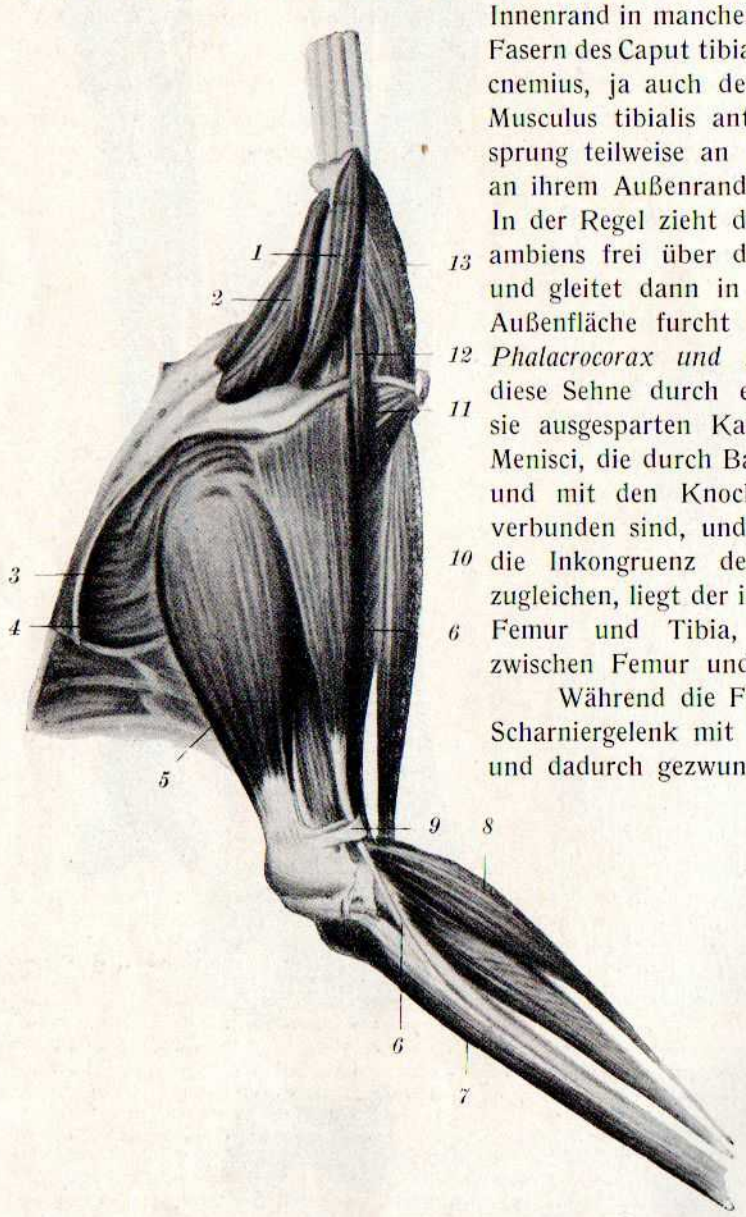
Figur 533. Accipitres (Aquilidae). — *Aquila chrysaëtos* Linnaeus, »Steinadler«: *Tibiotarsus und Fibula der linken Seite*, *1*, von vorn, *2*, von hinten. (*a*) Crista patellaris; (*b*) Crista tibialis anterior; (*c* bis *d*) Linea intermuscularis des Musculus extensor digitorum; (*e*) oberer Ansatz des Ligamentum obliquum, unter dem die Sehne des Musculus tibialis anticus hinwegzieht; (*f*) das verknöcherte Ligamentum transversum; (*g*) Condylus internus; (*h*) Incisura intercondyloidea; (*i*) Condylus externus; (*k*) Führungsrinne für den Musculus peroneus profundus; (*l*) unterer Ansatz des Ligamentum obliquum; (*m*) Grube für den Musculus extensor digitorum; (*n*) Linea intermuscularis des Musculus peroneus; (*o*) Crista fibularis; (*p*) Insertionsstelle des Musculus ilio-fibularis; (*q*) Grube für den Ansatz des Ligamentum articulare externum; (*r*) Crista tibialis externa; (*s*) Insertionsstelle des Musculus flexor digitorum perforans; (*t*) Facies patellaris. (Nach A. Milne-Edwards, 1867)



Figur 534. Accipitres (Aquilidae). — *Aquila chrysaëtos* Linnaeus, »Steinadler«: *1*, *proximale Gelenkfläche*, *2*, *distale Gelenkfläche des linken Tibiotarsus*. (*a*) Facies glenoidalis interna; (*b*) Crista patellaris; (*c*) Crista tibialis externa; (*d*) Facies glenoidalis externa; (*e*) Condylus externus; (*f*) Incisura intercondyloidea; (g) Condylus internus. (Nach A. Milne-Edwards, 1867)

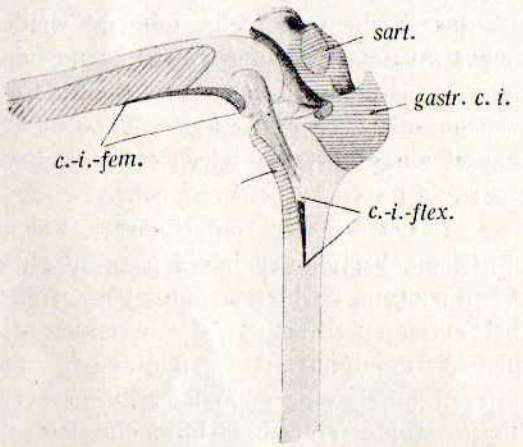
Mit einer sehr starken Sehne (Ligamentum patellae), die auf der Innenseite von einem mächtigen Fettpolster bedeckt ist, befestigt sich ihr unterer Rand am vorderen Saum des proximalen Tibiakopfes. An der Kniescheibe gewinnen der Musculus sartorius (Figur 536) und durch Vermittelung des Musculus femoritibialis auch der Musculus ilio-tibialis eine Ansatzstelle; auch entspringt an ihrem Innenrand in manchen Gruppen ein Teil der Fasern des Caput tibiale des Musculus gastrocnemius, ja auch dessen Gegenspieler, der Musculus tibialis anticus, kann seinen Ursprung teilweise an der Patella (und zwar an ihrem Außenrand) nehmen (Figur 537). In der Regel zieht die Sehne des Musculus ambiens frei über die Kniescheibe hinweg und gleitet dann in einer Rinne, die ihre Außenfläche furcht (Figur 537, *amb*); bei *Phalacrocorax und Biziura* aber verläuft diese Sehne durch einen in der Mitte für sie ausgesparten Kanal. Von den beiden Menisci, die durch Bandapparate unter sich und mit den Knochen des Kniegelenkes verbunden sind, und deren Aufgabe es ist, die Inkongruenz der Gelenkflächen auszugleichen, liegt der innere, große, zwischen Femur und Tibia, der äußere, kleine, zwischen Femur und Fibula eingeschaltet.

Während die Fibula durch ein echtes Scharniergelenk mit dem Femur artikuliert und dadurch gezwungen wird, allen Rotationsbewegungen desselben zu folgen, sind für die Tibia selbständige Rotationen um die Fibula, und zwar mit ihrem Vorderrande nach außen, zugelassen; erfolgen dieselben, so muß sich ihnen der ganze Fuß anschließen, so daß dann das Intertarsalgelenk nach hinten und innen schaut. Das Ausmaß dieser gestatteten Rotation ist freilich (außer bei den *Schwimmvögeln*)

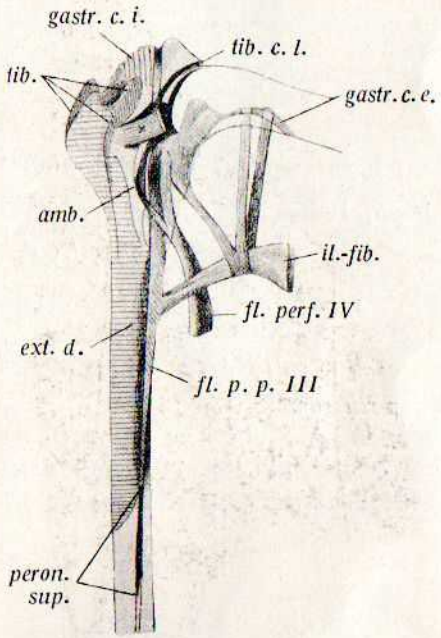


Figur 535. Accipitres (Aquilidae). — *Aquila audax* Latham: *oberflächliche Muskulatur des linken Beines in Ansicht von außen.* (*1*) Musculus ilio-coccygeus; (*2*) Musculus levator coccygis; (*3*) Musculus ilio-tibialis posterior; (*4*) Musculus sartorius; (*5*) Musculus femoritibialis externus + medius; (*6*) Musculus ilio-fibularis; (*7*) Musculus tibialis anticus; (*8*) Musculus gastrocnemius; (*9*) Sehnenschlinge für den Musculus ilio-fibularis; (*10*) Musculus ischio-flexorius; (*11*) Musculus ischio-femoralis; (*12*) Musculus caud-ilio-femoralis; (*13*) Musculus pubi-coccygeus externus. (Nach A. Milne-Edwards, 1867)

ein sehr beschränktes; denn die Tibia ist mit der Fibula in weiter Ausdehnung durch ein sehr kurzes Ligamentum interosseum verbunden, das frühzeitig verknöchert (Figur 533). Ist der Tibia eine Drehbewegung aufgezwungen worden (durch eine Drehung des Körpers bei festem Griff des Fußes oder durch den Widerstand des Wassers, den die Füße bei der Schwimmbewegung finden), so dreht sie sich dank ihrer syndesmotischen Verbindung mit der feststehenden Fibula federnd in die Gleichgewichtslage zurück, sobald die Ursache der Drehung ausgeschaltet ist. Je größer die Bedeutung der Tibiarotationen im Bewegungsmechanismus einer Vogelart ist, um so länger pflegt die Fibula zu sein; ihre größte relative Länge erreicht sie daher bei einigen Schwimmvögeln (*Phalacrocorax*, *Podiceps*). An der Fibula als dem nicht drehbaren Knochen des Unterschenkels inseriert der mächtigste Beuger desselben, der Musculus ilio-fibularis (Figuren 535, 537). Am Tibiaschaft dagegen suchen außer dem Musculus ischio-flexorius und dem Musculus caud-ilio-flexorius (Figur 536) fast ausschließlich Muskeln einen Ansatz, die von hier zum Fuß ziehen, und zwar neben Beugern und Streckern des Intertarsalgelenkes (dem Caput tibiale des Musculus gastrocnemius als Strecker, dem Caput tibiale des Musculus tibialis anticus als Beuger desselben) noch der lange Streckmuskel der Zehen (Musculus extensor digitorum communis) und, wenigstens mit der Hauptmasse seiner Fasern, der tiefste Zehenbeuger, der Musculus flexor profundus (Figur 538).



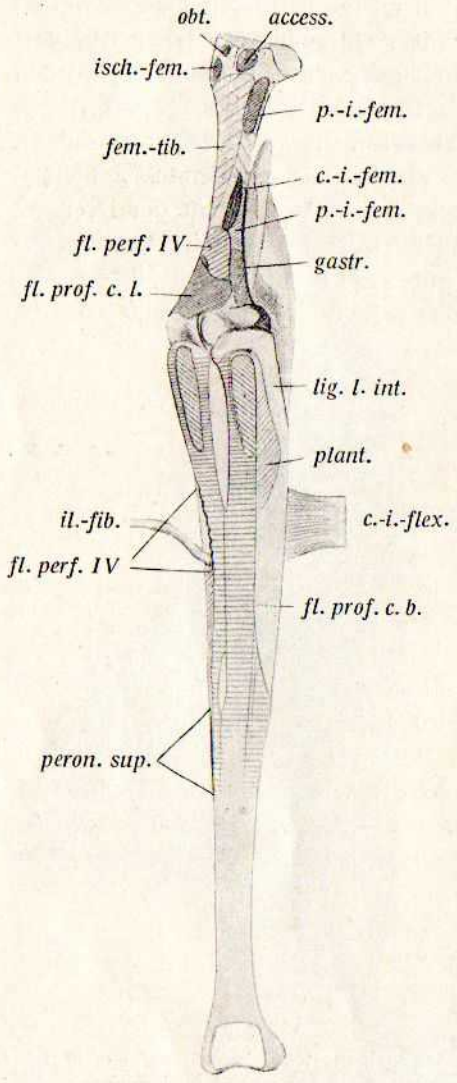
Figur 536.



Figur 537.

Figur 536. ANSERES. — *Branta bernicla* Linnaeus, »Ringelgans«: *Kniegelenk der linken Seite in Ansicht von innen*, mit Eintragung der Muskelansatzflächen. (*c.-i.-fem.*) Musculus caud-ilio-femoralis; (*c.-i.-flex.*) Musculus caud-ilio-flexorius und Musculus ischio-flexorius; (*gastr. c. i.*) innerer Kopf des Musculus gastrocnemius; (*sart.*) Musculus sartorius. (Nach Quennerstedt, 1872)

Figur 537. ANSERES. — *Branta bernicla* Linnaeus, »Ringelgans«: *Kniegelenk und Tibiotarsus der linken Seite in Ansicht von außen*, mit Eintragung der Muskelansatzflächen. (*amb.*) Musculus ambiens, dessen Sehne in einer Rinne quer über die Patella hinwegzieht; (*ext. d.*) Musculus extensor digitorum communis; (*fl. perf. IV*) Musculus flexor perforatus digiti IV; (*fl. p. p. III*) Musculus flexor perforans et perforatus digiti III; (*gastr. c. e., c. i.*) äußerer und innerer Kopf des Musculus gastrocnemius; (*il.-fib.*) Musculus ilio-fibularis; (*peron. sup.*) Musculus peroneus superficialis; (*tib.*) Musculus tibialis anticus; (*tib. c. l.*) dessen langer Kopf. (Nach Quennerstedt, 1872)

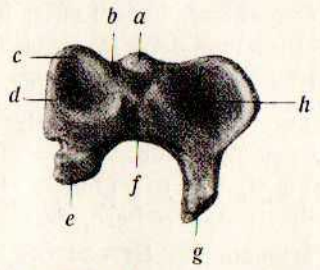


Figur 538. Colymbi (Podicipedidae). — *Podiceps cristatus* Linnaeus, »Haubentaucher«: *Femur und Tibiotarsus der linken Seite.* Muskelansätze eingetragen. (*access.*) Musculus accessorius Musculi obturatoris; (*c.-i.-fem.*) Musculus caud-ilio-femoralis; (*c.-i.-flex.*) Musculus caud-ilio-flexorius; (*fem.-tib.*) Musculus femori-tibialis; (*fl. perf. IV*) Musculus flexor perforatus digiti IV; (*fl. prof. c. b., c. l.*) Musculus flexor profundus, kurzer und langer Kopf; (*gastr.*) mittlerer Kopf des Musculus gastrocnemius; (*lig. l. int.*) inneres Seitenband des Kniegelenkes; (*il. fib.*) Endsehne des Musculus ilio-fibularis; (*isch.-fem.*) Musculus ischio-femoralis; (*obt.*) Musculus obturator; (*peron. sup.*) Musculus peroneus superficialis; (*p.-i.-fem.*) Musculus pub-ischio-femoralis; (*plant.*) Musculus plantaris.
(Nach Quennerstedt, 1872)

Intertarsalgelenk. — Die Tibia artikuliert mit dem Fuß durch ein den Vögeln eigentümliches Gelenk, das Intertarsalgelenk, dessen Genese wir bereits besprochen haben (oben, Seite 76 bis 77 und 532). Die Bewegungen, die sich in ihm vollziehen, hat Langer (1859) genau analysiert. Es handelt sich hier, ähnlich wie beim Kniegelenk, um ein inkongruentes Scharniergelenk. Der Kontakt der Gelenkflächen ist nur in der Strecklage vollkommen; denn diese entspricht bei der Mehrzahl der Vögel einer Ruhelage des Beines, und in einer solchen wird eine möglichst große Unterstützungsfläche zum Tragen der Körperlast benötigt. Beim Übergang zur Beugelage vermindert sich der Kontakt mehr und mehr, um erst wieder bei stärkster Beugung (2. Ruhelage des Beines) zuzunehmen. Der verbleibende freie Gelenkraum wird durch Falten der Gelenkkapsel ausgefüllt, die teils Fett enthalten, teils aus Faserknorpel bestehen.

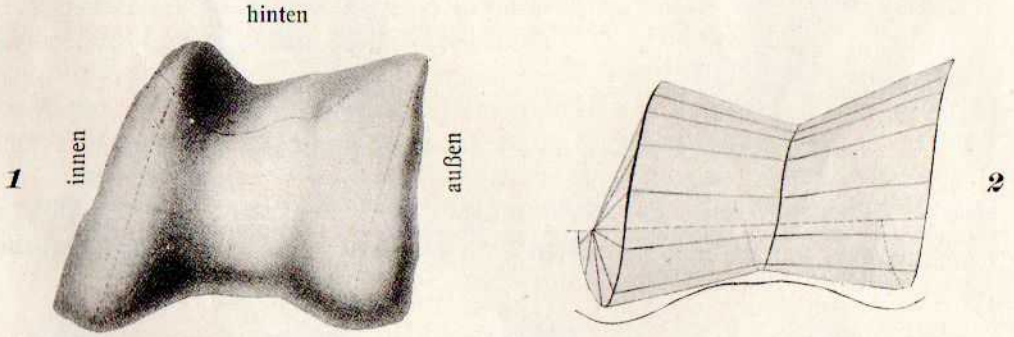
In der seichten Doppelpfanne, welche ihnen die breite, proximale Apophyse des Laufknochens darbietet (Figur 539), ruhen bei extremer Streckung des Gelenkes die beiden Condylen des Tibiotarsus. Sie pflegen durch eine mehr oder minder vertiefte Mulde (Incisura intercondyloidea), die einem Fortsatz der gegenüberliegenden Gelenkfläche als Führungsrinne dient, voneinander getrennt zu sein. Bei den meisten Vögeln, vornehmlich aber bei den Stelzvögeln im Sinne der Bewegungsphysiologie (und hier wieder am meisten bei *den Ciconiae, Grues, Phoenicopteri, Otides, Casuarii, Struthiones*) vertieft sich diese Mulde gegen die Vorderseite der Tibia hin zu einer Grube, der Fossa coronoidea, in welche sich bei äußerster Flexionslage der erwähnte Fortsatz der Laufknochenapophyse — wir wollen ihn mit Langer den Beugehaken, Processus coronoideus, nennen — hineinschmiegt. Diaphysenwärts wird die überknorpelte Grube von einem ebenfalls überknorpelten Wulst begrenzt; oberhalb dieses

Wulstes ist eine schiefstehende, in den meisten Ordnungen (außer bei den *Striges*, *Psittaci*, *Bucerotidae*, *Casuarii*, *Struthiones*) frühzeitig verknöchernde Sehnenschlinge (das Ligamentum transversum) befestigt, welche die Sehne des gemeinsamen Zehenstreckers umspannt und ihr Luxieren bei der Beugung des Intertarsalgelenkes verhindert.



Figur 539. ACCIPITRES (Aquilidae). — *Aquila chrysaëtos* Linnaeus, »Steinadler«: *proximale Gelenkfläche des linken Tarsometatarsus*. (*a*) Processus coronoideus; (*b*) Sulcus semilunaris anterior; (*c*) Cavitas glenoidalis externa; (*d*) Ansatzstelle des äußeren Seitenbandes; (*e*) Crista externa des Hypotarsus; (*f*) Sulcus semilunaris posterior; (*g*) Crista interna des Hypotarsus; (*h*) Cavitas glenoidalis interna. (Nach A. Milne-Edwards, 1867)

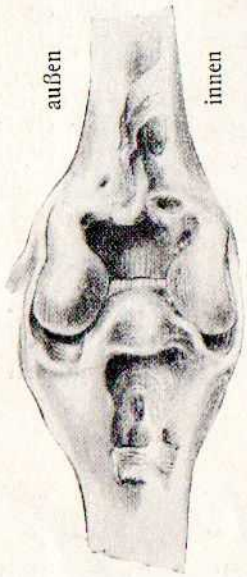
Zieht sich nun der letztgenannte Muskel, der unterhalb des Gelenkes an der Vorderfläche des Laufknochens inseriert, zusammen, so beugt er das Gelenk; dabei weicht der Lauf ein wenig nach innen aus. Die Ganglinie der gekehlten Rolle nämlich, als welche die distale Tibiaapophyse aufzufassen ist, läuft nicht kreisförmig in sich zurück, sondern lenkt beugewärts nach innen (und streckwärts nach außen) ab (Figur 540). Wählen wir zur Untersuchung das Bein eines der obengenannten *Stelzvögel*, so zeigt sich bei der Beugung weiterhin, daß ein nicht unbeträchtlicher Widerstand überwunden werden muß, um das Intertarsalgelenk aus der extremen Strecklage beugewärts weiterzuführen. Ursache dieser Hemmung ist die Gestalt der Condylen in Verbindung mit der Befestigungsweise des Bandapparates. Die Profilkurve der beiden Gelenkknorren des Unterschenkels ist nämlich kein Kreis, sondern eine Spirale: die Krümmungsmittelpunkte der Profilkurve fallen nicht zusammen, sondern liegen auf einer engen Kurve, einer »Evolute«. Nun sind die beiden seitlichen Verstärkungsbänder des Intertarsalgelenkes (ein meist längeres inneres und ein äußeres), die zum großen Teil aus elastischen Fasern bestehen,



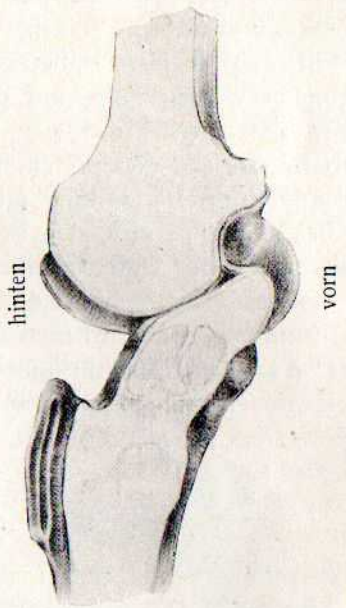
Figur 540. STRUTHIONES. — *Struthio camelus* Linnaeus, »Strauß«. *1*, *distale Gelenkfläche des linken Tibiotarsus* in Ansicht von unten; *2*, *deren geometrisches Schema*: eine linksläufige, spirale Schraubenrolle. (Nach Langer, 1859)

mit ihrem oberen Ende so an der Tibia befestigt, daß sie in der Strecklage des Gelenkes straff angespannt, in der Beugelage erschlafft sind, während in einer gewissen, engbegrenzten Übergangslage ihre Länge unzureichend wird. »Beschreibt man von dem geometrischen Mittelpunkt ihres oberen Ansatzes mit der vertikalen Entfernung desselben von der Gelenkfläche des Tarsus als Radius einen Kreis, so schneidet dieser Kreis bei *Struthio* den Condylus in einer Entfernung von der Gelenkfläche, die 4 bis 5 Millimeter betragen mag. Es ist klar,

daß bei den Bewegungen des Gelenkes der Unterschenkel auf der Gelenkfläche des Laufes um so viel gehoben und das Band um so viel gedehnt werden muß, als die Differenz der beiden Radien beträgt« (Langer). Ist die Kontaktlinie der Gelenkfläche des Laufes bis zu dieser Stelle der Tibiarolle gekommen, so befindet sich das Gelenk in der »kritischen« Lage, aus der es automatisch in die Streck- oder Beugelage hinübergleitet. Diese Einrichtung wirkt also wie die Federung einer Taschenmesserklinge und macht das Intertarsalgelenk der Stelzvögel zu einem Schnappgelenk. Sie ist die Ursache des »federnden« Ganges vieler langbeiniger Vögel, wie der großen »*Ratiten*«, der *Störche*, der *Kraniche*; sie ist es auch, die ihnen das sichere, fast ohne Muskelaktion erfolgende Stehen auf einem Bein ermöglicht. Gerade bei diesen »Stelzvögeln« ist aber der Kontakt der Gelenkflächen nicht nur in der extremen Strecklage groß, sondern auch in der extremen Beugelage, da ja dann der mit rundem Endknauf versehene Hakenfortsatz in



Figur 541. PHOENICOPTERI. — *Phoenicopterus antiquorum* Temminck, »Flamingo«: *rechtes Intertarsalgelenk, gestreckt, in Ansicht von vorn.* (Nach Langer, 1859)



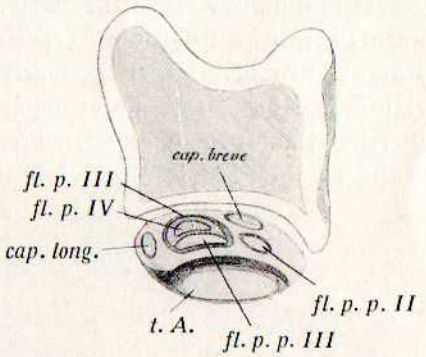
Figur 542. CICONIAE. — *Leptoptilos-Spezies*, »Marabu«: *linkes Intertarsalgelenk*, durch einen Sagittalschnitt median durchschnitten, nach Abtragung der inneren Hälfte. (Nach Langer, 1859)

der zugehörigen Grube des Tibiotarsus ruht (Figuren 541, 542); und dem entspricht die Gewohnheit der genannten Vögel, stundenlang zu »sitzen«, das heißt beim Ruhen den ganzen Lauf auf die Unterlage aufzulegen. Eine ähnliche Einrichtung unterstützt *die Spechte* beim Hängen an vertikalen Flächen.

Die hintere Partie der unteren Tibiaapophyse kommt niemals mit der Gelenkfläche des Laufes in Berührung (Figur 542), ist aber dennoch von Gelenkknorpel überzogen, denn gegen sie wird bei Beugung des Intertarsalgelenks ein breiter, gewöhnlich ein Sesamgebilde einschließender Faserzug (die »Achillessehne«) gepreßt, der als verschiebbare Rolle in funktioneller Hinsicht dem Ligamentum patellae mit der Kniescheibe entspricht und an dem sich die Sehne des mächtigen Wadenmuskels, des Musculus gastrocnemius, befestigt, während unter ihm die

Sehnen der Zehenbeuger das Gelenk passieren (Figur 543). Langer bezeichnet daher diesen Teil der Gelenkfläche des Tibiotarsus als deren Patellarfläche. Wird das Intertarsalgelenk gestreckt, so gleitet der Faserzug von der Patellarfläche auf die Hinterseite des Gelenkes und wird dabei vom Musculus plantaris straff angespannt.

Zehengelenke. — Angesichts des großen Wechsels in der Stellung und Verwendungsweise der Zehen läßt sich über deren Artikulation mit dem distalen Laufende wenig Allgemeingültiges sagen. Oft sind die Gelenkrollen für die nach vorn gerichteten Zehen so gegeneinander geneigt, daß sich ihre verlängerten Achsen in einem rechten Winkel schneiden würden. Auch sie haben eine Ganglinie, die schräg ablenkt, und zwar in dem Sinne, daß der von den Nachbarzehen gebildete Winkel in der Flexionsstellung viel kleiner ist als in der Extensionsstellung. Der Gelenkkopf für die 3. Zehe, auf welche beim Schreiten die Drucklinie fällt, ist stets eine gekehlte Rolle, die eine feste Führung verleiht (Figur 86); ihre beiden Nachbarn dagegen, also die »Innen-« und die »Außen«-Zehe, gleiten häufiger auf einer wenig oder gar nicht rinnenförmig vertieften Walze, welche ein seitliches Abgleiten zuläßt, was in besonders ausgiebigem Maße erfolgt, wenn die betreffende Zehe zu einer »Wendezehe« geworden ist (Figur 544). Als solche genießt die 4. Zehe vor der 2. Zehe bei weitem den Vorzug, wohl weil sie 5-gliederig und nicht 3-gliederig ist, also eine größere Wirksamkeit entfalten kann. Die Beweglichkeit der 1. (Hinter-) Zehe pflegt in seitlicher Richtung sehr frei zu sein, da der sie tragende Metatarsalknochen (Mt I) mit dem Laufknochen gelenkt und nur durch einen kurzen Bandapparat mit ihm verbunden ist. Dieser wirkt auf die Zehe wie das verknöcherte Ligamentum interosseum auf die Tibia: er führt sie federnd in die Grundstellung zurück.



Figur 543. Colymbi (Podicipedidae). — *Podiceps cristatus* Linnaeus, »Haubentaucher«: *Querschnitt durch die distale Apophyse der linken Tibia und das Paket der Beugersehnen.* Vergrößerung 3-fach. (*cap. breve, cap. long.*) kurzer, langer Kopf des Musculus flexor profundus = perforans; (*fl. p. III, fl. p. IV*) Musculus flexor perforatus der III., der IV. Zehe; (*fl. p. p. II, fl. p. p. III*) Musculus flexor perforans et perforatus der II., der III. Zehe; (*t. A.*) Achillessehne. (Nach Quennerstedt, 1872)

Figur 544a. Figur 544b.

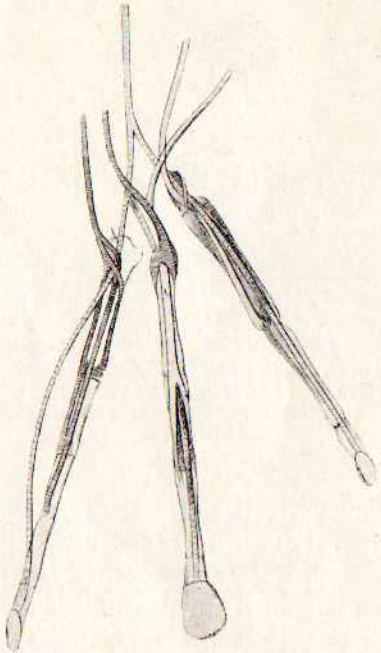
Figur 544a. *Gelenkflächen des* linken *Tarsometatarsus für die 2. bis 4. Zehe* bei ***1***, *Caprimulgus europaeus* Linnaeus (Caprimulgi): innere Gelenkrolle weniger vertieft als äußere. — ***2***, *Cuculus canorus* Linnaeus (Cuculi): lange Gleitbahn für die nach hinten gerichtete 4. Zehe (Außenzehe). — ***3***, *Picus viridis* Linnaeus (Pici): komplizierte Gestalt der Gelenkfläche für die nach hinten geschlagene 4. Zehe mit Widerlager. (Nach A. Milne-Edwards, 1871)

Figur 544b. Trogones. — *Trogon collaris* Vieillot: *Gelenkflächen des* rechten *Tarsometatarsus für die 2. bis 4. Zehe.* Im Gegensatz zu allen anderen Vögeln ist bei den *Trogones* die 2. Zehe (Innenzehe) nach hinten geschlagen. (Nach A. Milne-Edwards, 1871)

Untereinander artikulieren die Phalangen der Zehen durch Scharniergelenke, wobei die distale Gelenkfläche die Gelenkrollen, die proximale dagegen den sagittal gestellten Führungswulst liefert. Zur Gelenkkapsel gesellen sich ein äußeres und ein inneres seitliches Verstärkungsband sowie elastische Bänder, von denen später die Rede sein wird.

Schlafstellung

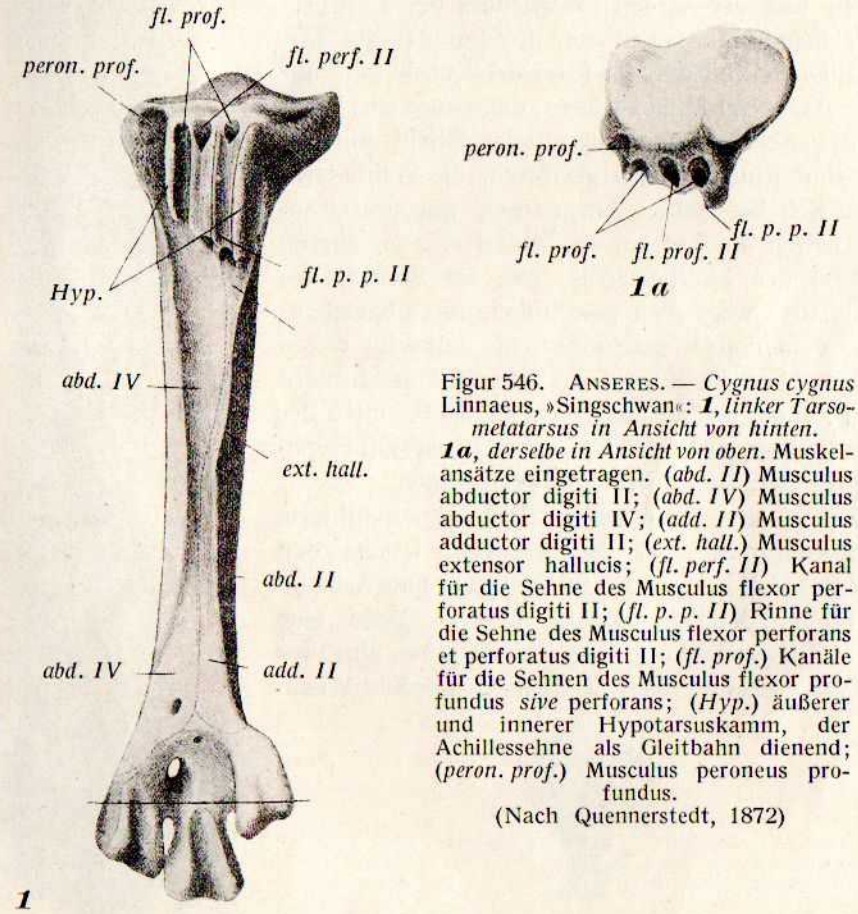
Art und Ort der Befestigung vieler Muskeln der hinteren Extremität sind in weitem Maße durch das Bedürfnis nach Trageapparaten für den ruhenden Vogel bestimmt worden, nach Mechanismen also, welche so angeordnet sind und zusammenwirken, daß die Körperlast mit möglichst geringem Aufwand an aktiver Energie von den Füßen getragen werden kann. Watson (1869) hat diese Einrichtungen am *Huhn* untersucht; sie dürften in ganz ähnlicher Weise bei den meisten Baumvögeln wiederkehren. Erschlaffen bei einem *Huhn*, das sich zur Ruhe begeben hat, die Streckmuskeln des Femur, so sinkt der Rumpf zwischen die Oberschenkel bis zu der von Bändern und Knochen des Hüftgelenkes gesetzten Grenze. Beugung im Hüftgelenk zieht aber von selbst eine Flexion des Kniegelenkes nach sich, denn die vom Becken zum Unterschenkel strebenden Muskeln sind nicht lang genug, um die Beugung des einen Gelenkes ohne die gleichzeitige Beugung des anderen zuzulassen. Das gilt vor allem vom Musculus ilio-fibularis (= Musculus biceps cruris). Die Endsehne dieses mächtigsten Beugers des Kniegelenkes zieht nämlich durch eine am distalen Femurende befestigte Sehnenschlinge hindurch, bevor sie am Kopf der Fibula inseriert (Figuren 99, *Bic.*, 535, 537) — ein Umstand von großer funktioneller Bedeutung. »Wäre der Muskel nämlich unmittelbar an der Fibula befestigt, ohne zuvor durch die Schlinge zu ziehen, dann würde er zu kurz sein, um die erforderliche Streckung des Kniegelenkes zuzulassen; oder aber angenommen, er wäre hierfür lang genug, auch ohne die Sehnenschlinge zu passieren, so würde er nicht der an ihn gestellten Anforderung genügen können, den Vogel in seiner Ruhestellung ohne Aufwand von Muskelarbeit zu sichern: er könnte nämlich nicht passiv gestreckt werden. Jedoch mit dieser Schlinge ausgerüstet, ist der Musculus biceps in die Lage versetzt worden, beide Bedingungen zu erfüllen. Denn um den gleichen Betrag, mit dem Hüftgelenk und Knie gebeugt werden, wird die Schlinge nach vorn gezogen und der Biceps entsprechend gedehnt; bei Streckung des Beines dagegen wirkt der Muskel so, als sei keine Schlinge vorhanden, und behält infolgedessen die erforderliche Länge bei.



Figur 545. Colymbi (Podicipedidae). — *Podiceps cristatus* Linnaeus, »Haubentaucher«: *Zehen des linken Fußes von der Plantarseite*, um den Verlauf der Beugesehnen zu zeigen. *Quergestreift* die Sehne des Musculus flexor perforatus digiti III, IV; *weiß* die Sehne des Musculus flexor perforans et perforatus digiti II, III; *punktiert* die Sehne des Musculus flexor profundus. (Nach Quennerstedt, 1872)

Wird das Kniegelenk gebeugt, so bemerkt man, daß sich die Insertionsstelle des Sartorius an der Vorderseite der Tibia weiter von ihrer Ursprungsstelle ent-

fernt hat, als während der Streckung des Gelenkes, und da ihre Ansatzsehne zu gleicher Zeit gezwungen ist, über die Wölbung des Knies hinwegzuziehen, muß der ganze Muskel passiv gedehnt werden. Damit ist der Körper des Vogels sowohl vor wie hinter dem Hüftgelenk gesichert: vorn durch den Sartorius, hinten durch den Biceps. Zu gleicher Zeit entfernt sich überdies bei der Beugung des Knies die Ursprungsstelle des äußeren Kopfes des Musculus tibialis anticus (gelegen an der Vorderseite der äußeren Femurrolle) von ihrer Insertion an der Vorderseite des Tarsometatarsus, da das Femur nach aufwärts rotiert wird; und daraus folgt weiter, daß — um einer Zerrung des Muskels vorzubeugen — beide Ansätze des Musculus tibialis anticus einander genähert werden müssen, und das kann nur

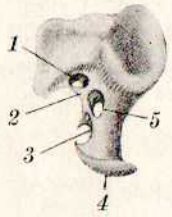


Figur 546. Anseres. — *Cygnus cygnus* Linnaeus, »Singschwan«: ***1***, *linker Tarsometatarsus in Ansicht von hinten.* ***1a***, *derselbe in Ansicht von oben.* Muskelansätze eingetragen. (*abd. II*) Musculus abductor digiti II; (*abd. IV*) Musculus abductor digiti IV; (*add. II*) Musculus adductor digiti II; (*ext. hall.*) Musculus extensor hallucis; (*fl. perf. II*) Kanal für die Sehne des Musculus flexor perforatus digiti II; (*fl. p. p. II*) Rinne für die Sehne des Musculus flexor perforans et perforatus digiti II; (*fl. prof.*) Kanäle für die Sehnen des Musculus flexor profundus *sive* perforans; (*Hyp.*) äußerer und innerer Hypotarsuskamm, der Achillessehne als Gleitbahn dienend; (*peron. prof.*) Musculus peroneus profundus.
(Nach Quennerstedt, 1872)

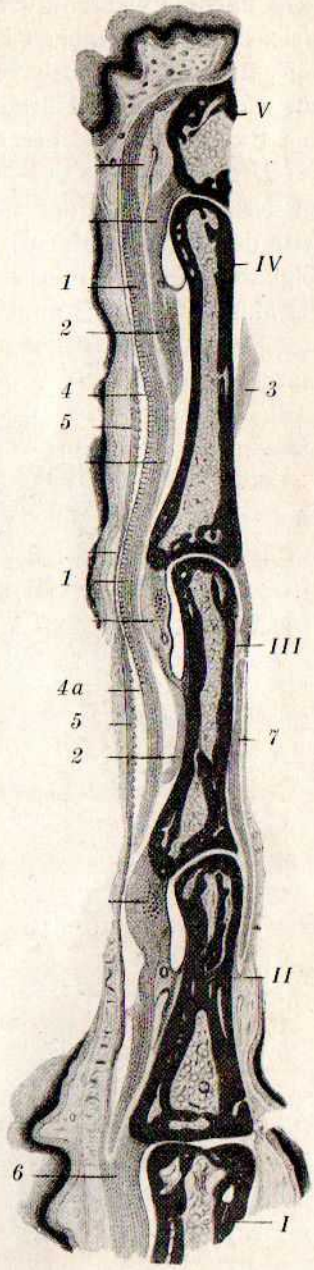
durch Beugung des Kniegelenkes geschehen. Hierbei werden natürlich die langen Zehenbeuger, die hinten über das Gelenk hinwegziehen, angespannt« (Watson). Unter den Zehenbeugern (Figur 545) haben nämlich die Beuger für die proximalen Phalangen der 2. bis 4. Zehe (die Musculi flexores perforati II bis IV), sowie der Beuger der Hinterzehe (der Musculus flexor hallucis longus) ihren Ursprung bis auf das Femur hinauf verlegt (Figur 537, 538), ein Zustand, der nach Watson unter den Wirbeltieren nur noch bei den Flughunden (*Pteropus*) seinesgleichen findet. Diese Muskeln beziehungsweise ihre Sehnen müssen also, um zu ihrer Insertionsstelle zu gelangen, über mindestens 2 Gelenke (das nach hinten offene Kniegelenk

und das nach vorn offene Intertarsalgelenk) hinwegziehen; knickt nun die ganze hintere Extremität unter der Körperlast gleichsam in sich zusammen, so werden die über den Doppelknick hinwegziehenden Muskeln passiv gestreckt und ihre stark angespannten Sehnen schließen den Fuß. Nicht ganz so hoch oben, aber doch meist dicht unterhalb des Kniegelenkes, entspringen die Zehenbeuger, welche den restlichen Phalangen zustreben, also die Musculi flexores perforantes et perforati für die II. und III. Zehe und der zu den Endgliedern der 3 Vorderzehen ziehende Musculus flexor profundus (Figur 537, 538). Eine Einknickung im Intertarsalgelenk muß auf sie eine starke Wirkung ausüben, denn auch sie ziehen unter der »Achillessehne« über dieses Gelenk hinweg. Dabei sind Einrichtungen getroffen, die verhindern, daß sie sich bei starker Anspannung gegenseitig am freien Gleiten hindern: an der Hinterseite der oberen Apophyse des Laufknochens, also im Bereich des »Hypotarsus«, werden sie gewöhnlich durch Knochenkämme voneinander geschieden, die teilweise durch Knochen überbrückt und zu Kanälen geschlossen werden können (Figur 546, 547). Einige Familien der *Passeres* haben gar 5 solcher Knochenkanäle am Hypotarsus für den Durchtritt der Beugesehnen.

Es ist aber nicht eigentlich die geschilderte Verlaufsanordnung der Beugesehnen, welche den Vögeln das Umklammern des Schlafastes ohne Arbeitsaufwand ermöglicht, sondern letzten Endes eine weitere Hilfseinrichtung, nämlich der schon eingangs (Seite 92) erwähnte Sperrmechanismus, dessen Wesen



Figur 547.



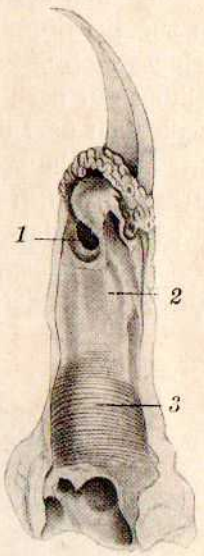
Figur 548.

Figur 547. Steganopodes (Phalacrocoracidae). — *Phalacrocorax carbo* Linnaeus, »Kormoran«: *obere Gelenkfläche des Tarsometatarsus* mit den Kanälen für die Beugersehnen. (*1*) Kanal für den langen Kopf des Musculus flexor profundus und für den Musculus flexor perforatus digiti II; (*2*) Rinne für den Musculus flexor perforatus digiti III; (3) Rinne für den Musculus flexor perforans et perforatus digiti II; (4) Gleitbahn für die Achillessehne; (*5*) Kanal für den kurzen Kopf des Musculus flexor profundus. (Nach Quennerstedt, 1872)

Figur 548. Passeres (Fringillidae). — *Passer domesticus* Linnaeus, »Haussperling«: *sagittaler Längsschnitt durch die 4. Zehe.* Vergrößerung 17-fach. (*I bis V*) I. bis V. Phalange; (*1*) Sehne des Musculus flexor profundus; (*2*) ventrales elastisches Band; (*3*) dorsales elastisches Band; (*4*) knorpelartiger Belag an der plantaren Oberfläche der Sehne, bei (*4a*) aufhörend; (*5*) Sperrschneiden der Sehnenscheide; (*6*) Sehne des Musculus flexor perforatus; (*7*) Sehne des Musculus extensor. (Nach Schaffer, 1903)

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
BIBLIOTECA
Inventario nº...23.188..... Top..592.1 K7..
Fecha de ingreso .....
Compra ..... Donación .....7-2.
Librería..... Precio.....6....
27 FEB 1932
BIBLIOTECA RESERVA

in einer Verzahnung zwischen Sehnenscheide und Sehne des Beugers der Endphalanx besteht. Von seiner Wirksamkeit überzeugt man sich leicht auf folgende Weise: Versucht man etwa bei einer *Krähe*, deren Hinterzehe man fest an den Lauf gepreßt hat, so daß das Krallenglied automatisch in stärkste Flexionsstellung geraten ist, die Kralle zu strecken, ohne dabei den Druck der Zehe gegen den Lauf zu mindern, so gelingt das nur unter Überwindung eines starken Widerstandes. Es entsteht dabei ein raspelndes Geräusch, hervorgerufen durch das Reiben der rauhen Sehnenoberfläche auf den Sperrschneiden ihrer Scheide. Im sagittalen Längsschnitt durch die 4. Zehe zeigt sich das folgende Bild (Figur 548). Die an der Basis der Endphalanx inserierende Sehne des Musculus flexor profundus weist auf ihrer plantaren Oberfläche auf größere Strecke den in Figur 100, *1* dargestellten »Kopfsteinpflaster«-Belag auf, die Sehnenscheide aber ist mit einem Zahngesperre nur in



Figur 549.

Figur 549. Accipitres. — *Buteo buteo* Linnaeus, »Mäusebussard«: *Hinterzehe, von der Plantarseite gesehen*, nach Entfernung der Haut und Beugersehne, die aus ihrer Sehnenscheide herausgezogen und an ihrer Insertionsstelle bei (*1*) abgetrennt worden ist; (*2*) distale, dünnhäutige Partie der Sehnenscheide; (*3*) proximale, mit reifenförmig gespannten Sperrschneiden versehene Partie der Sehnenscheide. (Nach Schaffer, 1903)

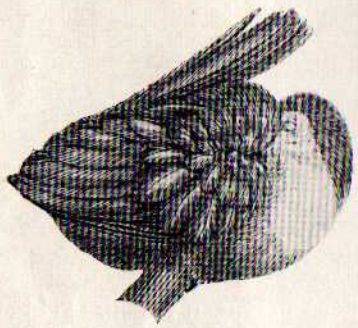
den Abschnitten versehen, die unter der Diaphyse der Phalangen liegen. Schließt sich, dem Zuge der angespannten Sehne nachgebend, die Zehe um einen Zweig, so drücken ihre Phalangen gerade im Diaphysenabschnitt am stärksten auf die Unterlage, da dieser sich wie eine Kreissehne zum Kreisbogen verhält; die proximalwärts geneigten Zähne graben sich in die Oberfläche der angespannten Sehne ein und halten sie so lange fest, bis der Gegendruck des Zweiges aufhört. Ist das geschehen, so wird die Scheide vermöge ihrer Elastizität wieder aus ihrer Verankerung herausgerissen, die Sehne selbst aber erneut vorgezogen. Dies besorgen elastische Bänder, welche die Sehne mit der Kapsel der Zehengelenke verbinden (Figur 548, *2*) und die in ihrer Wirkung unterstützt werden durch ein auf der Streckseite der Zehe angebrachtes elastisches Band (Figur 548, *3*). Es ist eben dieses dorsale Band, das das Krallenglied bei den meisten Vögeln automatisch in stark dorsal-flektierter Stellung erhält und die Kralle dadurch vor übermäßiger Abnutzung sichert.

Figur 550. Sphenisci. — *Aptenodytes forsteri* Gray, »Kaiserpinguin«: *eine der beiden Schlafstellungen.* Die andere, gleich häufig eingenommene, besteht in bloßer Zurücknahme des Kopfes, entsprechend der Kopfhaltung schlafender Tauben. (Nach E. A. Wilson, 1907)

[Bei den räuberischen *Accipitres* liegen etwas andere Verhältnisse vor. Hier fehlen nämlich die elastischen Bänder durchaus, sowohl auf der ventralen wie auf der dorsalen Seite der Zehen, und die Sperrschneiden der Sehnenscheide finden sich nur unter der vorletzten Phalanx (Figur 549). Hat der Raubvogel seine Krallen einmal in die Beute eingeschlagen oder in der Agonie den Fuß fest geschlossen, so lockert

sich der Griff daher nicht automatisch (durch Wirkung elastischer Bänder), sondern offenbar nur der Zug der Zehenstrecker würde es vermögen, die Sperrschneiden aus den Höckern der Sehne wieder herauszuziehen (Schaffer, 1903).]

Ist nun auf die geschilderte Weise der Griff der Baumvögel gesichert und die zur Erhaltung des Gleichgewichts erforderliche Muskeltätigkeit auf ein sehr geringes Maß beschränkt worden, so bedarf es zur Vervollständigung der Schlafstellung nur noch der Unterstützung des Kopfes, dessen Schwerpunkt nach Möglichkeit über den Schwerpunkt des Rumpfes und damit auch über die Unterstützungsfläche gebracht wird. Das geschieht in einigen Gruppen einfach durch starkes Einziehen des Kopfes, wobei die Halswirbelsäule in eine so enge S-Kurve gelegt wird, daß der Kopf zwischen den Schulterblättern aufliegt (*Columbae, Otides, Caprimulgi*, anscheinend auch *Merops* und *Coracias*). Bei vertikaler Aufrichtung der Körperachse (*Nyctibius* — Figur 416 —; im Schlafe senkrecht hängende *Spechte*) stützt sich der Kopf nur auf die Halswirbelsäule. Die *Mehrzahl der Vögel* aber ist genötigt, den Kopf um fast 2 rechte Winkel nach hinten zu drehen und den Schnabel auf die Schulterblätter aufzulegen (Figur 550), wobei dann in der Regel die in der Schulterflur wurzelnden Federn (der »Schulterfittich«) den Schnabel zudecken (Figur 551). Man möchte nach der Topographie des Halses (Figur 209) vermuten, daß die kurzhalsigen Vögel den Kopf dabei häufiger nach der rechten als nach der linken Seite drehen, doch ist dieser Frage bisher anscheinend noch keine Beachtung geschenkt worden (auch der Embryo legt ja seinen Kopf auf die rechte Körperseite, Figur 308). Bei Arten mit sehr langem Hals (*Podiceps, Cygnus*) oder mit sehr langem Schnabel (*Pelecanus, Apteryx*) ergeben sich kleinere, ohne weiteres verständliche Abweichungen von den üblichen Arten, den Schwerpunkt des Kopfes zu unterstützen. Daß *die Reiher* genötigt sind, ihren Schnabel zwischen Handgelenk und Brust zu klemmen, haben wir schon erwähnt (Seite 528). Ganz abweichend verhalten sich die Fledermauspapageien (*Loriculus*) insofern, als sie sich zum Schlafen an einem Fuß aufhängen.



Figur 551. Pici (Rhamphastidae). — *Rhamphastos ariel* Vigors: *Schlafstellung.* Der Schnabel ruht auf der rechten Schulter und wird vom Schulterfittich zugedeckt. Der lange Schwanz wird bei Erschlaffung der Muskulatur durch Wirkung dorsaler elastischer Bänder der Schwanzwirbelsäule über den Rücken geschlagen — ein Mechanismus, dessen Zweckmäßigkeit verständlich wird durch den Hinweis darauf, daß die Rhamphastiden in der Freiheit stets in Baumhöhlen nächtigen. (Nach Vigors, 1826)

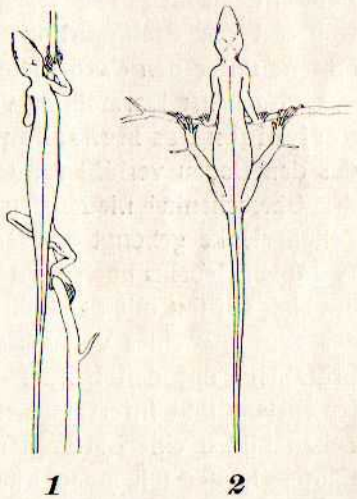
Orts-bewegung Laufen und Hüpfen

Auf festem Boden oder im Gezweig bewegen sich die Vögel (von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen) ausschließlich mit Hilfe der Beine.

Aller Wahrscheinlichkeit nach stammen die Vögel von einem *Zweig der Reptilien* ab, der dem Baumleben angepaßt war. Ist diese Anschauung richtig, so entsprechen *die Baumvögel* hinsichtlich ihrer Bewegungsweise dem ursprünglicheren Typ; *die Laufvögel* (*und* die aus solchen hervorgegangenen *Schwimmvögel*) wären dann von *Baumvögeln* abzuleiten.

Zur Stütze dieser Ansicht wird vor allem auf den Juravogel *Archaeopteryx* hingewiesen, der zweifellos im Geäst gelebt hat, da er im Besitze eines echten

Klammerfußes mit opponierbarer 1. Zehe gewesen ist, eines Fußes also, wie er heute *allen Baumvögeln*, nicht aber den *eigentlichen Laufvögeln* eigen ist. Die Ableitung dieses vierstrahligen Klammerfußes der Vögel aus dem fünfstrahligen Fuß der baumlebenden Reptilien, wie etwa *der Agamiden und Leguaniden*, hat lange Zeit erhebliche Schwierigkeiten bereitet, sie scheinen aber durch neuerdings veröffentlichte Beobachtungen von Böker (1929) im wesentlichen behoben zu sein. Böker fand das in der biologischen Reihe bisher fehlende Glied in einem brasilianischen Leguan, *Polychrus marmoratus*. Wenn dieser »von Ast zu Ast springen will, dann werden beide Beine nach vorn gerichtet, die Zehen 2 bis 4 fassen den Ast, während Zeh 5 ganz untätig in die Luft ragt. Der 1. Zeh dagegen wird nach innen gerichtet und dabei oft in Opposition gedreht . . . Eidechsen von lacertoidem Habitus und lacertoider Lebensweise stellen ihren Fuß primär nach hinten außen. Dadurch befindet sich der 5. Zeh bei Fortbewegung auf dem flachen Lande in ungünstiger Position, da er mit der Kralle der Fortbewegungsrichtung entgegengesetzt gerichtet ist. Bei Kriechen einem Ast entlang kann er jedoch, wie bei *Polychrus* verwirklicht, durch Opposition den Körper sichern. Drehen die Eidechsen sekundär den Fuß nach innen, wie es die *Dinosaurier* auf dem flachen Land unter Ausbildung des bipeden Rennens getan haben, wie es die erwähnten baumlebenden Eidechsen beim bipeden Sprung tun, und wie es die hypothetischen »*Avireptil*« und »*Proavis*« gemacht haben müssen, dann gerät der 5. Zeh, zumal bei Verlängerung des Mittelfußes als Folge größerer Renn- und Sprungausbildung, ganz außer Funktion und wird allgemein abgebaut. Bei Baumleben mit bipedem Sitzen im Baum aber wird der 1. Zeh opponiert und kräftiger.«



Figur 552. Reptilia (Lacertilia). — *Polychrus marmoratus* Linnaeus: *1. Kletterkriechen* mit Opposition der 5. Zehe; *2, bipeder Sprung*: die 5. Zehe wird untätig abgespreizt. (Nach Böker, 1929)

Als ursprünglichsten Typ des Vogelfußes darf man also wohl den Klammerfuß mit nach hinten gerichteter 1. Zehe betrachten, wie er beispielsweise für *alle Passeres* bezeichnend ist. Von ihm führen die Entwickelungsbahnen in der einen Richtung zum Klammerfuß mit Opposition auch der 4. (oder, bei *Trogon*, der 2.) Zehe; in der anderen Richtung, bei Aufgeben des Baumlebens, zum Lauffuß, dessen Eigenart im Höherrücken und in fortschreitender Reduktion der überflüssig gewordenen opponierten (1.) Zehe besteht. Die Reduktion dieser Zehe setzt sich jedoch nur bei solchen Vögeln bis zum Schwund fort, die im Stehen den Lauf senkrecht emporrichten; diejenigen unter den Bodenvögeln aber, deren Lauf im Stehen schräg nach hinten und oben gerichtet ist (wie die *Lerchen*, *Ammern* und *Pieper*), behalten eine wohlausgebildete Hinterzehe mit langer Kralle bei.

Die Bewegung im Geäst geschieht am häufigsten durch Hüpfen mit beiden Beinen zugleich, und diese Bewegungsform wird von *manchen Baumvögeln* beibehalten, wenn sie sich am Boden ohne Hast vorwärtsbewegen wollen; *andere Baumvögel* dagegen schreiten unter diesen Umständen. Unter den *echten Boden-*

vögeln gibt es gleichfalls sowohl Hüpfer wie Schreiter. Als Regel kann gelten, daß das Hüpfen als alleinige Fortbewegungsweise am Boden nur von kleinen Vogelarten (bis zur Größe des Eichelhähers, *Garrulus*) und unter den größeren nur von solchen, die selten aus dem Geäst hinabsteigen (wie den *Baum-Nashornvögeln*), geübt wird; denn der freie Sprung verlangt größere Muskelarbeit als das Rennen, und bei Vergrößerung des Tieres wächst seine Masse im Kubus, die dem Querschnitt der Muskeln entsprechende Muskelkraft jedoch nur im Quadrat der Länge. — *Fast alle Bodenvögel*, deren Biotop die offene, kurzgrasige Steppe oder die Wüste bilden, sind Läufer; *fast alle kleinen Bodenvögel* dagegen, die sich auf hindernisreichem Grund (unter Gebüsch, auf dem Waldboden, im Steingeröll) bewegen müssen, sind Hüpfer. Es gibt Vogelgruppen, deren *sämtliche Angehörige* nur hüpfen (*Erithacidae*, *Ploceidae*) oder nur schreiten (*Alaudidae*, *Motacillidae*, *Columbae*) können, während andere Vogelgruppen eine große Plastizität in dieser Hinsicht an den Tag legen [unter den Sperlingen hüpfen *die Passer-Arten*, während die Steinsperlinge (*Petronia*) als weit ausgesprochenere Bodenvögel laufen; unter den *Cuculi* läuft *Geococcyx*, unter den *Bucerotes Bucorvus*].

Gang

Nach der Darstellung von Alix (1874) ist die Gangbewegung der Vögel derjenigen des Menschen sehr ähnlich. Beim Schreiten schwingt das Bein, das den Boden verläßt (also das »Schwungbein«) anfänglich etwas zurück, wobei der Oberschenkel niedergezogen wird und sowohl das Intertarsalgelenk wie die Zehengelenke gebeugt werden. Es streckt sich jedoch in den Gelenken, sobald es am »Stützbein« nach vorn vorbeigeführt und dem Boden wieder genähert wird, um sich auf ihn mit der Zehenspitze aufzusetzen. Die beschriebenen Bewegungen des Schwungbeines vollziehen sich fast gleichzeitig in ähnlicher Weise auch am Stützbein, das den Körper vorwärtszuschieben hat: »im Anfangsstadium sind Kniegelenk und Intertarsalgelenk halb gebeugt, und die auf den Boden gehefteten Zehen bilden einen stumpfen Winkel mit dem nach hinten oben ansteigenden Laufe. In der folgenden Phase öffnet sich der Winkel, den das Femur mit der Tibia beschreibt, mit dem Ergebnis, daß der Körper nach vorn geschoben wird. Dabei folgt der Femurkopf einem Kreisbogen von hinten nach vorn, und der Lauf richtet sich auf, bis er im rechten Winkel und, diesen überschreitend, im spitzen Winkel zur Längsachse der Zehen steht. Nun treten die Zehenbeuger in Tätigkeit: sie vergrößern den Winkel zwischen Lauf und Zehen wieder, der Fuß wickelt sich vom Boden ab und stößt den Körper vorwärts«. Dies ist der Augenblick, in dem das Schwungbein den Boden berührt, um nun zum Stützbein zu werden.

Der Körper wird indessen nicht allein vom Stützbein gehoben, um sich dann in der 2. Phase des Schrittes wieder zu senken, sondern er erfährt auch noch seitliche Schwankungen, denn sein Schwerpunkt muß über das Stützbein gebracht werden, damit der Vogel nicht nach der entgegengesetzten Seite falle. Diese seitlichen Schwankungen vollziehen sich zwangsläufig und werden nach Stolpe (1931) hauptsächlich durch die Konfiguration des Kniegelenkes und durch die Anheftungsweise des hinteren medialen Kreuzbandes und des inneren Seitenbandes des Kniegelenkes bedingt: Beugung des Kniegelenkes führt bei erhobenem Fuß zur Rotation der Tibia nach innen, bei feststehendem Fuß aber bewirkt diese Beugung, daß das Kniegelenk weiter nach außen rückt und daß das Femur und der Körper nach der Seite des Stützbeines hinübergezogen werden. Hierbei wirkt

der Antitrochanter als wichtige Hilfseinrichtung, welche die Abduktion des Oberschenkels über ein gewisses Maß hinaus verhindert und zur Folge hat, daß bei der Beugung des Stützbeines im Knie das hintere Ende des Körpers zwangsläufig nach der Seite des Schwungbeines hinübergeschoben wird, wobei sich dann das vordere Ende (mit dem Schwerpunkt) nach der entgegengesetzten Seite bewegt. (Oben, Seite 533, hatten wir eine andere, aber unzutreffende Angabe über die Funktion des Antitrochanters gemacht.) Je kürzer der Lauf ist und je tiefer der Körperschwerpunkt liegt, und je länger ferner der Transversaldurchmesser des Rumpfes relativ zum Vertikaldurchmesser ist, ein um so größeres Ausmaß erreichen die zur Erhaltung des Gleichgewichts erforderlichen seitlichen Schwankungen beim Laufen; erinnert sei an das sprichwörtliche Watscheln der *Gänse* und *Enten*. Extrem kurzbeinige Klettervögel wie die Spechte (*Picidae*) und der Kleiber (*Sitta*) laufen denn am Boden überhaupt nicht, sondern sie hüpfen.

