Der Ornithologische Beobachter 69: 287—296 (1972)

Zum Verlauf der Schädelpneumatisation bei Singvögeln

von RAFFAEL WINKLER, Basel

Die vom Hinterhaupt gegen den Schnabel zu erfolgende Pneumatisierung des Schädeldaches vom unpneumatisierten, einschichtigen Zustand beim Nestling bis zum doppelt lamellierten, pneumatischen (lufthaltigen) Knochen des Altvogels nimmt bei den Singvögeln, je nach Art, eine Zeit von zwei bis acht Monaten in Anspruch. Während dieser Zeitspanne kann der Pneumatisationszustand als Alterskriterium verwendet werden.

Dass der Pneumatisationszustand auch am lebenden Singvogel im allgemeinen einfach zu beobachten ist, wurde schon von mehreren Autoren beschrieben. Unter all den möglichen Methoden, dies zu bewerkstelligen, ist die von BAIRD (1963) entwickelte die einfachste. SVENSSON (1970) erwähnt sie ausführlich: Die Kopffedern des Vogels werden scheitelartig zur Seite geschoben, und durch die transparente Kopfhaut kann nun bequem der Pneumatisationszustand beurteilt werden. Mit einiger Übung gelingt es bald, auf diese Weise die Grenze zwischen dem zweischichtigen, pneumatisierten Teil und dem einschichtigen, unpneumatisierten Teil der Schädelkalotte zu erkennen. Die beiden Knochenlagen des pneumatisierten Schädels sind durch feine Knochensäulen (Trabekel) gegeneinander abgestützt, die den Schädel von oben gesehen weisslich punktiert erscheinen lassen. Demgegenüber liegt der unpneumatisierte, einschichtige Knochen direkt dem Gehirn auf, das durch die dünne Knochenschicht rötlich durchschimmert. Solange also diese Grenze zwischen weisslich punktiertem und rötlichem, unpunktiertem Knochen sichtbat ist, darf der untersuchte Vogel als juvenil angesprochen werden.

Die Versorgung der pneumatischen Knochen mit Luft erfolgt zum Teil von der Nasenhöhle her, zum Teil aus der Paukenhöhle. Die Luft dringt durch das cervico-cephale Luftsacksystem in die Knochen. Beim Jungvogel werden schon früh die folgenden Schädelteile pneumatisiert: Exoccipitale, Supraoccipitale, Mesethmoid, der Interorbitalteil der Frontalia sowie der Orbitalrand. Das Alisphenoid bleibt auch bei adulten Passeres nur teilweise luftführend. Das ganze Schädeldach, das von den Scheitelbeinen (Parietalia) und Stirnbeinen (Frontalia) gebildet wird, ist aber noch einschichtig. In diesem Zustand verlässt der junge Singvogel das Nest (Abb. 1).

Die nun folgende Phase der Pneumatisierung der Schädelkapsel bildet den Gegenstand dieser Arbeit. Mit der Aufteilung des Pneumatisationsverlaufs in sieben Stadien soll eine Grundlage für weitere Untersuchungen geschaffen werden, die sich mit dem zeitlichen Ablauf der Pneumatisierung befassen. Daneben werden im Sinne einer vorläufigen Mitteilung die bisher aufgefundenen Pneumatisationsmodi beschrieben.

Herrn Dr. E. SUTTER danke ich herzlich für seine wertvolle Hilfe bei der Abfassung des Manuskripts. Herrn B. JACQUAT bin ich für die Übersetzung der Zusammenfassung sehr zu Dank verpflichtet.

Material und Methode

Zur vorliegenden Arbeit wurden etwa 700 Schädel von Singvögeln in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht. Sie verteilen sich auf 70 Arten aus den Familien der Schwalben (Hirundinidae), Stelzen (Motacillidae), Wasseramseln

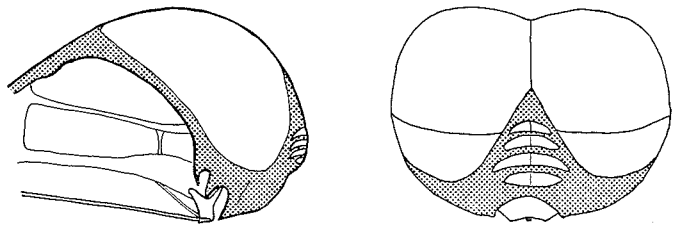

ABB. 1. Ansicht des Schädels von der Seite und von hinten im Stadium 1. Die Darstellung zeigt den Pneumatisationszustand kurz nach dem Verlassen des Nestes. Dieses erste Stadium ist bei allen untersuchten Singvögel gleich ausgebildet.

