Der Ornithologische Beobachter 74: 161–188 (1977)

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach (Storchansiedlungsversuch Altreu)
und dem Naturhistorischen Museum Basel

Die Mauser der Schwungfedern beim Weißstorch *Ciconia ciconia*[1]

von MAX BLOESCH, MAURICE DIZERENS und ERNST SUTTER

Im Verlaufe unserer vieljährigen Bemühungen um die Wiederansiedlung des Storches in der Schweiz mußten wir die Erfahrung machen, daß nur die Freilassung brutreifer Störche Aussicht auf eine erfolgreiche Freiansiedlung bietet. Diese Erkenntnis zwingt uns, Jungstörche bis zum vierten Lebensjahr und darüber hinaus in Gehegen zu halten. Damit sie uns nicht entweichen, werden die Vögel durch einseitigen Federschnitt, der alle Handschwingen und die Hälfte der Armschwingen umfaßt, am Wegfliegen gehindert. Da wir zu verschiedenen Malen feststellen mußten, daß solche Störche im Zeitpunkt des Freilassens nicht die erforderliche Flugtüchtigkeit besaßen, die Federn also nur teilweise vermausert worden waren, ergab sich die dringende Notwendigkeit nach einer genauen Ermittlung des Mauserablaufs. Dies um so mehr, als E. & V. Stresemann (1966) in ihrer grundlegenden Studie über die Mauser der Vögel schreiben, daß zur Feststellung des Zeitraumes, in dem die Hand- und Armschwingen beim Weißen Storch erneuert werden, ihr Material ebensowenig ausreiche wie zur Feststellung der Sequenz. So kann die vorliegende Arbeit vielleicht eine Lücke schließen.

Die Planung und Durchführung der Untersuchungen in Altreu lag in den Händen von M. Bloesch, dem während der ganzen Dauer der Arbeiten M. Dizerens zur Seite stand. E. Sutter war an der Auswertung des Materials beteiligt und stellte die Ergebnisse zusammen. Herzlichen Dank schulden wir Prof. Dr. E. Schüz, Ludwigsburg, für mannigfache Unterstützung und eine Reihe sehr aufschlußreicher photographischer Aufnahmen mausernder Störche. Ebenso sind wir Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim, Sempach, für wertvolle Hinweise, Dr. L. Schifferli, Sempach, für die englischen Texte und Fräulein Christine Unternährer, Naturhistorisches Museum Basel, für ihre Hilfe bei der Ausführung der Diagramme sehr zu Dank verpflichtet.

Material und Arbeitsmethode

Von den drei von E. & V. Stresemann angeführten Wegen für die Verfolgung des Mauserablaufes kam als einzig möglicher die Beobachtung an gefangengehaltenen Vögeln in Betracht. Dabei muß beachtet werden, daß bei Anwendung dieser Untersuchungsmethode die Periodizität und der Verlauf der Mauser gestört sein können. Wieweit im vorliegenden Fall die gewonnenen Resultate als dadurch beeinträchtigt anzusehen sind, wird noch zu erörtern sein (S. 178). Die Versuchsvögel hielten sich immerhin ganzjährig im Freien auf, waren also allen Witterungseinflüssen voll ausgesetzt. Sie konnten ihre Flügel frei betätigen und sich beschränkt vom Boden abheben. Nur weite Strecken konnten sie nicht fliegen; auch zeigten sie keinerlei Anzeichen von Brutaktivität.

[1] Eine Kurzfassung der Arbeit wurde am Schweizerischen Symposium für Ornithologie in Solothurn, 13./14. November 1976, vorgetragen.

So wurden im Sommer 1966 in Altreu drei Jungstörche aus einem Freihorst ausgehoben und in ein geschlossenes Gehege verbracht, um sie einer systematischen Untersuchung ihrer Flügel und Schwanzmauser[2] zu unterziehen. Leider gingen zwei Tiere vorzeitig ein, so daß nur bei einem Individuum der Mauserverlauf während der ganzen achtjährigen Untersuchungsperiode verfolgt werden konnte. An zwei weiteren Vögeln wurden 1968 gleiche Untersuchungen begonnen und fünf Jahre hindurch fortgesetzt. Die Ringnummern und die wichtigsten Lebensdaten der Versuchsstörche lauten:

S 555 ♀ 16. 4. 1966 in Altreu geschlüpft. Abstammung: Beide Eltern nestjung aus Algerien bezogen, das ♂ (S 202) 1959, das ♀ (S 361) 1960.
S 556 ♀ Nestgeschwister von 555/557. Gestorben 1. 1. 1969.
S 557 — Nestgeschwister von 555/556. Gestorben 20. 11. 1968.
S 635 ♂ 13. 5. 1968 in Altreu geschlüpft. Abstammung: ♂ (S 24) 1950 als Jungvogel aus Prag, ♀ (S 466) 1961 als Nestling aus Algerien bezogen.
S 636 ♂ Nestgeschwister von 635, geschlüpft 14. 5. 1968.

Die Mauserkontrollen erstreckten sich jeweils über alle Hand- und Armschwingen des rechten und des linken Flügels. Sie erfolgten ganzjährig in Abständen von meist drei bis fünf Wochen, gelegentlich auch in kürzeren Intervallen. Der Storch wurde dabei in ein Leinentuch gewickelt, und zwar so, daß nur der zur Untersuchung bestimmte Flügel frei war. Dadurch wurde erreicht, daß sich der Vogel weitgehend ruhig verhielt, was bei der oft recht schwierigen Auszählung besonders der Armschwingen von großem Vorteil war. Weiter erwies es sich als notwendig, jede Federgeneration eindeutig zu kennzeichnen, was durch Einschnitte geschah. Das erleichterte nicht nur die Auszählung, sondern schloß auch Verwechslungen zwischen den Federgenerationen aus. Die bei den Untersuchungen erstellten Protokolle enthalten nebst den Aufzeichnungen über den vorgefundenen Federnbestand vor allem nähere Angaben über Entwicklungsstadium und/oder Länge der wachsenden Schwingen.

Eine besondere, 1972 durchgeführte Untersuchungsreihe diente dem Ziel, den genauen Wachstumsverlauf einzelner Federn zu ermitteln. Dabei wurden sieben Schwungfedern und vier Steuerfedern jeden zweiten Tag gemessen (vgl. Tab. 1). Die aufgrund dieser Daten gewonnenen Wachstumskurven ermöglichten es, das Wachstumsalter jeder Mauserfeder zu bestimmen, davon den Zeitpunkt des Wachstumsbeginns abzuleiten und so das Material einheitlich zu klassieren. Zur zeitlichen Einordnung wurden (wie bei den weiteren Auswertungen) 5-Tages-Abschnitte bzw. Jahrespentaden (vgl. Berthold 1973) verwendet, was eine dem Ausgangsmaterial angemessene und für unsere Zwecke völlig ausreichende Genauigkeit ergab.

Abkürzungen: H = Handschwinge, A = Armschwinge. Eine beigefügte Ziffer entspricht der Ordnungszahl der entsprechenden Feder, ein kleiner Buchstabe bezeichnet die Federgeneration, wobei unter der ersten Federgeneration (a) das Jugendgefieder verstanden wird. Zur Zählweise der Schwungfedern vergleiche man Abb. 1, zur Generationenfolge der Federn Abb. 2.

Definitionen: Ein *Mauserzyklus* umfaßt die Erneuerung aller Schwingen, die derselben Federgeneration angehören. Im besonderen Fall der Staffelmauser werden die hintereinander herlaufenden Zyklen als *Staffeln* bezeichnet (E. & V. Stresemann 1966). Die einzelnen Staffeln benennen wir unter Verwendung von Buchstabensymbolen nach der neugebildeten Federgeneration: von der b-Staffel

[2] Die Bearbeitung der Schwanzmauser erfolgt in einer späteren Publikation.

werden somit die a-Schwingen (Jugendschwingen) durch b-Schwingen ersetzt. Ausgangspunkt oder Zentrum der Mauser ist der *Focus*. In Verbindung mit der Staffelmauser erscheint es zweckmäßig, zwischen *Hauptfocus* und *Nebenfocus* zu unterscheiden. Die Hauptfoci sind streng lokalisiert und behalten ihre Lage von Zyklus zu Zyklus unverändert bei. Ein Nebenfocus entsteht jeweils dort, wo der durch eine Mauserpause unterbrochene Zyklus wieder aufgenommen und weitergeführt wird (vgl. S. 174 und Abb. 3). Unter *Mausersequenz* wird die Reihenfolge verstanden, in der im Rahmen eines Mauserzyklus die Schwingen ausgewechselt werden. Diesem Begriff übergeordnet ist der des *Mausermodus*, der außer der Sequenz auch weitere Eigenschaften des Mauserverlaufs einschließt. So ist der Modus der Handschwingenmauser beim Storch als deszendente kontinuierliche Staffelmauser zu bezeichnen.

Ergebnisse

1. Länge und Wachstum der Schwungfedern

Das Fluggefieder des Storchs setzt sich aus 11 Handschwingen und meist 22 Armschwingen zusammen. Über die Anordnung und die Längenverhältnisse orientiert Abb. 1. Die längsten Handschwingen (H 6 bis 9) messen durchschnittlich 42 bis 44 cm. Besonders nach innen werden die Federn am Handflügel zusehends kürzer, bis schließlich H 1 mit 27 cm die gleiche Länge wie die anschließenden Armschwingen (A 1 bis 15) aufweist. Wieder etwas länger (28 bis 30 cm) sind A 16 bis 20. Etwa ab A 17 oder A 18 bilden die inneren Armschwingen die Gruppe der Schirmfedern, die sich aber weder morphologisch noch aufgrund des Mauserverhaltens eindeutig abgrenzen läßt und darum im folgenden nicht als eigener Gefiederabschnitt behandelt wird.

Die *Gesamtlänge* der 33 Schwungfedern eines Flügels beträgt nahezu 10 m, für beide Flügel somit etwa 20 m (Mittel 19,76 m). In diesem Wert nicht eingeschlossen ist die Länge der von den Messungen nicht erfaßten Federbasis, nämlich des in die Haut eingelassenen Abschnitts der Federspule. Diese Zahlen mögen verdeutlichen, welche Wachstumsleistung die Erneuerung des Fluggefieders erfordert.

Die in Tab. 1 zusammengestellten Angaben über die *Wachstumsdauer* zeigen, daß die meisten Schwungfedern in 50 bis 55 Tagen ausgewachsen sind, nachdem sie in rund 40 Tagen schon 90 % der Endlänge erreicht haben. Nur die langen äußeren Handschwingen (H 6 bis 11) haben eine längere Entwicklungszeit; sie benötigen zur Fertigstellung etwa 65 bis 70 oder 75 Tage. Wir werden diesen Werten in den Mauserdiagrammen wieder begegnen (Abb. 3–5), wo sie

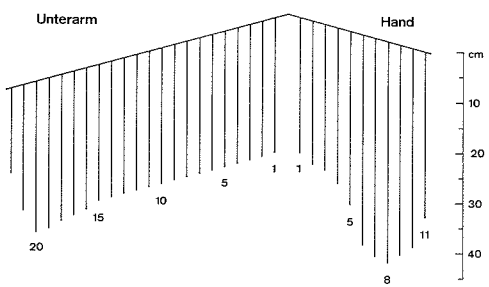

ABB. 1. Länge der Handschwingen und Armschwingen; ausgeglichene Mittelwerte nach Messungen an 2 ♂ ad., 1 ♀ ad. und 1 ♂ dj., wobei letzteres in den Dimensionen dem ♀ gleicht (Tab. 1). – *Length of primaries 1–11 and secondaries/tertials 1–22; weighted means (cf. Tab. 1).*

TABELLE 1. Länge, Wachstumsdauer und tägliche Zuwachsrate der Handschwingen (H), Armschwingen (A) und Steuerfedern (ST). Als *Wachstumsdauer* ist (a) die Zeitspanne bis zum Erreichen von 90 % bzw. (b) der vollen Endlänge der Feder angegeben; für (b) stehen auf je 5 Tage gerundete Näherungswerte. Die *mittlere Zuwachsrate* bezieht sich auf die Wachstumsdauer (a), die *maximale Zuwachsrate* auf die Periode stärksten Wachstums (s. Text). – Die Werte sind nach Meßreihen an vier Handschwingen (H 1, 3, 9, 10), zwei Armschwingen (A 8, 14) und vier Steuerfedern sowie nach Meßdaten aus den Mauserprotokollen ermittelt. Eingeklammerte Werte sind unzureichend belegt. – *Length, growth period and daily growth rate of primaries* (H), *secondaries* (A) *and tail feathers* (ST). *Growth period: number of days until* (a) *90 % of feather length is completed;* (b) *days until full length is completed, rounded to the nearest 5 days. Mean growth rate* (Zuwachsrate in mm, Mittel) *per day until 90 % of feather length is reached; maximum growth rate* (Zuwachsrate, Maximum) *per day during the early part when the feathers grow linearly (till 1/2–2/3 of total length is reached, cf. Sutter 1971). The values are based on continuous measurements (every 2 days in primaries H 1, 3, 9, 10, secondaries A 8, 14 and in 4 tail feathers; the other feathers were measured at intervals of usually 3–5 weeks). Values in brackets are based on insufficient data.*

		Mittlere Federlänge mm	Wachstumsdauer in Tagen (a) 90 % Federlänge	(b) Endlänge	Zuwachsrate in mm pro Tag Mittel	Maximum
H	11	330	53	65	5,6	6,2
	10	390	56	70	6,3	7,8
	9	420	56	70–75	6,7	8,2
	6–8	420–440	50–55	65–70	7,3–7,6	8,5–8,9
	4–5	310–345	37–41	50–55	7,4–7,5	8,0–8,3
	1–3	270–290	37	50	6,6–6,8	7,3–7,5
A	1–20	270–300	39–45	50–55	5,8–6,1	6,5–6,9
	21	250	42	50–55	5,4	–
	22	170	(30)	(40)	(4,5)	–
ST	1–6	230–240	38–42	50–55	5,1–5,5	5,6–5,8

die Länge der die Mauserfedern darstellenden Säulen bestimmen und damit die Spanne zwischen Beginn und Abschluß des Federwachstums verbildlichen.