Die Tauben (*Columbae*), Hühnervögel (*Galli*) und Rallen (*Ralli*) begleiten jeden Schritt mit einem Rucken des Kopfes. K. Th. Liebe (1882) ist wohl der erste gewesen, der die physiologische Bedeutung dieses Vorganges aufgeklärt hat. »Beim langsamen Gehen läßt der Vogel in der Vorwärtsbewegung des Gehens den Kopf während eines Schrittes in absoluter Ruhe stehen, so daß er gegenüber dem in Bewegung begriffenen Körper zurückbleibt, und zieht ihn am Ende der Schrittbewegung rasch nach. Die eigentümliche Bewegung besteht also nicht in einem Vorschnellen des Kopfes, sondern in einem bei jedem Schritt wechselnden Stehenlassen und raschen Nachziehen desselben. Dabei stellt sich auch klar der Grund dieser Bewegung heraus: während des Laufens ist das deutliche Sehen erschwert. Die kopfruckenden Vögel lassen also bei jedem Schritt den Kopf einen kurzen Halt machen, um deutlicher zu sehen.«

Figur 553. Spheniscı. — *Pygoscelis papua* (Forster): auf ebenem Boden laufend und die Flügel zur Erhaltung des Gleichgewichts verwendend. (Nach R. C. Murphy, 1915)

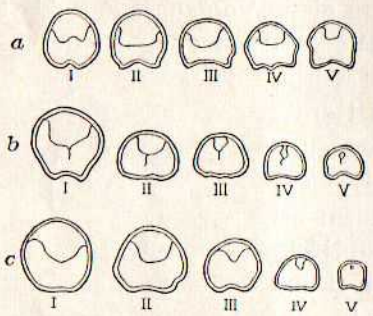
Ortsbewegung der Schwimmvögel auf festem Boden

Der Mehrzahl jener Schwimmvögel, die zum Tauchen befähigt sind, bereitet die Bewegung auf festem Boden Schwierigkeiten, denn ihre Entwickelung zielte mehr oder weniger auf einseitige Vervollkommnung der für sie wichtigsten Bewegungsweise im Wasser ab, bei der die Beugungen des Beines in anderen Ebenen vor sich gehen als beim Laufen. Soweit sie überhaupt zu gehen vermögen (was den *Colymbi* mit ihrem nur zu minimaler Beugung befähigten Kniegelenk kaum noch möglich ist), halten sie dabei den schweren Körper steil aufgerichtet, um den Schwerpunkt über die Unterstützungsfläche der weit hinten eingelenkten Beine zu bringen. Der Schwerpunkt rückt dadurch sehr hoch, und es macht den Vögeln Mühe, ihn beim Gehen auszubalancieren. Die meisten *Alcae* (*Alca*, *Uria*, *Cepphus*) helfen sich, sobald sie die volle Körpergröße erreicht haben, dadurch, daß sie den ganzen Lauf in die Unterstützungsfläche einbeziehen, wodurch der Schwerpunkt noch weiter nach hinten gebracht und der Schwanz als dritte Stütze herangezogen werden kann. Dies letztere geschieht auch bei *den Pinguinen*, aber nur im Stand. Wenn *Pinguine* auf dem festen Boden vorwärtsstreben, so schnellen sie sich entweder mit beiden Beinen zugleich ab und vollführen dadurch plumpe Sätze (*Eudyptes*), oder sie schreiten mit hocherhobenen Beinen und überlassen den nach hinten gestreckten schweren Flügeln die Erhaltung des Gleichgewichts

(*Pygoscelis*, Figur 553). Bei großer Eile aber lassen sich *die Pinguine* wie die Seetaucher (*Colymbi*) auf den Bauch fallen und schieben sich mit Flügeln und Beinen vorwärts.

Klettern

Zum Klettern an flacher, vertikaler Unterlage sind *einige Passeres* übergegangen, wie die *Certhiidae*, *Sittidae*, *viele Dendrocolaptidae*, *einige Ploceidae* (*Phormoplectes preussi*, *Malimbus rubricollis*) und *Drepanididae* (*Heterorhynchus*); ferner gehören zu den Klettervögeln die Spechte (*Picidae*) und Baumhopfe (*Irrisorinae*). Sie suchen fast sämtlich ihre Nahrung in der Rinde von Bäumen; eine Sonderstellung nehmen jedoch einige Kleiber (*Sitta neumayer* und *Sitta tephronota*) und der Mauerläufer (*Tichodroma*) ein: sie sind zu Felskletterern geworden. Alle diese Arten bewegen sich durch gleichzeitiges Vorschnellen beider Beine vorwärts. *Den Spechten*, *Baumläufern* (*Certhiidae*) und *Dendrocolaptiden* dienen dabei als elastische Stütze die Steuerfedern, deren Schäfte entsprechend umgewandelt sind, denn sie sind — der entspannten Handschwinge eines großen Raubvogels vergleichbar — an der Spitze ventralwärts gekrümmt; zudem tragen sie dort keine oder eine nur sehr kurze Fahne. Das gilt ganz besonders für die *Spechte*, eine Gruppe, in welcher eine Verstärkung des federnden Stützapparates noch obendrein dadurch erzielt werden kann, daß sich die zentralen Steuerfedern auf Kosten der äußeren mächtig entwickeln (Figur 554).



Figur 554. Pici (Picidae). — *Querschnitte durch die 5 inneren Steuerfedern* der rechten Seite von (*a*) *Colaptes*, (*b*) *Belanosphyra*, (*c*) *Dryobates*. Bei *Colaptes*, der seine Nahrung überwiegend am Boden sucht, sind die Steuerfedern von annähernd der gleichen Stärke; bei dem extremen Kletterspecht *Dryobates* sind die äußeren Steuerfedern zugunsten der mächtig entwickelten, als 3. Körperstütze dienenden mittleren Steuerfedern stark verkümmert. (Nach Burt, 1929)

Die Aufgabe der Zehen ist es beim Klettern nicht so sehr, als Klammer zu wirken, als vielmehr Träger starker und spitzer Haken zu sein, die sich in die Baumrinde oder in die Rauhigkeiten der Felsen einhängen. Dieser Aufgabe wird der »passerine« Fuß, mit 3 nach vorn gerichteten Zehen, entschieden besser gerecht als der Zangenfuß der *Spechte*, bei dem 2 Zehen nach vorn und 2 Zehen nach rückwärts schauen. Keinesfalls haben die *Spechte* — da sie niemals kopfabwärts klettern — ihre Zehenstellung in Anpassung an das Klettern erworben; sie übernahmen sie vielmehr von Vorfahren, die wie die nahe verwandten *Capitonidae* oder wie noch heute die Weichschwanzspechte (*Picumnus*) sich quer auf die Baumäste setzten. Unter den beiden rückwärtigen Zehen der *Spechte* spielt nur die vielgliederige und sehr bewegliche 4. Zehe eine wichtige Rolle. Bedeutsam ist vor allem, daß sie stark nach der Seite abgespreizt werden kann und ihre Kralle dann zum Aufhängen des Körpers mit herangezogen wird. Die 1. Zehe hingegen unterliegt bei den Spechten einer zunehmenden Verkümmerung, die ihren höchsten Grad bei *Picoides* und mehreren orientalischen Gattungen (*Dinopium*, *Chloropicoides*, *Sasia*) erreicht und dort zur 3-Zehigkeit geführt hat.

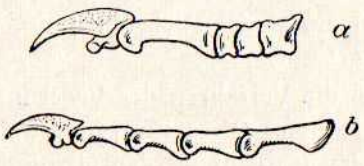
Im Gegensatz zu den Spechten vermögen die Kleiber (*Sitta*) kopfab zu klettern; sie tun dies aber nicht etwa in der Weise, daß sie sich an der Kralle der Hinterzehe (1. Zehe) aufhängen, sondern sie stellen beim Herabhüpfen das obere

Bein quer zur Längsachse des Baumstammes, während der Körper mit dem unteren Bein von der Unterlage abgestemmt wird. Dabei kann die Tibia des oberen Beines so stark nach außen rotiert werden, daß der Körper nahezu senkrecht abwärts schaut (J. E. Law, 1929).

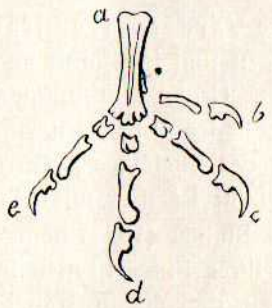
Bewegungsform und Bauplan

Die Beziehungen zwischen Bewegungsform und Proportionen der hinteren Extremität sind erst unzureichend untersucht worden, wiewohl die Versuche, solche Beziehungen aufzudecken, weit zurückreichen. Schon Tiedemann (1810) hat es beachtet, »daß bei den *Hühnerartigen*, den *Sumpf-* und *Wasservögeln* die Zehenglieder vom ersten an allmählich an Länge abnehmen, während bei den *Raubvögeln* und *Singvögeln* das vorletzte Glied das längste ist« (Figur 555). Er hat damit den grundlegenden Unterschied zwischen »Schreitfuß« und »Sitzfuß« trefflich formuliert. Beim Sitzfuß und seinen Abwandlungen (dem »Krallenkletterfuß«, dem »Greiffuß« und dem »Klammerfuß«) wird die Bildung eines Klammerbogens durch Verlängerung der distalen Phalangen erreicht, beim Schreitfuß dagegen (der die Ausgangsform für den »Rennfuß«, »Watfuß« und »Schwimmfuß« darstellt) erfahren die distalen Phalangen eine Reduktion, denn beim Schreiten berührt der Fuß den Boden zuerst mit der Spitze der Vorderzehen, und ebenso stößt sich der Vogel mit der Spitze der Zehen ab: zur Erreichung gleichmäßiger Abrollung aber ist Kurzgliederigkeit der Zehenspitze von Vorteil.

Längenverhältnis der Zehenglieder



Figur 555.



Figur 556.

Figur 555. Aves. — *a*, *4. Zehe eines Raubvogels* mit kurzen basalen Phalangen und sehr langer vorletzter Phalanx; *b*, *4. Zehe eines* am Boden laufenden *Hühnervogels* mit langer Grundphalanx. (Nach Reichenow, 1913)

Figur 556. — Macrochires (Micropodidae). — *Micropus apus* Linnaeus (»Mauersegler«): *Fußskelett*. (*a*) Tarso-Metatarsus; (*b* bis *e*) 1. bis 4. Zehe; Phalangen zur deutlicheren Darstellung ihrer Gestalt voneinander getrennt. (Nach Nitzsch, 1811)

Am klarsten pflegt dies an der Mittelzehe (3. Zehe) zum Ausdruck zu kommen, die in der Regel die längste ist, obwohl sie weniger Phalangen hat als die 4te, und auf welcher die Körperlast hauptsächlich ruht. Mancherlei Abweichungen von der allgemeinen Regel, auf die insbesondere Meckel (1825) hingewiesen hat, erklären sich durch Besonderheiten im Gebrauch des Fußes; so ist bei der Zwergrohrdommel (*Ixobrychus*), obwohl sie systematisch zu den »Schreitvögeln« gehört, die Grundphalanx der 3. Zehe kürzer als deren 2. und 3. Phalanx, was im Zusammenhang damit steht, daß der Vogel dünne Halme und Äste zu umklammern pflegt. — Der Klammerfuß, für den, wie schon bemerkt, die Reduktion der Grundphalangen bezeichnend ist, hat seine extremste Ausbildung beim Mauersegler (*Micropus apus*) erfahren. Dieser Vogel umgreift die Unterlage nicht, sondern hängt sich an senkrechten Flächen mit seinen spitzen Krallen auf und preßt dabei den ganzen Lauf an die Unterlage. Bei ihm ist die 1. Zehe aus ihrer ursprünglichen Oppositionsstellung nach der Seite gerückt und hilft mit, den Körper zu ver-

ankern. Da es hierbei darauf ankommt, die Krallen mit großer Kraft und möglichst rechtwinklig einzuschlagen, sind — wie bei manchen Raubvögeln — die vorletzten Phalangen übermäßig verlängert und bieten dadurch dem Muskelzug einen langen Hebelarm; die basalen Phalangen aber sind funktionslos geworden und an der 3. und 4. Zehe völlig geschwunden: so beträgt denn die Zahl der Zehenglieder bei *Micropus* nicht, wie bei den anderen Vögeln, 2—3—4—5, sondern 2—3—3—3 (Figur 556).

Längenverhältnis von Lauf und Unterschenkel

Einiges Allgemeingültige läßt sich auch für andere Abschnitte der hinteren Extremität angeben. Langen Lauf und langen Unterschenkel finden wir in der Regel bei Vögeln, die sich rasch am Boden bewegen; denn lange Beine bieten den Vorteil, daß die Muskulatur an einem langen Hebelarm ansetzt und der Schritt oder Sprung bei nahezu gleicher Muskelwirkung größer wird als bei kurzem Bein. Auch kann der Schwerpunkt mit um so geringerer Anstrengung aufs Stützbein hinüber verlegt werden, je höher er sich über der Unterstützungsfläche befindet; er ist andererseits schwieriger auszubalancieren. Bei den Baumvögeln ist daher die Tendenz auf Verkürzung des Laufes gerichtet, denn dadurch wird der Schwerpunkt des Körpers der Unterstützungsfläche nähergebracht.

Bewegungen der vorderen Extremität

Flügelskelett

Die Vorderextremität der Vögel hat die Schwungfedern zu tragen und zu bewegen und ist damit zu einem äußerst wichtigen lokomotorischen Apparat geworden. Große Umbildungen waren erforderlich, bevor das höchste Stadium des Fluges, der aktive Flug mit Hilfe von Federn, erreicht werden konnte. Im Bereiche des Skelettes äußern sie sich wohl am eindringlichsten darin, wie die Hand gebaut ist und mit dem Vorderarm gelenkt.

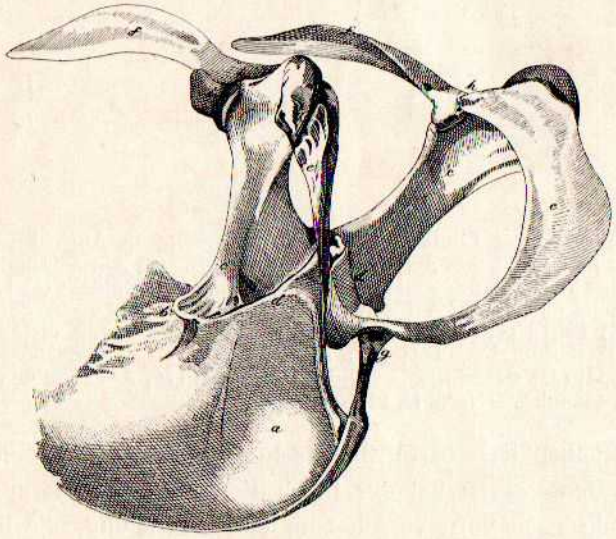
Mit Steiner (1922) nehmen wir an, daß die Vorfahren der Vögel unter Benutzung ihrer Fingerkrallen in Bäumen kletterten. Diese Bewegungsweise aber führt dazu, daß die inneren Finger stärker beansprucht werden als die äußeren und letztere, als der 5. und 4. Finger, eine Reduktion erfahren, bis sie schließlich ganz schwinden. Der Erwerb von Flugfedern, die am ulnaren Rand der Extremität inserierten und nach außen abstanden, mußte dann zur Folge haben, daß sich die Bewegungen im Handgelenk nicht mehr, wie bei *den Reptilien*, in dorsopalmarer, sondern in einer dazu senkrechten Ebene vollzogen; denn einmal erforderte es die Mechanik des Fluges, daß das Handgelenk in der Schlagebene des Flügels versteift wurde, und weiterhin stellte sich bei zunehmender Länge der Schwungfedern das Bedürfnis ein, die Vorderextremität durch ulnare Abduktion der Hand zusammenzulegen, statt sie, wie bisher, vom Körper abstehen zu lassen. »Der ulnare Carpusrand wurde nun zum Winkel des neuen Gelenkes, wodurch sich ohne weiteres für die in diesem Winkel gelegenen Elemente eine zunehmende Beengung ihrer Entwickelungsmöglichkeiten ergab« (Steiner). Es schwand somit das Ulnare und das Centrale ulnare der Reptilienhand, und die Rolle eines ulnaren Karpalknochens wurde (wie wir dies schon auf Seite 70 ausgeführt haben) vom Metacarpale V übernommen, an dem sich der vornehmste Beugemuskel des neuen Gelenkes, der Musculus flexor carpi ulnaris, anheftete. Die Metacarpalia des II. und III. Fingers streckten sich beträchtlich in die Länge, um einer größeren Zahl von Handschwingen Ansatzfläche zu bieten, und damit die von ihnen den Handschwingen gewährte Stütze an Festigkeit gewönne, verschmolzen sie miteinander im proximalen und distalen Bereich (Figur 74, 75). Ebenso wurden die

Phalangen der 3 Finger zu Trägern von Schwungfedern, und sowohl ihre Gestalt, wie die Reduktion ihrer Zahl (von 2 auf 1 am I. Finger, von 3 auf 2 am II. Finger, von 4 auf 1 am III. Finger) ergab sich aus dieser neuen Aufgabe.

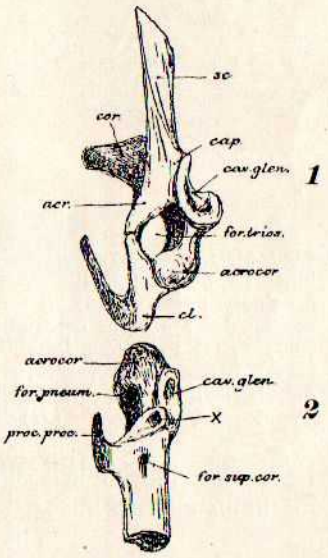
Schultergürtel

Zu Beginn unserer näheren Betrachtungen wollen wir uns mit dem Gefüge des Schultergürtels als eines wichtigen Bestandteiles des Flugapparates beschäftigen (Figur 557, 558, *1*).

Der ausgestreckte Flügel stellt einen einarmigen, im Schultergelenk drehbaren Hebel dar. Beim Niederschlag seiner Spitze wirkt ein starker Druck gegen das Schultergelenk nach innen und hinten, der vom Schultergürtel aufgefangen werden muß. Dieser findet eine doppelte Stütze am Brustbein: denn mit dem Brustbein verbinden sich sowohl die Korakoide wie die zur Furcula vereinigten Schlüsselbeine.



Figur 557.



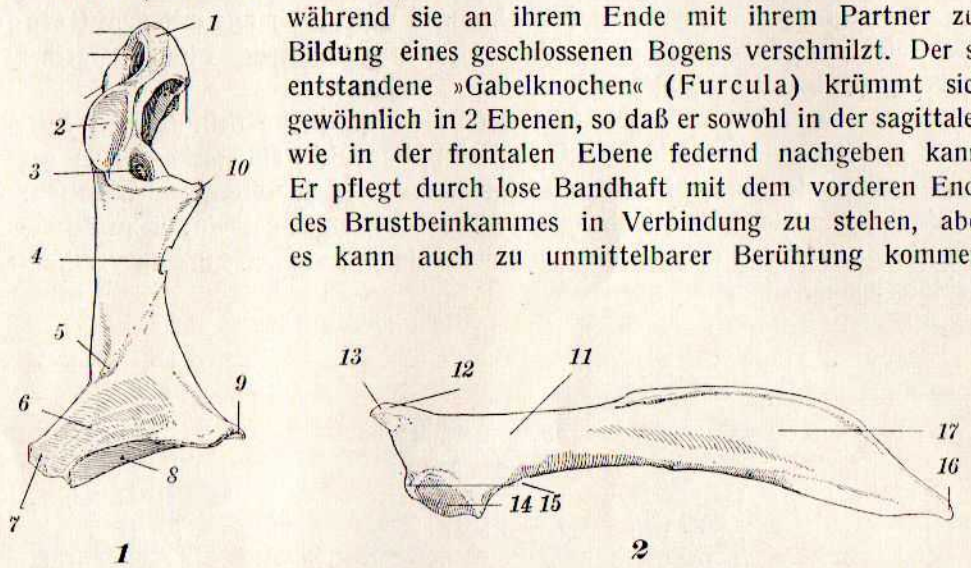
Figur 558.

Figur 557. Accipitres. — *Haliaetus albicilla* Linnaeus (»Seeadler«): *vorderer Teil des Brustbeines* (*a*) *mit dem Schultergürtel.* (*c, c*) Korakoid; (*d, d*) dessen Gelenkung mit dem Brustbein; (*e, e*) zur Furcula vereinigte Schlüsselbeine; (*f, f*) Scapula; (*g*) Ligamentum sterno-claviculare; (*h*) Foramen triosseum; (*i*) Cavitas glenoidalis für den rechten Humeruskopf. (Nach Prechtl, 1846)

Figur 558. Passeres. — *1, Schultergürtel, von vorn gesehen. 2, Proximaler Teil des rechten Korakoids* in Ansicht von innen. (*acr.*) Akromion; (*acrocor.*) Akrokorakoid; (*cap.*) Capitulum scapulae; (*cav. glen.*) Cavitas glenoidalis; (*cl.*) Clavicula; (*cor.*) Korakoid; (*for. sup. cor.*) Foramen supracoracoideum; (*for. trios.*) Foramen triosseum; (*proc. proc.*,) Processus procoracoideus; (*sc.*) Scapula. (Nach Holmgren, 1891)

Das Korakoid der Vögel (Figur 559, *1*) ist ein äußerst starker Strebepfeiler. Mit dem Sternum ist es auf solche Weise gelenkig verbunden, daß ein in der Längsachse des Knochens nach hinten wirkender Stoß federnd abgefangen werden kann: die Gelenkflächen, welche beide Teile einander zukehren, verlaufen nämlich von vorn und innen nach hinten und außen und sind dabei so gestaltet, daß das distale Ende des Korakoids keilförmig in die schief nach außen abfallende Rinne eingeschlossen ist, die ihm das Sternum darbietet (Figur 560). Dadurch wird eine, wenn auch geringfügige, Gleitbewegung mit abwechselnder gegenseitiger Annäherung und Entfernung der sternalen Korakoid-Enden gestattet.

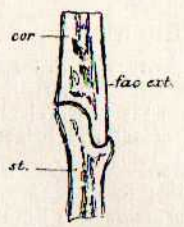
Gegen den nach innen gerichteten Druck des Flügels ist das Korakoid versteift durch die Clavicula, die sich in großer Fläche dem Kopffortsatz des Korakoids (dem »Akrokorakoid«) von innen beweglich anlegt (Figur 558, *1*), während sie an ihrem Ende mit ihrem Partner zur Bildung eines geschlossenen Bogens verschmilzt. Der so entstandene »Gabelknochen« (Furcula) krümmt sich gewöhnlich in 2 Ebenen, so daß er sowohl in der sagittalen wie in der frontalen Ebene federnd nachgeben kann. Er pflegt durch lose Bandhaft mit dem vorderen Ende des Brustbeinkammes in Verbindung zu stehen, aber es kann auch zu unmittelbarer Berührung kommen.



1 2

Figur 559. Accipitres. — *Aquila chrysaetos* Linnaeus: ***A***, linkes *Korakoid* in Ansicht von innen (= dorsal); ***B***, linke *Scapula* in Ansicht von außen (= dorso-lateral). (*1*) Akrokorakoid; (*2*) Cavitas glenoidalis; (*3*) Gelenkfläche für die Scapula; (*4*) Incisura supracoracoidea; (*5*) Ursprung des Musculus coraco-brachialis posterior; (*6*) Insertionsstelle des Musculus sterno-coracoideus; (*7*) Processus lateralis; (*8*) Crista articularis sternalis; (*9*) Angulus medialis distalis; (*10*) Processus procoracoideus; (*11*) Collum scapulae; (*12*) Akromion; (*13*) Gelenkfläche für die Clavicula; (*14*) Labrum glenoidale; (*15*) Gelenkfläche für das Korakoid; (*16*) Apex scapulae; (*17*) Basis scapulae. (Nach H. Howard, 1929)

Daß dies gewöhnlich unterbleibt, hat vermutlich seine Ursache im Atemmechanismus des nicht fliegenden Vogels: bei der Inspiration wird das Sternum ein wenig nach vorn verschoben, eine Bewegung, die ihr größtes Ausmaß am vorderen Ende des Brustbeinkammes erreicht, und bei der die Furcula einen Druck nach vorn erfahren muß, wenn sie der Crista sterni unmittelbar aufsitzt.



Figur 560. Passeres. — Medianer Sagittalschnitt durch die *Articulatio sterno-coracoidea*. (*cor.*) Korakoid; (*fac. ext.*) dessen Außenfläche; (*st.*) Sternum. (Nach Holmgren, 1891)

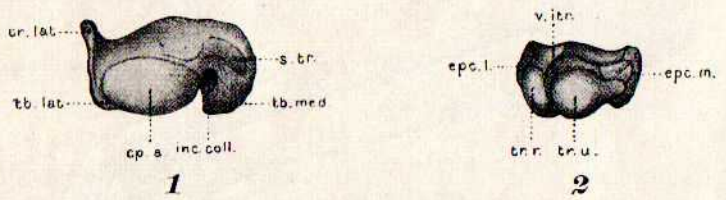
Vervollständigt wird der Aufhängeapparat des Flügels durch die Scapula (Figur 559, *2*), die durch eine keinerlei Bewegung zulassende Symphyse mit dem Korakoid verbunden ist, so daß ein an ihr nach vorn außen wirkender Zug sich auf das ganze Brust-Schultergerüst überträgt. Die Scapula ist daher durch starke, diesem Zug entgegenwirkende Muskeln mit den Dornfortsätzen der Brustwirbel (Musculus rhomboideus superficialis) und den Rippen (Musculus serratus superficialis) verbunden.

Schultergelenk

Sowohl das Korakoid wie die Scapula tragen zur Bildung der Gelenkfläche für den Kopf des Humerus bei. Diese zeigt annähernd die Gestalt eines Sattelgelenkes: in der Ebene ihrer langen Achse ist sie konkav, in der Ebene ihrer kurzen Achse konvex. Die lange Achse der Gelenkfläche ist derjenigen der Scapula nahezu parallel, sie verläuft demnach nicht in der Horizontalen, sondern

steigt etwas nach hinten an und bildet mit der Rückenkante einen Winkel, der gewöhnlich 15 bis 30° (selten mehr) beträgt. Die kurze Achse des Gelenkes steht auf der langen ungefähr senkrecht; ihre Enden sind nicht durch knöcherne Labien begrenzt, während solche Gelenklippen an beiden Enden des langen Durchmessers, besonders am oberen, stark hervortreten und mit zähem und gleichzeitig elastischem Faserknorpel überzogen sind.

In das so gestaltete Gelenk fügt sich der Kopf des Humerus mit einem eiförmigen Gelenkkopf ein (Figur 561, *1*). Er findet in ihm die größte Fläche, also auch die beste Sicherung, in den beiden Ebenen seiner häufigsten Bewegung: (1) der Abduktion und Adduktion des Flügels, die also in einer etwas von hinten unten nach vorn oben geneigten Ebene stattfindet; (2) der Hebung und Senkung des Flügels, erfolgend in einer von oben und hinten nach unten und vorn geneigten Ebene. Das Gelenk läßt zwar auch noch Rotationsbewegungen von mäßigem Betrage zu, doch ist die Drehung des Humerus um seine Längsachse immerhin stark eingeschränkt. Das Schultergelenk wird verfestigt durch die Gelenkkapsel, in der sich einzelne Faserstränge zu starken Bändern entwickelt haben, sowie durch besondere, das Gelenk sichernde Muskeln.



Figur 561. Anseres. — *Branta bernicla* Linnaeus (»Ringelgans«): *1*, *proximales Ende des linken Humerus* in Ansicht von oben; *2*, *distales Ende desselben* in Ansicht von unten. (*cp. a.*) Gelenkkopf; (*cr. lat.*) Crista lateralis; (*s. tr.*) Sulcus transversus des Tuberculum mediale (*tb. med.*); (*inc. coll.*) Incisura collaris; (*epc. m., epc. l.*) Epicondylus lateralis und medialis; (*tr. r., tr. u.*) Trochlea radialis und ulnaris; (*v. itr.*) Vallis intertrochlearis. Verkleinerung $^4/_5$.
(Nach Fürbringer, 1888)

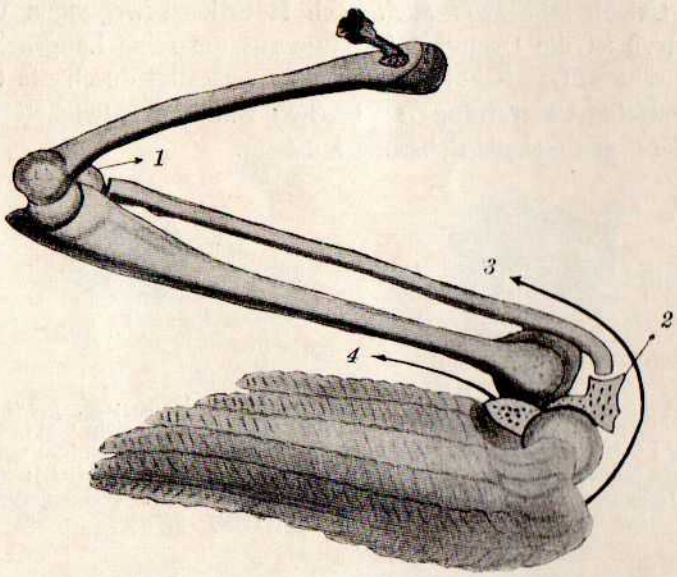
Der Humerus (Figur 72) ist in dorso-ventraler Richtung zur Bildung eines flachen S gekrümmt; der proximale Schenkel dieses S ist dabei dorsal konkav, sein distaler Schenkel ventral konkav. Zu dieser Krümmung, die aus den Druckrichtungen bei der Bewegung im Schulter- und Ellbogengelenk resultiert, gesellt sich eine Drehung seiner beiden Enden gegen das Mittelstück, und zwar so, daß der proximale Teil (mit dem Humeruskopf) eine supinatorische Torsion, der distale Teil (mit den Gelenken für den Vorderarm) eine pronatorische Torsion erfahren hat. (Auch diese Drehung steht in Beziehung zur mechanischen Beanspruchung des Knochens.) Das hat zur Folge, daß die kleine Achse des Humeruskopfes einen nahezu rechten Winkel bildet mit der Achse, die durch die Gelenkrollen für Ulna und Radius führt.

Ellenbogengelenk

Diese beiden Gelenkrollen (die Trochlea ulnaris und Trochlea radialis) weisen eine sehr verschiedene Gestalt auf (Figur 561, *2*). Die für die Ulna bestimmte Artikulationsfläche ist ein echter Condylus, an den sich die Ulna mit einer seichten, Rotationen zulassenden Pfanne anschmiegt. Der Gelenkkopf dagegen, den der Humerus dem Radius darbietet, ist länglich und verläuft schräg von dorsal und außen nach ventral und innen. Die entsprechende Pfanne des Radius pflegt in der gleichen Richtung etwas gestreckt zu sein, aber da ihre Gleit-

bahn weit kürzer ist als die der Trochlea radialis humeri, so folgt daraus, daß der Radius bei der Beugung des Gelenkes nicht nur rollende, sondern auch schleifende Bewegungen ausführt, und zwar in der vom Gelenkkopf des Humerus vorgeschriebenen Ebene, die den Radius zwingt, sich schräg von oben außen nach unten innen zu drehen, also in Pronationsstellung zu gehen. Die Ulna muß diese Drehbewegungen mitmachen, denn sie ist in dieser Hinsicht dem Radius unveränderlich verbunden. Umgekehrt wird beim Übergang von der Beugestellung zur Streckstellung der ganze Vorderarm supiniert.

Beugung des Ellbogengelenkes hat indessen nicht nur die geschilderte Drehbewegung, sondern auch noch eine Verschiebung beider Vorderarmknochen gegeneinander in der Längsrichtung zur Folge. Die Kreise der Gelenkhöcker für Ulna und Radius sind nämlich exzentrisch: der kleinere Kreis wird vom größeren



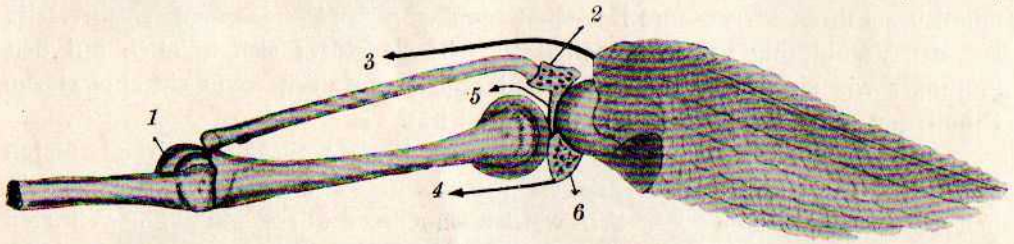
Figur 562. Accipitres. — *Flügelskelett eines Adlers in Beugestellung*, stark schematisiert. Der Gelenkkopf des Humerus für den Radius (*1*) wirkt als Exzenter und schiebt bei Beugung des Ellbogengelenkes den Radius relativ zur Ulna vor. Dieser drückt den radialen Karpalknochen (*2*) vorwärts und trägt so mittelbar bei zur ulnaren Abduktion der Hand. Der ulnarwärts gerichtete Fortsatz des radialen Karpalknochens schiebt sich dabei wie eine Sperrklinke zwischen die Gelenkflächen von Ulna und Metacarpus. Er wird gelockert durch einen Zug an den Strecksehnen (*3*), den Antagonisten der teilweise am ulnaren Karpalknochen ansetzenden Beugesehnen (*4*). (Nach Thilo, 1915)

tangiert, und das hat zur Folge, daß der Radius bei jeder Flexion des Ellbogengelenks gegenüber der Ulna vorgeschoben, bei jeder Streckung des Gelenkes ihr gegenüber zurückgezogen wird, und zwar um eine ziemlich beträchtliche Strecke (bei *Adler* und *Kranich* nach Thilos Messungen bis zu 15 Millimeter).

Handgelenk

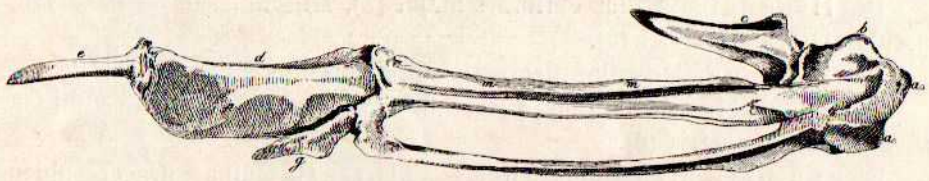
Schon Carl Bergmann (1839), der diesen Mechanismus als erster in seiner Bedeutung erkannt hat, macht darauf aufmerksam, daß die geschilderte Einrichtung zu den am Vogelkörper mehrfach angewandten gehöre, durch welche Muskeln von einem dem Schwerezentrum näheren Punkte aus auf entferntere Teile wirken können. Es genügt nämlich der Zug der am proximalen Ende des Vorderarms ansetzenden Beugesehnen, um zu bewirken, daß der Radius vorgeschoben wird; dabei stößt er auf das Centrale radiale (das wir fortab ohne Rück-

sicht auf seine Homologie als radialen Karpalknochen bezeichnen wollen), und dieses wiederum gelenkt dergestalt mit dem Metacarpus, daß letzterer, um dem Druck auszuweichen, in die Abduktionsstellung gerät (Figur 562). Hierzu gesellt sich noch eine weitere zwangsläufige Bewegung: während Vorderarm und Hand bei der Extension nahezu in der gleichen Ebene lagen, tritt bei der Flexion eine leichte Drehung in der Handwurzel im Sinne einer Supination ein. Diese Drehung wird der Hand aufgezwungen durch den an der ulnaren Seite gelegenen »Karpalknochen« (er sei fortab der Einfachheit halber ulnarer Karpalknochen genannt).



Figur 563. ACCIPITRES. — *Flügelskelett eines Adlers in Streckstellung.* Exzenter (*1*) zurückgedreht, hierdurch der als Sperrklinke wirkende radiale Karpalknochen (*2*) zurückgezogen. (*3*) Strecksehnen; (*4*) Beugesehnen; (*5*) Sperrfortsatz des radialen Karpalknochens; (*6*) ulnarer Karpalknochen. (Nach Thilo, 1915)

Während nämlich das Metacarpale in der Pfanne des radialen Karpalknochens rollt, wird die einfache Drehbewegung in jeder Phase abgeändert durch den ulnaren Karpalknochen, der die Rolle eines Exzenters spielt und auf der distalen Gelenkfläche der Ulna von vorn und außen nach hinten und innen schraubig abgelenkt wird. Beim Übergang von der Flexions- in die Extensionsstellung zeigt sich eine weitere Aufgabe des radialen Karpalknochens: er wirkt als Sperrknochen, der eine Überstreckung des Gelenkes verhindert (Figur 563).



Figur 564. ACCIPITRES. — *Haliaetus albicilla* Linnaeus (»Seeadler«): *Mittelhandknochen und Finger.* (*a, a*) die Lippen der Gelenkfläche für den ulnaren Karpalknochen; (*b*) Daumenhöcker; (*c*) Daumen; (*d*) Grundphalanx des 2. Fingers; (*e*) Endphalanx des 2. Fingers mit der Führungsrinne für die 1. Handschwinge; (*f*) knöcherne Leiste, welche die zur Aufnahme der Spulen der 2. und 3. Handschwinge eingerichteten Vertiefungen voneinander trennt; (*g*) 3. Finger; (*m*) radialer Ast (= Metacarpale II) des Mittelhandknochens. (Nach Prechtl, 1846)

Gelenke zwischen Mittelhand und Fingern

Der Mittelhandknochen (Metacarpus), in dessen Bildung die Metacarpalia des I., II. und III. Strahles aufgegangen sind und an dem sich die 6 proximalen Handschwingen (die 5. bis 10.) befestigen, trägt die Gelenkflächen für den 1., 2. und 3. Finger (Figur 564). Der pyramidenförmige 1. Finger, der den Federn des Daumenfittichs oder Afterflügels zum Ansatz dient, kann infolge seiner Einlenkungsart abduziert und adduciert werden. Das basale Glied des 2. Fingers, für die sichere Führung von 2 Handschwingen (der 2. und 3.) eingerichtet, sitzt mit einer ziemlich komplizierten Gelenkfläche dem Metacarpus (und zwar seinem »Tuberculum radiale«, Figur 75) auf; in diesem Gelenk ist Abduktion, Adduktion und Rotation geringen Grades ausführbar. Dieselben Bewegungen sind zugelassen

in dem Gelenk zwischen dem 1. und 2. Glied des 2. Fingers, welch letzteres wie ein spitz zulaufendes Stilett geformt ist und auf seiner Dorsalfläche von einer longitudinal verlaufenden Furche durchzogen wird, in der sich die 1. Handschwinge befestigt. — Der 3. Finger hat die 4. Handschwinge zu führen. Er artikuliert mit dem »Tuberculum ulnare« des Metacarpus und schmiegt sich eng an das basale Drittel der Grundphalanx des 2. Fingers an. Auch der 3. Finger vermag abduktorische, adduktorische und rotatorische Bewegungen durchzuführen, ist aber dabei völlig abhängig von der Grundphalanx des 2. Fingers. Diese nimmt ihn nämlich bei ihren Streck- und Beugebewegungen mit, zieht jedoch auch ihrerseits aus der Verbindung beider Knochen Vorteil: sie stützt sich nämlich auf den 3. Finger wie ein Hebel auf seinen Unterstützungspunkt, wenn sie eine starke Pronierung oder Supinierung durchzuführen hat.

Flügelmuskeln

Die Muskeln, welche zur Bewegung des Flügels zusammenwirken, bieten so viel des Interessanten, daß es angezeigt erscheint, auf sie in einiger Ausführlichkeit einzugehen (Figur 565). Wir werden dabei vor allem der ausgezeichneten Monographie von Prechtl (1846) folgen und auch dessen gut gewählte deutsche Bezeichnungen der Muskeln übernehmen. Der »Normaltyp«, von dem wir ausgehen, wird vom Steinadler (*Aquila chrysaetos*) repräsentiert; auf Abweichungen von diesem Typ kann hier nur ausnahmsweise Rücksicht genommen werden.

Bei der Gruppierung der Muskulatur der freien Extremität richten wir uns nach der Insertion. Wir treffen also folgende Anordnung: (1) Muskeln, die zur Bewegung des Oberarms, (2) Muskeln, die zur Bewegung des Vorderarms, (3) Muskeln, die zur Bewegung der Mittelhand und der Finger dienen.

Muskeln zur Bewegung des Oberarms

Wie wir gesehen haben (oben, Seite 555), läßt das Schultergelenk außer der einfachen Abduktion und Adduktion und der Hebung und Senkung des Oberarms auch rotatorische Bewegungen zu. Es führen vornehmlich herbei:

Die Hebung: Musculus deltoides major (3), Musculus supracoracoideus (6), Musculus latissimus dorsi (5).

Die Senkung: Musculus pectoralis (4), Musculus subscapularis (9).

Die Pronation: Musculus pectoralis (4), Musculus deltoides minor (1), Musculus subscapularis (9).

Die Supination: Musculus deltoides major (3), Musculus supracoracoideus (6), Musculus scapulo-humeralis anterior (7), Musculus coraco-brachialis posterior (2).

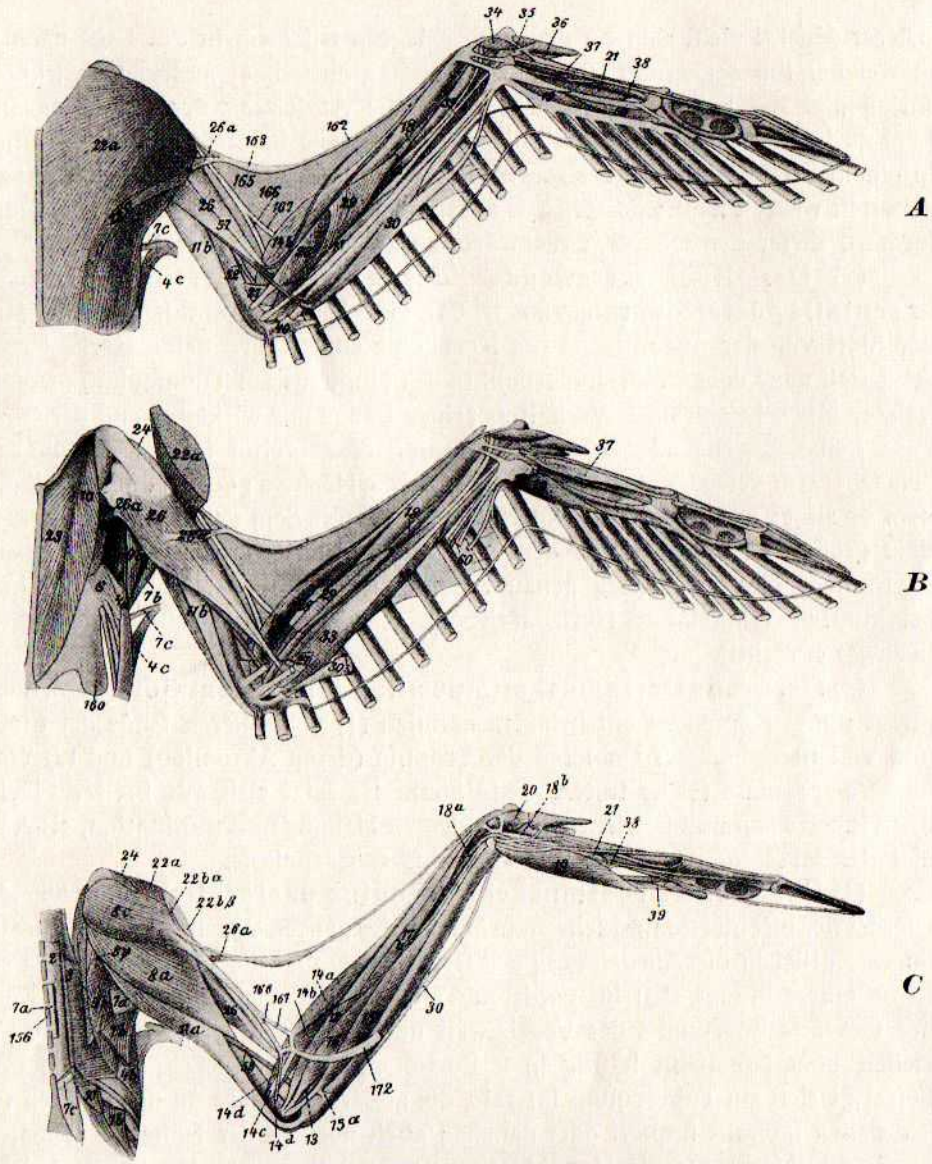
Die Abduktion: Musculus deltoides minor (1), Musculus coraco-brachialis anterior.

Die Adduktion: Musculus scapulo-humeralis posterior (8).

In der Ruhelage, also bei angelegtem Flügel, ist der Humerus stark supiniert; sein Gelenkkopf hat fast keinen Kontakt mit der Gelenkhöhle, und seine hintere Fläche ist nach innen (medial) gekehrt. Wird nun der Flügel zur Einleitung des Flügelschlages gehoben, so rollt der Gelenkkopf in der Cavitas glenoidalis wie ein Rad im Geleis und wird in ihr so gelenkt, daß der Humerus supiniert wird, wodurch das Ellbogengelenk mehr nach vorn und abwärts schaut.

Zur Bewegung des Oberarmes dienen vornehmlich:

(1) Der Vorwärtszieher des Oberarms (Musculus deltoides minor). Er entspringt nach Gadow vom basalen Teil der Scapula und vom Innenrande des dorsalen Endes der Clacivula, läuft über das Schultergelenk hinweg und inseriert am Tuberculum laterale humeri, hier bedeckt vom Musculus pectoralis.



Figur 565. CAPRIMULGI. — *Caprimulgus europaeus* Linnaeus (»Nachtschwalbe«): *Muskulatur des Flügels.* ***A***, Ventralseite, oberflächliche Muskeln; ***B***, Ventralseite, tiefere Muskeln; ***C***, Dorsalseite. (*2*) Musculus rhomboideus superficialis; (*3*) Musculus rhomboideus profundus; (*4*) Musculus serratus superficialis; (*6*) Musculus sterno-coracoideus; (*7*) Musculus latissimus dorsi; (*8a*) Musculus deltoides major; (*8c*) Musculus deltoides major, pars propatagialis; (*9b*) Musculus scapulo-humeralis posterior; (*10*) Musculus subscapularis; (*11*) Musculus triceps; (*13*) Musculus brachio-ulnaris externus; (*14*) Musculus extensor metacarpi radialis; (*15*) Musculus flexor metacarpi ulnaris; (*16*) Musculus extensor digitorum communis; (*17*) Musculus extensor pollicis longus; (*18*) Musculus extensor indicis longus; (*19*) Musculus ulno-metacarpalis ventralis; (*20*) Musculus extensor pollicis brevis; (*21*) Musculus interosseus dorsalis; (*22*) Musculus pectoralis; (*23*) Musculus supracoracoideus; (*24*) Musculus coracobrachialis anterior; (*25*) Musculus coracobrachialis posterior; (*26*) Musculus biceps brachii; (*27*) Musculus brachialis inferior; (*28*) Musculus brachio-radialis internus superficialis; (*29*) Musculus brachio-radialis internus profundus; (*30*) Musculus flexor carpi ulnaris; (*31*) Musculus flexor digitorum sublimis; (*32*) Musculus flexor metacarpi radialis; (*33*) Musculus flexor digitorum profundus; (*34*) Musculus abductor brevis; (*35*) Musculus flexor pollicis; (*36*) Musculus adductor pollicis; (*37*) Musculus abductor indicis; (*38*) Musculus interosseus palmaris; (*39*) Musculus flexor digiti tertii; (*40*) Musculus expansor secundariarum; (*52*) Nervus radialis; (*162*) Tendo propatagialis longa, (*163*) deren elastischer Abschnitt; (*165*) Tendo propatagialis brevis, (*166* bis *167*) deren beide Insertionszipfel; (*172*) ulnare Verstärkung der Vorderarm-Faszie. (Nach Buri, 1900)

»Dieser Muskel zieht den an den Leib gelegten Oberarm in die Lage nach vorn, in welcher ihn der große Brustmuskel zu ergreifen hat; außerdem wirkt er als Antagonist des Schulterblattmuskels, um die Anziehung des Oberarms an den Leib zu begrenzen, so daß durch die Wirkung dieser beiden Muskeln der Oberarm in einem bestimmten Winkel gegen die Achse des Vogels beim Niederschlag festgehalten werden kann; desgleichen antagonistisch gegen den großen Deltamuskel, insofern dieser den Oberarm rückwärts zu ziehen sucht« (Prechtl).

(2) Der Rückwärtswender des Oberarms (Musculus coracobrachialis posterior) (Figur 565 *B*, *25*), ein kleiner, pyramidenförmiger Muskel, der breit von der Seitenfläche des Korakoids entspringt. Seine starke Endsehne setzt sich nahe dem Umdrehungspunkte des Humerus am Tuberculum mediale an. »Dieser Muskel kann nach Verhältnis seiner Länge nur wirken, wenn der Oberarm vom Leibe absteht oder zum Niederschlag ausgebreitet ist; er supiniert dann den Oberarm vermöge des Hebels des unteren Höckers (Tuberculum mediale), an dem er sitzt; er wirkt also beim Niederschlag mit dem großen Brustmuskel und dem großen Deltamuskel für den Zweck der gehörigen Richtung des Oberarms zusammen, diese Richtung genau regulierend, damit die Flügelfläche in dem bestimmten Winkel zur Horizontalebene und zur Vertikalebene sich abwärtsbewege« (Prechtl).

(3) Der große Deltamuskel (Musculus deltoides major) (Figur 565 *C*, *8*) pflegt mit 2 Köpfen zu entspringen, nämlich (1) vom oberen Ende der Clavicula und von benachbarten Gebieten der Scapula (deren Akromion) und (2) vom Os humero-scapulare (siehe unten, Seite 562). Er setzt sich mit breiter Fläche an den Humerus an und bewirkt zugleich dessen Hebung und Supination, als Antagonist des Musculus pectoralis und Musculus subscapularis.

(4) Der große Brustmuskel (Musculus pectoralis) (Figur 565 *A*, *22*). Dies ist der mächtigste und schwerste Muskel des ganzen Vogelkörpers und bestimmt im wesentlichen die Ausdehnung des Brustbeines und die Höhe der Crista sterni. Seine Masse drängt sich im vorderen Teile des Brustbeines zusammen, wodurch der Gesamtschwerpunkt des Vogels weit nach vorn gebracht wird. Seine Fasern ziehen vom Brustbein häufig in 2 Portionen zum Humerus; die eine Portion befestigt sich am Tuberculum laterale, die andere, stärkere an der unteren Fläche der Crista lateralis humeri oder daneben auch noch in der Nähe des Tuberculum mediale humeri. »Da die Hauptportion vermöge ihres Angriffs an der Leiste den Oberarm oder den Flügel nach vorn zu drehen strebt, so wirkt die 2. Anheftung am unteren Teile des Kopfes dieser Tendenz entgegen, indem dadurch der ganze Muskel mehr in der Richtung des Niederschlages wirkt« (Prechtl).

Wie schon Prechtl erkannte, besteht dieser Muskel eigentlich aus 3 zum Teil durch Faszien getrennten Portionen, deren Fasern in verschiedener Richtung gegen die Insertionsfläche des Oberarms laufen. Die hinterste Portion, deren Fasern also die längsten sind, entspringt von den lateralen Partien der hinteren Sternalfläche und zieht den Oberarm nach unten und rückwärts; die mittlere, vom distalen Drittel des Brustbeinkammes entspringende, bildet die größte Masse und wirkt beinahe genau in der Ebene des Niederschlages; die 3. und vorderste kommt von der proximalen Hälfte der Clacivula, von der Membrana sterno-coraco-clavicularis und von den vordersten Partien des Sternum, sie zieht mehr senkrecht und wirkt zum Teil antagonistisch gegen die 1. zur Bestimmung der

Bewegung nach unten in Verbindung mit der 2. Portion. Es liegen also hier »relays of muscle« vor, wie Young (1872) sich ausgedrückt hat.

(5) Der breite Rückenmuskel (Musculus latissimus dorsi) (Figur 565, 7) hat vornehmlich die Aufgabe, während des Niederschlages des Flügels den hinteren Teil des Rumpfes zu heben und dadurch dem Vogel die für den Flug erforderliche horizontale Lage zu geben, in der der Schwerpunkt näher an die Verbindungslinie der Flügel herangerückt wird. Er »kommt als oberflächlichster Rückenmuskel in 2 bandförmigen Portionen von den Rückenwirbeln. Die vordere Portion entspringt sehnig von den Dornfortsätzen des 2. bis 5. Brustwirbels; die hintere, bedeutend stärkere, kommt sehnig von den Dornfortsätzen der übrigen Rückenwirbel und vom vorderen Darmbeinende. Beide Portionen laufen vereinigt als ein breiter Muskel über die ganze Länge des Schulterblattes weg und inserieren sich mit einer breiten Sehne an die obere Fläche des Oberarmbeinkopfes, parallel mit der Insertion des großen Deltamuskels. Seine Insertion geht weit hinaus, wirkt also an einem langen Hebelarm gleich dem Deltamuskel, dessen Insertionsfläche jedoch noch weiter hinausgeht. Während des Niederschlages des Flügels erhält der Oberarm und der Flügel eine feste Lage; indem sich nun der Oberarm niederbewegt, folglich sich die Insertion des breiten Rückenmuskels im Verhältnis dieser Bewegung vom Rücken entfernt, muß sich notwendig durch die Kontraktion dieses Muskels, dessen Angriffspunkt hauptsächlich gegen das Darmbein hin liegt, der Rumpf oder der hintere Teil des Rückens heben« (Prechtl).

(6) Der kleine Brustmuskel oder Umroller des Oberarms (Musculus supracoracoideus) (Figur 565 ***B***, *23*) ist nach dem Musculus pectoralis der stärkste Armmuskel. Er entspringt, von diesem verdeckt, als doppelt gefiederter Muskel an der vorderen Brustbeinfläche im Winkel zwischen Kamm und Platte, sowie vom Korakoid und der Membrana sterno-coraco-clavicularis. Seine Sehne zieht, wie über eine Rolle, durch das Foramen triosseum (Figur 558, ***1***), läuft über die Gelenkfläche des Humerus hinweg (wo sie durch einen vom Os humeroscapulare festgehaltenen Sehnenring zieht, siehe unten, Seite 562) und inseriert dicht neben dem Caput humeri am proximalen Ende der Crista lateralis (dem Tuberculum laterale).

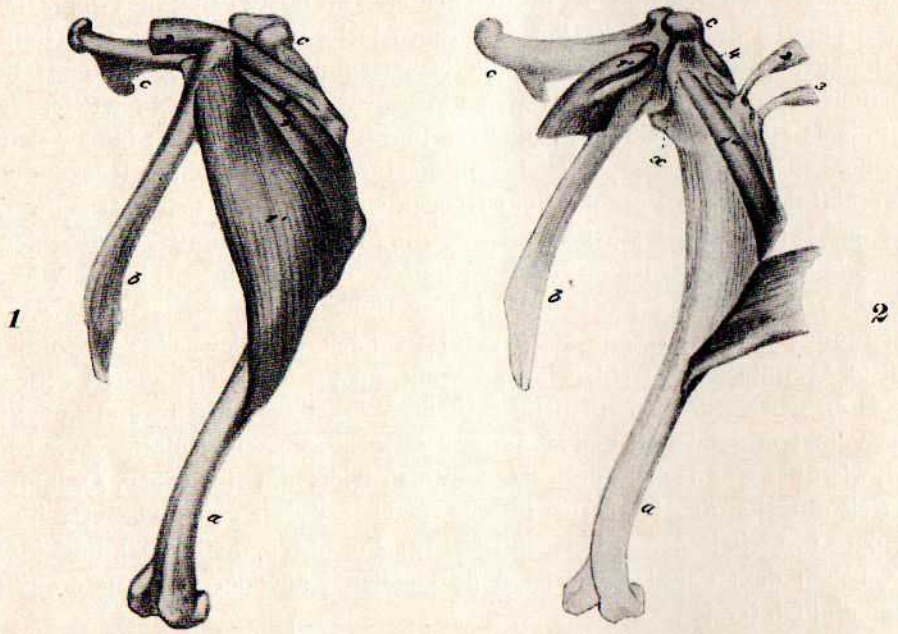
»Dieser Muskel ist es, der das nach Vollendung des Niederschlages an den Leib gezogene Oberarmbein umdreht, es zum Teil supinierend, zum Teil hebend, weshalb die Gelenkfläche des Oberarmkopfes mit der Achse des Humerus unter einem Winkel nach hinten umgebogen ist, weil sonst bei dieser Umrollung der Gelenkkopf aus dem Gelenk treten müßte. Die Lage dieses Muskels unten im Winkel des Brustbeinkammes hat einen doppelten Vorteil: den einen, daß sein Gewicht den Ballast nach unten und nach der Brust vergrößert; den zweiten, daß seine Kontraktion während der Umrollung und Hebung des Oberarms auf den Rumpf hebend wirkt, während dieser Muskel, wenn er, an der Schulter befestigt, von oben nach unten wirkte, einen Druck von oben nach unten hervorbrächte, so daß also bei dieser Einrichtung während der Bewegung, welche die Hebung des ganzen Flügels vor einem neuen Niederschlag bewirkt, der Druck nach abwärts vermieden wird« (Prechtl). Sein Antagonist ist

(7) der Ober-Schulterarmmuskel (Musculus scapulo-humeralis anterior). Er entspringt als kleiner, flacher Muskel vom Anfang der postglenoidalen Scapula und zieht zur Dorsalfläche des Humerus, wo er neben der

Fossa pneumo-anconaea inseriert. Seine Aufgabe ist es, die Erhebung und Umrollung des Oberarms zu begrenzen.

(8) Der Schulterblattmuskel (Musculus scapulo-humeralis posterior) (Figur 565, *9b*), stärker als der vorige, kommt vom kaudalen Ende der Scapula und setzt an der Dorsalfläche des Humerus nahe dem Tuberculum mediale an. Als Antagonist des Musculus deltoides minor zieht er den Oberarm nach Beendigung des Niederschlages an den Leib zurück.

(9) Der Unter-Schulterblattmuskel (Musculus subscapularis) (Figur 565 ***B***, *10*) entspringt vom Schulterblatt in 2 Portionen: die 1. vom lateralen Rande, die 2. von der ventralen Fläche. Sie ziehen beide vereinigt um den hinteren unteren Teil des Schultergelenkes und inserieren an dem hinteren unteren Teil des Tuberculum mediale. Funktion: Pronation und Senkung des Humerus.

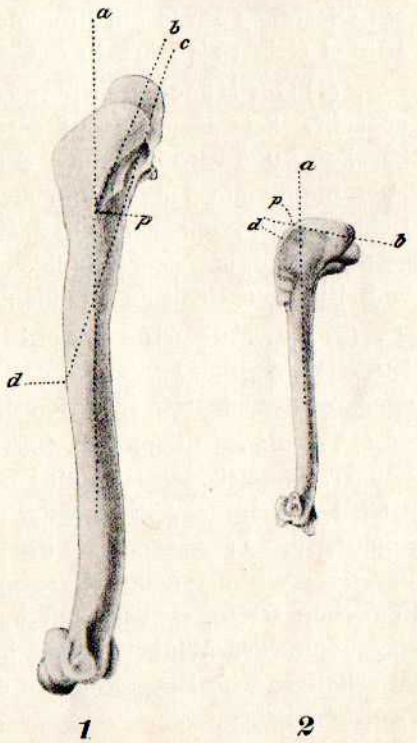


Figur 566. ACCIPITRES. — *Accipiter gentilis* Linnaeus (»Hühnerhabicht«): Humerus (*a*) in Dorsalansicht mit Scapula (*b*) und Korakoid (*c*); in (***1***) mit natürlicher Lagerung der Muskeln, in (***2***) nach Zurückschlagen der durchtrennten Muskeln dargestellt, um die Schultergelenkskapsel und den Ursprung einer Portion des Musculus deltoides major vom Os humero-scapulare zu zeigen. (*1'*, *1''*, *1'''*) die 3 Portionen des Musculus deltoides major; (*2*) Musculus supracoracoideus; (*3*) Musculus scapulo-humeralis anterior; (*4*) Musculus coraco-brachialis anterior; (*x*) Os humero-scapulare. (Nach G. Jaeger, 1857)

Os humero-scapulare. — Die Wirkung der am Oberarm angreifenden Muskeln wird erst recht verständlich durch die Kenntnis der Funktionen eines in der Kapsel des Schultergelenkes eingelagerten Sesambeins, des Os humero-scapulare, worüber wir Gustav Jaeger (1857) eine ausgezeichnet klare und gründliche Darstellung verdanken. Bei *den Passeres*, wo dieses Sesambein stark entwickelt ist und die Gestalt einer Pyramide hat, läuft die Sehne des Musculus supracoracoideus dort, wo sie über die Gelenkfläche des Humerus hinwegzieht, durch einen ihr als Rolle dienenden Sehnenring. Dieser Sehnenring enthält in seinem unteren Umfange eine keilförmiges Sesambein, das sich zwischen Korakoid und Humerus einschiebt und mit beiden artikuliert, und befestigt sich an der

vorderen Ecke des Humero-skapularknochens, so daß er an allen Verschiebungen desselben teilnehmen muß. Durch 2 in der Gelenkkapsel liegende Bänder, die sich am Os humero-scapulare befestigen — ein längeres, das schief nach hinten und außen zieht und sich an der Innenfläche des Humerus ansetzt; ein kürzeres, das schief nach hinten und innen verläuft, um sich am hinteren Umfang der Gelenkfläche der Scapula anzuheften — wird dieses Sesambein so fixiert, daß die von ihm festgehaltene Sehnenrolle für den Musculus supracoracoideus bei allen Stellungen des Oberarms die gleiche Richtung zur Achse dieses Knochens beibehält (nämlich auf der Höhe der Gelenkkopfkonvexität des Humerus verharrt) und somit auch die Wirkung des Muskels auf den Humerus in allen Stellungen die gleiche bleibt. Diese Wirkung besteht in der Abwickelung seiner Gelenkfläche in der Richtung des größten Durchmessers, also in der Erhebung des Humerus bei gleichzeitiger Supination.

Die Aufgabe des Humero-skapularknochens beschränkt sich indessen nicht darauf, der Sehne des Musculus supracoracoideus ihre Richtung zu erteilen, sondern sie besteht gleichzeitig darin, einem Kopfe des Musculus deltoides major als Ursprung zu dienen, damit dieser Muskel auch bei ausgestrecktem Flügel Rotationen zu bewirken vermag (Figur 566). Wenn nämlich die Achse des Humeruskopfes, wie bei den *Passeres* und besonders bei den *Pici* (Figur 567, *2*), einen großen Winkel mit der Achse des Humerusschaftes bildet, dann würden die Fasern des großen Deltamuskels, falls sie nur vom Akromion der Scapula und von der suprakorakoidalen und akrokorakoidalen Clavicula entsprängen, bei der Abduktion des Oberarms so außerordentlich verkürzt werden, daß ihre Kontraktion gar keine Wirkung mehr haben könnte. »Deshalb ist ihr Ursprung an die Stelle verlegt, wo die Bewegung vor sich geht, und somit erhält sich nicht nur ihre zu einer gehörigen Funktionierung nötige Länge, sondern auch die Richtung der Fasern zum Knochen.« Manchen Vogelordnungen geht ein Os humero-scapulare ab; es ist in diesen Fällen überflüssig, weil entweder die Abknickung des Humeruskopfes vom Humerusschaft nur gering ist und die Fasern des Musculus deltoides major daher sich unter sehr spitzem Winkel am Humerus anheften (*Galli*, Figur 567, *1*), oder weil ein weit vorspringendes Tuberculum laterale humeri die Knickung



Figur 567. Aves. — Humerus von *Lyrurus tetrix* Linnaeus (*1*) und *Picus viridis* Linnaeus (*2*). Jener mit wenig gegen die Humerusachse abgeknicktem Gelenkkopf und demzufolge ohne Os humero-scapulare, dieser mit stark gegen die Humerusachse abgeknicktem Gelenkkopf und demzufolge mit sehr großem Os humero-scapulare. (*a*) Achse des Humerusschaftes; (*b*) die durch den größten Durchmesser des Humeruskopfes gelegte Achse; (*c*) Richtung der vordersten Fasern des Musculus deltoides major; (*d*) deren Ansatzpunkt am Humerus; (*p*) Ansatzpunkt der Sehne des Musculus supracoracoideus. (Nach G. Jaeger, 1857)

der Supracoracoideus-Sehne, die sonst dem an diesem Sesambein befestigten Sehnenring zufällt, übernimmt (*Columbae*).