(Cinclidae), Braunellen (Prunellidae), Sänger (Muscicapidae), Meisen (Paridae), Ammern (Emberizidae), Finken (Fringillidae) und Sperlinge (Ploceidae: Passerinae). Tote Vögel erhielt ich zum Teil von der Vogelwarte Sempach, zum Teil wurden mir im Naturhistorischen Museum Basel die Schädelkalotten von zum Balgen bestimmten Vögeln herausgeschnitten. Für diese oft mühselige Arbeit bin ich den Präparatoren des Museums zu grösstem Dank verpflichtet. Zur Präparation wurden die Vogelköpfe im Wasser mazeriert und anschliessend mit Wasserstoffsuperoxyd gebleicht.

Um die Pneumatisationsbefunde festzuhalten, haben wir eine generalisierte Singvogelschädelkapsel gezeichnet und das jeweilige Stadium einer gegebenen Art genau vom Original kopiert. Der Schädel musste, um das Pneumatisationsmuster deutlich sichtbar zu machen, auf eine von unten her beleuchtete Milchglasplatte gelegt werden. Um die vergleichende Erfassung der Entwicklung bei mehreren Vogelarten zu erleichtern, wurde der Pneumatisationsablauf in sieben typische Stadien (1—7) aufgeteilt. Die Zahlengebung hat im Gegensatz zu einer Stadienbezeichnung mit Buchstaben den Vorteil, dass die Ergebnisse auch biometrisch auswertbar sind. Die einzelnen Stadien können kurz so umschrieben werden: Stadium 1 und 2 sind Anfangsstadien, bei 3 ist etwa ein Drittel der Kalotte pneumatisiert, bei 4 rund die Hälfte, bei 5 etwa drei Viertel, 6 stellt das Spätstadium dar, bevor bei 7 der Schädel ganz pneumatisiert ist.

Pneumatisationsstadien und Pneumatisationsmuster

Betrachtet man eine Anzahl juveniler Singvogelschädel verschiedener Arten, so sieht man sich einer recht grossen Vielfalt von Variationsmöglichkeiten gegenübergestellt, nach denen die Pneumatisation voranschreitet. Um eine Übersicht zu gewinnen, haben wir die Pneumatisationsmodi versuchsweise in drei Gruppen zusammengefasst. Die Gruppierung bringt eine mehr oder weniger willkürliche Vereinfachung der vorgefundenen Verhältnisse mit sich, dürfte sich aber im Sinne eines methodischen Hilfsmittels rechtfertigen lassen. Die drei Gruppen sind wie folgt definiert:

A: Die Pneumatisierung schreitet streng vom Hinterhaupt (occipital) gegen die Stirn (frontal) fort.

B: Wie A, nur wird die Frontalnaht (Schädelmittellinie) schon früh breit pneumatisiert; von der Stirnregion und der Frontalnaht wachsen sich zwei pneumatische Fortsätze gegen die Schädelmitte entgegen.

C: Die Pneumatisation verläuft sowohl von occipital wie von rostral aus gegen die Schädelmitte.

PNEUMATISATIONSMODUS A

Die Grosszahl der untersuchten Singvögel pneumatisiert nach diesem Modus. Als typischer Vertreter wurde das Rotkehlchen *Erithacus rubecula* für die Anfertigung der Abb. 2 gewählt.

Vorauszuschicken ist eine Bemerkung über das Verhalten der Frontalnaht. Diese ist bereits im unpneumatisierten Zustand als Verstärkung zwischen den Frontalia zu erkennen, sie kann, ohne in die Breite zu wachsen, schon im Stadium 2 typisch pneumatisieren, aber auch bis ins Stadium 6 unpneumatisiert bleiben. Da dies inter- und intraspezifisch stark variiert, haben wir die Frontalnaht in den Darstellungen nur als verdickte Linie angegeben.

In der Folge sei der normale Verlauf der Pneumatisierung, wie er in Abb. 2 dargestellt ist, kurz geschildert. Anschliessend werden die am häufigsten gefundenen Abweichungen erwähnt.

Stadium 1: Dieses Stadium gleicht sich ausnahmslos bei sämtlichen untersuchten Singvögeln, die Besprechung gilt deshalb für alle Modi (A, B und C). Wie schon erwähnt, sind ausser den Parietalia und den Frontalia schon alle Schädelknochen pneumatisiert. Die Pneumatisierung des Schädeldaches beginnt nun rund um das Kleinhirn, wobei über dem Cerebellum selbst noch vier Fenster offen bleiben (Abb. 1) (bei sehr jungen Vögeln können es unter Umständen fünf sein z. B. *Hirundo, Delichon, Riparia, Acrocephalus, Phylloscopus* und *Certhia).* Die Pneumatisierung dieser vier Occipitalfenster erfolgt durch allmähliches Zuwachsen derselben von beiden Seiten sowie von oben und unten. Bei wenigen Arten kommt es vor, dass zwei oder drei Occipitalfenster noch lange persistieren, während der Rest des Schädels schon pneumatisiert ist; wir konnten das für *Delichon, Hirundo, Riparia, Turdus, Pyrrhula* und *Passer* nachweisen.