Die Wachstumskurven der Storchschwingen verlaufen wie die der b-Schwingen des Fasans (Sutter 1971, Abb. 6): In einer ersten Phase, die etwa die Hälfte bis zwei Drittel des Gesamtzuwachses umfaßt, erfolgt das Wachstum bei konstanter täglicher Zunahme genau linear. In einer zweiten Phase sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit allmählich ab und die Kurve wird zunehmend flacher. Entsprechend diesem Kurvenverlauf werden für die *Wachstumsgeschwindigkeit* zwei Werte angegeben: einerseits die nur für die erste Wachstumsphase gültige *maximale* tägliche Zuwachsrate, andererseits die *mittlere* Zuwachsrate, die als Durchschnittswert für die Periode des Hauptwachstums (Fertigstellung von 90 % der Federlänge) berechnet wird (vgl. Sutter 1971). Die maximale Zuwachsrate erreicht am Handflügel des Storchs die beachtliche Höhe von 8 bis 9 mm pro Tag (H 4 bis 9). Ähnlich wie beim Fasan sind die Werte in der Mitte dieses Flügelteils am höchsten und fallen nach innen auf 7,3 mm (H 1), nach außen sogar auf 6,2 mm pro Tag (H 11) ab. Die Armschwingen wachsen deutlich langsamer (6,5 bis 6,9 mm/Tag) als die ebenso langen inneren Handschwingen. Noch geringer ist die tägliche Zuwachsrate der Steuerfedern (5,6 bis 5,8 mm/Tag), deren Daten vergleichsweise beigefügt sind.

TABELLE 2. Jährlicher Umfang der Schwingenmauser bei den fünf untersuchten Störchen. Angegeben ist die Zahl der links (l) und rechts (r) erneuerten Hand- und Armschwingen, die Summe für beide Flügel sowie der auf die Gesamtzahl von 66 Schwungfedern bezogene Prozentwert. In den beiden letzten Kolonnen findet man die nach Tab. 1 ermittelte Gesamtlänge der erneuerten Federn mit dem entsprechenden Prozentwert (100 % = 1976 cm). – *Annual moult of wing feathers in 5 storks. Primaries (*Handschwingen*) and secondaries (*Armschwingen*): number of feathers moulted in each calendar year in the left (*l*) and right (*r*) wing; sum of all wing feathers of both wings and the percentage moulted (total of wing feathers of both wings = 66 = 100 %); total length of all feathers moulted (*Gesamtfederlänge, cm*) and their percentage (mean total length of all 66 feathers = 1976 cm = 100 %).*

Individuum	Kalenderjahr	Handschwingen l	Handschwingen r	Armschwingen l	Armschwingen r	total erneuert Anzahl	total erneuert %	Gesamtfederlänge cm	%
555	2.	7	6	14	14	41	62	1184	60
	3.	9	8	14	14	45	68	1359	69
	4.	4	5	15	15	39	59	1101	56
	5.	9	7	18	18	52	79	1552	79
	6.	6	7	15	16	44	67	1276	65
	7.	5	5	13	13	36	54	1067	54
	8.	6	6	14	19	45	68	1308	66
	Mittel	6,4		15,1		43,1	65,3	1264	64,0
556	2.	6	8	11	10	35	53	1037	52
	3.	9	7	19	18	53	80	1521	77
557	2.	5	5	13	11	34	52	948	48
	3.	7	6	14	16	43	65	1299	66
635	2.	3	3	3	3	12	18	312	16
	3.	6	7	14	14	41	62	1285	65
	4.	6	5	13	13	37	56	1037	52
	5.	4	5	8	8	25	38	747	38
	6.	6	6	10	9	31	47	941	48
636	2.	4	4	4	4	16	24	423	21
	3.	8	8	16	17	49	74	1493	76
	4.	6	6	12	14	38	58	1096	55
	5.	5	5	9	7	26	39	796	40
	6.	6	6	18	15	45	68	1305	66
635/36	Mittel	5,5		10,5		32,0	48,5	943	47,7
Total	Mittel	6,0		12,7		37,5	56,8	1099	55,6

2. *Jährlicher Umfang der Mauser*

Wie im Abschnitt 5 auszuführen sein wird, setzte die jährliche Großgefiedermauser bei unseren Störchen zwischen Anfang März und Mitte Mai ein und dauerte in der Regel bis Oktober oder November. In dieser Zeit wurde jeweils nur ein Teil des Fluggefieders erneuert. In welchem Umfang das der Fall war und welche Variationsbreite sich bei den von uns untersuchten Individuen ergab, geht aus Tab. 2 hervor.

Der während sieben Mauserperioden kontrollierte Storch 555 hat an jedem Flügel jährlich 4 bis 9 Handschwingen (Mittel 6,4) und 13 bis 19 Armschwingen (Mittel 15,1) gewechselt. Insgesamt erfaßte die Mauser bei ihm je nach Jahr 54 % bis 79 % und im Durchschnitt 65 % oder rund zwei Drittel der Schwungfedern. Ähnlich verhielten sich seine Nestgeschwister 556 und 557. Die Störche 635 und 636 dagegen haben im Jahresdurchschnitt nur 5,5 Handschwingen und

10,5 Armschwingen oder ungefähr die Hälfte des Fluggefieders vermausert. Besonders gering war die Zahl der Mauserfedern im zweiten Kalenderjahr: an jedem Flügel nur je drei bis vier Hand- und Armschwingen. Für alle 21 Mauserperioden, die in der Tabelle verzeichnet sind, beträgt der Durchschnitt erneuerter Schwungfedern 57 %, bei einer Variationsbreite von 18 % (635: 2. Jahr) bis 80 % (556: 3. Jahr).

Die jährliche Mauserleistung läßt sich vielleicht besser veranschaulichen, wenn die Länge der erneuerten Federn zugrunde gelegt wird (Tab. 1, 2). Wie schon erwähnt, beträgt die Gesamtlänge des Fluggefieders beider Flügel rund 20 m. Davon wurden jährlich im Mittel 9,4 m (Störche 635, 636) bis 12,6 m (Storch 555) neu gebildet, im Gesamtdurchschnitt 11 m (56 %). Das Maximum betrug 15,5 m (79 %; 555: 5. Jahr), das Minimum 3,1 m (16 %, 635: 2. Jahr).

Ein differenzierteres Bild des jährlichen Mauserumfanges bietet Abb. 2. Man kann aus diesem Diagramm, das den Mauserstand am Ende jedes Kalenderjahres verzeichnet, vor allem auch Einzelheiten über die Sukzession der aufeinanderfolgenden Federgenerationen und über die Mauserhäufigkeit jeder Schwungfeder ablesen. Die horizontalen Federreihen entsprechen der Serie der Hand- und Armschwingen, während sich in vertikaler Richtung von unten nach oben die Befunde in den verschiedenen Kalenderjahren folgen. Wie die Mauserschemata von Heinroth (1898) lehnen sich die Diagramme in der Schrägstellung der Flügelabschnitte und in der spiegelbildlichen Anordnung an das Bild eines von oben gesehenen geöffneten Flügelpaares an.

Im Sinne einer Einführung in das von Jahr zu Jahr immer schwieriger durchschaubare Mausergeschehen sei im folgenden anhand des Diagrammes der Verlauf beim Storch 555 stichwortartig beschrieben. Auf die zeitliche Abfolge innerhalb der Mauserperiode und auf Besonderheiten der Mausersequenz können wir aber hier noch nicht eintreten. Es genüge an dieser Stelle der vorläufige Hinweis, daß die Handschwingen wie üblich in absteigender Folge, von innen nach außen mausern, während am Armflügel der Schwingenwechsel von drei Stellen ausgeht, vom Focus bei A 22 (oder 21) ebenfalls in Richtung von innen nach außen und von den Foci bei A 1 und A 5 in umgekehrter Richtung.

1. *Kalenderjahr:* Am Ende des ersten Kalenderjahres ist noch der vollständige Jugendflügel vorhanden, alle Hand- und Armschwingen gehören der mit a bezeichneten 1. Federgeneration an. Nur in diesem Stadium vor der ersten Großgefiedermauser ist der Flügel des Storchs einheitlich aus Federn derselben Generation zusammengesetzt.
2. *Kalenderjahr:* Erstmals ist ein Teil der Schwungfedern gewechselt worden. Als neue Federn finden wir *rechts* die Handschwingen H 1b–6b und die Armschwingen A 1b–3b, 5b–6b, 14b–22b (total 20 Federn, vgl. Tab. 2), *links* H 1b–7b sowie A 1b–2b, 5b–7b, 14b–22b (total 21 Federn). Von den Jugendfedern sind noch vorhanden: *rechts* H 7a–11a, A 4a, 7a–13a, und *links* H 8a–11a, A 3a–4a, 8a–13a. Diese Federn bleiben somit ein weiteres Jahr in Gebrauch.
3. *Kalenderjahr:* In der zweiten Mauserperiode sind alle noch verbliebenen a-Federn durch solche der b-Generation ersetzt worden. Gleichzeitig hat bereits der Austausch von b-Federn durch c-Federn begonnen. Auffallenderweise ist dabei links H 7 außer der Reihe gewechselt worden; wir werden auf diese Unregelmäßigkeit, die in der Folge beibehalten wird, anhand von Abb. 3 näher eingehen. Neu gewachsen sind *rechts:* H 1c–3c, 7b–11b sowie A 4b, 7b–13b, 17c–22c (total 22 Federn), *links* H 1c–4c, 7c, 8b–11b sowie A 3b–4b,

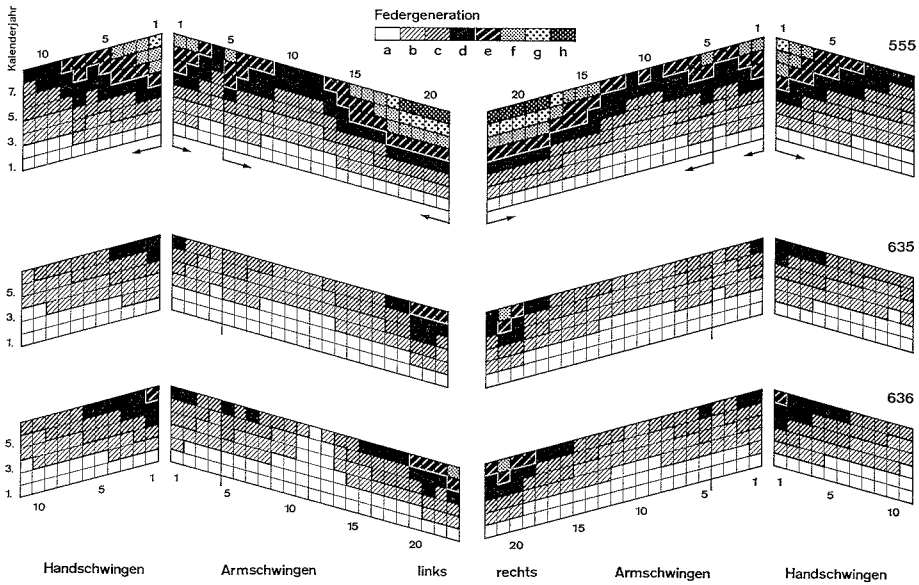

ABB. 2. Mauserstand am Ende jedes Kalenderjahres. In vertikaler Folge ist die Entwicklung in sechs (Störche 635, 636) bis acht (555) Jahren dargestellt. Die Felder repräsentieren die einzelnen Federn (11 Handschwingen, 22 Armschwingen; Storch 636 links mit 23 Armschwingen), wobei die Federgenerationen a–h unterschiedlich markiert sind. Zeigen zwei (oder mehr) übereinanderliegende Felder dieselbe Signatur, so ist die betreffende Feder zwei (oder mehr) Jahre lang getragen worden. Die Pfeile geben die Mauserrichtung an. (Die oben links von der Mitte stehende Ziffer 20 ist um ein Feld nach links zu verschieben). – *Stage of moult at the end of each calendar year over 8 (stork 555) and 6 years (635, 636), respectively. All remiges are given (horizontal axis) in consecutive years* (Kalenderjahr, *vertical axis). Each feather generation is indicated by a different shading* (Federgeneration, *a–h). If a feather was not moulted for e. g. two years it is indicated by the same shading in consecutive years. Arrows indicate the direction of moult. Stork 636 has 23 secondaries on its left wing.*

8b–13b, 17c–22c (total 23 Federn). Der Flügel zeigt nun folgende Zusammensetzung nach Federgenerationen: *rechts* H 1c–3c, 4b–11b sowie A 1b–16b, 17c–22c, *links* H 1c–4c, 5b–6b, 7c, 8b–11b, A wie rechts.

4. *Kalenderjahr:* Der Ersatz der 2. Federgeneration (b) ist weitergeführt, aber noch nicht beendet worden. Daneben sind an beiden Flügeln je sieben Federn der 4. Generation (d) erschienen, so daß das Fluggefieder nun aus Federn dreier Generationen besteht. Neu gewachsen sind *rechts* H 1d–2d, 4c–6c sowie A 1c–3c, 5c–7c, 13c–16c, 18d–22d (total 20 Federn), *links* H 1d–2d, 5c–6c, A wie rechts (total 19 Federn). Mauserstand am Ende des Jahres: *rechts* H 1d–2d, 3c–6c, 7b–11b sowie A 1c–3c, 4b, 5c–7c, 8b–12b, 13c–17c, 18d–22d, *links* H 1d–2d, 3c–7c, 8b-11b, A wie rechts.

5. *Kalenderjahr:* Gegenüber anderen Jahren sind bedeutend mehr Schwingen gewechselt worden. Bis auf eine letzte b-Feder (H 11 rechts), die schon zwei Jahre in Gebrauch steht, ist keine Schwinge dieser Generation mehr vorhanden. Am stärksten vertreten sind nun c- und d-Federn. Von der neu erschienenen e-Generation finden wir jederseits an der Hand eine und am Arm fünf Federn. Neu gewachsen sind *rechts* H 1e, 3d–4d, 7c–10c sowie A 1d–2d,

4c, 5d, 8c–12c, 14d–17d, 18e–22e (total 25 Federn), *links* H 1e, 3d–5d, 7d, 8c–11c, A wie rechts (total 27 Federn). Mauserstand am Ende des Jahres: *rechts* H 1e, 2d–4d, 5c–10c, 11b sowie A 1d–2d, 3c–4c, 5d, 6c–13c, 14d–17d, 18e–22e, *links* H 1e, 2d–5d, 6c, 7d, 8c–11c, A wie rechts.

