Ausbildung und Mauser des Flügelgefieders beim juvenilen Jagdfasan *Phasianus colchicus*[1]

von ERNST SUTTER, Basel

Die Jugendentwicklung des Flügels vom Erscheinen der transitorischen ersten bis zur Fertigstellung der zweiten Schwingengeneration, mit der annähernd die Dimensionen des erwachsenen Flügels verwirklicht werden, ist beim Jagdfasan schon mehrfach untersucht worden (BUSS 1946, TRAUTMAN 1950, WOEHLER 1953, WESTERSKOV 1957, FIGALA 1958 u. a.). Das Hauptinteresse galt dabei jenen Entwicklungsprozessen, die sich am besten zur Altersbestimmung heranwachsender Fasanen verwenden lassen: der zeitlichen Abfolge der Handschwingenmauser und dem Längenwachstum einzelner Schwungfedern. Die vorliegende Studie möchte die bisherigen Befunde ergänzen, indem auch die Armschwingen, die Federn der Alula sowie Teile des Deckgefieders (Grosse, Mittlere und Kleine Decken, Grosse Unterflügeldecken) einbezogen und soweit möglich hinsichtlich Auftreten, Mauser, Wachstum und Endlänge charakterisiert werden. Besonderes Gewicht wird auf eine methodisch einheitliche, möglichst präzise Erfassung der Mauser- und Wachstumsvorgänge gelegt.

Ein verhältnismässig grosser Teil des gewonnenen Datenmaterials ist in den zehn beigegebenen Tabellen zusammengestellt worden, um damit die Weiterverwendung der Ergebnisse zu erleichtern, namentlich auch im Hinblick auf den Vergleich mit anderen Hühnervögeln, deren Bearbeitung im Gange ist. Dem vorliegenden Beitrag fällt im Rahmen dieses Vorhabens in erster Linie eine vorbereitende Aufgabe zu. Deshalb beschränkt er sich mit wenigen Ausnahmen auf eine fast kommentarlose Darlegung der vorgefundenen Verhältnisse, übergeht aber auch hier vieles, das sich später im weiteren Zusammenhang besser zur Geltung bringen lässt.

Dem freundlichen Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN und Herrn Dr. A. BURI verdanke ich es, dass die Untersuchungen 1964 und 1965 an den in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel gehaltenen Fasanen aufgenommen werden konnten. Im Rahmen einer Quartalsarbeit am Basler Mädchengymnasium untersuchte dann die Schülerin URSULA SCHEIWILLER an meinem konservierten Fasanenmaterial Ausbildung und Mauser eines Teils der Flügeldecken. Diese Voruntersuchung leitete über zur systematischen Bearbeitung des Flügeldeckengefieders an lebenden Jungvögeln. Herr Dr. E. M. LANG, Direktor des Zoologischen Gartens Basel, ermöglichte in der Folge die hiezu benötigten Aufzuchten und ging aufs grosszügigste auf meine Wünsche ein. Die Jungfasanen wurden von der Tierpflegerin Fräulein RUTH KLEINPETER vorbildlich betreut, während Fräulein ELISABETH HANHART für die erfolgreiche Zeitigung der Bruteier verantwortlich war. Frau BETTY VOGT assistierte in aufmerksamer und verständnisvoller Weise bei den Messungen, und Frau MAJA SAMINI widmete sich mit grosser Sorgfalt der Auswertung des Zahlenmaterials. Herr E. BÜRGISSER war stets bemüht, erlegte Fasanen aus der Umgebung Basels zu vermitteln und besorgte auch die Bruteier. Weiteres Untersuchungsmaterial überliessen in zuvorkommender Weise das Jagd- und Fischereiinspektorat des Kantons Bern über Herrn Jagdinspektor H. SCHAERER und die Firma RENAUD AG Basel. Bei der Beschaffung amerikanischer Literatur liehen die Herren S. L. ETTER, Urbana, und C. D. BESADNY, Madison, freundliche Unterstützung. Für die Publikation zeichnete Fräulein MARIANNE HUNGERBÜHLER die vergleichende Darstellung der Grossen

[1] Aus dem Naturhistorischen Museum Basel und dem Zoologischen Garten Basel.

Armdecken und Fräulein CHRISTINE UNTERNÄHRER beschriftete die Diagramme. Frau Dr. A. STUDER durfte ich das Manuskript zur Durchsicht vorlegen. Ihnen allen wie auch Weiteren, die zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben, bin ich zu grossem Dank verpflichtet. Meinen besonderen Dank möchte ich schliesslich Herrn und Frau Prof. Dr. E. STRESEMANN, Berlin, abstatten für ihr freundliches Interesse an der Fasanenstudie und den Ansporn dazu, der von ihren Publikationen, namentlich ihrer grossartigen Mausermonographie ausgegangen ist.

Material und Arbeitsmethode

Die Beobachtungen über Wachstum und Mauser des Flügelgefieders erfolgten an gehaltenen Vögeln vom Erscheinungstypus des Ringfasans und verteilten sich über drei Jahre. In der Zoologischen Anstalt der Universität Basel wurden im Sommer 1964 sieben Jungfasanen (5 ♀ und 2 ♂, geschlüpft 7. Mai — 22. Juni) und 1965 weitere fünf (3♀ und 2 ♂, geschlüpft 15. Mai — 18. Juni) aufgezogen. Die Aufzuchten waren von Dr. A. BURI betreut, der sich mit der Bearbeitung des Kleingefieders befasste (BURI 1967) und seine Tiere freundlicherweise auch für meine Messungen zur Verfügung stellte. Diese ersten Messreihen weisen noch manche Lücken und Mängel auf, wodurch ihre Verwendbarkeit eingeschränkt wird. Die dritte Aufzuchtgruppe, die 1968 im Zoologischen Garten Basel aufwuchs, wurde nach einem erweiterten Messprogramm bearbeitet und lieferte den Hauptteil der Daten; sie zählte 4 ♀ und 7 ♂, die in der Zeit vom 16. Mai bis 9. Juni geschlüpft waren. Daneben wurden Bälge aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel ausgewertet, ferner eine Serie frischer, zumeist in der Umgebung Basels erlegter oder tot aufgefundener Exemplare verschiedener Altersstadien.

Die aufgezogenen Jungen wurden anfangs in Abständen von zwei bis vier Tagen gemessen, von der vierten oder fünften Woche an in solchen von drei bis sechs Tagen und ein Teil der älteren, über zehnwöchigen Vögel nur noch alle 10 Tage. 1964 wurden nur Hand- und Armschwingen erfasst, 1965 zusätzlich die Alulafedern und 1968 auch das Deckgefieder des Flügels. Bei letzterem war eine Beschränkung auf drei Horizontalreihen auf der Flügeloberseite (Grosse, Mittlere und erste Reihe der Kleinen Decken) und eine auf der Flügelunterseite (Grosse Unterflügeldecken) geboten. Mehr durfte den Jungvögeln nicht zugemutet werden, denn das ganze Programm (einschliesslich Schwanzgefieder) erforderte eine Messprozedur von 15 bis 20 Minuten (und doppelt soviel, wenn gleichzeitig noch das Körperwachstum untersucht wurde). Die Erfahrung zeigte, dass die Vögel bei frühzeitiger Gewöhnung diese Behandlung nicht übelnahmen und sich vollständig normal entwickelten.

Als Messinstrument diente ein schmaler Metallbandmaßstab, an den die gestreckte Feder angedrückt wurde. Alle Schwungfedern sind vom Austritt aus der Haut, also ab Follikelrand gemessen. Bei den Deckfedern wäre dieses Verfahren zu umständlich. Hier wurde der Maßstab der Federunterseite entlang bis in die Hautfalte an der Federbasis geschoben, die einen geeigneten Haltepunkt bietet. Am schwierigsten zu erfassen sind die frühen Wachstumsstadien. Bei keimenden a-Federn ist anfangs die Grenze zwischen Federspitze und der fest aufsitzenden Dune oft kaum erkennbar. Ausserdem kann die Federscheide den von ihr umschlossenen Keim um 1 bis 2 mm überragen, was Messwerte ergibt, die denen der entfalteten Feder nicht genau entsprechen. Die Scheidenspitze ist deshalb möglichst frühzeitig zu entfernen. Zu beachten ist schliesslich, dass der Follikelrand

mitunter von der wachsenden Feder mitgezogen wird, seine Lage somit etwas veränderlich ist, doch hält sich der dadurch bedingte Messfehler innert enger Grenzen. Immerhin trägt all dies dazu bei, die Genauigkeit der ersten Messwerte zu beeinträchtigen. Später ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass die Federspitze beschädigt wird oder abbricht. Wenn man vorher durch einen Einschnitt in die Federfahne eine Marke gesetzt und ihre Lage zur Spitze bestimmt hat, können die Messungen mit Hilfe dieses Fixpunktes fortgeführt werden. In vielen Fällen gelingt es nur so, Wachstumsdauer und Endlänge der leicht verletzlichen Jugendschwingen exakt zu ermitteln.

Bestimmung von Mausertermin, Wachstumsbeginn und Wachstumsdauer

Die Messdaten über das Längenwachstum der Federn bilden die Grundlage sowohl für die Darstellung der Wachstumsvorgänge als auch der Mauser, mit welchem Begriff schliesslich nichts anderes bezeichnet wird als der *Wachstumsbeginn* einer neuen Feder. Dieser Vorgang spielt sich allerdings im Innern des Federbalges ab und kann ohne besondere Hilfsmittel am lebenden Vogel nicht sichtbar gemacht werden. Aus diesem Grund wird er von uns mit dem Zeitpunkt gleichgesetzt, zu welchem der Federkeim am Follikelrand erscheint. Sofern er nicht direkt beobachtet wird, lässt sich der Wachstumsbeginn aus der Federlänge und den Daten über Wachstumsgeschwindigkeit und -verlauf leicht berechnen oder an genormten Kurven ablesen, am genauesten innert der ersten fünf bis zehn Tage der Federentwicklung.

Wie schon erwähnt, verwenden wir den Begriff des *Mausertermins* als gleichbedeutend mit dem Wachstumsbeginn. So definiert ist der Federwechsel zeitlich eindeutig festlegbar, während der häufig als Kriterium verwendete Abwurf der alten Feder, gemessen am Entwicklungsstadium des nachdrückenden Keims, zu recht verschiedener Zeit erfolgen kann. Auch ist auf diese Weise eine einheitliche Behandlung aller Federgenerationen einschliesslich der ersten gewährleistet.

Unter der *Wachstumsdauer* verstehen wir die Periode vom Wachstumsbeginn bis zum Erreichen von 90 % der Endlänge der Feder. Mit dieser Begrenzung lässt sich die Wachstumsdauer präzis bestimmen, was kaum möglich ist, wenn auch der letzte, flach auslaufende Abschnitt der Wachstumskurve (Abb. 5, 6) mitberücksichtigt wird. Man beachte, dass im Folgenden auch entsprechende Ausdrücke (wie Wachstumsabschluss, ausgewachsen u. a.) stets in diesem speziellen Sinne zu lesen sind, falls nichts anderes vermerkt ist.

Die *Wachstumsgeschwindigkeit* wird mit den Grössen der Mittleren und der Maximalen Zuwachsrate angegeben, die im Abschnitt über das Federwachstum näher erläutert sind.

Abkürzungen

Schwungfedern (Remiges): AL = Alulaschwingen (Remiges pollices), H = Handschwingen (Remiges primariae), C = Carpalschwinge (Carpal remex), A = Armschwingen (Remiges secundariae). Als Bestandteil der Deckfederbezeichnung geben diese Abkürzungen die Zugehörigkeit der Feder zum betreffenden Flügelabschnitt an.

Deckfedern (Tectrices): maj. = Grosse Obere Deckfedern (Tectrices majores superiores), med. = Mittlere Obere Deckfedern (Tectrices mediae superiores), min. = Kleine Obere Deckfedern (Tectrices minores superiores), inf. = Grosse Untere Deckfedern (Tectrices majores inferiores).

Schwungfedern und Deckfedern sind vom Carpalgelenk aus gezählt, die Alulafedern in entsprechender Weise von proximal nach distal.

Die Buchstaben a, b und c bezeichnen die Zugehörigkeit der betreffenden Feder zur ersten (a), zweiten (b) und dritten (c) Federgeneration. Die Generation der Erstlingsdunen (Praepennae) ist dabei nicht mitgezählt; als a-Gefieder gilt die erste Konturfedergeneration, d. h. das Juvenilgefieder. — Beispiele: «H 7a» ist die 7. Handschwinge (von innen) des Jugendkleides, «A-maj.3b» die 3. Grosse Armdecke (von aussen) der zweiten Federgeneration.

Statistische Kennzahlen: (n) = Grösse der Stichprobe, M = Mittelwert, s = Standardabweichung, V = Variationsbreite.

Auftreten der ersten Federgeneration und Verlauf der Jugendmauser

Die Ausbildung des ersten Flügels und die anschliessende Mauser sind so eng aufeinander abgestimmt, dass beide Vorgänge zusammen besprochen werden müssen. Am deutlichsten wird der zeitliche Ablauf durch die Diagramme (Abb. 1—4) veranschaulicht, die über den Zeitpunkt des Erscheinens jeder Feder, ihre Wachstumsdauer, Tragdauer und Mauser Auskunft geben. Das zugrundeliegende Zahlenmaterial ist den Tabellen 1—4 zu entnehmen.

Schwungfedern (Remiges)

Zustand am Schlüpftag. — Die Entwicklung der Handschwingen 1—7, der Armschwingen 3—11 und der Alulafedern 2—4 setzt bereits vor dem Schlüpfen ein. Von den wachsenden Handschwingen sind die sechs inneren mit 7—8 mm fast gleichlang, nur H 7a mit etwa 4 mm ist deutlich kürzer (Tab. 5) und weist somit einen zeitlichen Entwicklungsrückstand auf. Am Arm findet man eine gleichmässige Stufung von der längsten (A 3a: etwa 6 mm) zur kürzesten Schwinge (A 11a: etwa 2 mm). Offenbar beginnt A 3 als erste auszuwachsen, worauf in kurzen Abständen die nächstinneren Federn folgen. Die Alulaschwingen sind am Schlüpftag ungefähr 0.5 mm (AL 2a) bis 2 mm lang (AL 3a, 4a).

Nach dem Schlüpfen erscheinende a-Schwingen. — Die verspätet auswachsenden Federn erscheinen im Laufe der ersten 23 Lebenstage des Kükens: H 8a bis H 10a im Alter von 6, 12 und 18 Tagen, A 2a und 1a mit 9 und 13 Tagen, A 12a bis 17a mit 2 bis 23 Tagen. Für weitere Einzelheiten sei auf das Diagramm (Abb. 1) und Tabelle 1 verwiesen, in denen das für den Wachstumsbeginn gefundene Durchschnittsalter (M) mit Standardabweichung (s) und Variationsbreite (V) zu finden ist. Diese Angaben gelten für die Gesamtheit des bearbeiteten Materials. Im einzelnen liegen die Daten der 1968 aufgezogenen Küken durchschnittlich um ein bis drei Tage früher, was beim Vergleich mit den Deckfederdaten, die von der gleichen Aufzucht stammen, berücksichtigt werden muss. In diesem Sinne wurden in die Tabelle 2 für den Wachstumsbeginn der a-Schwingen anstelle der Mittelwerte aus Tabelle 1 die für die 1968er Gruppe geltenden Daten eingesetzt. Ebenso wurde in den Abbildungen 2—4 verfahren.

Wachstumsdauer und Tragdauer der a-Schwingen. — Die folgenden Angaben beschränken sich auf Hinweise zum zeitlichen Ablauf der Flügelentwicklung, während alle anderen mit dem Federwachstum zusammenhängenden Fragen in einem besonderen Kapitel besprochen werden. Vorausgeschickt sei, dass das Küken schon

im Alter von zehn bis elf Tagen mit Flugversuchen beginnt und sich flatternd vom Boden zu erheben vermag. Zu dieser Zeit befinden sich die Erstlingsschwingen noch im vollen Wachstum. Wie aus Tab. 3 hervorgeht, erreicht H 1a, die innerste Handschwinge, im Alter von 13 bis 14 Tagen 90 % ihrer Endlänge; sechs bis acht Tage später, also beim dreiwöchigen Küken, ist die Schwinge voll ausgewachsen (Tab. 5). Jede weitere der distal anschliessenden Schwingen H 2a bis 7a hat eine um durchschnittlich vier Tage verlängerte Wachstumsdauer (H 2a = 16 Tage, H 7a = 35—37 Tage). Die äusseren, verspätet auswachsenden Schwingen H 8a bis 10a folgen im Alter von rund 6, 7 und 8 Wochen; die genauen Werte (♀: 42, 50 und 56 Tage, ♂: 45, 52 und 59 Tage) ergeben sich aus den Daten über Wachstumsbeginn (Tab. 1) und Wachstumsdauer (Tab. 3). Im Unterschied zwischen den Geschlechtern kommt zum Ausdruck, dass die ♂ durchschnittlich etwas längere Federn ausbilden (vgl. S. 195).

Am Armflügel ist als erste Schwinge A 3a im Alter von 18 Tagen zu 90 % ausgewachsen, und mit 56 bis 61 Tagen sind auch die zuletzt erschienenen innersten Federn A 16a und 17a so weit. Die Entwicklung der Jugendschwingen kommt somit an Hand und Arm gleichzeitig zum Abschluss. Über die kleine Gruppe der äusseren Armschwingen (A 1a und 2a) und die Carpalschwinge (C), die sich im zeitlichen Auftreten so auffällig von den anderen absetzen, orientieren Diagramm und Tabellen. Hervorzuheben ist schliesslich die geringe Wachstumsdauer der kurzen inneren Alulaschwingen: 8 Tage für AL 2a und 10 Tage für AL 3a. AL 4a ist im Alter von 19 Tagen ausgewachsen, AL 5a im Alter von 37 Tagen. Die gesamte Zeitspanne für die Fertigstellung der a-Schwingen erstreckt sich danach über eine die Altersstadien von 8 bis 61 Tagen umfassende Periode.

Vom Abschluss des Hauptwachstums (= 90 %) einer a-Schwinge bis zum Wachstumsbeginn der neuen Feder verstreichen am Handflügel 13 Tage (H 1) bis 52 Tage (H 10), am Armflügel 18 Tage (A 3) bis 62 Tage (A 16). Diese Werte entsprechen dem Abstand zwischen den Säulen der a- und b-Federn im Mauserdiagramm (Abb. 1) und bezeichnen die Tragdauer der Jugendfedern. Hierbei ist allerdings zu beachten, dass man unter der Tragdauer üblicherweise nur die Periode vom Erreichen der Endlänge bis zum Federwechsel versteht, was gegenüber den oben angegebenen Zahlen einen Abstrich um 8 bis 16 Tage bedingt: H 1a wird als voll ausgebildete Feder nur etwa fünf Tage lang getragen, bevor sie der keimenden b-Schwinge weicht, während H 10a bei dieser Berechnungsweise immerhin gut fünf Wochen und A 16a etwa sieben Wochen lang in Gebrauch stehen.

Jugendmauser. — Die Schwingenmauser kommt zuerst an der Alula, dann an der Hand und schliesslich am Arm in Gang. Als erste Feder der zweiten Generation erschien bei unseren Vögeln AL 2b im Alter von durchschnittlich 23 Tagen (bei 13 Küken frühestens mit 19, spätestens mit 26 Tagen), H 1b folgte mit 27 Tagen (20 Küken: Variationsbreite 24—30 Tage) und A 3b mit 37 Tagen (18 Küken: Variationsbreite 33—39 Tage).

Für den Mauserverlauf der *Handschwingen* ergaben die Basler Aufzuchten Mittelwerte und Variationsbereiche, die mit den von TRAUTMAN (1950: Tab. 3), WOEHLER (1953: Tab. 3), WESTERSKOV (1957: Fig. 5, Tab. 6) und FIGALA (1958: Abb. 12) an zum Teil erheblich grösserem Material gefundenen gut übereinstimmen. Aus den bisher vorliegenden Mauserdaten von Fasanengruppen verschiedenster Herkunft möchte man ableiten, dass der Schwingenwechsel

einem bemerkenswert einheitlichen Mauserplan folgt, von dem die einzelnen Gruppen nur um wenige Tage abzuweichen scheinen (am meisten vielleicht bei den äussersten Handschwingen, vgl. S. 206/7). Das lässt sich allerdings vorerst nicht mit präzisen Zahlen belegen, da die Befunde infolge unterschiedlicher Methodik und Darstellungsweise nur bedingt vergleichbar sind.

Wie TRAUTMAN haben wir für ♂ und ♀ identische Mauserdaten erhalten, so dass das Material beider Geschlechter zur Auswertung vereinigt werden konnte. Die Frage nach einer allfälligen geschlechtsspezifischen Differenz muss gleichwohl offen bleiben, denn nach den Angaben von BUSS (1946) und FIGALA (1958) können Hennen einen zeitlichen Entwicklungsvorsprung aufweisen. Weiterhin wäre zu prüfen, ob Küken aus frühen und späten Bruten gleiches Mauserverhalten zeigen. In unserem, dazu allerdings wenig geeigneten Material finden sich keine Anzeichen dafür, dass jahreszeitlich bedingte Einflüsse den Mauserverlauf modifizieren könnten.

Die individuelle Variabilität der Mausertermine, die in Abb. 1 und Tab. 1 durch Variationsbreite und Standardabweichung charakterisiert ist, hält sich während des ersten Drittels der Mauserperiode innert ziemlich enger Grenzen und steigt dann mit zunehmendem Alter merklich an. Am Handflügel ergaben die Schwingen 1 bis 5 Standardabweichungen in der Grössenordnung von ± 2 Tagen (Variationsbreite 6—7 Tage), die zuletzt vermauserten Schwingen 9 und 10 dagegen solche von ± 5 Tagen (Variationsbreite 16—19 Tage). Entsprechend sind auch die äussersten und innersten Armschwingen (s = ±6 bis ± 12 Tage) und die Alulaschwinge 5 (s = ± 8 Tage) durch hohe Streuung gekennzeichnet. Ganz aus dem Rahmen fällt die rudimentäre Feder AL 1b, deren Mauserdaten zwischen den Altersstadien von 44 und 93 Tagen liegen und eine Standardabweichung von ± 18 Tagen ergeben.

