

Ornithologisch-morphologische Forschung an der Universität Zürich^{1 2}

von VINZENZ ZISWILER, Zürich

Ornithologische Forschung in Zürich ist eng verbunden mit dem Namen meines verehrten Lehrers, Hans Steiner (1889–1969) (Ziswiler 1969a). Seine gewichtigste morphologische Arbeit war jene über die Diastataxie, eine scheinbare Lücke in der Abfolge der Armschwingen, die für bestimmte Vogelgruppen typisch ist (Steiner 1917, 1958, 1962). Diese bedeutende Arbeit beschränkte sich nicht wie jene so vieler Zeitgenossen Steiners auf die minutiöse Erfassung von Einzelstrukturen, sondern sie führte zur Aufdeckung wesentlicher stammesgeschichtlicher Zusammenhänge, zu einer bis heute nicht widerlegten Ableitung der Vogelfeder von der Reptilschuppe und einer originellen Konstruktion jener hypothetischen Vorstufe von *Archaeopteryx*, dem *Proavis*. Wesentliches hat Steiner auch zur Abklärung der Gefiederfärbung beigetragen (Steiner 1933), und schließlich hat er die Systematik durch die Einführung neuer taxonomischer Merkmale, vor allem der Rachenzeichnungen der Prachtfinken bereichert (Steiner 1955, 1960).

Besondere Erwähnung verdienen hier auch die beiden Ornithologen Walter Knopfli und Ulrich A. Corti, die in eher lockerer Zusammenarbeit mit der Zoologie der Universität vor allem faunistisch Hervorragendes leisteten.

Unsere eigene Forschungsabteilung betreibt seit rund anderthalb Jahrzehnten morphologische Forschung an verschiedenen Wirbeltieren, vorzugsweise an Vögeln. Wir betreiben Morphologie nicht als «art pour l'art»; Endzweck all unserer Arbeiten ist es stets, einem der großartigsten Naturphänomene, der Evolution der Organismen, auf die Spur zu kommen. Wir betrachten morphologische Strukturen als momentane Ausprägungsstadien einer Entwicklung, die weit in die Erdgeschichte zurückführt. Dies impliziert, daß wir vergleichend arbeiten und damit der vorherrschenden generalisierenden Tendenz der Morphologie entgegenarbeiten. Diese Verallgemeinerungen sind oft die Folge davon, daß man sich in erster Linie auf die Erforschung domestizierter Vogelformen, allen voran des Haushuhns, konzentrierte und die gewonnenen Resultate als repräsentativ für die rund 8000 andern Vogelarten betrachtete, Ursache folgenswerer Irrtümer.

Wer sich für phänologische Aspekte der Evolution interessiert, darf sich nie ausschließlich auf Strukturvergleiche beschränken, sondern er muß jede Struktur als Teil eines Funktionskomplexes betrachten, dies ebenfalls im Gegensatz zur klassischen Morphologie, die Strukturen oft eher in einem ornamentalen Sinn erfaßte und beschrieb. Strukturaufklärung sollte deshalb stets von entsprechenden Funktionsanalysen begleitet sein. Der Selektionsdruck, der die Hauptverantwortung bei der Entstehung morphologischer Verschiedenheit trägt, setzt logischerweise primär an Funktionen an, Funktionen, die ihrerseits wieder von

¹ Referat am Schweizerischen Symposium für Ornithologie in Solothurn, 13./14. November 1976.

² Die unter der Leitung des Autors laufenden Forschungsprogramme werden unterstützt vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

entsprechend abgewandelten Strukturen abhängen. Was wir an konkreten Forschungsergebnissen erwarten können, sind Einblicke in die Stammesgeschichte. Bei Tiergruppen wie den Vögeln, von welchen überhaupt keine Fossilreihen existieren, ist dies der einzige Weg, um zu Aussagen über ihre evolutive Vergangenheit zu kommen. Unsere Untersuchungen erlauben aber auch die Herausarbeitung von Modellfällen evolutiver Aufsplitterung innerhalb bestimmter Gruppen, mit Konsequenzen für die Systematik und Klassifikation. Sozusagen als Nebenprodukte dieser Arbeiten resultiert eine allgemeine Bereicherung des morphologischen, physiologischen und biologischen Wissens über einzelne Formen und Gruppen (Glatthaar & Ziswiler 1971, Landolt, Burkard & Ziswiler 1975, Ziswiler 1959, 1963, 1969c, 1972, 1976a, b).