6. *bis 8. Kalenderjahr:* Während im 5. Jahr am rechten Handflügel erstmals vier Federgenerationen vertreten waren, trifft dies fortan für alle Flügelabschnitte zu. Im 8. Kalenderjahr erhöht sich die Generationenzahl an den beiden Armflügeln sogar auf fünf, indem d-, e-, f-, g- und h-Federn nebeneinander stehen. Dazu beigetragen hat die unterdurchschnittliche Mauserfrequenz im 7. Kalenderjahr (Tab. 2). Im übrigen läuft die Mauserentwicklung, wie dem Diagramm zu entnehmen ist, im bisherigen Sinn weiter, so daß wir nicht mehr auf Einzelheiten einzugehen brauchen.

Die Störche 635 und 636, deren Flügeldiagramme ebenfalls in Abb. 2 wiedergegeben sind, unterscheiden sich wie schon erwähnt durch geringeren jährlichen Mauserumfang. Der Austausch der Federgenerationen vollzieht sich entsprechend langsamer und führt zu verlängerter Tragdauer der Federn, doch davon abgesehen nimmt er fast denselben Verlauf wie bei Storch 555. Abweichungen bestehen im Bereich der innersten Armschwingen (s. unten). Außerdem fällt 636 durch ungewöhnlichen Mauserverlauf am linken Armflügel auf: A 11a und 13a sind erst nach fünfjähriger Tragdauer ersetzt worden, während A 12a noch am Ende des sechsten Jahres auf Erneuerung wartet. Die Störung könnte mit dem Umstand zusammenhängen, daß der linke Flügel dieses Storchs 23 Armschwingen zählt, also eine zusätzliche Feder aufweist, deren Standort möglicherweise in dem von der Mauser ausgesparten Mittelfeld zu suchen ist. Daß die überzählige Schwinge am Innenrand des Armflügels angefügt worden wäre, ist weniger wahrscheinlich, denn in diesem Bereich verlief die Mauser an beiden Flügeln annähernd symmetrisch. Die Schwingen A 14–23 des linken Flügels wären demnach A 13–22 rechts homolog, ungeachtet der um eine Einheit verschobenen Ordnungszahlen. Für Tabelle 3 erfolgte die Bewertung in diesem Sinne. Weitere Aspekte des Mauserumfangs ergeben sich in Verbindung mit dem zeitlichen Ablauf der Mauser (S. 176, 178).

3. *Tragdauer der Schwungfedern*

Jährlicher Mauserumfang und Tragdauer der Federn sind Größen, die direkt voneinander abhängen. Aus den in Tab. 2 angegebenen Mittelwerten über den Mauserumfang läßt sich ableiten, daß je nach Individuum die Schwungfedern durchschnittlich 1,5 bis 2 Jahre lang getragen werden. Dem Gesamtmittel von rund 57 % entspricht eine Tragdauer von 1,75 Jahren, welcher Durchschnitt sich beispielsweise ergibt, wenn eine Schwinge in drei von vier Mauserzyklen nach zweijähriger und in einem Zyklus nach einjähriger Tragdauer erneuert wird. Das Durchschnittsverhalten sagt aber wenig aus, da die Mauserhäufigkeit durchaus nicht gleichmäßig über den Flügel verteilt ist, sondern von Feder zu Feder erheblich schwanken kann.

Wie das Studium des Diagramms Abb. 2 und der Vergleich mit Tab. 3 lehren, liegt den Unterschieden eine einfache Gesetzmäßigkeit zugrunde. Federn, die den Mauserfocus bilden, werden bevorzugt gewechselt, während mit zunehmender Entfernung vom Focus sich der Erneuerungsrhythmus mehr und mehr verlangsamt. Diese Tendenz kommt in der Zusammenstellung der Werte über die mittlere Tragdauer (Tab. 3) sehr klar zum Ausdruck. Am Handflügel beginnt

TABELLE 3. Tragdauer der Schwungfedern. Angegeben ist die Verteilung der Einzelfälle auf die Tragdauer-Klassen von 1 bis 3 Jahren und die daraus berechnete mittlere Tragdauer. Berücksichtigt sind alle fünf Versuchsstörche, soweit ihre Federn abgeschlossene Tragperioden aufwiesen. Von Storch 636 ist jedoch das Mittelfeld des linken Armflügels (A 11–13) mit a-Federn, die 5 und 6 Jahre lang getragen wurden (Abb. 2), nicht in die Zusammenstellung aufgenommen worden (vgl. Text). – *Period during which wing feathers are worn before moulted. Frequency distribution (*1, 2, 3 *years) for primaries (*H 1–11*) and secondaries (*A 1–22*) and the means (in years;* mittlere Tragdauer*) are given. Included are only the feathers of all individuals that were shed before the end of the study. Stork 636 did not moult the first (juvenile) secondaries A 11–13 of the left wing during 5 and 6 years (cf. fig. 2); they are not included in the table.*

Feder No.	Gruppierung nach Tragdauer in Jahren 1	2	3	Mittlere Tragdauer (Jahre)	Feder No.	Gruppierung nach Tragdauer in Jahren 1	2	3	Mittlere Tragdauer (Jahre)
H 11	–	8	8	2,5	A 5	12	18	–	1,6
10	–	12	6	2,3	6	5	22	–	1,8
9	–	16	2	2,1	7	3	17	2	2,0
8	1	17	2	2,1	8	2	15	4	2,1
7	3	18	–	1,9	9	–	14	6	2,3
6	6	16	–	1,7	10	1	12	7	2,3
5	10	15	–	1,6	11	–	12	6	2,3
4	15	13	–	1,5	12	1	12	5	2,2
3	18	12	–	1,4	13	2	14	4	2,1
2	22	12	–	1,4	14	6	19	1	1,8
1	28	8	–	1,2	15	11	19	–	1,6
					16	13	17	–	1,6
					17	17	14	–	1,5
					18	24	9	–	1,3
A 1	15	15	–	1,5	19	30	6	–	1,2
2	11	18	–	1,6	20	34	4	–	1,1
3	2	18	2	2,0	21	38	2	–	1,1
4	1	13	6	2,3	22	35	4	–	1,1

die Reihe bei H 1 mit 1,2 Jahren Tragdauer und endet bei H 11 mit 2,5 Jahren, dem höchsten am ganzen Flügel festgestellten Wert. Am äußeren Armabschnitt wiederholt sich dasselbe innerhalb der vier Stufen von A 1 mit 1,5 Jahren zu A 4 mit 2,3 Jahren. Entsprechendes gilt für den Hauptteil des Armflügels mit den peripheren Mauserfoci bei A 5 und A 22 (mit Nachbarfedern), von denen aus der Federwechsel konvergent zur Mitte fortschreitet, wo man denn auch die längste Tragdauer findet (A 9–11: 2,3 Jahre). Die beiden Ausgangsstellen sind einander hinsichtlich Tragdauer allerdings nicht gleichwertig. Der inneren (A 20/22) mit fast jährlichem Wechsel (Mittel 1,1 Jahre) steht die äußere (A 5) mit 1,6 Jahren gegenüber. Dieser letztere Wert wird im inneren Bereich erst von den Schwingen A 15/16 sowie annähernd von A 17 erreicht. Somit hebt sich eine etwa fünf Federn zählende innerste Armschwingengruppe, die den Schirmfedern entspricht, durch kürzere Tragdauer von den übrigen Schwungfedern ab. Am schönsten zeigt der Storch 555 diese Abgrenzung: rechts erneuerte er A 18–22 jedes Jahr und links war das mit einer Ausnahme der Fall (Abb. 2). Weniger regelmäßig verlief der Wechsel der inneren Armschwingen bei den Störchen 635 und 636, wo sich nur A 20–22 bzw. 19–22 durch etwas beschleunigten Mauserrhythmus auszeichnen und keine scharfe Abgrenzung gegen das Mittelfeld des Armflügels erkennbar ist. Angesichts dieser Unter-

schiede muß die Frage offen bleiben, ob der von Storch 555 befolgte Modus der Artnorm näher kommt als der der beiden anderen Individuen, oder ob das Mauserverhalten im inneren Armbereich allgemein als sehr variabel zu gelten hat.

4. Mausersequenz und Staffelung der Mauserzyklen

Erstrecken sich die Mauserzyklen wie beim Storch über mehr als ein Jahr, so führt dies zu einem recht komplizierten Mauserverlauf, dessen Gesetzmäßigkeiten nicht leicht zu erkennen sind. Die Mausersequenz läßt sich nur sicher ermitteln, wenn es gelingt, den Ablauf wie bei den Altreuer Störchen von Anfang an lückenlos zu erfassen. Das Ergebnis ist den hier wiedergegebenen Mauserdiagrammen zu entnehmen (Abb. 3–5). In der Horizontalachse der Darstellungen sind die Hand- und Armschwingen des linken und des rechten Flügels aufgetragen, entsprechend der Anordnung in Abb. 2, während in der Vertikalachse von unten nach oben der zeitliche Ablauf abzulesen ist.

Wir gehen wiederum von den Verhältnissen bei Storch 555 (Abb. 3) aus. 1967, in der *ersten Mauserperiode*, beginnt um den 20. März die Erneuerung der ersten (a-) Federgeneration. Den Anfang machen H 1 und A 22 (bzw. 20–22), von welchen Foci aus die Mauser deszendent (von innen nach außen) fortschreitet. Sobald der Wechsel bei H 4 oder 5 und innen bei A 18 oder 17 angelangt ist, kommt er auch im äußeren Armbereich in Gang. Dort werden gleichzeitig oder auch nacheinander die beiden Foci bei A 1 und A 5 aktiv, von denen aus die Mauser in aszendenter Richtung (von außen nach innen) verläuft. Nachdem an der Hand rechts sechs und links sieben Schwingen und am Arm je zwei in den beiden äußeren und neun in der inneren Mausergruppe erneuert worden sind, fallen während einer mehrwöchigen Pause zunächst keine weiteren Federn mehr aus; Ende Oktober und Anfang November folgen aber als Nachzügler noch die Schwingen A 3 rechts und A 7 links.

Die *zweite Mauserperiode* setzt im März 1968 ein. Der Wechsel der a-Schwingen wird genau dort, wo er im Herbst unterbrochen worden ist, wieder aufgenommen und im Laufe der nächsten Monate zum Abschluß gebracht: Erfaßt werden an der äußeren Hand die verbliebenen Jugendschwingen in deszendenter, am Arm die Außengruppe (A 3a–4a bzw. 4a) in aszendenter und die Mittelgruppe (A 8a–13a bzw. 7a–13a) in konvergenter Richtung. Im Diagramm wird deutlich, wie sich die Mauseretappen der beiden Jahre zum Bild eines einfachen,

ABB. 3. Zeitlicher Verlauf der 1. bis 7. Schwingenmauser von Storch 555. Auf der Abszisse sind die Schwingen des linken und rechten Flügels aufgetragen, auf der Ordinate die Jahrespentaden, die rechts auch in Monate (Ziffern) umgeschrieben sind. Die in der Mauser erneuerten Federn sind durch Säulen dargestellt, deren Basis den Wachstumsbeginn und deren Länge die Wachstumsdauer (nach Tab. 1) angibt. Derselben Generation angehörende Federn sind durch eine besondere Signatur markiert und untereinander mit Linien verbunden, wobei entsprechend dem Mauserverlauf die drei Gruppen H 1–11, A 1–4 und A 5–22 gebildet sind. Störungen der Sequenz vgl. S. 173. – *Course of feather renewal in the first seven years of moult (1967–73), stork 555. The primaries* (Handschwingen) *and secondaries/tertials* (Armschwingen) *are given on the horizontal axis. The time of year (vertical axis) is given in 5-day-intervals* (Pentaden, *left side) and months (right side). The moulted feathers are indicated by columns, their bottom indicating the start and their height the period of feather growth (cf. Tab. 1), respectively. Feathers of each generation (b–h) are marked by shading and connected by a vertical line. According to the course of moult H 1–11, A 1–4 and A 5–22 are grouped.*

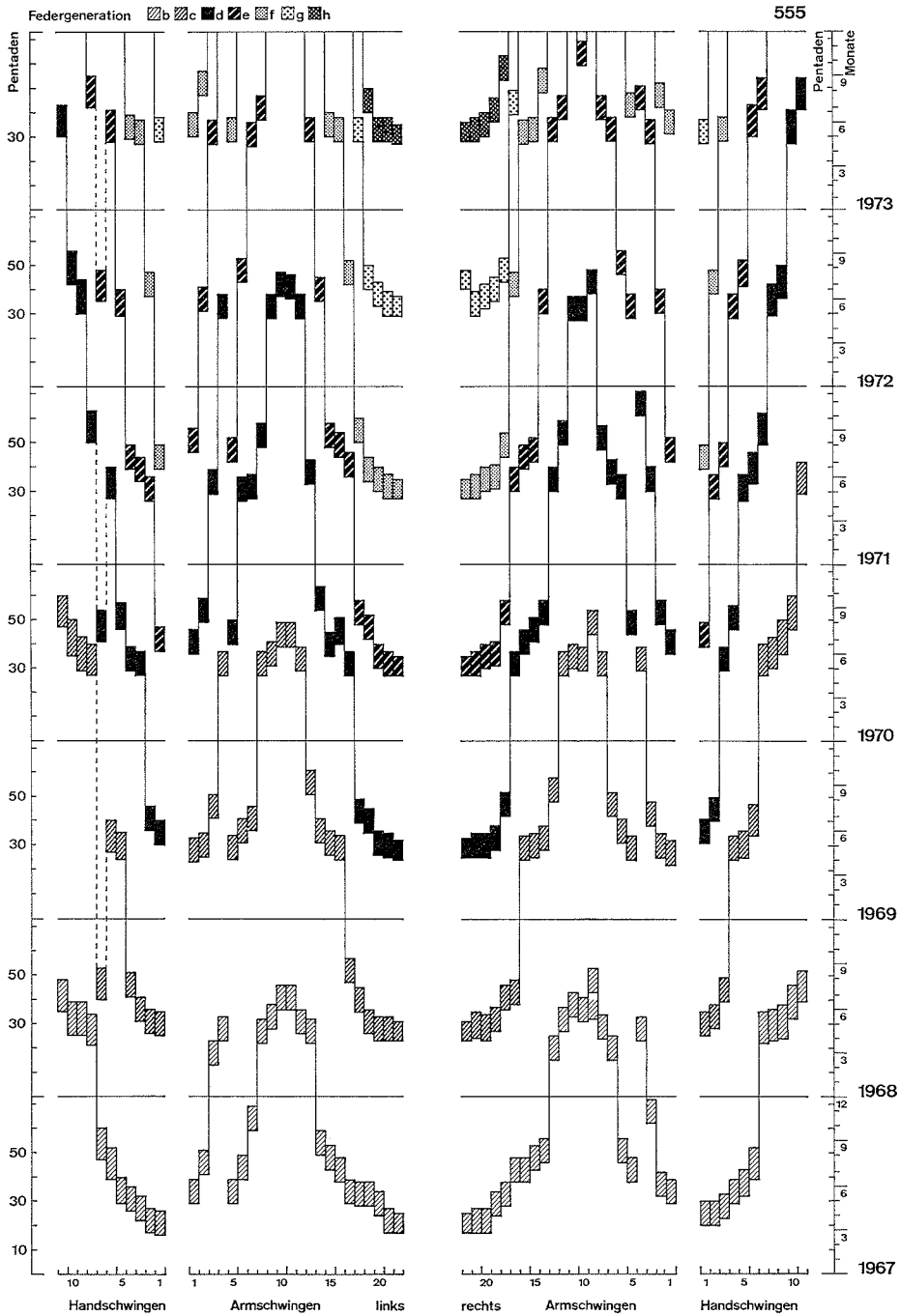
Federgeneration b c d e f g h
555
Pentaden
Monate
1973
1972
1971
1970
1969
1968
1967
Handschwingen
Armschwingen
links
rechts
Armschwingen
Handschwingen

ABB. 3

geschlossenen Ablaufs zusammenfügen. Der Vergleich mit den späteren Mauserzyklen unseres Storchs und den Verhältnissen bei den anderen Individuen zeigt, daß dieser Verlauf sich überall in gleicher Weise wiederholt und somit das Grundmuster der Storchmauser darstellt. Daneben kündigt sich in dieser Mauserperiode eine weitere Eigenschaft der Storchmauser an: Bevor der erste Mauserzyklus beendet ist, kommt bei H 1 und A 22 bereits ein zweiter in Gang. Damit ist die *Staffelung der Mauserzyklen* eingeleitet, von der die ursprüngliche Sequenz von Jahr zu Jahr in steigendem Maße überlagert wird.