Die Erneuerung der *Armschwingen* setzt mit A 3b ein, die im Alter von 37 Tagen, zwei Tage vor H 3b, erscheint. Von A 3 aus schreitet die Mauser zunächst in ascendenter Folge fort, wobei die Federn in Abständen von vier bis fünf Tagen fallen. Das ist merklich schneller als am Handflügel: im Zeitraum von dreissig Tagen werden am Arm acht Schwingen (A 3—10) abgeworfen gegenüber fünf an der Hand (H 3—7). Etwa von A 11 an werden die Intervalle grösser, dann bei den innersten Federn wieder geringer und so unregelmässig, dass für die Mauserfolge von A 15—17 keine feste Regel mehr zu gelten scheint. Der im Diagramm (Abb. 1) aufgezeichnete Modus, der sich aus den mittleren Mauserdaten ergibt, war nur in zwei von zehn untersuchten Fällen genauso verwirklicht. Von den beiden gesondert mausernden Schwingen im äussersten Teil des Armflügels erschien A 2b um die gleiche Zeit wie A 12b und A 1b zusammen mit A 14b. Die *Carpalschwinge* (C) begann nach Befunden an acht Individuen durchschnittlich fünf Tage vor A 2b zu wachsen, während man sowohl auf Grund ihrer Lagebeziehungen wie nach dem Verhalten der a-Feder eher erwartet hätte, dass sie erst zuletzt, im Anschluss an A 1b, erneuert würde.

An der *Alula* bietet der Federwechsel etliche Besonderheiten, die eine ausführlichere Besprechung erforderlich machen. Wie schon erwähnt, beginnt die Mauser im Alter von erst 23 Tagen mit AL 2b. Die Schwingen AL 3b—5b folgen in Abständen von 10, 21 und 33 Tagen. Verglichen mit Hand- und Armschwingen sind die Intervalle erheblich länger; AL 3b und 4b sind bereits verhornt, wenn ihre distale Nachbarschwinge abgestossen wird.

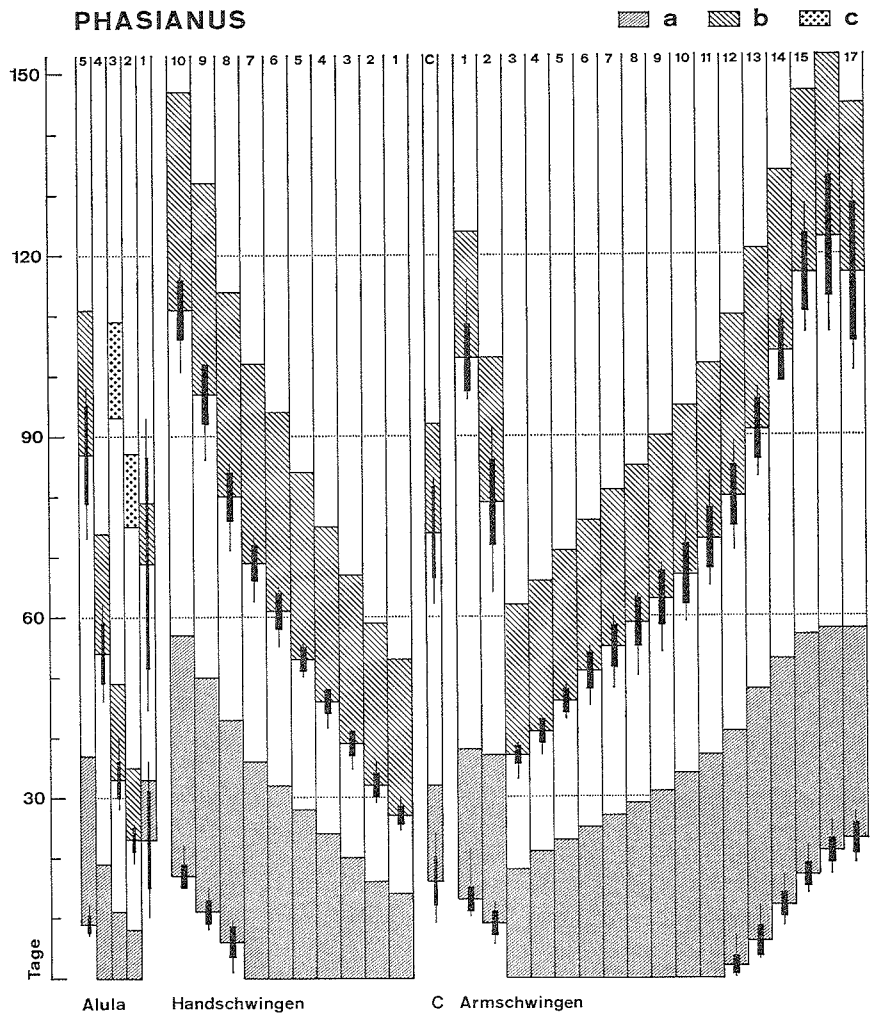

ABB. 1. Zeitlicher Verlauf von Ausbildung und Mauser der ersten (a-) und zweiten (b-), zum Teil auch der dritten (c-) Schwungfedergeneration von Alula, Hand und Arm (einschliesslich Carpalschwinge = C); Daten von ♂ und ♀ vereinigt. Die von der Grundlinie des Diagramms ausgehenden Säulen beziehen sich auf Federn, die am Schlüpftag schon vorhanden sind. Bei den übrigen Säulen bezeichnet die Basis den Zeitpunkt des mittleren Wachstumsbeginns (gleichbedeutend mit Mausertermin); die zugehörige Standardabweichung ist durch die schmale schwarze Säule, die Variationsbreite durch die Vertikallinie angegeben (Daten nach Tab. 1). Die Säulenlänge entspricht der Wachstumsdauer (Mittel aus den Daten von ♂ und ♀, Tab. 3 und 4), der Abstand zwischen den Säulen der Tragdauer jeder Schwinge. — *FIG. 1. Progress of postnatal and postjuvenal moults of alula quills, primaries, secondaries and carpal remex (C) from hatching up to the age of 150 days; both sexes treated together. The ordinate represents time in days. The horizontal bottom line of each vertical bar indicates the mean age at the time of feather emergence; the black vertical bar equals one standard deviation on each side of the mean; the range is recorded by the vertical line (data from Table 1). Bars commencing on the zero line represent remiges present at hatching. The length of the individual bars measures the period of feather growth (mean of both sexes; from Tables 3 and 4), the space between the bars the period over which the feather is retained. Note that individual variation increases towards the later stages of moult; it is greatest in the vestigial alula quill no. 1.*

TABELLE 1. Erscheinen der Jugendschwingen (a-Federn) und Mausertermine der zweiten Schwungfedergeneration (b-Federn). — *Postnatal and postjuvenal moults of the remiges.*[1]

Feder No. / *Remex No.*	1. Federgeneration (a-Federn) *Emergence of juvenal remiges* (n)	M Alter	s Tage	V Alter	2. Federgeneration (b-Federn) *Emergence of postjuvenal remiges* (n)	M Alter	s Tage	V Alter
AL 5	(11)	9.3	1.42	7—12	(13)	86.9	8.09	73—98
4		+			(13)	53.9	4.78	46—62
3		+			(15)	33.1	3.18	28—40
					(4)[2]	94.3	17.28	78—117
2		+			(13)	22.8	2.24	19—26
					(12)[2]	74.6	10.30	60—94
1	(12)	23.3	7.89	10—36	(9)	69.4	17.67	44—93
					(2)[2]	95.0		94—96
H 10	(19)	17.5	2.11	15—22	(14)	110.7	5.14	100—119
9	(20)	11.5	2.25	8—15	(15)	96.7	4.97	86—102
8	(20)	5.8	2.72	1—10	(15)	79.6	4.05	71—86
7		+			(16)	69.2	3.20	62—74
6		+			(16)	60.7	2.86	55—65
5		+			(17)	53.3	1.95	50—56
4		+			(16)	45.7	2.07	41—48
3		+			(18)	38.8	2.11	34—41
2		+			(19)	32.3	2.12	29—36
1		+			(20)	26.9	1.55	24—30
C	(12)	15.8	3.93	9—24	(8)	74.4	7.46	62—83
A 1	(20)	13.3	1.74	10—17	(16)	102.9	5.58	96—116
2	(21)	9.0	1.96	5—13	(16)	78.8	6.82	64—92
3		+			(18)	36.6	1.67	33—39
4		+			(17)	40.9	1.87	37—43
5		+			(17)	46.1	2.24	43—49
6		+			(17)	50.6	2.76	45—55
7		+			(16)	55.1	3.29	48—60
8		+			(16)	59.1	4.21	50—64
9		+			(16)	63.4	4.38	54—69
10		+			(16)	67.4	4.78	59—77
11		+			(15)	73.1	4.86	65—84
12	(16)	2.2	1.54	0—7	(16)	79.6	5.24	71—89
13	(18)	6.3	2.33	3—12	(16)	90.5	4.76	83—98
14	(21)	11.7	1.95	8—17	(16)	104.2	5.10	99—115
15	(17)	17.3	2.09	14—22	(15)	117.3	6.36	107—129
16	(12)	21.0	2.17	17—26	(11)	122.8	9.75	107—137
17	(12)	23.4	2.32	19—28	(10)	117.3	11.46	100—132

[1] *Mean age in days at which emergence of juvenal and postjuvenal remiges occurred. Males and females showed corresponding moult dates and are therefore treated together.* (n) = *sample size;* M = *mean*; s = *standard deviation*; V = *observed range*; AL = *alula;* H = *hand*; C = *carpal remex*; A = *forearm.*

[2] Dritte Federgeneration (c-Federn). — *Third feather generation.*

\+ = Feder am Schlüpftag vorhanden. — *Feather present at hatching.*

TABELLE 2. Übersicht über das Erscheinen des juvenilen Flügelgefieders (a-Federn) und die Mausertermine der Schwingen und Decken der zweiten Federgeneration (b-Federn). — *Summary of postnatal and postjuvenal moults of remiges and tectrices.*

		Erscheinen der 1. Federgeneration *Emergence of juvenal feathers* (Alter in Tagen/*age in days*)					Erscheinen der 2. Federgeneration *Emergence of postjuvenal feathers* (Alter in Tagen/*age in days*)				
		Rem.[1]	maj.	med.	min.	inf.	Rem.	maj.	med.	min.	inf.
AL	5	9	17				87	102			
	4	+	(3)				54	61			
	3	+	(3)				33	31			
	2	+	(3)				23	29			
	1	23	(?)				69	40			
H	10	16	20	22	23	30	111	99	100	96	128
	9	10	12	24	60	25	97	96	96	137	118
	8	3	6	26	70	22	80	82	112	132	112
	7	+	+	25	65	21	69	70	103	132	112
	6	+	+	26	69	20	61	64	99	129	112
	5	+	+	26	69	20	53	57	98	—	110
	4	+	+	26	64	18	46	47	95	114	109
	3	+	+	24	73	17	39	42	93	146	110
	2	+	+	26	80	17	32	36	94	—	109
	1	+	+			14	27	30			101
	C	16	18	22	22		74	75	81	80	
A	1	12	8	21	30	18	103	81	98	91	110
	2	7	+	13	27	16	79	57	88	100	107
	3	+	+	9	19	15	37	30	80	93	109
	4	+	+	9	18	16	41	29	79	92	110
	5	+	+	10	18	17	46	31	85	95	110
	6	+	+	11	18	17	51	33	88	100	109
	7	+	+	11	18	19	55	35	88	99	110
	8	+	+	11	18	19	59	37	91	99	110
	9	+	+	12	19	21	63	40	94	103	109
	10	+	+	13	19	23	67	45	96	107	110
	11	+	+	15	20	26	73	48	107	108	119
	12	1	0	17	22	31	80	52	103	112	125
	13	6	0	17	22	34	91	61	107	113	138
	14	11	3	15	21	35	104	79	108	115	139
	15	17	8	15	16	39	117	91	107	103	142
	16	21	12	11	11	42	123	99	100	86	145
	17	23	12	8	9		117	97	87	69	

[1] Die Daten der Schwungfedern beziehen sich hier nur auf jene Vögel, die auch hinsichtlich der Deckfedern untersucht wurden, weshalb sich gegenüber Tab. 1 einige Abweichungen ergeben. — *Data for remiges are taken from the same samples as those for the tectrices.*

\+ Feder am Schlüpftag vorhanden. — *Feather present at hatching.*

Material / *number of specimens:* T. maj. a = 3—11, med. a = 3—6, min. a = 4—5, inf. a = 4, maj. b = 8—12, med. b = 9—10, min. b = 8—10, inf. b = 9—10 Exemplare.

Weitere Erläuterungen siehe Tab. 1. —*Further explanations see table 1.*

Die rudimentär ausgebildete innerste Feder, AL 1, zeigt einen Mauserrhythmus, der von Individuum zu Individuum ausserordentlich variabel ist und mit dem der übrigen Alula nur noch lose verbunden zu sein scheint (s. oben). Es sieht so aus, als ob mit der Rückbildung der Feder auch der ursprüngliche Mausermodus aufgegeben worden wäre. Um ihr Verhalten besser beurteilen zu können, sei der Entwicklungsverlauf von Anfang an kurz nachgezeichnet (vgl. Abb. 1, Tab. 1): Vor dem Schlüpfen bildet der Follikel ähnlich wie bei AL 5 eine kleine, schwach pigmentierte Dune aus. Erst auf diese folgt AL 1a als locker gebaute Konturfeder, die etwa gleichzeitig mit AL 2b heranwächst. Der nächste Wechsel geschieht nach etwa sieben Wochen und bringt mit AL 1b eine Feder hervor, die ihre Vorläuferin an Länge und Breite übertrifft und die Adultdimensionen erreicht (Tab. 9). Dass AL 1a nicht bereits am Schlüpftag vorhanden ist, sondern erst viel später erscheint, dürfte einen abgeleiteten Zustand darstellen. Zum Vergleich diene der Pfau *Pavo cristatus*, dessen Alula fünf normal entwickelte Schwingen trägt. Die Jugendmauser beginnt hier nach unseren Beobachtungen (unveröffentlicht) ebenfalls an der Alula früher als an der Hand. Sie setzt mit dem Erscheinen von AL 1b ein und geht in descendenter Folge weiter. Bald jedoch kompliziert sich der Ablauf. Während AL 4b heranwächst, kündigt sich im Alter von zwei Monaten mit dem Erscheinen von AL 1c eine zweite und im Alter von acht Monaten mit AL 1d eine dritte Mauserwelle an, so dass eine Staffelmauser entsteht. Ausgehend von diesem beim Pfau verwirklichten Modus der Alulamauser lassen sich die Verhältnisse beim Fasan auch anders interpretieren, als es oben geschehen ist. Beide Arten würden nämlich im Mauserverlauf grundsätzlich übereinstimmen, falls die als «1a» bezeichnete Alulafeder des Fasans in Wirklichkeit 1b darstellen sollte und die dunige Vorläuferin dieser Feder als eigentliche 1a zu gelten hätte. Die Untersuchung weiterer Phasianiden wird zeigen, ob eine solche Deutung vertretbar ist.

Ebenfalls an den Pfau erinnert der Umstand, dass der Fasan, noch während die Jugendmauser im Gange ist, ein bis drei innere Alulafedern ein zweites Mal wechselt. Die zweite Mauserwelle setzt im Alter von durchschnittlich 75 Tagen ein, wenn AL 2c auswächst. Im Alter von etwa 94 Tagen kann AL 3c folgen, und bei zwei Individuen keimte etwa zur gleichen Zeit eine AL 1c, nachdem bei ihnen 1b relativ früh, mit 44 Tagen, erschienen war (Tab. 1). Diese 1c-Feder trat einmal in Verbindung mit 2c und einmal mit 2c + 3c auf. AL 3 wurde in fünf von 19 untersuchten Fällen, also etwa von einem Viertel der Individuen zweimal gewechselt, und zwar stets, nachdem bereits eine 2c-Feder vorhanden war. Für AL 2 ist die zusätzliche Mauser in 17 Fällen belegt, während drei Individuen die b-Feder wahrscheinlich beibehalten haben. Im Freien aufwachsende Fasanen dürften nach Befunden an weiteren 17 Exemplaren ebenfalls mehrheitlich eine AL 2c ausbilden. Die zweite Alulafeder erreicht nämlich bei juvenilen Herbst- und Wintervögeln mit 26 mm eine Durchschnittslänge, die im Adultbereich liegt und jene der b-Feder um 4 mm übertrifft (vgl. Tab. 9).

Mit der Ausbildung einer dritten Federgeneration steht die Alula übrigens nicht allein da. Wie BURI (1967: 370—375) gezeigt hat, wechselt der heranwachsende Fasan auch einen Teil seines Brustgefieders zweimal. Es betrifft dies die Federgruppe im Mittelfeld der auf jeder Brustseite gelegenen Flur, wo die Entwicklung viel früher als im peripheren Brustflurbereich einsetzt: In der zweiten Lebenswoche entfalten hier die ersten («frühjuvenilen») a-Federn ihre Fahnen, mit fünf Wochen beginnen b-Federn zu keimen (während gleichzeitig weiter

aussen «spätjuvenile» a-Federn wachsen und am Rand der Flur letzte Dunen noch in der achten Woche abgestossen werden), und etwa von der 15. Woche an weichen diese früh vermauserten, von den Adultfedern noch deutlich verschiedenen Federn der «Zwischengeneration» (BURI) solchen der c-Generation. Die im äusseren Teil der Brustflur gebildeten «spätjuvenilen» a-Federn werden hingegen direkt durch bleibende b-Federn von adulter Ausprägung ersetzt, was von der 12. Woche an geschieht.

Deckfedern (Tectrices)

Die Unterlagen über die Entwicklung des Deckgefieders wurden nur bei der dritten Aufzuchtgruppe gesammelt und sind somit wenig umfangreich, dürften aber gleichwohl für eine erste Übersicht genügen. Das Auftreten der a-Generation ist für die meisten Federn durch Daten von 3—6 Individuen, das der b-Generation durch solche von 8—10 Individuen belegt.

GROSSE OBERE DECKFEDERN (Tectrices majores superiores)

Am Handflügel wachsen die von Anfang an vorhandenen Schwungfedern (H 1a—7a) zusammen mit ihren Decken aus. Letztere messen am Schlüpftag 4—6 mm, sind wie die keimenden Schwingen und Armdecken noch ganz von der Federscheide umschlossen und tragen an der Spitze eine lange Erstlingsdune (Praepenna). Auch am Armflügel entwickeln sich beim kleinen Küken ausser Schwungfedern vorerst nur Grosse Decken. Sie sind noch etwas kürzer als die Handdecken, jedoch so lang wie die zugehörigen Schwingen, was darauf schliessen lässt, dass am Arm die Decken sich etwas vor den Schwungfedern zu entwickeln beginnen. Eindeutig sichtbar wird dies am äusseren und inneren Rand der Reihe keimender Deckfedern: Beim Schlüpfen sind bereits die Federn A-maj.2a (4 mm) und A-maj.12a (1 mm) vorhanden, während die Schwingen gleicher Ordnungszahl noch fehlen. Entsprechendes gilt für die postembryonal auswachsenden Armdecken, die ihrer Schwinge vier bis elf Tage vorauseilen. Mit dem mehr oder weniger ausgeprägten zeitlichen Abstand zwischen dem Erscheinen der Deckfedern und der zugehörigen Schwingen zeigt schon die erste Federgeneration ein Verhalten, das später verstärkt zum Ausdruck kommt und für den Mauserverlauf am Armflügel kennzeichnend ist.

Alle Erstlingsdecken, deren Entwicklung auf den Schlüpftermin hin eingeleitet wird, stellen ihr Wachstum frühzeitig ein und bleiben verhältnismässig kurz (Tab. 7). Die Wachstumsdauer beträgt 5 bis 9 Tage bei H-maj.1a—7a und 7 bis 13 Tage bei A-maj.2a—12a, dagegen 13 bis 14 Tage bei den äusseren Handdecken (H-maj.8a—10a) und 18 bis 30 Tage bei den inneren Armdecken (A-maj.13a—17a). Zum Vergleich seien die für die b-Federn gefundenen Werte beigefügt: Handdecken 10 bis 15 Tage, äussere Armdecken (A-maj.1b—11b) 17 bis 23 Tage, innere Armdecken (A-maj.12b—17b) 26 bis 28 Tage.

Die Jugendmauser der Grossen Deckfedern ist, wie schon ihr erstes Auftreten, aufs engste mit der Schwingenentwicklung koordiniert. Dass die Art der Beziehung am Hand- und am Armflügel nicht übereinstimmt, wurde bereits angedeutet. Die Handdecken werden in der Regel etwa gleichzeitig mit der zugehörigen Schwinge, die Armdecken aber vor dieser erneuert. Im einzelnen erscheinen die Decken H-maj.1b—8b wenige Tage nach ihrer Schwinge, 9b synchron mit dieser und die äusserste Decke H-maj.10b nach Befunden an zehn Individuen 7 bis 18 Tage (Mittel 11 Tage) vor der Schwinge H 10b. Dies ist die

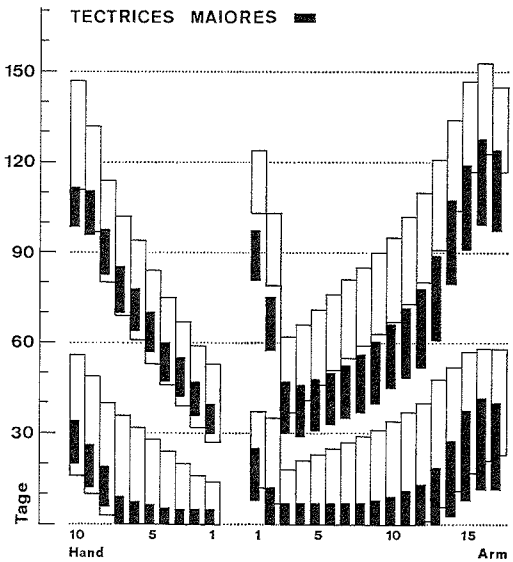

ABB. 2. Ausbildung und Mauser der Grossen Oberen Deckfedern (schwarze Säulen) und der Schwungfedern (offene Säulen) nach den in Tab. 2 zusammengestellten Daten. Die untere Säulengruppe repräsentiert die erste, die obere die zweite Federgeneration. Gleiche Darstellungsweise wie Abb. 1. — *FIG. 2. Postnatal and postjuvenal moults of major upper coverts (black bars) and of remiges (white bars); from Table 2. Below the juvenal (first generation), above the postjuvenal (second generation) feathers. Method of presentation as in Fig. 1.*

einzige Handschwinge, die wie die meisten Armschwingen erst dann ausfällt, wenn die neue Deckfeder schon weitgehend verhornt ist und 90 % ihrer Endlänge erreicht hat.