Muskeln zur Bewegung des Vorderarms

Gegen den Oberarm kann der Vorderarm nur gestreckt und gebeugt werden. Als Strecker wirken hauptsächlich die 3 Portionen des Musculus triceps, als Beuger hauptsächlich der Musculus biceps und Musculus brachialis inferior.

Der Musculus triceps (= Musculus anconaeus) (Figur 565, *11*) nimmt als mächtigster Strecker des Vorderarms die Dorsalseite des Humerus ein und besteht meist aus 3 Teilen: einem langen, der vom Halse der Scapula entspringt und mit einer starken Sehne an der Außenfläche des Olecranon inseriert, sowie 2 kurzen, die mit gesonderten Köpfen am Humerus entspringen und gemeinsam am Olecranon sowie am proximo-lateralen Bereich der Ulna inserieren. Diesem Muskel stehen als stärkste Beuger gegenüber:

(1) Der Musculus biceps (Figur 565, *26*), der die Ventralseite des Humerus bedeckt. Sein langer Kopf entspringt sehnig von der Ventralseite des Akrokorakoids und wird erst unter dem ihn bedeckenden Musculus pectoralis fleischig. Hier nimmt am Tuberculum mediale humeri der kurze Kopf seinen Ursprung. Beide Köpfe vereinigen sich, nachdem sie unter dem Musculus pectoralis hervorgetreten sind, und gehen in eine einfache oder doppelte Endsehne über, die unweit vom Ellbogengelenk an Radius und Ulna inseriert.

(2) Der Musculus brachialis inferior (Figur 565, *27*), ein rein fleischiger Muskel: Ursprung an der Ventralseite des distalen Humerusabschnittes, oberhalb der Trochlea ulnaris; Insertion distal von der medialen Gelenkpfanne der Ulna.

Von unbedeutenderem Querschnitt und geringer Faserlänge sind: 2 weitere Beuger, nämlich der Musculus ectepicondylo-ulnaris und entepicondylo-ulnaris; 2 Niederzieher des Vorderarms, Musculus pronator sublimis und pronator profundus, und 1 Antagonist der Niederzieher, Musculus ectepicondylo-radialis. Von ihrer Wirkung meint Prechtl, daß sie bei der Flugbewegung nicht unmittelbar in Aktion treten, sondern nur dazu dienen, den distalen Flügelteil je nach der eingenommenen Winkelstellung in seiner steifen Verbindung mit dem Oberarm zu erhalten, wobei insbesondere die Niederzieher dem Luftwiderstand entgegenzuwirken haben.

Muskeln zur Bewegung der Mittelhand und der Finger

Die wichtigsten Flugfedern sind die Handschwingen, welche sämtlich an der Mittelhand und den Fingern befestigt sind. Zahlreiche Muskeln regeln dadurch, daß sie auf die knöcherne Stütze der Handschwingen einwirken, deren Stellung zueinander und zur proximalen Flügelfläche und vermögen sie durch wechselnde Zusammenarbeit mannigfach abzuwandeln. Sie stehen somit im Dienste der feinen Steuerung des Fluges, soweit sie nicht lediglich Strecker oder Beuger des gesamten Handflügels sind.

Wir ordnen auch diese Muskeln nach ihrem Ursprung an, der bei der einen Gruppe am Humerus, bei einer anderen am Vorderarm und bei der dritten am Metacarpus liegt.

a) Ursprung am Oberarm

Vom distalen Ende des Humerus entspringt eine Anzahl von Beugern und Streckern der Mittelhand und der Finger; die Beuger liegen auf der ulnaren, die Strecker auf der radialen Seite der Extremität. Infolge dieser Anordnung werden bei Beugung des Ellbogengelenkes die Beuger passiv gestreckt, während die Streckung des Ellbogengelenkes zur passiven Streckung der Extensoren führen

muß. So wirkt denn diese Einrichtung im gleichen Sinne wie der Mechanismus der Gelenkflächen (oben, Seite 555). Es gehören hierher:

(1) Der lange Strecker der Mittelhand (Musculus extensor metacarpi radialis, Gadows Muskel Nr. 88, Figur 565 *C*, *14*). Ursprung am distalen Teil der lateralen und ventralen Fläche des Humerus; Insertion an der Kuppe des Daumenhöckers des Metacarpus, nachdem der Muskel über die Radialseite des Vorderarms hinweggezogen ist.

(2) Der Rückwärtswender des großen Fingers (Musculus extensor digitorum communis, Figur 565 *C*, *16*). Er entspringt vom äußeren Gelenkknorren des Humerus, verläuft zwischen Radius und Ulna und inseriert am dorso-radialen Basalrand der Grundphalanx des 2. Fingers, nachdem er zuvor meist eine Zweigsehne an die Phalanx des 1. Fingers abgegeben hat. Nach der Ansicht von Prechtl hat dieser Muskel folgende Funktion: Supination der Grundphalanx des 2. Fingers, wodurch die daran befestigten Handschwingen (die 2. und 3.) mit ihren Fahnen etwas von vorn nach hinten gedreht werden, so daß sie jalousieartig nebeneinander zu stehen kommen. »Diese Richtung erhalten die Schwungfedern unmittelbar vor der Ausstreckung des Flügels vor dem Niederschlage, wodurch bei der Bewegung des vorher zusammengezogenen Flügels nach auswärts der Luftwiderstand vermieden wird, indem die Schwungfedern die Luft mit ihren schmalen, scharfen Bärten getrennt durchschneiden.« Zur Sicherung seiner supinierenden Wirkung ist der Muskel auf der Dorsalseite des Metacarpale II in einer tiefen Rinne eingelassen (Figur 75, *1*). »Die zum Daumen ziehende Sehne zieht den Lenkfittich (= Daumenfittich) ein, damit dieser bei der Ausstreckung des Flügels keinen Widerstand verursache.«

(3) Der Antagonist des langen Mittelhandstreckers (Musculus flexor carpi ulnaris, Figur 565, *30*) nimmt seinen Ursprung am Epicondylus medialis des Humerus, läuft sehnig medial am Olecranon vorbei, hier von einer Sehnenschlinge umfaßt, und zieht dann als ulnarster aller Muskeln an der Medialseite des Vorderarms zur Hand, wo er sich mit 2 Sehnen, einer radialen und einer ulnaren, am radialen Rand des ulnaren Karpalknochens anheftet.

In seinem radialen Teil ist dieser Muskel »der Antagonist des langen Mittelhandstreckers, indem er nicht nur in seiner Wirkung mit dem letzteren den Vorderarm mit der Mittelhand in jedem stumpfen Winkel bis zum Rechten während des Fluges und Niederschlages festhält, sondern auch der zu starken Streckung der Mittelhand nach vorn entgegenwirkt, was um so mehr notwendig ist, als die auf die Hand- und Fingerknochen aufgelegten Federn beim Niederschlag einen Druck nach vorwärts erleiden, der die Mittelhand horizontal nach vorn oder aus ihrer Einlenkung mit dem Vorderarm zu drehen sucht« (Prechtl).

Die ulnare Sehne dieses Muskels stellt ein die Spulen der Armschwingen verbindendes Band dar, das an jede Spule ein schräg distalwärts ziehendes Sehnenzipfelchen abgibt. Verkürzt sich der Muskel, so werden die Armschwingen abwärts, also dem Luftwiderstand entgegen, niedergezogen.

(4) Der lange Mittelhandbeuger (Musculus flexor metacarpi ulnaris, Gadows Muskel Nr. 89, Figur 565 *C*, *15*) entspringt sehnig an der Lateralseite des äußeren Gelenkknorrens des Humerus, zieht längs der radialen und oberen Seite der Ulna und befestigt sich mit einer langen Sehne, welche am distalen Ulnaende von einem Haftbande fixiert wird, an der proximalen Hälfte des Meta-

carpale II, etwas distal vom Abgang des Metacarpale III, oft an einem stark ausgebildeten Vorsprung, der Tuberositas muscularis (Figur 75). Seine Funktion ist die Einziehung der Flügelspitze, die dabei gleichzeitig eine leichte Rotation nach außen erfährt. Bei den Reptilien hat dieser Muskel als Musculus extensor metacarpi ulnaris die Mittelhand nicht zu beugen, sondern zu strecken.

(5) Der lange Fingerbeuger (Musculus flexor digitorum sublimis, Figur 565, *37*). Er entspringt sehnig von der Medialseite des inneren Gelenkknorrens des Humerus, zieht mit seiner Endsehne radial über den ulnaren Karpalknochen und inseriert an der 1. und 2. Phalanx des 2. Fingers. Lateral geht er in eine starke Aponeurose über, die sich vom inneren Condylus des Humerus bis zum ulnaren Karpalknochen erstreckt und an jede Armschwingenspule ein Sehnenzipfelchen abgibt. Funktion vermutlich: Zurückziehung der Arm- und Handschwingen in die Ruhelage.

b) Ursprung am Vorderarm

Am Vorderarm entspringen:

(1) Der kurze Mittelhandstrecker (Musculus extensor pollicis longus, Figur 565 *C*, *17*), der vom Radius zum Daumenhöcker (dem mit dem Metacarpale II ankylosierten Metacarpale I) zieht und die Mittelhand unabhängig von den Bewegungen des Ellbogengelenkes streckt.

(2) Der kurze Mittelhandbeuger (Musculus ulno-metacarpalis dorsalis). Er zieht von der Lateralseite des distalen Ulnaendes zum Metacarpale III und unterstützt den langen Mittelhandbeuger.

(3) Der Niederzieher der Mittelhand (Musculus ulno-metacarpalis ventralis, Figur 565, *19*), von ähnlichem Verlauf wie der vorige, »zieht die Mittelhand abwärts, dem Luftwiderstande entgegen, indem er dabei etwas proniert, folglich dem Handflügel eine etwas nach vorn gewölbte Stellung gibt« (Prechtl).

(4) Der Strecker des 2. Fingers (Musculus extensor indicis longus, Figur 565, *18*). Verlauf von der ulnaren Seite des Radius, das Spatium interosseum fast ganz ausfüllend, zur Basis der 2. Phalanx des Index. Er bewirkt nach Prechtl die Streckung der beiden Glieder des 2. Fingers in die Sagittalebene der Mittelhand. »Durch diese Streckung werden die 6 ersten Schwungfedern auseinandergezogen, so daß ihre Ausschnitte frei werden oder überhaupt der äußerste Teil des Flügels gehörig entfaltet wird, was unter jedem Winkel der Mittelhand mit dem Vorderarm geschehen kann.«

(5) Der Vorwärtswender des 2. Fingers (Musculus flexor digitorum profundus, Figur 565, *33*). Er entspringt fleischig an der proximalen Hälfte der Ulna, und zwar auf der medialen Partie ihrer Radialseite, geht mit einer langen Sehne über eine Rinne des ulnaren Karpalknochens, läuft über einen Höcker an der Streckseite der Grundphalanx des 2. Fingers unter der Sehne des vorigen Muskels weg und inseriert palmar an der Basis der 2. Phalanx. Er ist nach Prechtl ein Hilfsmuskel des vorigen, zieht jedoch bei der Streckung den 2. und 3. Finger abwärts und proniert sie zugleich, durch welche Drehung die 6 äußersten Schwungfedern, die vermöge der Streckung entfaltet oder auseinandergezogen werden, in die Vortriebsstellung (unten, Seite 570) geraten.

c) Ursprung am Metacarpus

Es entspringen am Metacarpus und dienen zur Bewegung der Finger:

(1) Der Niederzieher des 2. Fingers (Musculus abductor indicis, Figur 565, *37*), der die Grundphalanx des 2. Fingers niederzieht.

(2) Der Beuger des 2. Fingers (Musculus flexor digiti tertii, Figur 565, *39*). Er setzt am hinteren Rande des 3. Fingers an, und da dieser innig mit dem 2. Finger verbunden ist, so zieht er beide Finger zugleich rückwärts, mit dem Erfolg, daß sich die distalen Handschwingen untereinanderschieben.

(3) Der lange Daumenstrecker (Musculus abductor pollicis), der den Daumen nach vorn und abwärts zieht.

(4) Der kurze Daumenstrecker (Musculus extensor pollicis brevis, Figur 565, *20*), der den Daumen streckt, ohne ihn abwärts zu ziehen.

(5) Die Einwärtszieher des Daumens (Musculus adductor pollicis, Figur 565, *36*, und Musculus flexor pollicis, Figur 565, *35*), welche den Daumen gegen den 2. Finger ziehen, so daß der Daumenfittich wieder unter den Flügel zu liegen kommt.

(6) Der Vorleger der 1. Handschwinge (Musculus interosseus dorsalis, Figur 565, *21*), der das 2. Glied des Index streckt und die an ihm befestigte distalste Handschwinge vorschiebt, so daß sie unter der nächsten Schwungfeder hervortritt.

(7) Der Zurückschieber der 1. Handschwinge (Musculus interosseus palmaris, Figur 565, *38*), ein doppelt gefiederter Muskel, der dem vorigen entgegenwirkt.

Flügelfläche

Die Ruderfläche des Flügels wird größtenteils von den Schwungfedern gebildet, findet aber eine wesentliche Ergänzung durch die vordere Flughaut (Propatagium) und die hintere Flughaut (Metapatagium) (siehe oben, Seite 89, Figur 95).

Propatagium und Metapatagium

Die vordere Flughaut füllt den um etwa 130° geöffneten Winkel aus, den bei ausgestrecktem Flügel Oberarm und Vorderarm miteinander bilden; da in dieser Stellung beide Knochen supiniert sind, so bildet die Flughaut mit der Horizontalen einen Winkel (»positiven Anstellwinkel«). Als Hautduplikatur wird sie durch 2 größtenteils sehnige Muskeln gespannt, den langen und den kurzen Spannmuskel, die beide an der vorderen Schultergegend entspringen.

Der lange Spanner der vorderen Flughaut (Tendo propatagialis longa, Figur 565 ***A***, *162*) wird gebildet durch die gemeinsame Endsehne mehrerer Muskeln; in sie gehen außer einer Portion des Musculus deltoides major (Figur 565 ***C***, *8c*) gewöhnlich noch Portionen des Musculus pectoralis oder (und) des Musculus cucullaris (Figur 565 ***A***, *22c*) oder des Musculus biceps (Figur 565, *26a*) über. Diese Spannsehne, die entweder in ganzer Ausdehnung diffus elastisch ist oder nur in ihrer proximalen Hälfte eine elastische Partie hat, liegt im freien Rand der Flughaut und setzt sich gewöhnlich am Daumenhöcker des Metacarpus oder auch am ulnaren Radiusende oder am radialen Karpalknochen an; bei den *Striges* bildet sie vor der Insertionsstelle ein starkes Sesambein aus.

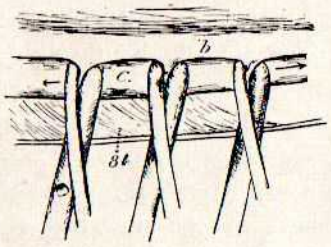
Der kurze Spanner der vorderen Flughaut (Tendo propatagialis brevis, Figur 565, *165 bis 167*) enthält (außer bei *Steatornis*) im Gegensatz zum vorigen keine elastischen Fasern; er entspricht der Endsehne einer von der Clavicula entspringenden Portion des Musculus deltoides major (Figur 565 ***C***, *8c*) oder noch dazu der Endsehne einer pectoralis-Portion und geht in die laterale Ursprungssehne des Musculus extensor metacarpi radialis über, wobei er bei den *Accipitres* Sehnenzipfelchen zu den Armschwingenspulen abgibt.

Die andere Hautduplikatur, die hintere Flughaut, ist die Trägerin der sogenannten »Tertiärschwingen« (Remiges tertiariae, oben, Seite 28), welche bei ausgestrecktem Flügel dessen Tragfläche vergrößern helfen, da sie die Lücke zwischen Armschwingen und Rumpf ausfüllen. Sie wird gespannt durch ein dünnes Bündel des Musculus serratus superficialis, dessen Fasern von der 2. bis 4. Rippe kommen und größtenteils am kaudalen Ende der Schulterflur inserieren. Vielfach erhält dieses Muskelbündel Zuschüsse von Fasern des Musculus latissimus dorsi, die sich von dessen hinterer Portion abspalten und am Bauche des langen Kopfes des Musculus triceps anheften.

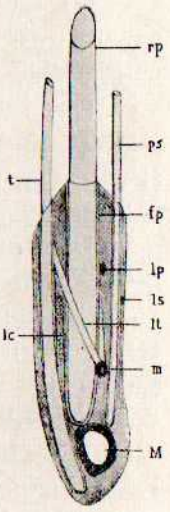
Schwungfedern

Die echten Schwungfedern stützen sich auf das Flügelskelett und nehmen mit der Entfernung ihres Ansatzes vom Drehpunkt dieses Hebelarmes an Stärke und Elastizität, meist auch an Länge zu. Nach ihrer Befestigungsweise und flugmechanischen Aufgabe werden sie zu 2 Gruppen zusammengefaßt, dem aus den Handschwingen bestehenden Handfittich oder Triebfittich (von Prechtl als »Schwinge« bezeichnet) und dem aus den Armschwingen zusammengesetzten Armfittich oder Tragfittich (Prechtls »Fächer«).

Die Handschwingen finden ihre Stütze an den Knochen der Mittelhand und den Fingern (Figur 565 ***A*** und ***B***). Ihre Zahl beträgt in der Regel 10. Unter ihnen liegt die distalste mit der ganzen Länge ihrer Spule in einer Rinne der Endphalanx des 2. Fingers, bildet also die geradlinige Fortsetzung der langen Achse der Hand. Die beiden nächstfolgenden liegen auf der Grundphalanx des 2. Fingers, und zwar so, daß sie mit der langen Achse dieses Knochens einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel einschließen. Zur Vergrößerung der Stützfläche ist dieses Fingerglied auf der ulnaren Seite stark verbreitert und abgeplattet. Die 4. Handschwinge findet ihre Stütze am Glied des 3. Fingers, dem sie sich in seiner ganzen Länge anlegt.



Figur 568.



Figur 569.

Figur 568. Accipitres. — *Accipiter gentilis* Linnaeus (»Hühnerhabicht«): *Insertion der Armdeckfedern* proximal von den zugehörigen Armschwingen. Links proximal, rechts distal. (Nach Pellissier, 1923)

Figur 569. Lari. — *Larus-Spezies*: *schematischer Querschnitt durch den Handflügel* in der Mitte des Metacarpus, parallel zu den Schwungfedern, um die Befestigung der Handschwinge (*rp*) am Metacarpale III (*m*) und Metacarpale II (*M*) und ihre Deckung durch die obere (*t*) und untere (*ps*) Deckfeder zu zeigen. (*fp*) Follikel der Handschwinge; (*lc, lp, ls*) elastische Ligamente; (*lt*) straffes Ligament für die Deckfeder. (Nach Robin & Chabry, 1884)

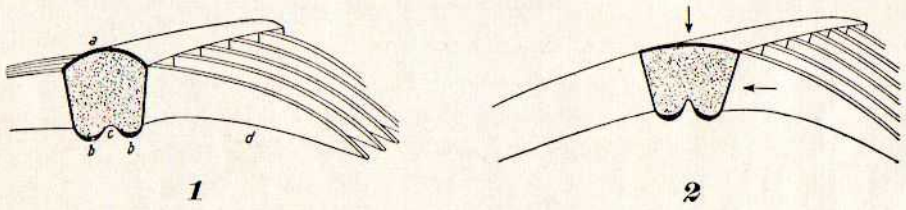
Die 5. bis 10. Handschwinge endlich stützen sich auf die beiden Äste des Mittelhandknochens, die sie trennende Längslücke überbrückend (Figur 569).

Die Armschwingen sind nur mit der Spitze ihrer Spule am Periost der Ulna befestigt (Figur 33). Ihre Zahl ist großem Wechsel unterworfen; wir werden auf die Zusammenhänge zwischen Armschwingenzahl und Flugart, Flächenbelastung und anderen Faktoren später eingehen.

Alle Schwungfedern decken einander nach Art von Dachziegeln in der Weise, daß auf der Oberseite ihre Vorderränder freiliegen. Die Lücken, die an der Basis der Schwungfedern frei bleiben, werden durch obere und untere Deckfedern geschlossen, die durch die Art ihrer Insertion die Auflage der Schwingen verstärken. Es kreuzen nämlich die (proximal inserierenden) Armdecken die zu ihnen gehörige Armschwinge (Figur 568); die Handdecken dagegen legen sich mit ihrem verhältnismäßig äußerst starken Schaft in ganzer Länge dem Schaft der zugehörigen Handschwinge auf (Figur 569).

Bau der Schwungfedern

Wir müssen uns im wesentlichen damit begnügen, an das zu erinnern, was oben, Seite 14 bis 16, über die Gliederung der Feder gesagt worden ist, eine Gliederung, welche es ermöglicht, »daß die gesamte Fläche der Fahne ohne schädliche Faltenbildung und Zerrung leicht jeder beliebigen Biegung des Federschaftes folgen kann« (Ahlborn). Es sei nochmals erwähnt, daß der Schaft 2-zeilig befiedert ist und damit zum Träger der Federfahne wird, die sich aus den Ästen (Rami) und ihren Strahlen (Radii) aufbaut. An den Schwungfedern unterscheidet man die beiden, durch den Schaft getrennten Hälften der Fahne als Außenfahne (oder Vorderbart) und Innenfahne (oder Hinterbart).



Figur 570. Aves. — *Querschnitt durch eine Handschwinge*, in *1* entspannt, in *2* durch Biegung nach oben und vorn gespannt. (Nach Ahlborn, 1921)

Der Schaft einer Schwungfeder hat annähernd quadratischen Querschnitt und ist zur Erhöhung seiner Stabilität und Biegsamkeit von lufthaltigen Markzellen erfüllt, die in bestimmten Zug- und Druckrichtungen angeordnet sind. Die dorsale Fläche des Schaftes wird von einer flach gewölbten, kräftigen Hornlamelle gebildet, seine Seiten sind dünnwandig und gerade »und unten bilden sich neben einer mittleren Furche 2 kräftige rinnenförmige U-Träger aus, die durch eine nach innen vortretende und verjüngte elastische Brücke über die mediane Furche hin miteinander verbunden sind und so einen auch gegen seitlichen Druck federnden wellenförmigen Mechanismus bilden« (Ahlborn) (Figur 570).

Jeder ungespannte Schwungfederschaft ist in 2 Ebenen (der sagittalen und der transversalen) gekrümmt, und zwar ist er um einen geringen Betrag, am stärksten im Spitzendrittel, sowohl nach vorn wie dorsalwärts konvex (Figur 571).

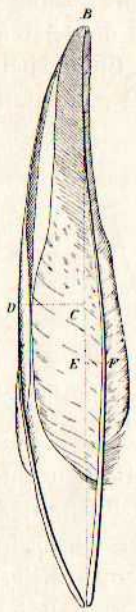
Außen- und Innenfahne sind an den inneren Armschwingen gewöhnlich fast vollkommen symmetrisch gebaut. Die Symmetrie weicht aber, je weiter die Schwinge vom Ellbogengelenk entfernt eingepflanzt ist, einer um so stärkeren Asymmetrie, und zwar erfährt die Außenfahne eine zunehmende Verschmälerung. Hand in Hand damit geht an den Flügeln, die nach dem Typus des »Schwebeflügels« (unten, Seite 580) gebaut sind, eine ziemlich unvermittelte Verjüngung sowohl der Außenfahne wie der Innenfahne der Handschwingen. Diese Verjüngung reicht dann um so weiter gegen die Basis der Feder hinab, je näher die betreffende Feder der Spitze des Flügelskeletts liegt (Figur 586,*2*). So gebaute

Handschwingen werden als »Vortriebfedern« bezeichnet; auf ihre Aufgabe im Dienste der Fortbewegung werden wir noch zu sprechen kommen.

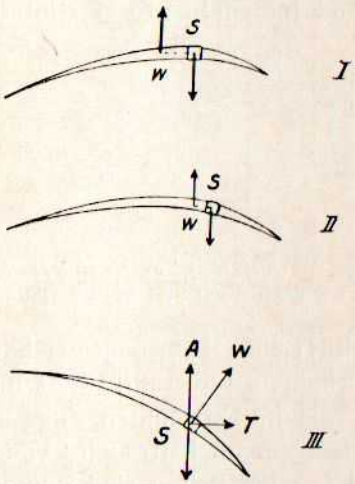
Die Äste (Rami) der Schwungfedern stehen »hochkant« und sind dadurch besonders geeignet, einem Druck Widerstand zu leisten, der senkrecht zur Federfahne wirkt. An der Innenfahne sind sie schwächer gebaut als an der Außenfahne.

Spannung der Schwungfeder

Wirkt ein starker Luftdruck von unten oder, wie es im Fluge bei den vorderen Handschwingen geschieht, schräg von vorn und unten gegen die Federfläche, so wird sie »gespannt«. Dabei schwinden die Krümmungen, die dem Schaft der ungespannten Schwungfeder eigen sind. Der Schaft bildet in der Sagittalebene eine gerade Linie, in der Transversalebene schlägt nahe der Flügelspitze die dorsalkonvexe Krümmung in eine dorsal-konkave Krümmung um, und die ganze Feder erfährt eine leichte Drehung um ihre Längsachse im Sinne einer Pronation ihrer Spitzenhälfte, teilweise eine Folge des Umstandes, daß die breite Innenfahne dem Luftdruck eine größere Angriffsfläche bietet als die schmale Außenfahne (Figur 572).



Figur 571.



Figur 572.

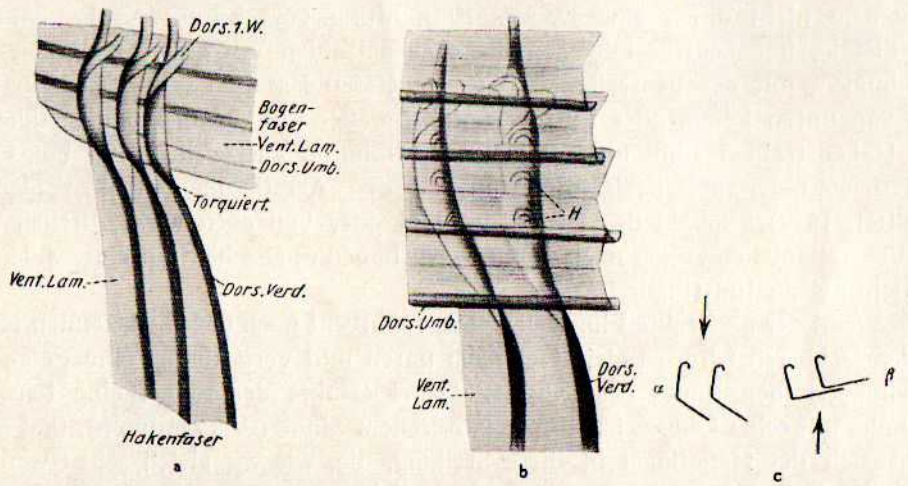
Figur 571. Accipitres. — *Aquila chrysaëtos* Linnaeus (»Steinadler«): *Handschwinge in Dorsalansicht und in Seitenansicht*, um die Krümmung des Schaftes in 2 Ebenen und die Verjüngung beider Fahnen zu zeigen. (*D* bis *C*) ventrale Schaftkrümmung; (*E* bis *F*) horizontale Schaftkrümmung. Verkleinerung $^1/_4$. (Nach Ahlborn, 1896)

Figur 572. Aves. — *Profil einer freien Schwungfeder*, die im Flügelschlag unter dem Einfluß des Luftwiderstandes *W* um den Schaft *S* so weit gedreht wird, bis das Kräftepaar verschwindet und *W* den Auftrieb *A* und den Vortrieb *T* ergibt. (Nach Ahlborn, 1921)

Dabei werden nun die Rami der Außenfahne, die unter einem spitzeren Winkel vom Schaft entspringen als die Rami der Innenfahne (20° gegenüber 40°), dichter zusammengeschoben und so gespannt, daß sie sich nach unten krümmen und die Außenfahne nun eine nach unten offene Wölbung erfährt. Gleichzeitig vergrößert sich die Fläche der nach oben ausweichenden Innenfahne und infolgedessen verstreicht die Wellung, die der Innenfahne im ungespannten Zustande eigen ist. Besonders stark wirkt sich dies an den Vortriebfedern des »Schwebeflügels« aus, deren ganzer Bau darauf abzielt, zu verhindern, daß ihre Torsion durch die Außenfahne der nach innen benachbarten Schwungfeder eingeschränkt und

behindert werde; die oben besprochene Verschmälerung ihrer beiden Fahnen hat also »offenbar den Zweck, das Freiwerden der Federspitzen zu ermöglichen« (Ahlborn).

Wir hoben vorhin (Seite 569) hervor, daß die beiden Fahnen der Armschwingen nahezu gleich breit sind, daß aber die relative Breite der Außenfahne einer Handschwinge um so geringer ist, je weiter distal sie eingepflanzt ist. Wie verhält sich nun die Lage des Druckmittelpunktes zur Lage des Federschaftes während des Fluges an diesen Federn? Wird eine ebene Fläche senkrecht gegen die anströmende Luft geführt, so ist der Druck am größten in ihrer Mitte und nimmt nach den Rändern gleichmäßig ab, da die hier abfließende Luft den Widerstand verringert. Wird diese Fläche jedoch nach unten und vorn geführt, so wandert der Mittelpunkt des Luftwiderstandes nach vorn, und zwar um so



Figur 573. Aves. — *Lage der Hakenstrahlen und Bogenstrahlen einer Schwungfeder.* Ansicht von oben. ***a,*** Öffnung der Ventrallamellen bei einem von oben auf die Federfahne wirkenden Druck; ***b,*** Verschluß derselben bei einem Druck von unten; ***c,*** Querschnittsbilder bei einem Druck von oben (α) und von unten (β). — (*Dors. 1. W.*) 1. dorsale Wimper; (*Dors. Verd.*) Krempe; (*Dors. Umb.*) dorsale Umbiegung der Ventrallamelle; (*H*) Häkchen; (*Vent. Lam.*) Ventrallamelle. (Nach Spöttel; aus Biedermann, 1928)

mehr, je kleiner der Anstellwinkel der Fläche gewählt wird — mit dem Erfolg, daß der Vorderrand der Fläche aufwärts gedreht wird. Bei den Armschwingen liegt der Schaft in der Flugrichtung; der Mittelpunkt des Luftdruckes wandert also an ihm entlang. Dagegen nimmt der Winkel, den die Handschwingen mit der Flugrichtung bilden, von der proximalsten nach der distalsten rasch zu, und damit wird auch der Druckmittelpunkt an ihnen mehr und mehr nach dem Vorderrande verlegt. Es zeigt also die Lage des Federschaftes an den Schwungfedern annähernd genau die Lage an, die der Druckmittelpunkt an der betreffenden Feder während des Niederschlages im freien Fluge annimmt; der Teil des Luftdruckes, den die schmale Außenfahne einer Handschwinge zu tragen hat, ist annähernd gleich demjenigen, der auf die breite Innenfahne einwirkt. Wären die Fahnen auch an den Handschwingen symmetrisch gebaut, so würde sich die Außenfahne im Fluge empordrehen und die Vorwärtsbewegung hemmen (Marey, Ahlborn 1896).

Wirkung des Luftdruckes an den Federstrahlen

Der Widerstand, den der Luftstrom an der Federfahne findet, wird in wirksamer Weise vergrößert durch das Verhalten der Strahlen (Radii), die an den Schwungfedern besonders dicht angeordnet sind. Wir haben ihren Bau und die Verankerung der Hakenstrahlen in die Bogenstrahlen bereits früher (Seite 16 bis 17) kennen gelernt. Wirkt nun ein Luftdruck von unten gegen die Fahne, so wird an den Hakenstrahlen der hohe flache Basalteil, der als »Ventrallamelle« bezeichnet sei und im Ruhezustand der Feder nach unten herabhängt, um annähernd 90° nach oben, gegen den verdickten, umgekrempelten dorsalen Rand des nächstfolgenden Hakenstrahles gedreht, so daß ein luftdichter Verschluß zustande kommt. In derselben Weise äußert sich die Wirkung des Luftdruckes an den Bogenstrahlen. Beide Strahlenkategorien erfahren also unter der Einwirkung des Luftstromes im basalen Teil eine Torsion. Diese würde zur Folge haben, daß die Häkchen aus ihrer Verankerung in der Krempe der Bogenstrahlen herausgedreht werden müßten, wäre dem nicht durch eine weitere Einrichtung vorgebeugt. Es ist nämlich der distale, häkchentragende Teil der Hakenstrahlen um etwa 90° gegen den proximalen, mit der Ventrallamelle ausgestatteten Basalteil gedreht (Figur 21). Ein von unten kommender Luftdruck führt daher nur dazu, daß die Häkchen der Hakenstrahlen »ihre uhrfederartige Krümmung ausgleichen und längs der betreffenden Krempe nach außen bis zu den Arretierungszähnchen gleiten« (Spöttel, 1914). Sobald der Druck nachläßt oder von oben wirkt, drehen sich die Ventrallamellen wieder nach unten — wir haben es also hier mit einer Jalousievorrichtung zu tun (Figur 573).

Erteilung des Vortriebes

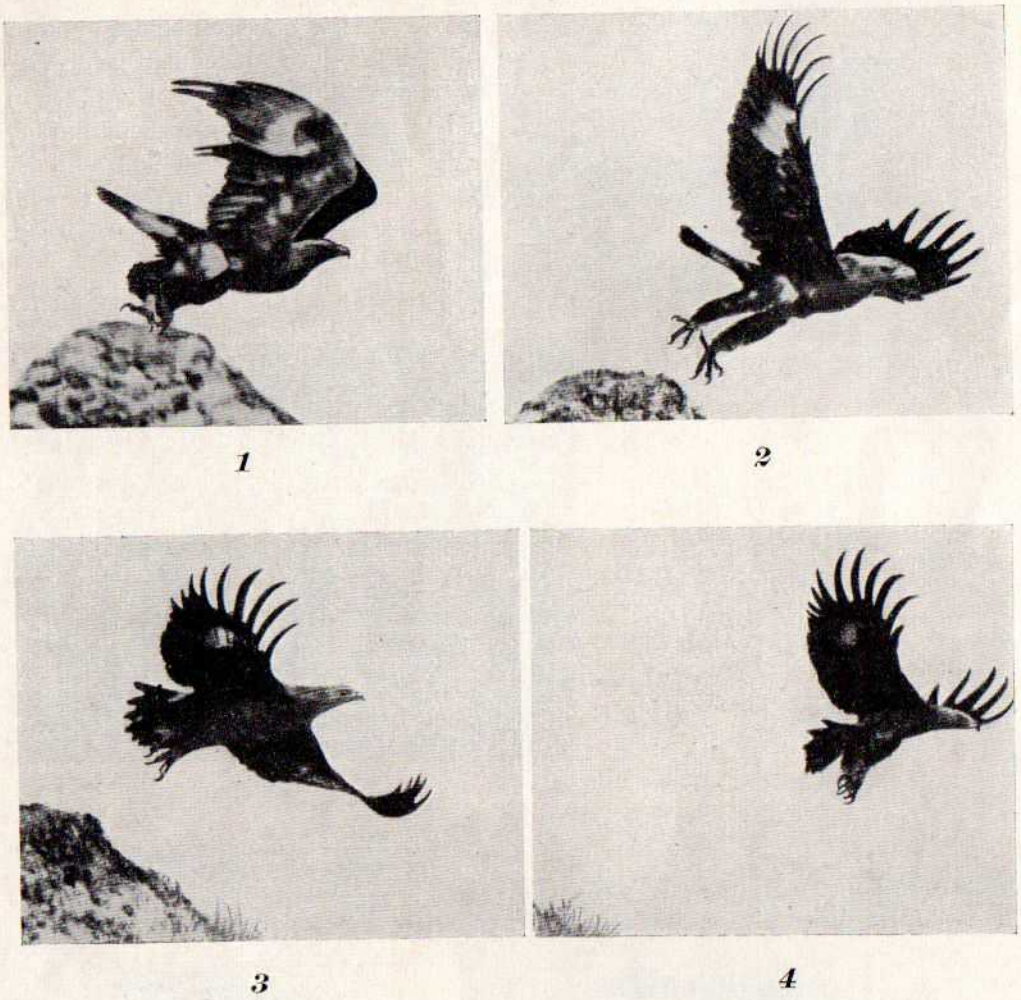
Wenn der gestreckte Flügel von einer senkrecht nach unten wirkenden Kraft niedergeschlagen wird, so gleitet er nach unten und vorn aus — eine Folge des unsymmetrischen Baues des Flügels. Dabei erfährt der Flügel eine teilweise Drehung um seine Längsachse in pronatorischem Sinne (»Verwindung«), und zwar dreht sich der Handflügel in diese Stellung, die, wie wir gleich sehen werden, zur Folge hat, daß der Niederschlag nicht allein zur Hebung, sondern auch zum Vorwärtstreiben des Vogels führt. Der Handflügel ist es, der den Vogel vorwärtstreibt und ihn zugleich hebt, der Armflügel dagegen, der gegen den Flugwind angestellt bleibt, hat im wesentlichen nur die Aufgabe, den Vogel zu heben und zu tragen.

Außer den Handschwingen wirken indessen noch andere Teile des Flügels dazu mit, dem Vogel Vortrieb zu erteilen, indem auch sie dazu beitragen, den Luftwiderstand in eine von unten nach oben und eine von hinten nach vorn wirkende Komponente zu zerlegen. Das sind vor allem die vordere Flughaut und der Daumenfittich.

Die vordere Flughaut (oben, Seite 567) entspricht einer gewölbten Fläche, die bei Beginn des Niederschlages mit der Horizontalen einen Winkel von etwa 60° (»Anstellwinkel«) bildet und deren verdickter Vorderrand den Impuls der Luftteilchen, welche unter dem Druck des Flügelschlages nach vorn auszuweichen streben, für den Vortrieb nutzbar macht.

Noch größer ist in diesem Sinne die Wirkung des Daumenfittichs oder Afterflügels (oben, Seite 31). Er besteht aus 3 bis 4, selten mehr kurzen und dabei äußerst steifen, in der Länge wie in der Breite gekrümmten Federn, die an der oberen und vorderen Seite des pyramidenförmig gestalteten Daumengliedes innig befestigt sind. Nicht weniger als 4 Muskeln regeln, wie wir gesehen haben,

die Bewegungen dieses Fingers, unter denen der stärkste, der lange Daumenstrecker, den Daumen nach vorn und abwärts zieht, so daß der an ihm befestigte Daumenflügel unter dem Vorderrande des Flügels hervortritt und, in der Richtung des Gegenwindes einschneidend, das Ausweichen der Luft um den Vorderrand des Flügels verhindert. In diesem Sinne wirkt der Daumenfittich bei Ruderfliegern mit großer Belastung der Tragflächen besonders in den ersten Phasen



Figur 574. ACCIPITRES (Aquilidae). — *Aquila chrysaëtos* Linnaeus (»Steinadler«): *Abflug*. Der Vogel stößt sich kräftig ab und bringt Ober- und Vorderarme in nahezu vertikale Stellung, bevor das Handgelenk gestreckt wird. In (*3*) hat der Arm seine tiefste Stellung angenommen, in (*4*) beginnt er sich bereits wieder zu heben, während die Handschwingen ihren tiefsten Punkt noch lange nicht erreicht haben. Zu beachten in (*2*) die starke pronatorische Drehung der Vortriebfedern und die Ausstreckung des Daumenfittichs, in (*3*) die pronatorische Verwindung der ganzen Hand. (Nach einer Filmaufnahme von C. W. R. Knight, 1927)

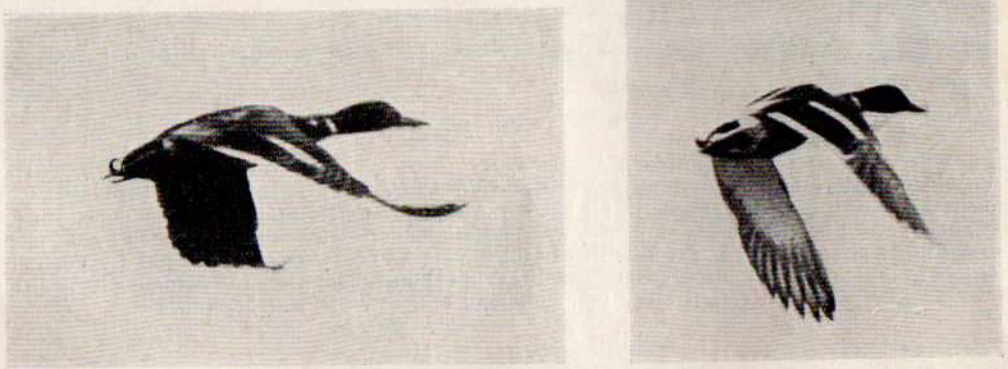
des Abfluges; nach Erreichung der vollen Fluggeschwindigkeit wird er zurückgenommen, um erst bei der Landung wieder in Funktion zu treten und dann das Ausbalancieren des Körpers bei stark herabgesetzter Fluggeschwindigkeit zu erleichtern.

Ruderflug

Marey (1883) und nach ihm viele andere, mit neuen Fragestellungen vor allem Demoll (1930), haben die Kinematographie zum Studium des Vogelfluges herangezogen, und es ist dadurch gelungen, die Bewegungen des Flügels beim Niederschlag und bei der Hebung ziemlich genau zu analysieren.

Die Schilderung des Verlaufs dieser Bewegungen läßt keine Verallgemeinerung zu. Der Verlauf hängt im einzelnen nicht nur ab von der Flügelform und von der Flugphase, sondern, wie Demoll gezeigt hat, auch von der Masse des Vogels.

Figur 575. ANSERES (Cygninae). — *Cygnus olor* Linnaeus (»Höckerschwan«): äußerster *Hochschlag* und äußerster *Tiefschlag* des Flügels, wahrscheinlich vor Beginn des »freien Fluges«. (Nach Bengt Berg, 1928)

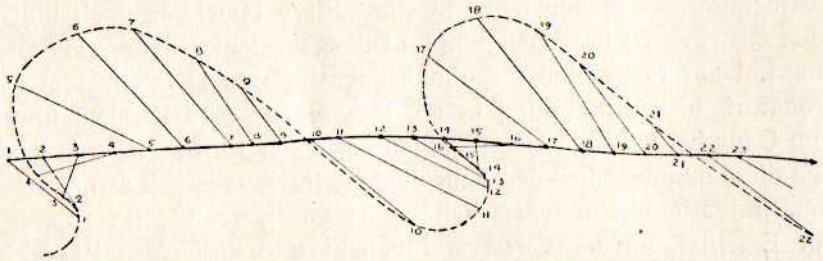


1 **2**

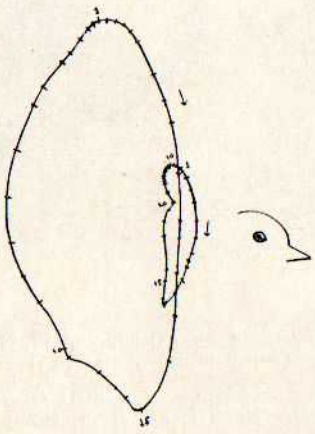
Figur 576. ANSERES (Anatinae). — *Anas platyrhynchos* Linnaeus (»Stockente«): 2 Stellungen und Formen des Flügels beim *Tiefschlag*: **1** unmittelbar vor, **2** unmittelbar nach Erreichung des Phasenextrems. (Nach Bengt Berg, 1928)

a) große Vögel

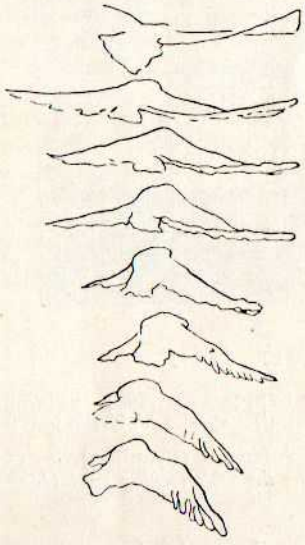
Vögel oberhalb von Amselgröße stellen beim Abflug die Flugarbeit in erster Linie auf möglichst ausgiebige Hubwirkung ein (Figur 574). Zunächst wird der Oberarm zur Vergrößerung des Schlagwinkels hoch erhoben, oft bis zu großer Annäherung der Ellbogengelenke, dann erfolgt die Streckung des Ellbogen- und Handgelenks. Nun ist der Flügel völlig ausgestreckt und wird beim Niederschlag (wie wir oben, Seite 556, gesehen haben, zwangsläufig) supiniert, so daß die Armschwingen einen großen positiven Anstellwinkel mit der Flugrichtung bilden.



Figur 577. ACCIPITRES. — *Haliaetus leucocephalus* Linnaeus (»Seeadler«): *Bahn der Flügelspitze* (gebrochene Linie) *und Bahn des Gesamtschwerpunktes* (ausgezogene Linie) beim Abflug, auf die Vertikalebene projiziert. Verbindungslinien zeigen die Lage dieser beiden Punkte zueinander in 23 aufeinanderfolgenden Momenten an. (Nach Poole, 1925)



Figur 578.



Figur 579.

Figur 578. LARI. — *Bahn der Flügelspitze und des Handgelenkes* relativ zum Körper, mit Eintragung der Zeitmarken. Freier Flug. (Nach Demoll, 1930)

Figur 579. STRIGES. — »*Eule*« *im freien Flug*, schräg von hinten kinematographisch aufgenommen. Zu beachten die pronatorische Drehung des Handflügels vor dem Durchgang durch die Horizontale. (Nach Demoll, 1930)

Seine Bewegung geschieht nicht senkrecht nach unten, sondern die Spitze wird weit nach vorn und unten geführt (Figur 575, 576) und bei der Hebung des Flügels in annähernd derselben schrägstehenden Ebene wieder zurückgenommen (Figur 577).

Eine andere Bahn durchläuft die Flügelspitze nach Erlangung der vollen Fluggeschwindigkeit. Auch in dieser Flugphase ist zwar der Flügel während der Senkung in allen Gelenken so stark wie möglich gestreckt, so daß der vordere

Flügelrand eine Gerade bildet, aber er wird nicht so stark supiniert und seine Bahn entspricht etwa einer senkrecht stehenden Ellipse (Figur 578). Noch bevor die in Vortriebsstellung gedrehten Handschwingen den tiefsten Punkt dieser Ellipse erreicht haben, beginnen schon Ober- und Vorderarm sich zu heben (Figur 579, unten). Das hat einen mehr oder minder starken Knick des Flügels im Handgelenk zur Folge, wie ihn Figur 580 zeigt: sie läßt deutlich erkennen, wie die Handschwingen gleichsam ausschwingen. Unmittelbar darauf geht die passive Knickung des Handgelenks in eine aktive Knickung nach hinten über, verbunden mit einer leichten Beugung im Ellbogengelenk (Figur 581). Die erstere Bewegung hat zur Folge, daß die nunmehr entlasteten Handschwingen sich aus ihrer pronatorischen Verwindung in die Flügelebene zurückdrehen und bei der bereits im Gang befindlichen Hebung des Flügels der Luft geringeren Widerstand bieten, da diese nun zwischen den Schwungfedern wie zwischen den Brettern einer geöffneten Jalousie hindurchstreichen kann; die Knickung im Ellbogengelenk führt zur Erschlaffung der vorderen Flughaut und derjenigen Bänder, welche die Armschwingen festhalten und niederziehen. Ehe jedoch die Handschwingen

Figur 580.

Figur 581.

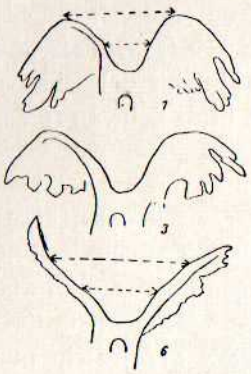
Figur 580. Striges. — *Bubo virginianus* Gmelin: *Tiefschlag der Flügel*, von hinten gesehen. Zu beachten die starke Volarflexion im Handgelenk. (Aufgenommen von F. Overton, 1921)

Figur 581. Anseres (Cygninae). — *Cygnus olor* Linnaeus (»Höckerschwan«): *Übergangsphase aus dem Tiefschlag zum Hochschlag des Flügels.* (Nach Bengt Berg, 1928)

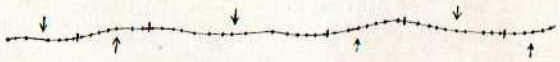
rasch bis zu ihrem höchsten Stand emporgeführt worden sind (bei *Larus* ist nach Demoll das Zeitverhältnis von Niederschlag zu Hebung des Flügels wie 13 : 19, bei *Gyps* wie 1 : 1), hat bereits die erneute Abwärtsbewegung von Ober- und Unterarm begonnen (Figur 582). So gehen denn Niederschlag und Hebung, Hebung und Niederschlag gleitend ineinander über; der Flügel »schwingt in Teilen« (Milla) und wirkt dadurch stetig, nicht aber ruckweise, antreibend und hebend. Die Flugbahn ist daher annähernd eine Gerade, nicht eine Wellenlinie mit hohen Tälern und Gipfeln, wie sie es sein müßte, wenn der Flügel als starre Fläche schlüge (Figur 583). Während die Umkehr der Flügelspitze unten sehr rasch verläuft, nimmt ihre Umkehr oben $^3/_8$ der ganzen Bewegungsphase ein (Figur 578).

Die Hebung des Flügels ist im wesentlichen das Werk von Muskeln (des Musculus supracoracoideus und des Musculus deltoides major); diese werden

aber dabei durch den Luftdruck unterstützt, da der positive Anstellwinkel der Flügelunterseite beibehalten bleibt (er beträgt im ersten Teil der Hebung bei den Armschwingen 15 bis 20°, nach Demoll), ja durch aktive Supinierung der Hand wohl noch verstärkt werden kann. Als »Normalschlagwinkel« stellte Demoll bei *Gyps* 60 bis 70° fest, wovon 45° über die Horizontale fallen; beträchtlicher ist er bei »der *Eule*«, nämlich 80° (60° über, 20° unter der Horizontalen).



Figur 582.



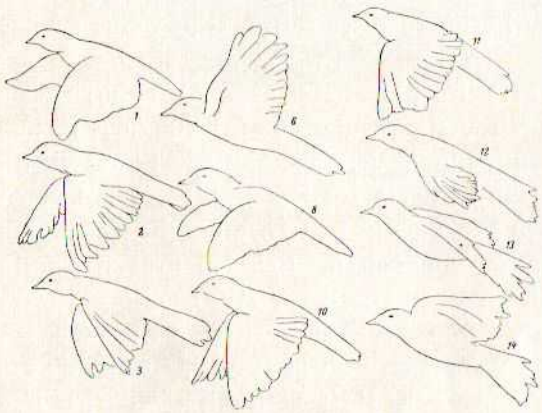
Figur 583.

Figur 582. ACCIPITRES. — *Gyps-Spezies*: *3 aufeinanderfolgende Stadien des freien Fluges* von vorn gesehen. Der Abstand der Ellbogen- und Handgelenke (durch die gestrichelten Linien bezeichnet) ist am kleinsten, lange bevor die Spitzen der Handschwingen ihren höchsten Stand erreicht haben. (Nach Demoll, 1930)

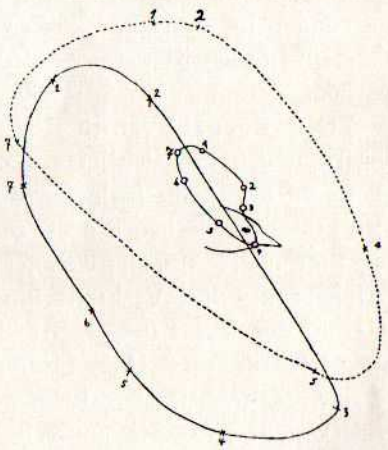
Figur 583. LARI. — »*Flugbahn einer Möwe*. Die Punkte entsprechen der Lage des Auges auf den aufeinanderfolgenden Bildern. Der Flug geht von links nach rechts. Abwärtspfeile bedeuten Niederschlag, Aufwärtspfeile bedeuten Heben des Flügels. Durch senkrechte Striche sind die Phasen des Flügelschlages voneinander getrennt.« (Nach Demoll, 1930)

b) kleine Vögel

Kleine Vögel (unter Amselgröße) zeigen den großen gegenüber einige Besonderheiten der Flugbewegungen, die wohl in erster Linie darauf zurückzuführen sind, daß bei ihnen nicht nur die Masse und mithin die kinetische Energie, sondern auch die Flächenbelastung geringer ist. Die Flächenbelastung steigt nämlich mit zunehmender Größe des Vogels an; denn würde man ihn in genau gleich bleibenden Proportionen vergrößern, so würde sein Gewicht im kubischen,



Figur 584.



Figur 585.

Figur 584. PASSERES (Fringillidae). — *Serinus canaria* Linnaeus (»Kanarienvogel«): *Bewegungen der Flügel beim freien Flug* in 10 aufeinanderfolgenden Momentaufnahmen. (Nach Demoll, 1930)

Figur 585. PASSERES (Fringillidae). — *Serinus canaria* (Linnaeus): »*Bahn der Flügelspitze* (großes Oval ausgezogen) *und des Ellbogengelenkes* (kleines Oval ausgezogen) beim freien Flug, ferner Bahn der Flügelspitze beim Abflug (punktierte Linie). Jeweils direkt von der Seite gesehen und relativ zum Körper des Vogels.« (Nach Demoll, 1930)

die Flügelfläche aber nur im quadratischen Verhältnis wachsen. Unter den *Passeres* beträgt die Flächenbelastung beim Goldhähnchen (*Regulus*) nur etwa 1,1, bei der Rabenkrähe (*Corvus corone*) dagegen etwa 3 kg/m²; unter den *Laridae* bei der Lachmöve (*Larus ridibundus*) etwa 3, bei der Silbermöwe (*Larus argentatus*) dagegen etwa 5 kg/m²; unter den *Anseres* ist der Quadratmeter der Flugfläche bei der Stockente (*Anas platyrhynchos*) mit etwa 9 bis 11, beim Schwan (*Cygnus*) dagegen mit 20 Kilogramm bedeckt.

Infolge der geringeren Belastung werden die Handschwingen bei den kleinen Vögeln nicht passiv in Vortriebsstellung gedreht. Da ferner bei der Kürze des Flügels der Unterschied in der Winkelgeschwindigkeit der einzelnen Flügelteile wesentlich geringer ist als beim großen Vogel, so schwingen die Handschwingen nicht aus wie bei diesen. Der Flügel führt also den Niederschlag bis zum tiefsten Punkt in seiner Gesamtheit aus (Figur 584). Auch im freien Flug, nicht nur zu Beginn des Fluges, bildet die Bahn der Flügelspitze ein Oval, dessen Längsachse von hinten oben nach vorn unten gerichtet ist (Figur 585). Der Schlagwinkel ist viel größer und kann 150° erreichen. Beim Heben wird der Flügel stärker angezogen und dabei so gedreht, daß in einem kleinen Abschnitt der Phase ein Teil der Fläche der Oberseite nach vorn schaut (Demoll).

Vortrieb erhält der kleine Vogel vermutlich durch leichte pronatorische Neigung der ganzen Hand und leichte pronatorische Drehung der äußeren Handschwingen — Bewegungen, die bei ihm durch Muskelzug zustande kommen müssen (Wirkung des Musculus ulni-metacarpalis ventralis und des Musculus flexor digitorum profundus) und dem Handflügel Muldenform erteilen —, ferner durch die Komponente des Luftdruckes, die am Innenrande der vorderen Flughaut angreift.

Flügeltypen

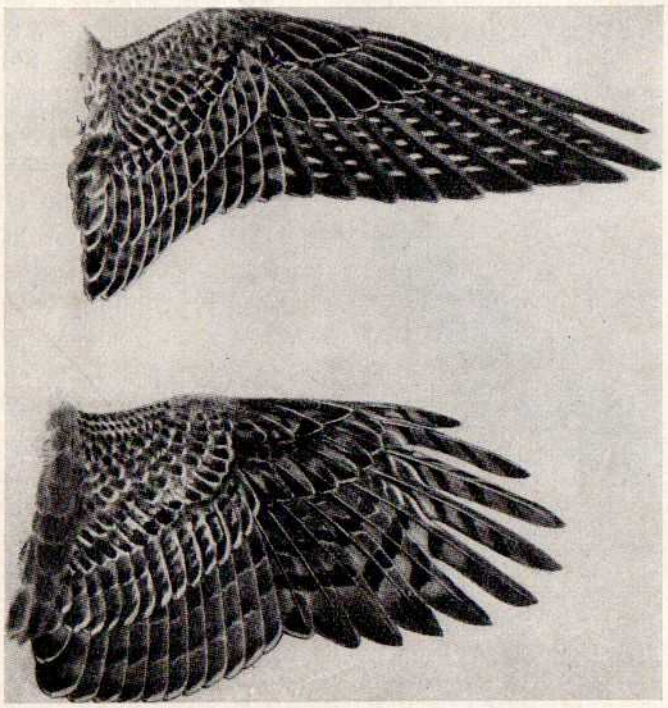
Wenn die Vervollkommnung des Ruderfluges angestrebt wurde, so konnte die Entwickelung der Flügelgestalt vor allem in 2 Richtungen erfolgen: (1) Verringerung der Flächenbelastung durch Vergrößerung der Tragfläche — (2) Veränderungen im Flügelbau zur Erreichung einer größeren Geschwindigkeit. Beide Wege sind beschritten worden, aber auf beiden ist der Entwickelung eine Grenze gezogen.

Hubflügel

Die Vergrößerung der Tragfläche kann erreicht werden durch Verlängerung des Flügelskeletts oder durch Verlängerung der Schwungfedern, insbesondere der Armschwingen, aber auch durch Verlängerung der Steuerfedern. Hier besteht zwischen großen und kleinen Vögeln ein Unterschied. Die kleinen Vögel lösen die Aufgabe weniger durch Verlängerung der Armknochen als durch Verlängerung und Verbreiterung der Schwungfedern. Bei den großen Vögeln ist es in der Regel umgekehrt: bei ihnen streckt sich vor allem der Vorderarm und bietet dadurch einer größeren Zahl von Armschwingen eine Ansatzfläche. Da die Flächenbelastung beim größeren Vogel an sich größer ist, so müssen die Armschwingen bei diesen auch eine größere Steifheit besitzen, sie dürfen also eine gewisse Breite nicht überschreiten; es bleibt daher nur der Ausweg, ihre Zahl zu vermehren, damit sie sich dann »bei der verringerten Breite des Bartes und der vermehrten Menge der steifen Kiele zu einer festeren Fläche aneinanderschließen« (Prechtl). Während die *Passeres* durchweg nur 9 bis 10 Armschwingen haben, verhält sich deren Zahl bei den *Raubvögeln* nach Prechtl wie die absolute Länge des Vorderarms: *Aquila* hat 12, *Gyps* aber 19 bis 20 Armschwingen. Die

gleiche Regel gilt für die *Kormorane* — die 3 nach fallender Größe angeordneten Arten *Phalacrocorax carbo*, *urile* und *africanus* haben 21 bis 22, 17 bis 18 und 15 bis 16 Armschwingen. Der Auerhahn (*Tetrao urogallus*), dessen Flügel viel stärker belastet sind als die des *Steinadlers*, hat beinahe doppelt so viele Armschwingen wie dieser.

Wenn sich zur Vergrößerung der Tragfläche der Vorderarm streckt, so wird dadurch nicht nur für die Vermehrung und Verbreiterung der Armschwingen Raum geschaffen, sondern auch die Basis des von der vorderen Flughaut gebildeten Dreiecks verlängert. »Dieser Verlängerung wird eine Grenze gesetzt durch die relative Stärke des Vorderarmknochens, die im Verhältnis zum Oberarm



Figur 586. Accipitres. — Rechter Flügel eines Wanderfalken, *Falco peregrinus anatum* Bonaparte (*1*) und eines Hühnerhabichts, *Accipiter gentilis atricapillus* Wilson (*2*). Jener ist für Erreichung großer Geschwindigkeiten gebaut und daher fast ganz geschlossen, flach, starr und mit sehr langem Handfittich und kurzem Armfittich versehen; dieser hingegen ist für langsameren Flug, aber große Wendigkeit und rasches Bremsen eingerichtet: er trägt mehrere Vortriebfedern, ist stärker gewölbt, weniger starr und hat einen kurzen Handfittich, dafür aber einen breiteren Armfittich. (Nach L. A. Fuertes, 1920)

eine gewisse Grenze nicht überschreiten kann, sowie durch die relative Stärke der distalen Armschwingen, die bei zu großer Länge des Vorderarms einen für ihre schwache Auflage zu starken Widerstand erfahren würden« (Prechtl).

Schnellflügel

Im wesentlichen wird eine Verlängerung oder Verbreiterung des Armflügels nur die hebende, nicht aber die vortreibende Komponente des Flügelschlages verstärken. Kommt es auf Vergrößerung der Fluggeschwindigkeit an, so wird von den Umwandlungen vor allem das Gebiet des Handflügels betroffen. Zur Ermöglichung rascher und heftiger Flügelschläge nehmen die Handschwingen nicht nur an Steifheit zu, sondern sie erhalten auch eine Verstärkung ihrer Auflage

am Flügelskelett. Das geschieht vor allem dadurch, daß sich die an der Basalphalanx des 2. Fingers und an der Mittelhand befestigten Handschwingen dem Knochen unter einem spitzeren Winkel auflegen und von der Mittelhand so abstehen, daß sie einander nahezu parallel gerichtet sind. Als natürliche Folge dieser Lagerung der Handschwingen ergibt sich eine schmale, geschlossene Flügelspitze, die wie eine einzige Vortriebsfeder wirkt und eine flache, schmale Fläche bildet, die leicht und sicher wie eine Schwertklinge zu handhaben ist. Die ersten Handschwingen solcher »Schnellflügel« (wie sie die meisten Luftjäger, also die echten *Falken*, die *Schwalben* und *Segler*, ferner die *Kolibris*, *Bienenfresser* und *Seeschwalben* besitzen) sind in der Regel die längsten, die übrigen nehmen an Länge sehr rasch ab, und die Armschwingen sind kurz (Figur 586, *1*). Je größer nämlich die Fluggeschwindigkeit, desto näher rückt der Mittelpunkt des Luftdrucks dem vorderen Flügelrand, am hinteren Flügelrand sind im schnellen Flug die hebenden Kräfte nur in geringem Betrag wirksam. Auch verringert die Schmalheit des Flügels die Gefahr der Bildung schädlicher Luftwirbel.