Am einfachsten läßt sich diese Entwicklung am rechten Handflügel verfolgen (Abb. 3 rechts). Zunächst fällt auf, daß die einander folgenden Mauserstaffeln in den sieben Beobachtungsjahren zeitlich mehr und mehr auseinandergezogen und die jährlichen Mauserschritte dabei immer kleiner werden. Die erste oder b-Staffel (S. 162) erstreckt sich über zwei Jahre, die c-Staffel über vier, die d-Staffel über fünf Jahre, und die e-Staffel, die nach vier Jahren erst bei H 7e angelangt ist, dürfte ihr Ziel nicht vor dem sechsten Jahr erreicht haben. Obwohl die Staffeln langsamer vorrücken, nimmt beim Mauserzentrum H 1 fast jedes Jahr eine neue Staffel ihren Anfang. Dadurch verringert sich der Abstand der Staffeln, und die Zahl der im Handflügel vertretenen Federgenerationen steigt von zwei (1968) auf vier (1971) und kann während der Mauser vorübergehend sogar fünf erreichen (1973: außen noch H 11c, innen schon H 1g). Am linken Flügel weist die Sequenz bei H 7 eine Störung auf, die sich, nachdem sie in der c-Staffel erstmals aufgetreten ist, in den nachfolgenden Staffeln wiederholt (S. 173). Im übrigen bleibt die deszendente Folge in jeder Staffel streng gewahrt: Die Fortsetzung der Mauser nach der Winterpause geschieht an beiden Flügeln stets anschließend an die in der vorangegangenen Mauserperiode jeweils zuletzt gewechselte Feder. In der Terminologie von E. & V. Stresemann (1966) liegt somit der Modus einer *kontinuierlichen Staffelmauser* vor.

Grundsätzlich dieselbe Entwicklung wie an der Hand vollzieht sich am Armflügel. Auch hier wird eine vielstufige Staffelmauser mit sehr eng aufeinanderfolgenden Mauserzyklen aufgebaut. Obwohl die zugrundeliegende Sequenz mit drei Foci und gegenläufigen Mauserrichtungen komplexer ist und zudem bei der hohen Zahl von 22 Armschwingen Unregelmäßigkeiten eher zu erwarten wären, findet man auch bei den Armstaffeln fast durchwegs einen völlig geregelten Verlauf. Der Ausgangspunkt der einzelnen Staffel liegt stets beim inneren Mauserfocus, wobei der Vorsprung gegenüber den äußeren Foci von Staffel c an jeweils ein Jahr und bei Staffel f zwei Jahre beträgt. Die Laufzeit einer Staffel steigt beim Storch 555 von der c- zur e-Staffel von drei Jahren auf mindestens fünf Jahre; gewöhnlich ist sie um ein Jahr kürzer als die der entsprechenden Handschwingen-Staffel.

Die Mauser der beiden Störche 556 und 557, Nestgeschwister von 555, konnte nur während zwei Jahren verfolgt werden. In dieser Zeit ist der Verlauf ganz ähnlich wie bei ihrer Schwester. Bei 556 setzt sich jedoch in der ersten Mauserperiode der Schwingenwechsel noch deutlicher in den Winter hinein fort (Abb. 4). Völlige Mauserruhe stellt sich bei diesem Exemplar nur am linken Flügel ein, während rechts bis zum Frühjahr stets mindestens eine wachsende Schwinge vorhanden ist.

Aus dem Mauserdiagramm der Störche 635 und 636 (Abb. 5) läßt sich entnehmen, welches Ausmaß die individuelle Variation annehmen kann, ohne daß dadurch der Mausermodus verändert würde. So hebt sich beispielsweise die

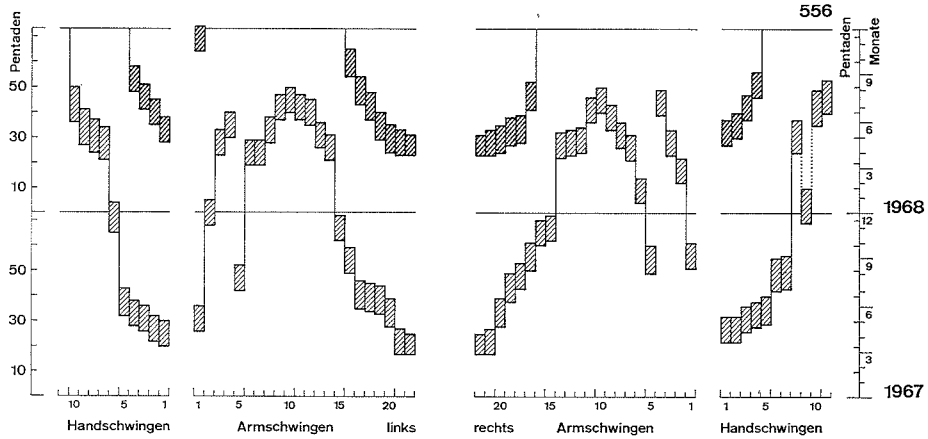

ABB. 4. Zeitlicher Verlauf der 1. und 2. Mauser von Storch 556. Darstellungsweise wie in Abb. 3. Auffallend ist hier die Fortsetzung des Federwechsels während des Winterhalbjahrs und der relativ große Unterschied zwischen linkem und rechtem Flügel. – *Course of feather renewal in the first and second year of moult, stork 556. As fig. 3. Note that moult continues during winter, and the marked differences between the right and left wing.*

erste Staffel weniger deutlich von den späteren ab, da ihre Laufzeit nicht zwei, sondern drei Jahre beträgt. Die bei 555 gefundene, geradezu modellhafte Entwicklung vom einfachen zum komplizierteren Verlauf wird somit nicht von allen Individuen in derart ausgeprägter Weise durchlaufen. Eine weitere Besonderheit der Exemplare 635/36, der geringe jährliche Mauserumfang, ist bereits erwähnt worden (S. 165). Auf das allgemeine Mausermuster wirken sich solche Abweichungen nicht aus. Nur die im Bereich der zwei oder drei innersten Armschwingen zu beobachtenden Unregelmäßigkeiten betreffen die Sequenz. Möglicherweise ist am Ellbogen die Lage des Mauserfocus weniger genau fixiert als bei den anderen Foci, so daß die Mauser individuell oder nach Jahr von irgendeiner der drei Federn A 20, 21 und 22 ausgehen kann. Vielleicht sind aber auch durch äußere Einwirkung verursachte Störungen im Spiel. Erfahrungsgemäß sind wachsende Mauserfedern im Ellbogengebiet besonders verletzlich, weshalb es hier leicht zu Ersatzbildungen und damit zu Verschiebungen in der Mauserfolge kommen kann. Jedenfalls sollen die Unregelmäßigkeiten, die auf ganz wenige Federn beschränkt bleiben, nicht überbewertet werden.

In diesem Zusammenhang sei etwas eingehender auf zwei *Fälle gestörter Sequenz* bei Storch 555 eingegangen. Auf den ersten wurde schon hingewiesen: Aus unbekanntem Grund ist die Schwinge H 7 links im Rahmen der c-Staffel vorzeitig erneuert worden (Abb. 3). In den nachfolgenden Staffeln wurde diese Verschiebung bemerkenswerterweise beibehalten, doch unter zunehmender Reduktion des zeitlichen Vorsprungs. H 7c erschien kurz vor 4c, H 7d deutlich nach 4d und H 7e nach 5e, so daß die anfänglich mehr als zwei Federeinheiten betragende Verschiebung nach vier Jahren auf eine Einheit zurückgegangen war. Die Schwinge H 7 hat also einerseits den normalen zweijährigen Mauserrhythmus – wenn auch zeitlich versetzt – beibehalten, während sich andererseits ein regulierender Einfluß geltend zu machen schien, der möglicherweise

zur Wiedereingliederung in den Zyklus geführt hat. Wenn diese Deutung richtig ist, müßte das heißen, daß an der Steuerung der Mauser nicht nur im einzelnen Federfollikel ablaufende, zeitabhängige Prozesse (im Sinne von Ashmole 1968) beteiligt sind, sondern auch diesen übergeordnete, wohl gradientenartige Mechanismen. Im zweiten Beispiel kommt das weniger zum Ausdruck. Es betont vielmehr, daß der Follikel eine verhältnismäßig unabhängige Einheit mit eigenem Mauserrhythmus darstellt: Die Armschwinge A 9b rechts wuchs nach Kontrollen am 23. Juni und 11. Juli 1968 normal heran, am 2. August jedoch befand sich an ihrer Stelle eine Lücke und eine Woche später ein neuer Keim. Er darf angenommen werden, daß A 9b, kurz bevor sie ausgewachsen war, eine Beschädigung erlitten hat und abgestoßen worden ist, worauf der Follikel eine Ersatzfeder bildete. Das geschah etwa 50 bis 60 Tage nach der normalen Mauser. Diese geringfügige zeitliche Verschiebung gegenüber den Nachbarfedern blieb, wie das Diagramm zeigt (Abb. 3), über mindestens zwei weitere Mauserzyklen hinaus und damit während vier Jahren erhalten. Aus beiden Beispielen geht hervor, welch aufschlußreiche Einblicke in den Mausermechanismus sich bei mehrjähriger Erfassung individueller Mauserabläufe gewinnen lassen.

Nachdem wir bisher den Blick in erster Linie auf die Gesetzmäßigkeiten des Mauserverlaufs und deren Herleitung gerichtet haben, sollen nun noch *die Auswirkungen dieses besonderen Mausermodus auf den Federwechsel* erörtert werden. Die enge Staffelung der Mauserzyklen hat vor allem zur Folge, daß die Zahl der Mauserfoci von ursprünglich vier pro Flügel bis auf das Dreifache gesteigert werden kann. So geht der Federwechsel von Storch 555 in der zweiten und dritten Mauserperiode an der Hand von zwei und am Arm von vier Stellen aus. In den späteren Jahren sind es an der Hand drei bis vier, am Arm sechs bis acht Foci. Dabei ist zwischen den ursprünglichen, in jedem Mauserzyklus wiederkehrenden Foci bei H 1, A 1, A 5 und A 20/22 und denjenigen zu unterscheiden, die sich von Fall zu Fall aus der Stufung der Mauserstaffeln ergeben: erstere bezeichnen wir als *Hauptfoci,* letztere als *Nebenfoci* (S. 163). Aus Abb. 3 geht hervor, daß an der Hand bis drei und am Arm bis fünf (in einem Fall sogar sieben) Nebenfoci auftreten können. Dadurch entsteht ein völlig veränderter Mauserablauf. Der Wechsel schreitet nicht mehr wie im ersten und zweiten Mauserjahr fortlaufend von einer Feder zur nächsten weiter, sondern erfaßt beinahe simultan eine Vielzahl an getrennten Stellen stehender Federn. Das kann in zwei mitunter deutlich voneinander abgesetzten Schüben geschehen, indem die Mauser erst auf eine weitere Serie von Federn übergreift, nachdem die erste ganz oder nahezu fertiggestellt ist. Solche Mauserbilder sind bei Storch 555 besonders deutlich im 6. und 7. Mauserjahr (Abb. 3, 1972 und 1973) zu erkennen.

Die Entwicklung vom juvenilen zum adulten Mausermodus erfordert beim Storch mehrere Jahre und zielt offenkundig darauf hin, die Mauserfedern über die ganze Flügellänge zu verteilen, also die Nachbarschaft wachsender Federn möglichst zu vermeiden. Diese Art des Federwechsels findet man bei den meisten gleit- und segelfliegenden Großvögeln. Sie dürfte es ihnen ermöglichen, ohne wesentliche Beeinträchtigung des Flugvermögens die Zahl gleichzeitig heranwachsender Schwingen so weit zu erhöhen, daß das jährliche Mauserprogramm innert angemessener Frist bewältigt werden kann (V. & E. Stresemann 1960). Wir werden darauf in der Diskussion zurückkommen.