Bei den Armdecken zeigt die Mauserfolge eine kleine Besonderheit, indem der Mauserfocus nicht wie bei den Schwungfedern von der dritten, sondern von der vierten Feder gebildet wird. Im Mittel von 12 untersuchten Fällen erschien A-maj.4b im Alter von 29 Tagen, d. h. zwei Tage nach der innersten Handschwinge H1b und einen Tag früher als deren Decke H-maj.1b. Nur an der Alula beginnt die Deckfedermauser ebenso früh wie am Arm (AL-maj.2b: 29 Tage). Die der vierten Armdecke benachbarten Federn A-maj.3b und 5b folgen im Abstand von durchschnittlich einem resp. zwei Tagen. Mitunter wachsen die Decken 3 und 4 (3 Fälle) oder 4 und 5 (1 Fall) auch gleichzeitig aus, hingegen kam es bei unseren Vögeln nicht vor, dass die vierte Decke erst nach der dritten oder fünften gewechselt worden wäre. Die gleiche Mauserfolge gilt möglicherweise auch für Altvögel. Ein bei Basel am 15. 6. 1971 im Anfangsstadium der Mauser (H 1 und 2 wachsend) verunfalltes ♂ ad. stand gerade im Begriff, als erste Armdecke A-maj.4 an beiden Flügeln abzuwerfen.

MITTLERE OBERE DECKFEDERN (Tectrices mediae superiores)

Die Mittleren Decken sind am Schlüpftag ausnahmslos noch als Praepennae entwickelt. An der Hand beginnt die erste Konturfedergeneration im Alter von

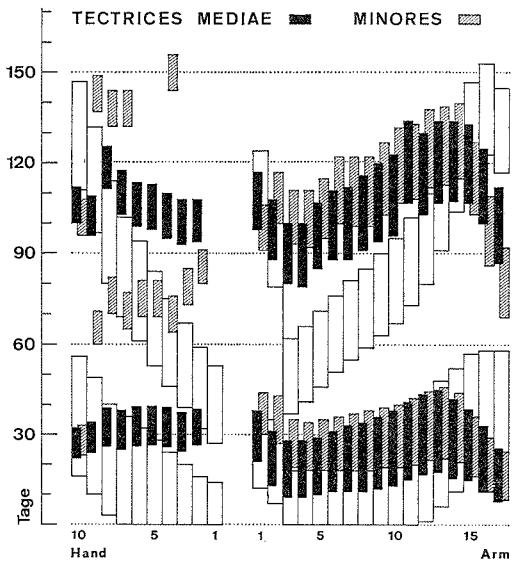

ABB. 3. Ausbildung und Mauser der Mittleren Oberen Deckfedern (schwarze Säulen), der ersten Reihe der Kleinen Oberen Deckfedern (schraffierte Säulen) und der Schwungfedern (offene Säulen) nach Tabelle 2. Für Umfang und Ablauf der partiellen Jugendmauser der Kleinen Handdecken ist eine willkürlich gewählte Kombination abgebildet (vgl. Text). Weitere Erläuterungen siehe Abb. 1 und 2. — *FIG. 3. Postnatal and postjuvenal moults of median upper coverts (black bars), of the first row of lesser upper coverts (striped bars), and of remiges (white bars); from Table 2. Method of presentation as in Figs. 1 and 2. Only part of the lesser primary coverts are replaced during postjuvenal moult, and there is much individual variation as to extent, sequence and time of moult; the diagram records one out of a great variety of cases. Comparison of Figs. 2 and 3 reveals that the main feather rows of the forearm develop in close chronological succession: 1) juvenal greater coverts (and juvenal secondaries), 2) juvenal median coverts, 3) postjuvenal greater coverts, 4) postjuvenal secondaries, and 5) postjuvenal median coverts.*

22 bis 26 Tagen (Variationsbreite 19—33 Tage) auszuwachsen. Gewöhnlich erscheinen alle Keime innert weniger Tage, ohne dass eine feste Reihenfolge eingehalten wird. Nur die innerste Feder H-med.2a, die sich sonst wie die anderen verhält, kann bei einzelnen Individuen um 20 bis 30 Tage verspätet auftreten, welcher Rückstand dann auch in der Jugendmauser fortwirkt. Diese in drei von zehn Fällen beobachtete Variante ist im Diagramm (Abb. 3) und in Tab. 2 nicht berücksichtigt.

Wesentlich früher als an der Hand wird das Wachstum der Mittleren Decken am Armflügel eingeleitet. Mit etwa acht Tagen setzt es in der Ellbogengegend (A-med.17a), kurz darauf am äusseren Arm ein (A-med.3a+4a oder fast simultan 3a—8a) und erstreckt sich bald auf die ganze Reihe. Zuletzt erscheinen A-med.12a und 13a im Alter von 17 Tagen sowie einige Tage später A-med.1a. Mit Ausnahme der inneren Gruppe erfolgt die Ausbildung der Mittleren Armdecken unmittelbar nach Fertigstellung der Grossen Decken. Letztere werden nur etwa so lange getragen, bis das Wachstum der Mittleren Decken beendet ist,

und treten dann in die Jugendmauser ein. Die Diagramme (Abb. 2, 3) lassen deutlich erkennen, wie sich die beiden Federreihen im Zyklus von Wachstums- und Ruhephase gegenseitig ablösen. Nur am inneren Arm, im Bereich der Schirmfedern, wachsen Grosse, Mittlere und Kleine Decken gleichzeitig heran.

Die Tragdauer der juvenilen Decken liegt für die meisten Federn bei etwa zwei Monaten. Die Jugendmauser kommt im Alter von rund 90 Tagen in Gang und verläuft am Arm grundsätzlich nach demselben Plan, der auch das Auftreten der a-Federn bestimmt. Noch deutlicher zeichnen sich diesmal die beiden Mauserfoci am Arm bei A 3/4 und am Ellbogen ab.

KLEINE OBERE DECKFEDERN (Tectrices minores superiores)

Von den Kleinen Decken wurde nur die erste Reihe untersucht. Am Armflügel verhält sich diese sowohl beim Auftreten der a- wie der b-Federn recht ähnlich wie die Serie der Mittleren Decken. Immerhin ergibt sich eine zeitliche Verschiebung, indem die Kleinen Decken im mittleren und vor allem im äusseren Flügelteil später, im Ellbogenbereich dagegen in der Jugendmauser merklich früher erscheinen als die entsprechenden Mittleren Decken. Aus vereinzelten Notizen über die übrigen Reihen Kleiner Armdecken geht nicht hervor, ob von diesen dieselbe Mauserfolge eingehalten wird. Hingegen steht fest, dass dort die erste Federgeneration zum Teil bereits im Alter von acht Tagen zu keimen beginnt, etwa zehn Tage früher als in der ersten Reihe. Auch in der Jugendmauser scheinen die Federn der von uns untersuchten Reihe zu den letzten zu gehören, die gewechselt werden.

Eine Sonderstellung nehmen die Kleinen Handdecken ein. Mit Ausnahme der äussersten (H-min.10a) werden die a-Federn auffallend spät, erst im Alter von zwei bis drei Monaten, ausgebildet, ebenso die b-Federn, die gewöhnlich im fünften Monat erscheinen. Hinsichtlich der zeitlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Decken ist keine Regel zu erkennen. Besonders variabel sind Umfang und Ablauf der Jugendmauser. Nach Befunden an elf Individuen wurden von den neun Kleinen Handdecken der a-Generation im Mittel vier Federn erneuert (minimal eine, maximal sieben Federn), und zwar vorzugsweise die distal gelegenen. Im übrigen entstehen dadurch, dass an verschiedenster Stelle a-Federn stehen bleiben können, vielerlei Kombinationen. Dafür einige Beispiele:

H-min. *2b* — 3a — 4a — 5a — *6b* — *7b* — *8b* — *9b* — *10b*
H-min. 2a — 3a — 4a — 5a — *6b* — *7b* — *8b* — *9b* — *10b*
H-min. *2b* — *3b* — *4b* — *5a* — *6a* — *7b* — *8b* — *9b* — *10b*
H-min. — 3a — 4a — 5a — *6b* — *7b* — 8a — *9b* — *10b*
H-min. 2a — 3a — *4b* — 5a — 6a — 7a — 8a — *9b* — *10b*

Aus dem an vierter Stelle angeführten Beispiel ist zugleich zu entnehmen, dass die innerste Feder (H-min.2) fehlen kann, was in zwei Fällen beobachtet wurde.

Die grosse Variabilität im Verhalten der Kleinen Handdecken mag damit zusammenhängen, dass es sich um Federn handelt, die mit den Schwingen nicht in direkter Beziehung stehen und nur ein kleines, noch dazu von der Alula überdecktes Flügelfeld einnehmen. Andererseits wäre aber auch zu prüfen, ob die Anordnung in einer durchgehenden Horizontalreihe, von der unsere Numerierung ausgeht, im Falle der Kleinen Handdecken einer natürlichen Gruppierung entspricht; gewisse Unregelmässigkeiten in ihrer räumlichen Verteilung lassen das als zweifelhaft erscheinen. Besonders fragwürdig ist die Klassierung der distalsten Decken, die bereits im Bereich der Randfedern (T.marginales) liegen und vielleicht auch diesen zugehören. (Vergleiche hierzu auch JEIKOWSKI 1971: 179).

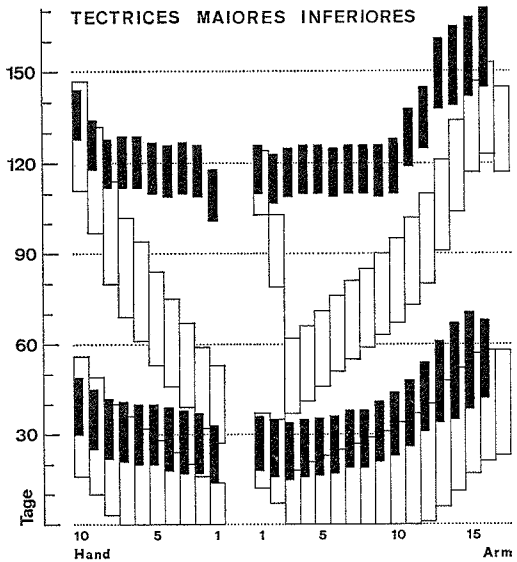

ABB. 4. Ausbildung und Mauser der Grossen Unteren Deckfedern (schwarze Säulen) und der Schwungfedern (offene Säulen) nach Tabelle 2. Gleiche Darstellungsweise wie Abb. 1 und 2. — *FIG. 4. Postnatal and postjuvenal moults of major under coverts (black bars) and of remiges (white bars); from Table 2. Method of presentation as in Figs. 1 and 2.*

GROSSE UNTERE DECKFEDERN (Tectrices majores inferiores)

Diese Deckfederreihe wurzelt unmittelbar an der ventralen Basis der Schwingen, geht aber nicht die enge zeitliche Bindung an die Schwingenmauser ein, die für die Grossen Oberen Decken charakteristisch ist. Im Vergleich zu Mittleren und Kleinen Decken lehnt sich ihr Mausermodus aber doch mehr an den für die jugendlichen Schwungfedern geltenden Ablauf an: descendente Sequenz an der Hand, vorherrschend ascendente Sequenz am Arm. Deutlicher als in der Jugendmauser kommt dies beim Auswachsen der a-Federn zum Ausdruck, das in der dritten Lebenswoche einsetzt und im Alter von zehn Wochen mit der Fertigstellung von A-inf.15a seinen Abschluss findet.

Die erste Deckfedergeneration wird durchschnittlich etwa $2^1/_2$ Monate lang getragen und übertrifft darin alle anderen hier untersuchten Federreihen. Entsprechend spät, im Laufe des vierten Lebensmonats, beginnt die Jugendmauser. Die Decken H-inf.2—8 und A-inf.1—10 fallen innert weniger Tage aus, wobei die Reihenfolge ziemlich zufällig bleibt, so dass sich im Durchschnitt annähernd Gleichzeitigkeit ergibt. Dieser mittlere Mausertermin liegt bei etwa 110 Tagen (Variationsbreite 90—127 Tage). Merklich früher wird an der Hand nur die innerste Decke gewechselt (H-inf.1b = 101 Tage), und später als die Mittelgruppe folgen die beiden äussersten Decken (H-inf. 9b = 118 Tage, 10b = 128 Tage). Meist noch auffälliger ist die zeitliche Verschiebung bei den inneren Armdecken. Sie wird von der elften oder zwölften Feder an bemerkbar und steigert sich bei den nächstfolgenden auf einen Abstand von rund 30 Tagen gegenüber der äusseren Federgruppe. Die individuelle Variation ist in diesem Bereich recht gross, sowohl hinsichtlich der Mausertermine wie der Sequenz, die

im Einzelfall von dem im Diagramm dargestellten durchschnittlichen Verlauf erheblich abweichen kann. Variabel ist auch die Anzahl der Grossen Unteren Armdecken: Von zwölf Exemplaren hatte die eine Hälfte 15, die andere 16 Federn ausgebildet. Die endgültige Zahl ist schon in der ersten Federgeneration festgelegt.

Federwachstum

Verlauf und Geschwindigkeit des Wachstums sollen hier nur für die Schwungfedern eingehender dargestellt werden. Als Grundlage dienen die gemittelten Wachstumskurven der einzelnen Schwingen: Anhand der Messwerte werden zunächst die individuellen Wachstumskurven einer gegebenen Schwinge derart aufgezeichnet, dass die Basalabschnitte aller Kurven bestmöglich zur Deckung gelangen und dadurch auf gleichzeitigen Wachstumsbeginn ausgerichtet sind. Durch die so entstandene, meist eng gebündelte Kurvenschar wird eine graphisch gemittelte, ausgeglichene Kurve gezogen (Abb. 6). In der Phase stärksten Wachstums zeigen die individuellen Messreihen eine bemerkenswert geringe Variabilität, obwohl Exemplare verschiedener Aufzuchten und unterschiedlicher Gewichtsentwicklung beteiligt sind. Erst bei sichtlich verzögerter Körperentwicklung wird auch das Federwachstum mitbetroffen, wobei die a-Federn auf solche Einflüsse möglicherweise etwas stärker ansprechen als b-Federn.

Zur Kennzeichnung des Wachstums der einzelnen Federn werden nebst der erreichten Federlänge die Wachstumsdauer und die Wachstumsgeschwindigkeit angegeben, letztere ausgedrückt durch die Mittlere und die Maximale tägliche Zuwachsrate (Tab. 3, 4). Als *Wachstumdauer* gilt die Zeitspanne, die zum Aufbau von 90 % der vollen Federlänge benötigt wird (vgl. S. 181). Bildet man den Quotienten aus diesem Federlängenwert und der Wachstumsdauer, so resultiert der *Mittlere Zuwachs* pro Tag (in Millimetern). Diese beiden Grössen sind also auf denselben Entwicklungsabschnitt bezogen und lassen das Auswachsen des letzten Zehntels der Federlänge ausser Betracht. Die *Maximale Zuwachsrate* ist das Mass für die tägliche Längenzunahme der Feder in der Periode stärksten Wachstums. Sie entspricht dem Neigungsgrad des steilsten Teiles der mittleren Wachstumskurve. Da das Federwachstum als additiver Prozess über längere Strecken linear verlaufen kann und die maximale Zuwachsrate so lange beibehalten wird, kommt diesem Vergleichswert besondere Bedeutung zu.

Mit den hier erläuterten, in den Tabellen 3 und 4 zusammengestellten Angaben lässt sich der Wachstumsverlauf allerdings nur in Teilaspekten erfassen. Ausreichende Informationen bietet erst das Kurvenbild selbst. Deshalb werden wenigstens für die am meisten interessierende Serie der Handschwingen auch tabellarische Unterlagen beigefügt, mittels welcher sich die Wachstumskurven der a- und b-Federn mit ausreichender Genauigkeit reproduzieren lassen (Tab. 5, 6).

Wachstumsdauer

Die für die Wachstumsdauer ermittelten Werte stellen einen wesentlichen Bestandteil der Mauserdiagramme dar (Abb. 1—4) und sind in Verbindung mit dem Federwechsel zum Teil schon erörtert worden. Hier sei nur auf einige Beziehungen hingewiesen, die mit Geschlechtszugehörigkeit, Federlocus und Federgeneration zusammenhängen.

Wie aus den tabellarischen Zusammenstellungen hervorgeht, ist der Geschlechtsunterschied in der Wachstumsdauer gewöhnlich so ausgeprägt, dass nur eine gesonderte Darstellung in Frage kommt. Lediglich bei den kurzen Alulafedern AL 1—4 und der Carpalschwinge überschneiden sich in unserem Material die Werte von Wachstumsdauer und Federlänge bei ♂ und ♀ weitgehend, weshalb sich eine Aufteilung nach Geschlecht in diesem Falle erübrigt. Von dieser unbedeutenden Ausnahme abgesehen, bildet das ♂ generell längere Schwungfedern aus als das ♀, was mit entsprechend verlängertem Wachstum verbunden ist. Als Beispiel diene H 5b: diese Schwinge misst beim ♀ 167 mm, beim ♂ 187 mm, was beim ♀ eine Wachstumsdauer von 29 Tagen, beim ♂ eine solche von $32^1/_2$ Tagen bedingt (Tab. 4).

Eine so einfache Beziehung zwischen Federlänge und Wachstumsdauer findet man aber nur im speziellen Fall des geschlechtsbedingten Längenunterschiedes identischer Schwingen. Wenn auch kurze Federn ihr Wachstum im allgemeinen früher beenden als lange, wird diese Tendenz doch vielfach von anderen Einflüssen überdeckt. So kommt es, dass Federn gleicher Länge keineswegs übereinstimmende Wachstumsdauer aufzuweisen brauchen. Zu diesen Feststellungen enthalten die Tabellen zahlreiche Beispiele, von denen nur folgende herausgegriffen seien (Tab. 4): Die äusserste Alulaschwinge AL 5b wird beim ♂ bei einer Wachstumsdauer von rund 25 Tagen 81 mm lang. Die doppelt so lange H 10b (160 mm) braucht zu ihrer Entwicklung wie erwartet wesentlich mehr Zeit, nämlich 37 Tage. Schwinge A 17b hingegen, die wie AL 5b 81 mm misst, hat eine um drei Tage längere Wachstumsdauer als diese (28 Tage). Gerade umgekehrt verhält es sich mit A 2b, die bei einer Länge von 139 mm in derselben Zeitspanne wie AL 5b, also innert 25 Tagen heranwächst. Diese Hinweise mögen genügen, um auf einen Sachverhalt aufmerksam zu machen, der im Vergleich von Wachstumsdauer und Federlänge sichtbar wird. Die weitere Besprechung erfolgt an anderer Stelle (S. 198), da die Zusammenhänge erst in Verbindung mit der Zuwachsrate deutlich erkennbar werden.

Ebenfalls einen bemerkenswerten Unterschied ergibt der Vergleich der Ausbildungszeiten der a-Federn mit denen der b-Federn. Obwohl letztere erheblich länger werden als die Jugendschwingen, wachsen sie innert kürzerer Frist heran. (Vom Vergleich auszunehmen sind alle jene a-Schwingen, die vor dem Schlüpfen zu wachsen beginnen und damit eine Sonderstellung einnehmen.) So hat die Schwinge H 8a (♀ 124 mm/♂ 131 mm) eine Wachstumsdauer von 36 (♀) und 39 (♂) Tagen, H 8b (♀ 163/♂ 187 mm) eine solche von 32 und 36 Tagen. Noch auffälliger ist der Unterschied zwischen den Federn der ersten und zweiten Generation am inneren Armflügel: A 13a (♀ 108/♂ 120 mm) benötigt $40^1/_2$ und 43 Tage, A 13b (♀ 124/♂ 145 mm) dagegen nur 29 und 31 Tage, und ähnliche Verhältnisse gelten für die benachbarten Schwingen (Tab. 3, 4). Es folgt daraus, dass sich die b-Federn durch höhere Wachstumsgeschwindigkeit auszeichnen, was im anschliessenden Abschnitt näher auszuführen ist.