Figur 587. Ciconiae. — *Leptoptilos crumenifer* Lesson: *Segelflug*. (Nach Bengt Berg, 1926)

Die besonders starke Beanspruchung, die am Schnellflügel den Handschwingen, insbesondere den distalen, zuteil wird, drückt sich auch im Flügelskelett aus. Die Endphalanx des 2. Fingers ist länger als sonst am Ruderflügel, auch die Grundphalanx dieses Fingers und der Mittelhandknochen sind in die Länge gestreckt, da die Schwungfedern unter einem spitzen Winkel aufliegen, daher mehr Platz einnehmen.

Mit zunehmender Größe des Vogels verringert sich die Leistungsfähigkeit seiner Flugmuskulatur (siehe unten, Seite 585); der Flug mit Hilfe von Schnellflügeln findet daher seine obere Grenze weit eher als der Flug mit breiten Ruderflügeln, welche die Ausnutzung der Windkräfte gestatten. Sie liegt bei einem Körpergewicht von etwa 1300 g (*Falco peregrinus* ♀).

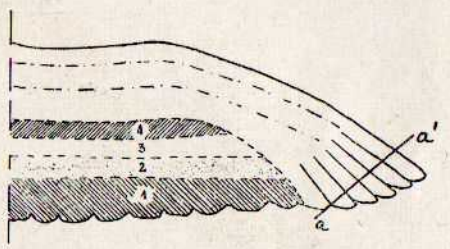
Schwebeflügel

Im Gegensatz zum Schnellflügel bietet der Schwebeflügel sowohl dem tragenden wie dem vortreibenden Luftwiderstand eine große Angriffsfläche; sein Nachteil besteht darin, daß er nicht mit der gleichen Leichtigkeit niedergeschlagen und verdreht werden kann wie jener (Figur 586, *2*). Die Flügel der großen Landflieger, die sich hoch in die Luft erheben, sind in der Mehrzahl nach diesem Typus gebaut (Figur 587). Außer seinem Umriß ist für ihn der Besitz von Vortriebsfedern bezeichnend, solcher Handschwingen also, deren Fahnen so stark ausgeschnitten sind, daß sie sich am gespreizten Flügel trennen und vom Luftwiderstand in Pronationsstellung gedreht werden (oben, Seite 570). Ihr Aus-

einanderweichen wird noch dadurch erleichtert, daß sich der Winkel ihrer Auflage von der innersten zur äußersten allmählich verringert (von etwa 50° auf 0°), so daß sie am gestreckten Flügel wie Fächerstäbe auseinanderstehen. Bei etwa gleicher Flugweise nimmt die Zahl der Vortriebsfedern und die Länge des verschmälerten Fahnenabschnittes mit dem Gewicht des Vogels zu. So haben Bussard (*Buteo*) und Schreiadler (*Aquila pomarina*) deren 5, der Steinadler (*Aquila chrysaëtos*) 6, der Gänsegeier (*Gyps*) 7, der Kondor (*Vultur gryphus*) 8 Vortriebfedern, letzterer hat auch die tiefsten Ausschnitte, so daß bei ihm beinahe der ganze Handfittich aus Vortriebfedern besteht. (Über das Segeln mit Hilfe des Schwebeflügels siehe unten, Seite 587.)

Zahl der Flügelschläge

Die Zahl der Flügelschläge in der Zeiteinheit wird beeinflußt von der relativen und der absoluten Länge des Flügels. Je kürzer der Flügel, um so rascher müssen die Schläge erfolgen, damit der Flug nicht an Höhe verliert, weil die Winkelgeschwindigkeit eines Flächenelementes proportional der Entfernung vom Drehpunkt des Hebels wächst. Strasser (1877) hat dies so dargestellt: »Die Geschwindigkeit des Flügelniederschlages im Widerstandspunkt nimmt bei gleicher Exkursionsweite und gleicher Dauer des Niederschlags proportional der Länge ab, die Flügelfläche wie das Quadrat der Länge: der Widerstand vermindert sich also bei diesen Bedingungen wie die 4. Potenz der Länge, also schneller als das Körpergewicht. Damit die Flugaktion genüge, muß die Bewegung des Flügels eine schnellere werden.« Ferner ist die Zahl der Flügelschläge bei kleinen Vögeln größer als bei großen, wohl weil ihre kinetische Energie geringer ist, sie daher in dieser Hinsicht weniger Vorteil aus dem einzelnen Flügelschlage ziehen können als die großen Vögel. Im freien Fluge beträgt die Zahl der Schläge in der Sekunde beim *Pelikan* $1^1/_6$, beim *Storch* 2, bei der *Silbermöwe* 2 bis 3, bei *Krähe* und *Mäusebussard* etwa 3 bis 5, bei der *Taube* 5 bis 8, beim *Sperling* 13.



Figur 588. COLUMBAE. — *Columba livia* Linnaeus: *schematische Darstellung der Verkleinerungsmöglichkeiten der Flügelfläche* durch Beschneidung der Federn. Abschneiden der Flügelspitze in Linie *a—a'* macht den Flug unmöglich; dagegen kann der Armfittich um die Flächen 1 bis 4 verschmälert werden, ohne daß das Flugvermögen dadurch aufgehoben wird. Diese Verschmälerung kommt einer Verringerung der Flügelfläche von 54696 Quadratmillimeter um den Betrag von 24850 Quadratmillimeter gleich, der Schwerpunkt muß dann im Fluge um etwa 180 Millimeter weiter nach vorn gebracht werden. (Nach Chapeaux, 1926)

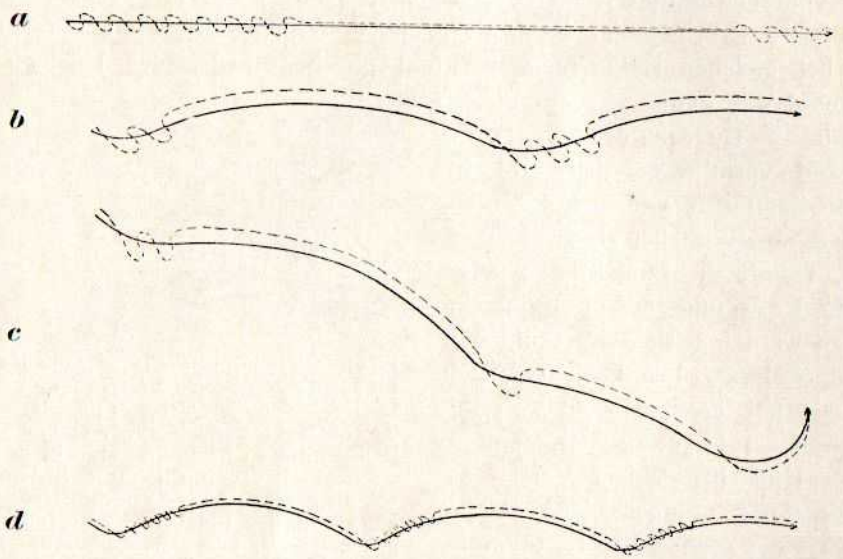
Zusatzbelastung

Zunahme der Flächenbelastung muß durch Zunahme der Schlagfrequenz ausgeglichen werden, sobald das Gewicht der zusätzlichen Last eine gewisse Grenze überschreitet. Alle Vögel mit geringer Flächenbelastung können ein ziemlich erhebliches »Zuladegewicht« ohne ungünstige Beeinflussung des Fluges tragen; sie sind gewissermaßen darauf eingerichtet, da das Gewicht der aufgenommenen Nahrung und der Geschlechtszellen, noch mehr das des Reservefettes großen Schwankungen unterliegt (oben, Seite 512 bis 515), auch die Dichtigkeit der Luft von deren Temperatur und der absoluten Höhe abhängt (unten, Seite 586). Bei Überschreitung der Sicherheitsgrenze wird der Flug deutlich mühsamer, doch kann die Flächenbelastung noch erheblich zunehmen, ehe das Fliegen unmöglich wird. Chapeaux (1926) vermochte die Flügelfläche bei der *Taube* um nahezu 45% zu

zu verkleinern, ohne daß dadurch das Flugvermögen aufgehoben wurde (Figur 588). Nach den Versuchen von Marey (1890) kann eine *Taube* (Gewicht etwa 300 Gramm) eine Last von 60 Gramm in die Luft erheben, ein Mäusebussard (*Buteo buteo*) vom Gewicht von etwa 375 Gramm trägt eine Last von 125 Gramm; andere Raubvögel sind für das Fortschaffen weit schwererer Beute eingerichtet: so soll der weibliche Wanderfalke (*Falco peregrinus*) bei einem Eigengewicht von 1100 Gramm *Enten* im Gewicht von 1000 Gramm durch die Luft tragen können.

Hüpfender Flug

Wenn *Spechte*, *Bachstelzen*, *Buchfinken*, *Kolibris* und andere einem entfernten Ziel zustreben, so vollführen sie nicht einen einförmigen Ruderflug, sondern sie bedienen sich aus Gründen der Arbeitsersparnis des »hüpfenden« Fluges, der eine wellenförmige Bahn beschreibt (Figur 589 ***b*** und ***d***). Dadurch, daß der Vogel hierbei seine Flügel periodisch zusammenfaltet und dicht an den Körper anlegt, schießt er unter dem Antrieb der Beschleunigung, die er sich zuvor durch rasche Flügelschläge erteilt hatte, eine kurze Strecke weit »wie ein Bolzen« dahin.



Figur 589. Aves. — *Diagramm der auf die Vertikalebene projizierten Flugbahn* von (***a***) *Chaetura pelagica* Linnaeus, (***b***) *Colaptes auratus* Linnaeus im freien Flug, (***c***) *Colaptes auratus* Linnaeus beim Landen an einem Baumstamm, (***d***) *Spizella pusilla* Wilson. Flugrichtung von links nach rechts. Die gebrochene Linie bezeichnet die Bahn der Flügelspitze, die ausgezogene Linie bezeichnet die Bahn des Gesamtschwerpunktes. (Nach Poole, 1925)

So erlangt er eine Geschwindigkeit, die bedeutend größer ist als sie sich ergeben würde, wenn der Vogel während der Pausen des aktiven Fluges die Schwingen ausgebreitet hielte; denn mit zunehmender Geschwindigkeit wächst auch die Größe des Luftwiderstandes — ein Umstand, der bei diesen kleinen Vögeln (nur solche üben den Bolzenflug aus) besonders ins Gewicht fällt, denn kleine Vögel haben eine große Fluggeschwindigkeit und relativ größere Tragflächen als große Vögel.

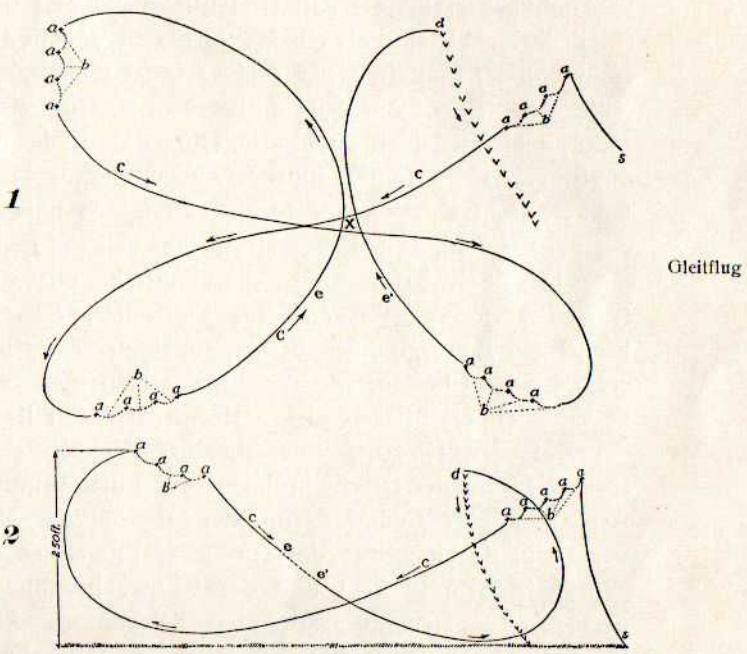
Schwebeflug der Kleinvögel

Es kann aber für manche kleinen Vögel auch von biologischer Wichtigkeit sein, den Flug bis zur Schwebegrenze zu verlangsamen, für solche Vögel nämlich, die fliegende Insecten jagen, wie die *Schwalben*, *Segler* (*Micropus*, *Hemiprocne*), *Bienenfresser* (*Merops*) und *Schwalbenstare* (*Artamus*). Im Gegensatz zu allen

großen Fliegern liegt bei ihnen die Schwebegrenze weit unter der beim gewöhnlichen Ruderfluge erlangten Geschwindigkeit, sie sind aber wie fast alle Kleinvögel auf eine schnelle Folge von Flügelschlägen angewiesen und können diese nicht beliebig verlangsamen. Wollen sie den Flug hemmen, so schalten sie in den zum Antrieb erforderlichen Ruderflug lange Schwebe- und Gleitflugphasen ein (Figur 589 *a*), in denen die Flügel in maximaler Spannung gehalten werden und der Schwanz zur Vergrößerung der Tragfläche weit ausgebreitet wird. Bei der Schwalbe (*Hirundo*) beträgt die Schwebegeschwindigkeit nur etwa 5,7 m/sec (Pütter), beim Mauersegler (*Micropus*) etwa 6 m/sec (Lanchester), die im Ruderflug erreichbare Geschwindigkeit dagegen nach Magnan (1922) 34 m/sec bei *Hirundo* und bis gegen 40 m/sec bei *Micropus*.

Mit zunehmender Körpergröße wächst auch die Schwebegeschwindigkeit, da diese von der Flächenbelastung abhängig ist. Sie würde theoretisch bei *Columba* 8,7, bei *Corvus corone* 8,8, bei *Phasianus* 14,9 m/sec betragen. Manche Großvögel, wie *Ciconia* und *Pelecanus*, schalten den Schwebeflug vielfach in den Ruderflug ein, um Muskelarbeit zu ersparen.

Sinkt die Geschwindigkeit unter die Schwebegrenze, so wird der Flug zum Gleitflug. Die beim Gleitflug auftretende Abwärtsbewegung verursacht jedoch eine erneute Geschwindigkeitszunahme. Diese hat zur Folge, daß der Schwerpunkt des Luftwiderstandes dem Vorderrande des Flügels immer näher rückt und schließlich eine Aufdrehung desselben bewirkt, die automatisch zu neuem Anstieg führt, bis die kinetische Energie erschöpft ist. Ein gutes Beispiel hierfür liefert der Balzflug der Löffelschnepfe (*Eurynorhynchus*) (Figur 590). *Falken* nutzen diese aerodynamische Aufdrehung der Tragflächen aus, um pfeilschnell von unten auf die Beute zu stoßen. Sie überfliegen sie und schießen im Sturzflug mit angezogenen Flügeln herab. Sobald sie die Flügel öffnen, werden sie infolge der erlangten enormen Geschwindigkeit automatisch fast senkrecht nach oben geworfen und schlagen die Fänge in den Bauch des Opfertieres, das ihnen fliegend zu entkommen trachtete. Nach dem gleichen Grundsatz verfahren



Figur 590. LIMICOLAE. — *Eurynorhynchus pygmaeus* Linnaeus: *Diagramm des Balzfluges* über dem in der Bildmitte durch (*x*) angedeuteten Neste. *1* in Horizontalprojektion; *2* in Vertikalprojektion. (*s*) Start; (*a*) Rüttelflug, begleitet von Gesang; (*b*) kurzer Absturz ohne Gesang; (*c*) steiler Gleitflug, der zu neuem Anstieg führt; (*d*) Absturz mit unbeweglich gehaltenen und nahezu vertikal nach oben gerichteten Flügeln. (Nach J. Dixon, 1918)

Goldspecht (*Colaptes*) und Baumläufer (*Certhia*), wenn sie von einem Baumwipfel zur Basis eines Nachbarstammes hinabschießen; auch sie entfalten dabei die Flügel erst in dem Augenblick, der für die Aufrichtung der Flügelbahn erwünscht ist (Figur 589 *c*).

Schwirrflug

Einige der kleinsten Vögel sind zur Ausübung des Schwirrfluges befähigt, einer Form des Ruderfluges, für die eine außerordentlich große Schlagfrequenz bezeichnend ist. Der Schwirrflug ermöglicht es, bei ruhender Luft an einer Stelle still zu stehen. Wir können dies bei den Goldhähnchen (*Regulus*) beobachten, die imstande sind, sich mehrere Sekunden lang vor einem Zweig in der Luft zu halten, ohne ihn zu berühren. Die gleiche Fähigkeit zeichnet einige altweltliche Nektarsauger (*Nectariniidae*) aus (oben, Seite 452). In seiner höchsten Ausbildung aber finden wir den Schwirrflug bei den Kolibris (*Trochilidae*); wenn diese vor einer Blüte »schwirren«, so geht die Bewegung der Flügel so rasch vor sich, daß »ein nebliger Halbkreis von Undeutlichkeit« den Vogel zu beiden Seiten umgibt (Figur 463). Sie sind als einzige unter den Vögeln auch imstande, nicht nur senkrecht empor, sondern sogar rückwärts zu fliegen. Man hat die Zahl der Flügelschläge nach der Höhe des Flugtones zu 200 in der Sekunde bestimmt (M. Bodine, 1928), doch wird die Brauchbarkeit dieser Methode bestritten. Der wichtigste Heber des Flügels, der Musculus supracoracoideus, kommt bei den *Kolibris* dem wichtigsten Senker, dem Musculus pectoralis, an Masse nahezu gleich und entspringt von der ganzen Länge der Crista sterni und von der ganzen Sternalplatte (Buri 1900).

Rütteln

Dem Schwirrflug im Effekt vergleichbar ist das »Rütteln«, das einige Vögel (wie *Turmfalke*, *Mäusebussard*, *Fischadler*, *Seeschwalbe*, *Raubwürger*, manche fischenden *Eisvögel*) anwenden, wenn sie nach tierischer Beute herabspähen. Hier erfolgt das Stillestehen in der Luft freilich meist nur relativ zur Erdoberfläche; in Wirklichkeit pflegen die rasch wiederholten flachen Flügelschläge den Vogel dauernd vorwärts zu treiben, aber der Vortrieb, der ihm dabei erteilt wird, entspricht genau der Geschwindigkeit der Luftströmung, gegen die sich der Körper unter möglichster Vergrößerung der Angriffsfläche einstellt. Dies letztere geschieht vor allem durch weites Vorführen der Flügel, so daß das Handgelenk weit vor dem Schwerpunkt liegt und der Körper herabhängt, aber auch durch Herabdrücken des weit ausgespannten Schwanzes. Außerdem wird die Vorwärtsbewegung noch dadurch auf ein Mindestmaß herabgedrückt, daß der Flügel durchaus nach abwärts geschlagen wird. Einige Vogelarten scheinen sogar imstande zu sein, bei *Windstille* auf der Stelle zu rütteln. Nimmt die Kraft des Niederschlages zu, so steigt der Vogel fast senkrecht empor; der »Steigflug« der *Lerche* läßt sich also als Abwandlung des Rüttelfluges bezeichnen. Er verlangt aber große Flugflächen und große Muskelarbeit und kann daher nur von kleinen Vögeln ausgeführt werden.

Flugleistung

Die Eigengeschwindigkeit, die sich ein Vogel im Ruderflug zu erteilen vermag, ist erst bei wenigen Arten mit annähernder Genauigkeit ermittelt worden. Am größten soll sie bei der Seglergattung *Chaetura* sein: etwa 40 m/sec = 144 Stundenkilometer. Die meisten Vögel haben im ruhigen Dauerflug eine weit geringere Geschwindigkeit: *Brieftauben* etwa 18 bis 22, *Sturnus* 20,5, *Alcedo* 16, *Spinus spinus* 15,5, *Fringilla coelebs* 14,6, *Corvus cornix* 14, *Accipiter nisus* 11,5 m/sec. Diese Durchschnittsgeschwindigkeiten können aber beträchtlich unter der Höchstgeschwindigkeit liegen, die ein verfolgter Vogel zu erreichen vermag, wofür Guérin (1918) ein Beispiel nennt: ein vom Flugzeug verfolgter Kormoran (*Phalacrocorax*

carbo) flog etwa 15 Kilometer weit mit 105 Stundenkilometer (= 29,2 m/sec) Geschwindigkeit, wogegen die normale Flugleistung dieser Art nur etwa 70 Stundenkilometer (= 19,5 m/sec) beträgt.

Schon aus einigen der oben mitgeteilten Zahlen erhellt, daß, gleichen Bauplan vorausgesetzt, kleine Vögel die größeren an Geschwindigkeit überbieten, obwohl der einzelne Flügelschlag den großen Vogel mehr fördert als den kleinen. Noch deutlicher lehrt dies die folgende Zusammenstellung: die Krickente, *Anas crecca* (Gewicht 330 Gramm), fliegt mit mehr als 33 m/sec Geschwindigkeit, die Stockente, *Anas platyrhynchos* (Gewicht 1250 Gramm), bringt es nur zu weniger als 29 m/sec, eine vom Flugzeug verfolgte Graugans, *Anser anser* (Gewicht 3500 Gramm), vermochte ihre Geschwindigkeit nicht über 19,5 m/sec zu steigern (Guérin, 1918).

Die Länge der ohne Unterbrechung des Ruderfluges zurückgelegten Strecken ist bei guten Fliegern zuweilen staunenerregend. Wir werden darauf im Abschnitt »Wanderungen« zurückkommen und wollen hier nur erwähnen, daß manche *Limicolae* mehr als 3000 Kilometer ohne Rast zu durcheilen vermögen.

Wir lernten bei einer früheren Gelegenheit (Seite 508) die Tatsache kennen, daß die Lebhaftigkeit der Energieumsetzungen bei Vögeln nicht nur mit dem Anwachsen der Oberfläche im Verhältnis zur Masse (nach dem Oberflächengesetz von Rubner) wächst, sondern daß sogar der relative Grundumsatz in der Zeiteinheit, bezogen auf 1 Quadratmeter Oberfläche, bei kleinen Vögeln viel größer ist als bei großen (*Rabenkrähe* 840 Kalorien, *Stieglitz* 1534 Kalorien). Die Leistungsfähigkeit des Organismus pro Kilogramm Körpergewicht wächst also bei Vögeln rapid mit der Abnahme der Körpergröße, und der Unterschied zwischen großen und kleinen Vögeln tritt noch schärfer hervor, wenn wir den Grundumsatz mit 3 bis 5 multiplizieren, um so den Leistungszuwachs bei der Muskelarbeit zu erhalten (oben, Seite 509). So erklärt sich die Tatsache, daß nur kleine und kleinste Vögel zu länger andauerndem Ruderflug mit rascher Schlagfrequenz befähigt sind und dabei eine größere Geschwindigkeit entwickeln als größere, und daß die großen Vögel, wenn sie längere Strecken zu überwinden haben, in ausgiebigem Maße die Luftströmungen als Kraftquelle benutzen und zum »Segeln« übergehen, soweit ihnen nicht noch andere Möglichkeiten, die Flugarbeit zu verringern, zu Gebote stehen. Eine solche Möglichkeit, die von ziehenden *Kranichen*, *Gänsen*, *Kormoranen* und anderen Großvögeln mit starker Flächenbelastung wahrgenommen wird, besteht in der Ausnutzung des aerodynamischen Vorteils, den die Anordnung der ziehenden Schar in Form einer (schrägen) Kette oder in Keilform bietet (Figur 591). »Wenn sich fliegende Vögel folgen, so befinden sich alle, mit Ausnahme des ersten, gegen einen künstlich erzeugten Luftstrom, der

Flugarbeit

Figur 591. STEGANOPODES (Phalacrocoracidae). — *Phalacrocorax bougainvillei* Lesson: *keilförmige Anordnung* zur Brutkolonie zurückkehrender Kormorane. (Aufgenommen auf den Chincha-Inseln von R. C. Murphy, 1924)

Welle auf Welle gegen sie andrängt, und zwar, da alle in gleichem Takte rudern, bei jedem Niederschlage nur von unten her gegen sie andringt, folglich ein Moment zur Hebung des Vogels bietet« (Altum). Der Anführer wird denn auch regelmäßig nach einiger Zeit abgelöst (bei ziehenden *Gänse-Familien* führt anscheinend stets einer der Eltern). Die Keilform gewährt gegenüber der Kettenform wohl hauptsächlich den Vorteil, daß die Aussicht durch den Vordermann nicht verdeckt wird. Die schweren Seetaucher (*Colymbus*) und Alken (*Alcae*) fliegen mit Vorliebe ganz dicht über der Meeresfläche: die Tragfähigkeit der Luft ist dort am größten, denn die Luft kann, vom niederschlagenden Flügel herabgedrückt, nicht weit nach unten ausweichen, da sie sich an der Oberfläche des Wassers staut.

Einfluß der Luftdichte. — Die Größe der Flugarbeit wächst umgekehrt proportional der Dichte der Luft. Sie beträgt also, wenn wir ihre Größe bei 0° C und 760 Millimeter Luftdruck als Einheit wählen, in 3000 Meter Höhe 1,2, in 5500 Meter 1,42. Dennoch ist festgestellt worden (Hingston, 1929), daß die Vögel, die im Himalaya zwischen 5000 und 7000 Meter leben, mit Leichtigkeit alle Formen des Ruderfluges anwenden. Alpenkrähen (*Pyrrhocorax pyrrhocorax himalayensis*) begleiteten die Bergsteiger am Mount Everest bis zu 27000 Fuß (= etwa 8200 Meter). Die Anpassungen an die aerodynamischen Bedingungen in großer Höhe bestehen wahrscheinlich vor allem in einer Vergrößerung der Flugfläche: sowohl der Kolkrabe, wie die Alpendohle (*Pyrrhocorax graculus*) und die Alpenkrähe (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) des Hoch-Himalaya zeichnen sich durch sehr bedeutende Flügellänge (die Alpenkrähe auch durch besondere Breite der Handschwingen) aus — um nur 3 Beispiele unter mehreren zu nennen —, doch ist noch nicht untersucht worden, ob auch das Verhältnis von Flugfläche zu Körpergewicht bei den Himalaya-Vögeln ein anderes ist als bei den artgleichen Bewohnern niedrigerer Höhenlagen.

Der Energieverbrauch der Flugmuskulatur wird anscheinend dadurch auf ein Mindestmaß beschränkt, daß alle diejenigen Muskeln, deren Kontraktion einen mehr tonischen Charakter trägt und die in ausgesprochenem Maße der Erhaltung der Statik dienen, ganz oder vorwiegend aus roten (trüben) Fasern zusammengesetzt sind und nur die für rasche Bewegungen eingerichteten Muskeln, also alle diejenigen, die vorzüglich im Dienste der Dynamik stehen, sich aus weißen (hellen) Fibrillen aufbauen. Die weißen Muskeln sind zwar zu schnellerer Kontraktion befähigt, aber sie liefern dafür auch mehr Zersetzungsprodukte als die roten (sie ermüden also rascher), und die Wärmebildung in ihnen ist eine größere. Im roten Muskel dagegen, dessen Zuckungen langsamer verlaufen, liegt offenbar ein Mechanismus vor, in welchem der Zustand durch geringfügigen Energieverbrauch geändert werden kann und der den Muskel mit spärlichem Verbrauch an Energie in Spannung erhält: also eine Art Sperrmechanismus. Man kann sich vorstellen, daß dabei die beiden Muskelpigmente, das Hämoglobin und das Zytochrom (= Myohämatin), die beide in der roten Muskulatur der Vögel besonders reichlich enthalten sind, eine wichtige Aufgabe erfüllen, indem sie als Katalysatoren die Oxydation während langdauernder Muskelkontraktion unterstützen (D. Needham, 1926).

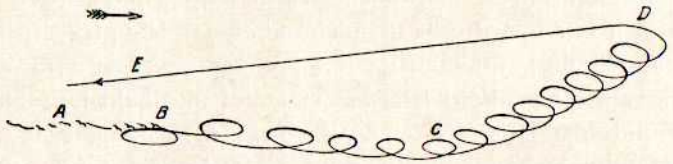
Über das Vorkommen von roter und weißer Muskulatur im Flugapparat der Vögel wurden oben (Seite 95) einige Angaben gemacht; der Gegenstand verlangt weitere Untersuchungen.

Ausnutzung der Windkräfte

Der dem Gewicht des Vogels gleichkommende Druck, der beim Ruderflug durch die Arbeitsleistung der Muskulatur ausgeübt wird, kann auch durch die lebendige Energie des Windes geliefert werden. Die physiologischen Betrachtungen, die im Abschnitt »Flugarbeit« angestellt wurden, sollten es verständlich machen, daß es für die großen Vögel von Wichtigkeit ist, diesen Umstand ausgiebig zu nützen. Das verlangt jedoch einen besonderen Flügelbau, den wir bei großen *Landvögeln* im breiten, mit auseinanderspreizbaren Handschwingen versehenen Schwebeflügel (Seite 580), bei manchen *Meeresvögeln* im langen, schmalen Segelflügel (Seite 592) vorfinden. Daß keine kleinen, sondern nur große Vögel die Windkräfte in ihren Dienst stellen, hängt wohl vor allem damit zusammen, daß mit der Größe des Gewichtes auch die kinetische Energie wächst; und je größer die kinetische Energie, um so geringer die Gefahr, daß der fliegende Vogel durch jeden Windstoß aus seiner Bahn geworfen wird, um so stetiger selbst in sehr turbulentem Wind der Segelflug.

Statischer Segelflug

Über dem Lande sind für den Segelflug der Großvögel die aufsteigenden Winde von großer Bedeutung. Sie bilden sich als dynamische Aufströmung, wenn der Wind durch vertikale Hindernisse nach oben abgelenkt wird. Diese Hindernisse brauchen gar nicht hoch zu sein; selbst Bahndämme und Häuser können eine für den Vogel nutzbare Ablenkung des Windes nach oben bewirken, wenn dieser nur mit genügender Geschwindigkeit gegen das Hindernis anprallt.



Figur 592. Accipitres. — *Flugbahn eines Adlers* (*Aquila*). (*A* bis *B*) Ruderflug; (*B* bis *C*) Segelflug in gleicher Höhe, (*C* bis *D*) Segelflug in steigenden Spiralen; (*D* bis *E*) Gleitflug. → Windrichtung. (Nach Ahlborn, 1921)

Eine wichtigere Rolle als die dynamischen spielen die thermischen Aufströmungen, denn sie reichen viel höher hinauf als jene. Thermische Aufströmungen finden ihre Ursache in der durch die Sonnenbestrahlung bewirkten Erwärmung des Erdbodens; sie machen sich am stärksten über trockenen Feldern und Sandflächen geltend und können in den zwischen den Wendekreisen gelegenen Trockengebieten eine große Stärke erreichen. Nach Walker (1923) reichen die Vertikalböen in den Tropen gegen 14 Uhr bis über 3000 Meter hinauf; ihre Geschwindigkeit läßt sich auf 1,5 bis 3 m/sec schätzen und nimmt mit steigender Höhe zu, was die Erscheinung verständlich macht, daß *Geier* in solchen Luftsäulen erst in viel größeren Höhen zu segeln vermögen als die leichteren *Milane*.

Vor allem sind es *Tagraubvögel* (voran *Geier*, *Adler* und *Milane*, also Aasfresser, die große Strecken nach Nahrung absuchen müssen), ferner *Störche*, *Kraniche* und *Raben*, denen es ein breiter, mit Vortriebfedern ausgestatteter Schwebeflügel ermöglicht, Aufströmungen in ihren Dienst zu stellen und die davon häufig Gebrauch machen. Um im Bereich der aufwärts gerichteten Luftsäule zu bleiben, sind sie genötigt, in Spiralen zu segeln. Dieses Segeln ist gewissermaßen ein Gleitflug mit sehr kleinem Gleitwinkel gegen die aufsteigende Strömung, wobei die Flügel vielfach V-förmig nach oben gehalten werden. Dies ist vermutlich

eine bei geringer Segelgeschwindigkeit notwendige Sicherungsmaßnahme: trifft eine Vertikalböe den einen Flügel heftiger als den anderen, so wird letzterer dadurch in mehr horizontale Lage gebracht, er findet also einen stärkeren Luftwiderstand als der von der Böe emporgedrehte Flügel, wodurch das Gleichgewicht automatisch wiederhergestellt wird (S. Bunnell, 1930). Sehr lehrreich ist folgende Beobachtung aus Indien, die Walker (1923) mitteilt: »Auf der Südseite der Simla-Kette befindet sich eine Talmulde, an deren Ost- und Westende sich Höhenzüge südwärts vorschieben. Etwa 2 Stunden nach Sonnenaufgang zieht der Westhang dieser Mulde, die zu dieser Zeit schon stark von der Sonne erwärmt worden ist, die großen Vögel an, die im Bereich des Tales fliegen. Sie rudern, bis sie an den Höhenrand gelangt sind, aber einmal dort angekommen gleiten sie für unbeschränkte Dauer über den Bäumen hin und her. Von Zeit zu Zeit beginnen einige von denen, die weiter oben gleiten, eine Säule von stark erwärmter Luft hinaufzuseglen, und andere, die dies bemerken, kommen herbei, um mitzutun, bis sich 20 oder 25 im Bereich der Säule befinden, die gewöhnlich 4-mal höher als breit ist. Nach vielleicht 5-minutigem Aufsteigen, das anscheinend nur zum Spiel erfolgt, sind sie so hoch wie möglich gekommen; nun brechen sie das Spiel ab und stürzen in steilem Gleitflug mit beträchtlicher Geschwindigkeit wieder hinunter zu den baumbedeckten Hängen. Wenn 1 oder 2 Stunden später die höher emporgestiegene Sonne die Hauptgebirgskette tüchtig erwärmt hat, dann segeln sie in einer Spirale zu ansehnlicher Höhe empor und schweben fort, irgendwohin, wenn sich nur der Punkt ungefähr über der Hauptgebirgskette befindet. Um die Mittagsstunde kann man sie mit halb angezogenem Handflügel in allen Richtungen segeln sehen, bald langsam steigend und bald langsam fallend; und gegen Sonnenuntergang besteht eine ausgeprägte Neigung, sich über dem Ostrande der Talmulde zu versammeln, wo die Hänge des »Jakko« und die Häuser des Bazars noch stark von der im Westen stehenden Sonne erwärmt werden.«

Beachtung verdient die Vermutung von H. Madsen (1930), daß sich die *großen Raubvögel, Störche* und *Raben* in den heißen Wüstengebieten nicht »zum Spiele« segelnd in hohe Luftschichten erheben, sondern um auf diese Weise der Strahlungswärme zu entgehen, die um die Mittagszeit am Boden sehr beträchtlich ist. Die Lufttemperatur in 1000 Meter Höhe ist dort um die Zeit des höchsten Sonnenstandes gleich der Lufttemperatur, die gegen Sonnenaufgang am Boden herrscht.

Dynamischer Segelflug

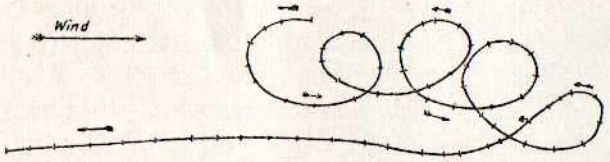
Eine noch allgemeinere Bedeutung als den Aufwinden kommt für den Segelflug der Vögel wohl der Ungleichförmigkeit (Turbulenz) des Windes zu; über dem offenen Meere ist sie die einzige ausnutzbare Windkraft.

Forschungen über die Struktur des Windes haben ergeben, daß der Wind aus übereinandergeschichteten Luftströmungen von verschiedener Geschwindigkeit besteht; in höheren Zonen ist die Geschwindigkeit beträchtlicher als in tieferen, da oben die Erdreibung in Fortfall kommt. An der Grenze zweier Luftströme bilden sich Luftwirbel um eine horizontale Achse, mit absteigender Strömung vorn, aufsteigender Strömung hinten.

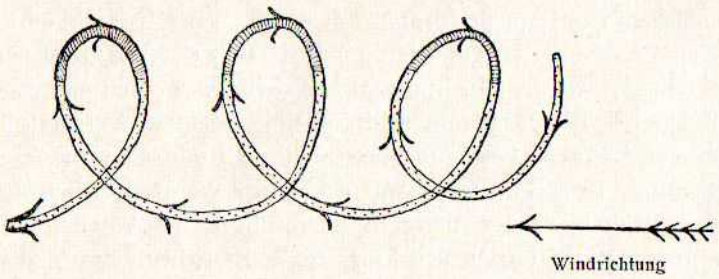
Die Beobachtung eines im horizontalen Wind segelnden Vogels zeigt nun gewöhnlich folgendes Bild: Die Bahn des segelnden Vogels beschreibt eine steigende Spirale; luvwärts erleidet der Vogel einen Verlust an Geschwindigkeit, aber er gewinnt an Höhe; leewärts nimmt seine Geschwindigkeit zu, aber er büßt an

Höhe ein (Figur 592, 593). Der Luvbogen ist beträchtlich kleiner als der Leebogen (Figur 594). Die ganze Spirale ist leewärts geneigt, denn der Vogel erleidet beim Kreisen eine starke Abdrift in der Windrichtung. Im Luvbogen werden die Flügel sehr weit nach vorn geführt, im Leebogen dagegen sowohl im Hand- wie im Ellbogengelenk etwas gebeugt (Figuren 595 bis 597).

Zur Theorie dieses dynamischen Segelfluges der Vögel haben sich neben vielen anderen Airy (1883), Wilson Barker (1891) und Ahlborn (1921) geäußert; es ist jedoch anscheinend noch nicht gelungen, alle Schwierigkeiten seiner Erklärung zu beheben, und die Darstellung von Airy kann auch heute noch als die befriedigendste



Figur 593. ACCIPITRES. — *Milvus-Spezies* (»Milan«): *Flugbahn beim Segeln gegen den Wind* in Horizontalprojektion. Zeitmarken in 1 Sekunde Abstand. (Nach Hankin; aus Dreisch, 1922)



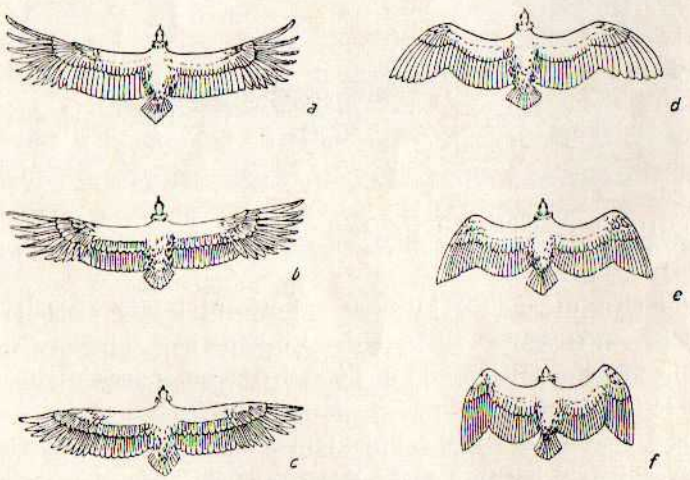
Figur 594. ACCIPITRES. — Auf die Horizontalebene projizierte *Bahn eines in Spiralen segelnden Milans*. Der Wind weht von rechts. Punktiert der Leebogen, schraffiert der Luvbogen der Segelbahn. (Nach Hingston, 1929)

Figur 595. ACCIPITRES (Aquilidae). — *Aquila chrysaëtos* Linnaeus (»Steinadler«): *segelnd*. Zu beachten die Aufwärtsdrehung der Handschwingen-Spitzen. (Nach C. W. R. Knight, 1927)

gelten. »Wenn sich die ganze Luftmasse horizontal mit überall gleicher Geschwindigkeit bewegen würde, so wäre der Vorgang ganz unbegreiflich, denn der Vogel würde in der einen Richtung nicht mehr Wind spüren als in der anderen, ja er würde überhaupt nichts von der Existenz des Windes bemerken, es sei denn durch das Ins-Auge-fassen von Erdobjekten. Die Tatsache, daß die Erde unter der Luft hinweggleitet, berührt nicht das Verhältnis des Vogels zur Luft und erklärt nicht, warum der Vogel in einer Phase seines Kreises mehr an Höhe verliert als in der anderen. Noch weniger erklärt sie die zunehmende Steighöhe des Vogels.

Wir müssen es daher als höchstwahrscheinlich annehmen, daß die Luft, in welcher der Vogel kreist, sich nicht als ganze Masse bewegt, sondern daß in ihr gewisse Bewegungsverschiedenheiten bestehen, welche für den Vogel von entscheidender Bedeutung dafür sind, ob er mit oder gegen den Wind steigt oder fällt.« Airy fordert dann, rein theoretisch, größere Geschwindigkeit der höheren Luftschichten gegenüber den tieferen und Wirbelbildung an der Grenze zweier Luftströme, und fährt fort: »Steigen gegen, Fallen mit dem Wind wäre theoretisch denkbar, wenn der höhere Wind der stärkere ist, aber ohne die Annahme gleichzeitiger Turbulenz ist dieser Effekt des Kreisens nicht vorstellbar, da der Vogel andernfalls keine Kraft schöpfen könnte, um den Verlust durch Erdanziehung und Reibung zu ersetzen. Bestehen aber Luftwirbel, so müßte sich der Vogel an der Rückseite des Wirbels halten, wo er eine aufwärts gerichtete Strömung vorfindet. Bei starkem Wind wird dieser Strom wahrscheinlich stark genug sein, um den Vogel (relativ zur Erde) in bewegungsloser Ruhe zu halten, aber das könnte nur für wenige Sekunden der Fall sein, weil der ganze Wirbel rasch mit dem Winde wandert (von dem er einen Teil bildet) und vorüberziehen würde, den im Gleichgewicht gehaltenen Vogel hinter sich lassend zur Beute einer abwärts gerichteten Strömung, die die Front des nächsten heranziehenden Luftwirbels einnimmt. Wie kann es nun der Vogel anstellen, um im Aufstrom zu bleiben und gleichzeitig seine beträchtliche Geschwindigkeit relativ zur Luft beizubehalten, in der er sich bewegt? Das kann nur durch Kreisen geschehen. Der Vogel muß sich im Aufsteigen gegen den Strom wenden, und wenn er sich zugleich der äußeren Grenze

Figur 596. ACCIPITRES (Aquilidae). — *Haliaetus albicilla* Linnaeus (»Seeadler«): *im Luvbogen kreisend.*
(Nach einer Aufnahme von H. Siewert, 1928)



Figur 597. ACCIPITRES. — *Gyps fulvus* Hablizl (»Gänsegeier«): *Segelflug* (*a*) im Luvbogen, mit Höhengewinn; (*b*) ohne Höhengewinn; (*c*) im Leebogen, bei sinkender Flugbahn; (*d, e, f*) verschiedene »Segelschaltungen« während des Gleitfluges. (Nach Ahlborn, 1921)

desselben und der Grenze seiner eigenen kinetischen Energie nähert, muß er herumschwenken (in Wirklichkeit muß er den Kreis schon während des Anstiegs begonnen haben) und mit dem Winde hinabgleiten, zu dem doppelten Zweck, seine verlorene Geschwindigkeit wiederzugewinnen und den abziehenden Wirbel zu überholen.

Beim Hinabgleiten in Windrichtung wird der Vogel aus einem schnelleren in einen langsameren Strom geraten und in die Lage kommen, aus der Verschiedenheit der Stromgeschwindigkeiten Vorteil zu ziehen. Man betrachte nämlich einmal die Luft im Niveau des Vogels am oberen Wendepunkt des Kreises als stillstehend. Dann haben die tieferen Luftschichten relativ zu diesem Punkte eine dem Wind entgegengesetzte Horizontalgeschwindigkeit, und der Vogel, der scheinbar mit dem Winde herabgleitet, wird in Wirklichkeit auf immer stärker werdende Gegenströmungen treffen, und wenn er den tiefsten Punkt seines Kreises erreicht hat, wird seine Horizontalgeschwindigkeit relativ zur Luft größer geworden sein, als wenn die Luft, durch die er sich im Gleitflug gesenkt hat, stillgestanden wäre. Daher wird der Vogel, dank seiner größeren Horizontalgeschwindigkeit relativ zur Luft (die freilich von einem vermehrten Stirnwiderstand begleitet ist), einer vermehrten Krafteinwirkung auf seine Tragfläche unterworfen und dadurch instand gesetzt sein, caeteris paribus höher zu steigen, als wenn er den Gleitflug durch stillstehende Luft ausgeführt hätte. Nun nehme man an, daß der Vogel statt »caeteris paribus« während des Anstiegs allmählich einen Bogen beschreibt und sich gegen den Wind richtet. Dann wird er beim Anstieg durch eine Folge von Luftschichten gelangen, von denen immer die folgende eine größere Geschwindigkeit relativ zum Vogel hat als die vorangehende. Dadurch wird der Luftwiderstand, der die Hubkraft liefert, größer werden als derjenige, der im Gleitflug gewonnen worden wäre, wenn dieser durch gleichförmige Luft geführt hätte. Die Folge davon ist, daß der Vogel noch höher als zuvor gelangen kann. Aber das Manöver, einen Kreisbogen zu beschreiben, um gegen den Wind zu gelangen, wird Zeit kosten, während welcher die Schwerkraft unaufhörlich wirkt, es wird auch mit Reibung, folglich einer Einbuße an Horizontalgeschwindigkeit verbunden sein; es ist aber fraglich, ob diese Verluste hinreichen, um die oben angeführten Vorteile zunichte zu machen.«

Nach den Beobachtungen von Madon (1923) hat der für die Landsegler günstigste Wind eine Geschwindigkeit von etwa 5 m/sec; bei einer Windgeschwindigkeit über 8 bis 10 m/sec findet der Segelflug der *großen Raubvögel* und *Störche* nur ausnahmsweise statt.

Mit der Windgeschwindigkeit wächst nämlich auch die Turbulenz der Luft, und der breite Schwebeflügel der großen Landsegler läßt sich nicht leicht genug handhaben, um den Vogel instand zu setzen, der Flugbahn auch bei starken und plötzlichen Windstößen die erforderliche Stetigkeit zu verleihen. Solchen atmosphärischen Verhältnissen ist dagegen der lange, schmale Segelflügel der Meeressegler angepaßt, wie ihn die Tölpel (*Sula*), die Fregattvögel (*Fregata*) und in besonderer Vollkommenheit die Albatrosse (*Diomedea*) besitzen (Figur 598). Seine große Länge erleichtert die Steuerung nach der Seite, sowie nach oben und unten; seine Schmalheit und Flachheit gestattet es dem Vogel, den Anstellwinkel rasch zu ändern und führt gleichzeitig dazu, daß die Flächenbelastung sehr groß ist (bei *Diomedea* 16 bis 20 kg/m^2) — ein Umstand, der, wie

Langley (1893) dargetan hat, die Stetigkeit des Segelfluges begünstigt, aber für das Schweben in Aufströmen ungeeignet ist. Aufsteigende Strömungen spielen indessen über dem Meere keine Rolle; die Unruhe des Windes besteht hier in horizontal wandernden Böen und wird zum Teil hervorgerufen durch die Reibung, die der Wind an der Oberfläche des bewegten Wassers findet.

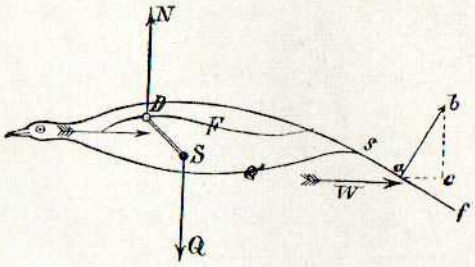
Der Segelflügel der *Albatrosse* und *Fregattvögel* ist auf Steifhaltung gebaut; soweit der Flügel überhaupt niedergeschlagen wird, ist die Amplitude sehr gering. Die Aufgabe der Flugmuskulatur erstreckt sich also im wesentlichen auf statische Arbeit, die freilich in stark böigem Wind sehr beträchtlich sein dürfte. Bei *Fregata* ist denn auch hauptsächlich die klavikuläre Portion des Musculus pectoralis ausgebildet (Seite 560), diejenige also, deren Fasern sehr spitzwinklig auf den Oberarm zulaufen und den ausgestreckten Flügel nur gegen die von unten drückende Luft festzuhalten haben (während bei Ruderflüglern mit tiefem Flügelschlag die hintere, sternale, also langfaserige Partie dieses Muskels weit mächtiger ist als die klavikuläre). Bei allen Meeresseglern ist die freie Beweglichkeit des Brustschulterapparates stark eingeschränkt. Die (wie die Korakoide sehr kräftig entwickelte) Furcula ist durch einen sehr kurzen Bandapparat, bei vielen *Tubinares* sogar synostotisch mit dem Sternum verbunden, und bei *Fregata* wird ein extremer Zustand erreicht: bis auf die gelenkige Verbindung zwischen den verschmolzenen Korakoiden und dem Sternum sind hier alle Gelenke in Synostosen erstarrt.

Figur 598. TUBINARES. — *Flugbilder des Albatros*: (links) von *Diomedea exulans* Linnaeus, in Ansicht von unten; (rechts) von *Diomedea cauta cauta* Gould (?), in Ansicht von vorn. Aufgenommen von E. F. Pollock. (Nach Iredale, 1927)

Die Ausnutzung der Windkräfte seitens des Meeresseglers ist im Grunde die gleiche wie beim Landsegler, der in Spiralen unter Ausnutzung horizontaler Luftströmungen aufsteigt. Von starken Böen läßt er sich emporheben, indem er sich gegen den Wind richtet; sobald seine eigene kinetische Energie nahezu aufgebraucht ist, schwenkt er um und gleitet in der Windrichtung herab, durch die erhaltene Beschleunigung neue kinetische Energie zu erneutem Anstieg gegen die nächste Böe gewinnend. Bei stark böigem Wind vermögen die großen Arten dieses Spiel stundenlang zu treiben, ohne sich neuen Antrieb durch einen Flügelschlag erteilen zu müssen.

Änderung der Höhe

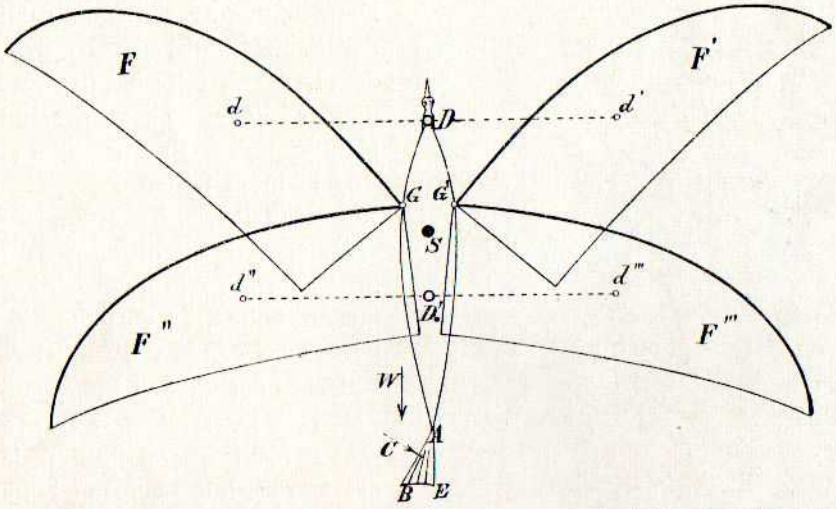
Der Gesamtschwerpunkt des fliegenden Vogels liegt etwa in der Gegend des Herzens, also hinter und unter der die Schultergelenke verbindenden Achse.



Figur 599.

Figur 599. AVES. — *Schema eines Vogels in Seitenansicht.* Der Druckmittelpunkt (*D*) ist im gegebenen Falle vor den Gesamtschwerpunkt *S* verschoben worden; um das Gleichgewicht wiederherzustellen, muß *D* über *S* gebracht werden, was entweder durch Zurücknahme der Flügel (*F*) oder dadurch erfolgen kann, daß der Vogel sich vorn hebt, also schräg aufwärts steigt. (*s* bis *f*) die Fläche des niedergedrückten Schwanzes. »Der Wind *W* erzeugt den Druck *ab* auf die Fläche des Steuers, was ein Abwärtsneigen des Vogels zur Folge hat, doch muß dabei die hemmende Seitenkraft *ac* überwunden werden. Der damit verknüpfte Verlust an Arbeitskraft entfällt aber beim Steuern mit den Flügeln.« (Nach Milla, 1908)

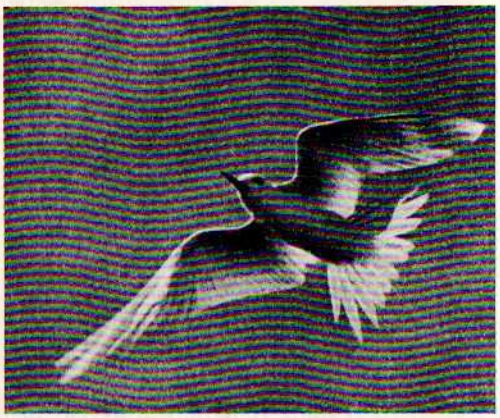
Der Druckmittelpunkt, das heißt der Punkt, in dem man sich den Auftrieb des Winddruckes zusammengezogen denkt, hat im freien Fluge seine Lage senkrecht über dem Schwerpunkt; wird diese lotrechte Stellung beider Teile zueinander verändert (durch Verschiebung des einen von ihnen), so stellt sie sich alsbald wieder her: Verschiebung des Schwerpunktes verursacht dabei eine Veränderung des Anstellwinkels der Flügel; Verschiebung des Druckmittelpunktes veranlaßt eine Veränderung des Winkels, den die lange Achse des Körpers mit der Horizontalen bildet (Figur 599).



Figur 600. AVES. — *Schema zur Erläuterung der Lage des Druckmittelpunktes* (*D*) *zur Lage des Schwerpunktes* (*S*) bei stark vorgezogener (*F* und *F'*) und stark zurückgenommener (*F''* und *F'''*) Flügelfläche. (*d*, *d'*, *d''*, *d'''*) die Druckmittelpunkte der einzelnen Flügel. (Nach Milla, 1908)

Will der Vogel keine Einbuße an kinetischer Energie erleiden, so hat er ein wirksames Mittel zur Höhensteuerung in der Möglichkeit, seine Flügel in der Flügelebene vor- oder rückwärts zu verschieben und damit den Druckmittelpunkt zu verlegen. Führt er die Flügel vorwärts, so richtet sich die lange Achse des Körpers vorn auf und der Flug steigt an; nimmt er die Flügel oder auch nur die Handschwingen zurück, so tritt der entgegengesetzte Effekt ein und die Flugbahn

senkt sich (Figur 600). Diese Art der Höhensteuerung läßt sich besonders leicht an Raubvögeln beobachten, die in horizontalem Winde segeln: im Luvbogen werden die Flügel möglichst weit vorgebracht, im Leebogen dagegen etwas zurückgeführt (Figur 597).



Figur 601. LARI (Sternidae). — *Gygis alba* Sparrman: *bei einer scharfen Wendung nach links.* Dabei wird der linke Flügel etwas eingezogen, das weit ausgebreitete Schwanzsteuer mit der linken Kante aufwärts gedreht und der Körperschwerpunkt mit Hilfe des Kopfes und des rechten Fußes verlagert.
(Aufgenommen von D. R. Dickey, 1925)

Strebt der Vogel dagegen zugleich mit der Höhensteuerung einen Geschwindigkeitsverlust an oder will er ihn wenigstens dabei in Kauf nehmen, so verändert er die Lage des Gesamtschwerpunktes bei gleichbleibender Lage des Druckmittelpunktes der Flügel; das zieht die Änderung des Anstellwinkels von Körper und Tragflächen nach sich. Ein Mittel hierzu ist darin gegeben, daß der Hals vorgestreckt oder zurückgenommen werden kann; den gleichen Dienst vermögen lange oder schwere Beine zu verrichten. Mit größerem Energieverlust ist die Verwendung des Schwanzes als Höhensteuer verbunden, von ihm wird daher sparsamer Gebrauch gemacht. Die Senkung des Schwanzes hat, wenn der Schwerpunkt des Körpers hinter dem Druckmittelpunkt liegt, zur Folge, daß der Vogel sich vorn senkt; seine Hebung wird in diesem Falle den Vogel hinten heben.

Änderung der Richtung

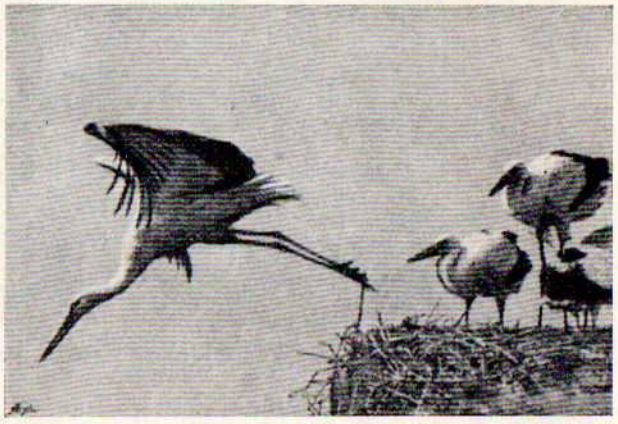
Figur 602. LARI (Laridae). — *Larus ridibundus* Linnaeus (»Lachmöwe«): der vordere Vogel hat ein ihm zugeworfenes Stückchen Käse (das in der linken oberen Bildecke zu denken ist) verfehlt und wirft sich nun im Fluge auf den Rücken, um es zu erschnappen.
(Nach A. H. Hall, 1925)

Plötzliche Änderung der eingeschlagenen Richtung wird sowohl im Ruderflug wie im Segelflug häufig nur mit Hilfe der Flügel vorgenommen; dabei wird der Anstellwinkel des einen Flügels oder beider Flügel für kurze Zeit etwas verändert oder der Flügel im Ellbogen- oder Schultergelenk aus der Horizontalen gebeugt (Figur 601). Soll die Steuerung gleichzeitig auch mit dem Schwanze erfolgen, so wird gewöhnlich diejenige Schwanzhälfte, die auf der Seite der beabsichtigten Wendung liegt, gespreizt und etwas nach abwärts, gegen den Flugwind, gerichtet. *Alken*, *Möwen* und vielleicht noch andere Schwimmvögel nehmen im raschen Ruderflug gelegentlich ihre

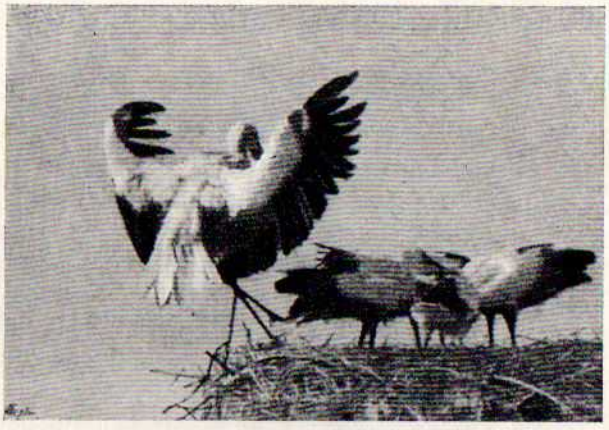
Füße als Seitensteuer zu Hilfe: der dem Inneren der beabsichtigten Kurve zugekehrte Schwimmfuß wird dabei nach unten gestreckt und gleichzeitig gespreizt. Zu einer »Wendung über den Flügel«, also einer Drehung von 180° um die Sagittalachse des Körpers, sind viele Vögel befähigt, nicht nur *Adler* und *Möwen* (Figur 602), sondern auch *Gänse*.

Abflug

Dank ihrer geringeren Masse und relativ großen Flügelfläche vermögen *kleine Vögel* den Luftwiderstand, der zum Tragen des Körpers erforderlich ist, mit dem ersten Flügelschlag zu erzeugen; *große Vögel* dagegen, vor allem diejenigen, deren Tragflächen stark belastet sind, wenden für den Abflug nach Möglichkeit nicht eigene Energie auf, sondern nutzen andere Energiequellen aus. Die potentielle Energie der Lage (die »Spannkraft der Höhenlage«, Milla) wird verwendet, wenn auf erhöhten Punkten sitzende Vögel sich eine kurze Strecke fallen lassen, um bei Entfaltung ihrer Flügel einem Luftwiderstand zu begegnen, dessen Größe ihrem Körpergewicht gleichkommt; sie pflegen aber den Höhenverlust durch kräftigen Absprung zu verringern (Figur 603, oben). Oder aber die großen Vögel stellen die kinetische Energie der Luftströmungen in ihren Dienst und wenden sich beim Abflug gegen den Wind, um ihn gegen ihre Tragflächen wirken und sich von ihm emporheben zu lassen, bevor die Flugarbeit beginnt. Wenn Großvögel bei windstillem Wetter oder bei schwacher Luftbewegung vom Boden auffliegen wollen, so müssen sie sich durch rasches Laufen (Figur 604) oder Schwimmen oder aber durch große Sprünge die benötigte Anfangsgeschwindigkeit erteilen; einige schwere Schwimmvögel mit großer Belastung der Tragflächen (wie *Colymbus* und *Diomedea*) sind unter solchen Verhältnissen außerstande, sich in die Luft zu erheben.



Abflug

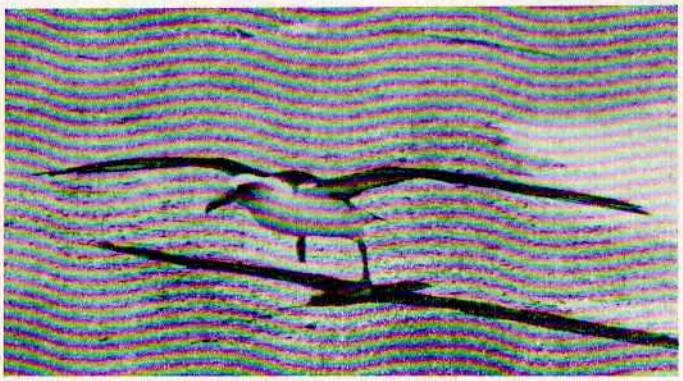


Landung

Figur 603. Ciconiae. — *Ciconia ciconia* Linnaeus (»Storch«): *Abflug*; der Vogel hat sich abgestoßen und läßt sich fallen; die Spitzen der im Ellbogen- und Handgelenk noch halb gebeugten Flügel sind in Aufwärtsbewegung begriffen. — *Landung*; der Vogel stellt die gesamte Tragfläche gegen die Flugrichtung und schlägt mit den Flügeln kräftig nach vorn. (Aufnahmen von O. Anschütz; aus Milla, 1895)

Landung

Schwieriger als der Abflug ist die Landung. Der Vogel ist dabei vor die Aufgabe gestellt, den größten Teil der im Fluge erlangten kinetischen Energie zu vernichten, bevor er den Boden berührt. Er kann sie auslöschen, indem er gegen den Wind landet, oder indem er das Ziel unterfliegt und sich von seiner kinetischen Energie zum Punkte der beabsichtigten Landung emportragen läßt.