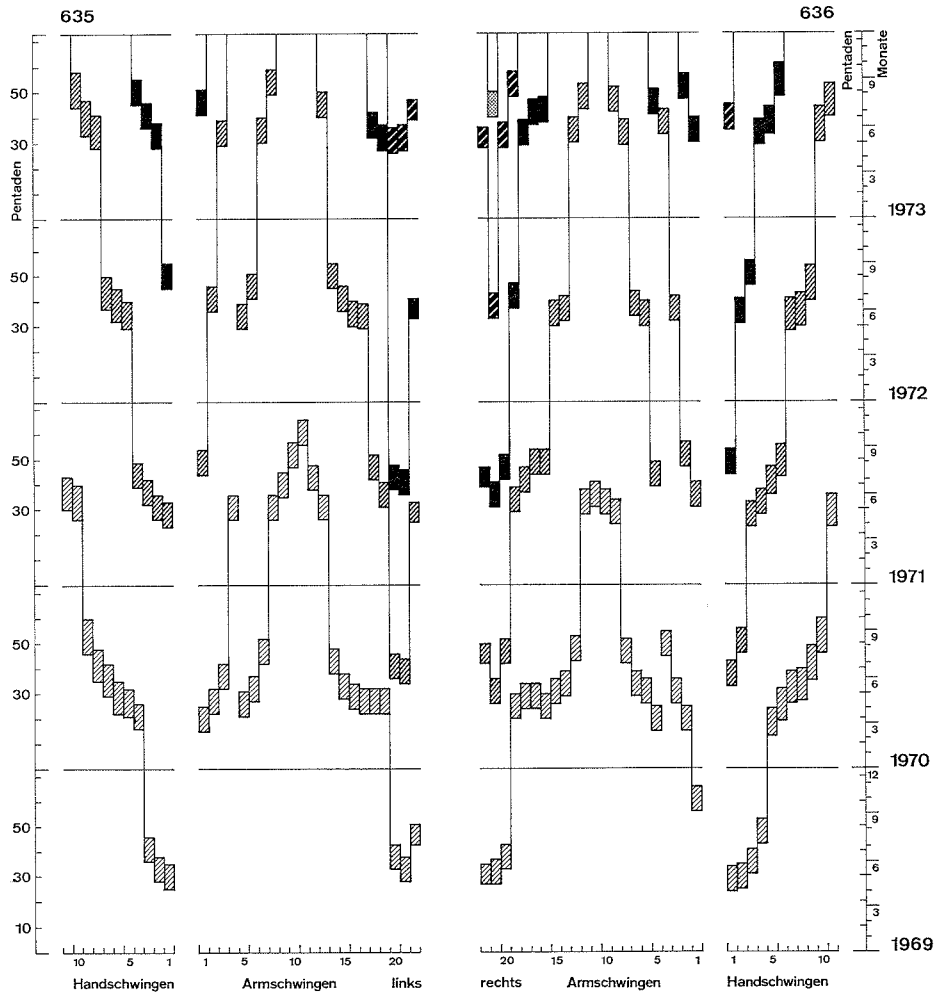

ABB. 5. Zeitlicher Verlauf der 1. bis 5. Mauser der Störche 635 (linker Flügel) und 636 (rechter Flügel). Darstellungsweise wie in Abb. 3. Der geringe Umfang der ersten Mauser hat zur Folge, daß sich der erste Mauserzyklus über drei Jahre erstreckt. Auf den gegenüber 555 abweichenden Verlauf im inneren Armbereich wird im Text näher eingegangen. – *Course of feather renewal in the first five years of moult, storks 635 (left wing) and 636 (right wing). As fig. 3. Due to the small amount of moulting in 1969 the completion of the first series lasts for 3 years. The differences in the tertials in comparison with stork 555 are discussed in the text.*

5. Zeitlicher Mauserverlauf

Die nachfolgend zusammengestellten Angaben über die Chronologie der Mauser beziehen sich fast ausschließlich auf die drei Störche 555, 635 und 636 (Abb. 3, 5, 6). Die pentadenweise klassierten Unterlagen sind hier auf Kalenderdaten umgeschrieben, wobei die Fünftagesabschnitte durch den in der Pentadenmitte gelegenen Tag repräsentiert werden. Als Beginn der Mauser gilt

der Wachstumbeginn der erstvermauserten, als Mauserende der Wachstumsabschluß der letztvermauserten Schwungfeder.

Der *Mauserbeginn* bewegte sich zwischen dem 4. März und 18. Mai. Bei allen drei Individuen nahmen die jährlichen Verschiebungen einen ähnlichen Verlauf. Im jugendlichen Alter neigten sie zu früherem Beginn, während sich etwa von der vierten Mauser an ein ziemlich feststehender Termin um den 12. Mai einpendelte. Storch 555 begann in der ersten Mauserperiode am 19. 3., in der zweiten am 4. 3., in der dritten am 18. 4. und in den letzten vier Jahren zwischen dem 8. und 13. 5. Die Exemplare 635/36 wichen nur darin ab, daß die erste, bei ihnen auf nur wenige Schwungfedern beschränkte Mauser erst am 28. 4./3. 5. einsetzte. Die weiteren Daten lauten: 4./9. 3. 1970, 23. 4. 1971, 13. 5. 1972 und 8./18. 5. 1973.

Das *Mauserende* lag zwischen dem 15. September und 24. Dezember, im Durchschnitt am 2. November. Gegenüber dem Mauserbeginn ist die Variationsbreite etwas größer. Hinweise auf altersabhängige Verschiebungen fehlen hier.

Die *Gesamtdauer* der jährlichen Mauserperiode erreichte in den ersten beiden Jahren im Durchschnitt 245 Tage (220 bis 280 Tage, ohne die Daten des ersten Mauserjahres von 635/36). Für die weiteren Jahre ergab sich ein Mittel von 180 Tagen (n = 11) und eine Variationsbreite von 140–225 Tagen. Der schon aus den Diagrammen sich ergebende Eindruck, daß die Mauser eine zeitliche Straffung erfährt, sobald einmal die Staffelung voll ausgebildet ist, wird durch diese Werte bestätigt.

Anhand von Abb. 6 wird versucht, in die Darstellung des zeitlichen Ablaufs auch die *Mauserleistung* einzubeziehen. Wohl die beste Methode, diese zu quantifizieren, wäre die Ermittlung der pro Zeiteinheit gebildeten Federtrockensubstanz (Seel 1976). Solches Material steht uns nicht zur Verfügung. Wir verwenden stattdessen den Zuwachs an Gesamtfederlänge, der für Zeitabschnitte von je fünf Pentaden bestimmt wurde. Als Unterlage dazu diente eine anhand der Wachstumskurven der Hand- und Armschwingen erstellte Tabelle, aus der die in Abständen von fünf Tagen angegebenen Federlängen entnommen wurden.

In der Diagrammreihe des Storchs 555 (Abb. 6 links) ist zunächst die oben erwähnte Verschiebung des Mauserbeginns im Laufe der ersten drei Mauserjahre und dessen Stabilisierung vom vierten Jahre an zu erkennen. Daneben zeichnet sich ein zweiter, ebenfalls altersabhängiger Vorgang ab, der die *zeitliche Verteilung der Mauserleistung* betrifft. Im ersten Mauserjahr verläuft die Kurve auffällig flach und erreicht das wenig ausgeprägte Maximum erst gegen Mitte der Mauser. Daraus geht hervor, daß die Neubildung von Schwungfedern verhältnismäßig gleichmäßig über die ganze Periode verteilt ist. Später wird das anders. Das Schwergewicht verschiebt sich in die erste Mauserhälfte, und es entsteht eine ausgesprochen rechtsschiefe Verteilung mit dem Maximum bereits im zweiten 5-Pentaden-Abschnitt. Dasselbe Bild zeigen die Diagramme der Störche 635/36. Für die drei Exemplare zusammen resultiert vom dritten Mauserjahr an folgende Durchschnittsverteilung: Die ersten 50 % der jährlichen Mauserleistung werden innert 60 Tagen erbracht, 105 Tage nach Mauserbeginn sind rund 80 % erreicht, und 75 Tage später findet die insgesamt 180 Tage umfassende Mauserperiode ihren Abschluß. Bezogen auf den Mauserbeginn am 12. Mai (Mittel ab viertem Mauserjahr) heißt das, daß die Teilerneuerung des Fluggefieders am 11. Juli etwa zur Hälfte, am 25. August etwa zu vier Fünfteln und am 8. November voll verwirklicht war.

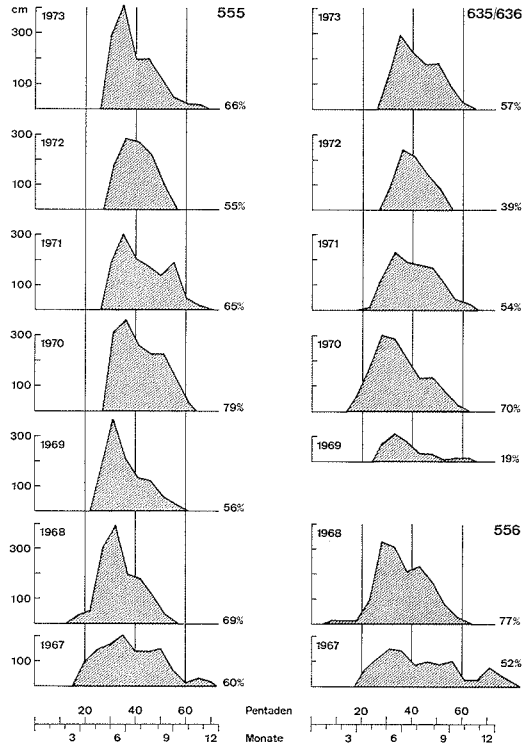

ABB. 6. Zeitliche Verteilung der Mauserleistung der Störche 555 (1.–7. Mauserjahr), 556 (1.–2. Mauserjahr) und 635/36 (1.–5. Mauserjahr, Mittelwerte). Als Mauserleistung gilt die Summe der während je fünf Pentaden (25 Tagen) neu gebildeten Federlängen. Der erste 5-Pentaden-Abschnitt wird jeweils von der Pentade des Mauserbeginns an gerechnet. Jahrespentaden und Monate sind auf der Abszisse, der Zuwachs der Gesamtfederlänge auf der Ordinate aufgetragen. Zu jedem Diagramm ist die prozentuale jährliche Mauserleistung (Tab. 2, letzte Kolonne) angegeben. – *Seasonal variation in the growth-rate of flight feathers (accumulated lenght per 25-day-periods, i. e. 5* Pentaden*). Percentages in the figures: Length of all feathers moulted in each calendar year as a proportion of the total length of all feathers (as Tab. 2, last column).*

Überträgt man diese Daten auf den Jahreszyklus freilebender Adultstörche, so würde der Schwingenwechsel während der Bebrütungszeit einsetzen, während der Jungenaufzucht den Höhepunkt erreichen und bis zum Wegzug im letzten Augustdrittel zum überwiegenden Teil vollzogen sein. Der danach noch verbleibende Zuwachs an Gesamtfederlänge verteilte sich bei den Altreuer Störchen auf zweieinhalb Monate. In dieser Zeit fielen nur noch ganz vereinzelte Schwingen aus. Im Durchschnitt wurde ab viertem Mauserjahr (n = 8) die drittletzte Schwinge am 15. August, die vorletzte am 25. August und die letzte am 5. September abgeworfen. Die Variabilität ist allerdings groß (die entsprechenden individuellen Daten von Storch 555 lauten: 20. 8. – 4. 9. – 25. 9.), weshalb diese Werte mit allem Vorbehalt aufzunehmen sind, zumal sie von Gefangenschaftsvögeln stammen.

Schon mehrfach ist auf den verfrühten Mauserbeginn hingewiesen worden,

der vor allem im ersten und zweiten sowie weniger auffällig im dritten Mauserjahr festzustellen war. Sofern sich freilebende Jungstörche ebenso verhalten, dürfte diese Erscheinung mit der Spätreife des Storches zusammenhängen. Störche schreiten gewöhnlich erst vierjährig zur ersten Brut. Vorher sind sie nicht oder nur teilweise in den Jahreszyklus der Adulten eingegliedert. Die jüngeren Vögel, besonders die Einjährigen, pflegen sehr verzögert heimzuziehen, und ein erheblicher Teil bleibt übersommernd in der Fremde (Libbert 1954, Schüz 1971). Daß unter solchen Umständen eine Vorverschiebung des Mausertermins möglich wird, leuchtet ein.

Das vom dritten oder vierten Mauserjahr an ausgebildete, rechtsschiefe Verteilungsmuster der Mauserleistung dürfte für die Staffelmauser typisch sein. Rabenvögel mit einfach-deszendentem Handschwingen- und einfach-konvergentem Armschwingenwechsel zeigen demgegenüber eine annähernd symmetrische Verteilung mit zentraler Lage des Medianwertes. Das ergibt sich anhand der aus Seel (1976: Abb. 7) entnommenen Federtrockensubstanz-Daten von Hand- und Armschwingen der Dohle *Corvus monedula.* Dieselbe Verteilung gilt nach Seel (l.c. Abb. 4) auch für die Mauser des gesamten Körpergefieders aller von ihm untersuchten fünf Corvidenarten.

Schließlich sei auf einige Einzelheiten aufmerksam gemacht, die sich beim Vergleichen der in Abb. 6 zusammengestellten Diagramme ergeben. In den meisten Jahren erscheint der Kurvenverlauf bei allen Individuen mehr oder weniger deutlich zweigipflig, als würde der Mauserprozeß schubweise aktiviert. Anscheinend sind zwei einander teilweise überlagernde Schübe beteiligt, nämlich ein zu Mauserbeginn massiv einsetzender Hauptschub und ein zweiter, meist wesentlich schwächerer, der recht unterschiedlich ausgeprägt ist. Eine Sonderstellung nimmt die erste Mauserperiode ein, in der sich drei Schübe abzuzeichnen scheinen. Das gilt besonders für den Storch 555 und seine beiden Nestgeschwister, von denen 556 in der Darstellung (Abb. 6) vertreten ist. Die Mauser dieser drei Vögel verlief in den beiden Jahren im gesamten bemerkenswert ähnlich.

Aus der Darstellung läßt sich ferner auch der früher erwähnte Unterschied zwischen den Störchen 555 und 635/36 hinsichtlich des Mauservolumens ablesen. Die jährlich gebildete Gesamtfederlänge erreicht bei letzteren im Durchschnitt nur 75 % (ohne erste Mauserperiode 86 %) der Mauserleistung von 555 (Tab. 2). Im einzelnen war das Mauservolumen bei 555 in den Jahren 1969 und 1972 ausgesprochen gering, 1970 besonders groß und 1971 sowie 1973 von mittlerem Umfang. Auffallenderweise findet man in der Diagramm-Reihe der Störche 635/36 genau dieselbe Entwicklung. Auch hier war in den Jahren 1969 und 1972 ein unterdurchschnittlicher und 1970 ein überdurchschnittlicher Mauserertrag zu verzeichnen. Sofern mehr als eine zufällige Übereinstimmung vorliegt, müßte daraus gefolgert werden, daß an der Bestimmung des Mauservolumens neben inneren auch äußere Faktoren beteiligt sind, die auf alle Individuen in gleicher Weise einwirken. Auch dieser Hinweis würde eine Überprüfung an größerem Material verdienen.