Wachstumsgeschwindigkeit

Vorausgeschickt sei eine Bemerkung zu den a-Schwingen, deren Entwicklung vor dem Schlüpfen einsetzt. Hier ist die zum Berechnen der mittleren Zuwachsrate benötigte Grösse der Wachstumsdauer aus einem postembryonalen und einem embryonalen Anteil zusammengesetzt. Nur der erstere ist bekannt, während die vermutliche Dauer des embryonalen Wachstums nach dem Verlauf der Wachs-

TABELLE 3. Wachstumsdauer und tägliche Zuwachsrate der Jugendschwingen (a-Federn) bei ♂ und ♀. — *Periods of growth and daily growth rates in juvenal remiges in males and females.*

		Wachstumsdauer in Tagen: ♀[1] *Period of growth (days): ♀[1]*			Federlänge ♀[2] Feather length[2]	Wachstumsdauer in Tagen: ♂ *Period of growth (days): ♂*			Federlänge ♂ Feather length	Zuwachs pro Tag in mm *Daily growth (mm)*		
		(n)	M	s	mm	(n)	M	s	mm	Mittel/ *Mean*[3] ♀	♂	Maximum ♀ ♂
AL	5	(4)	26.8	0.65	64	(7)	27.9	1.07	69	2.2	2.2	2.8
	4					(11)[4]	18.9*	2.20	40	1.8		2.5
	3					(8)[4]	10.2*	1.28	19	1.4		1.8
	2					(8)[4]	7.9*	1.32	10	1.1		1.2
	1					(7)[4]	9.7	1.38	10	0.9		1.0
H	10	(5)	37.9	1.08	119	(6)	41.5	1.38	131	2.8	2.8	3.4
	9	(4)	38.1	1.25	129	(6)	40.0	1.30	137	3.0	3.1	3.9
	8	(3)	36.2	1.76	124	(9)	38.7	1.03	131	3.1	3.0	4.0
	7	(3)	35.2*	1.53	118	(6)	36.7*	1.33	123	2.9	2.9	4.0
	6	(3)	30.5*	0.87	112	(6)	31.9*	0.80	117	3.0	3.0	4.6
	5	(2)	26.8*	0.35	107	(5)	28.1*	1.48	109	3.2	3.1	5.0
	4	(5)	23.0*	0.79	94	(7)	24.1*	1.46	98	3.2	3.2	5.0
	3	(5)	19.1*	0.96	82	(8)	19.9*	1.57	85	3.3	3.3	5.0
	2	(5)	15.6*	1.39	70	(8)	16.1*	1.03	72	3.4	3.4	5.0
	1	(5)	12.8*	0.57	58	(8)	13.7*	0.65	61	3.3	3.3	4.7
	C					(9)[4]	15.9	1.26	17	0.9		1.1
A	1	(8)	25.4	0.83	89	(7)	25.7	0.57	97	3.2	3.4	4.0
	2	(8)	27.4	0.88	104	(7)	28.7	0.70	111	3.4	3.5	4.3
	3	(5)	18.2*	1.10	71	(7)	18.2*	0.95	74	3.1	3.2	4.5
	4	(4)	21.1*	2.87	79	(7)	20.5*	1.41	81	3.0	3.2	4.6
	6	(2)	23.8*	0.35	89	(7)	24.9*	1.43	91	3.1	3.0	4.6
	8	(2)	28.8*	0.35	98	(6)	29.9*	1.07	100	2.9	2.8	4.4
	10	(3)	33.5*	1.80	105	(7)	35.2*	1.47	110	2.7	2.7	4.2
	12	(1)	37.5		110	(7)	41.1	0.73	121	2.6	2.6	3.3
	14	(4)	40.1	2.32	106	(4)	42.8	1.50	113	2.4	2.4	3.2
	16	(2)	34.8	1.06	79	(3)	39.7	1.76	90	2.0	2.0	2.5
	17	(2)	32.3	0.35	68	(3)	37.0	1.32	76	1.9	1.8	2.3

[1] Die zum Aufbau von 90 % der Endlänge der betreffenden Feder benötigte Zeit. — *Period required for the development of 90 % of total feather length.*

[2] Mittlere Federlänge der zur Bestimmung der Wachstumsdauer verwendeten Exemplare. — *Mean feather lengths of specimens of the same samples.*

[3] Quotient aus Federlänge (90 % der Endlänge) und Wachstumsdauer. — *Calculated by dividing the value of 90 % feather length by the corresponding value of period of feather growth.*

[4] Für ♀ und ♂ gemeinsam berechnet. — *Females and males treated together.*

* Vor dem Schlüpfen keimende Feder; der angegebene Wert bezeichnet hier das postembryonale Alter bei Fertigstellung von $^{9}/_{10}$ der Federlänge. Um die Wachstumsdauer zu erhalten, muss der embryonale Anteil addiert werden (vgl. S. 195). Dieser beträgt schätzungsweise: — *Feather emerging before hatching; the given value indicates the age when 9/10 feather length are completed. To this figure the estimated duration of embryonic growth should be added in order to get the correct value of the period of feather growth:* AL 2 = 0.5 Tage/*days*, AL 3—4 = 1.5 Tage, H 1—6 = 3 Tage, H 7 = 2 Tage, A 3—4 = 2.5 Tage, A 6—8 = 2 Tage, A 10 = 1.5 Tage.

TABELLE 4. Wachstumsdauer und tägliche Zuwachsrate der Schwingen der zweiten Federgeneration (b-Federn) bei ♂ und ♀. — *Periods of growth and daily growth rates in postjuvenal remiges in males and females.*

		Wachstumsdauer in Tagen: ♀[1] *Period of growth (days): ♀[1]*			Federlänge ♀[2] *Feather length*[2]	Wachstumsdauer in Tagen: ♂ *Period of growth (days): ♂*			Federlänge ♂ *Feather length*	Zuwachs pro Tag in mm *Daily growth (mm)*		
										Mittel/ *Mean*[3]		Maximum
		(n)	M	s	mm	(n)	M	s	mm	♀	♂	♀♂
AL	5	(3)	23.5	0.87	73	(6)	24.8	0.52	81	2.8	2.9	3.5
	4					(6)[4]	20.4	0.49	64	2.8		3.5
	3					(12)[4]	15.5	0.81	39	2.3		2.7
	2					(10)[4]	11.7	0.92	22	1.7		2.1
	1					(3)[4]	10.0	1.32	12	1.1		1.2
H	10	(5)	33.7	0.76	140	(7)	37.1	0.89	160	3.7	3.9	5.0
	9	(7)	32.5	0.58	156	(7)	36.9	0.90	181	4.3	4.4	5.9
	8	(8)	32.0	0.71	163	(8)	35.5	0.93	187	4.6	4.7	6.1
	7	(8)	31.4	0.42	166	(8)	34.6	0.88	189	4.8	4.9	6.4
	6	(8)	30.5	0.31	167	(7)	34.1	0.87	190	4.9	5.0	7.0
	5	(9)	29.1	0.45	167	(5)	32.5	0.87	187	5.2	5.2	7.2
	4	(8)	28.1	0.42	164	(5)	31.1	0.74	181	5.2	5.2	7.2
	3	(7)	26.6	0.38	152	(6)	28.8	0.68	167	5.2	5.2	7.0
	2	(6)	25.0	0.45	139	(6)	27.6	0.58	153	5.0	5.0	7.0
	1	(8)	24.6	0.78	128	(7)	26.5	0.50	140	4.7	4.8	6.2
	C					(8)[4]	17.6	1.43	23	1.2		1.3
A	1	(8)	20.9	1.09	91	(8)	21.1	1.05	100	3.9	4.3	5.2
	2	(8)	23.0	1.10	124	(8)	24.7	0.84	139	4.9	5.1	6.4
	3	(6)	23.8	0.52	126	(5)	25.3	0.57	137	4.8	4.9	7.0
	4	(6)	24.0	0.45	129	(5)	25.7	0.76	141	4.8	4.9	7.0
	6	(6)	24.2	0.88	131	(5)	26.1	0.76	145	4.9	5.0	6.7
	8	(7)	24.7	0.76	133	(5)	27.3	0.45	149	4.8	4.9	6.7
	10	(7)	26.6	0.75	138	(6)	28.7	0.41	156	4.7	4.9	6.2
	12	(8)	28.7	0.70	139	(7)	30.7	0.81	159	4.4	4.7	5.2
	14	(6)	29.4	0.67	110	(8)	31.7	1.00	128	3.4	3.6	4.1
	16	(2)	29.8	1.06	87	(5)	30.2	0.57	96	2.6	2.9	3.4
	17	(2)	28.0	0.71	74	(6)	28.3	0.61	81	2.4	2.6	2.9

[1-4] Siehe Tabelle 3. — *See table 3.*

tumskurven und dem Verhalten der später keimenden Nachbarschwingen abgeschätzt werden musste. Wie den Erläuterungen zu Tab. 3 zu entnehmen ist, liegt der für die embryonale Wachstumsdauer eingesetzte Wert im Bereich von $^1/_2$—3 Tagen, um welchen Betrag die in der Tabelle angegebenen postembryonalen Werte (mit * bezeichnet) erhöht werden müssen, um die volle Wachstumsdauer zu erhalten. Den auf diese Weise berechneten mittleren Zuwachsraten haftet somit eine gewisse Unsicherheit an.

Wie unsere Befunde zeigen, wachsen beim Fasan identische Schwingen bei ♂ und ♀ mit gleicher oder sehr ähnlicher Geschwindigkeit. Hinsichtlich der Maximalen Zuwachsrate enthalten die Auswertungen überhaupt keinen eindeutigen Hinweis auf geschlechtsbezogene Unterschiede. Nur die Werte der Mittleren

Zuwachsrate weichen zum Teil etwas voneinander ab, doch ist die Differenz unbedeutend, auch wenn sie sich an erweitertem Material bestätigen sollte. Wesentlicher erscheint der Umstand, dass die Werte so nahe beisammen liegen. Auf die Frage, wie der charakteristische Längenunterschied zwischen den Federn von ♂ und ♀ entstehen mag, nachdem die Höhe der Wachstumsgeschwindigkeit als möglicher Faktor ausscheidet, werden wir zurückkommen.

Das ebenfalls schon erwähnte unterschiedliche Verhalten der Schwingen erster und zweiter Generation ist mit den Kennwerten der Wachstumsgeschwindigkeit am einfachsten zu erfassen. Sowohl die Mittlere wie die Maximale Zuwachsrate liegt bei den a-Schwingen stets unter dem später erreichten Betrag, wenn Feder für Feder verglichen wird. Die Differenz beträgt beim Mittleren Zuwachs bis 2 mm (z. B. H 4a = 3.2 mm, 4b = 5.2 mm), beim Maximalen Zuwachs bis 2.5 mm (A 3a = 4.5 mm, 3b = 7 mm) und entspricht im allgemeinen einer Beschleunigung des Wachstums um rund 40—70 %. Ganz ähnliches zeigt das Deckgefieder: Bei den inneren Grossen Armdecken steigt die Mittlere Zuwachsrate von etwa 2.1 mm (a-Federn) auf 3 mm (b-Federn), bei den Mittleren Armdecken von 2 mm auf 2.5 mm und bei den Grossen Unterflügeldecken von 1.7 mm auf 2.1 mm. Diese einer vorläufigen Auswertung entnommenen Zahlen sollen nur die Grössenordnung andeuten.

Dass die Federn des Jugendkleides langsamer wachsen als ihre Nachfolger, ist bereits bei verschiedenen Arten festgestellt worden, ausser beim Jagdfasan (TRAUTMAN 1950) z. B. beim Haushuhn *Gallus gallus* (JUHN 1937), bei der Schopfwachtel *Lophortyx californicus* (RAITT 1961), beim Perlhuhn *Numida meleagris* (SIEGFRIED 1966) und beim Laufhühnchen *Turnix sylvatica* (SUTTER und CORNAZ 1963).

JUHN (1938) hat noch auf eine andere Erscheinung aufmerksam gemacht. Ihre Untersuchungen über das Wachstum der Erstlingsschwingen beim Haushuhn ergaben Hinweise auf das Bestehen von Wachstumsgradienten in der Längsachse des Flügels. Danach kulminiert die Wachstumsintensität an der Hand etwa bei Schwinge 4, am Arm bei Schwinge 3, und fällt von dort aus nach innen und aussen in mehr oder weniger ausgeprägtem Masse ab. Die Befunde am Jagdfasan weisen in dieselbe Richtung. Wenn von der Maximalen Zuwachsrate ausgegangen wird, ergibt sich für die Handschwingen folgende Gruppierung: Von den Jugendschwingen wachsen H 2a—5a mit 5 mm pro Tag am schnellsten, im zweiten Flügel gilt dies für die Schwingen H 4b—5b mit 7.2 mm pro Tag (oder H 2b—6b, wenn auch die Schwingen mit 7 mm Zuwachs mit zu dieser Gruppe gerechnet werden). Nach innen geht der Zuwachs auf 4.7 mm (H 1a) und 6.2 mm (H 1b), nach aussen stufenweise bis auf 3.4 mm (H 10a) und 5 mm (H 10b) zurück. Am Arm haben die zehn äusseren a-Federn sehr ähnliche Zuwachsraten (A 1a—10a: 4.0—4.6 mm), ein stärkerer Abfall ist erst bei der innersten Gruppe (A 12a—17a: 3.3—2.3 mm) zu beobachten. Immerhin scheint sich bei A 3a—5a ein Maximum abzuzeichnen (4.5—4.6 mm) das dann in der zweiten Federgeneration besser erkennbar wird (A 3b—4b: 7 mm) und eindeutig die Stelle markiert, von der aus die Zuwachsraten nach innen und aussen absinken. Auch am Handflügel ist die Stufung bei den b-Federn schärfer ausgeprägt, während im übrigen beide Federgenerationen ziemlich übereinstimmendes Verhalten zeigen.

Im Hinblick auf diese Erscheinung wird nun verständlich, weshalb die Maximale Zuwachsrate gleich wie die Wachstumsdauer keine einfache Funktion der Federlänge darstellen kann. Die zweifellos bestehenden Beziehungen zwischen

den Dimensionen und der Wachstumsgeschwindigkeit einer Feder werden offenbar unter dem Einfluss eines Wachstumsgradienten mehr oder weniger verwischt, können aber wohl auch ihrerseits das Gradientengefälle stellenweise überlagern. Jedenfalls ist die Zuwachsrate als Resultante zu verstehen und nur mit grosser Vorsicht zu Rückschlüssen auf einen einzelnen der mitbeteiligten Faktoren zu gebrauchen. Am ehesten dürfte der Gradient und seine Richtung ungestört zum Ausdruck kommen, wo bei annähernd gleichbleibender Federlänge (und Federstruktur) die Zuwachsrate sich deutlich verändert. Beispiele dafür bilden die Armschwingen A 3b/2b (Länge 137/139 mm, Zuwachs von 7.0 mm auf 6.4 mm sinkend) ebenso A 8b/10b/12b (Länge 149/156/159 mm, Zuwachs 6.7 mm/6.2 mm/5.2 mm) und A 16b/17b (Länge 96/81 mm, Zuwachs 3.4 mm/2.9 mm) (Tab. 4, ♂). Schwierig zu beurteilen sind dagegen die Verhältnisse am inneren Handflügel, wo die Federlängen beim ♂ von 140 mm (H 1b) auf 187 mm (H 5b) und die Zuwachsraten von 6.2 mm auf 7.2 mm ansteigen. Absolut den höchsten Betrag erreicht der Zuwachs bei H 4 und 5, im Verhältnis zur Federlänge nehmen jedoch H 1 und 2 am stärksten zu. Die Frage nach dem Ausgangspunkt des Wachstumsgradienten kann unter diesen Umständen nicht eindeutig beantwortet werden.

Die letztere Feststellung ist auch im Auge zu behalten, wenn versucht wird, Parallelen zwischen der Verteilung der Wachstumsgeschwindigkeit und der Mausersequenz zu finden. Während am Armflügel der Ort höchster Wachstumsintensität mit dem Mauserfocus und der Wachstumsgradient mit der Mauserfolge zusammenfallen (vgl. JUHN 1938), scheint derartiges für Hand und Alula nicht zuzutreffen. Da jedoch, wie eben erwähnt, die Situation hinsichtlich des Gradientenverlaufs am Handflügel keineswegs geklärt ist, muss auch die Frage nach einer allfälligen Beziehung zur Mauser offen bleiben.

Die Mittleren Zuwachsraten differieren merklich weniger von Feder zu Feder als der Maximale Zuwachs. Immerhin zeichnet sich wie dort ein Gefälle ab, das grundsätzlich dieselbe Richtung aufweist. Das wird vor allem anhand der Zuwachsraten der b-Federn deutlich. Die a-Federn mögen sich zum Teil etwas abweichend verhalten, doch bedarf es weiteren Materials, bevor eine genauere Analyse durchgeführt werden kann.

Wachstumsverlauf der Einzelfeder nach Geschlecht und Länge

Bei der graphischen Auswertung der individuellen Messreihen ergab sich für alle Schwungfedern dasselbe Gesamtbild. Im Anfangsstadium der Federentwicklung und während einer daran anschliessenden Wachstumsstrecke unterschiedlicher Länge zeigen beide Geschlechter übereinstimmenden Kurvenverlauf bei bemerkenswert geringer individueller Streuung. In diese Zeit fällt ganz oder teilweise die Periode intensivsten Wachstums, wobei der für sie kennzeichnende Wert der Maximalen Zuwachsrate gleichermassen für ♂ und ♀ gilt. Erst im weiteren Verlauf lösen sich die Mittelkurven allmählich voneinander ab und streben gesondert ihrem Endwert entgegen, der beim Hahn durchschnittlich höher liegt und später erreicht wird als bei der Henne. Im Falle der Handschwingen der b-Generation beginnen sich die Kurven nach 8—12 Tagen zu trennen, wenn die wachsende Feder etwa 60—90 mm Länge aufweist (Tab. 6). Die kürzere ♀-Feder entsteht, indem das Absinken der Wachstumsintensität früher einsetzt oder etwas rascher vonstatten geht. Umgekehrt hält beim ♂ die Phase gesteigerten Wachstums länger an oder die Abnahme erfolgt zögernder. Für beide resultiert dabei annähernd dieselbe Mittlere Zuwachsrate (Tab. 3, 4).

TABELLE 5. Wachstum der juvenilen Handschwingen (a-Federn) beim ♂; die Werte sind ausgeglichenen Mittelkurven entnommen. — *Increase in length in male juvenal primaries; values derived from smoothed curves.*

Tage *Days*	H 10 mm	9 mm	8 mm	7 mm	6 mm	5 mm	4 mm	3 mm	2 mm	1 mm
0	0	0	0	4	7	8	8	8	8	7
2.5	7	7	7	11	15	17	17	17	17	16
5	15	15	15	20	27	30	30	30	30	28
7.5	24	24	25	30	38	42	42	42	42	39
10	32	34	35	40	49	53	53	52	51	47
12.5	41	44	45	49	58	62	62	61	58	53
15	49	53	54	58	66	69	69	67	63	57
20	66	72	71	73	80	82	81	77	70	60
25	81	88	87	86	91	92	90	83	72	61
30	94	102	100	98	101	101	96	85		
35	106	113	111	108	110	107	98			
40	115	123	120	116	115	109				
45	123	131	127	122	117					
50	128	135	130	123						
55	130	137	131							
60	131									

ANMERKUNGEN: Bei den Schwingen H 1—7 beziehen sich die Zeitangaben auf das Alter in Postembryonaltagen, bei den übrigen Schwingen auf Wachstumstage der betreffenden Feder. Um das Anfangswachstum genauer zur Darstellung bringen zu können, sind in der Periode von 0—15 Tagen die Zeitintervalle gegenüber Tab. 5 halbiert worden.
NOTES: *For primaries 1—7 the first column indicates the days of age, for primaries 8—10 the days of feather growth. Within the period from 0 to 15 days, values are given for each 2½ days in order to present more accurate information on the phase of initial growth.*

Die geschilderten Beziehungen zwischen Wachstumsverlauf und Federlänge treten nicht nur in Erscheinung, wenn das durchschnittliche Federwachstum der ♂ mit dem der ♀ verglichen wird, sondern gelten unabhängig vom Geschlecht auch im Bereich der individuellen Längenunterschiede. Ein bezeichnendes Beispiel bietet Abb. 6: Die während des Initialwachstums gemeinsam verlaufenden Kurven der Schwinge H 3b fächern sich anschliessend nach Massgabe der individuellen Endlänge mehr und mehr auf. Allgemein lassen sich zwei Entwicklungsabschnitte unterscheiden. Im ersten dominieren die für eine bestimmte Schwinge gegebenen, spezifischen Wachstumseigenschaften, im zweiten macht sich die individuelle Variation in Form modifizierender Einflüsse geltend. Die Geschlechtszugehörigkeit scheint sich dabei vorwiegend mittelbar, nämlich über die Federlänge, auszuwirken.

Wachstumsverlauf bei Schwingen der ersten und zweiten Federgeneration

Das Auswachsen der Jugendschwingen geschieht nicht nur, wie bereits ausgeführt, langsamer, sondern nimmt auch einen anderen Verlauf als bei den b-Schwingen. Bei letzteren setzt die Periode stärkster Längenzunahme mit Wachstumsbeginn ein. Es entstehen dabei stets Wachstumskurven, die linear ansteigen, solange die anfängliche Zuwachsrate unverändert erhalten bleibt, und dann allmählich in den gekrümmten Endabschnitt übergehen (Abb. 6). Von diesem Modus weichen

TABELLE 6. Wachstum der Handschwingen der zweiten Federgeneration (b-Federn) bei ♂ und ♀; die Werte sind ausgeglichenen Mittelkurven entnommen. — *Increase in length in male and female postjuvenal primaries; values derived from smoothed curves.*

Tage *Days*	H 10 mm	9 mm	8 mm	7 mm	6 mm	5 mm	4 mm	3 mm	2 mm	1 mm
♀ 5	25	29	30	32	35	36	36	35	35	31
10	48	57	61	63	66	68	69	69	68	62
15	69	81	87	90	93	96	96	96	93	87
20	88	102	109	112	116	120	120	117	112	104
25	105	120	128	130	135	139	139	133	125	116
30	118	135	143	145	149	153	153	144	133	124
35	129	146	154	157	160	161	160	150	137	128
40	136	152	160	164	166	165	163	152	139	
45	139	155	162	166	167	167				
50	140	156	163							
♂ 5	25	30	31	32	35	36	36	35	35	31
10	49	58	62	64	67	69	69	69	68	62
15	72	83	89	93	95	99	99	98	95	89
20	92	106	113	117	120	124	124	122	116	109
25	110	126	135	138	142	145	145	140	131	123
30	126	144	153	156	160	162	160	153	142	133
35	139	159	167	172	173	175	171	161	149	139
40	150	171	178	182	182	183	178	166	152	140
45	156	177	184	188	188	186	181	168	153	
50	159	180	186	189	190	187				
55	160	181	187							

die a-Federn insofern ab, als am Anfang eine Phase zunehmender Wachstumsgeschwindigkeit eingeschoben ist. Das Maximum wird erst nach Ablauf von etwa 2—10 Tagen erreicht (2—3 Tage bei den am Schlüpftag schon wachsenden, 4—10 Tage bei den später erscheinenden Federn, wobei die grössten Werte für die inneren Armschwingen gelten). Bezeichnend für die Generation der Jugendfedern ist somit eine S-förmige Wachstumskurve. Der gebogene Anfangsteil bleibt stets erkennbar, auch wenn im übrigen die Gestalt der Einzelkurven je nach Beginn, Dauer und Intensität des linearen Wachstums modifiziert wird. So wächst z. B. Schwinge H 3a knapp 5 Tage lang (20 % der Wachstumdauer) mit maximaler Zuwachsrate (5 mm pro Tag), Schwinge H 8a dagegen während etwa 10 Tagen (26 % der Wachstumsdauer), aber bei einem täglichen Zuwachs von nur 4 mm (Tab. 3, 5 und Abb. 5). Die erste Kurve (H 3a) zeigt steileren Anstieg und stärkere Biegungen, die zweite (H 8a) verläuft flacher und gleichförmiger. Die gleichen Beziehungen kommen mehr oder weniger deutlich im Verhältnis zwischen dem Maximalen und Mittleren Zuwachs zum Ausdruck: Je näher die beiden Werte aneinander rücken, desto gestreckter ist im allgemeinen der Verlauf der Wachstumskurve (vgl. Tab. 3).