Figur 604. TUBINARES. — *Diomedea immutabilis* Rothschild (»Laysan-Albatros«), vor dem Abflug einen *Anlauf nehmend*. (Aufgenommen auf Laysan von D. R. Dickey, 1925)

Stehen beide Möglichkeiten nicht zu Gebote, so muß der Flug aktiv gebremst werden: der Vogel vergrößert dann den positiven Anstellwinkel der Flügel mit gleichzeitiger Ausstreckung des Daumenfittichs und verlagert den Schwerpunkt nach hinten, damit der herabhängende Rumpf dem Luftwiderstand eine große Angriffsfläche bietet (Figur 603, unten). Die Mittel, die ihm hierfür dienen, haben wir schon kennengelernt: Erschlaffung des Musculus latissimus dorsi, Zurücknahme der Flügel, Einziehung des Halses, Einstellung des nach unten geschlagenen, weit gefächerten Schwanzes in die Flugrichtung. Bei größerer Masse des Körpers ist trotzdem die Heftigkeit des Anpralls oft beträchtlich, und dann fällt dem Schwanz oder dem Hals die Aufgabe zu, das Gleichgewicht auszubalancieren, und die Füße haben den letzten Rest der kinetischen Energie zunichte zu machen.

Figur 605. ACCIPITRES. — *Circus aeruginosus* Linnaeus (»Rohrweihe«), sich auf den Horst niederlassend. (Nach Bengt Berg, 1928)

Der Vogel, der vor der Landung seine Fluggeschwindigkeit stark verringert, beraubt sich damit des Haltes, den er beim freien Flug in der Luft fand, und gerät in Gefahr, von starken Vertikalböen umgekippt zu werden. Ihr beugen manche großen Vögel dadurch vor, daß sie die Flügel V-förmig nach oben halten und so den oben (Seite 587) erwähnten Stabilisierungseffekt

erzielen; gleichzeitig wird durch starke Senkung des Halses und Abwärtsstrecken der Beine (die bisher — außer bei den *Passeres* und *Picidae* — nach hinten unter den Schwanz geschlagen waren) der Schwerpunkt möglichst weit unter den Unterstützungspunkt (also unter die auf der Luft lastende Flügelfläche) gebracht (Figur 605).

Manche Vögel lassen sich gelegentlich nahezu senkrecht herab, um zu landen, so die *Geier* und die von einem Raubvogel bedrohten *Enten*. Die *Geier* geben ihrer Flügelfläche, wenn sie aus großer Höhe langsam auf das Aas niederschweben wollen, unter Zuhilfenahme sowohl der Flügel wie des weit gefächerten Schwanzes die Form einer vorn klaffenden Glocke (»Fallschirmflug«); die aufs Wasser herabstürzenden *Enten* strecken ihre ausgebreiteten Schwingen nach unten.

Aufgaben des Schwanzes

Wiederholt wurde in den voranstehenden Abschnitten darauf hingewiesen, daß der Schwanz zu einem wichtigen Bestandteil des Flugapparates werden kann. Als Tiefen- oder Seitensteuer tritt er vor allem in Tätigkeit, wenn es gilt, sehr rasche und heftige Wendungen vorzunehmen. Mit seiner Hilfe läßt sich ferner die Fluggeschwindigkeit verringern. Eine weitere Aufgabe des Schwanzes kann in der Entlastung der Flügel bestehen, da ein langer Schwanz zur Vergrößerung der Tragfläche beträchtlich beiträgt. Er unterstützt den Körper hinten und erleichtert daher die Horizontalhaltung des Körpers fliegender *Raubvögel* sehr wesentlich, wenn diese nicht nur die Last des eigenen Körpers, sondern auch noch die des in den Fängen getragenen Beutetieres fortzubewegen haben, deren Gewicht selbst bei *Adlern* und *Lämmergeiern* dem Körpergewicht des Vogels gleichkommen kann und den Gesamtschwerpunkt weit nach hinten verlagert. Milla (1908) hat darauf aufmerksam gemacht, daß dagegen solche Vögel, die ihre Beute stets im Schnabel oder im Ösophagus tragen »und dadurch ihren Körper im Vorderteile belasten (wie *Pelikan*, *Kormoran*, *Albatros*), unbedeutende Schwanzfläche, dagegen sehr lange Flügel haben. »Die große Flügellänge ermöglicht dann, den Druckmittelpunkt viel weiter vorzuverlegen, als dies bei kurzen Flügeln möglich ist«. Tagraubvögel (*Accipitres*) haben in der Jugend ziemlich allgemein einen längeren Schwanz als später, wohl weil ihre Flugmuskulatur einer Entlastung in höherem Grade bedürftig ist als die Flugmuskulatur des mehr als 1-jährigen Tieres.

Für die Erreichung großer Fluggeschwindigkeiten scheint ein langer Schwanz hinderlich zu sein; vermutlich würden sich an ihm schädliche Luftwirbel bilden. Alle »Schnellflügler« wie die in der Luft jagenden *Falken* und *Segler* haben kurze Schwänze, und zwar um so kürzere, je rascher sie fliegen (*Falco peregrinus*, *Chaetura*).

Bei manchen Tauchervögeln (so bei den sehr kurzschwänzigen *Alcae* und *Tubinares* und bei den schwanzlosen *Podicipedes*) ist die Aufgabe des Schwanzes, als Höhen- und Seitensteuer zu wirken, auf die das Hinterende des Körpers überragenden Schwimmfüße übergegangen.

Verlust des Flugvermögens

Wie oben (Seite 577) gezeigt wurde, ist das Verhältnis der Oberfläche zur Masse für die Flugfähigkeit von der größten Bedeutung; mit zunehmender Größe des Vogels erhöht sich die Flächenbelastung und somit auch die zum Schweben erforderliche Geschwindigkeit, während die Leistungsfähigkeit der Muskulatur abnimmt. Damit ist der Größenentwickelung fliegender Vögel eine obere Grenze gezogen; ihre Überschreitung führt mit Notwendigkeit zum Verlust des Flugvermögens, der durch besondere Ausbildung anderer Bewegungsweisen, des Laufens oder des Schwimmens, kompensiert werden muß.

Alle »Riesenvögel«, unter den rezenten Formen *Struthio*, *Rhea* und die *Casuarii*, unter den ausgestorbenen die *Aepyornithes*, *Dinornithes*, *Gastornithes*, *Diatryma*, *Phororhacus* und viele andere, erlangten ihre Größe nur auf Kosten ihrer Flugfähigkeit.

Flugverlust kann indessen auch durch das Fehlen der Veranlassung zum Fliegen herbeigeführt werden. Dieser Umstand tritt ein bei Mangel an 4-füßigen Feinden — sofern nur die Möglichkeit gegeben ist, sich vor gefiederten Räubern im Dickicht in Sicherheit zu bringen —, Bedingungen, die nur auf einigen entlegenen kleinen Inseln und auf Neuseeland verwirklicht sind. Groß ist vor allem die Zahl nahezu oder völlig flugunfähiger Insel-Rallen: *Pennula* und *Porzanula* auf den Sandwich-Inseln, *Atlantisia* auf Inaccessible Island, *Notornis* und *Ocydromus* auf Neuseeland, *Pareudiastes* auf Samoa und andere; auch der Kagu (*Rhinochetus*) von Neukaledonien gehört wohl in ökologischer Hinsicht in diese Gesellschaft.

Flugunfähigkeit der Waldvögel geht zuweilen mit nächtlicher Lebensweise einher (*Stringops*, *Apteryx*, manche *Rallen*).

Weiterhin ist es die Vervollkommnung des Schwimm- und Tauchvermögens, die eine Rückbildung der Fähigkeit, zu fliegen, im Gefolge haben kann: sei es, weil die Flügel in den Dienst der Fortbewegung unter Wasser traten und funktionelle Umwandlungen erfuhren (*Sphenisci*, *Alcae*), sei es mittelbar durch Nichtgebrauch der Flügel, die sich beim Tauchen als hinderlich erwiesen und deren Stelle im Dienste des Nahrungserwerbes die schwimmkräftigen Beine eingenommen haben (Podicipedes: *Centropelma*; Steganopodes: *Nannopterum*).

Schwimmen

Durch ihr geringes spezifisches Gewicht sind alle Vögel befähigt, passiv auf dem Wasser zu treiben. Sie verdanken diese Eigenschaft nicht nur den pneumatischen Hohlräumen ihres Körpers, sondern in noch höherem Maße dem für Wasser nicht durchlässigen Federkleid, das sie als dicker Mantel von größter Leichtigkeit umhüllt. Das spezifische Gewicht eines gerupften Zwergtauchers (*Podiceps ruficollis*) bestimmte Stubbs (1910) zu 0,86; derselbe Vogel hatte vor der Rupfung mit trockenem, möglichst viel Luft einschließendem Gefieder ein spezifisches Gewicht von 0,66. Heinroth (1928) verfolgte die gleiche Fragestellung bei der Stockente (*Anas platyrhynchus*) und fand beim befiederten Erpel ein spezifisches Gewicht von 0,6, beim gerupften ein solches von 0,91. (»Der befiederte Erpel von 1337 Gramm Gewicht verdrängt 2060 Kubikzentimeter Wasser, der gerupfte Erpel wiegt 1270 Gramm und verdrängt 1390 Kubikzentimeter Wasser; das heißt, die Federn im Gewicht von 67 Gramm umschlossen 650 Kubikzentimeter Luft.«)

Es bedeutet eine Schwimmanpassung, wenn der transversale Durchmesser des Rumpfes auf Kosten des vertikalen Durchmessers zunimmt und der Körper sich damit der breiten Kahnform nähert. Wir haben oben die Tatsache kennengelernt, daß es für den fliegenden Vogel einen statischen Vorteil bedeutet, wenn der Gesamtschwerpunkt des Körpers möglichst tief unter dem Druckmittelpunkt der Tragflächen und möglichst dicht hinter der Schultergelenksachse liegt. Beim Schwimmvogel ist es umgekehrt; für das Schwimmen ist sowohl die Abflachung des Körpers, wie die Rückwärtswanderung des Schwerpunktes von Vorteil — ersteres führt zur Verbreiterung der Unterstützungsfläche, letzteres hat zur Folge, daß das Hinterende des Körpers mit den zum Antrieb dienenden Beinen tief in das Wasser eintaucht. Der Rumpf des guten Fliegers hat daher die aerodynamisch

vorteilhafteste Gestalt des fallenden Tropfens: der Brustkorb ist kurz, die schwere Muskulatur drängt sich möglichst am Vorderrande des Sternum zusammen. Der Rumpf des guten Schwimmers und Tauchers dagegen gleicht eher einer langgestreckten, dorso-ventral zusammengepreßten Walze, und der Brustkorb reicht weit nach hinten, um das lang ausgezogene Paket der Eingeweide zu umschließen und vor dem Wasserdruck zu schützen (Figur 606). Vor allem werden die Rippen länger und treffen sich daher in ihrem sternalen und vertebralen Anteil unter einem spitzeren Winkel: bei guten Tauchern liegt der Scheitelpunkt des letzten Rippenpaares sogar weit hinter der Hüftgelenksachse.

Dem Wasserleben sind die Vögel in sehr verschiedenem Grade angepaßt. Eine ganze Reihe wird häufig schwimmend angetroffen, ohne daß ihr Körper deutliche funktionelle Anpassungen an diese Form der Fortbewegung erkennen läßt (*Gallinula, Chionis, Tringa, Chauna*); bei der Mehrzahl jener Arten, die sich viel auf dem Wasser aufhalten, ist das jedoch der Fall. Es ist dann zunächst der Fuß, der zweckmäßig umgewandelt wird, indem sich die einzelnen Zehen zu ebenso vielen Ruderblättern verbreitern (*Phalaropus, Fulica, Heliornis, Podica, Podiceps*) oder durch mehr oder weniger ausgedehnte Schwimmhäute zu einer einzigen wirksamen Fläche verbunden werden (*Anseres, Lari, Steganopodes, Tubinares, Sphenisci, Colymbus*). Ein weiteres Zeichen fortgeschrittener Anpassung an das Leben auf dem Wasser ist (neben der schon erwähnten Umgestaltung des Rumpfes) die Zunahme der Gefiederdichte auf der Unterseite bis zu gänzlichem Schwund des Unterrains, wie er bei den *Anseres, Sphenisci, Alcae* und *Steganopodes* eingetreten ist (oben, Seite 27), verbunden mit der Bildung eines starken subkutanen Fettpolsters an Brust und Bauch. Alle »echten« Schwimmvögel sind ferner genötigt, ihr Gefieder häufig und gründlich einzufetten, um das Wasser von der Haut fernzuhalten, und daher mit einer besonders großen Bürzeldrüse versehen.

Figur 606. *Enthäuteter Rumpf* eines Landvogels, *Phasianus colchicus* Linnaeus (*F*) und eines Tauchervogels, *Colymbus stellatus* Pontoppidan (*L*), in Seitenansicht. (Nach Heilmann, 1926)

Die Schwimmbewegung der Beine ist bei den *Anseres, Colymbi, Podicipedes* und wohl allgemein bei den Schwimmvögeln ungleichzeitig; nur wenn größere Geschwindigkeiten erreicht werden sollen (zum Beispiel vor dem Auffliegen) schnellen sie sich durch gleichzeitigen Schlag beider Beine vorwärts. Schwäne lassen oft einen Fuß untätig und treiben sich allein durch die Ruderschläge eines in die Medianebene gebrachten Fußes vorwärts; dies tun auch manche in Halbschlaf versunkene Enten.

Im Gegensatz zu allen anderen Vögeln schwimmen die *Pinguine* auch an der Oberfläche nur mit den Flügeln und strecken die plump gebauten Füße untätig nach hinten aus. Sie müssen daher stets tief eingetaucht sein und ermangeln einer Einrichtung, die anderen Vögeln die Verringerung des spezifischen Gewichtes ermöglicht und sie instand setzt, je nach Bedarf hoch auf dem Wasser zu treiben oder tief einzusinken, nämlich des komprimierbaren Luftmantels des Gefieders.

Ihre Flügel sind zum Fliegen untauglich und dürfen daher naß werden. Bei den übrigen Schwimmvögeln ist das anders; sie durchnässen das Flügelgefieder nicht ohne Not und bergen es, so lange sie an der Oberfläche schwimmen, zum Teil (*Colymbi*, *Podicipedes*, *Süßwasser-Tauchenten*) sogar unter Wasser, in einer Art wasserdichter Tasche, gebildet von den langen Federn (»Tragfedern«) der Brustseite — *Lari*, *Anseres* (Figur 371), *Rallidae*, *Alcae*, *Colymbi*, *Podicipedes* — oder sie stellen sie in Ermangelung einer solchen Einrichtung hoch auf, wie die *Pelikane*. »Bei den *Tauchenten* schließen die Tragfedern so dicht, daß die Flügel auch nach langem, tiefem und oft wiederholtem Tauchen nicht naß werden; bei den *Schwimmenten*, *Gänsen* und *Schwänen* ist dies nicht der Fall« (Heinroth, 1928). Außer den *Pinguinen* tauchen nur noch die *Kormorane* und *Schlangenhalsvögel* ihre Flügel, die bei ihnen sehr lang und schwer sind, beim Schwimmen im Wasser ein; sie sind dafür aber auch zu umständlichem und zeitraubendem Flügeltrocknen gezwungen, sobald sie sich wieder auf dem Lande befinden.

Tauchen

Während die Fähigkeit zu aktivem Schwimmen wohl jedem Vogel zukommt und nur dem Grade nach wechselt, ist die Zahl der Vogelarten, die zum Tauchen befähigt sind, recht gering. Um ihren spezifisch leichten Körper unter Wasser zu drücken, müssen einige Arten die im steilen Gleitflug oder im freien Fall erlangte Beschleunigung nutzbar machen. Von diesen »Stoßtauchern« war schon früher (Seite 469 bis 470) die Rede, und wir brauchen darauf nicht nochmals zurückzukommen. Ein längeres Untertauchen des Körpers durch eigene Kraft verlangt besondere Konstruktionen nicht nur im Bewegungs-, sondern auch im Respirationsapparat; denn die Aufgabe der Extremitäten, den Vogel unter Wasser zu schieben, muß unterstützt werden durch Einrichtungen, die eine willkürliche Verringerung des spezifischen Gewichts ermöglichen. Eine solche Einrichtung besitzen die Tauchervögel in ihren sehr großen inspiratorischen Luftsäcken, die unter Anwendung der Bauchpresse nach Bedarf entleert werden können. Nach ihrer Entleerung ist der Tauchervogel spezifisch schwerer als der Schwimm- und Landvogel, denn mit der Zunahme der Tauchfähigkeit geht die Abnahme der Pneumatizität des Skelettes parallel. Sie ist äußerst gering bei *Podiceps cristatus*, *Mergus*, *Phalacrocorax* (im Gegensatz zu den nicht-tauchenden *Steganopodes*!), den *Sphenisci* und *Pinguinus impennis* und völlig geschwunden bei *Colymbus* und *Fratercula*. Hierzu gesellt sich noch der Umstand, daß manche Tauchervögel in der Lage sind, ihren Auftrieb durch Anpressen des Gefieders, also durch Ausdrücken der im Federmantel eingeschlossenen Luft, zu verringern. *Podiceps ruficollis* hat mit gelockertem Gefieder ein spezifisches Gewicht von 0,66, mit angepreßtem Gefieder ein solches von 0,84 (Stubbs, 1910). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den *Tauchenten* und bei *Fulica*, nicht aber bei den *Kormoranen* und den *Pinguinen*, deren Gefieder stets knapp anliegt und wenig (*Kormorane*) oder so gut wie gar keine Luft (*Pinguine*) umschließt.

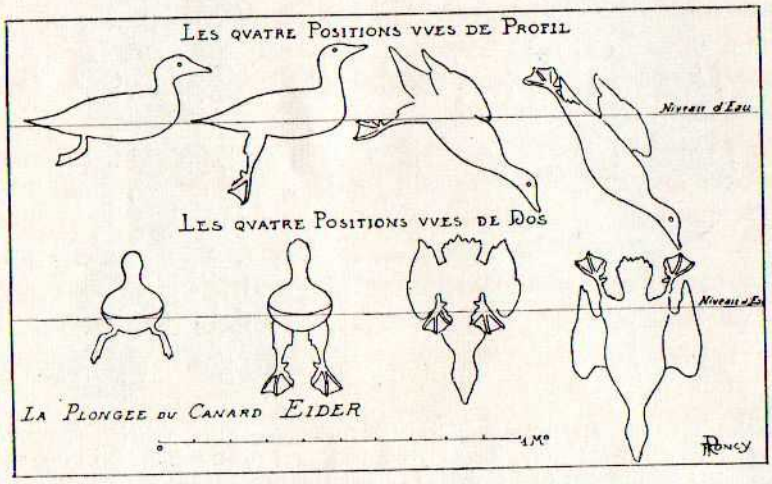
Die Fortbewegung unter Wasser kann entweder mit den Beinen allein oder unter Zuhilfenahme der Flügel oder mit den Flügeln allein erfolgen.

(1) Es verwenden nur die Beine und bergen die Flügel unter den Tragfedern: *Podiceps*, *Colymbus*, *Fulica*, *Mergus*, *Nyroca*, *Biziura*.

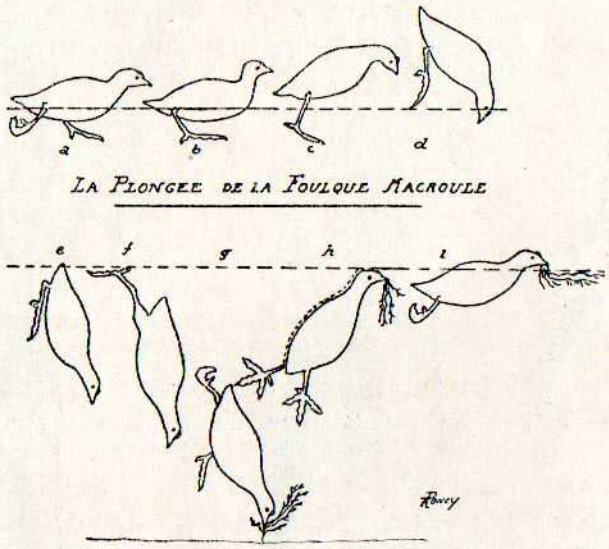
(2) Es verwenden zur Fortbewegung nur die Beine, zum Steuern aber auch die halb ausgebreiteten Flügel: die *Phalacrocoracidae* (*Phalacrocorax*, *Nannopterum*, *Anhinga*).

(3) Es verwenden zur Fortbewegung und zum Steuern sowohl die Beine wie die Flügel: die Meeres-Tauchenten, wie *Somateria* (Figur 607), *Oidemia*, *Histrionicus*, *Clangula*, *Tachyeres*.

(4) Es verwenden zur Fortbewegung nur die Flügel (und die Beine gar nicht oder lediglich zum Steuern): die *Sphenisci*, *Alcae*, sowie einige *Tubinares* (*Pelecanoides*, *Puffinus*, auch *Pterodroma*?).



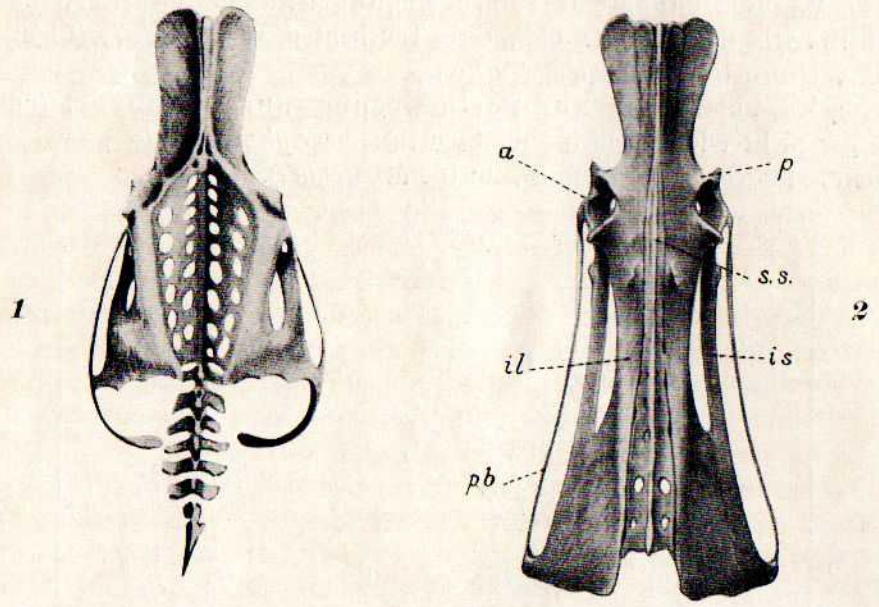
Figur 607. Anseres. — *Somateria mollissima* Linnaeus (»Eiderente«): der *Vorgang des Tauchens* in 4 Stadien von der Seite und von hinten gezeichnet. (Nach Poncy, 1907)



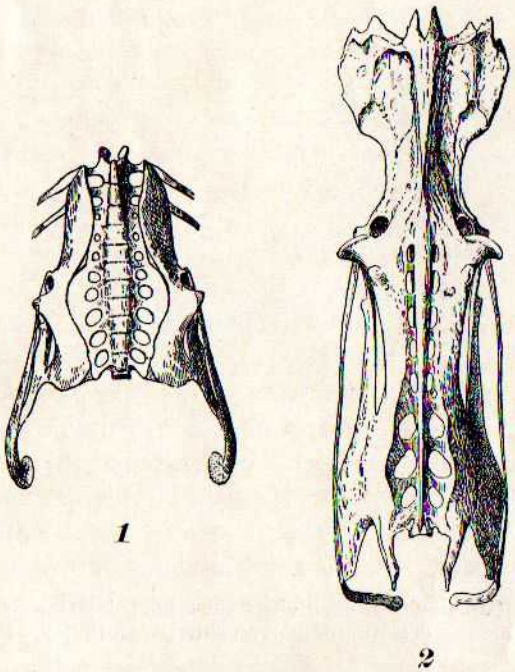
Figur 608. Ralli. — *Fulica atra* Linnaeus (»Bläßhuhn«), nach einer am Boden des Gewässers wachsenden Pflanze *tauchend*. Die Flügel bleiben an den Rumpf angedrückt. (Nach Poncy, 1908)

Fußtaucher

Diejenigen Vogelgruppen, bei denen der Fuß während des Tauchens nicht untätig bleibt, sondern wesentlich oder ausschließlich den Vortrieb unter Wasser zu erteilen hat, schnellen sich (mit Ausnahme von *Fulica*, Figur 608) unter Wasser durch gleichzeitigen Stoß beider Beine vorwärts. Sie alle zeigen einiges Gemeinsame im Bauplan der hinteren Extremität. Gemeinsam haben sie ein schmales



Figur 609. ANSERES. — *1*, Becken einer nicht-tauchenden Ente, *Cairina moschata* Linnaeus. *2*, Becken einer Tauchente, *Biziura lobata* Temminck. (*a*) Acetabulum; (*il*) Ilium; (*is*) Ischium; (*p*) Processus pectinealis; (*pb*) Pubis. (*1* nach Dabelow, 1925; *2* nach Pycraft, 1906)



Figur 610.

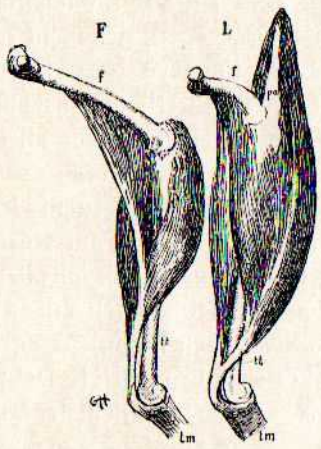
Figur 611.

Figur 610 (zu vergleichen mit Figur 609). STEGANOPODES. — *1*, Becken einer nicht-tauchenden Art, *Phaëthon lepturus* Daudin. *2*, Becken einer tauchenden Art, *Phalacrocorax carbo* Linnaeus. (Nach Pycraft, 1898)

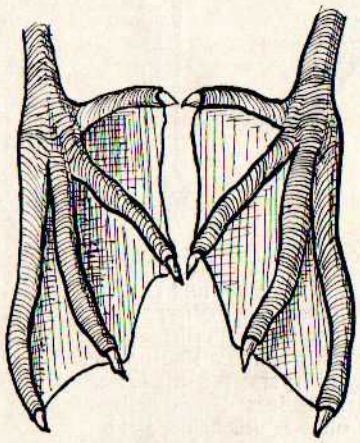
Figur 611. PODICIPEDES. — *Podiceps cristatus* Linnaeus: *Becken*. Verkleinerung $^1/_2$. (Nach Dabelow, 1925)

Becken (Figuren 609 bis 611) und einen langen Unterschenkel — eine Konstellation, die folgende Vorteile bietet: die Schwimmflächen der Füße können unter oder hinter dem Körper einander stark genähert werden und eine gemeinsame Wirkung entfalten; starke Verlängerung des Unterschenkels hat nicht nur zur Folge, daß das Intertarsalgelenk bei nach hinten gestrecktem Bein in die Gegend des kaudalen Körperendes zu liegen kommt und die Füße auch hinter dem Körper rudern können, sondern sie bedingt auch, daß die Streck- und Beugemuskeln des Fußes eine größere Faserlänge und eine größere Ansatzfläche gewinnen (Figur 612). — Gemeinsam ist diesen »Fußtauchern« weiterhin, daß die Tibia zur Ausführung einer ergiebigen Rotation um die Fibula eingerichtet und die Fibula daher sehr lang ist; gemeinsam ist ihnen endlich die starke seitliche Kompression des Laufes, damit dieser beim Vorführen des Beines möglichst wenig Widerstand im Wasser findet.

Im einzelnen aber bestehen zwischen den großen Gruppen der »Fußtaucher« doch recht erhebliche Unterschiede dieses Bewegungsapparates, die verständlich werden, wenn man sich vergegenwärtigt, in wie verschiedener Weise sie ihre Beine beim Tauchen verwenden (Stolpe, 1931).



Figur 612.



Figur 613.

Figur 612. *Linkes Femur* (*f*) und *Tibiotarsus* (*tt*) *eines* Landvogels: *Phasianus colchicus* Linnaeus (*F*) *und* eines grätschenden Fußtauchers: *Colymbus stellatus* Pontoppidan (*L*), zum Vergleich der Proportionen von Skelett und Beugemuskulatur. (*pa*) Processus rotularis der Tibia. (Nach Heilmann, 1926)

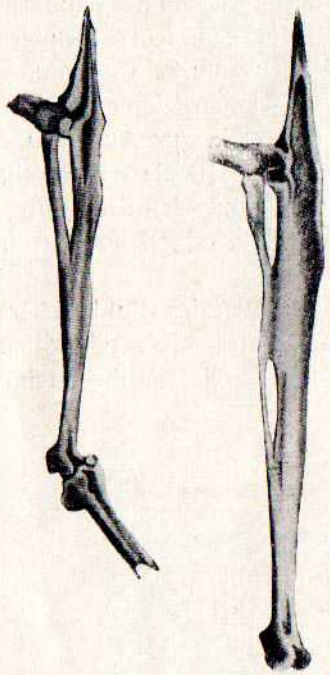
Figur 613. STEGANOPODES (Phalacrocoracidae). — *Phalacrocorax carbo* Linnaeus (»Kormoran«): *Stellung der Füße beim Schwimmstoß.*

a) Kormorane

Am einfachsten ist der Verlauf der Bewegung bei den Kormoranen (*Phalacrocorax*, *Anhinga*), welche die Beine beim Tauchen anscheinend ganz wie beim Schwimmen unter dem Leib nach vorn ziehen und in annähernd derselben Ebene mit ausgebreiteten Schwimmflächen rückwärts stoßen. Beim Schwimmstoß kommt es hier darauf an, daß die beiden parallel wirkenden Schwimmflächen, die hier sogar den Raum zwischen der 1. und der 2. Zehe ausfüllen, möglichst dicht nebeneinanderstehen (Figur 613). Die Tibia erfährt daher eine Rotation nach innen um die Fibula, nicht (wie bei den »Grätschern« unter den Fußtauchern) nach außen. Das ziemliche lange Femur bleibt während der ganzen Bewegungs-

phase dem Rumpf dicht angeschmiegt und wird durch die Stellung des Antitrochanter an der Abduktion gehindert (in vollem Gegensatz zu seinem Verhalten bei den »Grätschern«); es nimmt an der Bewegung des Fußes einen sehr bedeutenden Anteil, indem es ihn durch Vermittelung des Unterschenkels weit rückwärts schleudert und wieder vorzieht, und daher ist die Muskulatur, die am Oberschenkel inseriert, recht kräftig. Die Patella ist bei *Phalacrocorax* sehr ansehnlich und überwallt im Laufe der Ontogenese die Sehne des Musculus ambiens, so daß diese dann in einem rings geschlossenen Kanal des Sesambeines gleitet. Das Knie kann in der Sagittalebene ziemlich stark gebeugt werden.

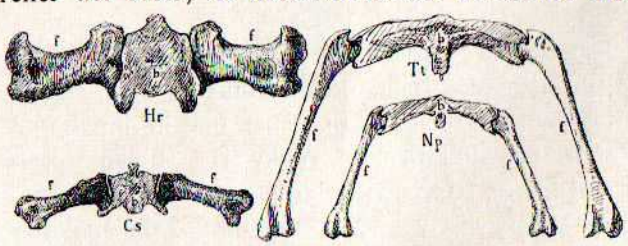
b) Podiceps, Colymbus, Tauchenten



Podiceps *Colymbus*

Figur 614. *Kniegelenk und Unterschenkelknochen von Podiceps griseigena* Linnaeus (Podicipedes) und *Colymbus stellatus* Pontoppidan (Colymbi); ersterer mit spitz pyramidenförmiger Kniescheibe, letzterer ohne Kniescheibe, beide aber mit weit über das Kniegelenk hinaus verlängerter Tibia. (Nach Dabelow, 1925)

Bei den *Colymbus-* und *Podiceps-Arten* läßt sich schon aus der Morphologie des Beines ablesen, daß die Tauchbewegungen ganz andere sein müssen als bei den *Kormoranen*. Die Tibia dieser beiden Gruppen ist weit über das Kniegelenk hinaus verlängert und zu dem spitz-pyramidenförmigen »Processus rotularis« ausgezogen, der nicht nur den »Streckmuskeln« (den Beugern des Intertarsalgelenkes), sondern auch den »Beugemuskeln« (den Streckern des Intertarsalgelenkes, vor allem dem Musculus gastrocnemius) die Bedingungen für große Faserlänge und mächtige Massenentwickelung schafft (Figur 612, 614) — freilich auf Kosten der Beweglichkeit des Kniegelenkes in sagittaler Richtung. Die Rotation der Tibia nach außen (nicht wie bei den *Kormoranen* nach innen) ist durch den Bau des Kniegelenkes sehr begünstigt. Die Streckmuskeln des Unterschenkels, vor allem der Musculus femoro-tibialis, setzen so am Processus rotularis (*Colymbus*) beziehungsweise an der mit seiner Innenfläche eng verbundenen Patella (*Podiceps*) an, daß sie bei Streckung des Kniegelenkes die Tibia gleichzeitig nach außen rotieren und in diesem Sinne mit dem Musculus ilio-tibialis zusammenwirken, der breit sehnig an der oberen Außenkante der Tibia ansetzt. Der Gegenspieler, das heißt also der Rückdreher der Tibia, ist anscheinend der Musculus caud-ilio-flexorius.

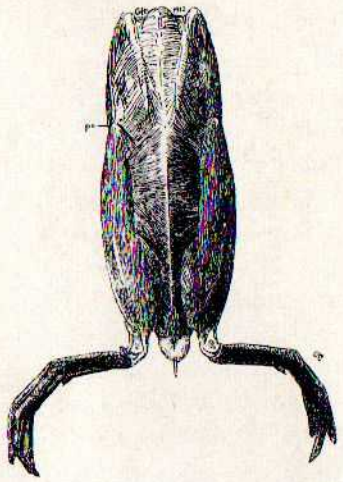


Figur 615. *Becken* (*b*) und *Femur* (*f*) *zweier grätschender Fußtaucher* (links) und *zweier Landvögel* (rechts), nämlich: *Hesperornis regalis* Marsh (Hr) und *Colymbus stellatus* Pontoppidan (Cs) einerseits, *Lyrurus tetrix* Linnaeus (Tt) und *Numenius phaeopus* Linnaeus (Np) andererseits. (Nach Heilmann, 1926)

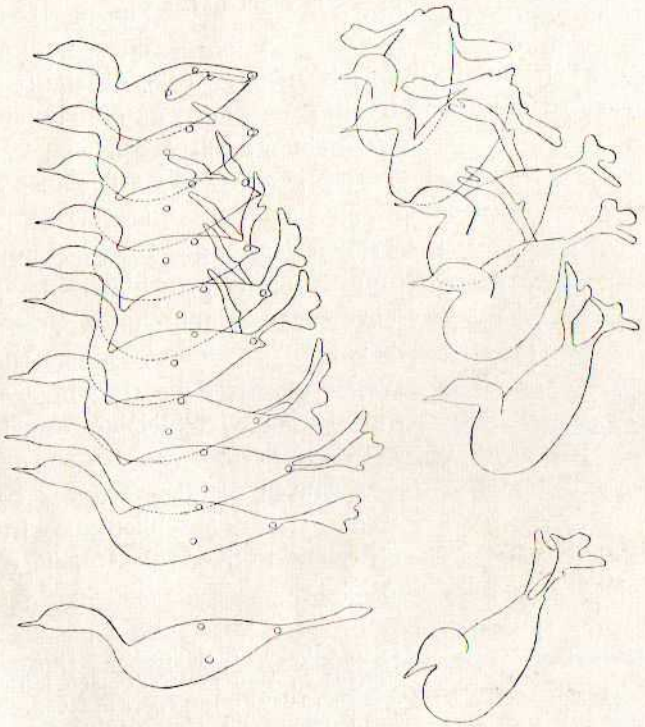
Die Ganglinie der Gelenkfläche an der distalen Tibiaapophyse lenkt den Lauf beugewärts nach außen (nicht, wie bei den übrigen Vögeln, nach innen!) ab.

Das Femur ist sehr kurz und steht nach außen ab, da die Gelenkfläche des Antitrochanter nicht, wie bei anderen Vögeln, schräg nach oben und außen geneigt, sondern steil aufwärts gerichtet ist (Figur 615); der Oberschenkel bewegt sich daher annähernd in der Transversalebene des Körpers, um Unterschenkel + Fuß vorzuführen oder rückwärtszustoßen.

Das Bein wirkt erst vom Intertarsalgelenk ab als »freie Extremität«, denn fast der gesamte Unterschenkel ist in die von der dicht befiederten Haut umschlossene »Körperwalze« einbezogen und vermag im wesentlichen nur vor- und rückwärts bewegt oder um seine lange Achse rotiert, nicht aber vom Körper abgespreizt zu werden, da ein Teil der Beckenmuskulatur unmittelbar zur oberen Hälfte der Tibia hinüberzieht und beide Skelettteile fest aneinanderheftet (Figur 616).

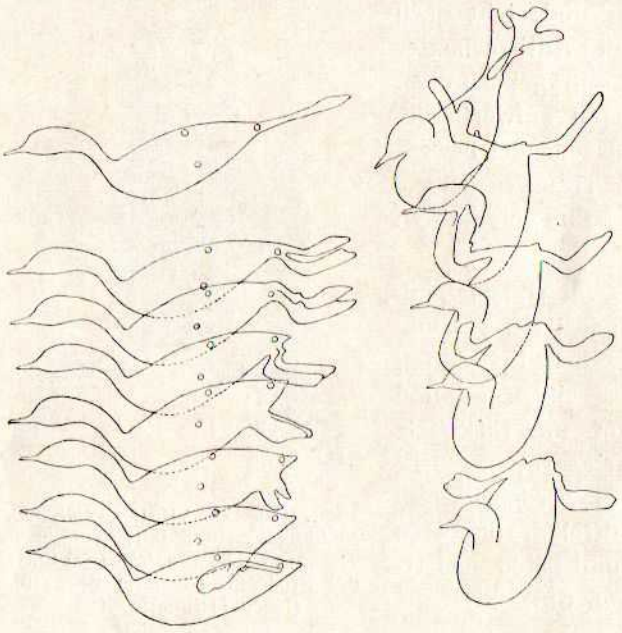


Figur 616. COLYMBI. — *Colymbus stellatus* Pontoppidan: *enthäuteter Rumpf in Dorsalansicht.* (*pa*) Spitze des Processus rotularis der Tibia. (Nach Heilmann, 1926)



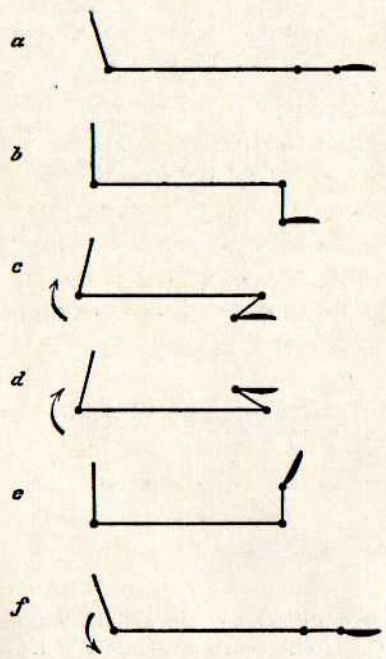
Figur 617. PODICIPEDES. — *Podiceps nigricollis* Brehm: *Phase des Tauchstoßes*, links von der Seite, rechts halb von vorn und oben gesehen. Die kleinen Kreise geben die Lage von Hüftgelenk, Kniegelenk und Intertarsalgelenk an. (Nach Zeitlupenaufnahmen gezeichnet von Frank und Neu, 1929)

Die Beinbewegung tauchender Steißfüße (*Podiceps*) ist von Frank und Neu (1929) an Zeitlupenaufnahmen eingehend studiert worden. Diese Aufnahmen ermöglichen es, die ganze Phase in mehrere Teilabschnitte zu zerlegen (Figuren 617, 618).



Figur 618. PODICIPEDES. — *Podiceps nigricollis* Brehm: *Phase des Anziehens der Füße.* Ansicht wie in Figur 617. (Nach Frank und Neu, 1929)

Vor Beginn des Tauchstoßes wird (1) das Intertarsalgelenk stark gebeugt, so daß der nach vorn gerichtete Lauf der Körperseite anliegt und seine schmale Hinterkante nach unten kehrt, während die zusammengelegten Zehen ihre Spitze nach vorn wenden. Nun wird (2) die Tibia um annähernd 90° nach außen rotiert (Figur 619 ***c***, ***d***). Der Fuß, der diese Drehung mitmachen muß, kehrt jetzt die Hinterkante des Laufes nach außen. Breitet der Vogel in dieser Stellung den Fuß aus, so zeigt auch die Schwimmfläche nach außen. Im 3. Abschnitt kontrahiert sich der Musculus gastrocnemius und bewirkt, daß der Fuß (unter Beibehaltung seiner Verdrehung) mit gespreizten Zehenlappen nach hinten geschlagen wird, wobei seine Spitze die Bahn einer Ellipse beschreibt. Da beide Füße diese Bewegung gleichzeitig ausführen, so schlagen ihre Ruderflächen hinter dem Vogel nahezu aneinander, wodurch ein großer, den Körper vorwärtstreibender Stauungsdruck erzielt wird. Verstärkt wird die Gewalt des Stoßes durch eine Rückwärtsschiebung des Kniegelenkes in der Transversalebene des Körpers, die sich auf den ganzen distalen Teil der Extremität überträgt. Daran anschließend wird (4) die Tibia mit dem Fuß in die Ruhelage zurückgedreht



Figur 619.

Figur 619. PODICIPEDES. — »*Allgemeines Bewegungsschema*: ***a***, Fuß gestreckt nach hinten; ***b***, Beginn des Anziehens des Fußes; ***c***, der Fuß völlig angezogen, Beginn der Drehung im Kniegelenk; ***d***, durch Drehung des Kniegelenkes wird der Fuß nach oben gebracht; ***e***, Ausstoßen des Fußes nach unten; ***f***, der Fuß ist nach hinten gestreckt und wird durch Rückdrehung im Kniegelenk wieder in die Lage von ***a*** gebracht.« (Nach Frank und Neu, 1929)

(die Hinterkante des Laufes zeigt nun nach oben) und die ganze freie Extremität gegen den Strom mit zusammengelegter Schwimmfläche wieder in die Stellung 1 gezogen.

Sehr ähnlich verläuft der Vorgang bei *Colymbus*, etwas abgewandelt ist er bei den tauchenden *Anseres*, doch stimmen diese darin mit *Podiceps* überein, daß auch bei ihnen die Ruderflächen der Füße hinter dem Körper aufeinander zuschlagen. Sie gehören also gleichfalls zu den »Grätschern« unter den Tauchervögeln.

Bei zunehmender Körpergröße verringert sich die relative Länge aller Abschnitte des Beines, besonders der distalsten, denn nähme das Bein im gleichen Verhältnis an der linearen Vergrößerung teil wie der Rumpf, so würde der Hebelarm, den die Muskulatur gegen den Widerstand des Wassers zu bewegen hat, zu lang werden. Die durch mechanische Gründe diktierte relative Beinverkürzung geschieht aber zweifellos auf Kosten der Leistung, so daß auch der Fußtaucher, ganz wie der Flugvogel (oben, Seite 578), nicht beliebig vergrößert werden kann. Das Gesagte geht aus der folgenden Tabelle hervor. In ihr sind eine kleine und eine große *Podiceps-Art* und in der gleichen Weise eine kleine und eine große *Phalacrocorax-Art* miteinander verglichen worden. Zur Berechnung eines Index wurde die Rumpflänge (vom hintersten Halswirbel bis zum letzten Schwanzwirbel) gleich 100 gesetzt. Die erhaltenen Prozentzahlen habe ich den absoluten Längenmaßen in Klammern beigefügt.

	Podiceps ruficollis	*Podiceps cristatus*	*Phalacrocorax varius*	*Phalacrocorax carbo*
Rumpflänge	75 (100)	163,5 (100)	165 (100)	250 (100)
Femur	29,8 (39,6)	41 (25,1)	53 (30,9)	68 (27,2)
Tibia	53 (70,9)	98,5 (60,2)	99 (60)	118 (47,2)
Lauf	32 (42,7)	59 (36,2)	59 (35,7)	71 (28,4)
3. Zehe	41 (54,8)	68 (41,5)	—	—
4. Zehe	—	—	90 (54,5)	111 (44,4)

Flügeltaucher

Die Flügelbewegung untergetauchter *Alken* und *Lummen* unterscheidet sich nach Selous (1905) wesentlich von der Flugbewegung. Während die Flügel in der Luft in allen Gelenken gestreckt werden, bleiben sie unter Wasser ständig im Handgelenk gebeugt und werden so von den Körperseiten weggestreckt und wieder angezogen. Stets geschieht dabei die Bewegung auf beiden Seiten gleichzeitig. *Die Pinguine* hingegen treiben sich unter dem Wasserspiegel ganz nach Belieben durch gleichseitige oder ungleichseitige Bewegung ihrer zu flachen Rudern umgewandelten Flügel vorwärts und sollen dabei 3 bis 4 Schläge in der Sekunde ausführen können.

Den oben (Seite 601) zusammengestellten Flügeltauchern kann auch der einzige tauchende Singvogel, *Cinclus*, zugeordnet werden, der sich von der Oberfläche klarer Bäche in die Tiefe zu arbeiten vermag, um auf dem Grunde des Gewässers laufend nach Nahrung zu suchen. Auch er überwindet den Auftrieb durch lebhaftes Schlagen mit den Flügeln. Sie werden dabei vermutlich, wenn das Tauchen (wie gewöhnlich) gegen die Stromrichtung erfolgt, in einem negativen Anstellwinkel gehalten, so daß der Vogel durch die Energie des strömenden Wassers nach unten gedrückt wird; aber er muß sich dann gleichzeitig durch Ruderbewegungen der Flügel Vortrieb erteilen, damit die Geschwindigkeitsdifferenz

zwischen seinem Körper und dem umgebenden Medium erhalten bleibe. Mit Hilfe solcher Flügelschläge vermag er auch in völlig unbewegtem Wasser bis zur Tiefe von 1 Meter zu tauchen.

Wechselbeziehungen zwischen Tauch- und Flugvermögen

Die anatomischen Konstruktionen, die der Vervollkommnung des Tauchvermögens dienlich sind, sind in vieler Hinsicht denen gerade entgegengesetzt, die einen möglichst arbeitssparenden Flug bewirken. Man vergleiche dazu das, was oben (Seite 598) über die Körperform und über die Lage des Schwerpunktes bei Tauchern und Fliegern gesagt wurde. Die Zahl der Gegensätze ist damit noch keineswegs erschöpft. Sehr auffällig äußern sie sich in Hinsicht auf die Größe der Flügel. Tauchende Vögel sind spezifisch schwer und daher einer besonders großen Tragfläche bedürftig, wenn die Ökonomie der Flugarbeit keine Einbuße erleiden soll. Dem steht jedoch entgegen, daß große Flügel unter Wasser behindern; sie können weder unter den Tragfedern geborgen und so vor Durchnässung geschützt werden, noch können sie als Ruder unter Wasser dienen, da sie in einem so dichten Medium nicht schnell genug bewegt werden können und den Reibungswiderstand unnötig vergrößern. Die einseitige Ausbildung des Tauchvermögens führt daher zur Verkleinerung der Flügelfläche, oft bis unter die Grenze, bei der der Flug noch ausführbar ist, mögen nun die Flügel zur Fortbewegung unter Wasser benutzt werden oder nicht.

Die »Flügeltaucher«, die oben (Seite 601) unter den Gruppen 3 und 4 zusammengefaßt worden sind, zeigen eine allen gemeinsame Konstruktion des Flügels, bestehend in einer Verkürzung besonders des Unterarms und der Schwungfedern. Als Beispiel seien 2 *Sturmvögel*, ein nichttauchender (*Prion*) und ein tauchender (*Pelecanoides*), mit den Maßen ihres Flügelskeletts einander gegenübergestellt (nach W. A. Forbes, 1882):

	Humerus	Ulna	Manus
Prion desolatus . . .	57	56	56
Pelecanoides urinatrix .	43	33	44

Humerus und Ulna sind vor allem bei den *Alcae* und bei *Pelecanoides* stark abgeflacht, damit der Arm beim Vorführen des Flügels als schmale Platte das Wasser durchschneiden kann. Die hydrodynamisch günstige Verkleinerung der Flügelfläche zieht eine Steigerung der Flächenbelastung im Fluge nach sich, die diese Vögel zu sehr raschen Flügelschlägen zwingt, soweit sie überhaupt noch fliegen können. Unter den *Meeres-Tauchenten* ist die größte Art, *Tachyeres cinereus*, flugunfähig geworden; die tauchenden *Sturmvögel* der Gattung *Pelecanoides* bringen es nur noch zu einem kurzen Flug mit schwirrenden Flügelschlägen, sehr ähnlich dem Flug des Zwergalken (*Plotus alle*). Der Riesenalk (*Pinguinus impennis*) hat ebenso wie der große miozäne Alk *Mancalla californiensis* die Erreichung seiner Körpergröße mit dem Verlust des Flugvermögens erkaufen müssen, denn die Flügel, welche nötig wären, ihn zu heben, könnten infolge ihrer Länge und Breite zum Unterwasserflug nicht verwendet werden.

Noch weiter fortgeschritten sind in dieser Richtung die *Pinguine*, die schon im Eocän ihre jetzige Differenzierungsstufe erreicht hatten, und von deren Konstruktion im systematischen Abschnitt die Rede sein wird.

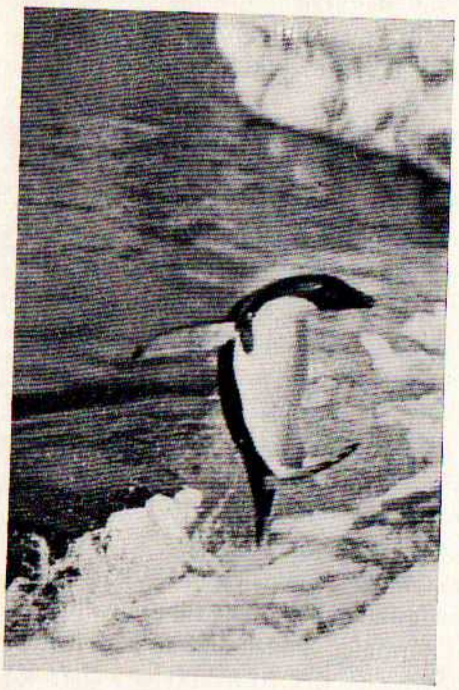
Die oben unter den Gruppen 1 und 2 vereinigten »Fußtaucher« zeigen, wenn auch aus anderen Ursachen, die gleiche Tendenz zur Verkleinerung der Flugfläche; da jedoch bei ihnen die Flügel unter Wasser keine lokomotorische Aufgabe zu erfüllen haben, so verkümmert bei Verlust des Flugvermögens die das Heben und Senken derselben bewirkende Muskulatur, und der Brustbeinkamm wird rückgebildet. Dieser Zustand bahnt sich an bei der zu den Lappentauchern (*Podicipedes*) gehörigen Gattung *Centropelma* vom Titikaka-See, deren kleine Flügel den Vogel nicht mehr in die Luft erheben können; er ist fortgeschritten bei dem flugunfähig gewordenen Kormoran *Nannopterum harrisi* von den Galapagos-Inseln und hat sein Extrem erreicht bei *Hesperornis*, einem der Kreidezeit angehörigen großen (zahntragenden) Taucher, der den *Colymbi* überraschend nahe steht. Bei ihm ist die Crista sterni gänzlich geschwunden, und von der vorderen Extremität scheint nur der Humerus der völligen Rückbildung widerstanden zu haben.

Umgekehrt verhält es sich mit den Flügeltauchern. Die Verwendung der Flügel zum Antrieb unter Wasser setzt eine sehr leistungsfähige Muskulatur voraus; die Heber und Vorzieher des Flügels, voran der Musculus supracoracoideus, erfahren eine nahezu ebenso kräftige Ausbildung wie die Senker und Adduktoren (*Plotus alle*), oder sie übertreffen die letzteren sogar an Masse (*Sphenisci*); das Brustbein muß daher eine beträchtliche Ausdehnung und sein Kamm eine besondere Höhe haben, und auch die Versteifung der Korakoide gegen den Druck nach innen darf nicht geringer sein als bei den Fliegern.

Tauchleistungen

Über die größten Tiefen, welche die Tauchvögel gewohnheitsmäßig aufsuchen, liegen nicht allzuviel zuverlässige Mitteilungen vor. Einige Angaben darüber haben wir schon früher (Seite 471 bis 474) gemacht. J. M. Dewar (1924) hält es für erwiesen, daß Eiderenten (*Somateria mollissima*) bis zu 10 Faden Tiefe nach Nahrung tauchen; *Kormorane* und *Pinguine* mögen wohl gelegentlich noch größere Tiefen aufzusuchen. — Von den *Colymbus-* und *Mergus-Arten*, sowie von der Samtente (*Oidemia fusca*) scheint es festzustehen, daß sie freiwillig bis zu 2 Minuten lang unter Wasser bleiben; die normalen Tauchdauern sind jedoch selbst für die Meeresenten kürzer (*Clangula hyemalis* bis 70 Sekunden, *Oidemia perspicillata* bis 60 Sekunden). Die physiologisch möglichen Tauchdauern sind freilich bei Körperruhe weit längere: *Hausenten* ertragen im Experiment ein Untertauchen von 11 bis 17 Minuten Dauer (P. Bert, 1870). Das steht wohl im Zusammenhang mit dem Atemmechanismus der Vögel, die in den großen Luftsäcken nicht allein ein beträchtliches Reservoir unverbrauchter Luft mit sich führen, sondern auch, dank der alternierenden Wirkung der hinteren und der vorderen Luftsäcke (oben, Seite 196), die ausgeatmete Luft mehrmals bis zu völligem Verbrauch des Sauerstoffes durch die respiratorischen Teile der Lunge treiben können. Dazu scheint sich bei den Tauchvögeln (nach Gadow, 1891), außer bei den *Anseres* auch bei *Colymbus* und *Phalacrocorax*, eine weitere wichtige Hilfseinrichtung zu gesellen, die darin besteht, daß die Vena cava inferior ein sehr großes Kaliber hat (bei *Mergus*, nach Meckel, 6-mal so groß wie die Aorta). Nach der Theorie von Gratiolet (1867) würde sich in diesem großen Raum das durch die Vena cava posterior und die beiden Lebervenen ihm zugeführte venöse Blut stauen und nicht durch das Herz in den Lungenkreislauf gepumpt werden, wenn die Umstände es erfordern, und nur dasjenige verbrauchte Blut den Gas-

wechsel im respiratorischen Lungenparenchym vornehmen, das aus der rechten und linken Vena cava superior dem rechten Vorhof zuströmt — also das Blut, das von der vorderen Körperhälfte einschließlich der Flügel und der Muskulatur von Brust und Bauch stammt. Weiterhin wissen wir aus den Untersuchungen von Orr und Watson (1913), daß das Atmungszentrum bei *Anas* durch CO_2-reiche Atemluft nicht, wie bei den Säugern, angeregt, sondern im Gegenteil gelähmt wird. Ferner hat Bert (1870) darauf hingewiesen, daß *Enten* mehr Blut enthalten als *Hühner* (Verhältnis des Blutgewichts zum Körpergewicht bei *Anas* wie 1 zu 14 bis 21, bei *Gallus* wie 1 zu 21 bis 46); er vermutet den gleichen relativen Blutreichtum auch für andere Tauchvögel und glaubt in ihm das Sauerstoffreservoir gefunden zu haben, das lange Tauchdauer zuläßt.



Figur 620. Sphenisci. — *Pygoscelis adeliae* Hombron & Jacquinot, aus dem Meere $1^1/_2$ Meter hoch *auf den Eisrand hinaufspringend.* (Nach Levick, 1914)

Die Schnelligkeit der horizontalen Fortbewegung unter Wasser übertrifft, wenigstens bei den *Alcae*, *Colymbi* und *Tauchenten*, die Schnelligkeit der Schwimmbewegung bei aufgetauchtem Körper. Sie beträgt bei *Podiceps nigricollis* nach der Feststellung von Poncy (1909) etwa 0,80 Metersekunden; jeder Schwimmstoß der Beine treibt diesen kleinen Vogel um annähernd 0,30 Metersekunden unter Wasser vorwärts. Diese Leistung bleibt freilich weit hinter derjenigen der *Pinguine* zurück, deren Tauchkünste Murphy (1915) in einem flachen Schmelzwassertümpel Südgeorgiens bewundern konnte. »Sie [*Pygoscelis papua*] schossen pfeilgerade durch die ganze Länge des Tümpels und wieder zurück, mit einer Geschwindigkeit, die ich als etwa 10 Meter in der Sekunde zu berechnen vermochte.« Setzen mittelgroße Pinguine, wie *Pygoscelis adeliae*, den Antrieb, den sie sich unter Wasser geben, in vertikale Bewegung nach oben um, so können sie Luftsprünge von einigen Metern Länge machen, während deren sie die Atemluft erneuern, und sie sind dann sogar imstande, bis nahezu 2 Meter hoch aus dem Wasser auf den Eisrand hinaufzuspringen (Levick, 1914) (Figur 620).

Tonerzeugung

Mit ganz vereinzelten Ausnahmen (wie *Apteryx*, *Ciconia*, *Cathartidae*) sind die Vögel befähigt, im Gebiet der Luftwege Töne hervorzubringen, während unter den *Reptilien* nur wenige Arten dazu imstande sind. Wie Haecker (1900) ausgeführt hat, entwickelte sich diese Eigenschaft wohl im Zusammenhang mit der zunehmenden Beweglichkeit, sie steht also in engster Beziehung zur Erlangung des Flugvermögens. Wir werden darauf unten (Seite 623) näher zu sprechen kommen.

Syrinx und Trachea als Zungenpfeife

Der Bildungsort der Stimme ist bei den Vögeln in der Regel das Gebiet der Luftröhrengabelung, das in mehr oder minder komplizierter Weise zur Syrinx umgewandelt worden ist. Der Bau dieses Stimmorgans ist in einem früheren Abschnitt (Seite 186 bis 191) beschrieben worden. Schlechter erforscht als seine Morphologie ist seine Wirkungsweise.

Die Auffassung, daß die Syrinx, wenigstens bei der großen Mehrzahl der Vögel, eine Zungenpfeife und nicht eine Lippenpfeife darstellt, hat sich nicht ohne Widerstände durchsetzen können, ihre Richtigkeit ist aber von Réthi (1908) durch die stroboskopische Untersuchungsmethode nachgewiesen worden. Es sind dabei die Luftsäcke dem Blasebalg, die Bronchien dem Windrohr, die Stimmlippen den schwingenden Zungen, die Trachea dem Ansatzrohr, die Mundhöhle dessen erweitertem Ende gleichzusetzen. Ihren ersten Vertreter fand diese Anschauung in Cuvier (1805), der die Stimmorgane der Vögel mit einer Posaune und die Stimmlippen der Syrinx mit den schwingenden Lippen des Bläsers verglich.

Akustik der Zungenpfeifen

Akustik der Zungenpfeifen. — Es sei in Erinnerung gebracht, daß die Höhe eines Tones durch die Zahl der in der Zeiteinheit erfolgenden Luftstöße, die Intensität eines Tones durch die Amplitude der hin- und herschwingenden Luftteilchen bedingt wird, wobei die Stärke des Klanges viel schneller wächst als die Amplitude.

Bei den Zungenpfeifen trifft der Luftstrom auf 2 in einen Rahmen eingespannte elastische Bänder, die sich mit ihren freien medianen Rändern aneinanderlegen und durch den Luftstrom auseinandergetrieben werden, aber nur für ganz kurze Zeit, denn schon im nächsten Augenblick werden sie durch ihre eigene Elastizität in die frühere Stellung zurückgedreht, und der entstandene Spalt schließt sich wieder. Das hat eine erneute Luftverdichtung hinter der Doppelzunge zur Folge: der Spalt öffnet sich wiederum, und so fort in rascher Folge. Die Summe der rhythmischen Stöße, die die Luft erfährt, ergibt den Ton.

Das von einer Luftsäule erfüllte Ansatzrohr dient als Resonanzvorrichtung. Es zerlegt den Grundton, der von den schwingenden Membranen der Doppelzunge erzeugt worden ist, in Obertöne, die neben dem Grundton schwingen, und verstärkt diejenigen unter ihnen, die den Eigenschwingungen des resonierenden Systems entsprechen. Dabei gilt, daß die Länge der Luftsäule, die durch einen schwingenden Körper zum Mitklingen erregt wird, gleich einem Viertel der Länge der Schallwelle sein muß, die von dem schwingenden Körper ausgeht. Die Höhe des zur Resonanz gebrachten Tones ist also abhängig von der Länge des Ansatzrohres; je kürzer das Ansatzrohr, desto höher der Ton. Mit der Länge des Ansatzrohres nimmt aber auch die Zahl der Teilschwingungen ab, deren jede ihren Oberton erzeugt, bis schließlich nur der Grundton übrigbleibt. Für die Anzahl und Höhe der in Röhren mitschwingenden Obertöne ist aber neben der Länge der Röhre auch deren Weite maßgebend. »Auf sehr engen Röhren sprechen der Grundton und die tieferen Obertöne nicht an; auf Röhren, die an dem einen Ende eng, an dem anderen weit sind, spricht der Grundton nicht immer an, und die hohen Obertöne sind nicht so zahlreich; auf weiten Röhren sprechen der Grundton und tiefere Obertöne an, die hohen fallen aus. Der Klang einer engen Röhre ist demnach leer, doch scharf, der einer weiten Röhre dagegen dumpf; am vollsten und auch am angenehmsten ist er auf der sich allmählich erweiternden Röhre« (Deditius, 1902). Des weiteren ist die Resonanz in Röhren auch abhängig von

der Beschaffenheit der Wandung; eine Röhre mit weicher Wandung entspricht hinsichtlich der akustischen Bedingungen einer hartwandigen Röhre von viel bedeutenderer Länge. Der berühmte französische Physiker Savart (1826), der sich sehr eingehend mit der Theorie der Vogelstimme beschäftigt hat, machte hierzu eine Reihe sinnvoller Versuche. Von der (freilich falschen) Voraussetzung ausgehend, daß die Stimmbildung beim Vogel derjenigen in Lippenpfeifen entspräche, untersuchte er den Einfluß, den die Wände der Röhren auf die Zahl der Schwingungen in der von ihnen begrenzten Luftsäule habe, und fand, daß sich der Ton um mehr als eine Oktave vertiefen kann, wenn die Steifheit der Wände bedeutend abnimmt. »Diese Vertiefung des Tones rührt daher, daß die Wände der elastischen Pfeifen an gewissen Punkten der Länge durch die abwechselnde Verdichtung und Ausdehnung der Luftsäule erschüttert werden, in Schwingungen geraten und auf die Dauer der Luftschwingungen selbst zurückwirken.«

Die Höhe des Grundtones ist im allgemeinen abhängig vom Spannungsgrad der schwingenden Zungen, sie kann aber auch durch die Stärke des Anblasens beeinflußt werden, insofern die Membranen durch stärkeres Anblasen zu rascheren Schwingungen veranlaßt werden. Die Stärke des Grundtones hängt ab von der Größe des Luftdruckes im Windrohr; je größer dieser Druck, um so weiter werden die Luftteilchen aus ihrer Gleichgewichtslage entfernt. Vor allem aber wird die Tonstärke von der Gestalt und Ausdehnung der Resonanzvorrichtungen bedingt.