Eng an die Steinersche Tradition anlehnend begannen wir mit Untersuchungen über Federn, und zwar mit einem Versuch, die Afterfeder, jenes federähnliche Anhängsel, das praktisch bei allen Vögeln neben der Hauptfeder der Konturfederanlage entspringt, morphogenetisch und phylogenetisch zu deuten (Ziswiler 1962). Ich hatte damals das große Glück, eine typisch Steinersche Fragestellung teilweise mit Methoden aus der Schule meines andern großen Lehrers, Ernst Hadorn (1902–1976), beantworten zu können. Als führender Entwicklungsphysiologe und genialer Experimentator animierte er mich zu Transplantations- und Defektversuchen an Vogelfedern, die zu einem Hauptbeweismittel wurden beim Versuch, die Afterfedern mit der Ventralseite einer Reptilschuppe zu homologisieren.

Als nächstes versuchten wir die damals eben aufkommenden phänetischen Methoden (Numerische Taxonomie) an einem umfangreichen osteologischen Material einheimischer Finkenvögel zu testen (Achermann 1967). Mit einem aufwendigen Computerprogramm wurden von 8 Arten bei einer Seriengröße von 30 bis 60 Individuen 50 quantitative Merkmale miteinander verglichen. Während uns die Resultate zwar befriedigten, mußten wir jedoch einsehen, daß diese Methoden für die praktische Anwendung in der Ornithotaxonomie wenig geeignet sind; die Schwierigkeiten liegen in der Beschaffung eines genügend umfangreichen Untersuchungsmaterials, in der unerhört aufwendigen Bereitstellung der Meßdaten und in der geringen Aussagedichte der Resultate, die außer einem klassifikatorischen Postulat nichts beinhalten (Ziswiler 1967c).

Sehr bald wurde uns bewußt, daß wir die Vielfalt einer Tiergruppe und die Zusammenhänge, die zwischen ihren einzelnen Vertretern bestehen, nur dann einigermaßen verstehen können, wenn es uns gelingt, Aufschlüsse über die Kausalitäten zu gewinnen, die dieser Vielfalt zugrunde liegen. Immer mehr gelangen wir auch zur Überzeugung, daß die Vielfalt innerhalb bestimmter Tiergruppen weitaus am häufigsten die Folge von Ernährungsspezialisierung darstellt mit einer Vielzahl von funktionellen und morphologischen Folgeadaptationen, vor allem im Bereich des Ernährungssystems.

Die Eskalation unseres Forschungsprogramms, an welchem heute immerhin an die 30 Mitarbeiter beteiligt sind, soll hier kurz umrissen werden. Es begann mit den körnerfressenden Singvögeln und der simplen Frage, ob wir den kegelförmigen Schnabel der Altweltfinken (Fringillidae), Neuweltfinken (Pyrrhuloxiidae), Ammern (Emberizinae), Weber (Ploceidae) und Prachtfinken (Estrildidae) und somit die Granivorie schlechthin als ein Merkmal betrachten dürfen, das auf eine stammesgeschichtliche nahe Verwandtschaft all dieser Vögel hinweist, oder aber ob dieser Merkmalskomplex von verschiedenen Gruppen unabhängig von-

einander in konvergenter Entwicklung erworben worden wäre, womit gleichzeitig eine klare systematische Trennung der in Frage kommenden Gruppen belegt wäre (Ziswiler 1964, 1965).