Das für die a-Federn charakteristische Merkmal des allmählich beschleunigten Anfangswachstums tritt besonders klar bei den nach dem Schlüpfen keimenden Schwingen in Erscheinung. Am Beispiel der äusseren Handschwingen soll deshalb versucht werden, aus dem Entwicklungsgang Hinweise dafür zu gewinnen, warum das Wachstum der a-Federn anders verläuft als das ihrer Nachfolger. Beim kleinen Küken sind H 8, 9 und 10, denen anfangs nur wenig Raum im

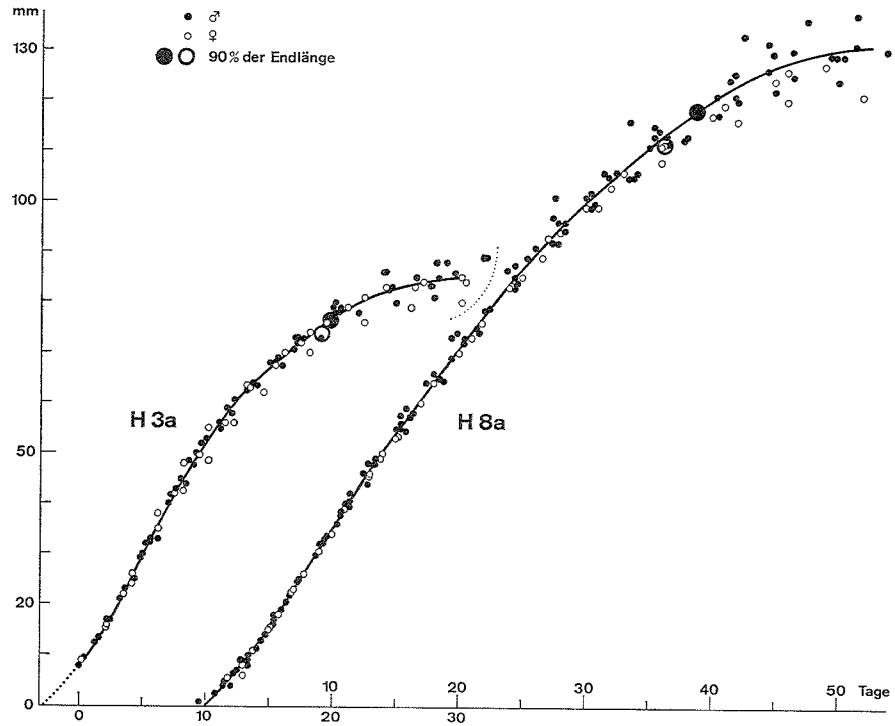

ABB. 5. Längenwachstum der juvenilen Handschwingen 3a und 8a (nach Messdaten von 6♂, 3♀ und 9♂, 3♀). Angegeben sind die Einzelwerte (♂ ausgefüllte, ♀ offene Kreise), der zur Bestimmung der Wachstumsdauer (Tab. 3) verwendete Wert von 90 % der Endlänge (♂ ausgefüllter, ♀ offener grosser Kreis) und die ausgeglichene Mittelkurve des Schwingenwachstums beim ♂ (Tab. 5). Für H 3a gelten die Zeitangaben unter der Abszisse (Lebensalter in Tagen), für H 8a jene über der Abszisse (hier Anzahl Tage ab Wachstumsbeginn der Schwinge). — *FIG. 5. Growth in length of juvenal primaries 3a and 8a (based on data from 6♂, 3♀ and 9♂, 3♀). Ordinate, lengths in mm; abscissa, lower figures (H 3a): age in days; upper figures (H 8a): time in days from emergence of feather. The small solid (♂) and open (♀) circles represent measured lengths, the great solid (♂) an open (♀) circles the values of 90 % of full feather length (see Table 3). Average growth of male feathers is shown by smoothed curves drawn through the individual points (Table 5); the dotted segment of the H 3a curve indicates the possible course of prehatching growth.*

äussersten Handteil zur Verfügung steht, lediglich durch schwache Dunen (Praepennae) vertreten. Mit beginnendem Wachstum des a-Keimes wird die Dune aus dem Follikel hinausgeschoben. Nacheinander werden die dünne, spulenartige Dunenbasis, die mit dieser verbundene, schlank ausgezogene Scheidenkappe des neuen Keimes und schliesslich der dunkel durchscheinende, kegelförmig sich verbreiternde Keim selbst sichtbar.

Auffällig in dieser Entwicklungsphase ist die starke Dickenzunahme des Keimes. Von Grössenverhältnissen ausgehend, die noch dem engen Dunenfollikel entsprechen, wächst der Keim in verhältnismässig kurzer Zeit zu dem sehr viel mächtigeren Umfang heran, der zur Bildung einer Schwungfeder benötigt wird.

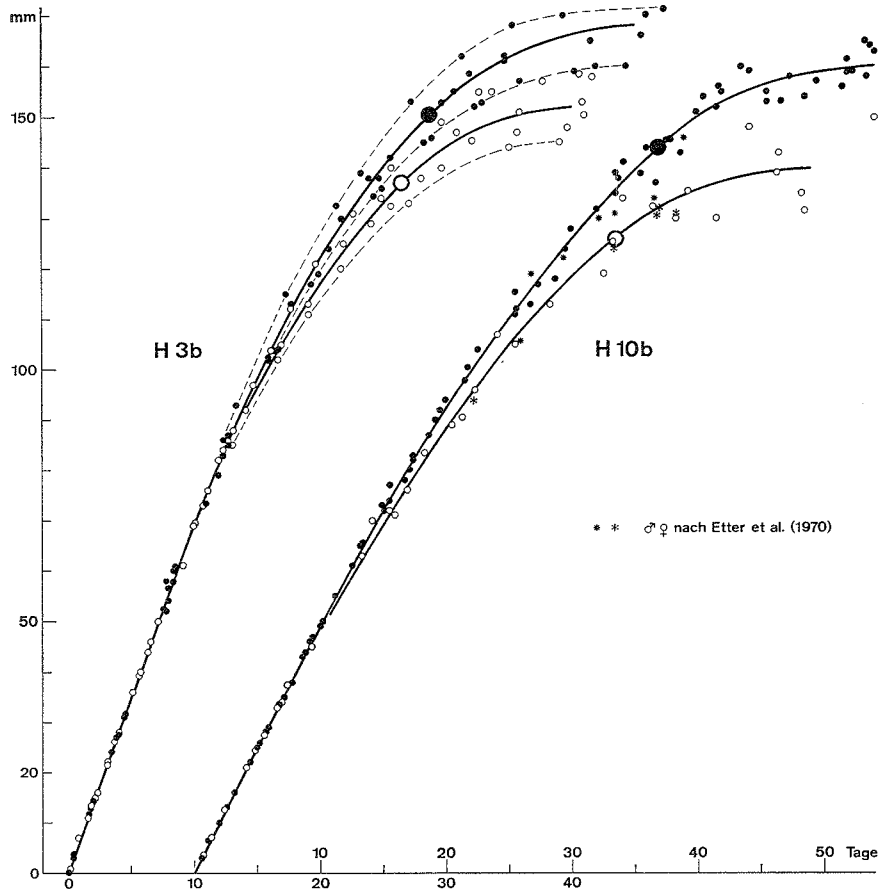

ABB. 6. Längenwachstum der Handschwingen 3b und 10b (nach Messdaten von 7♂, 7♀ und 7♂, 5♀). Signaturen wie Abb. 5. Ausgezogen sind die Mittelkurven für die längeren ♂- und die kürzeren ♀-Schwingen (Tab. 6). Bei H 3b ist zusätzlich der individuelle Wachstumsverlauf von drei verschieden langen Federn (2♂, 1♀) gestrichelt eingezeichnet. In die Darstellung der 10. Handschwinge sind zum Vergleich die von ETTER et al. (1970: Tab. 3) mitgeteilten Befunde von 12 zweimal kontrollierten, freilebenden Fasanen aufgenommen: Von den 14—29 Tage auseinanderliegenden Messwerten wurde jeweils die Lage des ersten auf der Mittelkurve bestimmt und von diesem Ausgangspunkt aus der zweite Messwert eingetragen; nur dieser ist in der Abbildung verzeichnet. — *FIG. 6. Growth in length of postjuvenal primaries 3b and 10b (based on data from 7♂, 7♀ and 7♂, 5♀). Symbols as in Fig. 5. Solid lines indicate average growth curves for ♂ and ♀ (Table 6), broken lines growth of three individual feathers of different final length (H 3b: 2♂, 1♀). Data of 12 recaptured wild pheasants (Etter et al. 1970: Table 3) are added for comparison to the graph of the 10th primary; the lengths at the time of recapture only are plotted (initial lengths were assumed to fit the average curve of our pen-reared pheasants). Note that the growth rates of both groups of birds are in close agreement.*

Dieser Vorgang, der neben der Längenzunahme des Federkeims einhergeht, beansprucht einen Teil der Wachstumsleistung, und dürfte sich damit in einer Ver-

minderung der axialen Wachstumsgeschwindigkeit auswirken. Eine weitere Umgestaltung erfährt die Federbasis, indem während des Anfangswachstums der Follikel nicht allein verbreitert, sondern auch erheblich vertieft wird. Solange das geschieht, bringen unsere Messdaten, die nur den Vorschub ausserhalb des Federbalges berücksichtigen, nicht den vollen Wachstumsertrag zum Ausdruck. Auch dieser Umstand mag für die besondere Form der a-Wachstumskurve mitverantwortlich sein, aber wohl erst in zweiter Linie. Wahrscheinlicher ist, dass der Kurvenverlauf zur Hauptsache durch das Dickenwachstum des Keims bedingt wird. Bei jedem weiteren Federwechsel erübrigen sich dann solche zusätzlichen Leistungen, da nun Follikel und Bildungsgewebe von Anfang an ausreichend dimensioniert sind. Damit aber sind die Voraussetzungen gegeben, um bereits von einem frühen Keimstadium an lineares Wachstum höchster Intensität zu gewährleisten, wie es für die späteren Federgenerationen charakteristisch ist.

Vorläufig lassen sich diese Annahmen weder durch histologische Befunde noch durch quantitative Daten aus dem basalen Keimbereich belegen, sie beruhen gänzlich auf der Interpretation von Aufzeichnungen über die äussere Form der wachsenden Feder. Eine mögliche Stütze bilden jedoch die Untersuchungen von DURRER (1965), der bei den Augfedern des Pfaus *Pavo cristatus* ähnliche Wachstumsverhältnisse gefunden und einer sehr eingehenden Analyse unterzogen hat. Der Blutkiel einer solchen Feder fällt dadurch auf, dass er in der Region des Augmusters, dessen Bildung einen enormen Mehraufwand an Material erfordert, kolbenartig aufgetrieben ist. Wie DURRER feststellt, wächst der Keim in axialer Richtung umso langsamer, je mehr er an Breite zunimmt. Die Zuwachsrate erreicht dabei bloss die Hälfte des späteren Höchstwertes, und die Verzögerung des Längenwachstums, von der eine Strecke von 10 cm und mehr betroffen wird, kann über einen Monat lang andauern. Die Wachstumsvorgänge an der Pfauenaugfeder stellen zweifellos einen Sonderfall dar, lassen aber gerade darum Beziehungen sichtbar werden, die sonst nur andeutungsweise in Erscheinung treten. Dazu gehört der von DURRER erkannte Zusammenhang zwischen Dickenwachstum des Keimes und axialer Wachstumsgeschwindigkeit. Im Hinblick auf mögliche Parallelen im Wachstumsverlauf der juvenilen Fasanenschwinge ist allerdings ein nicht unwesentlicher Unterschied zu beachten: Während beim Pfau Besonderheiten des Federbaues Anlass zum ungleichen Dickenwachstum des Keimes geben, ist es beim Fasan der im Rahmen der Jugendentwicklung stattfindende Übergang von der Praepenna zur Penna.

Zu erwähnen bleibt noch eine weitere Auswirkung der spezifisch jugendlichen Wachstumsverhältnisse, wenn sie auch mehr als eine belanglose Nebenerscheinung zu werten ist. Bekanntlich sind die Juvenil- und Adultfedern in vielen Fällen am Profil der Federspitze auseinanderzuhalten. Erstere haben dann allmählich sich verjüngende, mehr oder weniger zugespitzte, letzere mehr gerundete bis breit abgestutzte Federenden. Dieser Unterschied findet beim Fasan eine einfache Erklärung im Wachstumsmodus der betreffenden Federgenerationen. Die verjüngte Form entspricht dem kegelförmig sich verbreiternden a-Federkeim, die gerundete dem von Anfang an zylindrischen Keim einer b-Feder.

Diskussion der Ergebnisse anderer Untersuchungen

Das Handschwingenwachstum ist beim Fasan wiederholt untersucht worden, um die auf dem Mauserablauf gründende Methode der Altersbestimmung verfeinern zu können (TRAUTMAN 1950, WOEHLER 1953, WESTERSKOV 1957). Besonders

erwünscht sind solche zusätzlichen Kriterien für die mehr als zwei Monate alten Jungvögel, da bei ihnen das Mausertempo erheblich nachlässt. Im letzten Stadium schliesslich, nachdem im Alter von 16 Wochen alle Jugendschwingen gefallen sind, bietet allein noch der Entwicklungsstand der äussersten Handschwingen Anhaltspunkte zu einer Altersschätzung. Am längsten bleibt H 10b verwendbar, die in der Regel ab Mitte Oktober und mitunter erst im November zu wachsen aufhört. Ihr Wachstumsverlauf steht deshalb im Mittelpunkt des Interesses und ist kürzlich von ETTER, WARNOCK und JOSELYN (1970) neu überprüft worden. Die Autoren kontrollierten Mauserstand und Schwingenwachstum bei freilebenden Fasanen und kamen zum Schluss, dass H 10b bei diesen schneller wächst als bei aufgezogenen, im Gehege gehaltenen Exemplaren. Als Vergleichsbasis dienten ihnen vor allem die Daten von TRAUTMAN (1950).

Wird der Vergleich mit unserem Material durchgeführt, so ergibt sich ein anderes Bild. Zunächst stellen wir fest, dass die von ETTER et al. (1970: Tab. 3) mitgeteilten Messwert-Paare sich unserer Wachstumskurve einfügen, ohne den engeren Streuungsbereich zu überschreiten (Abb. 6). Bei den Basler Aufzuchtvögeln wächst somit die Schwinge H 10b genau so schnell wie bei den freilebenden Fasanen aus Illinois und müsste folglich (wie es nach ETTER et al. bei letzteren der Fall ist) eine höhere Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen als bei der von TRAUTMAN untersuchten Gruppe. Um dies zu prüfen, wurde anhand der von TRAUTMAN (1950: Tab. 3, ♂) [2] gefundenen Mittelwerte eine Kurve gezeichnet und versucht, sie mit der unsrigen bestmöglich zur Deckung zu bringen (Abb. 7). Wie erwartet zeigt sie gesamthaft einen flacheren Verlauf, wobei die drei ersten Werte etwa 8—20 mm über unserer Mittelkurve liegen, während die weiteren mit ihr zusammenfallen oder leicht nach der negativen Seite abweichen. Das Ergebnis scheint eindeutig auf Wachstumsunterschiede hinzuweisen, wird aber dadurch beeinträchtigt, dass die beiden Kurven möglicherweise nicht in allen Teilen untereinander vergleichbar sind.

Hinweise in diesem Sinne ergeben sich aus den Messreihen TRAUTMANs für die übrigen Handschwingen. Anders als bei H 10b stimmen die meisten dieser Kurven über eine weit längere Strecke, einige (H 1b, 2b und 4b) sogar völlig mit dem Wachstumsverlauf der entsprechenden Schwingen unserer Fasanen überein. Wenn sich Unterschiede abzeichnen, treten sie fast ausschliesslich im untersten Kurvenbereich auf, also gerade in jenem Abschnitt, der sich in unserem Material als am wenigsten veränderlich erwiesen hat, und betreffen dort 1—3 Messwerte, die dann stets in positiver Richtung abweichen. Als bezeichnend darf wohl das Verhalten von H 6b und 7b gelten: ihre Kurven verlaufen vom zweiten Messpunkt an sehr ausgeglichen und in enger Übereinstimmung mit der Vergleichsnorm, nur an der Basis verflachen sie unvermittelt, was dem offensichtlich zu hohen ersten Messwert zuzuschreiben ist. Gleichartige Differenzen gegenüber unseren Wachstumskurven findet man auch in den Messreihen von WOEHLER (1953) und WESTERSKOV (1957). Alle diese Umstände legen den Verdacht auf einen methodisch bedingten, systematischen Fehler nahe.

Von Bedeutung ist in diesem Zusammenhang vor allem, dass das verglichene Datenmaterial auf verschiedene Weise gewonnen worden ist. Die Messwerte der

[2] Herr S. L. ETTER, Urbana, war so freundlich, mir von der Publikation TRAUTMANs die Tabellen 1, 3 und 4 zu beschaffen; die übrigen Teile waren nicht erhältlich und konnten somit hier keine Berücksichtigung finden.

Publikationen von TRAUTMAN, WOEHLER und WESTERSKOV beziehen sich auf Gruppen gleichaltriger Fasanen, von denen die mittlere Federlänge bestimmt wurde, während in der vorliegenden Studie der Mittelwert aus der Länge von Federn gleicher Wachstumsdauer gebildet ist. Anders als in diesem letzteren kann sich im erstgenannten Verfahren die Variabilität des Mauserverhaltens geltend machen und allenfalls die Ergebnisse beeinflussen. Offensichtlich geschieht das speziell in der Periode des Anfangswachstums, solange nämlich eine gegebene Schwinge noch nicht von allen Individuen einer Altersgruppe vermausert worden ist. Das unter solchen Umständen gefundene Durchschnittsmass bezieht sich nur auf die fortgeschritteneren Vögel der untersuchten Gruppe und fällt im Vergleich zu den späteren, die Gesamtheit der Individuen umfassenden Mittelwerten zu hoch aus. Um diesen Fehler zu verhüten, müsste man den Rückstand der verzögert mausernden Exemplare ebenfalls quantitativ erfassen und in Form eines negativen Korrekturwertes in die Rechnung einführen.

Falls diese Überlegungen zutreffen, wären die Besonderheiten der besprochenen Messreihen mehrheitlich verfahrensbedingt entstanden und ohne reale Bedeutung. Mindestens zu einem Teil mag dies auch für die Schwinge H 10b gelten, die im übrigen dadurch auffällt, dass ihre Kurve nach den Daten von TRAUTMAN und WOEHLER fast durchwegs einen flacheren Verlauf nimmt. Ob sich hier die für die letzte Schwinge bezeichnete, besonders grosse Streuung der Mauserdaten auswirkt, oder ob allenfalls doch ein echter Unterschied gegenüber dem Wachstum der von ETTER et al. und uns untersuchten Fasanen vorliegt, müssen spätere Untersuchungen zeigen.

Von diesen Einschränkungen abgesehen decken sich die Befunde von TRAUTMAN überraschend gut mit den unsrigen (Abb. 7). Dasselbe gilt für seine Angaben über die Jugendschwingen H 8a, 9a und 10a, wobei auch hier jeweils der Anfangswert entschieden zu hoch liegt. Die inneren Schwingen H 1a—7a ergeben hingegen durchwegs eine erheblich geringere Zuwachsrate als bei den Basler Fasanen. Von den Daten anderer Herkunft stimmen die von WOEHLER (1953: Tab. 3, Fig. 1) mit denen von TRAUTMAN weitgehend überein. Stärkere, aber doch keine grundsätzlichen Abweichungen zeigt das Material von WESTERSKOV (1957: Tab. 3). Es nimmt dadurch eine Sonderstellung ein, dass jede wöchentliche Altersgruppe wieder aus anderen Individuen zusammengesetzt ist, was wohl den Grund für die erhöhte Variabilität bilden mag.