Akustik der Stimmwerkzeuge der Vögel

Akustik der Stimmwerkzeuge der Vögel. — Bei den Vögeln findet man meist alle Bedingungen verwirklicht, die eine Klangproduktion nach Art der Zungenpfeifen ermöglichen.

Schwingende Doppelzungen besitzt die Mehrzahl von ihnen in den Membranen oder Polstern der inneren und der äußeren Wand der Bronchien, die einander unter noch näher zu schildernden Bedingungen bis zur gegenseitigen Berührung, also bis zum Verschluß der Stimmritze, genähert werden können. Es besteht dann ein doppelter Stimmapparat, doch bringen die von den beiden unteren Kehlköpfen erzeugten Töne vermutlich stets einen einheitlichen Klang hervor, denn die Luft im Ansatzrohr hat ihre Eigenschwingung, diese und die Eigenschwingung der Zunge modifizieren sich gegenseitig und passen sich aneinander an. »Wenn man eine Orgelpfeife in Form eines Y anfertigt und an jedem der beiden Äste eine Mündung anbringt, so sind die Töne, je nachdem man in die eine oder die andere dieser kleinen Röhren oder in beide zugleich hineinbläst, sehr verschieden. Im letzteren Falle erhält er eine Stärke und Rundung, die im ersteren ihm ganz abgeht. Dies rührt ohne Zweifel daher, daß die von beiden Mündungen ausgehenden Erschütterungen durch das ganze System fortgepflanzt werden und die Luftpartikelchen dadurch in vollkommenere Schwingungen geraten. Wollte man zu gleicher Zeit an den beiden Mündungen verschiedene Töne hervorbringen, so würde dies nicht gelingen, indem der tiefere Ton den höheren dämpft und beide unison werden. Demnach ist klar, daß die Vögel vorzüglich durch die doppelte Mündung ihrer Stimmröhre in den Stand gesetzt werden, so außerordentlich intensive Töne hervorzubringen« (Savart, 1826).

Die Höhe des Tones vermag der Vogel durch veränderte Stärke des Anblasens der Stimmlippen oder durch Veränderung der Länge des Ansatzrohres, also der Trachea, ferner durch Veränderung der Spannung und des gegenseitigen

Abstandes der Stimmlippen zu regulieren. Dies ist mehrfach durch Versuche bewiesen worden.

Durch sehr planmäßige Anlage zeichnen sich die Experimente von Myers (1917) aus. Als Versuchstiere dienten diesem amerikanischen Forscher erwachsene Hähne (*Gallus gallus, domesticus*).

Versuch I: Veränderung der Tonhöhe durch Verkürzung der Trachea.

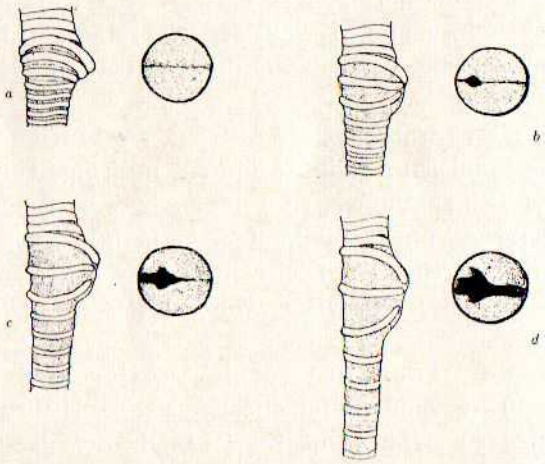
(a) Die Luftröhre wurde am lebenden Tier in der Mitte quer durchschnitten, die obere Öffnung der kaudalen Hälfte wurde offen gelassen und durch die Haut hindurchgesteckt. Der Hahn, dessen Wohlbefinden durch die Operation nicht merklich beeinträchtigt war, begann bald wieder zu krähen; aber der mittels der verkürzten Trachea zustande kommende Krähton war (der theoretischen Erwartung entsprechend) wesentlich höher als der normale. Er entsprach 500 Doppelschwingungen, gegenüber 375 Doppelschwingungen vor der Operation. Ein analoges Ergebnis zeitigte der entsprechende Versuch an der Hausente (*Anas platyrhynchos*).

(b) Bei *Gallus* hat der Musculus sterno-trachealis die Aufgabe, die Luftröhre zu verkürzen. Er verbindet in seinem kranialen Abschnitt alle Trachealringe vom 12. bis zum 21. miteinander. Zieht er sich zusammen, so werden alle diese Ringe dichter aneinandergerückt und die Trachea um $^1/_4$ bis $^1/_3$ ihrer vorherigen Länge verkürzt (freilich auch die Stimmritze verengert). Die Kontraktion kann am lebenden Tier durch elektrische Reizung des Muskels erzwungen werden. Die Folge ist ebenfalls eine Erhöhung des Tones.

Versuch II: Veränderung der Tonhöhe durch Variieren des Luftdrucks in den Bronchien. Dies kann in folgender Weise geschehen: Man durchsägt den Humerus des lebenden Hahnes und bläst Luft in den pneumatischen Hohlraum des Stumpfes ein, der sich in den Saccus clavicularis öffnet. Durch diesen Luftsack hindurch wird die Luft in das Vestibulum des Stammbronchus (oben, Seite 191) gepreßt; das hat die Erhöhung des im freien Bronchus herrschenden Luftdrucks zur Folge, und alsbald geraten die Stimmlippen der Syrinx in Schwingungen. Verstärkt man den Luftdruck, so steigt der in der Syrinx erzeugte Ton, verringert man den Luftdruck, so sinkt der Ton ab. Damit hat eine Angabe von Johannes Müller (1840) ihre Bestätigung gefunden, der die Erscheinung folgendermaßen erklärte: »Wahrscheinlich kommt die Erhöhung dadurch zustande, daß die Luft bei stärkerem Blasen, da sie fortdauernd wirkt, der Zunge eine mehr beschleunigte Bewegung mitteilt, bis diese aus dem Strome gelangt, dagegen bei der Rückschwingung dieselbe früher als bei schwachem Antriebe wieder forttreibt, so daß die Zunge keine vollen rückkehrenden Exkursionen macht, sondern vor Vollendung derselben wieder abgetrieben wird.«

Von besonderer Wichtigkeit für die Veränderung der Tonhöhe erscheint ferner der Umstand, daß die Spannung der Stimmlippen durch Muskelzug verändert werden kann, und zwar in vielen Fällen dadurch, daß der sagittale Durchmesser ihres knorpeligen oder knöchernen Rahmens vergrößert wird. »Bei schwacher Spannung treibt der Luftstrom die Stimmlippen weiter auseinander als bei starker. Der Spalt wird groß, die schwingenden Teile sind schwer und bewegen sich nur langsam. Ist aber die Spannung stark, so können nur kleine Teile schwingen, und da diese leichter sind als die großen, so fallen ihre Bewegungen

schneller aus. Der Anzahl der Schwingungen entsprechend wird im ersteren Falle der Ton tief, im letzteren Falle hoch sein« (Deditius, 1902). Réthi (1908) überzeugte sich von der Richtigkeit dieser theoretischen Erwägungen mit Hilfe des Stroboskops. Er sah dabei nicht nur beide Stimmbänder der *Ente* in gleicher Weise an den Schwingungen teilnehmen, sondern er bemerkte auch, daß bei verstärkter Spannung der Stimmbänder oder bei Verstärkung des Luftdruckes »oft nur ein Teil der Stimmbänder, einmal mehr der vordere, einmal mehr der hintere Anteil, wieder ein anderes Mal die Mitte derselben an den Schwingungen partizipierte«. Die sich dabei ergebenden Töne waren wesentlich erhöht; es »entstand nicht selten der Eindruck eines Umschlagens des Tones, wie beim Menschen, wenn die Bruststimme in die Kopfstimme übergeht, und schließlich nahm sie in akustischer Beziehung den Charakter von Pfeiftönen an« (Figur 621).



Figur 621. CRYPTURI. — *Crypturus variegatus* Gmelin: *Syrinx*, von der rechten Seite betrachtet, *in 4 verschiedenen Stadien der Ausdehnung*; daneben der entsprechende Querschnitt, um die Gestalt der Stimmritze zu zeigen. Bei *a* ist der durch Anblasen erzeugte Ton am höchsten, bei *d* am tiefsten.
(Nach Beebe, 1925)

Veränderung der Form der Stimmritze kann auch erfolgen, ohne daß sich der Spannungsgrad der Stimmlippen ändert, denn letztere können in ihrer eigenen Ebene einander genähert und voneinander entfernt werden. Dies geschieht vermittelst der Bronchialhalbringe, welche entweder Träger von Stimmpolstern sind oder zwischen denen die äußeren Stimmlippen ausgespannt sind, und denen bei Streckung des ganzen Stimmapparates verwickelte Rotationsbewegungen aufgezwungen werden.

Es ist von biologischer Wichtigkeit, daß jeder Vogel seine Artgenossen ohne weiteres an der Stimme erkennt und von anderen Arten unterscheidet. Tonhöhe, Tonfolge, Rhythmus, Klangfarbe werden daher von Art zu Art abgeändert. Dieser Mannigfaltigkeit der akustischen Leistungen entspricht eine außerordentliche Vielgestaltigkeit im Bau der Stimmorgane. Jede Ordnung der Vögel hält sich dabei an einen ihr mehr oder minder eigenen Bauplan, der in ziemlich weiten Grenzen variiert werden kann.

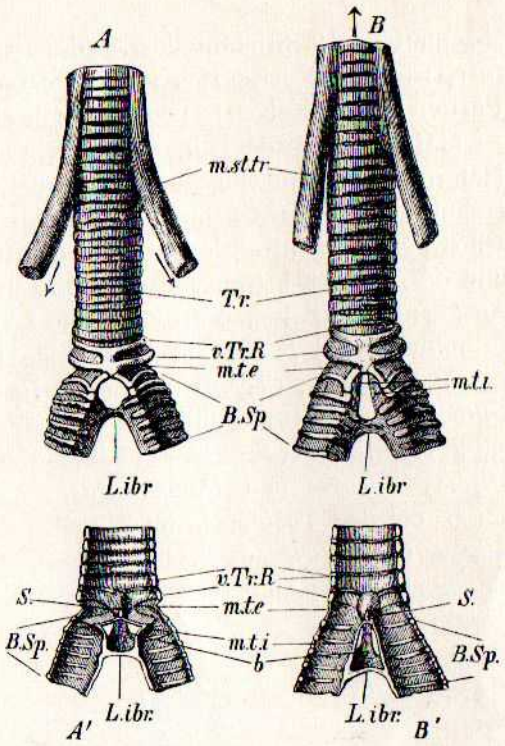
Wirkung der Stimm-Muskeln

Im einfachsten Falle wird die Stimmbildung ermöglicht durch Kontraktion eines Muskelpaares, das beidseitig an der Trachea ansetzt, diese eine Strecke vor der Bifurkation verläßt und sich mit dem anderen Ende am kranialen Rande des Brustbeines befestigt: des Musculus sterno-trachealis (Figur 622). Zieht dieser sich zusammen, so wird die Trachea fest auf die Bronchien aufgedrückt. Das führt zur gegenseitigen Annäherung der äußeren und der inneren Stimmbänder. Von außen springt jetzt als »äußeres Stimmband« eine Membran vor, die den untersten Trachealring mit dem 1. Bronchialhalbring verbindet und nun zugleich auch gespannt wird; von innen kommt ihr als »inneres Stimmband« die Membrana tympaniformis interna (Figur 213) entgegen, jene äußerst dünne

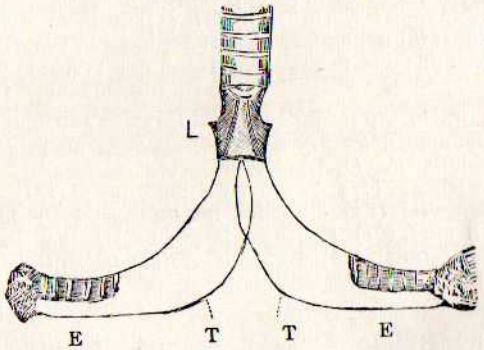
Membran also, welche den Verschluß des Bronchialrohres auf der medialen Seite herstellt. Sie wird vermutlich durch ein Divertikel des klavikulären Luftsackes, das sich ihr anschmiegt, ins Lumen des Bronchus hineingedrückt, sobald der Steg (Pessulus) sich senkt. Nach diesem Typus ist grundsätzlich gebaut die Syrinx von *Struthio*, *Gallus*, *Phasianus*, *Platalea*, *Pelecanus*, der *Anseres* (bei denen der Muskel eine zum Schlüsselbein ziehende Portion, den Musculus ypsilo-trachealis, abgibt) und mancher anderer.

Ein merkwürdiger Sonderfall ist von Maynard (1928) beschrieben worden. Bei der Kanadagans (*Branta canadensis*) sind die Bronchien von der Gabelungsstelle an auf eine längere Strecke hin weder innen nach außen durch Ringe gestützt, bilden also einen langen, äußerst feinwandigen membranösen Schlauch (Figur 623), und die Bildung schwingungsfähiger Stimmlippen ist hier ohne die Annahme allseitiger Kompression des Schlauches durch den Luftsack nicht vorstellbar. Damit die Membran gespannt werde, muß der Hals weit gereckt werden — die Tonerzeugung erfordert also die Einnahme einer »Zwangsstellung« des Halses (und Kopfes). Das ist bei Vögeln, die keine echten Syrinxmuskeln haben, vielfach der Fall; wir werden noch mehrere Beispiele kennen lernen (Figuren 630, 633, 636, 638).

Beim Mangel weiterer Trachealmuskeln wirkt dem Musculus sterno-trachealis der Musculus mylo-hyoideus (als Emporzieher der Larynx) entgegen; die meisten Arten besitzen indessen außer dem Herabzieher der Trachea noch mindestens einen kräftigen Antagonisten in Gestalt eines Heraufziehers der Syrinx und

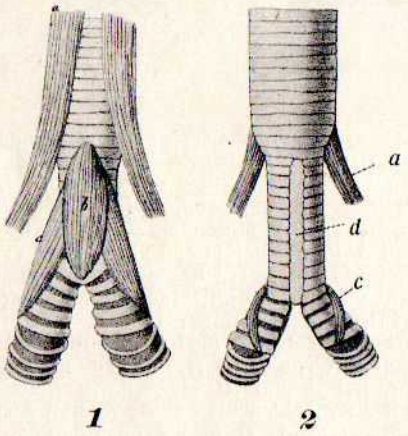


Figur 622. Galli. — *Meleagris gallopavo* Linnaeus (»Truthuhn«): *Syrinx in Vorderansicht*, bei ***A'*** und ***B'*** nach Entfernung der Vorderwand. ***A***, ***A'*** während der Stimmgebung, ***B***, ***B'*** bei freier Atmung. (*m.st.tr.*) Musculus sterno-trachealis, bei ***A*** und ***A'*** kontrahiert; (*Tr.*) Trachea; (*v. Tr. R*) verschmolzene untere Trachealringe, der Trommel entsprechend, mit dem sagittal gestellten Stege (*S.*); (*B. Sp.*) Bronchialhalbringe; (*m.t.e.*) Membrana tympaniformis externa; (*m.t.i.*) Membrana tympaniformis interna, bei ***B*** und ***B'*** glatt ausgespannt, bei ***A*** und ***A'*** als scharfe Falte ins Lumen der Bronchien bis nahe an deren Außenwand vorspringend; (*L. ibr.*) Bronchidesmus; (*b*) zur dorsalen Wand der Trachea ziehendes Band. (Nach Grützner, 1879)

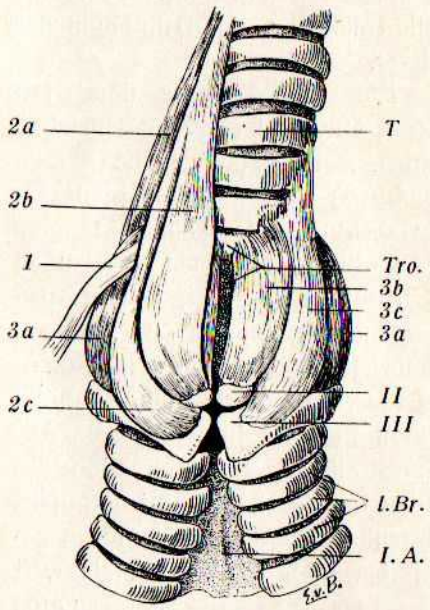


Figur 623. Anseres. — *Branta canadensis* Linnaeus: *Syrinx in Ventralansicht*. (*L*) Trommel; (*T*) der nur aus einer dünnen Membran bestehende und durch keinerlei Skelettelemente gestützte Abschnitt der Bronchien; (*E*) unterer Abschnitt der Bronchien mit Halbringen. (Nach Maynard, 1928)

Erschlaffers der Stimmbänder. Dies ist der Musculus tracheo-bronchialis (der, wie oben, Seite 189, auseinandergesetzt wurde, als selbständig gewordene Portion des Musculus sterneo-trachealis aufzufassen ist und meist unter ihm liegt). Er heftet sich mit dem einen Ende an die Trachea, mit dem anderen an einen der Halbringe des Bronchus, und zwar in der Regel an denjenigen, der den oberen Rahmen des äußeren Stimmbandes bildet (Figur 214), oder gar an diese Membran selbst. Seine Kontraktion bewirkt dann Erschlaffung des äußeren Stimmbandes und dessen Zurückziehen, also die Erweiterung der Stimmritze. Er findet seinen Ansatz an dem zwischen Trommel und 1. Bronchialhalbring ausgespannten äußeren Stimmband bei *Falco*; am 1. Halbring bei *Accipiter*, *Buteo*, *Colymbus*, *Rallus*, *Fulica*, *Scolopax*, *Charadrius*, *Larus*, *Phoenicopterus*, *Micropus*, *Indicator*, *Picus*, *Philepitta*; zwischen 1. und 2. Halbring am äußeren Stimmband bei *Gallicolumba*; am 2. Halbring bei *Egretta*, am 3. bei *Perdix*, *Cuculus* und *Caprimulgus*, am 5. bei den *Tubinares*, am 7. bei *Athene* und *Otus*, am 8. bei *Asio flammea*, am 13. bei *Steatornis*. —



Figur 624.



Figur 625.

Figur 624. Passeres (Tyrannidae). — *Colopteryx galeatus* Boddaert als Typus der »Passeres oligomyodi«: *Syrinx von vorn* (*1*) und *von hinten* (*2*), vergrößert. (*a*) Musculus tracheo-bronchialis; (*b*) unpaariger Muskel am unteren Ende der Trachea; (*c*) Syrinxmuskel; (*d*) Spalte an der hinteren Seite des unteren Teiles der Trachea, von einer Knochenleiste ausgefüllt, die mit dem Steg zusammenhängt. (Nach Joh. Müller, 1847)

Figur 625. Passeres (Timeliidae). — *Melampitta gigantea* Rothschild als Typus der »Passeres polymyodi«: *Syrinx in Ventralansicht*. Im Bilde links oberflächliche, rechts tiefere Lage der Muskulatur. (*I.A.*) Interbronchial-Aponeurose; (*T*) Trachea; (*Tro.*) Trommel; (*l.Br.*) linker Bronchus; (*II*) 2. Bronchial-Halbring; (*III*) 3. Bronchial-Halbring; (*1*) Musculus sterno-trachealis; (*2a*) Musculus laryngo-syringeus dorso-lateralis; (*2b*) Musculus laryngo-syringeus ventralis; (*2c*) Musculus laryngo-syringeus ventro-lateralis; (*3a*) Musculus syringeus dorso-lateralis; (*3b*) Musculus syringeus ventralis; (*3c*) Musculus syringeus ventro-lateralis. (Nach E. Mayr, 1931)

Eine andere Aufgabe hat dieser Muskel bei *Rhea*; hier »inseriert er auf der Membran zwischen dem 3. und 4. Bronchialhalbring, nachdem er vorher zahlreiche Fasern an die ersten 3 Halbringe, ihre Zwischenmembranen und die äußere Paukenhaut abgegeben hat. Bei Erschlaffung des Muskels bedeckt die letztere den Raum zwischen unterstem Trachealring und oberstem Bronchialhalbring in

einer geraden Ebene. Kontrahiert sich der Muskel aber, so werden die obersten Halbringe gehoben, und die äußere Paukenhaut springt weit in das Innere der Syrinx vor, so ein leicht schwingendes Labium bildend« (Wunderlich, 1884).

Nicht in allen Fällen wird die äußere Hälfte der schwingenden Doppelzunge durch eine ins Lumen vorstülpbare Membran dargestellt, zuweilen besteht sie in einem elastischen Polster, das sich auf der Innenseite eines Bronchialhalbringes erhebt, und es muß in solchem Falle der betreffende Halbring Rotationsbewegungen um eine Achse ausführen, die durch seine Sehne dargestellt wird, damit die Stimmritze geschlossen oder erweitert werde. Das ist der Fall bei *Buteo* und *Tyto*.

Bei den echten Singvögeln (*Oscines*) hat der Musculus tracheo-bronchialis eine reiche Gliederung in unabhängig voneinander wirkende Muskeln erfahren, die die Aufgabe haben, die gegenseitige Stellung der Stimmbänder und elastischen Polster und den Grad ihrer Anspannung aufs feinste zu regulieren (Figur 624, 625). Solch kompliziertem Muskelapparat entspricht denn auch ein besonderer Hochstand der stimmlichen Leistungen (oben, Seite 189 bis 190).

Die Variationsfähigkeit der Stimme mag bei vielen *Oscines* noch dadurch gefördert werden, daß nicht nur an einer, sondern an 2 Stellen eines jeden Bronchus eine Stimmritzenbildung möglich ist (wie bei der *Amsel*, Figur 213, wo die Membrana tympaniformis interna mit dem Labium externum und das Labium internum mit der Membrana tympaniformis externa zusammenwirken). Fast stets trägt in dieser Gruppe der 3. Halbbogen das äußere elastische Polster; er ist es, der bei den Singvögeln die ausgiebigsten Rotationen auszuführen hat.

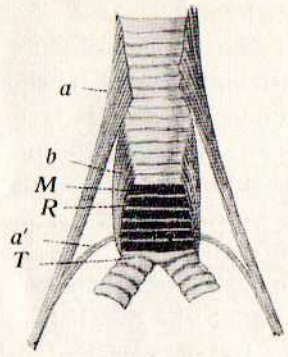
Paarige und unpaarige Stimmapparate

Bei allen paarigen Stimmapparaten, von denen bisher die Rede war, wird ein einheitlicher Klang erzeugt (oben, Seite 612). Damit ein Zweiklang zustande komme, muß auch das Ansatzrohr geteilt sein. Das ist der Fall bei den *Pinguinen*, deren Trachea durch ein sagittal gestelltes Septum in 2 nicht ganz symmetrische Hälften geteilt wird. Nicht so weit geht die Zweiteilung des Tracheallumens bei einigen Tubinares (*Fulmarus*, *Ossifraga*, *Thalassoeca*), doch dürfte die Klangbildung auch bei ihnen durch die Kammerung der Luftröhre wesentlich beeinflußt werden.

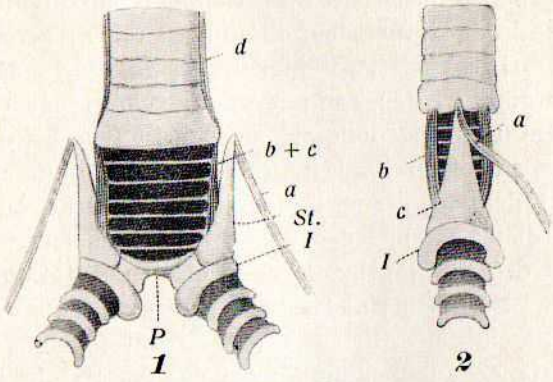
Manche Vögel weichen von der Regel ab und besitzen einen unpaarigen Stimmapparat. Das ist (nach Wunderlich, 1884) einmal der Fall bei der Brandgans, *Tadorna tadorna*, bei welcher dem Bronchus der rechten Seite ein äußeres Stimmband fehlt; das gilt ferner für die *Papageien*, die beim Fehlen eines Steges (Pessulus) nur 1 Paar einander gegenüberstehender äußerer Stimmbänder am Übergang von der Trachea zu den Bronchien, aber keine Membrana tympaniformis interna haben. Sie besitzen einen besonderen Erweiterer der Stimmritze (neben 2 Verschließern derselben).

Noch weiter in dieser Richtung vorgeschritten ist angeblich *Podiceps*. Hier soll nach der Darstellung von Maynard (1928), die freilich noch der Nachprüfung bedarf, eine Stimmbildung im Bereich der Bronchien ausgeschlossen sein und als stimmbildendes Organ ein Abschnitt der in dorso-ventraler Richtung stark zusammengedrückten Trachea wirken, in welchem die Ringe auf der Dorsal- und Ventralseite sehr dünn und weich sind und ihre Stellung zueinander durch Wirkung und Gegenwirkung von Musculus sterno-trachealis und Musculus tracheo-bronchialis ändern können. Ein an der Trachea entlang laufender Seitenmuskel soll die Spannung des Apparates bewirken.

Hier lassen sich die »*tracheophonen*« *Passeres* der Neuen Welt (oben, Seite 188) anschließen. Johannes Müller (1847), dem wir die Kenntnis ihrer sehr merkwürdigen Stimmwerkzeuge verdanken, beschreibt die Verhältnisse bei der Gattung *Thamnophilus* folgendermaßen: »Die Zusammensetzung der Luftröhre aus den gewöhnlichen festen Ringen hört plötzlich noch vor der Teilung auf, und erst an der Teilung liegt wieder ein stärkerer Luftröhrenring, an welchen sich die Bronchen anschließen. An der unterbrochenen Stelle ist die Luftröhre häutig, durchsichtig, und dieser stimmgebende Teil der Luftröhre, die Stimmhaut, wie wir sie nennen wollen, enthält meist 6, selten weniger, äußerst feine Luftröhrenringe von außerordentlicher Zartheit, so daß sie dem bloßen Auge wie Linien erscheinen. Gleichwohl sind sie verknöchert. An den Seiten sind die Ringe weich und unterbrochen, und sie werden hier durch ein elastisches Längsband aufgenommen, welches von der Luftröhre bis zum Endring derselben hinabgeht.



Figur 626.



Figur 627.

Figur 626. PASSERES TRACHEOPHONAE (Formicariidae). — *Thamnophilus punctatus* Shaw: *Syrinx von vorn.* (*a*, *a'*) die beiden Köpfe des Musculus sterno-trachealis; (*b*) Syrinxmuskel; (*M*) Membranen der Trommel, durch zarte Halbringe (*R*) voneinander getrennt; (*T*) unterster, vollständiger Ring der Trachea. Vergrößerung 4-fach. (Nach Joh. Müller, 1847)

Figur 627. PASSERES TRACHEOPHONAE (Furnariidae). — *Furnarius rufus* Gmelin: *Syrinx von vorn* (*1*) *und von der Seite* (*2*). (*I*) 1. Bronchialhalbring mit dem ihm aufsitzenden pyramidenförmigen Stimmknochen (*St.*), an dessen Spitze der Musculus sterno-trachealis (*a*) inseriert; (*b*, *c*) der vordere und der hintere rechte Syrinxmuskel; (*d*) Musculus tracheo-bronchialis; (*P*) Verbindungsknorpel für die Bronchien, dem Pessulus analog. Vergrößerung 6-fach. (Nach Joh. Müller, 1847)

Daher ist diese ganze Gegend der Luftröhre sehr stark von vorn nach hinten abgeplattet. Die Stimme wird durch die Schwingungen der Halbringe der Luftröhre und der dünnen häutigen Zwischenstellen hervorgebracht. Der stimmgebende Teil der Luftröhre wird durch einen Muskel an jeder Seite verkürzt, der von den unteren großen Ringen der Luftröhre entspringt und sich an der ganzen Länge des Bandes, welches die Halbringe festhält, und zuletzt noch an dem letzten, wieder vollständigen Ring, nicht an den Bronchen, befestigt. Die Halbringe der Bronchen haben nichts ausgezeichnetes« (Figur 626).

Andere tracheophone Passeres, wie *Furnarius*, *Scytalopus*, *Chamaeza*, haben den für *Thamnophilus* geschilderten Zustand insofern weiterentwickelt, als bei ihnen auf dem 1. Bronchialhalbring ein hohes pyramidenförmiges Knochenstück, der »Stimmfortsatz« (Processus vocalis) aufsitzt; an dessen oberem Ende befestigt sich der Musculus sterno-trachealis: zieht er sich zusammen, so wird der Fortsatz

angezogen, der häutige Teil der Luftröhre verkürzt und die zahlreichen zarten schwingenden Halbringe einander genähert (Johannes Müller) (Figur 627).

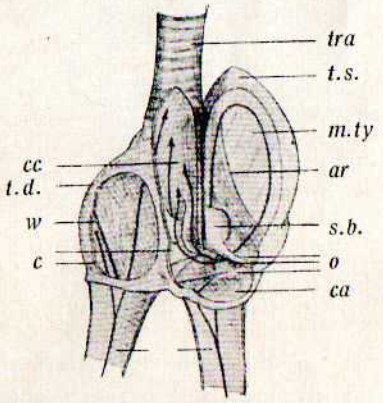
Veränderung des von den schwingenden Membranen erzeugten Tones

Wir haben oben (Seite 611) gesehen, von welch großem Einfluß Länge und Weite des Ansatzrohres und die Beschaffenheit seiner Wandung für die Klangbildung in Zungenpfeifen ist. Alle Abweichungen der Trachea von der Gestalt eines geraden zylindrischen Rohres stehen ohne Zweifel im Dienste der Erzeugung arteigentümlicher Töne und haben sowohl auf Klangfarbe, wie auf Tonstärke und Höhe des Grundtones Einfluß. Von diesen Abweichungen sollen hier nur einige wenige genannt werden.

Figur 628.

Je größer die absolute Länge des Ansatzrohres, desto tiefere Grundtöne und desto zahlreichere Obertöne können zur Resonanz gebracht werden. Verlängerung der Trachea gewährt also die Möglichkeit zur Erzeugung eines volleren und tieferen Klanges. Nimmt die Länge der Luftröhre mehr zu als die Länge des Halses, so muß sich die erstere in Windungen legen. Das tut sie bei einer ganzen Anzahl auf mehrere Ordnungen verteilter Gattungen, deren bekannteste wir bereits früher (Seite 184) namhaft gemacht haben (siehe Figuren 210, 359, 361, 637). Auf Tonstärke, Tonhöhe, Klangfarbe haben die Windungen an sich keinerlei Einfluß.

Allmählich sich erweiternde Luftröhren tönen ziemlich stark. Wir finden sie weit verbreitet, so bei *Meleagris*, *Botaurus*, *Ardea*, *Sula*, *Phalacrocorax*. Plötzliche starke Erweiterungen der Trachea, wie sie für die Männchen mancher Anseres (*Metopiana* — Figur 628 —, *Oidemia deglandi*, *fusca* und *perspicillata*, *Bucephala*, *Netta*, *Mergus* — Figur 208 —) und für *Cephalopterus* besonders bezeichnend sind, bringen vermutlich nur ganz bestimmte Töne zur Resonanz, die lediglich zur Balzzeit ausgestoßen werden und deren Erzeugung von einer



Figur 629.

Figur 628. Anseres. — *Metopiana peposaca* Vieillot: *Trachea und Bronchien des Männchens*, in Ventralansicht, mit dem Musculus sterno-trachealis. Zu beachten die blasige Erweiterung im oberen Drittel der Trachea und das große asymmetrische Labyrinth. Verkleinerung $^2/_3$. (Nach Garrod, 1875)

Figur 629. Anseres. — *Metopiana peposaca* Vieillot: *Syrinx des Männchens in Ventralansicht*, teilweise eröffnet, um den Weg des Exspirationsstromes (Pfeile) zu zeigen. Durch eine schief nach rechts geneigte Verlängerung des Steges wird die Trommel in eine kleinere rechte und eine größere linke Abteilung zerlegt. Den rechten Trommelraum (*t.d.*) teilt eine schräg nach unten und innen vorspringende Wand (*w*) in eine Sackgasse (*c*) und einen nach innen zu gelegenen größeren Raum, der breit in die Trachea (*tra*) ausmündet. Der linke Trommelraum (*t.s.*) ist zu dem eigentlichen Labyrinth umgestaltet. Er bildet eine sich eng an die Trachea anschmiegende Blase; das Septum, das beide Räume scheidet, ist an seiner Basis (*s.b.*) stark aufgetrieben. Der Exspirationsstrom kann vom linken Bronchus aus entweder unmittelbar in den zentralen Kanal (*cc*) und weiter in die Trachea eintreten; oder er kann den Weg in das Labyrinth wählen, wo er, zu einem Spiralgang gezwungen, die in einen Knochenrahmen (*ar*) eingespannte Wandmembran (*m.ty*) in Schwingungen versetzt, um dann durch eine enge Öffnung (*o*) in eine Vorkammer (*ca*) des zentralen Kanals zu gelangen. (Nach Gliesch, 1922)

vorgeschriebenen Stellung des Halses abhängig ist (Figur 366). Solche Erweiterungen sind wohl ausnahmslos dem 2. Abschnitt der Halswirbelsäule (Seite 523) vorgelagert, in welchem die ventrale Biegung behindert ist.

Als Resonanzvorrichtung für Töne von ganz bestimmter Schwingungszahl und zur Erzeugung von Geräuschen (durch Schallreflexe) dienen wahrscheinlich auch die Labyrinthe (Pauken), also die seitlichen Auftreibungen der Trommel vieler männlicher *Enten* und der männlichen *Säger*; sie nötigen den Exspirationsstrom zu sehr verwickelten Umwegen (Figur 629). Mit einem so eigenartigen Schallapparat versehen, vermögen die Männchen dieser Entenarten zumeist nur einen einzigen Laut (einen pfeifenden oder knarrenden) hervorzubringen, und sie verwenden ihn größtenteils nur bei der Werbung (Figur 630), sind dann also das übrige Jahr stumm; ihre Weibchen dagegen, deren Trachea keine Besonderheiten zeigt (Figur 357), verfügen über verschiedenartige und laute Rufe (Lockrufe, Schreckrufe und andere).

Figur 630. Anseres. — *Anas platyrhynchos* Linnaeus (»Stockente«): *Zwangsstellung des Männchens, um ein hohes, helles Pfeifen hervorbringen zu können*, das bei der Werbung eine wichtige Rolle spielt. (Nach Wormald, 1910)

In starren, nur unbedeutende Verkürzung zulassenden Röhren kann der Grundton nicht erhöht werden. Solche Luftröhren besitzen *manche Enten*, *Kraniche* und *Reiher*. Bei der Mehrzahl der Vögel aber ist eine Verkürzung (durch Wirkung des trachealen Seitenmuskels) in ganz erheblichem Betrage möglich (Figur 206), und dieser Eigenschaft vor allem verdanken sie es, daß sie den Grundton (und die von ihm abhängigen Obertöne) innerhalb bestimmter Grenzen nach Belieben erhöhen und vertiefen können. Nach Mc Gillivray (1839) betragen die Grenzwerte der Trachealänge bei *Aquila chrysaetus* 241 und 140 Millimeter, bei *Numenius arquata* 170 und 112 Millimeter, bei *Phalacrocorax carbo* 388 und 245 Millimeter.

Resonanzapparate

Wohl keine Vogelart begnügt sich mit der Resonanzvorrichtung, die sie in Gestalt der Trachea besitzt. Als Schallverstärker dient zum wenigsten noch der klavikuläre Luftsack, der die Syrinx umfaßt. Er trägt zur Spannung der inneren Paukenhaut so wesentlich bei, daß seine Verletzung (wie schon Hérissaut — 1753 — experimentell feststellte) bei vielen Vogelarten die Stimmbildung unmöglich macht, und die in ihm eingeschlossene Luft schwingt daher im Rhythmus dieser Membran.

Hierzu können sich noch weitere resonierende Luftbehälter gesellen, die wohl zumeist die Amplitude nur gewisser Obertöne verstärken. Für manche Hühnervögel, wie das Birkhuhn (*Lyrurus tetrix*) und *Dendragapus obscurus* (Figur 631) wird angegeben, daß bei ihnen die aufgeblasenen zervikalen Luftsäcke die Balzgeräusche verstärken, was der Nachprüfung bedarf. Ziemlich weit verbreitet ist die Fähigkeit, den Ösophagus durch Einblasen der Luft zu einem solchen Hilfsapparat umzugestalten. In den bisher genauer studierten Fällen geschieht das in der Weise, daß der Exspirationsstrom bei festem Verschluß

der Schnabelränder und des Orbitalspaltes (welch letzterer mit der Zunge versperrt wird) gezwungen wird, in den Ösophagus einzudringen und ihn aufzublähen. Die Ringmuskulatur des unteren Abschnittes der Speiseröhre wirkt dabei als Sphincter und verhindert ein weiteres Vordringen der Luft bis in den Magen. Regelmäßig werden nur Balzlaute in dieser Weise zur Verstärkung gebracht, und man findet daher zuweilen eine Verknüpfung der akustischen Wirkung mit der optischen derart, daß die Vergrößerung des Halsumfanges zur Sichtbarmachung zuvor verdeckter Haut- oder Federbezirke von auffälliger Färbung führt (Figur 631). Es blähen ihren Ösophagus beim Ausstoßen des Balzrufes aus: die Männchen von *Struthio* (Figur 632), *Botaurus* (Ardeae), *Actodromas maculata* (Limicolae), *Tympanuchus* (Figur 633) und wahrscheinlich noch mehrerer

Figur 631.

Figur 632.

anderer *Galli*, viele Columbae (wie *Columba* und *Streptopelia*), wahrscheinlich auch *Sarothrura* (Ralli), schließlich noch *Rhea* und die meisten *Otides*.

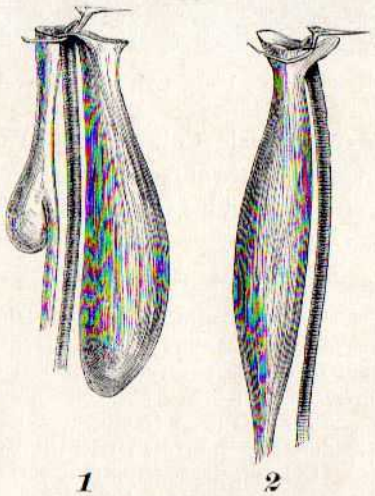
Figur 631. GALLI (Tetraonidae). — *Dendragapus obscurus richardsoni* Douglas: *Männchen in Ruhe* (oben) und *in Balzstellung* (unten), wobei die zervikalen Luftsäcke (?) mächtig aufgeblasen werden und inmitten eines nun zutage tretenden weißen Federfeldes die dunkel purpurroten nackten »Kehlsäcke« erscheinen. Die aufgeblasenen Säcke dienen gleichzeitig als Resonanzapparat bei der Erzeugung eines tiefen Balzrufes, eines langgedehnten »up«.
(Nach einem Gemälde von Allan Brooks, 1926)

Figur 632. STRUTHIONES. — *Struthio camelus* Linnaeus (»Strauß«): *Männchen, mit aufgeblasenem Ösophagus den Balzruf ausstoßend.*
(Nach v. Lucanus, 1925)

Figur 633. Galli. — *Tympanuchus cupido* Linnaeus: *balzendes Männchen, mit mächtig aufgeblasenem Ösophagus*, beim Ausstoßen des Balzrufes. Die nackten, vorquellenden Hautstellen des Halses sind orangegelb gefärbt. (Nach einer Aufnahme von G. W. Field aus A. Gross, 1928)

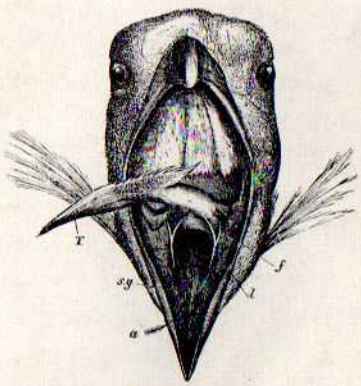
Die *Trappen* (Otides) fügen zum Teil diesem einen resonierenden Luftbehälter bei Erzeugung des Balzrufes noch einen zweiten hinzu: nämlich einen Sack, der vorn über die ganze Länge der Trachea hinabhängt (Figur 634) und zu welchem der Eingang unter der Zunge gelegen ist (Figur 635). Seine Füllung geschieht zweifellos in der gleichen Weise wie die des Ösophagus durch den ausgeatmeten Luftstrom, der am Entweichen nach außen durch Anheben der Zunge und festen Schnabelschluß gehindert wird. Dieses Verhalten ist bekannt von der europäischen Großtrappe, *Otis tarda*, und von der australischen Trappe, *Eupodotis australis*. Die letztere benützt die Füllung des Resonanzapparates gleichzeitig noch zur Erzielung eines starken optischen Effektes (Figur 636).

Nicht selten entwickelten sich ferner willkürlich aufblähbare Luftbehälter als Blindsäcke der eigentlichen Luftwege. Wetmore (1917) hat einen solchen »trachealen Luftsack« von der männlichen Ruderente, *Oxyura jamaicensis*, beschrieben; er liegt zwischen Luftröhre und Speiseröhre und ist zugänglich von



1 2

Figur 634.



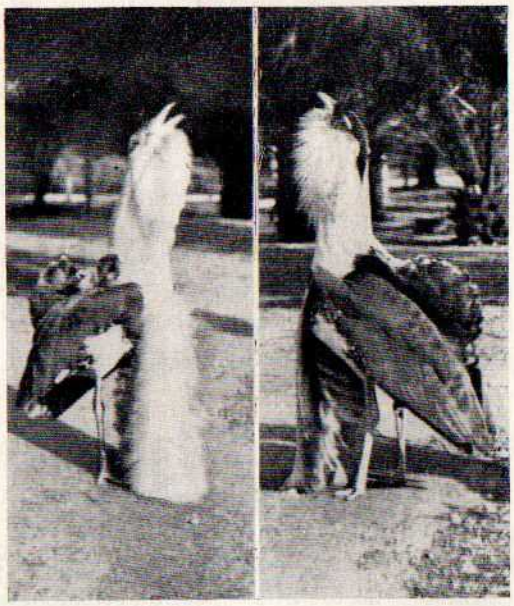
Figur 635.

Figur 634. Otides. — **1**, *aufblähbarer Ösophagus, Trachea und aufgeblasener Kehlsack* von *Otis tarda* Linnaeus. — **2**, *aufgeblasener Ösophagus und Trachea* von *Eupodotis australis* Gray. Beide Figuren in Ansicht von der rechten Seite. (Nach Garrod, 1874)

Figur 635. Otides. — *Otis tarda* Linnaeus (»Großtrappe«): *Kopf* in *Ansicht von vorn*, Schnabel geöffnet, Zunge (*T*) nach oben und außen gezogen, um den darunter befindlichen *Eingang* (*a*) *in den aufblähbaren Kehlsack* zu zeigen. (*l*) Lippe der Zugangsöffnung; (*s.g.*) Unterzungen-Drüse. (Nach Murie, 1869)

einer schmalen Öffnung der dorsalen Trachealwand unmittelbar unter der Larynx. Um ihn füllen zu können, muß der Kehlspalt verschlossen werden. Seine akustische Bedeutung erhellt aus dem Umstand, daß er kompensatorisch für die bei anderen Enten gefundene knöcherne Aufblähung der Trommel, das »Labyrinth«, auftritt.

Andere im Dienste der Klangverstärkung stehende Einrichtungen wollen wir hier übergehen und nur noch einen Fall erwähnen, in welchem Lufträume des Brustbeines als Resonatoren wirken. Das ist der Fall bei vielen *Kranichen*, wie *Grus grus*. Hier dringt die außerordentlich stark verlängerte Luftröhre in das Sternum ein und legt sich im Inneren des Kammes und der Platte in mehrere Windungen. In der Umgebung der Schlingen ist das Brustbein besonders stark aufgetrieben; die dünnwandigen Lufträume, die es hier beherbergt, kommen aller Wahrscheinlichkeit nach bei der Tonerzeugung zum Mitschwingen (Figur 637).

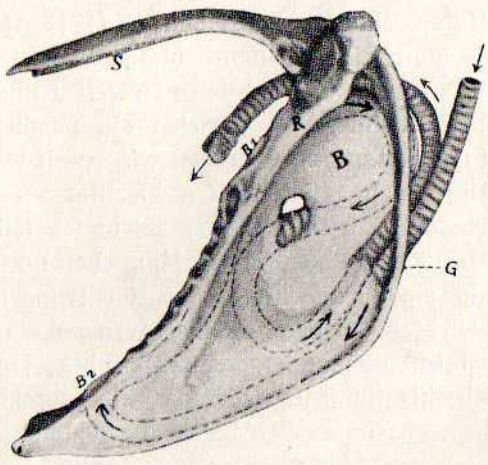


Figur 636. Otides. — *Eupodotis australis* Gray, *in Balzstellung mit aufgeblasenen Resonatoren.* Der dabei ausgestoßene Ruf erinnert an fernes Löwengebrüll. (Nach einer Aufnahme von J. Stickland aus Mattingley, 1929)

Biologische Bedeutung der Stimmlaute

Die Stimme mag den Vögeln ursprünglich dazu gedient haben, einen Artgenossen anzulocken, und die Laute werden sich daher wohl zunächst auf einen stereotypen artspezifischen Lockruf beschränkt haben. Auch unter den rezenten Vögeln gibt es einige, die über dieses Stadium nicht hinausgelangt zu sein scheinen. Bei den meisten aber hat sich eine mehr oder minder komplizierte »Lautsprache« entwickelt: sie drücken verschiedene psychische Erregungen durch verschiedene Töne aus und verändern mit dem Erregungsgrad die Lautintensität.

Viele Tierpsychologen nehmen an, daß eine Verständigungsabsicht dem Vogel stets fremd ist, und daß die Reaktionen der Artgenossen auf den Ruf nichts anderes als Triebhandlungen oder (seltener) auf individueller Erfahrung beruhende Assoziationen sind.



Figur 637. Grues. — *Grus grus* Linnaeus (»Kranich«).: *Brustbein und Schultergürtel mit der* im Brustbein in Windungen verlaufenden *Trachea.* Die Pfeile geben die Richtung des Inspirationsstromes an. Die Wandung der Trachea ist gestrichelt dargestellt, soweit letztere im Knochen eingeschlossen ist. (*B*, B_1, B_2) pneumatische Räume (»Blasen«) des Brustbeines und seines Kammes; (*G*) Clavicula); (*R*) Korakoid; (*S*) Scapula. Verkleinerung etwa $^3/_8$. (Nach Heinroth, 1928)

Es würde dann allgemein richtig sein, was Altum schon vor vielen Jahren mit Bezug auf den sogenannten Warnruf der Vögel sagte: »Die alten Vögel stoßen beim Auftauchen einer Gefahr einen bestimmten Schrei aus, wie wir etwa beim Schreck, bei einer Verwunderung unsere Interjektionen, und diesen verstehen die Jungen allerdings, das heißt passiv: sie werden davon erregt und reagieren darauf in ganz bestimmter, in spezifischer, nicht in individueller Weise, ohne alle vorhergehende Belehrung der alten Vögel, ohne alle eigene Erfahrung.« Dagegen urteilen manche neueren Beobachter etwas vorsichtiger; sie lassen die Frage offen, ob die von Altum angenommene Regel universelle Gültigkeit besitzt und stellen es als möglich hin, daß, um wieder ein Beispiel zu nennen, die Vogeleltern unter Umständen mit einer gewissen Bewußtheit ihren Warnruf ertönen lassen.

Von den eigentlichen Singvögeln, den Papageien und wenigen anderen Gruppen abgesehen, wird die Stimme als Ausdrucksmittel nur sparsam angewendet, am allgemeinsten noch während der Brutzeit zum Zusammenführen der Geschlechter. Manche, wie die großen *Podiceps*- und die *Colymbus-Arten*, scheinen außerhalb dieser Periode völlig stumm zu sein; bei anderen, so beim Strauß (*Struthio*), ist die Stimmgebung selbst zu dieser Zeit auf das Männchen beschränkt. Arten, die ein sehr verstecktes Leben im Dickicht führen, wie die *Rallen*, und Vögel, die hauptsächlich während der Nacht aktiv sind, wie die *Eulen*, rufen während der Paarungszeit viel und laut, denn bei ihnen fällt die Zeichensprache mehr oder weniger weg, die bei anderen Vögeln ein wichtiges oder gar (wie bei den wenigen stimmlosen Arten, so den *Cathartidae*) das einzige Ausdrucksmittel bildet.

Erst in neuerer Zeit hat man ernstlich damit begonnen, die psychischen Erregungen genauer festzustellen, welche den verschiedenen Lautäußerungen einer Vogelart zugrunde liegen. Bahnbrechend wirkten in dieser Hinsicht die Untersuchungen von Heinroth (1911, 1924); von wichtigen Beiträgen seien ferner genannt die Veröffentlichungen von Portielje (1928) über die *Silbermöwe*, von Verwey (1930) über den *Fischreiher* und von Lorenz (1931) über die *Dohle*.

Wählen wir zunächst ein möglichst einfaches Beispiel, den Wendehals (*Jynx torquilla*), über den wir durch H. Siewert (1928) unterrichtet worden sind. Die gleich gefärbten Geschlechter versetzen sich gegenseitig durch fast gleiche Handlungen in Balzerregung und beteiligen sich gleichmäßig an der Brutpflege. Dementsprechend haben Männchen und Weibchen den gleichen Balzruf (»eid, eid, eid, eid . . .«). Paarungsaufforderung ist »ein merkwürdig knarrender Ton«, der gleichfalls beiden Geschlechtern zukommt. Angstruf (»Warnruf«) ist ein kurzes, schnell aneinandergereihtes »tschek, tschek, tschek, tschek . . .«, Drohlaut zur Abschreckung des Feindes ein durchdringendes Zischen. Damit scheint der »Sprachschatz« dieses Vogels erschöpft zu sein. Es fehlt also ein eigentlicher, der sexuellen Sphäre entrückter »Artlockton«, und alle Laute liegen in Hinsicht auf die Tonhöhe noch recht dicht beisammen. Außerhalb der Brutzeit vernimmt man vom *Wendehals* keinen Laut.

Auch bei der Silbermöve (*Larus argentatus*) ist die Balz eine wechselseitige (oben, Seite 335). Beide Geschlechter beteiligen sich nahezu gleichmäßig an der Brutpflege. Dem entspricht auch hier ein Fehlen geschlechtsgebundener Laute. Portielje unterscheidet bei den Alten zur Fortpflanzungszeit die folgenden Rufe: einen der »Stimmfühlung« dienenden Artlockton (»kjau«), der je nach der Stimmung

des Tieres variiert und bei heftiger Erregung zum Alarmschrei (»kàuw«) und zum Drohschrei (einem kurz gellenden »kààuw«) abgewandelt werden kann — einen Schrecklaut bei plötzlicher Gefahr (»ha—ha—ha«) — einen allgemeinen Ausdruck für zärtliche Empfindungen (ein klagendes »aa—auw, aa—auw«, mit tief gebeugtem Kopf vorgetragen) — einen Balzruf, bestehend aus 3 Sätzen, deren jeder eine besondere Kopfhaltung verlangt (Figur 638) — einen Bruttrieb- oder Betreuungslaut, der mit symbolischen, auf den Nestbau hindeutenden Handlungen verknüpft wird und den Portielje als eigentümlich glucksendes Gurren beschreibt. Der Anwendungsbereich dieser Laute ist teilweise ein ziemlich weiter; der Zärtlichkeitsruf »aa—auw« beispielsweise wird »nicht nur dem anderen Geschlecht, sondern ohne jegliche Nuance auch dem Nistort, dem Nistmaterial, dem Gelege und den Jungen gegenüber hervorgebracht«.

Die Dohle (*Coloeus monedula*) verfügt als gesellig lebender Vogel über eine Reihe von Rufformen, die den Zusammenhalt der Kolonie sichern und die »organisierte« Verteidigung derselben erleichtern. Lorenz zeichnete die folgenden Laute auf: einen Lockruf und Stimmfühlungslaut (ein kurzes »kiă«) — davon abgeleitet einen Futterlockton, den das Männchen gegenüber dem Weibchen oder

Figur 638. LARI. — *Larus argentatus* Linnaeus (»Silbermöve«): *die 3 während der Ausstoßung des Balzrufes eingenommenen Zwangsstellungen.* (*IA*) Ruf »aau! aau! aau!«; (*IB*) Ruf »kjiii«; (*IC*) Ruf »aukjaukjaukjaukjau . . .«. (Nach Portielje, 1928)

der Elter gegenüber den Jungen anwendet (ein gedämpftes »kia«) — einen Lockruf, mit dem das Männchen das Weibchen zu Neste lockt (»zick«) — ein Signal »Komm nach Hause« (ein gezogenes, sehr klingendes »kiü«) — einen Hilferuf zur Brutzeit, auf den hin alle Siedlungsgenossen zum Angriff gegen den Ruhestörer vorgehen (»jüp«) — einen Angriffston (ein tiefes Quarren) — einen Ruf als Reaktion auf das Ergreifen eines Artgenossen durch ein Raubtier (ein metallisches Schnarren).

Gehen wir zum Schluß zu einem komplizierteren Fall über. Beim Haushuhn, *Gallus gallus domesticus*, dessen Wildform ungesellig lebt (jedes Männchen verteidigt zur Brutzeit einen bestimmten Bezirk gegen andere Hähne) und bei dem die Geschlechter einen sehr ungleichen Anteil an der Brutpflege nehmen, fehlt beiden Geschlechtern ein allgemeiner Artlockton; fast alle Laute sind geschlechtsgebunden. Es seien zunächst die Rufe des Männchens genannt. Das Krähen des Hahnes ist ein Balzruf. Als Aufforderung zur Paarung dient ein tiefes »gereog«; ein »tuk, tuk, tuk« zeigt den Hennen den aufgefundenen Bissen an. Mit dem Schrecklaut gogógogok »warnt« der Hahn vor Gefahr von unten, mit einem heiseren »rräh« vor Gefahr von oben. — Die Henne besitzt in dem Laut »gluck« einen nur für die Küken bestimmten Lockton; ein singendes Gackeln ist Ausdruck der Ungeduld von noch unbekannter biologischer Bedeutung. — Beiden Geschlechtern gemeinsam ist ein schriller Angstschrei beim Ergriffenwerden, mit der Bedeutung

eines Hilferufes, und ein Gackern als Ausdruck ängstlicher Erregung, das bei der Henne als »Legegackern« zu hören ist (Heinroth, 1924).

Diese wenigen Beispiele müssen hier genügen. Es geht aus ihnen wohl mit hinreichender Deutlichkeit hervor, wie vollkommen die Entwickelung der Lautsprache von den artspezifischen Bedürfnissen beherrscht wird. Man darf daher nur bei annähernd gleicher Lebensweise zweier Arten auch psychische Homologien aller ihrer Rufformen erwarten und wird sich darauf gefaßt machen müssen, besondere biologische Eigenarten mit besonderen stimmlichen Ausdrucksmitteln gekoppelt zu finden. Das macht eine generelle Behandlung der Vogelsprache sehr schwierig.

Die verbreitetste Rufform ist der Balzruf. In ihm gipfeln in der Regel die stimmlichen Leistungen der Art, sowohl nach der Tonfülle wie nach der Melodik. Gewöhnlich ist er dem Männchen eigentümlich, und er bedeutet dann ein Lockmittel für das Weibchen und zeigt gleichzeitig dem Nebenbuhler an, daß der Platz schon besetzt ist. (Altum, 1868, war wohl der erste, der diese zweifache Bedeutung erkannt hat.) Gesellig lebenden Vögeln fehlt er, da diese weder ein größeres Areal gegen andere Männchen zu verteidigen, noch ein Weibchen von weither anzulocken brauchen. Er fehlt ferner den meisten großen Flugvögeln (selbst den *Krähen* und *Raben*), denn diese machen durch die Größe ihrer Erscheinung und durch Flugspiele hinreichend auf sich aufmerksam. Wo es die fortpflanzungsbiologischen Verhältnisse verlangen, hat auch das Weibchen einen Balzruf, mit dem es die Männchen an sich lockt und gleichzeitig andere Weibchen davor warnt, sich im weiteren Umkreis zu zeigen. Ein typisches Beispiel hierfür ist der europäische Kuckuck (*Cuculus canorus*), der, wie oben, Seite 418, ausgeführt, in Ehelosigkeit lebt: hier signalisiert das Männchen mit »kukuk«, das Weibchen ganz entsprechend mit einem heiseren Kichern. Als Balzruf darf wohl auch der lautschallende Schrei gelten, mit dem die Weibchen vieler *Eulen-Arten* den Balzruf der Männchen beantworten; so wird gewissermaßen durch Frage und Antwort das Sichfinden der Geschlechter im Dunkeln erleichtert. — Bei den polyandrischen Arten (oben, Seite 378) verfügen teilweise (*Turnix*, *Crypturus*) nur die Weibchen, nicht aber auch die Männchen über einen Balzruf (hierzu Figur 359).

Fehlt ein Balzruf, so darf das keineswegs ohne weiteres als ein Zeichen des Unvermögens zur Tonerzeugung betrachtet werden. Das lehrt unter anderem der männliche Kampfläufer (*Philomachus pugnax*), der sich während der Schaubalz völlig stumm verhält und nur durch seine Erscheinung wirkt (oben, Seite 411), außerhalb der Fortpflanzungszeit aber einen klingenden »Stimmfühlungslaut« hören läßt, der dem Zusammenhalt der Artgenossen während der Wanderungen zugute kommt.

In vielen Fällen kann man sich den Balzruf aus dem Artlockruf entstanden denken: er ist dann ursprünglich nichts anderes gewesen als ein zur Verstärkung seiner Wirkung mit besonderer Intensität ausgestoßener oder in rascher Folge wiederholter Lockruf. Von diesem primitiven Stadium haben sich am weitesten entfernt die meisten Singvögel (*Oscines*), deren Balzgesang auch nichts anderes bedeutet als »Hier ist ein Mann mit Wohnraum« (Heinroth). Neben dem Balzgesang verfügen viele Singvögel indessen noch über einen zweiten Gesang, der ausschließlich der sexuellen Sphäre entströmt und die Bedeutung eines Paarungsantrages hat: den Paarungsgesang (= »subsong« englischer Autoren).

Der Balzgesang wird in der Regel von einer möglichst exponierten Stelle aus vorgetragen, etwa der Spitze eines Baumes, eines Strauches oder eines Halmes. Das entspricht seinem Doppelsinn: als Signal für das weibliche Geschlecht im allgemeinen und für die Nebenbuhler muß er gleicherweise weithin vernehmbar sein. Den Wirkungsbereich vergrößern viele Arten dadurch, daß sie sich während des Gesanges in die Luft erheben — ganz besonders tun das die Bewohner offener, baum- und buschloser Landschaften, wie die *Lerchen* und *Pieper*: sie vereinigen Balzgesang und Balzflug. In Weiterverfolgung dieses Weges kann die fliegerische Schaustellung zur bevorzugten Balzhandlung werden und der Gesang mehr und mehr in den Hintergrund treten.

Viele *Singvogelarten* überraschen durch die komplizierte Melodik und Rhythmik ihres Balzgesanges; derart klangreiche Lieder sind denn auch (im Gegensatz zu allen übrigen Lautäußerungen der Vögel) nicht erblich festgelegt, wie wir seit den Versuchen von Barrington (1773) wissen. Zieht man die Männchen solcher Arten isoliert auf, ohne ihnen je Gelegenheit gegeben zu haben, einen Artgenossen singen zu hören, so bringen sie es nur zu einem uncharakteristischen Gestümper und schmücken dieses aus durch die Nachahmung von allerlei fremdartigen Lauten. Sobald ihnen dann aber ein Vorsänger ihrer eigenen Spezies beigesellt wird, übernehmen sie von diesem in ganz kurzer Zeit den Artgesang. Zur Erlernung des Artgesanges genügt es schon, daß ihn der junge Vogel in den allerersten Lebenswochen zu hören bekam, also lange vor der Zeit, in der er selbst zu singen beginnt. Es ist demnach in solchen Fällen zwar die Disposition für den Artgesang als Erbgut überliefert worden, aber es bedarf noch eines Anstoßes von außen, um diese Anlage gehörig zu entwickeln. Bleibt der artgemäße Anstoß aus, so wird jedes brauchbare Surrogat an seiner Stelle verwendet, um dem Trieb zur Äußerung eines Balzgesanges Genüge tun zu können.

Aber selbst bei Vorhandensein eines Vorsängers läßt die ererbte Disposition der Individualität einen gewissen Spielraum, und es gleicht daher kein komplizierterer Gesang völlig dem des Nachbarn. Oft werden neue Zusätze als Infixe oder Suffixe dem Gesang beigefügt, Zusätze, deren akustisches Vorbild irgendwie aus dem Milieu stammen mag (Einfügung von Froschquaken in das Lied von Rohrsängern, *Acrocephalus*; Einfügung von Rotschenkelpfiffen in das Lied der Feldlerche, *Alauda arvensis*). Standortsverschiedenheiten können daher genügen, um bezeichnende Gesangsverschiedenheiten zwischen Artgenossen hervorzurufen.

Wie so manche schwierige Leistung wird auch der Gesang von vielen Vogelarten schon in der Jugend spielerisch geübt, »damit« das Individuum im Ernstfalle, also bei Einsetzen der Fortpflanzungszeit, sogleich im Vollbesitz der Fähigkeiten sei. Der Herbstgesang junger *Buchfinken*, *Laubsänger* und anderer Singvögel ist also etwa vergleichbar den Kampfspielen junger *Hähnchen*.

Der Gesang setzt bei vielen Arten in voller Stärke ein, noch bevor die Keimdrüsen auf der Höhe ihrer Entwickelung stehen, denn aller Streit um die Brutgebietsgrenzen, zu deren Festlegung der Balzgesang wesentlich beiträgt, muß ja im großen ganzen beendet sein, ehe zu Paarung und Nestbau geschritten werden kann. Er wird aber auch nach der festen Anpaarung, ja gewöhnlich auch dann noch in aller Lebhaftigkeit und Ausdauer fortgesetzt, wenn das Weibchen bereits die Eier bebrütet. Während dieser ganzen Zeit gilt es ja, Konkurrenten davon zu benachrichtigen, daß das Revier schon vergeben sei; zudem scheint der Gesang,

seinerseits ein Ausfluß der sexuellen Erregung, die eigene Erregung des Sängers ständig wachzuhalten und zu steigern, also wie alle Balzhandlungen zu den Arbeitsleistungen gehören, die erforderlich sind, um den somatischen Reifezustand herbeizuführen (oben, Seite 333); und es ist offenbar von biologischer Wichtigkeit, daß die Zeugungsbereitschaft so lange erhalten bleibe, als die Möglichkeit zu einer Ersatzbrut oder 2. Brut besteht.