6. Mauserdaten freilebender Störche

Gegenüber den von uns gewonnenen Mauserbefunden ist der Vorbehalt angebracht, sie könnten durch die Gefangenschaftsbedingungen beeinflußt sein. Am wenigsten dürfte der Einwand die vorgefundene Gesetzmäßigkeit des Mauserablaufs treffen. Es liegen denn auch keine Mauserprotokolle freilebender

Störche vor, die in irgendeiner Weise dem hier dargestellten Mauserschema widersprechen würden. Hingegen wäre es wohl möglich, daß im Freileben für das jährliche Mauservolumen sowie für die Dauer und Jahreszeit der Mauser Normen gelten, die von denen der Altreuer Störche verschieden sind. Leider waren uns nur wenige Vergleichsdaten zugänglich, weshalb sich gerade diese Fragen nur andeutungsweise beantworten lassen. Zudem wird die Interpretation dadurch erschwert, daß das Alter dieser Störche meist unbekannt ist. Trotzdem haben wir versucht, die Fälle aufgrund der vorhandenen Indizien auf die Gruppen «Jungstörche» und «Adultstörche» zu verteilen, wobei unter ersteren die noch nicht brutreifen Vögel, insbesondere solche nach der ersten Mauser, verstanden sind.

JUNGSTÖRCHE. – E. & V. Stresemann (1966: 315) erwähnen fünf in den Monaten Dezember bis März in Rhodesien gesammelte Bälge, die 11 Handschwingen gleichen Alters aufweisen und darum als Junge vom ersten Winter angesprochen werden, die noch den Jugendflügel tragen. Die Jugendmauser selbst ist in den von diesen Autoren zusammengetragenen Mauserprotokollen anscheinend nicht belegt. Hingegen entsprechen fünf Fälle, in denen der Handflügel im inneren Teil einheitlich aus neuen und im äußeren aus abgetragenen Schwungfedern besteht, durchaus dem von den Versuchsvögeln nach Abschluß der ersten Mauser erreichten Zustand. Die betreffenden, in Mauserruhe befindlichen Störche stammen aus Südrhodesien (Januar, März), Tansania (März) und Palästina (6. April, 2 Ex.). Zwei Individuen haben 6 Federn (H 1b–6b) und je eines 5, 7 und 8 Federn erneuert. Schwieriger und ohne Kenntnis sowohl des Alters wie des Mauserstandes am Arm nicht zuverlässig zu deuten sind die drei folgenden Fälle: Handschwingen neu außer H 11 links (Tansania 20. 3. 1909, Kairo 19. 4. 1910) bzw. alle neu, aber H 10 rechts noch wachsend (Nubien 26. 2. 1897); der wachsenden H 10 des letzteren Vogels fehlt noch 1 cm, woraus abgeleitet werden kann, daß der Wechsel Ende Dezember erfolgte. Muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die erste Mauser in den Wintermonaten mitunter weitergeführt wird und sich dann bis H 11 erstrecken kann – oder gehören die als neu bewerteten Federn doch verschiedenen Generationen an?

Offenbar kurz vor Abschluß der ersten Mauser stand der bei Stallupönen im ehemaligen Ostpreußen am 30. 8. 1942 erlegte Storch «Ebenrode I», von dem uns E. Schüz, Ludwigsburg, photographische Aufnahmen des rechten Flügels überließ. Wir leiten daraus folgenden Mauserstand ab (* = wachsende Feder, in Klammer die Federlänge): Hand H 1b–5b + 6b*(9/10), 7a–10a; Arm A 1b–2b, 3a–4a, 5b+6b*(kurz), 7a–14a, 15b*(kurz)+16b–... Es wurden somit 6 Handschwingen und 12 Armschwingen erneuert. Unter der Voraussetzung, daß keine weiteren Federn mehr abgeworfen worden wären, hätte dieser Storch die Mauser nach 40 Tagen, etwa um den 10. Oktober, abgeschlossen. Sein Mauserbild paßt wie das der oben erwähnten fünf zweitjährigen Individuen gut zu dem der gleichaltrigen Altreuer Störche. Am ähnlichsten ist Storch 555, dessen Mauser Ende August des zweiten Kalenderjahres an Hand- und Armflügel fast genau denselben Stand wie beim Storch von Ebenrode aufweist (vgl. Abb. 3, Pentade 49/1967).

Zur Erweiterung der Vergleichsmöglichkeit und in Ergänzung der Altreuer Daten seien auch die Befunde an zwei Exemplaren aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel mitgeteilt. Beide Vögel sind in Gefangenschaft aufgewachsen. Sie zeigen den Umfang der ersten Mauser, S 471 außerdem die Anfangsphase der zweiten:

S 471 ♂: 1961 als Nestling aus Algerien importiert und in Sempach aufgezogen; am 20. 3. 1963 von Artgenosse getötet. Mauserstand: Hand rechts H 1b–5b, 6a–11a, links Federn beschnitten; Arm rechts A 1b–2b, 3a–4a, 5b+6b*(5 mm), 7a–13a, 14b*(12 mm) + 15b–22b, links A 1b–2b+3b*(27 mm), 4a, 5b–6b, 7a–14a, 15b–22b; Beginn der zweiten Mauser somit etwa 15. März.

S 721 ♀: 1971 im Gehege von Staad SO geschlüpft (beide Eltern als Jungvögel aus Oldenburg bezogen). Ist nach Erneuerung der beschnittenen Handschwingen entflogen und am 8. 10. 1972 bei Rotkreuz ZG einem Schützen zum Opfer gefallen. Mauserstand rechts: Hand H 1b–8b, 9a–11a (a-Federn beschnitten); Arm 1b, 2a–4a, 5b, 6a–14a, 15b–22b; die Federn H 7 und 8 sowie A 5 und 15 sind an der Basis noch nicht völlig verhornt.

Der Maghrebstorch 471 hat demnach 5 Handschwingen und 11-12 Armschwingen, der andere 8 Handschwingen und 10 Armschwingen gewechselt. Sie stimmen darin mit den Freilandstörchen überein, während in der Gruppe der Gehegestörche die hohe Zahl von 8 erneuerten Handschwingen noch nicht belegt war. Auch hinsichtlich der Beendigung der ersten Mauser gegen Mitte Oktober (721) und des Beginns der zweiten Mauser um Mitte März (471) harmonieren sie mit den übrigen Störchen.

Im Hinblick auf die Mauserchronologie der Altreuer Störche interessiert besonders auch der Beginn der ersten Mauser. Nachrichten darüber sind äußerst spärlich. In einem an E. Schüz gerichteten Brief schreibt R. Verheyen, daß drei vorjährige Störche aus Nordrhodesien vom Mai 1940 mit der Erneuerung der inneren Handschwingen begonnen hatten; solche Vögel würden vagabundierend in Afrika zurückbleiben (E. Schüz briefl.). Wohl ebenfalls auf Störche dieses Alters bezieht sich die Angabe, daß in Katanga übersommernde Störche von April bis Juni Schwingen und Steuerfedern mausern (Verheyen 1953: 215).

Auch am folgenden Vorkommnis, über das Sterbetz (1968) aus Ungarn berichtet, dürften jüngere, noch nicht brutreife Individuen beteiligt gewesen sein: Vom 6.–10. Juni 1967 wurde im Gebiet von Kardoskut ein Trupp von etwa 50 mausernden Störchen angetroffen, die teils gar nicht, teils nur mühsam fliegen konnten. Sie waren seit etwa einer Woche dort, und die Umgebung des Salzsees, an dem sie sich aufhielten, war von abgeworfenen Schwingen übersät. Die Abbildung zeigt, soweit erkennbar, vorwiegend kürzere Mauserfedern wie Armschwingen und innere Handschwingen, aber auch eine lange äußere Handschwinge, die von einem Storch stammen muß, der mindestens in der zweiten Mauser stand. Man könnte sich denken, daß nicht brütende Störche eiliger mausern, oder daß in den ersten Mauserperioden, bevor die Staffelung voll verwirklicht ist, größere Mauserlücken als später entstehen und dadurch die Flugfähigkeit beeinträchtigt wird. Bevor solche Mauserstörche genauer untersucht sind, lassen sich diese Fragen aber nicht beantworten. Weitere Fälle dieser Art scheinen bisher nicht bekannt geworden zu sein.

ADULTSTÖRCHE. – Daß Altstörche im Brutgebiet mausern, wird von E. & V. Stresemann (1966) anhand von fünf Beispielen belegt. Darunter sind die beiden von Eckstein (1899, 1902) untersuchten Störche von Eberswalde vom 24. 5. 1899 und 11. 6. 1902. An jedem Flügel hatten sie 1–4 wachsende Handschwingen sowie 3—4 wachsende Armschwingen; nach den Mauserprotokollen sind an der Hand 2–3, am Arm mindestens 4–6 Foci nachweisbar. Sofern die von Eckstein als «neue bereits ausgewachsene Federn» bezeichneten Schwingen aus derselben Mauserperiode stammen, haben die beiden Vögel spätestens Ende März (1899) bzw. Mitte April (1902) zu mausern begonnen. Von den übrigen Störchen befindet sich ein russischer vom 28. 7. 1959 in voller Mauser (Hand je 3, Arm 3–6 wachsende Federn). Die wachsenden Handschwingen gehören zwei Staffeln an, ebenso bei einem Storch von Kiew (9. 8. 1921) mit zwei mausernden Federn

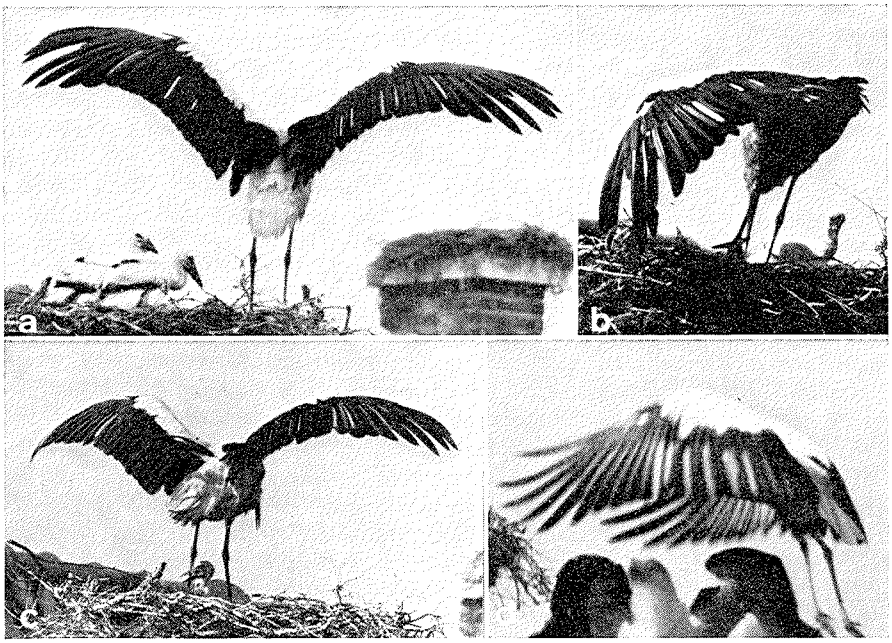

ABB. 7. Mauserndes Brutpaar in Rossitten, Juli/August 1942, mit unberingtem ♂ (a) und achtjährigem ♀ BB 840 (b–d); Aufnahmen E. Schüz, Ludwigsburg. – *a:* 11. Juli; es wachsen beidseits H 1 (Silbersaum) und H 8, am Arm links zwei und rechts vier wachsende Federn mit Silbersaum. – *b:* 4. Juli; H 6+9 wachsend, am Arm auffällig die fast fertige A 1 sowie zwei kurze, wohl A 7+9. – *c:* 11. Juli; an Hand rechts sind fast fertig H 2+6+8, noch kurz H 10 (hier unsichtbar), am Arm rechts vier wachsende Silberfedern, links von fünf wachsenden infolge ungünstiger Flügelhaltung nur eine sichtbar. – *d:* 21. August; gegen Mauserende am Arm sieben neue Federn mit Silbersaum, vermutlich A 1+2*+4+7+9+10*+13 (*wachsend). Bei den Interpretationen wurden weitere Aufnahmen mitberücksichtigt. – *Breeding pair in moult, Rossitten, July/August 1942. The ♂ (7. a.) is unringed, the ringed ♀ is eight years old (7. b–d). Photos by E. Schüz, Ludwigsburg. Feathers in growth or newly moulted show clearly a silver-grey edging.*

je Hand. Dem Mauserabschluß nähert sich der Vogel vom Kreis Schwiebus östlich Frankfurt/Oder (29. 8. 1882), der am linken Flügel zwei fast fertige und rechts keine wachsende Schwingen mehr aufweist.

Schierer (1972: 35–37) hat Photographien von sieben Störchen mit Mauserlücken im äußeren Handflügel veröffentlicht. Sie betreffen mit einer Ausnahme (Vogel unbekannten Alters vom März) die Zeit zwischen Ende Mai und Mitte Juli und stammen durchwegs von Brutvögeln, wovon sechs aus dem Elsaß und einer von Rossitten (♂ des anschließend erwähnten Paares von 1942).

Eine sehr aufschlußreiche photographische Dokumentation verdanken wir E. Schüz, der im Sommer 1942 ein in Rossitten brütendes Paar, bestehend aus dem achtjährigen ♀ BB 840 und einem unberingten ♂ (vgl. Schüz 1943a, b), wiederholt im Bild festgehalten hat. Die Aufnahmen vom 5.–9. Mai zeigen noch völlig intakte Flügel. Eine zweite, über den ganzen Juli verteilte Bildserie erfaßt für ♂ und ♀ eine Periode starker Mauseraktivität. Am Handflügel finden sich an mindestens 2 bis 4, am Arm an mindestens 4 bis 5 getrennten Stellen wachsende Federn (wobei die Gruppe der inneren Armschwingen für die Be-

urteilung ausfällt). Die Lücken am Handflügel scheinen Mitte August annähernd geschlossen zu sein, während noch nicht ausgewachsene Armschwingen bis Ende August (letzte Aufnahme 27. 8.) zu sehen sind. Den Gesamtumfang der Mauser anhand der Photos zuverlässig zu bestimmen ist nicht möglich. Immerhin kann einer Aufnahme des achtjährigen ♀ vom 21. 8. entnommen werden, daß von den 14 äußeren Armschwingen des linken Flügels 7 erneuert worden sind (Abb. 7). Das läßt sich nur feststellen, weil sich die frischen Federn durch die Silberfärbung der Außenfahne (S. 183) verraten. Dank dieses Merkmals stellte es sich auch heraus, daß bei den Rossittener Störchen der Federwechsel am Arm viel umfangreicher war als man anhand der Mauserlücken erkennen konnte (E. Schüz briefl.).