Nachdem schon lange bekannt war, daß alle diese körnerfressenden Singvögel die Samenkörner vor dem Verschlucken enthülsen, analysierten wir die Samenöffnungsmethoden mittels Zeitlupenfilm und gelangten zur verblüffenden Feststellung, daß zwei grundverschiedene Methoden des Samenöffnens praktiziert werden, das Samen-Aufschneiden und das Samen-Aufquetschen. Ein Altweltfink, also etwa ein Zeisig oder ein Kirschkernbeißer, pflegt die Samen stets in einer nach vorne zusammenlaufenden Rille des hörnernen Gaumens einzukeilen und mit sehr schnellen Vor-Rückbewegungen der stellenweise messerscharfen Unterschnabelkante aufzuschneiden. Die andern Körnerfresser hingegen quetschen die Samen auf, indem diese mit dem Unterschnabel gegen ein geeignetes Widerlager im Oberschnabel gepreßt werden. Damit war zum mindesten ein wichtiges Indiz dafür gewonnen, daß die Fringillidae isoliert von den andern Körnerfressern stehen müssen. Die anschließende Analyse der Gaumen- und Schnabelstrukturen, die das Samenaufschneiden bedingen, bestätigten dieses Postulat. Charakteristisch für den Gaumen der Fringillidae sind tiefe, steilwandige, nach vorne konvergierende Rinnen, in welchen die Samen beim Öffnen eingekeilt werden können, und dazu die stellenweise messerscharfe Unterschnabelkante, ferner die kräftig entwickelten Protraktoren des Unterkiefers. Da die einzelnen Formen der Fringillidae je auf bestimmte Samentypen spezialisiert sind, ist jedoch die artspezifische Variabilität der einzelnen Gaumenmuster im Rahmen der erwähnten Gemeinsamkeiten beträchtlich. Diese Gaumenmuster liefern somit für einzelne Arten und Gattungen körnerfressender Singvögel ähnlich ideale Klassifikationsmerkmale wie etwa das Backenzahnrelief für bestimmte Säugetiere.

Als weiteres beschäftigte uns die Frage, ob die gemeinsame Methode des Samenaufquetschens der übrigen Körnerfresser ausreicht, um ihre verwandtschaftliche Zusammenfassung zu begründen oder nicht. Subtilere Untersuchungen an diesem Merkmalskomplex halfen uns weiter. Prinzipielle Unterschiede bestehen in der Art des Aufquetschens, das fast immer nach dem Dreipunktprinzip verläuft: Ein Druckpunkt, meistens eine Unterschnabelkante, preßt das Korn von unten gegen zwei Widerlager im Gaumen, z. B. eine Mittel- oder Seitenleiste und einen Oberschnabelrand, oder zwei Druckpunkte, also beide Unterschnabelränder pressen das Korn gegen ein Widerlager, eine stark vorspringende Mittelleiste, einen Mittelwulst oder eine sattelartige Bildung im Gaumen. In der Art des Aufquetschens, aber auch in der mannigfachen Ausprägung der Widerlager im Gaumen unterscheiden sich Pyrrhuloxiidae inkl. Emberizinae, Ploceidae und Estrildidae klar voneinander. Damit konnte belegt werden, daß mindestens vier Gruppen körnerfressender Singvögel das Spezialisationsziel Granivorie unabhängig voneinander aus verschiedenen Ahnengruppen omnivorer oder insectivorer Vögel erreicht haben, und daß ihre Stellung als selbständige Familien begründet ist. Diese neue zuverlässige Familiendiagnostizierung erlaubte nun auch die Zuordnung umstrittener Formen oder Gruppen. So konnten wir zeigen, daß Buchfink und Bergfink (Gattung *Fringilla*) tatsächlich zu den Altweltfinken gehören, daß man Neuweltfinken (Pyrrhuloxiinae) und Ammern (Emberizinae) mit gutem Gewissen zu einer Familie, Pyrrhuloxiidae bündeln darf, daß die Witwen (Viduinidae) und Sperlinge (Passerinae) in die