Stadium 2: Die Occipitalfenster haben sich auf zwei oder drei reduziert oder sind schon ganz verschwunden. Rund herum ist eine mehr oder weniger rechteckige, pneumatisierte Zone entstanden.

Stadium 3: Eine Dreiecksform beschreibend, hat die Pneumatisation auf etwa ein Drittel der Schädeldecke übergegriffen. Die Spitze des Dreiecks liegt in der Hälfte der Frontalnaht. Die Occipitalfenster sind verschwunden. Ausnahmen siehe oben.

Stadium 4: Gut die Hälfte der Kalotte ist pneumatisiert. In der Schädelmittellinie geschieht nur ein leichter Vorstoss, die Pneumatisation breitet sich vor allem lateral aus.

Stadium 5: Die Teilung in vier Fenster beim Übergang zum Stadium 6 ist schon deutlich vorgezeichnet. Von den vier Fenstern schliessen sich die lateralen zuerst (vgl. Stadium 6).

Stadium 6: Es sind nur noch zwei frontale Fenster zu sehen.

Stadium 7: Der Schädel ist ganz pneumatisiert und nicht mehr vom Adultstand zu unterscheiden.

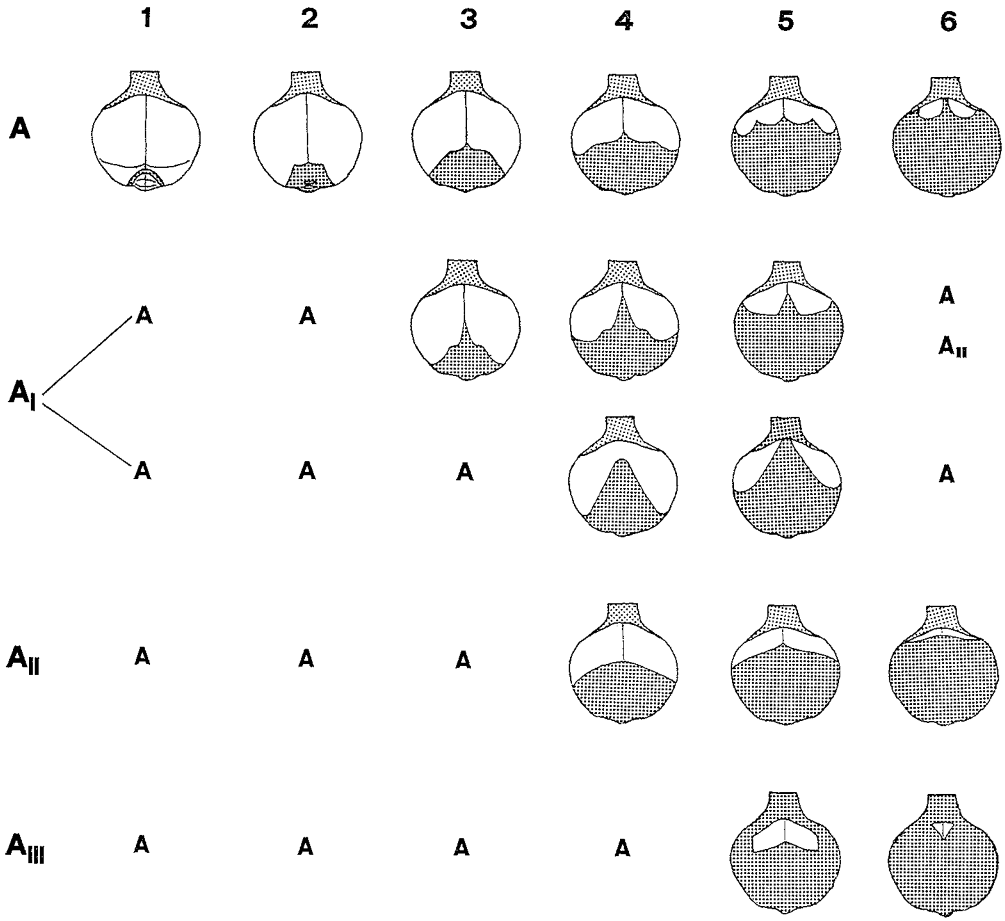

ABB. 2. Pneumatisationsmodus A (oberste Reihe) mit den Varianten A_{I} (zweite und dritte Reihe), A_{II} (vierte Reihe) und A_{III} (fünfte Reihe) in den Entwicklungsstadien 1—6 (von links nach rechts); nicht dargestellt ist Stadium 7, das dem vollständig pneumatisierten Schädel entspricht. Wo in den Reihen A_{I} bis A_{III} das Pneumatisationsbild mit dem typischen Muster des Modus A (oberste Reihe) fast oder ganz übereinstimmt, wurde der Buchstabe A eingesetzt. Weitere Erläuterungen im Text. Der Modus A und seine Varianten wurde bei folgenden Arten gefunden:

MODUS A:

Baumpieper *Anthus trivialis*
Wiesenpieper *Anthus pratensis*
Wasserpieper *Anthus spinoletta*
Schafstelze *Motacilla flava*
Bachstelze *Motacilla alba*
Hausrötel *Phoenicurus ochruros*
Gartenrötel *Phoenicurus phoenicurus*
Rotkehlchen *Erithacus rubecula*
Schilfrohrsänger *A. schoenobaenus*
Sumpfrohrsänger *Acrocephalus palustris*
Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus*
Gartengrasmücke *Sylvia borin*
Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*
Dorngrasmücke *Sylvia communis*
Zaungrasmücke *Sylvia curruca*
Fitis *Phylloscopus trochilus*
Zilpzalp *Phylloscopus collybita*
Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*
Grauschnäpper *Muscicapa striata*
Bartmeise *Panurus biarmicus*
Goldammer *Emberiza citrinella*
Zippammer *Emberiza cia*

VARIANTEN DES MODUS A

Es sei versucht die häufigsten Modifikationen innerhalb des Pneumatisationstypus A möglichst umfassend darzustellen, ohne uns zu sehr in Einzelheiten zu verlieren.

MODUS $A_{|}$: Die Pneumatisation dehnt sich vom Stadium 3 und 4 an vor allem in der Schädelmitte bis zur schon pneumatisierten Stirnregion aus oder meistens nur knapp davor, erst dann erfolgt der laterale Zuwachs. Auch hier kann zum Stadium 6 hin eine 4-Fensterung erfolgen. Diese Variante trifft man häufig bei Carduelinen (Erlenzeisig *Carduelis spinus*, Distelfink *C. carduelis*, Hänfling *C. cannabina*, Zitronenzeisig *C. citrinella*). Der Grünfink *Carduelis chloris* stellt dabei insofern eine Ausnahme dar, als die Frontalnaht schon im Stadium 2 deutlich breit bis zur Stirn pneumatisiert werden kann; bei einer 4-Fensterung schliessen sich hier wie bei *Turdus* die zwei frontalen Fenster vor den lateralen, nur liegen letztere bei *Carduelis chloris* nicht so stark seitlich.

MODUS $A_{||}$: Die Pneumatisierung erfolgt von Stadium 4 an sehr gleichmässig parallel zum Stirnrand bis die unpneumatisierte Zone nur noch als schmaler Spalt zu erkennen ist; es erfolgt hier keine Aufteilung in vier Fenster. Nach diesem Typus können Stelzen (Wasserpieper *Anthus spinoletta*, Wiesenpieper *A. pratensis*, Bachstelze *Motacilla alba*), die Heckenbraunelle *Prunella modularis* und einige Muscicapiden (Hausrötel *Phoenicurus ochruros*, Braunkehlchen *Saxicola rubetra*, Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*) pneumatisieren.

MODUS $A_{|||}$: Anstatt, dass wie bei $A_{|}$ die Pneumatisierung vor allem in der Frontalnaht fortschreitet, geschieht es hier nach Stadium 4 vornehmlich in der Lateralen. Typisch für Meisen *(Parus ater, caeruleus, maior, palustris)*.

Diese Aufteilung des Modus A in drei Untergruppen stellt eine grobe Zusammenfassung einer Vielzahl von Möglichkeiten dar. Es kann innerhalb einer Art vorkommen, dass einzelne Individuen mit der Pneumatisation nach Schema A be-

---

Ortolan *Emberiza hortulana*
Rohrammer *Emberiza schoeniclus*
Buchfink *Fringilla coelebs*
Bergfink *Fringilla montifringilla*
Gimpel *Pyrrhula pyrrhula*
Hausspatz *Passer domesticus*
Feldspatz *Passer montanus*

Manche der hier aufgeführten Arten pneumatisieren nicht nur nach A, sondern können individuell verschieden auch nach einer der Varianten von A pneumatisieren (vgl. Zilpzalp *Phylloscopus collybita*, Abb. 3).