Diese Befunde werden ergänzt durch den Storch «Ebenrode II» vom 30. 8. 1942, dessen Mauserstand gleichfalls durch photographische Aufnahmen von E. Schüz belegt ist (weiteres unter «Ebenrode I», S. 179). Die Handschwingen setzen sich aus mindestens drei Generationen zusammen mit den Gruppen H 1, 2–7, 8–11 (rechts) und H 1, 2–6, 7–11 (links); es wachsen noch H 7($^1/_4$) rechts, H 1($^1/_{10}$) und H 6($^9/_{10}$) links, dazu kommen als frische, wohl in diesem Jahr erneuerte Federn H 1, 5, 6 rechts und H 3–5 links, so daß in dieser Mauserperiode insgesamt mindestens 4 (rechts) bis 5 (links) Handschwingen gewechselt wurden. Am Armflügel wachsen rechts A 3($^3/_4$), links A 2($^1/_3$) und A 6($^4/_5$); einen Silbersaum weisen A 1, 2, 5, 6, 13(?) sowie A 1, 5, 15 links auf. Die Fertigstellung der wachsenden Federn hätte etwa bis zum 20. Oktober gedauert. Ende August war dieser Vogel, über dessen Brutverhalten nichts bekannt ist, noch stärker in Mauser als das Rossittener Horstpaar.

Eine Ausnahmestellung scheint der Storch aus Darfur, 2. November 1921, einzunehmen, der seine Mauser im Ruhegebiet fortsetzt oder sie dort wieder aufgenommen hat. Das von E. & V. Stresemann (1966) aufgezeichnete Protokoll läßt am Handflügel auf vier Mauserstaffeln schließen, von denen drei aktiv sind. Rechts finden sich 4, links 3 wachsende Schwingen verschiedener Länge, für diese Jahreszeit eine erstaunlich hohe Zahl. Man vergleiche hierzu die Angaben über den Nubien-Storch (S. 179) sowie den Hinweis in Witherby et al. (1939) über Mauserindividuen im Januar und Februar.

SCHLUSSFOLGERUNGEN. – Mit Blick auf die Mauserverhältnisse bei unseren Versuchsvögeln lassen sich die Feststellungen an den freilebenden Störchen wie folgt zusammenfassen:

Mausersequenz und Mausermodus stimmen bei beiden Gruppen überein. Bei den adulten Freilandstörchen sind die Mauserzyklen wie bei den Altreuer Störchen so eng gestaffelt, daß an der Hand gleichzeitig an mindestens 2–3, im mittleren und äußeren Armbereich an mindestens 4–5 getrennten Stellen neue Federn heranwachsen können.

Jungstörche treten im Frühjahr des zweiten Kalenderjahres (April/Mai?) in die erste Mauserperiode ein, was noch in Afrika geschehen kann. Sie erneuern in dieser Mauser ähnlich wie die Gehegestörche 5–8 (und mehr ?) Handschwingen und nach einer Einzelangabe 12 Armschwingen. In einem Fall dauerte die Mauser bis mindestens Oktober; bei fünf Störchen vom Januar bis Anfang April ruhte sie. Es gibt aber Hinweise für einen Wechsel einzelner Schwingen im (zweiten?) Winter, die Altersschätzung der betreffenden Vögel ist jedoch unsicher. Konkrete Daten zur Chronologie der zweiten Mauser fehlen.

Unter den älteren, mindestens im dritten Kalenderjahr stehenden Störchen sind mausernde Individuen aus fast allen Monaten des Jahres nachgewiesen, vom Winter allerdings nur ganz vereinzelt. Die Hauptmauserzeit fällt eindeutig in die Periode von Mai bis August, auch bei den Brutstörchen. Zum Wegzugtermin Ende August kann das Federwachstum nahezu abgeschlossen sein oder noch an verschiedenen Stellen weitergehen, um erst im September oder Oktober auszuklingen.

Nach diesen Ergebnissen gibt es zwischen dem Jahreszyklus der freilebenden und der gehaltenen Störche keinen grundlegenden Unterschied. Letztere neigen vielleicht mehr dazu, die Mauser in den Herbst hinein fortzusetzen, doch sind Herbst- und sogar Wintermauserer auch unter den Freilandvögeln bekanntgeworden. Offen bleibt die Frage, ob altersabhängige Unterschiede im Termin des Mauserbeginns bei freilebenden Störchen vorkommen, da hierüber viel zu spärliche Daten vorliegen. Immerhin scheint sich beim Brutpaar von Rossitten zu bestätigen, daß Altvögel verhältnismäßig spät, erst nach Anfang Mai, zu mausern beginnen.

Der jährliche Mauserumfang ist bei den adulten Freilandstörchen sehr schwer zu beurteilen, da die Einzelbefunde bloß einen beschränkten Zeitabschnitt der Mauser überblicken lassen. Einigermaßen verläßliche Schätzungen gelangen nur beim Rossittener ♀ und bei «Ebenrode II»: jenes hat an einem Flügel 7 von 14 Armschwingen dieser 4–5 Handschwingen erneuert. Beiden Zahlen liegen im Variationsbereich der Altreuer Störche.

7. Zur Silberfärbung der frischen Schwungfedern

Ein gutes Hilfsmittel zur Unterscheidung frischer und abgetragener Schwingen bildet die Ausprägung der Silberfärbung. Schon Eckstein (1902) hält in einem Mauserprotokoll fest, daß die neuen Federn auf der Außenfahne sehr stark, auf der Innenfahne angedeutet blaugrau bereift seien. Dieses Silbergrau überzieht als samtartiger Belag die ganze Länge der Außenfahne, ohne aber deren Außenrand ganz zu erreichen. Es findet sich gewöhnlich auf den Handschwingen 1–6 (auf 6 nur an der Basis) und den Armschwingen 1–15 oder 16. Im Laufe der Abnutzung verschwindet es völlig und gibt die schwarze Grundfarbe der Feder frei. Die dazu benötigte Zeit scheint individuell sehr zu variieren, weshalb man vom Grad der Silberfärbung keineswegs auf das absolute Alter einer Schwungfeder schließen, sondern nur die relativen Unterschiede bewerten darf. So liegen uns Flügel zweijähriger Störche vor, bei denen die Jugendschwingen noch fast so stark bereift sind wie die erneuerten Federn. Meist wird man aber vorhandene Altersunterschiede leicht feststellen können. Bei Altstörchen sticht das Silber der neuen Federn oft so auffällig aus dem Schwarz der übrigen heraus, daß die Mauser sogar auf Distanz verfolgt werden kann (Abb. 7). Im allgemeinen darf der Storch mit einheitlich silbermarkiertem Flügelfeld von der Handmitte bis fast zu den Schirmfedern als unvermauserter Jungvogel gelten. Um sicher zu gehen, daß nicht ein teilweise vermauserter zweitjähriger vorliegt (s. oben), sollte der Flügel jedoch sorgfältig auf allfällige Mausergrenzen im Bereich der Armschwingen (besonders bei A 1/2 und 5/6) untersucht werden. Flügel mit unregelmäßig verteilten, an getrennten Stellen stehenden Silberstreifen finden sich nur bei Vögeln, die wenigstens eine, meist aber mehrere Mauserperioden hinter sich haben.

Um den Abnutzungsmechanismus verständlich zu machen, sei kurz erläutert,

wie die Silberfärbung hervorgerufen wird. Bei Lupenvergrößerung erhält man den Eindruck, die Federäste seien auf der zur Federspitze weisenden Seite von einem dichten Saum weißer, bewimperter Härchen besetzt, die bis zum nächsten Saum reichen und den schwarzen Grund fast ganz überdecken. Diese Härchen wurzeln jedoch nicht an den Federästen, sondern stellen den stark verlängerten, weichen Ausläufer der Hakenstrahlen dar, der als Pennulum bezeichnet wird. Anders als die übrigen Federteile bleiben die Pennula unpigmentiert und wirken dadurch weiß. Als verhältnismäßig hinfällige Anhängsel brechen sie leicht ab. Da das bevorzugt an ihrer Basis geschieht, bleibt nach ihrem Verschwinden keine Spur der Silberfärbung zurück. Sick (1937: 237) hat solche Strukturen für die «samtweiche, silbrig schimmernde Oberfläche» der äußeren Handschwingen von Seeschwalben (*Hydroprogne*) beschrieben, und besonders eingehend befaßt sich Mayaud (1950: 150–152, Abb.) damit, der das rußfarbene, in frischem Zustand perlgrau überflogene Kleingefieder des Sturmvogels *Pterodroma leucoptera* untersucht hat.

Diskussion

Der für viele Großvögel bezeichnende «atypische» Mauserverlauf mit zahlreichen, scheinbar regellos über den Flügel verteilten Foci hat seit langem die Aufmerksamkeit der Mauserforscher auf sich gezogen und dazu angeregt, den biologischen Sinn dieser Mauserweise zu ergründen. Die hierzu von Heinroth (1898: 116, 117) geäußerten Bemerkungen treffen bereits das wesentliche: «Sehr große Vögel (Kraniche, Adler) mausern selten typisch descendent, ihr Arm hat stets viele Centren.» «Die großen Schwebeflieger werden durch das Ausfallen mehrerer Schwingen an verschiedenen Stellen wenig behindert: ihre Federn sind meist sehr breit, und die Lücken kommen kaum zur Geltung.» Genau das hat Houston (1975) beim Weißrückengeier *Gyps africanus* bestätigt gefunden: Dadurch, daß die Mauserfedern einzeln zwischen das stehende Gefieder eingestreut sind, entstehen so gut wie keine Mauserlücken; es fällt bei Geiern denn auch normalerweise keine Flugfeder aus, bevor die benachbarten voll ausgebildet sind. Derselbe Tatbestand dürfte E. Schüz zu der oben (S. 182) erwähnten Tagebuchnotiz veranlaßt haben, die für einen mausernden Brutstorch im Hinblick auf die Zahl silbergesäumter Armschwingen festhält: «. . . also Armteil viel mehr mausernd als man sehen konnte.»

An anderer Stelle nennt Heinroth (1931) als weiteren Vorteil die durch diese Mauserweise ermöglichte Erneuerung des Fluggefieders innert tragbarer Frist. Dem fügen V. & E. Stresemann (1960) nach eingehender Erörterung aller dieser Fragen hinzu: «Für alle Raubvögel, auch für die großen, ist es anscheinend vorteilhaft, wenn die Mauserperiode sich nicht über den größten Teil des Jahres ausdehnt. Die Fertigstellung einer neuen Schwungfeder dauert bei den großen Arten länger als bei den kleineren. Im Fall raschen descendenten Schwingenwechsels würden infolgedessen bei jenen breite, flugmechanisch schädliche Mauserlücken entstehen. Der gleiche Endeffekt kann unter geringerer Flugbehinderung dann erreicht werden, wenn die kurz nacheinander (oder gleichzeitig) vermauserten Schwingen nicht unmittelbare Nachbarn sind.»

Diesen Anforderungen entspricht auch die Mauser des Weißstorches, aber erst im Adultzustand. Die Vermehrung der Mauserstellen am Flügel geschieht hier auf dem Weg der Staffelung der Mauserzyklen, die zur Bildung zusätzlicher

Foci – den an wechselnder Stelle eingeschalteten Nebenfoci – führt. Um die Staffelung voll auszubilden, bedarf es einer Übergangszeit von mehreren Jahren. Der in der ersten Mauserperiode sich darbietende Ausgangszustand ist dabei vom späteren Verlauf so verschieden, daß man von einem Juvenil- und einem Adultmodus sprechen möchte. Wie im einzelnen die Staffelung aufgebaut und der eine Modus fließend in den anderen übergeführt wird, ohne dadurch den Mauserrhythmus der einzelnen Schwungfedern merklich zu verändern, stellt eine beachtliche Leistung dar. Bei der Krähenscharbe *Phalacrocorax aristotelis,* ebenfalls einem Staffelmauserer, ist das nach Potts (1971) insofern anders, als die äußeren Handschwingen des Jugendkleides viel länger auf ihre Erneuerung warten müssen als die der späteren Generationen.

Was E. & V. Stresemann (1966: 313) im Überblick über die Handschwingenmauser der Ciconiae festhalten, daß nämlich bei der ersten Erneuerung des Flügels der Wechsel einfach-deszendent, später aber bei vielen Arten gestaffelt-deszendent zu erfolgen scheine, gilt also auch für den Weißstorch, obwohl es von ihm dort heißt: «Die bei *Ciconia ciconia* auftretenden Störungen der descendenten Folge gleichen den bei großen Raubvögeln (Accipitridae, Cathartidae) gefundenen und haben vielleicht dieselbe Ursache.» Die Störungen beruhen nach ihrer Ansicht darauf, daß in der ersten Mauser stehengebliebene äußere Handschwingen bei ihrer Erneuerung im Jahr darauf regellos in den wieder bei H 1 begonnenen deszendenten Ablauf eingeschaltet würden, was eine von Jahr zu Jahr zunehmende Verwirrung der Sequenz zur Folge habe. Wir haben das dazu angeführte Beispiel vom Mäusebussard *Buteo buteo* anhand der Daten von Piechocki (1963, mit Ergänzungen in E. & V. Stresemann 1966: 332) nach unserer Methode (gemäß Abb. 3) analysiert und keine Störung, sondern eine typische Staffelmauser vorgefunden; die einzelnen Mauserzyklen durchlaufen hier den Handflügel in zwei bis drei Jahren. Dasselbe trifft für einen Steinadler *Aquila chrysaetos* zu, der während der ersten und zweiten Mauser unter Beobachtung stand und an Hand- und Armflügel die ersten Staffelstadien erkennen läßt (Jollie 1947). Von besonderem Interesse sind für uns die Befunde von Edelstam (1969 sowie erweitert in Glutz, Bauer & Bezzel 1971: 33), die den Fischadler *Pandion haliaetus* als kontinuierlichen Staffler ausweisen. Wie beim Storch gilt die Staffelung auch für den Armflügel, wo der Wechsel ebenfalls konvergent erfolgt, außen von A 1 und A 5 und innen von einem im Ellbogengebiet gelegenen Focus ausgehend. Darin wie in der engen Aufeinanderfolge der Staffeln und im Tempo ihres Vorrückens stimmen Fischadler und Storch offenbar weitgehend überein. Ein Focus bei A 5 ist übrigens, wie ergänzend eingefügt sei, außer bei den Accipitres (Miller 1941) u. a. auch bei Tubinares (Mayaud 1950) und Striges (Piechocki 1961) zu finden. Kontinuierlich fortschreitende Mauserwellen ließen sich ferner bei den Geiern *Gyps africanus* und *Gyps rueppellii* nachweisen, aber hier nur am Handflügel, während am Arm die wachsenden Federn schon in der ersten Mauser individuell sehr verschieden verteilt sind (Houston 1975).