Abschliessend greifen wir nochmals die Ausführungen von ETTER, WARNOCK und JOSELYN (1970) auf, die Anlass zu den vorstehenden Erörterungen gegeben haben. Den Verfassern ging es darum, für die Altersbestimmung anhand der wachsenden Schwinge H 10b bessere Richtwerte zu ermitteln, nachdem sich herausgestellt hatte, dass mit den Daten TRAUTMANs das Alter durchschnittlich um etwa eine Woche zu hoch eingeschätzt wird. Die von ihnen vorgelegten modifizierten Werte, die jeweils den für die Altersklassierung massgebenden wöchentlichen Längenbereich angeben (ETTER et al. 1970: Tab. 4, ♂), haben wir in unsere vergleichende Darstellung (Abb. 7) übertragen. Wie sich zeigt, lässt sich der allgemeine Verlauf in guter Annäherung durch die Basler Wachstumskurve wiedergeben, wenn wir diese so verschieben, dass sie im Alter von 15 Wochen (105 Tage) ihren Anfang nimmt. Die von ETTER et al. vorgenommene Korrektur läuft somit auf eine Berichtigung des Mausertermins hinaus in dem Sinne, dass H 10b zumindest bei den freilebenden Illinois-Fasanen im Alter von durchschnittlich 15 Wochen keimt und nicht erst eine Woche später, wie bei den

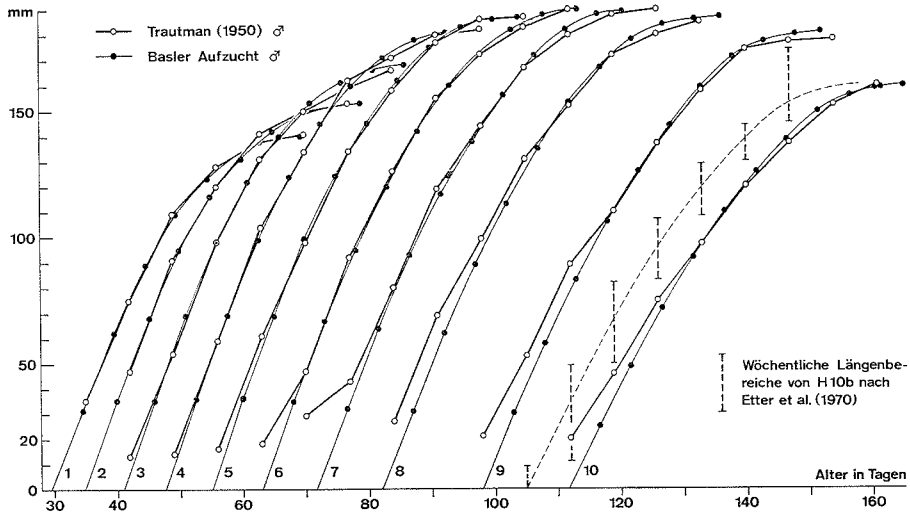

ABB. 7. Vergleichende Darstellung des Wachstums der Handschwingen 1b bis 10b bei ♂ nach TRAUTMANN (1950: Tab. 3) und nach unseren Befunden (Tab. 6). Die Altersangaben (Abszisse) beziehen sich auf die Daten von TRAUTMAN; die Basler Kurven sind mit denen von TRAUTMAN bestmöglich zur Deckung gebracht, ohne Rücksicht auf ihre eigene zeitliche Einordnung. Für die 10. Handschwinge sind auch die modifizierten Richtwerte nach ETTER et al. (1970: Tab. 4) angegeben; sie fügen sich der um 7 Tage vorverlegten Basler Kurve von H 10b (gestrichelt) ein. Weitere Erläuterungen im Text. — *FIG. 7. Comparison of the growth curves for postjuvenal primaries (1b to 10b) of males reported by Trautman (1950: Tab. 3) with those presented in this paper (Table 6). The time scale (abscissa, age in days) applies to Trautman's data; the curves of the Basle pheasants are inserted such as to fit those of Trautman, regardless of their own timing. Note that discrepancies between the two sets of growth curves occur mainly in the first and second week of feather growth. They are probably due to different sampling methods: Trautman recorded mean feather lengths for birds of a given age, and not mean lengths of feathers of corresponding developmental age as in the present study (for discussion see p. 206). The broken vertical lines indicate the modified weekly feather-length ranges of the 10th primary calculated by Etter et al. (1970: Table 4). It is shown that they correspond to our average growth curve (broken line) shifted in advance by one week, thus starting at the age of 15 weeks (105 days).*

von TRAUTMAN, WOEHLER und uns bearbeiteten Gruppen. Vielleicht ist es kein Zufall, dass nur die von WESTERSKOV gefundenen Mauserdaten näher bei 15 als bei 16 Wochen liegen, denn diese Vögel wuchsen vom dritten Monat an im Freien auf. Bei derselben Fasanengruppe zeigt auch H 9b einen deutlichen zeitlichen Vorsprung gegenüber den anderen Aufzuchten. Aus diesen Hinweisen geht hervor, dass das bisher vorliegende Material über die Endphase der Schwingenmauser unzureichend ist. Vor allem zum Wechsel der 9. und 10. Handschwinge sind gründlichere Untersuchungen dringend erwünscht.

Federlänge

Bei der Untersuchung von Mauser und Wachstum des Flügelgefieders wurde auch Material über die Grösse der gebildeten Federn gesammelt. Die Angaben be-

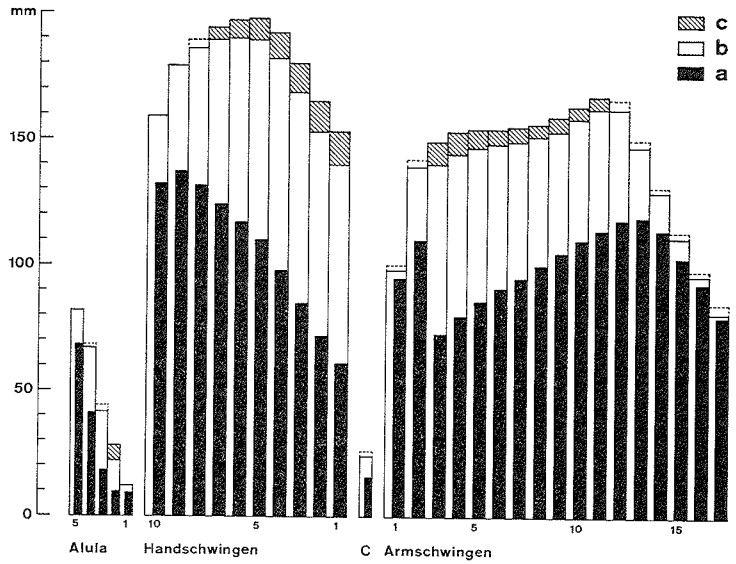

ABB. 8. Länge der Schwungfedern verschiedener Generationen beim ♂: a = erste Federgeneration, b = zweite Federgeneration, c = dritte und spätere Federgenerationen. Die Signatur für c-Federn (schraffierter Säulenabschnitt) ist nur bei Vorliegen einer signifikanten ($P<0.01$) Längendifferenz eingetragen; nicht signifikante Unterschiede sind durch Punktierung angedeutet (diese bezieht sich bei Armschwinge 1 auf die b-, sonst stets auf die c-Feder). Daten nach Tab. 8 und 9. — *FIG. 8. Lengths of male juvenal (a), postjuvenal (b) and adult (c) remiges. Adult feather length is indicated by striped bars if significantly different ($P<0.01$) from postjuvenal ones, otherwise by a broken line (in the case of secondary 1 the latter gives the b-feather length). Data from Tables 8 and 9.*

schränken sich auf die Dimension der Länge (gemessen vom Austritt der Feder aus der Haut), während Gewicht, Fahnenbreite, Ausbildung der Federspule und weitere Charakteristika, in denen sich Federn verschiedener Generationen unterscheiden können, unberücksichtigt bleiben. Auch den zum Verständnis der Längenverhältnisse wichtigsten Beziehungen, nämlich der laufenden Anpassung der Flügelfläche an das wachsende Körpergewicht, kann hier nicht nachgegangen werden. Die folgenden Erörterungen befassen sich lediglich mit einigen Teilaspekten: Einerseits mit der Längendifferenz zwischen den Federn der ersten und zweiten Generation, andererseits mit der Frage, ob und in welchem Umfang sich b-Federn vom Adultzustand unterscheiden. Die Unterlagen dazu finden sich in den Tabellen 7—10 und den Abbildungen 8—9.

Relative Länge der a-Federn

Aus dem Kapitel über den Federwechsel geht hervor, welch grosse Verschiedenheiten die Federn der ersten Generation hinsichtlich des zeitlichen Auftretens, der Tragdauer und des Mausertermins zeigen. Dasselbe trifft auch für ihre relative Länge zu. Früh erscheinende und bald nach ihrer Fertigstellung in die Mauser eintretende Federn bleiben viel kürzer als solche, die sich spät entwickeln und lange in Gebrauch stehen, bevor sie gewechselt werden. Erstere messen im Extrem-

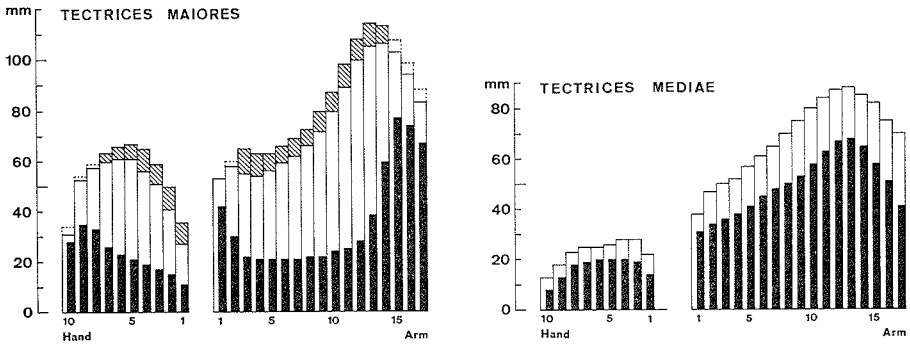

ABB. 9. Länge der Grossen Oberen Deckfedern und der Mittleren Oberen Deckfedern beim ♂ (Tab. 7). Darstellungsweise und Signaturen wie bei Abb. 8; Daten von c-Federn sind nur für die Grossen Decken ermittelt worden. (Tab. 10). — *FIG. 9. Lengths of male major upper coverts and median upper coverts (Table 7). Method of presentation and symbols as in Fig. 8; c-feather lengths are recorded for major coverts only (Table 10). Note differences in relative and absolute length between major secondary coverts 2b/3b and 2c/3c.*

fall nur einen Viertel der Adultlänge, letztere können diese fast oder ganz erreichen.

Die folgenden Vergleiche gehen nicht vom Adultmass aus, sondern verwenden als Bezugsgrösse die Länge der b-Federn. Es hängt dies damit zusammen, dass in unserem Datenmaterial von mehrjährigen Fasanen nur Schwingen und Grosse Deckfedern der ♂ in einigermassen ausreichenden Serien vertreten sind, nicht aber die übrigen Deckfederreihen und das Flügelgefieder der ♀. Der Vergleich von a- und b-Federn bietet deshalb zuverlässigere Ergebnisse, zumal die beiden Federgenerationen zum Teil an denselben Individuen gemessen worden sind. Die in Tab. 8 angegebenen Prozentwerte beruhen ganz auf solchen Daten, und auch die im Text erwähnten sind mehrheitlich auf dieser Basis ermittelt worden.

Die relative Länge der juvenilen *Schwungfedern* bewegt sich an der Hand zwischen 44 % (H 1a) und 84 % (H 10a), am Arm zwischen 53 % (A 3a) und 96 % (A 16a). (Bezogen auf die Adultlänge lauten die Werte: Hand 39 % bis 83 %, Arm 49 % bis 95 %.) Diese Angaben gelten für die ♂; bei den ♀ liegen die Werte etwas höher, auf welchen Umstand wir noch zurückkommen werden. Ordnet man die Schwingen chronologisch nach den Mauserdaten, d. h. nach dem Zeitpunkt, bis zu dem sie in Gebrauch stehen, so ergibt sich für die Handschwingen eine annähernd lineare Beziehung zwischen diesen und der relativen Federlänge. Der Prozentwert der letzteren steigt mit zunehmendem Mauseralter um etwa 0.45 bis 0.5 Einheiten pro Tag an. So beträgt z. B. die Längendifferenz zwischen H 4a (Länge 54 %, Mausertermin 46 Tage) und H 8a (Länge 71 %, Mausertermin 80 Tage) 17 % und der Mauserabstand 34 Tage, was einer täglichen Zunahme der relativen Länge um den Betrag von 0.5 % entspricht.

Die relativen Längen der Armschwingen zeigen gesamthaft betrachtet ähnliche Tendenzen, fügen sich aber nicht dem einfachen Schema einer linearen Beziehung zur Mauserchronologie ein. Das wird deutlich, wenn man anhand der Tabellen 1 und 8 die Prozentwerte als Funktion der Mauserdaten aufträgt. Dabei zeigt sich auch, dass die Armschwingen relative Längen erreichen, die bei den meisten Fe-

dern etwa 5 % und bei A 1 und 2 gegen 10 % höher liegen als bei vergleichbaren Handschwingen. Dafür einige Beispiele: Bei übereinstimmendem Mausertermin (46 Tage) hat H 4a eine relative Länge von 54 % und A 5a eine solche von 59 %. Die mit 79—80 Tagen mausernden Schwingen H 8a, A 12a und A 2a erreichen 71 %, 75 % und 80 % der b-Federlänge, ferner die Schwingen H 10a (Mauser 111 Tage), A 14a (104 Tage) und A 1a (103 Tage) in gleicher Reihenfolge 84 %, 90 % und 94 %. Aus diesen Gegenüberstellungen geht hervor, dass die Länge der Jugendschwingen nur zu einem gewissen Grad auf den Umstand abgestimmt ist, bis zu welchem Alter eine Feder getragen wird. Welche weiteren Faktoren noch im Spiel sein könnten, soll hier nicht erörtert werden. Es sei bloss darauf hingewiesen, dass auch unter Berücksichtigung des Alters bei Wachstumsbeginn oder bei Wachtumsabschluss der Federn die Unterchiede zwischen den verglichenen Schwingengruppen bestehen bleiben.

Weitaus am schwächsten ausgebildet sind im Jugendgefieder die *Grossen Oberen Deckfedern*, soweit sie vor oder um den Schlüpftag keimen: H-maj.1a—7a erreichen eine relative Länge von 34—41 % und A-maj.3a—13a eine solche von 26—40 %. Die geringsten Werte zeigen hier nicht die zuerst mausernden Federn (H-maj.1a sowie A-maj.3a und 4a, alle mit 39 %), sondern H-maj.3a—5a mit 34—35 % und A-maj.10a—12a mit 26—29 %. Die meisten dieser frühjuvenil entstandenen Grossen Decken beenden ihr Wachstum schon im Laufe der ersten und zweiten Postembryonalwoche und stellen schwache, locker gebaute Federchen dar, die am Arm durch ihre ziemlich einheitliche Länge auffallen. Diese beträgt bei A-maj.3a—9a durchgehend 21—22 mm und nimmt bis 12a nur auf 28 mm zu (Tab. 7). In der zweiten Generation ist diese Federreihe viel stärker gestuft (A-maj.3b—5b misst 54—56 mm, 6b 59 mm, 9b 71 mm und 12b 99 mm; vgl. Abb. 9). Das unterschiedliche Gefälle im a- und b-Flügel wirkt sich auf die Relativwerte der Jugendfedern dahin aus, dass das Minimum, wie schon erwähnt, in den Bereich der Decken 10a—12a verschoben wird.

Eine Sonderstellung nimmt A-maj.2a ein. Obwohl diese Decke wie die proximal anschliessenden Nachbarfedern vor dem Schlüpfen keimt und ähnlich wie 12a/13a im Alter von acht Wochen mausert, wächst sie zu relativ grösserer Länge heran (30 mm, d. h. 50 % der b-Feder) und gleicht darin, wie übrigens auch A-maj.1a (80 % relative Länge), der zugehörigen Schwinge. Bei den 3 bis 12 Tage nach dem Schlüpfen erscheinenden und entsprechend später mausernden inneren Armdecken bewegen sich die Längenwerte zwischen 57 % (14a) und 80 % (16a, 17a).

Auf die Grossen Handdecken soll hier nicht näher eingetreten werden, da ein zur Beurteilung der relativen Grösse wesentlicher Teil, nämlich die bei dieser Federreihe ganz ungewöhnliche Spulenlänge, nicht mitberücksichtigt werden konnte.

Die Deckungsverhältnisse am Armflügel ändern sich wesentlich, sobald sich die in der zweiten und dritten Woche keimenden *Mittleren Deckfedern* entfalten. Sie wachsen zu einer relativen Länge von durchschnittlich 74 % (A-med.1a—14a: 70—80 %) heran und überragen bald die Grossen Decken, die danach bis zu ihrer Erneuerung ganz unter den Mittleren verborgen bleiben. Auch die in der vierten Postembryonalwoche erscheinenden Mittleren Handdecken erreichen rund drei Viertel der b-Länge.

Die *Kleinen Deckfedern*, die am Arm etwa eine Woche nach den Mittleren folgen und bei der Mauser wiederum einen ähnlichen Abstand zeigen, werden

mit durchschnittlich 77 % (A-min.1a—14a: 71—84 %) etwas länger als letztere. Auffälliger ist der Unterschied an der Hand, wo die Kleinen Decken (H-min. 2a—9a) ausgesprochen spät, zumeist im Alter von 9—10 Wochen entstehen und von der ebenfalls spät einsetzenden Jugendmauser (19 Wochen) nur noch teilweise erfasst werden. Ihre Längenmasse liegen mit 91—100 % nahezu bis ganz im Bereich der b-Federn.

Auch bei den *Grossen Unterflügeldecken* besteht längenmässig zwischen den Federn der ersten und zweiten Generation kein nennenswerter Unterschied. Die Reihe lässt sich in drei Gruppen aufteilen, die hinsichtlich der relativen Länge folgende Durchschnittswerte ergeben: Handdecken 97 % (H-inf.1a—10a: 93—101 %), äussere Armdecken 89 % (A-inf.1a—11a: 85—91 %, wobei 11a zwischen dieser und der nächsten Gruppe vermittelt) und innere Armdecken 100 % (A-inf. 12a—16a: 95—105 %). Die mittleren Daten für das Erscheinen der a-Federn und für die Jugendmauser lauten für die erste und zweite Gruppe übereinstimmend auf 19—20 Tage bzw. 110—112 Tage, wovon sich die dritte Gruppe mit 36 bzw. 138 Tagen deutlich absetzt. Im Hinblick auf die über 100 % hinausgehenden Längenwerte (belegt durch individuelle Messwertpaare, z. B. A-inf.14a/14b: 66/58 mm, 63/60 mm, 67/64 mm, aber auch 65/65.5 mm) ist zu bemerken, dass die b-Federn, auch wenn sie unter Umständen kürzer bleiben als ihre Vorläufer, diese in jedem Fall an Breite und Festigkeit beträchtlich übertreffen. Die Feder als Ganzes erfährt somit in der zweiten Generation durchaus eine Weiterentwicklung, die sich jedoch in Dimensionen abspielt, die von uns nicht quantitativ erfasst worden sind.

In den vorstehenden Abschnitten sind einfachheitshalber nur die Daten der ♂ berücksichtigt worden. Wie bereits eingangs angedeutet, besteht eine *Geschlechtsdifferenz*, die sich nicht nur auf die absoluten, sondern auch auf die relativen Längenwerte erstreckt. Das ♀ bildet in Verbindung mit seiner geringeren Körpergrösse kürzere Federn aus als das ♂. In Tab. 7 wird am Beispiel der Schwingen und der Grossen Decken ersichtlich, in welchem Masse sich die beiden Geschlechtsklassen unterscheiden. Bei der ausgewachsenen, jungen Fasanenhenne im b-Gefieder sind die Hand- und Armschwingen rund 11 % kürzer als die des Hahns. Für die Reihe der Grossen Oberen (und Unteren) Hand- und Armdecken ergibt sich eine mittlere Differenz von 6 %, für die der Mittleren und Kleinen Armdecken eine solche von 9 % bzw. 10 %. Im Jugendkleid ist der Geschlechtsunterschied noch nicht so deutlich ausgeprägt: Bei den Hand- und Armschwingen beträgt die Differenz zwischen ♂ und ♀ nur 6—7 %, bei den Grossen Decken 4 % und bei den Mittleren Armdecken 5 %, nur bei den Kleinen Armdecken anscheinend unverändert 10 %. Das weibliche Küken bildet demnach Federn aus, die denen des ♂ an Länge näher kommen als in späteren Kleidern, oder — anders ausgedrückt — die sowohl im Vergleich zum ♂ wie gemessen am Adultzustand verhältnismässig weiter entwickelt sind. Man vergleiche hiezu die auf die b-Federlänge bezogenen Prozentwerte, die in Tab. 8 für die Jugendschwingen beider Geschlechter zusammengestellt sind. Sie liegen beim ♀ durchschnittlich um drei Einheiten höher als beim ♂, und ähnlich verhält es sich bei den verschiedenen Deckfederreihen.