MODUS $A_{|}$:

Buchfink *Fringilla coelebs*
Bergfink *Fringilla montifringilla*
Grünfink *Carduelis chloris*
Distelfink *Carduelis carduelis*
Erlenzeisig *Carduelis spinus*
Hänfling *Carduelis cannabina*
Birkenzeisig *Carduelis flammea*
Zitronenzeisig *Carduelis citrinella*

MODUS $A_{||}$:

Pieper und Stelzen (siehe oben)
Heckenbraunelle *Prunella modularis*
Hausrötel *Phoenicurus ochruros*
Braunkehlchen *Saxicola rubetra*
Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*

MODUS $A_{|||}$:

Sumpfmeise *Parus palustris*
Weidenmeise *Parus montanus*
Tannenmeise *Parus ater*
Blaumeise *Parus caeruleus*
Kohlmeise *Parus major*
Schwanzmeise *Aegithalos caudatus*

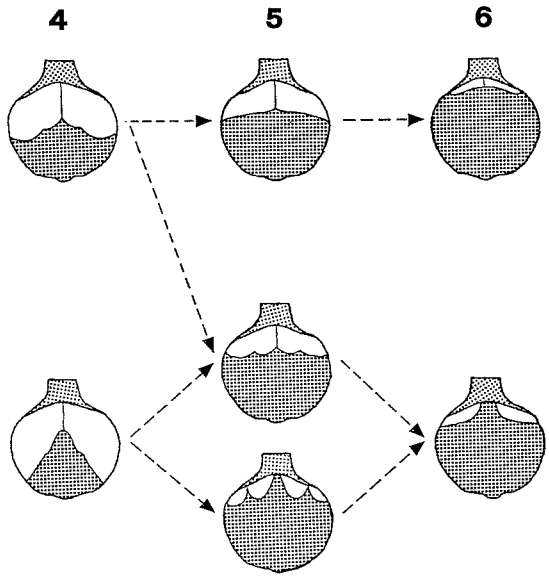

ABB. 3. Individuelle Variation des Pneumatisationsverlaufs innerhalb des Modus A und seiner Varianten am Beispiel des Zilpzalps *Phylloscopus collybita*. Dargestellt sind die Stadien 4 bis 6; die Pfeile deuten mögliche Entwicklungswege an.

gonnen haben, diese jedoch nach $A_{||}$ beenden. Häufig ist auch bei der Pneumatisationsrichtung $A_{|}$ in den letzten Stadien ein Wechsel auf $A_{||}$ festzustellen.

Das Rotkehlchen *Erithacus rubecula* ist ein gutes Beispiel für eine Art, bei der die Pneumatisierung ohne Abweichungen genau nach Modus A zu verlaufen scheint. Auch die Rohrammer *Emberiza schoeniclus* könnte hierfür als Beispiel dienen. Um die individuellen Variationsmöglichkeiten zu verdeutlichen, haben wir die Befunde am Zilpzalp *Phylloscopus collybita* zusammengestellt, wo die Stadien 4, 5 und 6 in unterschiedlicher Ausprägung auftreten (Abb. 3).

Folgende Singvogelfamilien zeigen nach unseren Feststellungen die Pneumatisationsweise A: Motacillidae, Prunellidae, Muscicapidae (excl. *Turdus* und *Regulus*), Paridae, Emberizidae, Fringillidae und Ploceidae. Zu den Sperlingen (Ploceidae) noch eine Bemerkung. NERO (1951) hat den Haussperling *Passer domesticus* genau untersucht. In seinen Darstellungen fällt auf, dass einige Exemplare noch bis ins Stadium 5 zwei lateral auf den Parietalia liegende Fenster besitzen. Das ist uns bei unseren Präparaten gleichfalls bei zwei Individuen aufgefallen, ebenso beim Feldsperling *Passer montanus*. Diese Erscheinung fanden wir sonst nur bei Schwalben (siehe Abb. 5: *Hirundo*, Stadium 6).

PNEUMATISATIONSMODUS B

Vertreter des Modus B sind die Gattungen *Turdus* und *Cinclus*. Die Hauptunterschiede zu A liegen darin, dass schon früh (Stadium 2) von der Stirn aus zwei lufthaltige Fortsätze gegen die breiter pneumatisierte Frontalnaht, die auch ein Ausweitungszentrum besitzt, auswachsen. Diese vereinigen sich dann (Stadium 3 und 4) mit von der Frontalnaht ausgehenden Fortsätzen, so dass der Schädel da-