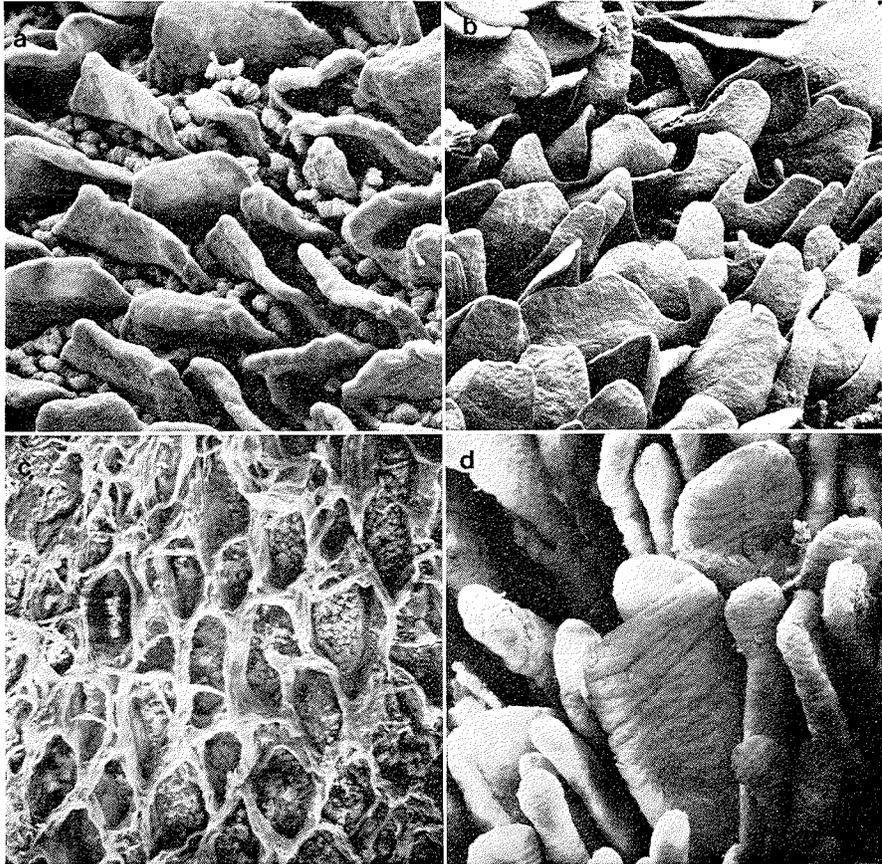


ABB. 1. Raster-elektronenmikroskopische Aufnahmen von Dünndarm-Schleimhautreliefs zur Illustration verschiedener Tendenzen von Oberflächenvergrößerung.

- a) *Vidua macroura*, Ploceidae: Versetzte Lamellen, Vergrößerung 155fach.
 b) *Sporophila albogularis*, Emberizidae: gekämmte Lamellen, Vergrößerung 76fach.
 c) *Coryphospingus cucullatus*, Emberizidae: Netzzotten, Vergrößerung 140fach.
 d) *Aegyptius monachus*, Accipitridae: Fingerzotten, Vergrößerung 86fach.

Familie der Webevögel (Ploceidae) gehören, während die Prachtfinken (Estrilidae), früher oft zu den Webern gestellt, mit jenen nichts gemein haben (Ziswiler 1967d, 1968).

Eine andere Frage, die wir zu beantworten versuchten, war jene, ob die verschiedenen Samenöffnungsmethoden eventuell in Spezialisierungen auf bestimmte Grundtypen von Samen entwickelt wurden. Ausgedehnte Wahlversuche brachten es an den Tag. Es zeigte sich, daß das Aufquetschen speziell geeignet ist zum Entpelzen der relativ leicht zu öffnenden Gramineensamen, während die eher kompaktschaligen Krautsamen mit Aufschneiden sehr viel speditiver geöffnet werden können.

Die daraus sich ergebenden Konsequenzen sind sehr komplexer Natur. Einmal lassen sich daraus Indizien in bezug auf den Lebensraum, in welchem die