Nach Beendigung der Brutzeit und der anschließenden Mauser kann der Balzgesang in etwas abgeschwächter Form mit rein »territorialer« Bedeutung den ganzen Herbst und Winter hindurch erhalten bleiben. Das geschieht zum Beispiel bei den englischen und irischen Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*), deren alte Männchen ihre Reviere das ganze Jahr über besetzt halten und gegen Eindringlinge verteidigen.

Vom Balzruf (Balzgesang, true song) läßt sich in der Regel, aber keineswegs immer, deutlich trennen der Paarungsruf (Paarungsgesang, subsong). Wir verstehen darunter eine Rufform, die dem erkorenen Partner (nicht ganz allgemein dem entgegengesetzten Geschlecht) die Bereitschaft zur geschlechtlichen Vereinigung ausdrückt und die daher gewöhnlich in nächster Nähe des Partners (jedoch, gewissermaßen aus Sehnsucht, auch in dessen Abwesenheit) erklingt. Da er sich nur an diesen und nicht auch an andere Individuen richtet, ist der Paarungsruf (Paarungsgesang) viel leiser als der Balzruf und hat auch für unser Ohr vielfach einen zärtlichen (keinen herausfordernden) Klang. Recht verbreitet ist er bei den eigentlichen Singvögeln (meist nur bei den Männchen). In Hinsicht auf die Melodik steht er dem Balzgesang (wo ein solcher vorhanden) gewöhnlich, aber nicht immer, nach; so ist er bei der Weidenmeise (*Parus atricapillus salicarius*) viel komplizierter als dieser.

Instrumentalmusik

Die Tonerzeugung erfolgt bei den Vögeln nicht ausschließlich im Bereich der Luftwege. Manche sind in der Lage, die Aufmerksamkeit ihrer Artgenossen noch durch andere akustische Mittel zu erregen, nämlich durch »Instrumentalmusik« im Sinne Darwins (im Gegensatz zur »Vokalmusik«). Die Instrumentalmusik steht in den allermeisten Fällen im Dienste der Werbung (sie verstärkt dann also die erregende Wirkung von Balzruf und Schaubalz), aber sie kann auch zur Herstellung der Stimmfühlung herangezogen werden und somit den Artlockruf ersetzen (»Schallschwingen«), sie kann ein unspezifisches Zeichen der Erregung sein (Schnabelklappern von *Ciconia ciconia*) oder endlich als Drohlaut Verwendung finden (Schnabelknappen der *Eulen*).

Von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen (Verwendung des Schnabels) dient das Gefieder dazu, solche Töne oder Geräusche hervorzurufen. Der Pfau (*Pavo*) rasselt bei der Schaubalz von Zeit zu Zeit mit seinem zum Rad gefächerten Schwanzschmuck; das nordamerikanische Waldhuhn *Bonasa umbellus* richtet sich bei der Balz auf seinem Sitz steil auf und schlägt die weit gespreizten Flügel so rasch, daß Gras und Laub bis 2 Meter vor dem Vogel fortgeweht werden und ein weithin hörbares Geräusch entsteht, das einem rollenden Trommelwirbel gleicht.

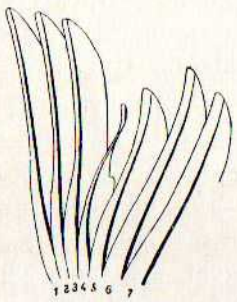
Von *mehreren Caprimulgus-Arten* ist es bekannt, daß das Männchen während der Paarungszeit Balzflüge ausführt, bei denen es mit den Flügeln von Zeit zu Zeit ein klatschendes Geräusch hervorbringt. In ähnlicher Weise vermögen die Columba-Arten, vor allem *Columba palumbus*, und einige Eulen (*Asio otus*, *Asio flammea*) mit ihren Flügeln zu klatschen. Bekannt für solche Fluggeräusche sind

des weiteren einige afrikanische Lerchen der Gattung *Mirafra* und einige afrikanische Cisticola-Arten (wie *Cisticola aridula* und *textrix*). Bei *Mirafra* klingen sie wie das Rasseln von Jalousiestäben, bei *Cisticola* wie Fingerschnalzen (Lynes, 1930). Über die Art, wie das Geräusch zustande kommt, sind die Meinungen noch geteilt. Bei *Columba* und *Caprimulgus* geschieht es sehr wahrscheinlich durch heftiges Zusammenschlagen der ausgestreckten Flügel über dem Rücken, in den anderen Fällen aber vermutlich dadurch, daß die Handschwingen beim raschen Niederschlag des Flügels klatschend aufeinandergeschlagen werden.

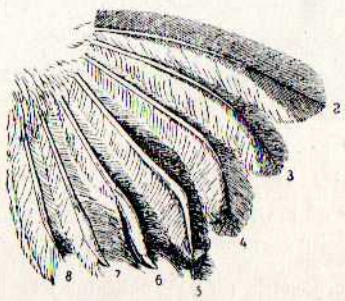
Figur 639. COLUMBAE. — *Ptilinopus regina* Swainson: *Flügel*, bei der die äußerste Handschwinge als Schallschwinge ausgebildet ist. Verkleinerung $^3/_4$. (Nach Mathews & Iredale, 1921)

In den bisher besprochenen Fällen ist von einer strukturellen Umwandlung von Flügelteilen im Dienste der Erzeugung von Geräuschen nichts oder wenig zu bemerken, im Gegensatz zu den folgenden:

Einige *Columbae*, *Limicolae*, *Anseres*, *Trochilidae*, *Cotingidae*, *Pipridae*, *Tyrannidae*, *Paradisaeidae* sind im Besitz von Schallschwingen. Darunter versteht man Schwungfedern, die zur Hervorrufung akustischer Wirkungen irgendwie umgebildet und ihrer ursprünglichen Aufgabe, den Flug zu fördern, mehr oder weniger entzogen sind. Sie sind in der Regel mit einer stark verschmälerten, sehr elastischen Innenfahne versehen, die in rasche Vibration gerät, wenn sie einem starken Luftstrom begegnet.



Figur 640.



Figur 641.

Figur 640. PASSERES (Cotingidae). — *Phoenicircus nigricollis* Swainson, *Männchen*: *1. bis 7. Handschwinge*, von denen die 4. zu einer Schallschwinge umgewandelt ist. (Nach Reichenow, 1914)

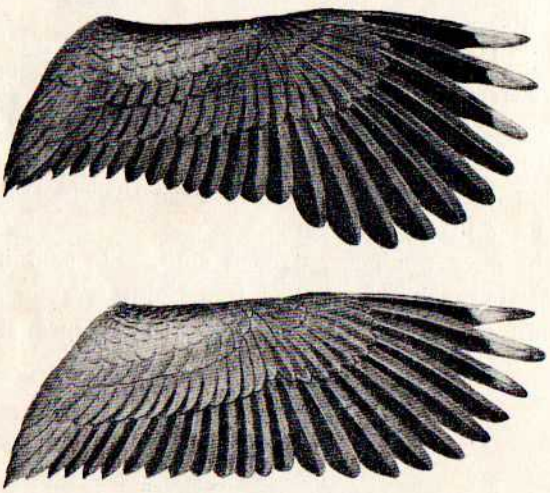
Figur 641. PASSERES (Pipridae). — *Machaeropterus deliciosus* Sclater, *Männchen*: *Armflittich ausgebreitet*, um die Krümmung und keulenförmige Auftreibung der Armschwingenschäfte zu zeigen, die im Dienste der Erzeugung von Geräuschen stehen. (Nach Reichenow, 1913)

Meist beschränkt sich diese Umwandlung auf die äußerste Handschwinge; sie kann im Fluge nach Belieben vor der nächstfolgenden vorgestreckt oder unter ihr geborgen werden, so daß es der Vogel »in der Hand hat«, ein Fluggeräusch hervorzubringen oder nicht. Durch eine solche Schallschwinge sind die Männchen mehrerer Paradiesvogel-Arten (wie *Parotia*), Tauben (wie *Ptilinopus superbus* und *regina*, Figur 639) und Kolibris (wie *Selasphorus platycercus*) ausgezeichnet. Sie ist hier wohl ein akustischer Balzapparat, im Gegensatz etwa zum Befund bei manchen Enten (*Dendrocygna*, *Bucephala*), wo die beiden ersten Handschwingen,

oder bei der Schopftaube (*Ocyphaps lophotes*), wo nur die 3. Handschwinge in dieser Weise umgewandelt ist; hier erzeugt der Träger bei jedem Flügelschlag ein klingelndes beziehungsweise schwirrendes Geräusch, und dieses dient offenbar keinem anderen Zweck als der Stimmfühlung der fliegenden Schar.

Bei der nordamerikanischen Waldschnepfe *Philohela minor* sind die 3 äußersten Handschwingen schallerzeugende Federn; sie treten beim Balzflug in Aktion.

In der großen Gruppe der *Passeres* hat das akustische Hilfsmittel der Schallschwinge eine größere Verbreitung nur bei *Cotingiden*, *Pipriden* und *Tyranniden* gefunden, also bei Familien, die eine wenig gegliederte Singmuskulatur haben und daher zu den »*oligomyoden Passeres*« gerechnet werden. Sehr mannigfach ist es angewandt worden bei den *Cotingiden*. Hier sind 1 oder 2 kompliziert gestaltete Schallschwingen meist mitten in den Handfittich eingeschaltet. Um das Geräusch zu erzeugen, müssen die Flügel sehr rasch bewegt werden, und das gelingt leichter mit kurzen als mit langen Flügeln. Die merkwürdige Tatsache, daß das Männchen von *Phoenicircus nigricollis* bei sonst gleicher Körpergröße einen viel kürzeren Flügel hat als das Weibchen (♂ etwa 100 Millimeter, ♀ etwa 115 Millimeter), findet wohl dadurch ihre Erklärung (Figur 640).



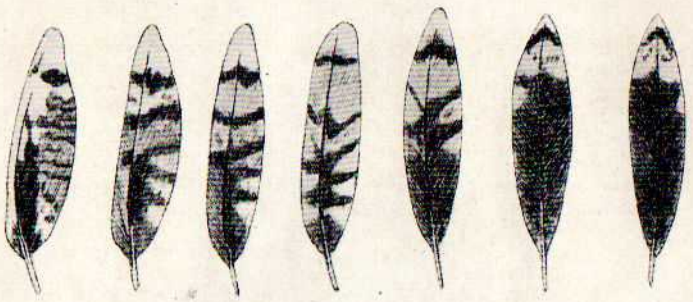
Figur 642. Limicolae. — *Vanellus vanellus* Linnaeus (»Kiebitz«): *rechter Flügel des Männchens* (oben) *und des Weibchens* (unten). Zu beachten die starke Verlängerung und Verbreiterung der 4. bis 9. Handschwinge beim Männchen — ein Flügelbau, der dieses Geschlecht zur Erzeugung eines charakteristischen Fluggeräusches (des »Wuchtelns«) befähigt. (Nach Frohawk, 1904)

Unter den *Pipriden* gibt es einige Arten, die mit ihren Schallschwingen sehr eigenartige Geräusche bilden. Das Männchen von *Manacus manacus* kann dazu sowohl die Handschwingen wie die Armschwingen verwenden. Im Fluge schnurrt es weithin hörbar vermöge seiner steifen und stark verengten 5 äußeren Handschwingen; im Sitzen kann es nach Stolzmann (1884) mit den starren und etwas verbreiterten Schäften der inneren Armschwingen ein Geräusch hervorbringen, das genau so klingt, wie wenn man den Zeigefingernagel am Nagel des Daumens schnippsen läßt: hierbei scheint der Vogel die Armschwingen des gefalteten Flügels ein wenig gegeneinander zu erheben, um sie dann kräftig aufeinanderzuschlagen. Ein anderer Pipride, *Machaeropterus deliciosus*, hat keulenförmig aufgetriebene Armschwingenschäfte (Figur 641); vermutlich werden auch diese während der Balz gegeneinander »geschnippst«, während der Flügel zusammengefaltet ist. Ganz ähnlich schnippst auch ein Kolibri, *Loddigesia mirabilis*, mit seinen versteiften inneren Armschwingen (Stolzmann).

Beim Kiebitz (*Vanellus vanellus*) bringt das Männchen im Balzflug ein weithin hörbares »wuchtelndes« Geräusch hervor, erzeugt von den stark ver-

längerten proximalen Handschwingen (4. bis 10.). Das Weibchen dagegen, dessen ausgestreckter Flügel einen ganz anderen Umriß hat (Figur 642), hat einen lautlosen Flug (Frohawk, 1904).

Was die bisher genannten Vögel mit ihren Handschwingen verrichten, vollbringen viele Bekassinen der Gattung *Capella* (= *Gallinago*) mit ihren äußeren Steuerfedern. Diese Schwirrfedern des Bekassinenschwanzes haben einen sehr starken, in der Transversalebene nach außen konvexen Schaft, der eine schmale, steife Außenfahne und eine breite, gleichfalls sehr steife Innenfahne trägt (Figur 643). Diese letztere kann durch den Gegendruck der Luft in rasche Schwingungen versetzt werden und ist für solche Beanspruchung besonders eingerichtet, denn ihre Hakenstrahlen greifen mit 8 Häkchen, nicht, wie die der übrigen Steuerfedern, mit nur 5 Häkchen, in die Bogenstrahlen ein (Bahr, 1907).

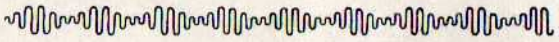


Figur 643. LIMICOLAE. — *Capella gallinago* Linnaeus: *Steuerfedern der rechten Seite* von außen nach innen angeordnet. Zu beachten die starke Krümmung des Schaftes der äußersten Steuerfeder (»Schwirrfeder«) und die beträchtliche Breite ihrer Innenfahne. (Nach Bahr, 1907)

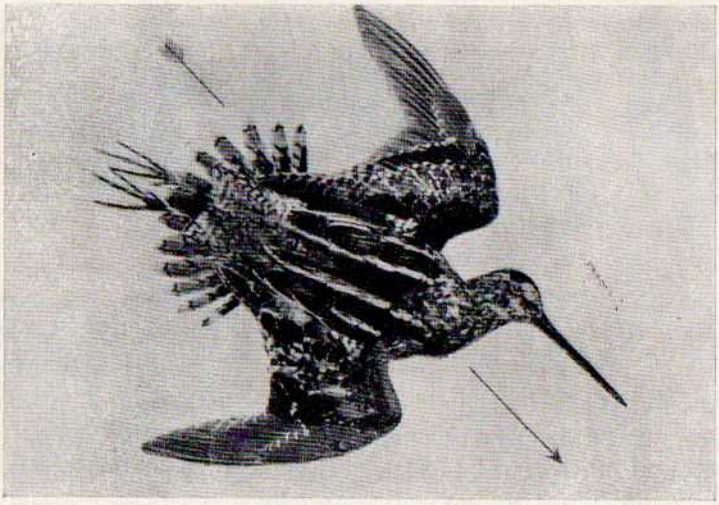
Mit diesem Apparat erzeugt die Bekassine (*Capella gallinago gallinago*), und zwar sowohl das Männchen wie das Weibchen, während des Balzfluges unter gleichzeitiger Anwendung der Flügel ein Geräusch, das mit dem Meckern einer Ziege viel Ähnlichkeit hat. Sie unterbricht den Ruderflug von Zeit zu Zeit, um im Winkel von etwa 45° 10 bis 15 Meter tief abzustürzen (Figur 644), wirft sich dabei auf die Seite und spreizt den Schwanz annähernd zum Halbkreis (Figur 645). Die äußersten Steuerfedern werden dabei weiter vorgezogen als die übrigen, so daß sie sich senkrecht zum Flugwind anstellen und von dem nächstfolgenden Paar durch eine breite Lücke getrennt sind. Das wird wohl durch den Musculus ilio-coccygeus bewirkt, der jederseits mit einem besonderen Bündelchen an der Spule der äußersten Steuerfeder inseriert (Figur 646). Rohweder (1900), dem wir eine sehr genaue Darstellung des Vorganges verdanken, gibt davon folgende Zusammenfassung: »Der während des Absturzes am Vogel vorüberstreichende Luftstrom wird durch die muldenförmige Unterseite der etwas abgespreizten Flügel zusammengehalten und trifft mit verstärkter Kraft jederseits die ausgespreizten seitlichen Steuerfedern. Diese werden dadurch in rasche Schwingungen versetzt und verursachen ohne weitere Beeinflussung einen gleichmäßig surrenden Ton, der sich so darstellen läßt:

Figur 644. LIMICOLAE. — *Capella gallinago* Linnaeus (»Bekassine«): *Profil der Flugbahn im Balzflug.* Die Meckertöne kommen beim Absturz zustande, der eine Tiefe von 10 bis 15 Meter hat. (Nach Rohweder, 1900)

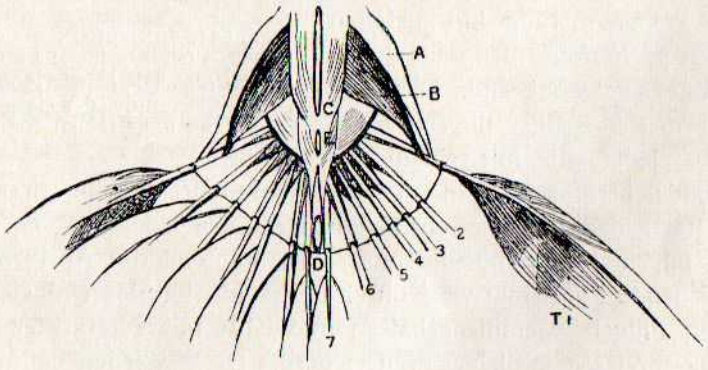
Durch die zuckende Bewegung der Flügel wird die Stärke des Luftstromes in rascher Folge vermehrt und vermindert, wodurch der Ton in gleichen Intervallen an Stärke (nicht an Höhe) gewinnt oder verliert, also tremulierend wird« und folgendermaßen dargestellt werden kann:



Bahr (1931) konnte im Versuch zeigen, daß die Schwingungen, in welche die Innenfahne des äußersten Steuerfederpaares durch den Luftstrom versetzt wird, einen Ton erzeugen, wenn die Geschwindigkeit der Bewegung auf über 9 Metersekunden gesteigert wird, und daß die Tonfülle durch geringes Anfeuchten der Feder gesteigert werden kann.

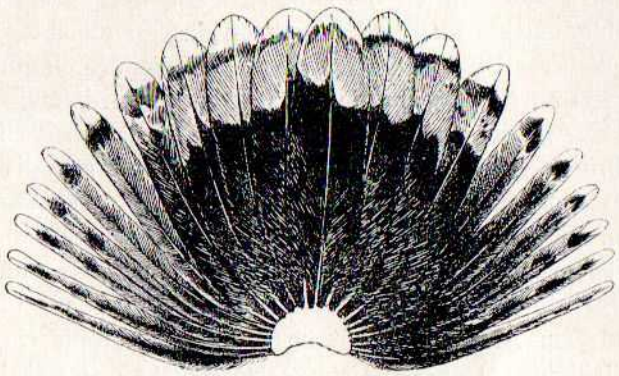


Figur 645. Limicolae. — *Capella gallinago* Linnaeus (»Bekassine«): *Stellung während des Absturzes*, der vom »Meckern« begleitet ist. Verkleinerung etwa $^1/_2$. (Nach Rohweder, 1900)



Figur 646. Limicolae. — *Capella gallinago* Linnaeus (»Bekassine«): *Schwanzmuskulatur und Basis der Steuerfedern in Dorsalansicht.* (*A*) Bündel des Musculus ilio-coccygeus, das weit distal an der Spule der äußersten Steuerfeder inseriert; (*B*) Musculus ilio-coccygeus; (*C*) Musculus levator coccygis; (*D*) Pygostyl; (*E*) verschmolzene Dornfortsätze der Schwanzwirbel; (T_1 *bis* T_7) äußerste bis zentrale Steuerfeder. (Nach Bahr, 1907)

Manche Bekassinen-Arten, wie *Capella solitaria, megala* (Figur 647) und *nigripennis*, sind, statt mit einem, mit mehreren Schwirrfederpaaren des Schwanzes versehen (bei gleichzeitiger Erhöhung der Steuerfederzahl!) und erzeugen daher im Balzflug ein sehr lautes Brummen. Andere dagegen, wie *Capella media* und *Limnocryptes minima*, haben keine Möglichkeit, Fluggeräusche zu bilden.



Figur 647. LIMICOLAE. — *Capella megala* Swinhoe: *Schwanz ausgebreitet*, um die Verschmälerung der äußeren Steuerfederpaare zu zeigen, die die Aufgabe von Schwirrfedern erfüllen. Verkleinerung $^3/_4$. (Nach Mathews & Iredale, 1921)

Geographische Verbreitung

Alter des Vogelstammes, der Arten und Rassen

Spätestens in der Jurazeit, vielleicht schon in der Trias, haben sich die Vögel vom *Stamm der Reptilien* abgezweigt und die Entwickelung zu befiederten, homoeothermen Sauropsiden eingeschlagen. *Archaeopteryx* und *Archaeornis* aus dem oberen Jura (Tithon) von Solnhofen stehen dem Typus des hypothetischen *Urvogels* schon so fern, daß für dessen Rekonstruktion der Willkür ein ziemlich weiter Spielraum gelassen ist. Wie die Ablagerungen der mittleren und oberen Kreide bezeugen, hatte die Differenzierung des Vogelstammes damals schon beträchtliche Fortschritte gemacht: die aus Europa und Nordamerika bekannten *Kreidevögel* verteilen sich auf 30 Arten in 14 Gattungen (Lambrecht 1929), und darunter befinden sich *Stelzvögel, möwenartige Ruderflieger, hochspezialisierte Tauchvögel und andere.* Man gewinnt den Eindruck, daß sich die Vögel schon zu Ausgang der Kreidezeit alle diejenigen Biotope erobert hatten, die sie in der Gegenwart bevölkern, und die heutigen Ordnungen des Vogelstammes dürften daher in der Kreide wurzeln. Reste eozäner Vögel lassen sich schon zu einem nicht geringen Teil in die Ordnungen des Systems der rezenten Vögel unterbringen. Im Pliozän scheint die Herausbildung der heutigen Gattungs- und wohl sogar der Artcharaktere im wesentlichen abgeschlossen worden zu sein, so daß dann während des Quartärs nur noch die Kennzeichen der gegenwärtigen geographischen Rassen sich entwickelten oder eine Verschärfung erfuhren.

Der genaueren Beantwortung einigermaßen zugänglich ist freilich nur die Frage nach der Zeit, die zur Bildung von Rassenmerkmalen benötigt wurde. Es ist dabei zu beachten, daß diese Zeitdauer abhängig ist von einer ganzen Reihe von Faktoren, insonderheit wohl den folgenden:

(1) Von der Stärke des zur Umbildung führenden äußeren Reizes.

(2) Von der Zahl der Generationen in der Zeiteinheit. Je früher die Geschlechtsreife erlangt wird, desto raschere Fortschritte kann caeteris paribus die Rassenbildung machen.

(3) Von der Größe der Population. Je kleiner die Individuenzahl, desto größere Aussichten hat eine mutative Abänderung, sich durchzusetzen.

Die Bedeutsamkeit des letztgenannten Faktors wird durch das folgende Beispiel belegt: Nach geologischen und faunistischen Zeugnissen kann es als sicher gelten, daß die heute durch eine Schelfsee getrennten Landmassen: Malayische Halbinsel, Sumatra und Borneo bis zum Ausgang der pleistozänen Eiszeit in breiter Landverbindung standen und zusammen das »Sundaland« bildeten (Molengraaff & Max Weber, 1919). Die Tieflandvögel, die die einander zugekehrten Küstenstriche dieser 3 Gebiete bewohnen, stimmen noch heute größtenteils miteinander überein. Aus der Schelfsee ragen einige Inselchen als letzte Reste der einstigen Landbrücke heraus, und unter diesen beherbergen die Anambas- und Tambelan-Inseln endemische Vogelrassen (aus den Arten *Gracula javana*, *Aegithina viridissima*, *Hypothymis azurea* und anderen). Es hat also die Artbildung auf den kleinen Inselchen raschere Fortschritte gemacht als auf den großen Landmassen.

Verschiedentlich sind Versuche unternommen worden, die Zeit genauer abzuschätzen, die zur Ausbildung gut kenntlicher geographischer Rassen (Subspezies) ausgereicht hat. Daß die Gebirge Norwegens erst seit 10000, vielleicht erst seit 8000 Jahren die vom Blaukehlchen (*Luscinia svecica*) geforderten Daseinsbedingungen bieten, kann nicht bezweifelt werden; die endemische Blaukehlchen-Rasse Norwegens (*Luscinia svecica gaetkei*), die von dem schwedischen und finnischen Blaukehlchen durch bedeutendere Größe abweicht, dürfte daher ihre Kennzeichen im Laufe von wenigen 1000 Jahren erworben haben. Moreau (1930) ist dazu gelangt, das Alter der durch ihre Färbung an den schwarzen Alluvialboden des Nildeltas angepaßten Haubenlerche *Galerida cristata nigricans* auf weniger als 5000 Jahre zu schätzen, indem er sich auf die Angaben von Hume und Craig (1911) beruft, wonach die Ablagerung des Nilschlammes und die Bildung des Nildeltas erst innerhalb der letzten 14000 Jahre stattgefunden hat. Die Zeit, die seit dem Rückzug des Eises aus Nordengland und Schottland verstrichen ist, hat zu einer sehr starken Veränderung des Moorschneehuhnes (*Lagopus lagopus*) der dortigen Moore ausgereicht. Im Gegensatz zu allen anderen Rassen legt nämlich *Lagopus lagopus scoticus* kein weißes Winterkleid mehr an, sondern läßt auf das braune Herbstkleid sogleich das braune Frühjahrskleid folgen; entsprechend sind auch die Schwungfedern bei ihm nicht weiß, sondern braun (S. Johnsen, 1928). Das ist eine höchst bemerkenswerte Anpassung an die kurze Dauer der winterlichen Schneelage in Großbritannien, die im Laufe von etwa 30000 Jahren vollzogen worden sein dürfte.

Arten-Zahl

Die Anzahl der rezenten Vogelarten ist in neuerer Zeit auf »rund 20000« geschätzt worden (Reichenow, 1913); wenn man aber den Artbegriff weiter faßt und alle diejenigen Formen zu Unterarten einer Spezies stempelt, die einander geographisch vertreten und nur in unwesentlichen Merkmalen voneinander abweichen, so kommt man schwerlich über die Zahl von 10000 Vogelarten hinaus.

Es sind Brutvögel in:

Südamerika (ohne die Inseln)	höchstens	2500 Arten
Afrika südlich der Sahara (ohne die Inseln) . .	etwa	1750 Arten
Der Paläarktis	etwa	1110 Arten
Nordamerika	etwa	750 Arten
Australien und Tasmanien	etwa	560 Arten

Auf Inseln hängt die Zahl der Brutvögel weniger von der Größe des Flächenraums und seiner ökologischen Gliederung, als vielmehr davon ab, ob die Insel in der jüngeren geologischen Vorzeit mit einer größeren Festlandmasse in Verbindung gestanden hat oder nicht, wie die folgende Zusammenstellung tropischer und subtropischer Inseln lehrt:

Insel	Fläche km²	Artenzahl
Neuguinea	758000	± 495
Borneo	751000	± 420
Madagaskar	592000	± 185
Sumatra	434000	± 430
Neuseeland	270000	87
Celebes	180000	207
Java	125000	337
Ceylon	65000	251
Hainan	34000	169
Seran	17000	119
Neukaledonien	16700	69
Flores	15100	141
Bali	5500	± 141
Lombok	4700	119

Das artenreichste Gebiet der Erde dürfte Ekuador sein; man schätzt die Zahl der dort brütenden Vogelarten auf etwa 1200.

Ausbreitungs-Schranken

Die Schranken, welche der Ausbreitung einer Vogelart ein Ziel setzen, lassen sich meist nur recht schwer erkennen; es sei denn, daß die Arealgrenze mit der Grenze von Wasser und Land zusammenfällt. Ausschlaggebend ist in der Regel ein Komplex von Umweltfaktoren, der letzten Endes auf Klima und Bodenbeschaffenheit zurückgeht. Der Besitz des Flugvermögens setzt die Vögel instand, periodischen Schwankungen des Klimas auszuweichen; welchen Gebrauch sie davon machen, wird im Abschnitt »Wanderungen« zur Sprache kommen. Unter Wohngebiet soll im folgenden nur das Brutgebiet verstanden werden.

Schon in der gemäßigten Zone, mehr noch innerhalb der Wendekreise, bilden größere Wasserflächen für die Mehrzahl der Landvogel-Arten ein sehr ernstliches Verbreitungshindernis, über das sie nur der Zufall im Laufe langer Zeiträume hinwegführt. Beispiele liefert die Malayische Inselwelt in großer Zahl. So haben viele gut fliegende Tieflandarten an den Ufern der nur 19 Seemeilen breiten Meeresstraße Halt gemacht, welche die Inseln Bali und Lombok voneinander scheidet und offenbar von hohem Alter ist, und dies, obwohl sich ihnen am jenseitigen Gestade dieser Straße die besten Daseinsbedingungen bieten (von Osten kommend *Cacatua*, *Philemon*, *Geoffroyus*, *Ptilotis virescens* und andere, von Westen kommend *Copsychus*, *Aegithina*, *Pericrocotus peregrinus*, *Sturnopastor*, *Hemiprocne*, *Dryobates analis*, *Picus*, *Dinopium*, *Xantholaema* und *viele weitere*). Andere Arten freilich konnten, sei es infolge größerer Beweglichkeit, sei es durch Zufallsgunst, über diese Schranke hinwegsetzen und tragen nun dazu bei, den historisch begründeten Faunenunterschied abzuschwächen (wie *Trichoglossus*, *Pachycephala pectoralis*, *Ptilinopus cinctus*, *Stigmatops*, welche von Lombok

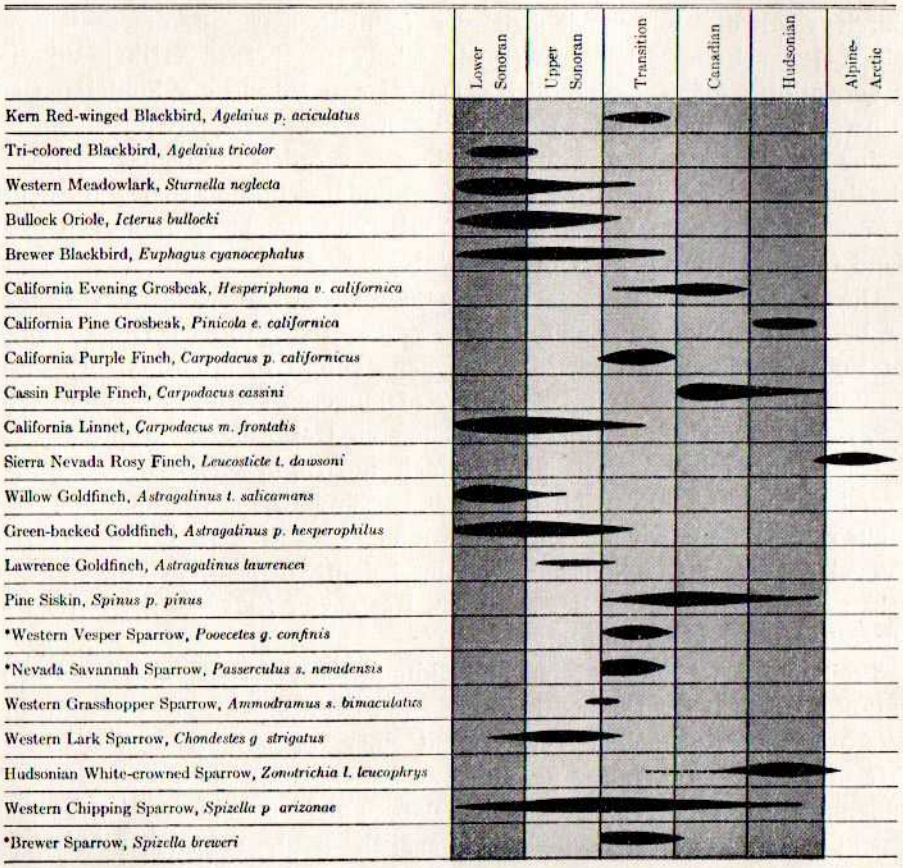
nach Bali, oder wie *Dicrurus leucophaeus*, *Pycnonotus*, *Gracupica*, *Orthothomus*, *Dicaeum trochileum*, welche von Bali nach Lombok hinübergeflogen sind). Sogar breite Flüsse können der Ausbreitung von Vögeln einen Riegel vorschieben. Durch den mächtigen Amazonas und seine rechten Zuflüsse Rio Madeira, Tocantins, Xingú und Tapajoz wird das Urwaldgebiet Amazoniens gleichsam in eine Reihe von Waldinseln zerlegt, deren jede, wie E. Snethlage (1913) dargetan hat, »eine Anzahl ihr eigentümlicher Vogelarten besitzt, während andere mehreren Inseln gemeinsam oder sogar über das ganze Gebiet verbreitet sind . . . Je mehr die Vögel an das Leben im Waldinneren gebunden sind, desto auffallender tritt gewöhnlich die Neigung zur Artspaltung hervor.«

Wir erwähnten bereits die Schwierigkeit, welcher die Feststellung der Ausbreitungsschranken innerhalb großer Landmassen begegnet. Nur bei den ausgesprochen stenoöken Arten ist eine solche Feststellung leicht zu machen. Manche Vogelarten sind in völlige Abhängigkeit von der Verbreitung bestimmter Pflanzenformationen oder Tierarten geraten. Besonders verbreitet ist die enge Bindung an den Nadelwald, wie bei den Kreuzschnäbeln (*Loxia*), wie beim Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*), der Haubenmeise (*Parus cristatus*) und dem Zeisig (*Spinus spinus*), und die Spezialisierung kann so weit gehen, daß sie nur einer Koniferengattung sich anschließen (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* an die Zirbelkiefer, *Pinus sibirica*; der *Zeisig* an die Fichte, *Picea*; *Falcipennis falcipennis* an *Picea ajanensis*; *Loxia leucoptera bifasciata* an die Lärche, *Larix*; *Loxia pityopsittacus* an *Pinus sylvestris* und so weiter). Und wie bei uns *Drossel-* und *Teichrohrsänger* an den Schilfgürtel der Binnengewässer gebunden sind, so hat auch der Bambuswald Südasiens seine ganz spezifischen Vogelarten aus der Gruppe der *Paradoxornithidae* (*Conostoma*, *Cholornis*) — nahe Verwandte von Rohrwaldvögeln (*Paradoxornis heudei*, *Panurus*). Es hat den Anschein, daß *manche Kolibri-Arten* durch ihre Schnabelform so eng an gewisse Blüten angepaßt sind, daß ihrer Ausbreitung durch die Verbreitung eben dieser Nährpflanzen eine feste Grenze gezogen ist. Der südwestaustralische Plattschweifsittich *Purpureicephalus spurius* ist aufs innigste an die Verbreitung zweier rotblühender *Eucalyptus*-Arten (*Eucalyptus ficifolia* und *Eucalyptus calophylla*) gebunden; sein langer, schmaler Hakenschnabel ist der Aufgabe trefflich angepaßt, die kleinen Samen aus den harten, holzigen Samenkapseln dieser Bäume herauszuziehen. Seltener sind die Fälle ausgesprochener Abhängigkeit einer Vogelart von dem Vorkommen eines bestimmten Beutetieres. Wir wollen 2 solcher Beispiele nennen: der Raubvogel *Rostrhamus sociabilis* hält sich an die Örtlichkeiten, an denen die Sumpfschnecke *Ampullarius dolioides* in Menge vorkommt (oben, Seite 468), und sowohl unser paläarktischer Rosenstar (*Pastor roseus*) wie sein afrikanischer Verwandter *Perissornis carunculatus* wandern als »Zigeunervögel« mit den *Heuschreckenschwärmen* und schreiten nur dort zur Fortpflanzung, wo sie Larven der Wanderheuschrecken in Menge finden.

Eine ganz beträchtliche Einschränkung ihrer »ökologischen Valenz« (der Weite des Spielraums der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart zu gedeihen vermag, R. Hesse) erfahren viele Vogelarten durch die Anforderungen, die sie an Neststand und Nistmaterial richten. Die kleinen Segler der Gattung *Tachornis* (= *Cypsiurus*) sind streng an die Verbreitung der Fächerpalme *Borassus flabelliformis* gebunden, an deren Blätter sie ihre Nester ankleben (Figur 393);

die Großfußhühner der Gattung *Megapodius* können sich nur dort erhalten, wo die mittlere Bodentemperatur etwa 30° C beträgt, da die Embryonalentwickelung an diese Bedingung geknüpft ist (oben, Seite 415); die Lummen (*Uria aalge*) können nur an Felswänden brüten, die derart überhängen, daß sie den noch flugunfähigen Jungen bei Hochwasser den Sprung von ihrer Geburtsstätte ins Meer ermöglichen — andere Beispiele sind im Abschnitt »Fortpflanzung« erwähnt.

Welche wichtige Rolle klimatische Faktoren bei der Begrenzung der Artareale spielen können, lehrt besonders eindringlich das Studium der Gebirgs-



Figur 648. Graphische Darstellung der *Vertikalverbreitung einiger Passeres im Yosemite-Abschnitt der Sierra Nevada*, Californien. (Nach Grinnell & Storer, 1924)

faunen (Figur 648). In allen Gebirgsländern der Erde ist die Vogelwelt zonar gegliedert, und man gelangt zu annähernd der gleichen groben Einteilung in Höhenstufen, ob man nun von der Verbreitung der Pflanzen oder derjenigen der Vögel ausgeht. So hebt Chapman (1926) hervor: »In Ekuador stoßen die trockene gemäßigte und die alpine (Paramo-) Zone unmittelbar aneinander. Man kann von der einen in die andere geraten, ohne den Wechsel zu bemerken, aber die Grenzen existieren, wenn sie auch unsichtbar sind. Vergebens wird man nach *Phrygilus alaudinus* oder *Patagona* in der Paramo Umschau halten, vergebens nach *Phrygilus unicolor* oder *Oreotrochilus* in der gemäßigten Zone suchen. Jede dieser

Arten bleibt ihrem Höhengürtel treu; sie mag 2000 Meilen oder mehr wandern, aber sie überquert nicht die 100 Meter, die sie aus einer Zone in die andere bringen würden — ein eindrucksvoller Beweis für die Macht jener unsichtbaren Gewalten, die mit solcher Schärfe die Grenzen von Vertikalzonen ziehen.«

Rensch (1930) hat gezeigt, daß das relative Herzgewicht tropischer Vögel sehr rasch mit zunehmender Höhenlage ansteigt. So wächst bei *Dicaeum igniferum* das Herzverhältnis bei einer Steigerung der Höhe um 450 Meter von 13 auf 15 Promille, also um 15 Prozent; bei *Cinnyris ornata* wächst es bei einer Höhenzunahme von 550 Meter um nahezu 25 Prozent, nämlich von 12,6 auf 15,7 Promille. »Dadurch wird die Verschiedenheit der faunistischen Zusammensetzung der einzelnen Höhenstufen beziehungsweise das scharf ausgeprägte vertikale Vikariieren nahe verwandter Arten verständlich.« Da bei den Vögeln der kühleren Gebiete der Energiebedarf ein größerer ist als bei denen der wärmeren Regionen, haben jene eine größere relative Darmlänge. Rensch verglich die deutsche Rasse der Kohlmeise (*Parus major*) mit der Rasse der Sundainseln, und ebenso die deutsche Rasse des Feldsperlings (*Passer montanus*) mit der Rasse jener tropischen Eilande. Er fand folgende lehrreichen Unterschiede:

Die Flügellänge der deutschen Rasse übertrifft diejenige der tropischen Rasse bei *Parus* um 7,2 Prozent, bei *Passer* um 13,6 Prozent. Die Darmlängen dieser Formen dagegen stehen in einem ganz anderen Verhältnis: die deutsche Rasse von *Parus* hat einen um 23,6 Prozent längeren Darm, die deutsche Rasse von *Passer* hat einen um 31,6 Prozent längeren Darm als die tropische.

Rassenunterschiede sind also vielfach auch physiologischer Natur, und wir verstehen nun, warum sich historisch begründete Lücken im Artareal vielfach nur sehr langsam wieder schließen, wie das beispielsweise in der Verbreitung der Vögel auf der skandinavischen Halbinsel deutlich hervortritt (große Lücken zwischen der nördlichen und der südlichen Rasse von *Pyrrhula pyrrhula*, *Phylloscopus collybita*, *Calidris alpina*).

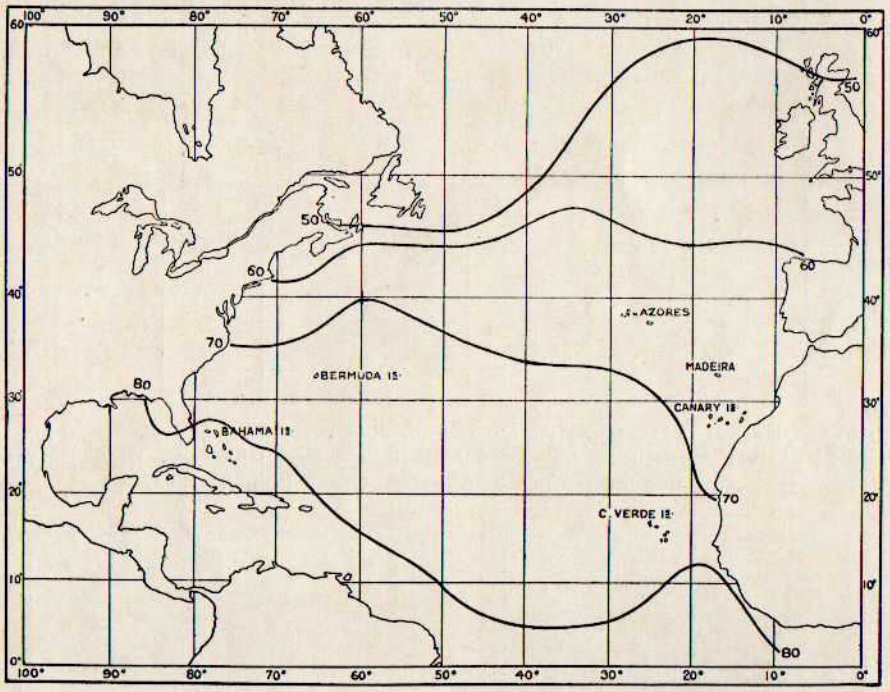
Freilich ist bei der Untersuchung klimatischer Abhängigkeiten der Vögel stets große Vorsicht am Platze. Man hat zuweilen geglaubt, das Zusammenfallen der Verbreitungsgrenze einer Vogelart mit einer Isotherme festgestellt und hier direkte klimatische Bewirkung gefunden zu haben, aber solche Fälle lassen wohl oft eine andere Deutung zu, die nämlich, daß es nicht sowohl der Vogel selbst ist, sondern seine wichtigste tierische oder pflanzliche Beute, die solcher Abhängigkeit unterliegt (Figur 649). Mittelbar wirkt die Temperatur auch dann auf die Verbreitung einer Vogelart ein, wenn deren Nordgrenze mit einer Winterisotherme zusammenfällt, wie etwa beim Eisvogel (*Alcedo atthis*), der als Standvogel ständig offenes Gewässer zum Fischfang braucht und daher im ganzen mittleren und nördlichen Sibirien nicht existieren kann.

Verbreitungsmittel

Als Flugtiere werden die Vögel weit weniger durch geomorphologische Schranken in ihrer Ausbreitung behindert als die flugunfähigen Landwirbeltiere. Mit Recht spricht daher die historische Zoogeographie den ornithologischen Argumenten eine nur untergeordnete Beweiskraft zu, wenn es sich darum handelt, das Bestehen ehemaliger Landverbindungen über heutige Meeresstrecken hinweg wahrscheinlich zu machen.

Fast alle ozeanischen Inseln, die für terrestre Säugetiere unerreichbar waren, haben übers Meer hinweg eine zum Teil ziemlich artenreiche Landvogel-

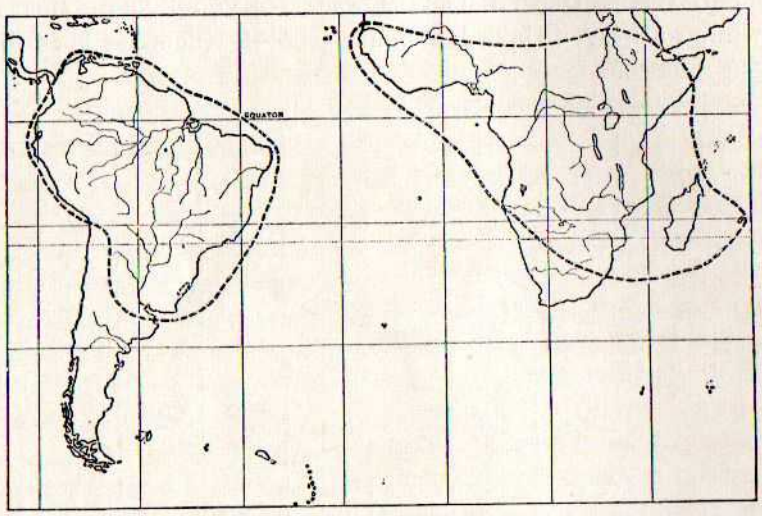
fauna empfangen, so die Inseln des Stillen Ozeans, die Azoren und die entlegene Tristan da Cunha-Gruppe: durch Stürme weithin verschlagene Gesellschaften mögen die ersten Besiedler gewesen sein. Der Vorgang soll sich noch heute bisweilen auf polynesischen Atollen wiederholen: Taifune vernichten dann und wann alles Vogelleben, aber es finden sich doch im Laufe der Jahre neue Landvögel von anderen Inseln her wieder ein. Die Insel Krakatau, deren Avifauna durch die Vulkanexplosion von 1883 vernichtet wurde, wies 1908 schon wieder einen Bestand von 13 Landvogelarten auf; 1921 war die Zahl bereits auf 26 Arten gestiegen (Dammerman, 1922). Dabei haben Einwanderer von Sumatra her mindestens 15 Kilometer, solche von Java her mindestens 41 Kilometer übers offene Meer zurücklegen müssen.



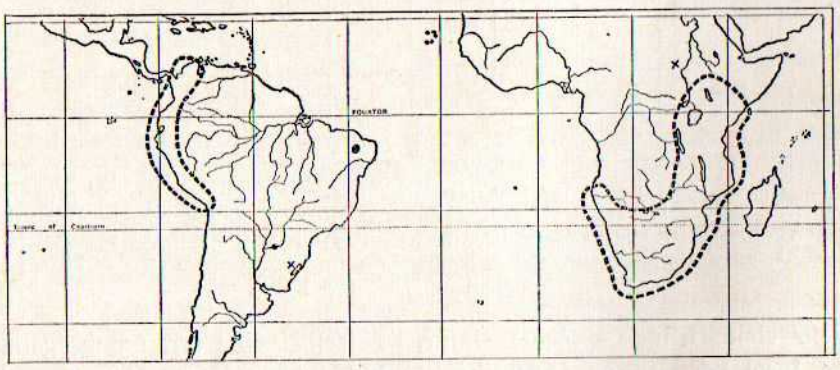
Figur 649. *Linien gleicher mittlerer Oberflächentemperaturen des nördlichen Atlantischen Ozeans im Juni.* Die Isotherme von 70° F fällt zusammen mit der Südgrenze des Brutgebietes der Fluß-Seeschwalbe, *Sterna hirundo*, während die Isotherme von 80° F zusammenfällt mit der Nordgrenze des Brutgebietes der Noddy-Seeschwalbe, *Anous stolidus* Linnaeus.
(Nach Murphy, 1924)

Sehr viele Gründe sprechen dafür, daß selbst eine mit Landvögeln so gut besetzte Insel wie Neuseeland ihre Avifauna übers Meer hinweg erhielt, in Zeiten, als die Inselgruppe den Festlandmassen nicht näher lag als gegenwärtig. Gegen diese Theorie scheint zwar das Vorkommen flugunfähiger Vögel, wie der *Dinornithiden*, der *Apterygiden*, von *Stringops*, *Cnemiornis und anderen* zu sprechen, aber die schon von W. D. Matthew (1915) vorgebrachte Ansicht, es hätten sich diese Typen auf Neuseeland selbst aus Flugvögeln entwickelt, läßt sich schwerlich durch stichhaltige Einwendungen widerlegen. Wir finden weder in Australien noch in Südamerika nähere Verwandte der alten Endemismen Neuseelands; und die Hoffnung, daß aus den alttertiären Ablagerungen des antarktischen Kontinents Reste einer erloschenen Landfauna zutage kommen möchten, die das Bestehen

einer Landbrücke Südamerika-Antarktis-Neuseeland wahrscheinlich machen könnte, hat sich nicht erfüllt; man fand (im unteren Miocän der Seymour-Insel) keine anderen Vogelknochen als solche von *Pinguinen*. Gerade der Umstand, daß Neuseeland so reich ist an flugunfähigen Vögeln, spricht dafür, daß diese Arten erst an Ort und Stelle ihr Flugvermögen eingebüßt haben. F. C. Noll (1889), der außer auf die neuseeländischen Vögel noch auf die Dronte (*Didus* = *Raphus*) und auf *Aphanapteryx* von Mauritius sowie auf *Pezophaps solitarius* von Réunion verweist, bemerkt mit Recht, »derartige hilflose Formen können sich nur auf solchen



Figur 650. ANSERES. — *Dendrocygna viduata* Linnaeus: *Verbreitung in Südamerika und Afrika*, als Beispiel aktiver Ausbreitung über den Atlantischen Ozean hinweg. Diese Baumente ist eine Bewohnerin des Süßwassers. (Nach Phillips, 1923)

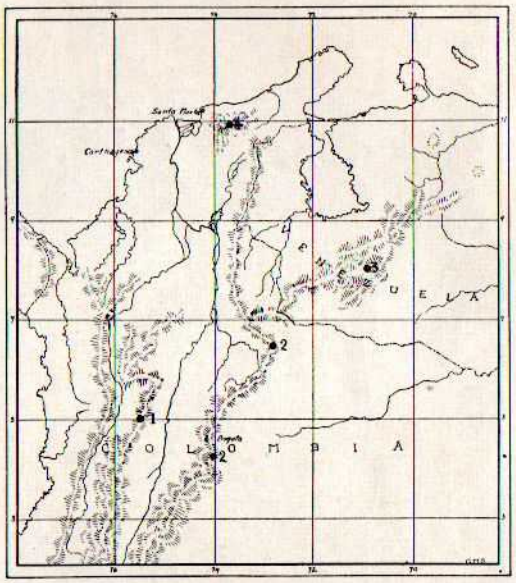


Figur 651. ANSERES. — *Nyroca erythrophthalma* Wied: *Verbreitung in Südamerika und Afrika*. Auch diese Süßwasser-Tauchente hat sich offenbar, ganz wie *Dendocygna viduata* (Figur 650), aktiv über den Atlantischen Ozean hinweg verbreitet. (Nach Phillips, 1925)

Inseln herausbilden und erhalten, auf welchen *die Säugetiere* fehlen« (vergleiche dazu auch oben, Seite 598). Wie alle alten Inseln, so ist auch Neuseeland nicht in einer einzigen Periode von Vögeln besiedelt worden, sondern der Prozeß hat wohl schon seit der Kreidezeit seinen langsamen Fortgang genommen und ist noch nicht abgeschlossen. Zu den jüngsten Einwanderern gehört ein kleiner Fliegenschnäpper, *Rhipidura fuliginosa*, der südaustralischen *Rhipidura albiscapa*

noch recht nahestehend, und ein kleiner Brillenvogel, *Zosterops lateralis*, der noch mit der Rasse Südaustraliens übereinstimmt. »*Zosterops lateralis* hat Neuseeland erst ums Jahr 1856 erreicht. Im Juni 1856 zeigten sich größere Trupps im Ufergestrüpp bei Waikanae (Südinsel), die offenbar den Flug übers Meer von Australien her zurückgelegt hatten; die Vögel breiteten sich in der Folge rasch aus und begannen 1862 auch auf der Nordinsel zu brüten. Gegenwärtig ist *Zosterops lateralis* eine häufige Erscheinung nicht nur auf den beiden Hauptinseln, sondern auch auf vielen benachbarten Inselgruppen (wie Chatham-, Snares-, Auckland- und Campbell-Inseln)« (Stresemann, 1931).

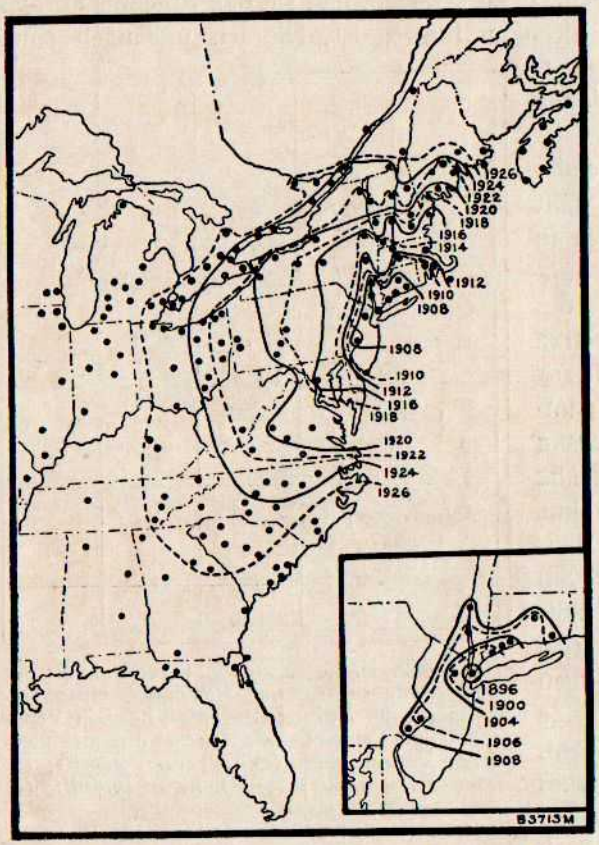
Wenn wir diskontinuierliche Verbreitung einer Vogelart feststellen, so haben wir also stets die Möglichkeit zu erwägen, daß sie das Ergebnis aktiver Ausbreitung über ökologische Schranken hinweg ist, ehe wir uns nach einer historischen (paläogeographischen) Erklärung umtun. Die Entscheidung zwischen beiden Alternativen ist manchmal nicht mit befriedigender Sicherheit zu treffen, aber sie fällt unbedingt zugunsten der ersteren in Fällen wie den folgenden: Drei *Süßwasser-Enten* leben innerhalb des Tropengürtels sowohl in Südamerika wie in Afrika, ohne daß es noch zur Rassenbildung gekommen wäre, nämlich *Dendrocygna fulva*, *Dendrocygna viduata* und *Nyroca erythrophthalma* (Figuren 650, 651). Sie haben ohne Zweifel erst im Quartär den Atlantischen Ozean überflogen und am jenseitigen Gestade festen Fuß gefaßt. So auch haben wohl viele Gebirgsvögel ihren Weg zu isolierten Gebirgen gefunden, indem sie das trennende Hindernis weiter Senken überflogen. Erwähnt sei der Lämmergeier (*Gypaëtos barbatus*), der nicht nur die hohen Gebirge der Paläarktis, sondern auch das Hochgebirge von Abessinien und dann wieder das Gebirge des Kaplandes besiedelt hat; die der alpinen Zone neotropischer Hochgebirge eigentümliche Kolibri-Gattung *Oxypogon* (Figur 652) mit ihrem in kleine Inselchen aufgelösten Verbreitungsgebiet; der kleine Fliegenschnäpper *Muscicapula melanoleuca westermanni*, der unverändert im Gebirgswald der Sunda-Inseln, Philippinen, von Celebes, Batjan und Seran auftritt; die Gebirgsbachstelze (*Motacilla cinerea*), die im gesamten Tiefland Rußlands und West-Sibiriens fehlt und, ein gewaltig breites Gebiet überfliegend, eine Kolonie im Ural-Gebirge gegründet hat.



Figur 652. MACROCHIRES (Trochilidae). — *Verbreitung der Gattung Oxypogon*, einer Bewohnerin der alpinen (Paramo-) Zone in Venezuela und Colombia, als Beispiel diskontinuierlicher Verbreitung. (*1*) *Oxypogon stübelii*; (*2*) *Oxypogon guerinii*; (*3*) *Oxypogon lindenii*; (*4*) *Oxypogon cyanolaemus*.
(Nach Todd & Carriker, 1922)

Angesichts der Tatsache, daß viele Vogelarten der nördlichen gemäßigten Zone auf ihren periodischen Wanderflügen den Tropengürtel überfliegen, um den Nordwinter in der südlichen gemäßigten Zone zu verbringen, ist es ver-

wunderlich, daß bipolare Verbreitung einer Vogelart zu den Seltenheiten gehört. Der Organismus der Zugvögel ist eben im Winterquartier nicht auf Fortpflanzungsbereitschaft eingestellt: in der Regel findet während dieser Zeit eine mit starkem Energieverbrauch verbundene Mauser statt. Immerhin fehlt es doch nicht ganz an Beispielen bipolarer Verbreitung. Der Bienenfresser (*Merops apiaster*) brütet im Nordsommer in der Paläarktis und verbringt den Nordwinter im südlichen Drittel von Afrika; zur gleichen Zeit hat man dort aber auch brütende Individuen von *Merops apiaster* gefunden (Betham, 1929), vermutlich solche, die ihre geschlechtliche Ruhezeit im tropischen Afrika durchmachen. Der Häherkuckuck (*Clamator glandarius*) legt sowohl im Mittelmeergebiet wie in Südafrika Eier.

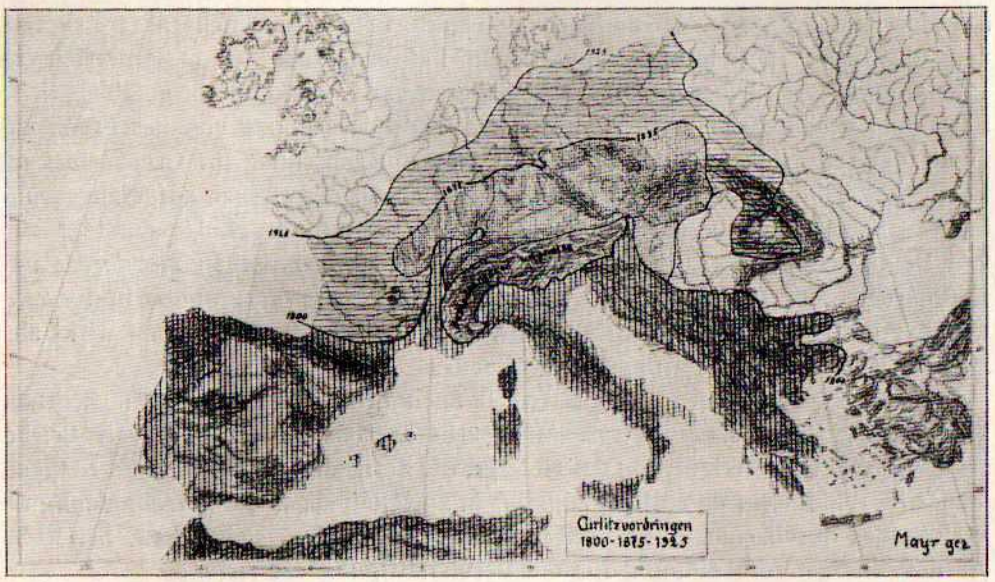


Figur 653. PASSERES (Sturnidae). — *Sturnus vulgaris* Linnaeus (»Star«): *Ausbreitung in Nordamerika 1896 bis 1926*. Grenzen der Brutgebiete durch Linien bezeichnet. Punkte außerhalb der 1926-Linie bezeichnen isolierte Fundstellen, meist während des Winters. Die Besiedlung nahm ihren Ausgang von 160 Staren, die 1890/91 im Central Park von New York ausgesetzt worden waren. (Nach M. Th. Cooke, 1928)

Der kleine Fliegenschnäpper *Alseonax latirostris* brütet in Südostsibirien, Nordchina und im Himalaya und zieht ins Winterquartier bis nach den Großen und Kleinen Sundainseln, östlich bis Java. Auf der Insel Sumba, südlich von Flores, lebt eine ganz isolierte endemische Rasse, *Alseonax latirostris segregata*, die vermutlich von seßhaft gewordenen Wintergästen ihren Ausgang nahm. Als weitere Beispiele (zu deren Erklärung man freilich die Annahme machen muß, daß sich in der geologischen Vergangenheit die Zugwege paläarktischer Arten weiter nach Süden ausdehnten als gegenwärtig) seien die folgenden genannt: Der Haubentaucher (*Podiceps cristatus*) brütet einerseits im größten Teil der paläarktischen Region, andererseits (in einer schwach unterschiedenen Rasse) in Australien, Tasmanien und Neuseeland; dem dazwischenliegenden Tropengürtel fehlt er völlig. Eine ähnliche Verbreitung hat das Bläßhuhn (*Fulica atra*): Paläarktis einerseits, Australien und Tasmanien andererseits. Hierher gehören noch: die Rohrdommel (*Botaurus stellaris*): eine Rasse in der Paläarktis, eine zweite in Südafrika, eine dritte in Australien, Neuseeland, Neukaledonien; die große Raubmöwe (*Stercorarius skua*): einerseits Island, Färöer, Shetland-Inseln, andererseits Inseln und Küsten südlich von 40° südlicher Breite; die Gattung *Mergus*:

einerseits Holarktis, andererseits Auckland-Inseln südlich von Neuseeland; die *Reiherente*: einerseits als *Nyroca fuligula* in der nördlichen gemäßigten Zone, andererseits als *Nyroca novaesealandiae* in Neuseeland; die Gattung *Recurvirostra*: in der Paläarktis und Nordamerika einerseits, in Australien andererseits; die Eissturmvögel: einerseits als *Fulmarus* im Nordatlantischen Ozean und Nordpazifischen Ozean, andererseits als *Priocella* in der Antarktis.