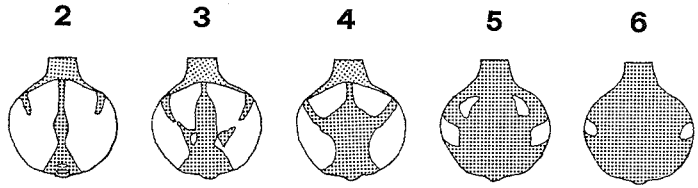

ABB. 4. Pneumatisationsmodus B, Stadien 2 bis 6. Als Unterlage diente die Amsel *Turdus merula.* Auch die Wasseramsel *Cinclus cinclus* dürfte nach diesem Modus pneumatisieren.

durch in vier grosse Fenster aufgeteilt wird. Von diesen schliessen sich im Gegensatz zu A die zwei frontalen vor den lateralen. Bei *Turdus* kann jedoch auch die Pneumatisationsweise A_1 vertreten sein, wobei aber auch dann die zwei frontalen Fenster vor den lateralen geschlossen werden. STORK (1967) hat in seiner Arbeit über *Turdus* ebenfalls beide Modi beschrieben. Von der Wasseramsel *Cinclus* konnten leider nur vier Schädel untersucht werden, die jedoch darauf hindeuten, dass auch diese Art nach Modus B pneumatisiert.

PNEUMATISATIONSMODUS C

Eine ganz eigene Entwicklung zeigen die Schwalben (Hirundinidae), Goldhähnchen *(Regulus)* und Kleiber *(Sitta).* Die Pneumatisation verläuft von allen Seiten her gegen die Mitte des Schädels zu, am schönsten ist das beim Kleiber zu beobachten. Dieser ist eine der wenigen Singvogelarten, die auch im Adultstadium eine unpneumatisierte Stelle im Schädeldach beibehalten. Stadium 6 ist also beim Kleiber bereits der Endzustand. *Regulus* und *Hirundo* weichen insofern etwas von

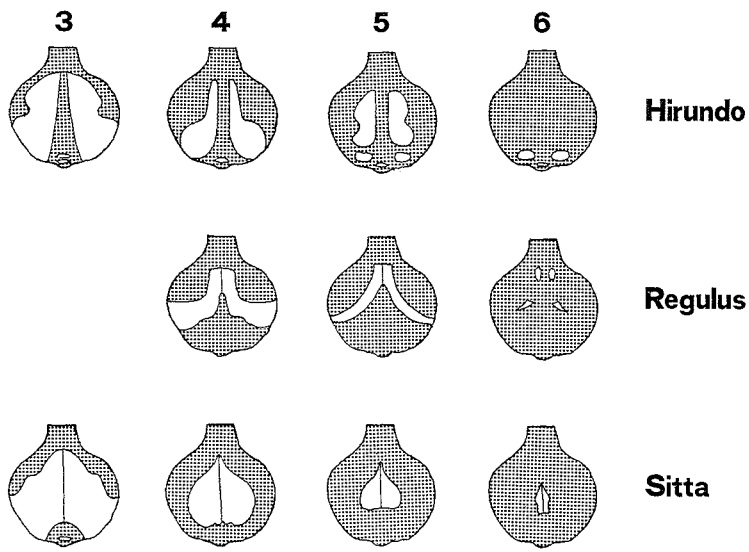

ABB. 5. Pneumatisationsmodus C, Stadien 3 bis 6. Als Unterlage dienten Rauchschwalbe *Hirundo rustica,* Wintergoldhähnchen *Regulus regulus* und Kleiber *Sitta europaea.* Es sind nur Stadien dargestellt, die wesentlich vom Modus A abweichen.

Sitta ab, als vornehmlich von occipital und frontal her pneumatisiert wird, also weniger regelmässig von allen Seiten wie beim Kleiber.

Der Pneumatisierungsvorgang für das Wintergoldhähnchen *Regulus regulus* wurde schon von HOGSTAD (1971) in ähnlicher Weise dargestellt. LEBERMANN (1970) hat für das amerikanische Rotkrönchen *Regulus calendula* zwei Pneumatisationstypen beschrieben. Der eine ist sehr gut vergleichbar mit unseren Ergebnissen, der andere gleicht mehr dem Modus des Kleibers.

Die bei den Schwalben ungewöhnlich weit hinten auf den Parietalia liegenden zwei Fenster im Stadium 6 hat schon CHAPIN (1949) beschrieben.