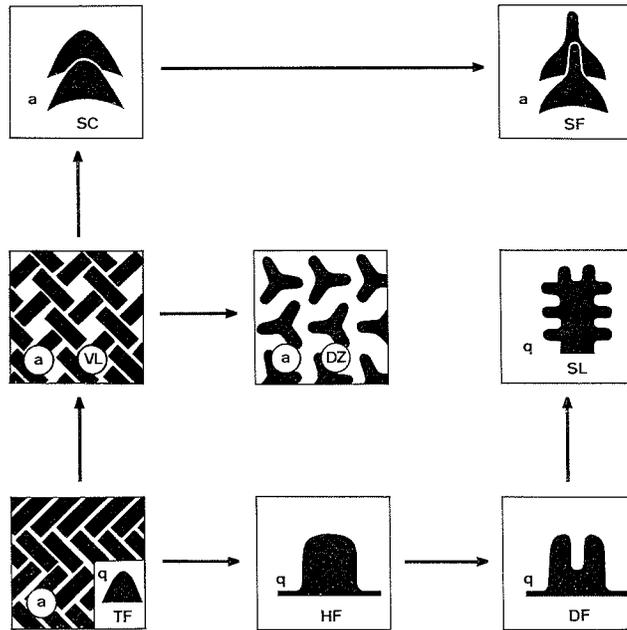


ABB. 2. Schematische Darstellung von Schleimhautstrukturen im Darm verschiedener Papageiamadinenformen (*Erythrura*) und ihrer Ableitungsmöglichkeiten. a = Aufsicht, q = Querschnitt; TF = unterbrochene Zickzackfalten mit Dreieckquerschnitt, HF = unterbrochene Zickzackfalten mit Höckerquerschnitt, DF = unterbrochene Doppelzickzackfalten, VL = versetzte Lamellen, DZ = Dreieckszotten, SL = Zickzacklamellen mit Sekundärlamellen, SC = übereinandergreifende Schilder, SF = Schilder mit Fingerzottenfortsatz.

betreffenden Familien entstanden sein könnten, finden. Spezialisierte Krautsamenfresser wie die Fringillidae dürften eher in Wald- oder walddnahen Biotopen entstanden sein, z. B. im Arboreal der Palaearktis, währenddem die Entstehungszentren der übrigen Gruppen in gramineenreichen Grasgebieten zu suchen wären, für die Ploceidae wohl am ehesten in den afrikanischen Savannen und Steppen, für die Estrilidae in australischen Grasgebieten und für die Neuweltfinken in den südamerikanischen Pampas.

Spezialisierung auf die beiden Grundtypen von Samen könnte sich aber auch in der Struktur und Arbeitsweise des Verdauungssystems äußern, wenn man bedenkt, daß Krautsamen in erster Linie fetthaltig, Gramineensamen hingegen stärkehaltig sind. Ausgehend von dieser Erkenntnis, begannen wir mit ausgedehnten Versuchen und Analysen am Verdauungssystem, die zu folgenden Hauptresultaten führten (Ziswiler 1967a, b; Foelix 1969):

1. Der Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel unterscheidet sich grob- und feinmorphologisch in all seinen Teilen deutlich von jenem von Frucht- oder Insektenfressern.
2. Der Verdauungstrakt der krautsamenspezialisierten Fringillidae unterscheidet sich sowohl in bezug auf die Struktur, als auch auf das Fermentspektrum deutlich von jenem der Gramineenfresser.

3. Auch die gramineenfressenden drei Familien unterscheiden sich histologisch deutlich voneinander, z. B. in den Systemen der Oberflächenvergrößerung von Drüsen im Oesophagus, Drüsenmagen und Darmkrypten, oder im unterschiedlichen Relief der Darmschleimhaut, das gruppentypisch nach verschiedenen Aufbauprinzipien zur Oberflächenvergrößerung tendiert.
4. Das Spektrum der für die Verdauung benötigten Fermente ist qualitativ und quantitativ korreliert mit der Samenspezialisierung.

Im ganzen haben wir an mehr als 120 Arten der vier Familien 150 verschiedene teils qualitative teils quantitative Merkmale des Verdauungstraktes verglichen. 127 von diesen untersuchten Merkmalen zeigten signifikante Unterschiede zwischen mindestens zwei der untersuchten Gruppen.