Diesen Beispielen könnten weitere aus anderen Vogelordnungen beigefügt werden, gleichwohl wäre es voreilig zu folgern, jeder bisher als unregelmäßig oder gestört klassierte Mauserverlauf bei Großvögeln werde sich als Staffelmauser erweisen. Gerade die zuletzt erwähnte Feststellung an Geiern zeigt, daß jeder Fall einzeln geprüft werden muß. Dabei wäre mittels mehrjähriger Kontrolle lebender Vögel auch die Frage zu untersuchen, ob nicht bei Arten mit

uneinheitlichem Federwechsel individuell doch feststehende, von Vogel zu Vogel aber etwas wechselnde Mausermuster ausgebildet werden. Solche über mehrere Mauserperioden sich erstreckende Beobachtungsreihen können auch dazu beitragen, die Anforderungen genauer kennenzulernen, denen die Mechanismen zur Steuerung der Mauser genügen müssen. Ashmole (1968) hat sich in Verbindung mit der Staffelmauser der Feenseeschwalbe *Gygis alba* sehr eingehend mit dem Problem auseinandergesetzt, wie ein solch komplexer, unter Umständen auf einen sehr langen Zeitraum verteilter Mauserablauf geregelt wird. In diesem Zusammenhang sei auch an die Bemerkungen (S. 173 f.) zu den Fällen gestörter Sequenz bei unseren Störchen erinnert.

Abschließend seien einige Überlegungen zur zeitlichen Einordnung der Schwingenmauser in den Jahreszyklus des Weißstorchs angefügt. Wie gezeigt wurde, scheinen die Vergleichsdaten freilebender Vögel zu bestätigen, daß das Fluggefieder größtenteils in den Sommermonaten erneuert wird, etwa einsetzend in der Zeit nach Bebrütungsbeginn und zur Hauptsache endend um den Wegzugtermin. Auf der Herbstwanderung werden vor allem die noch wachsenden Schwingen fertiggestellt, anschließend dürfte der Federwechsel im allgemeinen ruhen und nur vereinzelt in sehr reduziertem Maße weitergehen. Das Zusammenfallen von Mauser und Brutgeschäft ist ungewöhnlich und bedarf der Begründung. Beim Storch könnte ins Gewicht fallen, daß er nicht nur als Fernwanderer im Herbst etwa drei und im Frühjahr zwei Monate unterwegs ist, sondern auch im Winterquartier, wo er mit Vorliebe den Wanderheuschrecken nachstellt, stets in Bewegung bleibt (Moreau 1972: 240, 263; Schüz 1960: 215, 1971: 94). Die lange Periode des Wander- und Nomadenlebens, verbunden mit besonderer Beanspruchung der Flügel, erscheint für die Erneuerung der Schwungfedern weniger geeignet als die Zeit des seßhaften Verweilens am Brutort. Möglicherweise spielen auch die Lebensbedingungen in Afrika mit. Lack (1966: 228) vermutet nämlich, daß für die Populationsentwicklung des Weißstorchs die Mortalität im Winterhalbjahr entscheidend sei (vgl. hierzu aber Meybohm & Dahms 1975). Sollte der Afrikaaufenthalt wirklich die kritische Periode im Jahreszyklus darstellen, so wäre das ein Grund mehr, den Mauserprozeß, der eine zusätzliche Belastung des Organismus mit sich bringen würde, in die Fortpflanzungszeit zu verlegen.

Zusammenfassung

An fünf in Altreu SO erbrüteten, in einem Gehege gehaltenen Weißstörchen wurde die Schwingenmauser während zwei bis sieben Mauserperioden untersucht; insgesamt wurden 21 Mauserperioden erfaßt.

Es werden Angaben über Wachstumsdauer und Wachstumsgeschwindigkeit der Schwungfedern mitgeteilt. Die meisten Federn wachsen in rund 50 Tagen, die langen äußeren Handschwingen in 65—75 Tagen heran.

Die Versuchsvögel erneuerten jährlich im Durchschnitt 57 % des Fluggefieders oder beidseits 6,0 von 11 Handschwingen und 12,7 von 22 Armschwingen. Die mittlere Tragdauer der Schwungfedern lag je nach Individuum bei 1,5 bis 2 Jahren. Im einzelnen ergeben sich erhebliche Unterschiede von Feder zu Feder, da das Mauserintervall sich mit zunehmender Entfernung der Feder vom Mauserfocus vergrößert. So hat H 1 eine mittlere Tragdauer von 1,2 Jahren, H 11 eine solche von 2,5 Jahren.

Der Federwechsel erfolgt nach dem Modus der kontinuierlichen Staffelmauser, und zwar an der Hand gestaffelt-deszendent ab H 1, am Arm gestaffelt-konvergent ab A 1, A 5 und A 20/22. Die Staffelung der Mauserzyklen wird im zweiten Mauserjahr eingeleitet und scheint erst im vierten oder fünften die endgültige Ausprägung zu erreichen. Die Laufzeit der ersten Staffeln beträgt zwei bis vier, die der späteren an der Hand bis sechs und am Arm bis fünf Jahre.

Die Staffelung führt zu einer Vermehrung der Mauserfoci, die sich über den ganzen Flügel verteilen und bei Mauserbeginn fast simultan aktiv werden. Dieser Modus, bei dem die Federn an getrennten Stellen heranwachsen, erlaubt eine Intensivierung der Mauser, ohne daß zu große, die Flugfähigkeit beeinträchtigende Lücken entstehen. Er findet sich auch bei anderen gleit- und segelfliegenden Großvögeln und verhilft ihnen dazu, das jährliche Mauserprogramm trotz der langen Wachstumsdauer der Schwungfedern innert angemessener Frist zu bewältigen.

Im ersten bis dritten Mauserjahr begann der Federwechsel im März/April, später um den 12. Mai; er endete durchschnittlich um den 2. November. Die ganze Mauserperiode dauerte durchschnittlich 245 Tage in den beiden ersten und 180 Tage in den späteren Mauserjahren; in den letzten 75 Tagen, etwa ab letzter Augustdekade, wurde nur noch ein Fünftel der Gesamtmauserleistung erbracht.

Von freilebenden Störchen liegen erst spärliche Mauserdaten vor, die erörtert und mit denen der Gehegestörche verglichen werden. Die beiden Gruppen scheinen sich, soweit eine Beurteilung schon möglich ist, sehr ähnlich zu verhalten. Auch im Freien wird das Fluggefieder hauptsächlich zur Brutzeit erneuert, also dann, wenn der Storch seßhaft ist und am wenigsten von den Flügeln Gebrauch macht.

Kurz besprochen wird noch die Silberfärbung, die als Kennzeichen frisch vermauserter Schwungfedern von Nutzen ist.

Summary

Wing moult in the White Stork Ciconia ciconia

Wing moult was studied in five captive White Storks born in Altreu (the centre for the re-introduction of this species in Switzerland) over 5–7 moulting periods.

Information is given on the period and rate of growth of the remiges. Most feathers are completed within some 50 days, the longer outermost primaries within 65–75 days.

On average 57 % of the flight feathers are moulted each year (6 out of 11 primaries, 12.7 of 22 secondaries/tertials). They are used on average for 1.5–2 years before shed. There are, however, considerable differences between feathers, as the moult-intervals increase with increasing distance of the feathers from the moult-centres. Thus, the innermost primary (H 1) is shed on average after 1.2 years, H 11 by contrast only after 2.5 years.

Moult proceeds serially descendant in the primaries and serially convergent in the secondaries: the renewal of the latter progresses outwards from the innermost feathers (A 20/22, 'tertials' in English terminology) and inwards from two starting points in the outer part of the forearm (A 1 and A 5, respectively). The serial succession of moult waves is initiated in the 2nd moulting period but the final pattern with 3–4 active series in the hand and 6–8 centres in the forearm is not achieved till the 4th or even 5th period. The completion of the first and second series lasts 2–4 years, in the following ones up to 5 years in the forearm and up to 6 years in the hand.

By this type of moult the number of moult-centres is increased and they are spread over the wing. Moult starts almost simultaneously in 6–12 centres per wing and thus several feathers are growing at the same time. This shortens the moulting period and, since feathers are shed in locally separated points, large gaps are avoided and hence the flight ability least affected. A similar pattern has also been recorded in other large gliding birds (e. g. Accipitridae, *Pandion*) which enables them to complete their moult within the appropriate time, in spite of the prolonged growth period of their flight feathers.

In the 2nd, 3rd and 4th calendar year moult is started in March/April, thereafter in mid-May and is finished by early November; exceptionally single feathers are renewed in winter. The moult period extends on average over 245 days in the first two and over 180 days in the following years of moult. Feather growth is more intensive in the beginning and levels off towards the end: in the last 75 days (after the 2nd decade of August) of moulting merely 20 % of the total are completed.

Information on moult under natural conditions is compared with the results from captive birds. Such information is sparse but seems to agree with our findings. Also in wild birds moult takes place mainly during the breeding season when storks are sedentary and make least use of their wings.

The silver-grey colour on the outer vane of newly moulted remiges is due to the long unpigmented pennula of the distal barbules. The degree of wear of this colour is a useful indicator for the age of a feather.

Literatur

ASHMOLE, N. P. (1968): Breeding and molt in the White Tern (*Gygis alba*) on Christmas Island, Pacific Ocean. Condor 70: 35–55.

BERTHOLD, P. (1973): Proposals for the standardization of the presentation of data of annual events, especially of migration data. Auspicium 5 (Suppl.): 49–59.

ECKSTEIN, K. (1899, 1902): Zur Mauser des Storchs. Orn. Mschr. 24: 353, 27: 447.

EDELSTAM, C. (1969): Ruggologi eller faglarnas fjäderbyte. Forskning och Framsteg 4(3): 25–29.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4. Frankfurt a. M.

HEINROTH, O. (1898): Verlauf der Schwingen- und Schwanzmauser der Vögel. Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1898: 95–118. – (1931): Die Mauser. Proc. VIIth Orn. Congr. Amsterdam 1930: 173–185.

HOUSTON, D. C. (1975): The moult of the White-backed and Rüppell's Griffon Vultures *Gyps africanus* and *G. ruepellii*. Ibis 117: 474–488.

JOLLIE, M. (1947): Plumage changes in the Golden Eagle. Auk 64: 549–576.

LACK, D. (1966): Population studies in birds. Oxford.

LIBBERT, W. (1954): Wo bleiben die Weißstörche aller Altersstufen in den Brutmonaten? Vogelwarte 17: 100–113.

MAYAUD, N. (1950): Nouvelles précisions sur la mue des Procellariens. Alauda 47/48: 144–155, 222–233.

MEYBOHM, E. & G. DAHMS (1975): Über Altersaufbau, Reifealter und Ansiedlung beim Weißstorch *(C. ciconia)* im Nordsee-Küstenbereich. Vogelwarte 28: 44–61.

MILLER, A. H. (1941): The significance of molt centers among the secondary remiges in the Falconiformes. Condor 43: 113–115.

MOREAU, R. E. (1972): The Palaearctic-African bird migration systems. London and New York.

PIECHOCKI, R. (1961): Über die Großgefieder-Mauser von Schleiereule und Waldkauz. J. Orn. 102: 220–225. – (1963): Vorläufiges über die Mauser der Handschwingen beim Mäusebussard *(Buteo buteo)*. J. Orn. 104: 182–184.

POTTS, G. R. (1971): Moult in the Shag *Phalacrocorax aristotelis*, and the ontogeny of the «Staffelmauser». Ibis 113: 298–305.

SCHIERER, A. (1972): Mémoire sur la cigogne blanche en Alsace (1948–1970). Ciconia 1: 1–78.

SCHÜZ, E. (1943a): Vierzehn Jahre Storchsiedlung Rossitten. Vogelzug 14: 90–109. – (1943b): Über die Jungenaufzucht des Weißen Storches (*C. ciconia*). Z. Morph. Ökol. Tiere 40: 181–237. – (1960): Die Verteilung des Weißstorchs im südafrikanischen Ruheziel. Vogelwarte 20: 205–222. – (1971): Grundriß der Vogelzugskunde. Berlin u. Hamburg.

SEEL, D. C. (1976): Moult in five species of Corvidae in Britain. Ibis 118: 491–536.

SICK, H. (1937): Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Feder. J. Orn. 85: 206–372.

STERBETZ, I. (1968): Assembling of moulting storks in Kardoskut. Aquila 75: 282, 295.

STRESEMANN, E. & V. (1966): Die Mauser der Vögel. J. Orn. 107, Sonderheft.

STRESEMANN, V. & E. (1960): Die Handschwingenmauser der Tagraubvögel. J. Orn. 101: 373–403.

SUTTER, E. (1971): Ausbildung und Mauser des Flügelgefieders beim juvenilen Jagdfasan *Phasianus colchicus*. Orn. Beob. 68: 179–222.

VERHEYEN, R. (1953): Oiseaux, in: Exploration du Parc National de l'Upemba, Mission G. F. de Witte. Fasc. 19, Bruxelles.

WITHERBY, H. F., F. C. R. JOURDAIN, N. TICEHURST & B. W. TUCKER (1939): The Handbook of British birds, vol. 3. London.

M. Bloesch, Sälirain 23, 4500 Solothurn
M. Dizerens, Brunnmattstraße 46, 4500 Solothurn
Dr. E. Sutter, Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, 4051 Basel