Diskussion

Wir wollen unserer Diskussion einen Satz von HARRISON (1961) voranstellen: «The method of skull-pneumatisation in those species in which it reaches completion, seems likely therefore to provide evidence of systematic relationship». HARRISON kommt zu diesem Schluss, nachdem er bei den Corviden einen ähnlichen Pneumatisationsverlauf bei allen untersuchten Vertretern dieser Familie gefunden hat.[1] Nach unseren Untersuchungen kann, wie den Abbildungen zu entnehmen ist, der Pneumatisationsmodus nur in beschränktem Masse systematische Beziehungen ausdrücken. Wohl können Vögel gleicher Gattung denselben Pneumatisationsmodus zeigen, allein, in höheren systematischen Gruppierungen findet man gewöhnlich eine bedeutende Variabilität im Pneumatisationsmuster. Dass sogar innerhalb einer Art zwei oder drei Pneumatisationsweisen eingeschlagen werden können, bestätigen Befunde an Amsel *Turdus merula* (siehe auch STORK 1967), Zilpzalp *Phylloscopus collybita* (Abb. 3), Hausrötel *Phoenicurus ochruros*, Buchfink *Fringilla coelebs* und Rotkrönchen *Regulus calendula* (LEBERMANN 1970).

Im folgenden sollen die Beziehungen zwischen den drei Entwicklungsmodi besprochen werden. Es fällt auf, dass erstens das Anfangsstadium überall gleich ausgebildet ist, und zweitens, dass Arten, die sich weder in den einen noch andern Pneumatisationsmodus richtig einordnen lassen, eine Mittelstellung zwischen A und B oder A und C einnehmen. Das betrifft z. B. Amsel *Turdus merula* und Grünfink *Carduelis chloris*. Beide Arten können nach A pneumatisieren, weisen jedoch in der Mitte der schon früh breit pneumatisierten Frontalnaht ein Ausweitungszentrum auf wie B.

Bei vielen Arten ziehen ferner im Übergang zwischen Stadium 5 und 6 zwei winzige pneumatische Fortsätze von der Stirnregion zu zwei Fortsätzen, die von dem schon pneumatisierten Teil der Schädelkapsel ausgehen, und bewirken so eine 4-Fensterung wie in Modus B.

[1] Wir können aus Materialmangel die Verhältnisse bei Rabenvögeln nicht nachprüfen, möchten aber auf einen schon von HARRISON erwähnten kontroversen Fall hinweisen. VERHEYEN (1953) schreibt dem Eichelhäher *Garrulus glandarius* ein auch im Adultzustand unvollständig pneumatisiertes Schädeldach zu, während nach HARRISON Eichelhäher, wie alle Singvögel, vollständig pneumatisieren. Wir haben nur wenige Eichelhäher untersucht, aber wie HARRISON gefunden, dass adulte Tiere ganz pneumatisiert sind. Da am occipitalen Teil der Schädelkapsel die Trabekelfusspunkte viel stärker in Erscheinung treten als im rostralen Teil, mag das den Eindruck erwecken, als seien vorne noch zwei Fenster unpneumatisiert. Im Querschnitt wird aber sofort die pneumatisierte, doppelt lamellierte Struktur des Schädeldachs deutlich. Soviel wir gesehen haben, besteht die Schädeldecke am Stirnrand und in der Medianen sogar aus drei Knochenlamellen.

Regulus und *Hirundo*, die wir B zugeordnet haben, tragen gemeinsame Züge mit A|: Die Pneumatisation schreitet stark medianwärts voran, der laterale Zuwachs erfolgt jedoch dann von frontal her. Als Gegenstück zu *Turdus merula*, welche sowohl die Verbindung zwischen A und B aufnimmt, als auch ganz nach B pneumatisiert, ist als ausserordentlich eindrückliches Beispiel *Regulus calendula* zu nennen, das nach LEBERMANN (1970) einerseits ganz wie *Sitta* rund um die Kalotte centripetal pneumatisiert, andererseits wie *Regulus regulus* als Mittler zwischen A und C auftritt. Zwischen B und C bestehen keine Verbindungen.

Wir wollen nun nicht behaupten, Modus A sei der ursprüngliche Pneumatisationstypus; nach unseren Untersuchungen an Passeres aber ist es sicher der am häufigsten vertretene. Dass der befolgte Pneumatisationsmodus nicht oder nur in begrenztem Masse systematische Beziehungen zum Ausdruck bringt, haben wir schon gesehen. Es besteht, da nur drei verschiedene Hauptmodi vorzukommen scheinen, durchaus die Möglichkeit, dass ein und derselbe Pneumatisationstypus von verschiedenen Arten unabhängig voneinander erworben worden ist.

Die Nahrung spielt in einem gewissen Sinne eine nicht unbedeutende Rolle, denn SERVENTY, NICHOLLS und FARNER (1967) haben am Zebrafink *Taeniopygia castanotis* beobachtet, dass Kalziummangel den zeitlichen Verlauf der Pneumatisierung hemmt und in Verbindung damit im Pneumatisationsmuster Unregelmässigkeiten auftreten. Auch Abbildungen von NERO (1951) zeigen, dass von Hand aufgezogene Hausspatzen ein viel unregelmässigeres Pneumatisationsmuster haben als im Freien aufgewachsene Jungvögel.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Pneumatisationsverlauf wird für Vertreter von zehn Singvogelfamilien beschrieben. Dazu wurde eine Aufteilung des Prozesses in sieben Stadien vorgenommen.