Unsere bereits standardisierten Analysen der Ernährungsspezialisierung versuchen wir nun im Bereich der Feinsystematik, aber auch an andern Großgruppen, z. T. sogar an Reptilien-, Amphibien- und Fischordnungen anzuwenden. Eine derartige, komplexe, durch Feldbeobachtung ergänzte Studie stellt die Monographie der Prachtfinkengattung *Erythrura*, der Papageiamadinen, dar, in der es gelang, Wesentliches über die adaptive Radiation und die Verbreitungsgeschichte dieser Vögel im orientalisches-australisch-pazifischen Raum auszusagen (Ziswiler 1969, Ziswiler, Güttinger & Bregulla 1972). Eine Vielzahl von Doktoranden und Diplomanden wurden und werden eingesetzt an der Komplettierung ähnlicher «Evolutions-Puzzles». Voll im Gang sind Arbeiten über die Gesamtgruppe der Singvögel (Oscines), die Spechtvögel (Pici), Segler (Macrochires), Tauben (Columbae), Enten- und Gänsevögel (Anseres) sowie die Hühnervögel (Galli). Im Auslaufen ist ein umfangreiches Programm über die Ernährungsradiation der Papageien (Psittaci) (Güntert & Ziswiler 1972, Homberger & Ziswiler 1972, Ulrich, Ziswiler & Bregulla 1972, Homberger 1977).

Wir versuchen aber unseren Interessenbereich nicht nur in bezug auf das zoologische System auszufächern, sondern auch über andere Organsysteme. Schon früh entstanden Arbeiten über die vergleichende Morphologie der Mundspeicheldrüsen (Foelix 1970); besonders fruchtbar aber erwiesen sich die Untersuchungen an Tastrezeptoren. Wiederum ausgehend von den körnerfressenden Singvögeln, deren hochdifferenzierte Samenöffnungsmechanismen entsprechend hoch differenzierte taktile Sensorik beim Prüfen der Nahrung und bei der Kontrolle der Öffnungsbewegungen erwarten lassen, stellten wir Pilotversuche an Ammern an (Ziswiler & Trnka 1972). Dabei gelang im ersten Anlauf die Beschreibung neuer oder bisher nur bei Säugetieren bekannter Tastkörperchen, aber auch die Aufdeckung von Anordnungsmustern dieser Tastrezeptoren, die sich eindeutig funktionell und in Zusammenhang mit der spezifischen Samenöffnungsmethode stehend erklären ließen. Eine Ausweitung dieser Untersuchungen auf die übrigen Körnerfresser (Krulis 1977) ergab eine frappierende Spezifität der Verteilungsmuster im Schnabel-Zungenbereich, in enger Korrelation mit dem Samenöffnungsmechanismus. Die bereits vorliegenden Befunde erscheinen uns dermaßen vielversprechend, daß wir nun auf breitem Feld die Jagd auf Tastrezeptoren eröffnet haben, wobei wir einerseits zu einem verfeinerten Verständnis der funktionellen Zusammenhänge gelangen und andererseits unsere Suche auch auf andere Körperregionen ausdehnen möchten, für welche eine spezielle taktile Sensorik erwartet werden kann.

SUMMARY

The Zoological Institute and the Zoological Museum of the Zurich University have been centres of ornithological research since the beginning of this century. The most important ornithologist was Professor Hans Steiner (1889–1969) who worked on morphology, genetics and the evolution of birds. His most significant publications are those concerning the diastataxis and the early evolution of birds, the Genetics of the Budgerigar and the Monograph of the Waxbills (Estrildidae). Recently the author's research-staff has been working above all on the phenetic aspects of adaptive radiation in several bird-groups with special reference to the alimentary tract and sensory corpuscles.