Nach Überwindung des Ausbreitungshindernisses findet zuweilen eine äußerst rasche Vermehrung und Expansion statt. Das lehrt der bereits (Seite 641) erwähnte Fall des *Zosterops lateralis*, das lehrt ferner das Verhalten mancher Vogelarten, die in historischer Zeit von England nach Irland hinübergeflogen sind und jetzt dort häufig sind (*Pica pica* seit etwa 1600, *Turdus viscivorus* seit etwa 1820, *Columba oenas* seit 1877), und mit noch größerer Deutlichkeit geht dies hervor aus der gewaltigen Vermehrung einiger Spezies, die im vergangenen Jahrhundert vom Menschen aus Europa nach anderen Erdteilen gebracht wurden,



Figur 654. PASSERES (Fringillidae). — *Serinus canaria serinus* Linnaeus (»Girlitz«): *Erweiterung des Brutgebietes seit 1800. Senkrechte Schraffierung*: Brutgebiet bis 1800; *punktierte Fläche*: Zuwachs 1800 bis 1875; *wagerechte Schraffierung*: Zuwachs 1875 bis 1925. (Nach E. Mayr, 1926)

wie *Passer domesticus* (in Amerika seit 1850) und *Sturnus vulgaris* (in Amerika seit 1890, Figur 653). Besonders günstige Lebensbedingungen fand eine große Zahl englischer Vögel in Neuseeland; die folgenden Arten, zwischen 1862 und 1866 eingeführt, sind dort überall sehr häufig geworden: *Grünling, Buchfink, Stieglitz, Haussperling, Singdrossel, Amsel, Feldlerche und Star.*

In diesen Fällen ist es also die Verpflanzung in eine neue, ökologisch adäquate Umgebung gewesen, die eine sehr rasche Vermehrung und Arealerweiterung auslöste. Aber auch ohne solche leicht erkennbare Ursache breiten sich manche Vogelarten in der Gegenwart so schnell aus, daß sie ihr Wohngebiet in wenigen Jahrzehnten um Hunderttausende von Quadratkilometern ausdehnen, wie der Girlitz, *Serinus canaria serinus* (Figur 654), die Gebirgsbachstelze, *Motacilla*

cinerea caspica, und der Weidenammer, *Emberiza aureola*. Es mag dies bisweilen die Folge ökologischer Umstellung (Valenzänderung) der Grenzpopulationen sein, worauf wir weiter unten (Seite 647) zurückkommen werden.

Räumliche Sonderung der Populationen als Vorbedingung der Artenvermehrung

Die Erfahrungen der Systematiker lehren eindringlich, daß die Grundbedingung für die Zweiteilung einer Vogelart die langdauernde Isolation zweier Populationen ist; ohne unterbrochene Verbreitung keine Artenvermehrung. Die Diskontinuität des Artareals kann die Folge aktiver Ausbreitung sein, die über Schranken (unbewohnbare Räume) hinweg vor sich ging; sie kann aber auch historische Ursachen haben und durch Änderungen des Erdbildes und des Klimas bewirkt worden sein (unten, Seite 648 und Figuren 657 und 658).

Bei so beweglichen Tieren, wie es die meisten Vögel sind, ist in der Regel eine ziemlich weite räumliche Lücke zwischen den Populationen erforderlich, damit der gegenseitige Abschluß vollkommen sei. Ist diese Bedingung erfüllt, so kann sich in jeder dieser Verbreitungsinseln eine eigene geographische Rasse ausbilden. Bei hinreichender Dauer der Sonderung steigern sich die Rassencharaktere so weit, daß die bisher getrennten Populationen bei erneutem Zusammentreffen als selbständige Arten nebeneinander zu existieren vermögen, ohne in geschlechtliche Beziehung zueinander zu treten. Tritt freilich die Begegnung vor diesem Wendepunkt der sexuellen Affinität ein, so ist Rassenvermischung im Grenzgebiet die Folge. Die Eindringlinge werden gewissermaßen an der Grenze aufgefangen und durch Ehebande in ihrer Beweglichkeit gehindert. In der Folge entsteht eine von Bastarden besiedelte Zone, eine »Mischzone«, wie zwischen *Nebelkrähe* und *Rabenkrähe* oder (in Dänemark) zwischen *Sitta europaea europaea* und *caesia*. Das Fortbestehen sexueller Affinität zweier sich begegnender Rassen wirkt sich also als wichtiges Ausbreitungshindernis aus.

Auf großen Landmassen (wozu auch große Inseln vom Flächenraum Neuguineas, Borneos, Sumatras, Madagaskars, Neuseelands und von Celebes gehören) bildet die Zerklüftung der Gebirge, die Zerlegung des Wald- oder Steppenlandes in Waldinseln und Steppeninseln, ja zuweilen sogar die Zerschneidung des Waldlandes durch eine Reihe breiter Flüsse (Amazonien; siehe oben, Seite 636) die notwendige Vorbedingung für die Vervielfältigung der Arten.

Madagaskar beherbergt mehrere nur dieser Insel eigentümliche Familien oder Gattungen in größerer Artenzahl, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Vervielfältigung der Typen auf der Insel selbst in der geschilderten Weise vonstatten ging. So finden wir hier die formenreiche Gruppe der gigantischen *Aepyornithes*, die artenreiche Gattung *Coua*, die 3 *Bernieria-*, die 2 *Mesites-*, die 3 *Newtonia-*, die 3 *Neomixis-*, die 2 *Foudia-Arten*. — Auf Neuguinea selbst hat sich wahrscheinlich die Zahl der *Casuarius-Arten* auf über 3 vermehrt, haben sich die vielen *Paradiesvogel-Gattungen* entwickelt, haben die Gattungen *Peltops*, *Syma*, *Neopsittacus*, *Erythrina* je 2 einander noch recht ähnliche Arten aus einer Wurzel hervorgebracht. — Die vielgestaltigen *Dinornithes*, die *3 Apteryx-*, die *beiden Nestor-* und die *beiden Cyanorhamphus-Arten* Neuseelands gehen wohl sämtlich auf je einen einzigen Einwanderer zurück.

Kleinere Inseln gewähren im allgemeinen der Rassenvervielfältigung keinen hinreichenden Spielraum; die auf ihnen lebenden Vogelarten pflegen daher auf der ganzen Insel das gleiche Gepräge zu tragen, und nur die Einwanderung

von anderen Inseln oder von den Kontinenten her kann dazu führen, daß die Artenzahl eine Zunahme erfährt.

Für diese Art der faunistischen Bereicherung liegen die Verhältnisse besonders günstig auf Archipelen kleiner, engbenachbarter Inseln. Klassisch zu nennen ist das Beispiel der Galapagos-Inseln und der Sandwich-Inseln. Beide Inselreiche haben wohl niemals, sicher nicht nach dem Paläogen, in Zusammenhang mit anderen Inseln gestanden. Ihre Landvögel stammen durchweg von einigen wenigen Arten ab, die (vermutlich in ganz geringer Individuenzahl) im Laufe des Neogens dorthin übers Meer verschlagen worden sind. Dennoch ist gegenwärtig die Artenzahl auf einigen Inseln ziemlich groß.

Die Galapagos-Inseln sind zur Bildungsstätte der Singvogelfamilie der *Geospizidae* geworden, welche auf einen vielleicht den *Fringillidae* nahestehenden Vorfahren zurückgeht. Diese Stammart, die wohl südamerikanischer Herkunft ist, hat, so können wir annehmen, nach einem weiten Fluge übers Meer auf einer der Inseln Fuß gefaßt und allmählich durch aktive Ausbreitung von allen Inseln Besitz genommen, was zunächst die Bildung mehrerer Inselrassen und schließlich mehrerer Inselspezies ermöglichte. Jede dieser Spezies war anfänglich einer einzigen Insel eigentümlich, bis sie, ihr Areal erweiternd, auch zu Nachbarinseln hinüberflog und sich dort neben der autochthonen Art behauptete. Im Verlaufe langer Zeiträume hat sich dieser Prozeß mehrfach wiederholt; er ist wahrscheinlich noch nicht abgeschlossen. Heute beherbergen alle größeren Galapagos-Inseln mehrere Arten der *Geospizidae* von teilweise recht verschiedenem Habitus (*Geospiza* — mit 4 oder mehr Untergattungen — ist im wesentlichen Körnerfresser, *Certhidea* ist Insectenfresser, vergleiche oben, Seite 484, Figur 505). So leben auf:

Charles-Insel

Geospiza prosthemelas Sclater & Salvin,
„ *paupera* Ridgway,
„ *psittacula townsendi* Ridgway,
„ *crassirostris* Gould,
„ *scandens intermedia* Ridgway,
„ *fuliginosa fuliginosa* Gould,
„ *fortis fortis* Gould,
„ *dubia simillima* Rothschild,
„ *conirostris brevirostris* Ridgway,
„ *conjuncta* Swarth,
Certhidea olivacea ridgwayi Rothschild;

Chatham-Insel

Geospiza salvini Ridgway,
„ *crassirostris* Gould,
„ *scandens fatigata* Ridgway,
„ *fuliginosa fuliginosa* Gould,
„ *fortis fortis* Gould,
„ *dubia dubia* Gould,
Certhidea olivacea luteola Ridgway.

Nicht minder lehrreich ist die Zusammensetzung der Vogelfauna auf den Sandwich-Inseln. Die weitaus vorherrschende Gruppe der Singvögel ist dort die vielgestaltige Familie der *Drepanididae*, die gegenwärtig im hawaiischen Gebiet durch 20 Gattungen in 40 Arten vertreten wird und anderswo nicht vorkommt. Vermutlich geht sie auf einen Vorfahren zurück, der zur Gruppe der *Fringillidae* gehörte (Suschkin, 1929) und sich von der pazifischen Küste Nordamerikas nach den Sandwich-Inseln verirrt hat, worauf dann in diesem Archipel der gleiche Vorgang einsetzte und zur Vervielfältigung der Artenzahl führte, den wir für die Galapagos-Inseln beschrieben haben, nur mit dem Unterschied, daß die ökologisch so abwechslungsreichen hawaiischen Inseln der Differenzierung nach verschiedenen Richtungen weit mehr Raum boten als die eintönigen und pflanzenarmen Galapagos-Inseln (vergleiche auch Seite 483 und Figur 504).

Im Kleinen hat sich der geschilderte Prozeß auch anderwärts abgespielt, so auf der Tristan da Cunha-Gruppe im südlichen Atlantischen Ozean. Diese besteht aus 3 kleinen, in Sichtweite voneinander gelegenen ozeanischen Inseln: Tristan da Cunha, Nightingale Island und Inaccessible Island, und ist die Heimat einiger eigenartiger Singvogelgattungen von vielleicht teilweise südamerikanischer Verwandtschaft. Die endemische Fringilliden-Gattung *Nesospiza* ist dort in 2 einander ziemlich ähnlichen Arten vertreten: *Nesospiza acunhae* lebt auf allen 3 Inseln, *Nesospiza wilkinsi* nur auf Nightingale und Inaccessible Island (P. R. Lowe, 1923). Auch hier hat man wohl die Annahme zu machen, daß der Zweiteilung der Art die langwährende räumliche Trennung zweier anfänglich artgleicher Populationen (etwa auf Tristan da Cunha einerseits, auf Nightingale andererseits) vorausgegangen ist.

Entsprechend liegt der Fall dann, wenn eine ozeanische Insel nicht nur einmal, sondern mehrfach vom Kontinent her durch die gleiche Vogelart erreicht und besiedelt wird — wenn nur die zeitlichen Abstände dieser Einwanderungen lang genug sind. So finden wir auf Tenerife 2 Buchfinken-Arten, *Fringilla teydea* und *Fringilla coelebs canariensis*, die beide von der kontinentalen Art *Fringilla coelebs* abzuleiten sind; die westlichen Canarischen Inseln La Palma und Gomera beherbergen 2 einander recht ähnliche Waldtauben, *Columba laurivora* (= *junoniae*) und *Columba bollii*, die wohl beide von der kontinentalen Ringeltaube, *Columba palumbus*, abstammen; und auf der Norfolk-Insel leben gar 3 Zosterops-Arten (*Zosterops albogularis*, *Zosterops tenuirostris*, *Zosterops lateralis norfolkensis*), die als Zeugnisse dreier durch lange Zeiträume getrennter Einwanderungen des ostaustralischen *Zosterops lateralis* zu gelten haben (Stresemann, 1931). Jede der beiden Inseln der Juan-Fernandez-Gruppe hat ihre endemische Kolibri-Art aus der Gattung *Eustephanus*: Masatierra wird von *Eustephanus fernandensis*, Masafuera von *Eustephanus leyboldi* bewohnt, und beide bezeugen eine alte Einwanderung des kontinentalen (chilenischen) *Eustephanus galeritus*. Viel später ist dieser abermals übers Meer nach Masatierra gelangt, so daß diese Insel heute 2 Arten: *Eustephanus fernandensis* und *Eustephanus galeritus*, beherbergt (P. L. Sclater, 1871).

Artvermehrung als Folge ökologischer Umstellung

In vielen Hochgebirgen, vor allem solchen, die innerhalb der Wendekreise liegen, zeigt die Vogelwelt der montanen Waldstufe zum Teil eine unverkennbare Verwandtschaft mit derjenigen der submontanen oder der basalen Stufe. In solchen Fällen muß man wohl annehmen, daß sich die montanen Arten unter

dem gleichen Breitengrad von Arten der tieferen Stufen abgezweigt haben. Der dabei verfolgte Weg war wohl der folgende: 2 Populationen einer ursprünglich euryöken (eurythermen?) Art wurden während einer sehr langen Zeitdauer derart voneinander isoliert, daß die eine von ihnen höher siedelte als die andere. In den Anden von Colombia können wir den Vorgang anscheinend noch in allen Etappen verfolgen. Chapman (1917) nennt die der montanen Stufe (»temperate Zone«) angehörigen Rassen *Troglodytes musculus columbae*, *Agelaius icterocephalus bogotensis*, *Zenaida ruficauda antioquiae* »intergrading representatives« von Rassen der basalen Stufe (»tropical zone«) in gleicher geographischer Breite; in gleicher Weise sind nach ihm die Bergwald-Arten *Penelope montagni*, *Trogonurus assimilis*, *Andigena hypoglaucus*, *Rhamphastos ambiguus* abzuleiten von den tiefer wohnenden Arten *Penelope cristata*, *Trogonurus personatus*, *Andigena nigrirostris* und *Rhamphastos abbreviatus*: morphologische Übergänge kommen hier nicht mehr vor.

Ganz die gleiche Erscheinung kennt man beispielsweise von Neuguinea, wo *Peltops blainvillei* und *Peltops montanus*, *Syma torotoro* und *Syma megarhynchos*, *Erythrura papuana* und *Erythrura trichroa*, *Neopsittacus musschenbroeki* und *Neopsittacus pullicauda* einander vertikal vertreten und sich so stark entfremdet sind, daß sie in einer Berührungszone wieder zusammenkommen können, ohne Bastarde zu bilden.

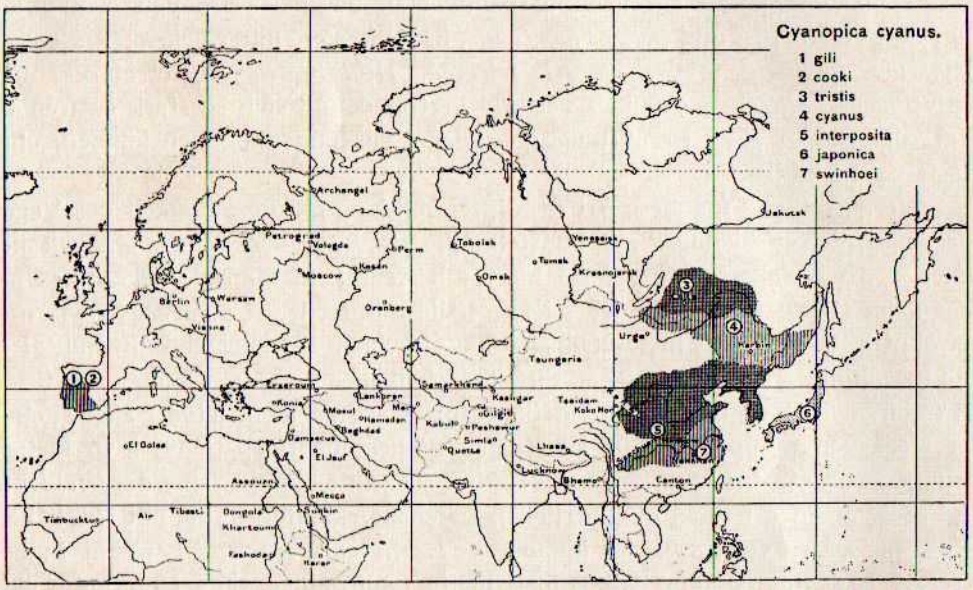
Voraussetzung für diese Art der Speziesbildung ist die Fähigkeit des Vogels zur allmählichen ökologischen Umstellung, zur Änderung seiner ökologischen Valenz. An gesicherten Beispielen hierfür besteht kein Mangel; neuerdings hat Stegmann (1930) eine Reihe lehrreicher Fälle mitgeteilt. »*Carpodacus erythrinus* bewohnt in Europa und in Westsibirien hauptsächlich die Dickichte in Flußtälern und in sumpfigen Niederungen. In Süd-Transbaikalien kommt er außerdem überall im Gebirge vor, wo nur der Wald dichtes Unterholz hat, nicht minder aber auch in der trockenen Steppe, wo nur an einigen Stellen niedriges Gebüsch in kleinen Gruppen wächst. Im Amurlande bewohnt er sogar die obere Grenze der Waldzone und fliegt aus den letzten kümmerlichen Lärchendickichten in die mit spärlichem Grase bedeckten Gebirgshalden hinaus. — *Herbivocula schwarzi* bewohnt in den Kreisen Krassnojarsk und Minussinsk lichte Laubwälder ohne Unterholz, aber mit einer dichten Rasendecke. Im Amurlande habe ich diesen Vogel als typischen Taiga-Bewohner gefunden, welcher in den Wäldern von Zirbelkiefern, Tannen und Fichten, schlimmstenfalls auch in Lärchendickichten, aber nicht in Laubbeständen vorkommt . . . Wir sehen also, daß manche Vögel ihre Aufenthaltsorte und Gewohnheiten je nach der Gegend in hohem Grade verändern können. Es ist daher unvorsichtig, aus dem Bestande der Avifauna einer Gegend ohne weiteres Schlüsse auf die faziellen Eigentümlichkeiten derselben zu ziehen.«

Wie es infolge ökologischer Umstellung zur Zweiteilung einer Art kommen kann, zeigen sehr schön die *Zosterops-Formen* der *chlorates-Gruppe*. Sie sind im westlichen Teil des malayischen Archipels, ostwärts bis zur Insel Flores, durchaus an die montane Stufe (obere Waldstufe) gebunden und fehlen unterhalb 1200 Meter vollkommen. Östlich von Flores aber, beginnend mit der Insel Alor, sind sie bis zur Küste hinab verbreitet, ja sie werden schließlich (im Gebiet der Südwest- und Südost-Inseln) sogar zu charakteristischen Bewohnern kleiner flacher Eilande. Stresemann (1931) nimmt zur Erklärung dieser auffallenden Erscheinung an, daß die in Rede stehende *Zosterops-Gruppe* sich vom Westteil des malayischen

Archipels nach Osten ausgebreitet hat, und daß ihre ökologische Umstellung auf den östlichen Sunda-Inseln mit dem Umstand aufs engste zusammenhängt, daß dort die Pflanzendecke nicht zonar gegliedert ist. Östlich von Flores fehlt nämlich als Folge sehr spärlicher Niederschläge der tropische und submontane Regenwald. Die xerophile Baumsteppe breitet sich ohne deutliche Gliederung von der Küste bis zu den höchsten Erhebungen aus, und in ihrem Gefolge hat *Zosterops* von allen Höhenzonen der Inseln Besitz ergriffen. Als Tieflandbewohner ist er schließlich wieder nach Westen zurückgewandert und kommt nun dort in 2 Arten vor: einer Hochgebirgsart und einer davon erheblich abweichenden Flachlandart.

Diskontinuierliche Verbreitung als Ergebnis erdgeschichtlichen Geschehens

Daß die Verbreitung der Vögel in der geologischen Vorzeit eine andere gewesen ist als gegenwärtig, bedarf hier keiner weiteren Auseinandersetzung. Sehr viele merkwürdige Tatsachen der Ornithogeographie lassen sich nur mit der Annahme weiter Wanderungen erklären, zu denen die Arten durch Schwankungen



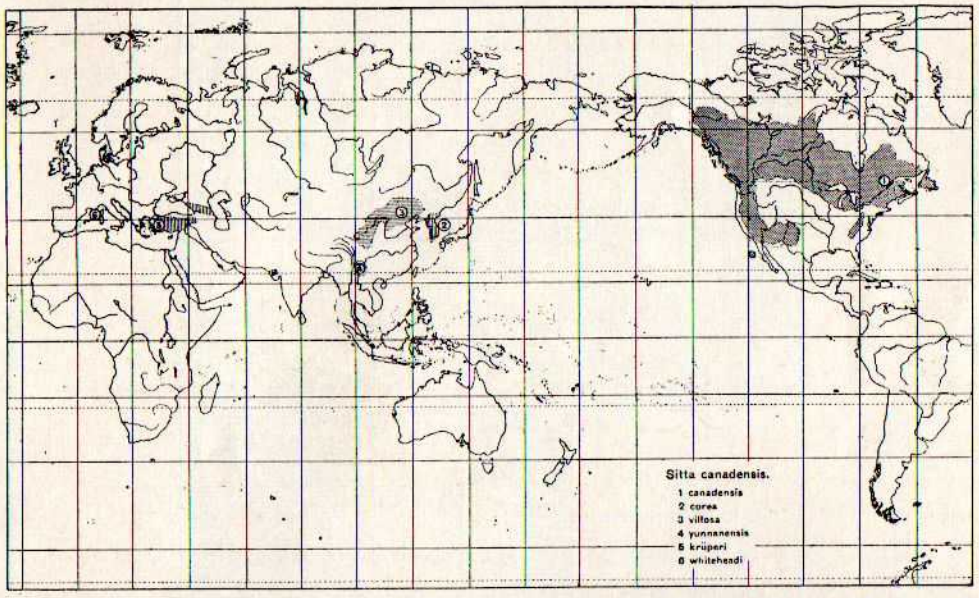
Figur 655. PASSERES (Corvidae). — *Cyanopica cyana* Pallas, als Beispiel für diskontinuierliche Verbreitung. (Nach R. Meinertzhagen, 1928)

des Klimas gezwungen waren, Schwankungen, die im Tertiär und im Quartär in vielen Regionen der Erde ein so beträchtliches Ausmaß erreicht haben. Insonderheit ist es die Diskontinuität der Verbreitungsgebiete mancher Vogelgruppen, die uns zu historischer Betrachtungsweise zoogeographischer Probleme nötigt.

Wir müssen uns damit begnügen, die auffälligsten Beispiele unzusammenhängender Verbreitung zu nennen. *Cyanopica cyana cooki* lebt in den Gebirgen von Spanien und Portugal, ihr nächster Verwandter, *Cyanopica cyana cyana*, im Dickicht an den Ufern der Flüsse Südost-Sibiriens (Figur 655). *Sitta canadensis*, im nördlichen Nordamerika weit verbreitet, hat in der Paläarktis eine Rasse (*villosa*) in Nord- und Nordwest-China, eine zweite (*krüperi*) in den kleinasiatischen Gebirgen, eine dritte (*whiteheadi*) im Gebirge von Korsika hinterlassen (Figur 656). *Rhodopechys sanguinea sanguinea* verbreitet sich von den Gebirgen Afghanistans, Persiens und Vorderasiens westwärts bis zum Libanon; ganz isoliert davon lebt *Rhodopechys sanguinea aliena* im marokkanischen Atlas. Der xerophile Karmin-

gimpel *Carpodacus synoicus* hat eine Rasse im Sinai, er kehrt (in anderen Rassen) erst in Ost-Turkestan und Nord-Kansu wieder. Die Trappen (*Otides*) fehlen im ganzen Malayischen Archipel; in den Trockengebieten Australiens werden sie durch *Eupodotis australis* repräsentiert, deren nächster Verwandter, *Eupodotis edwardsi*, in Vorderindien beheimatet ist.

Die Zwergspechte der Gattung *Picumnus* sind in vielen Arten in Süd- und Mittel-Amerika verbreitet; eine einzige Art (*Picumnus innominatus*) gehört der Alten Welt an und lebt vom Himalaya bis Südchina, Sumatra und Borneo. Die Ordnung der *Trogones* ist reich entfaltet in den Tropen der Neuen Welt; im tropischen Afrika wird sie durch 2 Arten der Gattung *Hapaloderma*, im Westteil der indoaustralischen Region durch die Gattung *Harpactes* vertreten, die ostwärts bis Java und Mindanao reicht. In ähnlicher Weise sind zirkumtropisch verbreitet die Papageien (*Psittaci*) und die Blatthühnchen (*Jacanidae*).

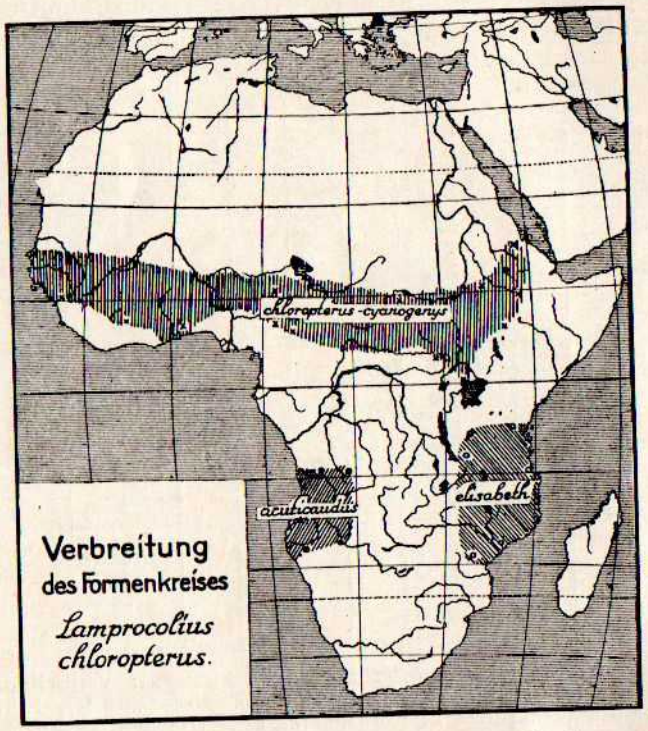


Figur 656. PASSERES (Sittidae). — *Sitta canadensis* Linnaeus: Verbreitungsinseln in den Gebirgen von Korsika (*6*), Kleinasien (*5*), Yünnan (*4*), Nordchina (*3*), Korea (*2*) und sehr weit ausgedehntes Wohngebiet in Nordamerika (*1*). (Nach R. Meinertzhagen, 1928)

Fast alle diese Fälle sind bereits im Rahmen paläogeographischer Erörterungen zur Sprache gebracht und als Stütze für die Gestaltung eines früheren Erdbildes verwendet worden. Nur in einem Handbuch der Paläogeographie könnte näher auf das eingegangen werden, was sie uns zu lehren scheinen. Hier genüge es, darauf zu verweisen, daß im Oligocän Frankreichs sicher bestimmbare Skelettstücke eines dem tropisch-afrikanischen *Psittacus erithacus* nahestehenden Papageien (*Psittacus verreauxi* Milne-Edwards), ferner Reste primitiver Trogoniden (*Archaeotrogon, Trogon gallicus*) und anderer Vögel gefunden worden sind, welche es wahrscheinlich machen, daß die Vogelwelt des mittleren Frankreichs im Oligocän den Charakter etwa derjenigen des heutigen afrikanischen Regenwaldgebietes trug. Damals konnte offenbar der Austausch tropischer oder subtropischer Vogelarten (*Trogones, Psittaci* und anderer) zwischen der Alten und der Neuen Welt von einem holarktischen Zentrum aus vor sich gehen (Matthew, 1915).

Regionale Verbreitung der Vögel

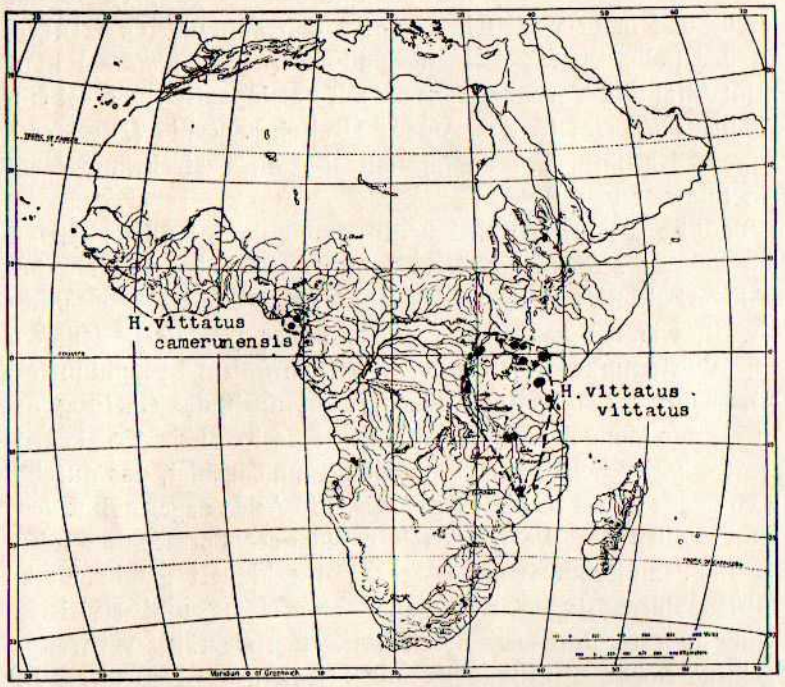
Eurasien. — Das nördliche Eurasien ist, wenigstens in seiner westlichen Hälfte, während der quartären Eiszeit für Vögel größtenteils unbewohnbar gewesen, und der seit der Wiederbesiedelung verstrichene Zeitraum ist verhältnismäßig kurz. Trotzdem ist es gewiß nicht zulässig, diese Fauna als »jung« zu bezeichnen. Ausgeprägte polare Arten, ja polare Gattungen, wie die Schneeeule (*Nyctea scandiaca*), die Rosenmöwe (*Rhodostethia rosea*), der Sanderling (*Crocethia alba*) und viele andere, zeigen, daß selbst die einem extrem kalten Polarklima angepaßte Vogelwelt ein tertiäres, wohl mindestens mitteltertiäres Alter hat, aber wie die südlich anschließenden Faunengemeinschaften mit ihrer Landschaft im Raum mehrfach weithin verschoben worden ist, ehe sie die heutigen Gebiete einnahm, die vielleicht mit den unmittelbar voreiszeitlichen im wesentlichen übereinstimmen.



Figur 657. PASSERES (Sturnidae). — *Lamprocolius chloropterus* Swainson, ein Bewohner der Steppengebiete Afrikas, *dessen Wohngebiet in 3 isolierte Areale zerfällt.* »Es ist vermutlich der vom Kongobecken aus gegen Osten und Süden vordringende Urwald gewesen, der den ihn heute im Halbkreis umgebende Steppengürtel in früheren Abschnitten der Erdgeschichte, vielleicht zuletzt im Pluvial, auseinandersprengte. Auf diese Weise des einstigen Zusammenhanges beraubt, konnten die *chloropterus-Glanzstare* im Norden, Südosten und Südwesten durchaus selbständige Wege der Entwickelung einschlagen.« (Nach Stresemann & Grote, 1929)

Die arktische Vogelwelt ist großenteils zirkumpolar verbreitet. Sie setzt sich vorwiegend zusammen aus Arten, die ihre Nahrung aus dem Meere oder vom Strande beziehen, wie *Lari*, *Limicolae*, *Colymbi*, *Alcae*, *Tauchenten*. Spitzbergen hat außerdem als Brutvögel noch ein dort unterm Schnee überwinterndes Felsen-Schneehuhn (*Lagopus lagopus hyperboreus*) und den Schneeammer (*Plectrophenax nivalis*), der zu Beginn des Polarwinters nach Süden abwandert. — Grönland ist etwas reicher an Landvögeln: es besitzt außer *Felsen-Schneehuhn* und *Schneeammer* noch den Leinfinken (*Carduelis linaria*), den Spornammer (*Plectro-*

phenax nivalis), den Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*), den Wasserpieper (*Anthus spinoletta pennsilvanicus*) und den Kolkraben (*Corvus corax*) in endemischen Rassen, sowie an Raubvögeln den Jagdfalken (*Falco rusticolus*), den Wanderfalken (*Falco peregrinus*), den Seeadler (*Haliaetus albicilla*) und die Schneeeule (*Nyctea scandiaca*). Ganz die gleiche Artengemeinschaft (außer dem *Seeadler*) brütet auch auf Baffinland, doch gesellen sich ihr hier noch die Alpenlerche (*Eremophila alpestris*) und das Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus*) hinzu. — Im nördlichen Grant-Land fand H. W. Feilden 1875 bis 1876 zwischen 82° und 83° nördlicher Breite folgende Arten als Brutvögel: *Nyctea scandiaca, Plectrophenax nivalis, Lagopus mutus rupestris, Arenaria interpres, Crocethia alba, Phalaropus fulicarius, Calidris canutus, Sterna paradisaea, Stercorarius longi-*



Figur 658. Trogones. — *Heterotrogon vittatus* Shelley: eine Art, die auf die Bergwälder des tropischen Afrika beschränkt ist und in dem ausgedehnten tiefgelegenen Regenwald des Kongo-Beckens fehlt. Die Zerreißung des Art-Areals in 2 weit getrennte Gebiete, eines in Kamerun und ein zweites in Ostafrika, findet sich in gleicher Weise bei mehreren afrikanischen Gebirgs-Arten und gilt als Beweis für Änderungen des afrikanischen Klimas.
(Nach Chapin, 1923)

caudus, Branta bernicla, Somateria spectabilis und *Clangula hyemalis*. Ein einzelner Eissturmvogel (*Fulmarus glacialis*) wurde von Sverdrup noch unter 85° 5′ nördlicher Breite gesichtet.

Im kontinentalen Gebiet der Paläarktis bestehen zwischen dem Osten und dem Westen bei aller Übereinstimmung in den Grundzügen doch mancherlei gewichtige Unterschiede. Die westliche Paläarktis beherbergt einige endemische Arten, die nicht weit nach Osten reichen, wie *Picus viridis, Parus cristatus, Carduelis citrinella*, einige *Sylvia-Arten*; sie sind sogar teilweise, wie *Chersophilus duponti, Sylvia deserticola, Diplootocus moussieri*, auf Nordwest-Afrika beschränkt. Weit größer freilich ist die Zahl derjenigen Arten der nördlichen

Paläarktis, die für den Osten bezeichnend sind und etwa am Yenissei ihre Westgrenze erreichen. Das mag, wie Suschkin (1922) ausgeführt hat, damit zusammenhängen, daß Ostsibirien im Quartär keine ausgedehnte Eisbedeckung hatte und voreiszeitliche Formen sich daher dort erhalten konnten. Derselbe Forscher weist auf die engen Beziehungen der westsibirischen Vogelfauna zur europäischen, nicht zur ostsibirischen, hin und glaubt, daß Westsibirien, das erst zu Beginn des Neogen auftauchte, unter dem Druck der Eiszeit von Europa aus besiedelt worden sei, denn die Eiszeit setzte in Europa früher ein als in Sibirien. Eine ganze Reihe von Arten gehört indessen gegenwärtig zu den »Transpaläarkten« (wie *Picus canus* und *Certhia familiaris*), andere breiten sich noch in der Gegenwart energisch von Ost nach West aus (wie *Emberiza aureola*, *Emberiza pusilla*, *Phylloscopus nitidus viridanus*, *Carpodacus erythrinus* und *Anthus gustavi*), so daß sich die Grenzen mehr und mehr verwischen. — Zu den auffälligsten Glazialrelikten gehören in der Paläarktis: Felsenschneehühner (*Lagopus mutus*) in den Alpen, Pyrenäen, im Altai und Tarbagatai, sowie auf der japanischen Insel Hondo; Leinfinken (*Carduelis linaria*) in den Alpen; Dreizehenspechte (*Picoides tridactylus*) in den Alpen, Karpathen, im Tianshan und in Szetschwan; Unglückshäher (*Cractes*) in Südwest-Kansu.

Die Trockenzone, die sich heute durch das nördliche Afrika und von Vorderasien bis zur Mongolei erstreckt, hat, entsprechend ihrem hohen Alter, eine ansehnliche Zahl ihr eigentümlicher, stark spezialisierter Arten und Gattungen hervorgebracht, wie die asiatischen Wüstenhäher (*Podoces*), den Wüstenläufer (*Cursorius*), Wüstenfinken (*Rhodospiza*, *Erythrospiza*), Flughühner (*Pterocles*, *Syrrhaptes*), mehrere Lerchen-Gattungen, wohl auch die Gattung *Struthio*, die im Pliocän bis zur Mongolei verbreitet war. Jenseits dieser Trockenzone beginnt in Afrika mit scharfer Scheidung ein anderes Faunengebiet, das durch die Sahara fast völlig von der Paläarktis abgeriegelt wird; in Asien dagegen hat der Austausch nördlich und südlich des Wüstengürtels wohnender Formen besonders auf dem Wege über die Mandschurei und Ostchina ungehindert geschehen können. In Südost-Sibirien durchdringen sich daher chinesische und sibirische Faunenelemente aufs innigste, und viele Arten sibirischen Gepräges verbreiten sich über die Waldgebirge Nordwest-Chinas bis zum Himalaya. Daß dieses junge Hochgebirge im wesentlichen von Osten, also von Szetschwan-Yünnan her, besiedelt worden ist, steht außer Frage. Seltsamerweise besitzt es indessen eine ganze Anzahl endemischer (und monotypischer) Gattungen, wie *Catreus*, *Ophrysia*, *Haematospiza*, *Callacanthis*, *Pyrrhoplectes*, *Myzornis*, *Sphenocichla*, die schwerlich im Himalaya selbst entstanden, sondern sich in einem älteren Gebirge entwickelt haben dürften. Solcher Endemismen finden sich noch einige im Nanshan und seinen Nebenketten: *Kozlowia*, *Urocynchramus*, *Lophobasileus* sind die bemerkenswertesten; sie haben ein sehr enges Verbreitungsgebiet.

Die Avifauna Ostchinas ist durch viele Bande mit derjenigen Hinterindiens, besonders Indochinas, verknüpft, nur ist diese, entsprechend der reichen Waldbedeckung, der Vielzahl der Pflanzenarten und der verwickelten Gliederung der Landschaft, beträchtlich artenreicher als jene, und es treten hier schon in großer Zahl Vertreter der tropischen Fauna von »West-Malaya« auf, die in ihrer vollkommenen Entfaltung in der Malayischen Halbinsel, Sumatra und Borneo angetroffen wird.

Vorderindien zeigt vor allem Beziehungen nach Osten, nach Burma, hin, hat aber auch manche Elemente mit den Trockenländern des Westens (Beludschistan und Persien) gemeinsam. Ceylon schließt sich eng an das südliche Vorderindien an, beherbergt aber mehrere endemische Arten und sogar 2 endemische Gattungen: *Sturnornis* und *Elaphrornis*.

Inseln am Ostrande Asiens. — Japans Avifauna besitzt im großen ganzen kein altertümliches Gepräge; die Beziehungen zu Korea und Sibirien sind ziemlich innige. Keine Gattung ist endemisch, und als endemische Arten können nur 2: *Picus awokera* und *Syrmaticus soemmeringii*, genannt werden. — Die Riu-kiu-Kette dagegen, so arm an Vogelarten sie auch ist, ist die Heimat dreier sehr ausgeprägter Gattungen: *Lalocitta*, *Icoturus*, *Sapheopipo*. — Nicht weniger Bemerkenswertes hat die Untersuchung der Bonin-Inseln zutage gefördert: die 3 Endemismen *Chaunoproctus ferreirostris*, *Hapalopteron familiare* und *Aegithocichla terrestris* scheinen von beträchtlichem Alter zu sein. — Auf Formosa, dessen Avifauna im wesentlichen an der gegenüberliegenden Küste Chinas wiederkehrt, überraschen mehrere Arten von hinterindischer, nicht chinesischer Verwandtschaft, wie: *Hierophasis swinhoei*, *Syrmaticus mikado*, *Actinodura egertoni*, *Oriolus trailli*, *Lioptila auricularis*, *Cyanops nuchalis* — ein Anzeichen dafür, daß das hinterindische Faunenelement einst (präquartär?) in Ostchina viel reicher vertreten war. — Die Vogelwelt von Hainan schließt sich eng an diejenige von Tonkin an.

»West-Malaya«. — Sumatra, Borneo und Malakka haben noch im Quartär, etwa bis zum Ausgang des Diluviums, ein Ganzes, das »Sunda-Land«, gebildet (Molengraaff und M. Weber, 1919). Daher ist die faunistische Übereinstimmung der 3 Teilstücke noch immer beträchtlich. Reich entwickelt sind hier besonders die *Spechte*, *Capitoniden*, *Cuculiden*, *Timaliiden*. Borneo hat eine ganze Reihe von Endemismen: *Lobiophasis*, *Pityriasis*, *Allocotops*, *Chlamydochaera*, *Heterococcyx*, *Chlorocharis* gehören hierzu. — Java hing (mit seinem Trabanten Bali) gewiß lange Zeit mit Sumatra zusammen, aber es dürfte diese Verbindung schon lange vor der Zerstückelung des Sunda-Landes aufgegeben haben. Endemische Gattungen sind *Psaltria*, *Crocias* (= *Laniellus*) und *Stasiasticus*. Beachtlich und noch nicht befriedigend erklärt ist das Vorkommen mehrerer Arten, die erst in Tenasserim, aber nicht in Sumatra und Malakka, wieder vorkommen (Dammerman, 1929). — Bali steht Java sehr nahe, der Nachbarinsel Lombok dagegen recht fern. Endemisch ist hier die Gattung *Leucopsar*. — Palawan vermittelt bei gewisser Selbständigkeit zwischen Borneo und den Philippinen. Die Vögel der Philippinen sind größtenteils mit denen von West-Malaya, zu einem geringen Teil aber auch mit Arten aus Formosa und China verwandt (zur letzteren Kategorie zählen *Pyrrhula*, *Loxia*, *Chaimarrornis*). Endemisch und größtenteils sehr lokal sind die Gattungen *Sarcophanops*, *Dasylophus*, *Lepidogrammus*, *Pithecophaga*, *Sarcops*, *Goodfellowia*, *Rhabdornis*, *Zosterornis*, *Ptilocichla*, *Dasycrotopha*, *Hypocryptadius*. Das Vorkommen von *Cacatua*, *Prioniturus*, *Tanygnathus*, *Trichoglossus* beweist Beziehungen zu Celebes. Die *Capitoniden*, *Trogoniden*, *Phasianiden* sind nur noch durch je einen Artenkreis vertreten.

Die Kleinen Sunda-Inseln, im Westen mit Lombok beginnend, wurden offenbar schon im Tertiär durch einen Meeresarm vom westlichen Teil des Malayischen Archipels abgeschnitten. Es fehlen hier völlig die *Trogoniden*, *Eury-*

laemiden, Capitoniden, Bucerotiden. Die *Spechte* sind nur durch eine einzige Art vertreten. Dafür beginnt hier das eigentliche Gebiet australisch-papuanischer Gattungen und Familien, wie *Trichoglossus, Cacatua, Pachycephala, Monarcha* und der *Meliphagiden.* Die Bergbewohner entstammen größtenteils dem Westen (Hinterindien-Java); sie verbreiteten sich vermutlich über Meeresschranken hinweg. Die westlichen Kleinen Sunda-Inseln besitzen einige wenige ältere Endemismen, wie *Alopecoenas hoedti* (Wetar), *Pachycephala nudigula* und *Lophozosterops dohertyi* (Flores-Sumbawa), aber im großen ganzen haben sie wenig Eigentümliches. — Timors Avifauna scheint im wesentlichen von Westen, nicht von Süden (Australien) her eingewandert zu sein, wenn es auch an deutlichen australischen Beziehungen nicht fehlt (*Ptistes, Sphecotheres*). Zu den bemerkenswertesten Endemismen gehört die Gattung *Büttikoferella.*

Viele eigenartige Formen enthält die Avifauna von Celebes. Es scheint, daß diese Insel seit dem mittleren Tertiär ihre eigene faunistische Entwickelung genommen hat, aber auch später noch, wohl übers Meer hinweg, Artenzuwachs sowohl von den Philippinen, wie von den Molukken und vielleicht auch von den Kleinen Sunda-Inseln empfing. Die Beziehungen zu Borneo sind auffällig lose. Die *Spechte* und *Bucerotiden* sind noch in je 2 Arten vertreten; *Eurylaemiden, Trogoniden, Capitoniden, Phasianiden* fehlen. Dafür finden sich die *Meliphagiden* in 3, *Trichoglossus* in 2, *Eurostopodus* in 1 Art als Hinweis auf östliche Einwanderung. Endemisch sind unter anderem die Gattungen *Megacephalon, Aramidopsis, Meropogon, Cissura, Malia, Geomalia, Heinrichia, Cataponera, Coracornis, Enodes, Scissirostrum, Streptocitta.*

Die Südmolukken-Inseln Seran und Buru zeigen untereinander mancherlei Verwandtes, aber doch auch tiefreichende Gegensätze, die auf lange Selbständigkeit hindeuten (nur auf Seran leben *Casuarius, Basileornis, Cacatua, Oreosterops* und die endemische Gattung *Tephrozosterops*; nur auf Buru leben *Microeca, Prioniturus* und die endemische Gattung *Madanga*). Der papuanische Einschlag wird hier sehr merklich durch die Anwesenheit der Gattungen *Eclectus, Lorius, Micropsitta, Eos, Alisterus, Tanysiptera*; indessen fehlen die *Paradiesvögel.* Höchst auffällig und schwer erklärbar ist das Vorkommen von *Casuarius* auf Seran.

Auf den Nordmolukken-Inseln Halmahera, Batjan, Morotai und ihren Trabanten tritt das papuanische Element noch stärker hervor, als auf den Südmolukken: es treten hier hinzu 2 Paradiesvögel (*Semioptera* und *Lycocorax*, beides endemische Gattungen), ferner *Aegotheles* und *Megaloprepia.* Im übrigen bestehen viele Beziehungen zu den Südmolukken. Für Halmahera bezeichnend sind die Gattungen *Habroptila* und *Melitograis.* — Obi steht der Nordgruppe näher als der Südgruppe. Endemisch ist die Gattung *Neoscolopax.*

Neuguinea ist infolge seiner großen Ausdehnung und seiner reichen ökologischen Gliederung zu einem wichtigen Bildungsherd geworden, der eine große Anzahl von eigentümlichen Gattungen, ja sogar endemische Familien hervorgebracht hat. Sehr reich entfaltet haben sich hier vor allem die *Paradisaeidae, Laniidae, Muscicapidae, Meliphagidae, Dicaeidae, Campophagidae, Halcyones, Cuculi, Columbae* (unter diesen besonders die Gattung *Ptilinopus*), *Psittaci* (unter diesen besonders die *Loriidae*) und *Casuarii.* Zu den auffälligsten Endemismen zählen die starähnliche Gattung *Paramythia,* die Krontaube (*Goura*) und das Gebirgshuhn *Anurophasis.* — Der Süden der Insel steht in nahen avifaunistischen

Beziehungen zur Kap-York-Halbinsel. Die Aru-Inseln gehören eng zur Südküste, Jobi teilt Vielerlei mit der Nordküste zwischen Geelvink-Bai und Astrolabe-Bai, und entsprechend verhalten sich die westlichen papuanischen Inseln zur Arfak-Halbinsel; nur Waigeu ist offenbar seit längerer Zeit selbständig und beherbergt sogar eine eigene Paradiesvogel-Gattung (*Schlegelia*). Noch älter dürfte die Insel Biak sein (ohne Paradiesvögel, dagegen mit Endemismen wie *Macruropsar* und *Otus beccarii*). — Im Hochgebirge Neuguineas leben sehr eigenartige endemische Gattungen, wie *Anurophasis* (Phasianidae), *Salvadorina* (Anseres), *Oreostruthus* (Fringillidae), *Daphaenositta* (Sittidae); andere Hochgebirgsvögel sind westlicher (*Turdus*, *Anthus*) oder australischer (*Petroica*) Herkunft.

Die Ornis des Bismarck-Archipels kann als eine stark verarmte papuanische bezeichnet werden. *Paradiesvögel* fehlen, *Meliphagiden* sind artenarm. Endemische Gattungen: *Dicranostreptus* und *Ortygocichla*, beide von Neu-Mecklenburg (New Ireland). — Ziemlich arm an Vogelarten sind auch die Salomons-Inseln; bei vorwiegend papuanischem Charakter ihrer Vogelwelt haben sie einige endemische Gattungen hervorgebracht: *Microgoura* (Columbae), *Edithiornis* (Ralli), *Mochthopoeus* (Sylviidae).

Polynesien konnte, wie wir schon oben (Seite 638) betonten, nur durch Vögel besiedelt werden, die weite Flüge übers Meer zurückzulegen imstande waren. Einige Gattungen der Landvögel haben sich auf diese Weise von Westen her sogar bis nach Ostpolynesien verbreitet, nämlich *Coriphilus*, *Ptilinopus*, *Gallicolumba*, *Halcyon*, *Collocalia*, *Pomarea* und *Acrocephalus*. Bis zur Henderson-Insel sind *Acrocephalus*, der Papagei *Vini*, die Fruchttaube *Ptilinopus* und eine Ralle (*Nesophylax ater*) gelangt, selbst die Marquesas-Inseln besitzen einen Papagei (*Coriphilus ultramarinus*), und auf Rapa lebt eine Fruchttaube (*Ptilinopus huttoni*). Auf Samoa beträgt die Zahl der Landvögel nicht weniger als 30, nämlich 1 *Eule*, 1 *Papagei*, 2 *Eisvögel*, 1 *Collocalia*, 4 *Muscicapiden*, 1 *Lalage*, 2 *Laniiden*, 2 *Meliphagiden*, 1 *Turdus*, 1 Weber (*Erythrura*), 2 Stare (*Aplonis*), 1 *Zosterops*, 6 *Tauben* und 2 *Rallen*. — Die Besiedlung reicht wohl in manchen Fällen sehr weit in die Vergangenheit zurück, daher finden wir so alleinstehende Endemismen, wie *Cleptornis* auf Saipan, *Psamathia* auf Palau, *Megazosterops* auf Baobeltaob, *Metabolus* auf den Karolinen, *Didunculus* und *Pareudiastes* auf Samoa, *Aphanolimnas* auf Kusaie.

Die Fidji-Inseln mögen ihre Vogelfauna teilweise über eine Landbrücke von Westen her empfangen haben; endemisch sind dort *Vitia* (= *Drymochaera*), *Trichocichla*, *Lamprolia*, *Muscylva*, *Pyrrhulopsis*: durchweg Gattungen hohen Alters.

Höchst eigenartig ist die Avifauna der Hawaiischen Inseln. Hier gehört die Mehrzahl aller Landvögel der endemischen Singvogelfamilie der *Drepanididae* (40 Arten in 20 Gattungen) an, die sich an keine andere Gruppe der Passeres mit Sicherheit anschließen läßt. Durchaus isoliert steht auch die passerine Gattung *Phaeornis*. Während also ein sicherer Schluß auf die Einwanderungsrichtung dieser Formen nicht mehr möglich ist, weisen die endemischen Meliphagiden-Gattungen *Moho* und *Chaetoptila*, sowie die Muscicapiden-Gattung *Chasiempis* entschieden zur australischen Region. Moderne Einwanderer haben sich den älteren Siedlern übers Meer weg von Amerika her zugesellt: *Corvus*, *Asio*, *Buteo*, *Gallinula*, *Fulica*, *Haematopus*, *Nycticorax*. Auffällig ist das Fehlen der in Polynesien so weit verbreiteten *Columbae*, *Psittaci* und *Halcyones*.

Australien bekundet alte Beziehungen zu Neuguinea, aber die beiden Gebieten gemeinsamen Gattungen sind nicht allzu zahlreich. $^1/_3$ der Gattungen australischer Vögel werden nur innerhalb der Grenzen dieses Kontinentes angetroffen. Besonders üppig entfaltet sind die *Meliphagidae* und die *Psittaci* und unter diesen wieder die Gruppe der Plattschweifsittiche (*Platycercinae*). Die *Anseres* werden durch höchst seltsame Gattungen, wie *Cereopsis*, *Anseranas*, *Biziura*, *Stictonetta*, *Chenonetta*, *Malacorhynchus*, *Chenopsis* repräsentiert. Unter den *Passeres* finden sich im Regenwald des Ostens einige sehr aberrante Gattungen, wie *Menura* und *Atrichornis*. Die Zahl der Vogelformen, die an das Leben in den ausgedehnten Wüstengebieten angepaßt sind, ist auffällig klein. Hierher gehört etwa *Eremiornis carteri* (Sylviidae), *Ashbyia lovensis* (Sylviidae), *Lacustroica whitei* (Meliphagidae). Das Grasland des Nordens ist die Heimat vieler *Webefinken*, *Erdtauben* und *Papageien*.

Neukaledonien ist sehr arm an Vogelarten und wohl so lange außer Zusammenhang mit Kontinentalgebieten, daß es zum mindesten den größten Teil seiner Ornis übers Meer hinweg (von Australien, Neuguinea, vielleicht auch Neuseeland) beziehen mußte. Unter den Endemismen ist weitaus am interessantesten der Kagu (*Rhinochetus*), ein anscheinend den *Grues* nahestehender Vogel; endemisch sind ferner die große Ralle *Tricholimnas*, die Fruchttauben *Phaenorhina* und *Drepanoptila*, die Timalie *Megalurulus*, die Krähe *Physocorax*. Mit Ouvea teilt Neukaledonien die Papageien-Gattung *Nymphicus*, mit Neuseeland und seinen Trabanten die Papageien-Gattung *Cyanorhamphus*.

Neuseelands zoogeographische Stellung haben wir schon oben (Seite 639) kurz beleuchtet. Man darf gewiß annehmen, daß es seit alter Zeit, vielleicht seit der Kreide, von Westen und Nordwesten her übers Meer besiedelt worden ist. Viele neuseeländische Vögel sind daher jetzt ohne nähere Verwandte und bilden die Vertreter eigener Ordnungen oder Familien. Von frühen Einwanderern stammen ab *Apteryx*, *Stringops*, *Nestor*, *Anarhynchus*, *Gallirallus* (= *Ocydromus*), die mesomyoden Passeres *Acanthisitta*, *Xenicus* und *Traversia*, die eigenartigen polymyoden Passeres *Turnagra*, *Heteralocha*, *Creadion*, *Callaeas* (= *Glaucopis*) und *Clitonyx*, ferner einige im Pleistocän ausgestorbene Riesenformen, wie die *Dinornithes*, die Ralle *Aptornis*, die Gans *Cnemiornis*, der Adler *Harpagornis*. — Die Chatham-Inseln und Auckland-Inseln haben ihre Vogelwelt wohl größtenteils durch Vermittelung von Neuseeland empfangen; jene sind besonders ausgezeichnet durch *Anthornis*, *Miro* und die flugunfähige Ralle *Cabalus modestus*, diese durch 2 nahezu flugunfähige *Anseres*: *Nesonetta aucklandica* und *Mergus australis*.

Afrika. — Die Vogelwelt Afrikas ist gegenwärtig durch den Trockengürtel Nordafrikas, Arabiens und Belutschistans von einer Verbindung mit der indischen abgeschnitten, aber gewisse Übereinstimmungen zeugen dafür, daß beide Gebiete einst durch einen Waldgürtel in Austausch treten konnten. Afrika empfing vermutlich auf diesem Wege *Bucerotiden*, *Eurylaemiden* (*Smithornis*, *Pseudocalyptomena*), *Treroniden*, die Gattungen *Palaeornis* und *Pitta* und gab dafür *Indicator* und *Salpornis* ab. Die Zahl der endemischen Gattungen höheren Alters ist nicht allzu groß: hierzu gehören wohl in erster Linie die *Numididae*, *Coliidae*, *Musophagidae*, *Irrisorinae*, *Sagittarius* (= *Serpentarius*), *Balaeniceps*, *Scopus*, *Smithornis*, *Pseudacalyptomena*, *Pseudochelidon*, *Promerops*, *Parmoptila*, *Picathartes*. Sehr

ZWEITER BAND

Dieser Band wird in 9 Teilen erscheinen, die zunächst unabhängig von der endgültig beabsichtigten Reihenfolge — zu Lieferungen zusammengefaßt — ausgegeben werden.

Bisher sind die folgenden Beiträge erschienen:

Einleitende Worte über den Plan unserer Darstellung der Würmer, mit Literatur-Verzeichnis — erschienen als Teil (1) Seite 1 bis 18 (in Lieferung 1).

Allgemeine Einleitung zur Naturgeschichte der Vermes Amera — erschienen als Teil (1) Seite 19 bis 33 (in Lieferung 1). *Abgeschlossen.*

Allgemeine Einleitung zur Naturgeschichte der Plathelminthes — erschienen als Teil (1) Seite 34 bis 51 (in Lieferung 1). *Abgeschlossen.*

Turbellaria — erschienen als Teil (1) Seite 52 bis 112 (in Lieferung 1) und als Teil (1) Seite 113 bis 192 (in Lieferung 9). *Noch unvollendet.*

Trematoda — erschienen als Teil (2) Seite 1 bis 128 (in Lieferung 3) und Seite 129 bis 140 (in Lieferung 7). *Abgeschlossen.*

Cestoidea — erschienen als Teil (2) Seite 141 bis 256 (in Lieferung 7) und Seite 257 bis 416 (in Lieferung 11). *Abgeschlossen.*

Nemertini — erschienen als Teil (3) Seite 1 bis 110 (in Lieferung 4). *Abgeschlossen*

Allgemeine Einleitung zur Naturgeschichte der Nemathelminthes — erschienen als Teil (4) Seite 1 bis 7 (in Lieferung 4). *Abgeschlossen.*

Rotatoria — erschienen als Teil (4) Seite 8 bis 18 (in Lieferung 4) und Seite 19 bis 120 (in Lieferung 5). *Abgeschlossen.*

Gastrotricha — erschienen als Teil (4) Seite 121 bis 146 (in Lieferung 5) und Seite 147 bis 186 (in Lieferung 6). *Abgeschlossen.*

Kinorhyncha — erschienen als Teil (4) Seite 187 bis 242 (in Lieferung 6) und Seite 243 bis 248 (in Lieferung 8). *Abgeschlossen.*

Nematodes — erschienen als Teil (4) Seite 249 bis 402 (in Lieferung 8). *Abgeschlossen.*

Nematomorpha — erschienen als Teil (4) Seite 403 bis 448 (in Lieferung 10). *Abgeschlossen.*

Acanthocephala — erschienen als Teil (4) Seite 449 bis 482 (in Lieferung 10). *Abgeschlossen.*

Kamptozoa (Bryozoa entoprocta) — erschienen als Teil (5) Seite 1 bis 64 (in Lieferung 6). *Abgeschlossen.*

Allgemeine Einleitung zur Naturgeschichte der Vermes Polymera erschienen als Teil (6) Seite 1—32 (in Lieferung 12). *Abgeschlossen.*

Archiannelida und Polychaeta — erschienen als Teil (7) Seite 1 bis 64 (in Lieferung 12) und Seite 65 bis 212 (in Lieferung 13). *Abgeschlossen.*

Oligochaeta — erschienen als Teil (8) Seite 1 bis 112 (in Lieferung 2). *Bis auf einige Seiten Literaturverzeichnis vollständig.*

Priapulida, Sipunculida, Echiurida — erschienen als Teil (9) Seite 1 bis 160 (in Lieferung 14). *Abgeschlossen.*

Fertig liegen bisher vor: Teil (2), Teil (3), Teil (4), Teil (5), Teil (6), Teil (8) und Teil (9).

Vor dem Abschluß steht: Teil (7).

Abgeschlossen liegt jetzt vor:

KÜRSCHNERS DEUTSCHER GELEHRTEN-KALENDER 1931

Herausgegeben von Dr. G. Lüdtke

IV. Ausgabe. Mit den Bildnissen von Friedrich Aereboe, Erwin Bumke, Nicolai Hartmann, John Meier

Gebunden Rm. 60.—

Die Gliederung des Gelehrten-Kalenders ist die gleiche geblieben, die Zahl der Gelehrten wurde um etwa 1900 Namen vermehrt, so daß jetzt die vierte Ausgabe etwa 14000 Namen enthält. Der Gelehrten-Kalender wird also wieder das wichtige Rüstzeug für die wissenschaftliche Arbeit sein.

MINERVA-HANDBÜCHER

Ergänzungen zu „Minerva" Jahrbuch der gelehrten Welt

II. ABTEILUNG: DIE ARCHIVE

Herausgegeben von Dr. PAUL WENTZCKE und Dr. GERHARD LÜDTKE

BAND I: Deutsches Reich, Dänemark, Estland, Finnland, Lettland, Litauen, Luxemburg, Niederlande, Norwegen, Österreich, Schweden, Schweiz

LIEFERUNG 1: Aachen-Füssen. Oktav. IV, 116 Seiten. Rm. 10.—

Der Bezug der 1. Lieferung verpflichtet zur Abnahme des ganzen Bandes

Das neue Handbuch hat die Aufgabe, das Minerva-Jahrbuch durch die besondere Bearbeitung der für die Dauer bestimmten Angaben über Archive zu entlasten und zugleich zu ergänzen; alle zeitlich bedingten Mitteilungen bleiben nach wie vor der Veröffentlichung im Jahrbuch überlassen. An erster Stelle wird hier das Archivwesen im Deutschen Reich und in einigen Nachbarländern behandelt. Dabei sind grundsätzlich nur diejenigen Archive erfaßt worden, deren Besitz an Urkunden und Akten öffentlich-rechtlicher Körperschaften für die Erhellung der Vergangenheit bedeutsam erscheint. Ausgeschieden wurden alle Sammlungen, die keinerlei historische Bedeutung besitzen und die lediglich privaten Zwecken dienen. — Die folgenden Bände sollen die übrigen Staaten in sachlich und geographisch bestimmten Gruppen zusammenfassen. Register und Nachträge folgen in einem besonderen Bande.

Früher erschien:

I. ABTEILUNG: DIE BIBLIOTHEKEN

Herausgegeben von Dr. HANS PRAESENT

BAND I: Die Bibliotheken des Deutschen Reiches. Bearbeitet von Dr. Hans Praesent, Bibliothekar an der Deutschen Bücherei zu Leipzig. VIII, 999 Seiten. Oktav. 1929. Rm. 55.—, geb. Rm. 58.—

In Vorbereitung sind:

BAND II: Die Bibliotheken Österreichs. Bearbeitet von Oberstaatsbibliothekar Dr. Robert Teichl, Wien.

Band III: Die Bibliotheken der Schweiz. Bearbeitet von Dr. Hermann Escher, Direktor der Zentralbibliothek in Zürich.

Weitere Bände, zunächst der europäischen und nordamerikanischen Länder sind vorgesehen.

WALTER DE GRUYTER & CO., BERLIN W 10, Genthiner Str. 38

Metzger & Wittig, Leipzig