Man kann drei verschiedene Richtungen, nach denen die Pneumatisation voranschreitet, unterscheiden:

1. Am häufigsten tritt Modus A auf: Die Pneumatisation schreitet streng von occipital gegen frontal fort.
2. Modes B ähnelt A, nur wird die Frontalnaht schon früh breit pneumatisiert; von der Stirnregion wachsen sich zwei pneumatische Fortsätze gegen die Schädelmitte entgegen (*Turdus, Cinclus*).
3. In Modus C verläuft die Pneumatisation sowohl von occipital als auch von frontal aus gegen die Schädelmitte (*Sitta, Hirundo, Regulus*).

In der Diskussion wird hervorgehoben, dass der Pneumatisationsmodus keine Anhaltspunkte für systematische Beziehungen gibt; ein und derselbe Pneumatisationsmodus ist möglicherweise von verschiedenen Arten unabhängig von einander erworben worden. Manche Arten können eine Mittelstellung zwischen den einzelnen Modi einnehmen.

RÉSUMÉ

Le processus de pneumatisation est décrit en sept stades différents pour des représentants de dix familles de Passereaux.

La pneumatisation se déroule selon trois principes ou Modi:

1. Le Modus A est le plus fréquent: la pneumatisation avance uniquement d'occipital vers frontal.
2. Le Modus B ressemble au A mais la soudure des frontaux est très tôt déjà fortement pneumatisée; deux apophyses pneumatiques frontales se rencontrent au milieu du crâne (*Turdus, Cinclus*).
3. Dans le Modus C, la pneumatisation avance en même temps d'occipital et de frontal vers le milieu du crâne (*Sitta, Regulus, Hirundo*).

On note dans la discussion que le Modus de pneumatisation ne peut pas servir de cri-

tère systématique mais que par contre le même Modus a probablement pu être acquis indépendamment par différentes espèces. Certaines d'entre elles peuvent occuper une position moyenne entre les différents Modi.

LITERATUR

BAIRD, J. (1963): On ageing birds by skull ossification. The Ring 37: 253—255.
CHAPIN, J. P. (1949): Pneumatisation of the skull in birds. Ibis 91: 691.
DROST, R. (1969): Grundsätzliches zur Altersbestimmung lebender Sperlingsvögel. Vogelwarte 25: 6—13.
HARRISON, J. G. (1957): A review of skull pneumatisation in birds. Bull. Brit. Orn. Club 77: 70—77.
— (1960, 1961): A comparative study of the method of skull pneumatisation in certain birds. Bull. Brit. Orn. Club 80: 167—172 und 81: 12—17.
HOGSTAD, O. (1971): Age determination of Goldcrests *Regulus regulus* (L.) in summer and early autumn. Ornis Scand 2: 1—3.
LEBERMANN, L. C. (1970): Pattern and timing of skull pneumatisation in the Ruby crowned kinglet. Bird-Banding 41: 121—124.
MILLER, A. H. (1946): A method of determining the age of live passerine birds. Bird-Banding 17: 33—35.
NERO, R. W. (1951): Pattern and rate of cranial ossification in the Housesparrow. Wilson Bull. 63: 84—88.
NORRIS, R. A. (1961): A modification of the Miller method of ageing live passerine birds. Bird-Banding 32: 55—57.
PERDECK, A. C. (1962): Age determination of live passerine birds. The Ring 32: 135.
SERVENTY, D. L., NICHOLLS, C. A. and FARNER, D. S. (1967): Pneumatisation of the cranium of the Zebrafinch *Taeniopygia castanotis*. Ibis 109: 570—578.
STORK, H.-J. (1967): Zur Pneumatisation der Schädeldecke bei juvenilen Drosseln. Zool. Anz. 179: 340—354.
STRESEMANN, E. (1934): Aves. In Kükenthal, Handbuch der Zoologie.
SVENSSON, L. (1970): Identification Guide to European Passerines. Naturhist. Riksmuseet, Stockholm.
VERHEYEN, R. (1953): Contribution à l'étude de la structure pneumatique du crâne chez les oiseaux. Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belg. 29: 1—24.
WINKLER, R. (1972): Zum Zustand der Schädelpneumatisation bei juvenilen Amseln *Turdus merula* im ersten Winter. Orn. Beob. 69: 16—19.

R. Winkler, Naturhist. Museum, Augustinergasse 2, 4051 Basel