LITERATUR

- ACHERMANN, A. (1967): Quantitative Untersuchungen an körnerfressenden Singvögeln. J. Orn. 108: 430–473.
- FOELIX, R. (1970): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Speicheldrüsen körnerfressender Singvögel. Zool. Jb. Anat. 87: 523–587.
- GLATTHAAR, R. & V. ZISWILER (1971): Ontogenie und Histologie der Rachenzeichnungen bei Prachtfinken, Estrildidae. Rev. suisse zool. 78: 1222–1230.
- GÜNTERT, M. & V. ZISWILER (1972): Konvergenzen in der Struktur von Zunge und Verdauungstrakt nektarfressender Papageien. Rev. suisse zool. 79: 1016–1026.
- HOMBERGER, D. G. & V. ZISWILER (1972): Funktionell-morphologische Untersuchungen am Schnabel von Papageien. Rev. suisse zool. 79: 1038–1048.
- HOMBERGER, D. G. (1977): Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden bei Papageien (Psittaci). Dissertation im Druck.
- KRULIS, V. (1977): Struktur und Verteilung von Tastrezeptoren im Schnabel-Zungenbereich von Singvögeln, im besonderen der Fringillidae. Dissertation im Druck.
- LANDOLT, R., R. BURKHARD & V. ZISWILER (1975): Ethologische und morphologische Beobachtungen an den Rotohramadine, *Zonaeginthus oculatus*. Bonn. zool. Beitr. 26: 199–216.
- STEINER, H. (1917): Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels. Jen. Zschr. 55: 1–276. – (1933): Vererbungsstudien am Wellensittich. Arch. Jul. Klausstiftg. 7: 32–202. – (1955): Das Brutverhalten der Prachtfinken, Spermestidae, als Ausdruck ihres selbständigen Familiencharakters. Acta XI Congr. Int. Orn. 1954, Basel. – (1958): Nachweis der Diastataxie im Flügel von Emu und Kasuar. Rev. suisse zool. 65: 420–427. – (1960): Klassifikation der Prachtfinken, Spermestidae, aufgrund der Rachenzeichnungen ihrer Nestlinge. J. Orn. 101: 92–112. – (1962): Befunde am dritten Exemplar des Urvogels *Archaeopteryx*. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 107: 197–210.
- ULRICH, S., V. ZISWILER & H. BREGULLA (1972): Biologie und Ethologie des Schmalbindenloris, *Trichoglossus haematodus massena* Bonaparte. Zool. Garten N. F. 42: 51–94.
- ZISWILER, V. (1959): Besonderheiten in der Ontogenese der Prachtfinken. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 104: 222–226. – (1962): Die Afterfeder der Vögel. Untersuchungen zur Morphogenese und Phylogenese des sogenannten Afterschaftes. Zool. Jb. Anat. 80: 245–308. – (1963): Erbgang und Manifestationsmuster des Faktors «Haube», eines Subvitalfaktors des Wellensittichs, *Melopsittacus undulatus*. Arch. Jul. Klausstiftg. 37: 145–165. – (1964): Neue Aspekte zur Systematik körnerfressender Singvögel. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 1964: 133–134. – (1965): Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des höرنernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. J. Orn. 106: 1–48. – (1967a): Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung. Zool. Jb. Syst. 94: 427–520. – (1967b): Der Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel als taxonomischer Merkmalskomplex. Rev. suisse zool. 74: 620–628. – (1967c): Numerische Taxonomie und ornithologische Systematik. J. Orn. 108: 474–479. – (1967d): Die taxonomische Stellung des Schneefinken, *Montifringilla nivalis*. Orn. Beob. 64: 105–110. – (1968): Die taxonomische Stellung der Gattung *Sporopipes* Cabanis. Bonn. Zool. Beitr. 19: 269–279. – (1969a): Hans Steiner 1889–1969. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. 114: 509–

512. – (1969b): Adaptive Radiation innerhalb der Prachtfinkengattung *Erythrura*. Rev. suisse zool. 76: 1096–1105. – (1969c): Survey of the bird fauna of south-western Pacific Islands. WWF-Yearbook 1969, Morges. – (1972): Die Darstellung von Oberflächenstrukturen des Verdauungstraktes mit Hilfe der Raster-Elektronenmikroskopie. Rev. suisse zool. 79: 1176–1188. – (1976a): Advances in Avian Taxonomy: Special Morphological Characters. Proc. Int. Ornith. Congress 1974, Canberra. – (1976b): Spezielle Zoologie: Wirbeltiere, Bd. I u. II. Thieme Stuttgart.
- ZISWILER, V. & D. FARNER (1972): Digestion and the Digestive System. Avian Biology, 2: 343–430.
- ZISWILER, V., H. R. GÜTTINGER & H. BREGULLA (1972): Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson. Bonner Zool. Monogr. 2: 1–158.
- ZISWILER, V. & V. TRNKA: Tastkörperchen im Schlundbereich der Vögel. Rev. suisse zool. 1972: 307–318.

*Prof. Dr. V. Ziswiler, Zoologisches Museum der Universität Zürich,
Künstlergasse 16, 8006 Zürich*