Längenvergleich zwischen b-Federn und Adultfedern

Nach Abschluss der Jugendmauser trägt der Fasan ein Federkleid, das in Muster und Färbung bei beiden Geschlechtern dem Adultzustand so nahe kommt, dass

TABELLE 7. Mittlere Länge von Schwingen und Deckfedern der ersten und zweiten Federgeneration. Für die a- und b-Schwingen sowie die Grossen Decken des b-Gefieders sind ♀ und ♂, sonst nur letztere berücksichtigt. Angegeben sind auf ganze Millimeter gerundete Mittelwerte. — *Mean lengths of juvenal and postjuvenal remiges and rectrices. Data of both sexes are given for remiges and postjuvenal greater upper coverts; remaining lengths of coverts are of males only. Mean values are rounded to the nearest millimeter.*

		1. Federgeneration (a-Federn) *Length of juvenal feathers*						2. Federgeneration (b-Federn) *Length of postjuvenal feathers*						
		Rem. ♀ mm	Rem. ♂ mm	maj. ♂ mm	med. ♂ mm	min. ♂ mm	inf. ♂ mm	Rem. ♀ mm	Rem. ♂ mm	maj. ♀ mm	maj. ♂ mm	med. ♂ mm	min. ♂ mm	inf. ♂ mm
AL	5	63	69	12				73	82	13	14			
	4	41	41	11				62	67	22	23			
	3	18	18	7				39	42	16	15			
	2	10	10	6				22	21	14	14			
	1	9	9	6				11	12	14	14			
H	10	117	132	28	8	9	25	140	159	29	31	13	12	26
	9	124	137	35	13	9	31	157	179	49	52	18	10	33
	8	120	131	33	18	13	32	163	186	53	57	23	13	33
	7	116	124	26	19	13	37	166	189	55	59	25	13	37
	6	110	117	23	20	13	38	168	190	57	61	25	13	40
	5	105	110	21	20	14	41	166	188	56	60	26	—	44
	4	94	98	19	20	15	43	162	182	53	56	28	15	46
	3	81	85	17	19	13	43	151	168	48	51	28	12	46
	2	70	72	15	16	10	42	139	153	38	41	22	9	46
	1	59	61	11	—	—	41	127	140	25	27	—	—	43
	C	17	16	15	21	13		22	25	19	22	28	19	
A	1	87	95	42	31	20	30	91	100	49	52	38	24	34
	2	103	110	30	34	26	35	125	139	55	58	47	31	38
	3	71	73	22	36	31	36	127	140	54	56	50	36	40
	4	77	80	21	38	34	36	130	144	52	54	52	41	41
	5	82	86	21	41	38	36	132	147	54	56	57	46	41
	6	87	91	21	45	40	36	133	148	57	59	61	50	41
	7	92	95	21	48	40	37	134	149	60	62	65	55	42
	8	95	100	22	50	43	38	135	151	63	66	70	59	42
	9	99	105	22	53	45	40	137	153	69	71	75	62	43
	10	103	110	24	58	47	41	140	158	76	80	80	66	45
	11	109	114	25	63	50	43	144	162	84	89	84	69	47
	12	110	118	28	67	52	49	141	162	90	99	87	70	51
	13	108	119	39	68	53	57	128	147	94	105	88	71	57
	14	104	114	60	65	51	64	112	129	95	106	85	68	61
	15	92	103	77	58	43	58	98	111	96	103	82	65	55
	16	83	93	74	51	37	36	85	96	87	94	75	61	38
	17	68	80	67	41	27		73	81	76	84	70	54	

Untersuchtes Material (s. auch Tab. 8—10) / *Number of specimens*: ♂ maj. a = 6—10, ♂ med. a = 4—8, ♂ min. a = 3—7, ♂ inf. a = 3—5, ♀ Rem. b = 10—21, ♀ maj. b = 9—17, ♂ med. b = 8—9, ♂ min. b = 6—8, ♂ inf. b = 7—8 Exemplare.

TABELLE 8. Absolute und relative Länge der Jugendschwingen (a-Federn) bei ♀ und ♂. — *Absolute and relative lengths of juvenal remiges in female and male pheasants.*

		1. Federgeneration: ♀ *Female juvenal remiges*				1. Federgeneration: ♂ *Male juvenal remiges*				Länge a-Feder in % der b-Feder[1] *Juvenal % postjuvenal feather length*[1]	
		(n)	M mm	s mm	V mm	(n)	M mm	s mm	V mm	♀ %	♂ %
AL	5	(8)	63.4	3.11	59—68	(10)	68.6	3.81	60—74	87.0	83.4
	4	(10)	41.1	4.14	35—48	(11)	41.2	4.78	33—49	63.9	60.8
	3	(9)	18.1	2.69	14—23	(9)	17.8	2.74	15—22	43.7	44.3
	2	(7)	9.6	2.01	7—12	(9)	9.6	1.69	7—12	42.0	45.4
	1	(10)	9.2	0.88	8—10	(10)	9.2	1.20	7—11	76.0	77.8
H	10	(10)	117.5	6.92	106—130	(10)	131.8	6.08	120—138	85.3	83.6
	9	(9)	124.0	5.96	116—133	(9)	136.6	5.16	125—142	78.8	76.8
	8	(9)	119.8	3.94	115—127	(8)	131.4	4.10	123—137	73.7	70.6
	7	(6)	116.0	3.52	113—121	(9)	123.6	2.32	121—129	69.7	65.3
	6	(9)	110.0	2.50	107—114	(9)	116.7	3.37	112—124	64.8	61.3
	5	(8)	104.9	2.23	101—107	(8)	109.6	3.54	105—117	61.8	58.2
	4	(12)	93.7	3.27	89—99	(11)	98.4	3.37	95—106	57.1	53.9
	3	(11)	81.1	2.17	78—85	(11)	85.1	2.96	81—89	53.1	50.2
	2	(13)	70.0	2.62	65—74	(9)	71.8	1.94	69—75	48.8	46.6
	1	(10)	59.5	3.11	54—64	(10)	60.6	0.97	59—62	45.5	43.5
	C	(6)	16.5	2.26	14—20	(9)	16.4	1.76	14—20	73.5	67.1
A	1	(13)	86.7	6.51	78—104	(12)	94.6	5.45	86—104	94.7	93.9
	2	(13)	102.6	4.82	98—115	(10)	109.9	6.12	105—117	82.2	80.3
	3	(14)	70.8	3.90	66—79	(10)	73.1	2.29	69—76	55.1	52.8
	4	(14)	77.0	3.40	73—82	(11)	80.1	3.67	74—87	58.8	56.2
	5	(12)	82.0	3.02	78—88	(11)	85.9	4.11	80—94	62.0	59.1
	6	(12)	87.5	3.68	83—94	(10)	91.3	3.83	87—99	65.5	61.7
	7	(13)	92.0	4.63	86—100	(10)	95.4	4.27	91—105	68.1	63.9
	8	(9)	95.0	3.61	91—102	(10)	100.1	4.78	95—111	70.5	66.5
	9	(7)	98.6	3.05	96—105	(9)	104.6	6.06	97—117	71.7	68.5
	10	(6)	103.2	3.31	99—109	(8)	110.1	4.79	106—120	73.4	69.2
	11	(7)	108.9	3.77	104—114	(8)	113.5	5.32	108—125	75.4	71.1
	12	(6)	110.2	3.12	107—116	(8)	118.4	4.98	112—128	80.1	75.1
	13	(7)	107.9	1.79	105—110	(8)	118.6	4.81	115—125	86.6	83.9
	14	(6)	104.3	5.71	100—115	(9)	113.6	5.44	107—123	93.1	90.4
	15	(7)	92.1	2.97	90—98	(11)	102.6	5.11	97—110	93.9	92.5
	16	(3)	82.7	6.43	78—90	(8)	92.6	5.34	86—102	94.0	95.6
	17	(3)	68.3	2.08	66—70	(6)	80.0	4.73	82—87	91.1	94.5

[1] Das Material für diesen Vergleich stammt ausschliesslich von Individuen, an denen beide Federgenerationen gemessen werden konnten. — *Per cent values based on data from specimens measured for both juvenal and postjuvenal feathers.*

bisher keine qualitativen Gefiedermerkmale beschrieben worden sind, die eine sichere Altersbestimmung erlauben würden. Hingegen war nach Befunden an anderen Arten zu erwarten, dass die zuerst erneuerten b-Schwingen noch nicht die volle Adultlänge erreichen, wachsen sie doch zur Hauptsache während eines Entwicklungsabschnitts heran, in dem der Jungvogel erst etwa 20 % (im Alter von fünf Wochen) bis 55 % (10 Wochen) des Endgewichts aufweist. WISHART (1969) hat diese Annahme aufgegriffen und anhand umfangreichen Materials zeigen können, dass die innerste Handschwinge H 1b beim ♂ im Mittel 12 mm, beim ♀ 8 mm kürzer ist als die entsprechende Adultfeder. Mit der Federlänge nimmt beim Altvogel auch der Durchmesser des Federschafts zu. Die Messwertbereiche der beiden Altersklassen überschneiden sich verhältnismässig wenig, so dass nach WISHART die Länge von H 1b in Verbindung mit dem Schaftdurchmesser ein Alterskriterium von ziemlich hoher Treffsicherheit abgibt. Ähnliche Längenunterschiede sind schon vorher von HELMINEN (1963: 32—42) für Auerhuhn *Tetrao urogallus* und Birkhuhn *Lyrurus tetrix* beschrieben und eingehend diskutiert worden. Diese wegweisende Untersuchung, der sehr grosse Serien beider Alters- und Geschlechtsklassen zugrundeliegen, erstreckt sich über alle zehn Handschwingen und bietet damit ein besonders aufschlussreiches Vergleichsmaterial.

Die von uns ermittelten Daten schliessen ausser den Handschwingen auch die Arm- und Alulaschwingen ein (Tab. 9), ferner die Grossen Oberen Deckfedern (Tab. 10), reichen aber hinsichtlich der Zahl der gemessenen Exemplare bei weitem nicht an die oben erwähnten Untersuchungen heran. Berücksichtigt sind darum auch nur die ♂, die in unserem Material besser als die ♀ vertreten sind. Im nachfolgenden Vergleich werden die in der Jugendmauser gebildeten b-Federn der Klasse der Adultfedern gegenübergestellt, wobei unter letzteren sowohl Federn der c-Generation wie späterer Generationen verstanden werden.

SCHWUNGFEDERN

Aus der graphischen Darstellung (Abb. 8) und besonders deutlich aus den prozentualen, auf das Adultmass bezogenen b-Federlängen (Tab. 9, mittlere Kolonne) wird ersichtlich, dass die Differenz zwischen den beiden Altersklassen bei den zu Beginn der Mauser entstehenden Schwingen am grössten ist (AL 2: Differenz 20.9 %, H1: 9.0 %, A3: 6.4 %) und von dort aus gleichlaufend mit der Mausersequenz umso geringer wird, je später die betreffende b-Schwinge auswächst. Ein gesicherter Unterschied ($P<0.01$) ist am Handflügel nachweisbar bis zur Schwinge H7 (Differenz 2.9 %) und am Arm bis A11 (2.9 %), möglicherweise ($P<0.05$) auch bis A12 (2.5 %) sowie carpalwärts bis A2 (2.1 %). Diese Schwingen keimen nach Tab. 1 im Alter von 69 (H7), 73 (A11), 79 (A2) und 80 Tagen (A12). Alle nach diesem Zeitpunkt entstandenen Schwingen scheinen sich nach ihrer Länge nicht mehr sicher von denen mehrjähriger Vögel unterscheiden zu lassen. Danach dürfte mit etwa drei Monaten das Altersstadium erreicht sein, in welchem hinsichtlich der Federbildung der Adultzustand annähernd verwirklicht ist.

Die Alulaschwinge AL 2b, mit deren Erscheinen die Jugendmauser eröffnet wird, stellt mit einer relativen Länge von 79 % weitaus die kürzeste Feder dieser Generation dar. Sie wird in der Folge von den meisten Jungvögeln im Alter von durchschnittlich 75 Tagen erneut vermausert und durch eine c-Feder von Adultlänge ersetzt (vgl. S. 188).

Die innerste Handschwinge H1b keimt im Alter von 27 Tagen und erreicht

eine relative Länge von 91 %. Die absolute Differenz gegenüber der Adultfeder beträgt bei unseren Vögeln im Durchschnitt 14 mm, was dem von WISHART (1969: Tab. 2) gefundenen Betrag von 12 mm ziemlich nahe kommt. Genauere Vergleiche lassen sich an den beiden Serien nicht vornehmen, da unsere Messmethode von derjenigen WISHARTs abweicht, der die Gesamtlänge der ausgezogenen Feder verwendet. Entsprechend erhielt er für H1 die folgenden Mittelwerte: ♂ juv. (erstes Lebensjahr) 163.5 mm, ♂ ad. 175.4 mm, ♀ juv. 148.7 mm, ♀ ad. 157.1 mm. Als relative Länge der b-Feder resultiert hier beim ♂ 93.2 % und beim ♀ 94.7 %, wobei zu beachten ist, dass die auf die Gesamtlänge der Feder bezogenen Prozentwerte im Vergleich zu den von uns berechneten zu hoch liegen. Von Interesse ist der Geschlechtsunterschied, der auch in unserer kleinen ♀-Serie (20 juv., 4 ad.) zum Ausdruck kommt: ♀ juv. 126.6 mm, ♀ ad. 136 mm, was für H1b eine relative Länge von 93 % ergibt gegenüber 91 % beim ♂.

Im Ausbildungsgrad der Handschwingenreihe H 1b bis 8b gleicht der Fasanenhahn den Verhältnissen, die HELMINEN (1963: Appendix 2) bei der Auerhenne (*Tetrao urogallus* ♀) und beim Birkhahn (*Lyrurus tetrix* ♂) gefunden hat. In der Grössenordnung der prozentualen Federlängen und in der Abstufung der Werte von Schwinge zu Schwinge stimmen diese Vertreter der drei Arten weitgehend überein; sie stehen einander auch im Körpergewicht ziemlich nahe. Die kleinere Birkhenne (*Lyrurus tetrix* ♀) hingegen hat relativ längere und der grössere Auerhahn (*Tetrao urogallus* ♂) relativ kürzere b-Schwingen als der Fasan. Das sei am Beispiel der innersten Handschwinge deutlich gemacht: Nach den von HELMINEN zusammengestellten Daten (1963: 35, 39) beträgt ihre relative Länge beim Auerhahn 82—85 %, bei der Auerhenne 91 %, beim Birkhahn 92 % und bei der Birkhenne 94.5 %. An dieser Reihenfolge, in die zwischen Auerhenne und Birkhahn der Fasanenhahn und zwischen Birkhahn und Birkhenne vermutlich die Fasanenhenne einzufügen wären, erscheint verschiedenes beachtenswert. Einmal fällt auf, dass der Abstand zwischen b-Feder und Adultfeder beim ♂ stets grösser ist als beim ♀, was ausser für Auer- und Birkhuhn auch für den Fasan zutrifft (vgl. die Daten von WISHART). In diesem Zusammenhang ist an analoge Beziehungen zwischen Geschlecht und relativer Federlänge zu erinnern, die beim Fasan schon in der ersten Schwungfedergeneration sichtbar werden (S. 211) und vielleicht als Teil derselben Erscheinung zu deuten sind. Im weiteren zeigt sich, dass die Anordnung der verglichenen Arten und Geschlechtsklassen nach zunehmender prozentualer Federlänge zugleich eine solche nach abnehmendem Körpergewicht darstellt. Möglicherweise sind es die Grössenverhältnisse des Gesamtkörpers, die den Ausbildungsgrad der Schwungfedern bestimmend beeinflussen, sei es innerhalb der Arten beim Vorliegen geschlechtsspezifischer oder zwischen den Arten in Verbindung mit artspezifischen Grössenunterschieden.

GROSSE OBERE DECKFEDERN

Die Grossen Hand- und Armdecken zeigen grundsätzlich dasselbe Verhalten wie die Schwungfedern. Im Vergleich zu diesen liegen die relativen Längenwerte jedoch auf einem um etwa 6 % niedrigeren Niveau (Tab. 10). Das gilt gleichermassen für Hand und Arm, ungeachtet des Umstandes, dass am Handflügel beide Federreihen ungefähr miteinander mausern, während am Armflügel die Mausertermine der Decken gegenüber ihren Schwingen um durchschnittlich 20 Tage vorverlegt sind. Im Zusammenhang damit reicht die Serie der signifikant kürzeren b-Decken am Arm zwei Federn weiter nach innen, nämlich bis A-maj.14.

TABELLE 9. Vergleich der Schwungfederlänge bei ♂ im ersten Lebensjahr (b-Federn) und bei mehrjährigen ♂ (c- resp. Adultfedern). — *Comparison of the lengths of remiges between first-year and adult males.*

		2. Federgeneration (b-Federn) ♂ *Postjuvenal feathers*				Adultfedern ♂ *Adult feathers*			
		(n)	M mm	s mm	V mm	% ad.[3]	(n)	M mm	s mm	V mm
AL	5	(28)	81.7	2.96	75—87	99.5	(14)	82.1	4.28	75—92
	4	(28)	66.8	3.67	59—78	98.5	(15)	67.9	3.73	62—78
	3	(29)	41.5	3.76	35—54	94.2*	(17)	44.1	4.22	39—55
	2	(18)[1]	21.6	2.23	17—26	79.1**	(21)	27.2	2.80	23—35
		(28)[2]	26.8	3.01	19—35	98.4				
	1	(24)	11.6	1.21	10—14	95.2	(15)	12.2	1.38	10—15
H	10	(27)	158.6	4.47	150—168	99.3	(14)	159.7	2.24	156—165
	9	(27)	179.0	5.36	170—190	100.0	(15)	179.1	2.88	173—184
	8	(28)	186.1	5.12	176—199	98.6	(15)	188.8	2.71	184—194
	7	(29)	188.9	5.65	179—204	97.1**	(14)	194.5	1.81	190—197
	6	(30)	190.0	5.58	178—206	96.6**	(15)	196.8	2.62	192—201
	5	(30)	188.4	5.87	176—203	95.5**	(15)	197.4	2.90	192—202
	4	(29)	182.0	6.53	167—197	94.8**	(15)	192.0	2.90	186—197
	3	(30)	168.4	7.68	151—184	93.5**	(15)	180.0	3.72	175—187
	2	(31)	153.3	7.35	133—166	92.5**	(14)	165.7	4.34	158—177
	1	(30)	139.8	7.25	123—153	91.0**	(14)	153.7	4.12	148—163
	C	(18)	24.6	2.98	20—33	96.0	(9)	25.6	4.18	18—30
A	1	(25)	99.6	8.60	80—117	101.6	(13)	98.1	3.33	92—104
	2	(25)	139.4	5.12	131—152	97.9*	(13)	142.4	2.59	139—149
	3	(27)	139.6	6.43	127—152	95.6**	(14)	149.1	3.50	145—156
	4	(27)	143.6	6.54	131—158	94.1**	(14)	152.6	4.17	147—163
	5	(26)	146.6	6.07	136—161	95.4**	(14)	153.6	3.65	148—162
	6	(26)	148.3	6.13	138—163	96.0**	(14)	154.4	3.59	148—161
	7	(26)	149.2	5.54	138—163	96.3**	(14)	155.0	2.72	152—161
	8	(26)	150.8	5.41	141—165	96.6**	(14)	156.2	3.16	152—163
	9	(26)	153.3	5.51	143—169	96.5**	(13)	158.8	3.41	154—166
	10	(25)	157.6	5.55	147—172	96.5**	(13)	163.3	4.42	159—175
	11	(25)	162.2	5.72	152—173	97.1**	(13)	167.1	3.80	161—173
	12	(24)	161.6	5.94	151—172	97.5*	(12)	165.8	3.23	160—170
	13	(23)	146.7	6.85	134—161	97.5	(13)	150.4	5.23	142—157
	14	(23)	128.6	6.26	118—139	98.2	(14)	131.0	5.33	122—140
	15	(22)	110.9	5.70	102—122	97.9	(14)	113.3	5.36	104—124
	16	(18)	96.3	6.74	89—117	98.1	(10)	98.2	5.29	90—110
	17	(19)	80.8	4.73	75—92	95.9	(9)	84.3	6.15	77—97

[1] b-Federn von 9 ♂ (17—26 mm, M = 21.2 mm) und 9 ♀ (19—25 mm, M = 21.9 mm). — *Postjuvenal feathers of 9 ♂ and 9 ♀.*

[2] Messwerte von Herbstvögeln: die meisten Individuen haben AL 2 ein zweites Mal gewechselt und eine c-Feder ausgebildet. — *Measurements taken in autumn: in most birds the postjuvenal quill is replaced by a feather of the next (3rd) generation.*

[3] In dieser Kolonne ist auch der Nachweis eines signifikanten Unterschieds (mit dem t-Test nach STUDENT) zwischen den Mittelwerten der Diesjährigen und Adulten mit * ($P < 0.05$) oder ** ($P < 0.01$) vermerkt. — *Minimally significant length difference assumed where $P < 0.05$ (one asterisk); two asterisks indicates $P < 0.01$.*

TABELLE 10. Vergleich der Längen der Grossen Oberen Deckfedern bei ♂ im ersten Lebensjahr (b-Federn) und bei mehrjährigen ♂ (c- resp. Adultfedern.) — *Comparison of the lengths of greater upper coverts between first-year and adult males.*

		2. Federgeneration (b-Federn) ♂ *Postjuvenal feathers*				Adultfedern ♂ *Adult feathers*			
		(n)	M mm	s mm	V mm	% ad.[1]	(n)	M mm	s mm	V mm
H	10	(14)	30.6	2.51	24—35	90.8*	(9)	33.7	2.81	31—40
	9	(14)	52.4	2.16	48—55	97.3	(9)	53.9	1.47	52—56
	8	(14)	57.1	2.52	52—61	96.5*	(9)	59.2	2.01	56—62
	7	(16)	59.3	2.49	54—64	93.7**	(9)	63.3	2.11	60—66
	6	(17)	61.0	2.49	55—65	93.3**	(9)	65.4	2.46	62—68
	5	(17)	60.3	2.60	55—66	91.1**	(9)	66.2	2.59	63—70
	4	(17)	56.1	3.30	49—62	87.6**	(9)	64.0	2.86	60—69
	3	(17)	50.9	3.19	45—57	85.8**	(9)	59.4	2.98	55—63
	2	(17)	40.6	3.21	35—46	81.0**	(8)	50.1	4.02	44—56
	1	(17)	27.3	2.49	24—33	78.1**	(6)	35.0	4.00	30—42
	C	(17)	22.3	2.01	18—26	96.8	(9)	23.0	1.75	21—26
A	1	(17)	52.4	2.84	48—58	98.8	(10)	53.1	2.62	50—56
	2	(17)	58.4	1.89	56—62	96.9*	(10)	60.3	2.83	57—65
	3	(16)	55.5	2.97	50—62	85.2**	(10)	65.2	2.66	61—69
	4	(16)	54.3	2.77	50—61	86.2**	(10)	63.0	2.49	58—66
	5	(17)	55.9	3.34	50—64	88.5**	(10)	63.2	3.32	57—68
	6	(16)	59.2	3.87	52—68	89.8**	(10)	65.9	2.46	62—70
	7	(17)	61.7	3.95	54—71	89.4**	(10)	69.0	3.24	64—75
	8	(17)	65.5	3.33	60—73	90.7**	(9)	72.2	3.73	68—79
	9	(17)	71.4	3.37	64—79	90.9**	(10)	78.5	4.51	73—88
	10	(17)	79.6	3.83	74—87	91.8**	(10)	86.7	5.44	81—99
	11	(17)	88.7	4.58	82—97	90.5**	(10)	98.0	6.27	90—110
	12	(16)	98.8	5.62	88—106	91.8**	(9)	107.7	6.27	101—116
	13	(17)	105.1	5.34	93—115	92.6**	(8)	113.5	3.59	108—118
	14	(17)	106.4	4.73	98—118	94.4**	(9)	112.7	4.54	106—119
	15	(17)	102.5	5.10	95—115	95.9*	(9)	106.9	5.05	98—114
	16	(17)	94.0	5.06	88—106	95.8	(9)	98.1	5.28	92—108
	17	(17)	83.5	4.75	78—96	94.3*	(8)	88.5	6.05	81—100

[1] In dieser Kolonne ist auch der Nachweis eines signifikanten Unterschieds (mit dem t-Test nach STUDENT) zwischen den Mittelwerten der Diesjährigen und Adulten mit * ($P < 0.05$) oder ** ($P < 0.01$) vermerkt. — *Minimally significant length difference assumed where $P < 0.05$ (one asterisk); two asterisks indicates $P < 0.01$.*

Der bei den Grossen Decken besonders ausgeprägte Längenunterschied zwischen b-Federn und Adultfedern verdient unsere Aufmerksamkeit, da er als Alterskriterium verwendbar sein dürfte. Besonders günstige Vergleichsmöglichkeiten bieten sich am Armflügel. Die Gruppe der äusseren Armdecken zeichnet sich durch den bemerkenswerten Umstand aus, dass mit A-maj.2b und 3b zwei Federn benachbart sind, deren Entstehungszeit vier Wochen auseinander liegt. Die Decke 3b keimt fast gleichzeitig mit 4b und 5b im Alter von 30 Tagen, während die äussersten Decken 2b und 1b erst im Alter von 57 und 81 Tagen nachfolgen (Tab. 2, Abb. 2). Dieser Altersunterschied macht sich in der ungleichen Differenzierungshöhe der inneren und äusseren Deckfedergruppe bemerkbar. Die Decken 3b—5b sind in Grösse, Form und Zeichnungsmuster vom Reifezustand

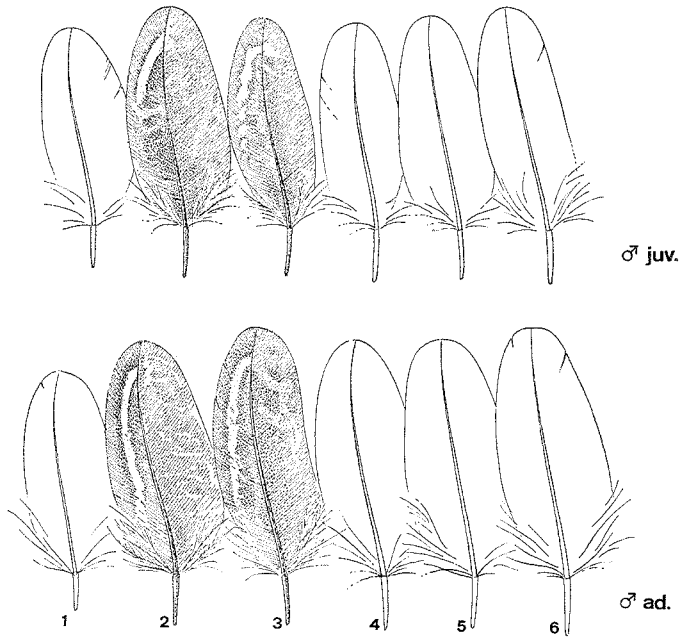

ABB. 10. Grössenverhältnisse der sechs äusseren Grossen Oberen Armdecken und Musterung der 2. und 3. Decke bei einem adulten ♂ (c- oder Adultfedern) und einem juvenilen ♂ (b-Federn). Halbe natürliche Grösse. Zeichnung MARIANNE HUNGERBÜHLER. — *FIG. 10. Greater upper secondary coverts (1st to 6th) of an adult and a juvenile male; half natural size. In the postjuvenal set (♂ juv.) the early moulted coverts 3 to 5 are in size, shape and pattern decidedly less adultiform than the later moulted outer coverts 1 and 2. The coverts of the inner group tend to be shorter, more narrow and the tips less broadly rounded; the 3rd and/or 4th are usually shorter than the 2nd. The adult coverts are uniform in pattern and shape; the 3rd is as broad as and usually distinctly longer than the 2nd.*

noch wesentlich weiter entfernt als die Federn 2b und 1b, die bereits recht grosse Adultähnlichkeit aufweisen können. Daraus leiten sich die folgenden, für den b-Flügel charakteristischen Besonderheiten ab:

1. *Längenverhältnisse* (Tab. 10, Abb. 9, 10 und 11): In der Reihe der Grossen Armdecken 1b—6b zeigt die von den Federspitzen gebildete Linie meist eine zwischen den Decken 2 und 6 gelegene Einbuchtung; Decke 2 ist mindestens gleich lang, meist aber länger als die Decken 3 und/oder 4. Am Altersflügel liegt die Einbuchtung, sofern vorhanden, zwischen den Decken 3 und 6; Decke 2 ist hier — meist erheblich — kürzer als Decke 3. Vorläufige Angaben über Mittelwerte, Standardabweichung und Variationsbreite der Federlängen enthält die Tabelle 10. Wie weit neben dem Längenverhältnis auch die absoluten Längenwerte der Federn zur Altersklassierung beitragen können, wird sich bei der Bearbeitung grösserer Serien herausstellen.

2. *Federform* (Abb. 10 und 11): Die spät vermauserte Decke 2b hat breitere Fahnen und ein breiter gerundetes Federende als die zuerst entstandenen Decken 3b—5b, die in der Regel merklich schmäler sind und sich apikalwärts etwas ver-

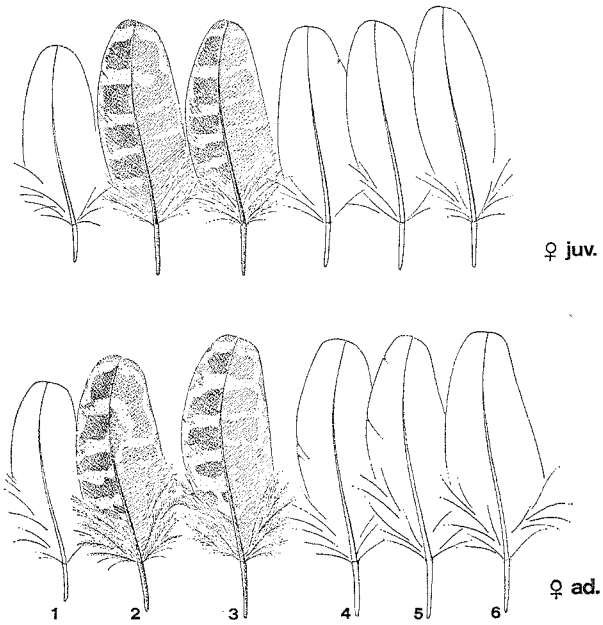

ABB. 11. Gleiche Darstellung wie Abb. 10 für das adulte und juvenile ♀. Hier haben, wie unser Beispiel zeigt, die Decken 2b und 3b ziemlich übereinstimmende Musterung, so dass nur Längenverhältnis und Formunterschiede der Federn Anhaltspunkte zur Altersbestimmung bieten. Halbe natürliche Grösse. Zeichnung MARIANNE HUNGERBÜHLER. — *FIG. 11. Greater upper secondary coverts (1st to 6th) of an adult and a juvenile female; half natural size. Females do not show a striking contrast in pattern between the 2nd and 3rd postjuvenal coverts. Age class criteria are limited to those described for relative length, size and shape of the feathers (see legend to Fig. 10).*

jüngen. Im Adultzustand besteht die ganze Gruppe aus einheitlich breiten, gleichgeformten Federn.

3. *Federmuster* (Abb. 10 und 11): Der Altersabstand zwischen den Armdecken 2b und 3b manifestiert sich beim jungen ♂ am auffälligsten im Muster und der Färbung der Federn. 3b—5b lassen andeutungsweise noch Reste der juvenilen Querbänderung erkennen und stellen in verschiedener Beziehung Übergangsfedern dar, von denen sich die Decke 2b durch differenzierteres, dem Adultzustand angenähertes Zeichnungsmuster und kontrastreichere Färbung abhebt. Beim jungen ♀ gelingt eine solche Unterscheidung jedoch nur ausnahmsweise, da die weniger ausgeprägten altersbedingten Veränderungen von der individuellen Variabilität überdeckt werden. Hier bleibt man deshalb ganz auf die Längen- und Formmerkmale angewiesen.

Kurz zusammengefasst ist für den Adultflügel eine einheitlich gestaltete Deckfederserie bezeichnend, für den b-Flügel hingegen das Auftreten eines abrupten Differenzierungsgefälles zwischen den Decken 2 und 3, das einer Mausergrenze vergleichbar ist.

Es muss hervorgehoben werden, dass zur Untersuchung der Grossen Armdecken nur 14 Altvögel (10 ♂, 4 ♀) und 34 Exemplare im ersten Lebensjahr (17

♂, 17 ♀) zur Verfügung standen. Erst weitere Erfahrungen können zeigen, ob die beschriebenen Alterskriterien einer Nachprüfung an grossem Material standhalten und ob sie zur praktischen Verwendung einfach genug zu handhaben sind. Das Ergebnis wird zum Teil davon abhängen, wieviele Jungvögel das unveränderte b-Gefieder bis zur nächsten Mauser im zweiten Kalenderjahr beibehalten. Es bestehen Anzeichen dafür, dass in der Endphase der Jugendmauser gelegentlich eine oder mehrere Grosse Armdecken (auch Schwungfedern) nochmals gewechselt werden, und zwar bevorzugt die zuerst entstandenen, so dass unter Umständen die Altersmerkmale verloren gehen. Eine Kontrolle beider Flügel dürfte immerhin in den meisten Fällen den wahren Sachverhalt aufdecken, da diese zusätzliche Mauser oft einseitig auftritt oder andere Unregelmässigkeiten zeigt.

Zusammenfassung

Die Untersuchung befasst sich mit den Schwungfedern von Alula, Handflügel und Armflügel sowie den Grossen, Mittleren und Kleinen Oberen und den Grossen Unteren Hand- und Armdecken. Behandelt werden (1) die chronologische Ausbildung, (2) das Wachstum und (3) die Länge der Federn der ersten (a-) und der zweiten (b-)Generation; gelegentlich sind auch c- bzw. Adultfedern mitberücksichtigt.

1. Ausgehend vom Schlüpfzustand wird das Auftreten der a-Federn und der Verlauf der anschliessenden Jugendmauser anhand von Tabellen und Diagrammen dargestellt. Diese orientieren über den Zeitpunkt des Wachstumsbeginns (bzw. der Mauser), die Wachstumsdauer und die Tragdauer der Federn, zum Teil auch über Variationsbreite und Streuung des bearbeiteten Datenmaterials.

Die Ausbildung der ersten Federgeneration beginnt wenige Tage vor dem Schlüpfen (mit Alulaschwingen 2—4, Handschwingen 1—7, Armschwingen 3—11, Grossen Handdecken 1—7 und Grossen Armdecken 2—12). Sie schliesst ab mit der Fertigstellung der letzten Schwingen (Handschwinge 10, Armschwingen 15—17) im Alter von zwei Monaten und der letzten Deckfedern (Kleine Handdecken) im Alter von drei Monaten.

Die Jugendmauser beginnt an der Alula mit 23 Tagen (Alulaschwinge 2), an der Hand mit 27 Tagen (Handschwinge 1) und am Arm mit 29 Tagen (Grosse Armdecke 4). Zuletzt werden im Alter von vier bis fünf Monaten die Kleinen Handdecken und die innere Gruppe der Grossen Unteren Armdecken gewechselt. Die letzten Schwingen (Handschwinge 10, Armschwinge 16) sind mit etwa fünf Monaten, die letzten Unteren Decken mit etwa 170 Tagen annähernd ausgewachsen.

Die Alula nimmt in verschiedener Beziehung eine Sonderstellung ein. Von ihren fünf Schwingen ist die innerste nur schwach bis rudimentär ausgebildet. Schwinge 2b, die als erste Feder des zweiten Kleides im Alter von 23 Tagen keimt, wird von den meisten Individuen mit etwa elf Wochen erneut gewechselt und durch eine c-Feder ersetzt, was zwei bis drei Wochen später auch mit Schwinge 3b geschehen kann.

2. Die Bearbeitung des Wachstums ist auf die Schwungfedern beschränkt. Der tägliche Zuwachs liegt bei den b-Schwingen etwa 40—70 % höher als bei den Jugendschwingen. Die beiden Federgenerationen unterscheiden sich ausserdem im Verlauf des Anfangswachstums. Die a-Feder zeigt in den ersten Tagen steigende Zuwachswerte und erreicht den Maximalen Zuwachs nach 4—10 Tagen; die resultierende Wachstumskurve ist S-förmig. Bei den b-Federn setzt die Periode stärkster Längenzunahme mit Wachstumsbeginn ein; das Anfangswachstum erfolgt hier streng linear. Es wird versucht, eine Deutung für das unterschiedliche Verhalten zu geben.

Die Maximale Zuwachsrate der b-Schwingen bewegt sich am Arm zwischen 2.9 und 7.0 mm, an der Hand zwischen 5.0 und 7.2 mm pro Tag. Die Wachstumsgeschwindigkeit einer gegebenen Schwinge scheint wesentlich durch ihre Länge sowie durch ihren — offenbar dem Wirkungsfeld eines Gradienten unterworfenen — Standort bestimmt zu werden. Geschlechtsbedingte und individuelle Längenunterschiede machen sich nicht schon im Anfangswachstum, sondern erst im späteren Wachstumsverlauf geltend.

Befunde anderer Autoren über das Wachstum der Handschwingen stimmen mit unseren mehrheitlich überein. Abweichungen scheinen, wie im einzelnen begründet wird,

methodisch bedingt zu sein. Letzteres dürfte auch für die von ETTER et al. (1970) behaupteten Unterschiede zwischen gehaltenen und freilebenden Fasanen gelten.

3. Für Schwingen und Deckfedern wird die in der ersten und zweiten Generation erreichte Länge zusammengestellt. Am kürzesten bleiben unter den a-Federn die vor dem Schlüpfen keimenden Grossen Oberen Decken (26—40 % der b-Länge), am längsten werden die spät auftretenden Kleinen Handdecken und Grossen Unteren Decken (um 90—100 %). Der geschlechtsbedingte Längenunterschied ist in der ersten Federgeneration weniger ausgeprägt als später.

Von den Schwingen und Grossen Decken der b-Generation erreichen nur jene die Adultlänge, die vom Ende des dritten Monats an gebildet werden. Die anderen zeigen eine Längendifferenz, die umso grösser ist, je früher die betreffende Feder auswächst.

Für die Gruppe der äusseren Grossen Armdecken werden Unterschiede zwischen dem b-Flügel und dem Adultflügel beschrieben und abgebildet, die sich möglicherweise zur Trennung von erstjährigen und mehrjährigen Fasanen verwenden lassen.

SUMMARY

This paper treats (1) the postnatal and postjuvenal moults, (2) the growth and (3) the lengths of the juvenal and postjuvenal wing feathers of pen-reared pheasants *Phasianus colchicus*. Observations were made on alula quills, primaries, secondaries, major, median and minor upper coverts and major under coverts.

1. The chronology and sequence of moults are presented in tables and diagrams which indicate the time of feather appearance, the duration of feather growth and the period between cessation of growth and successive feather replacement.

Emergence of the first (juvenal) feather generation begins some days before hatching. Alula quills 2a—4a, primaries and primary coverts 1a—7a, secondaries 3a—11a and greater coverts 2a—12a are present at pin stage in the newly hatched chick. The development of the juvenal plumage ends in the case of the remiges with primary 10a and secondaries 15a—17a completing their growth at the age of two months, and in the case of the tectrices with the lesser primary coverts at about three months.

The postjuvenal moult commences at the age of 23 days with the appearance of alula quill 2b. It proceeds with primary 1b (27 days) and greater secondary covert 4b (29 days) and ends with the replacement of the lesser primary coverts and the innermost group of the greater under secondary coverts at four to five months of age. Feather growth is nearly completed between the age of about 150 days (primary 10b, secondary 16b) and 170 days (greater under secondary coverts).

The alula shows some particularities. It consists of 5 quill feathers, but the innermost (no. 1) is small or rudimentary, develops later than the distal ones and varies considerably in the timing of its moult. Remex 2b, formed at the early age of 23 days, is replaced in most individuals at about 11 weeks by a feather of the third (c-) generation. The same may occur to alula quill 3b at 13 to 14 weeks of age.

2. Growth measurements on the remiges revealed differences in rate and pattern of growth between first and second generation feathers. Postjuvenal remiges grow considerably faster; their daily growth rates exceed those of corresponding juvenal feathers by about 40 to 70 per cent. The juvenal remiges show during the first 4 to 10 days of development gradually increasing growth rates; thus the typical growth curve is concave upward in its early part. Second generation remiges grow from the beginning and over a longer period at constant maximum rate; the lower part of their growth curve is strictly rectilinear. The possible significance of this difference in growth pattern is discussed.

The maximum additive growth rate ranges in postjuvenal feathers from 2.9 to 7.0 mm in the secondaries and from 5.0 to 7.2 mm in the primaries. The growth rates of particular remiges seem to be related both to feather length and feather position within the proximo-distal row. Intersexual and individual length differences become discernible only in later stages of feather development and do not affect the rate of the rapid early growth.

Published data on primary growth agree in general with those presented in this paper, except with regard to lower initial growth rates reported for some of the distal primaries. It is suggested that different methods of sampling account for most if not all of

these divergences, incuding those which by ETTER et al. (1970) are presumed to occur between pen-reared and wild pheasants.

3. The mean lengths of juvenal and postjuvenal remiges and tectrices are recorded. Among juvenal feathers the early appearing major upper coverts remain the shortest ones (26 to 40 per cent of postjuvenal length); the greatest relative length (about 90 to 100 per cent) is attained by the late developing lesser primary coverts and major under coverts. Sexual dimorphism in feather length is less marked in the first generation than in the subsequent ones.

Comparison of the lengths of postjuvenal and adult remiges and major coverts indicates that feathers moulted by birds less than three months of age do not reach full adult size. Relative lengths are lowest in the early appearing b-feathers.

The greater secondary coverts replaced during postjuvenal moult show a contrast in size, shape and pattern between the 2nd and the next inner coverts. This character may be used for separating first year birds from adults.

LITERATUR

BURI, A. (1967): Das Juvenilgefieder von *Phasianus colchicus* L., ein Beitrag zur Kenntnis dieser Altersetappe des Gefieders. Rev. Suisse Zool. 74: 301 — 387.

BUSS, I. O. (1946): Wisconsin pheasant populations. Wisconsin Conserv. Dep. Publ. 326, A-46.

DURRER, H. (1965): Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus (*Pavo cristatus* L.). Rev. Suisse Zool. 72: 263—411.

ETTER, S. L., J. E. WARNOCK and G. B. JOSELYN (1970): Modified wing molt criteria for estimating the ages of wild juvenile pheasants. J. Wildl. Mgmt. 34: 620—626.

FIGALA, J. (1958): Zur Kenntnis des Wachstums und Mauserverlaufs unserer Phasianiden. Sylvia 15: 119—149.

HELMINEN, M. (1963): Composition of the Finnish populations of capercaillie, *Tetrao urogallus*, and black grouse, *Lyrurus tetrix*, in the autumns of 1952—1961, as revealed by a study of wings. Pap. Game Res., Helsingf., No. 23: 1—124.

JEIKOWSKI, H. (1971): Die Flügelbefiederung des Blesshuhns (*Fulica atra* L.). J. Orn. 112: 164—201.

JUHN, MARY (1937): Growth rates of successive feathers from single follicles in the juvenile Brown Leghorn. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 36: 777—780.

— (1938): Emergence orders and growth rates in the juvenile plumages of the Brown Leghorn. J. Exp. Zool. 77: 467—489.

RAITT, R. J. (1961): Plumage development and molts of California quail. Condor 63: 294—303.

SIEGFRIED, W. R. (1966): Growth, plumage development and moult in the Crowned Guineafowl *Numida meleagris coronata* Gurney. Dept. Nature Conserv., Cape Town. Invest. Rept. No. 8: 1—52.

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

SUTTER, E. und N. CORNAZ (1963): Über die Körperentwicklung und das Schwingenwachstum junger Spitzschwanz-Laufhühnchen, *Turnix sylvatica dussumier*. Orn. Beob. 60: 213—223.

TRAUTMAN, C. G. (1950); Criteria for determining the age of juvenile pheasants. South Dakota Pittmann-Robertson Quart. Rept. 16: 37—75.

WESTERSKOV, K. (1957): Growth and moult of pheasant chicks. New Zealand Dept. Internal Affairs, Wellington. Wildl. Publ. 47: 1—64.

WISHART, W. (1969): Age determination of pheasants by measurement of proximal primaries. J. Wildl. Mgmt. 33: 714—717.

WOEHLER, E. E. (1953): Post-juvenile wing-molt studies on penned pheasants. Wisconsin Wildl. Res. 11(4): 17—23.

Dr. E. Sutter, Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, 4051 Basel