

Der Ornithologische Beobachter 76: 49–118 (1979)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Basel,
dem Naturhistorischen Museum Basel
und der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Zur Pneumatisation des Schädeldachs der Vögel*

von RAFFAEL WINKLER

INHALT

Einleitung	50
1. Terminologie	50
2. Aufgliederung und Ziel der Arbeit	51
3. Material und Methode	52
Erster Teil: Non-Passeriformes	53
1. Anordnung und Lage der Fenster	53
2. Das Occipitalfenster	54
3. Pneumatisationsreihen	55
3.1. Abgrenzung zweier Pneumatisationsreihen A und B	56
3.2. Pneumatisationsreihe A mit freier Vallecularrippe	56
3.2.1. Mit Ausbildung einer Seitenrippe	56
3.2.2. Ohne Ausbildung einer Seitenrippe	59
3.3. Pneumatisationsreihe B mit nur teilweise freier Vallecularrippe	59
3.3.1. Ohne Ausbildung einer äußeren Seitenrippe	59
3.3.2. Mit Ausbildung einer äußeren Seitenrippe	60
4. Beziehungen zwischen den Pneumatisationsreihen und der Massensteigerung der Hemisphären	62
5. Zur funktionellen Bedeutung der Pneumatisation	63
5.1. Bisherige Erklärungsversuche	63
5.2. Diskussion	65
5.3. Eine neue Hypothese zur Funktion der Pneumatisation	66
6. Zur Verwendungsmöglichkeit des Pneumatisationszustandes der Non-Passeriformes als Alterskriterium	68
Zweiter Teil: Passeriformes	73
1. Zusammenhänge zwischen Pneumatisierung und Gehirnwachstum	73
2. Zum Problem unvollständiger Pneumatisation am Schädeldach adulter Sperlingsvögel	74
2.1. Außereuropäische Arten mit unvollständiger Pneumatisation	75
2.2. Erklärungsversuche für unvollständige Pneumatisation	76
2.3. Europäische Arten mit unvollständiger Pneumatisation	78
2.4. Diskussion	78
3. Die Sonderstellung des Occipitalfensters	79
4. Pneumatisationsmuster und Stadieneinteilung	80
5. Zeitlicher Pneumatisationsverlauf und Pneumatisationsdauer	82
5.1. Allgemeines	82
5.2. Besprechung des Pneumatisationsverlaufs einiger Arten	83
6. Pneumatisation der Corviden am Beispiel der Dohle <i>Corvus monedula</i> und der Rabenkrähe <i>Corvus corone</i>	99
6.1. Methode	99

* Gedruckt mit Unterstützung der Stiftung Amrein-Troller, Gletschergarten Luzern, der Basler Stiftung für Biologische Forschung und der Universität Basel.

6.2. Dohle	100
6.3. Rabenkrähe	101
6.4. Diskussion	103
7. Mögliche Anwendungsbereiche der Pneumatisation in der Zugforschung und Beringung, dargestellt am Beispiel des Materials vom Col de Bretolet	104
7.1. Altersbestimmung	104
7.2. Zeitliche Verteilung der Pneumatisationsstadien	104
7.2.1. Stadiensprung	104
7.2.2. Erlenzeisig und Kreuzschnabel	106
7.2.3. Prozentuale Verteilung der Fänglinge auf die Stadien	106
7.2.4. Streuung der Stadienwerte	107
Danksagungen	108
Zusammenfassung	109
Summary	110
Literatur	112
Artenverzeichnis und Materialliste	114

Einleitung

Das Vogelskelett zeichnet sich durch eine auffällig leichte Bauweise aus, die durch die Lufthaltigkeit der Knochen bedingt ist. Sie entstand als Anpassung an das Flugvermögen. Die pneumatischen Skelettelemente stehen in Verbindung mit dem ausgedehnten Luftsacksystem der Vogellunge. Die Schädelknochen werden teils aus der Nasenhöhle, teils – so die Schädelkapsel – aus der Paukenhöhle mit Luft versorgt.

Das Schädeldach kann je nach Vogelart ganz verschieden stark pneumatisiert sein. Ein vollständig pneumatisiertes Schädeldach ist durchaus nicht die Regel, sondern stellt gewissermaßen nur das letztmögliche Glied einer Stufenreihe zunehmender Pneumatisation dar. Mit Recht betont daher Harrison (1949), daß alle Vögel – zumindest alle flugfähigen – einen vollständig pneumatisierten Schädel haben müßten, wenn die Pneumatisation des Schädels nur zur Gewichteinsparung an der Knochenmasse dienen würde. Da dies nicht der Fall ist, müssen die Unterschiede im Pneumatisationsgrad noch auf andere Faktoren zurückgeführt werden können. Diesem Problem, also der Frage, warum einzelne Arten ein ganz pneumatisiertes Schädeldach entwickeln und andere nicht, sind schon verschiedene Autoren sowohl in der Gruppe der Non-Passeriformes wie der der Passeriformes nachgegangen, ihm soll auch in der vorliegenden Arbeit besondere Beachtung geschenkt werden.

1. Terminologie

Zum Verständnis des nachfolgenden Textes ist es notwendig, einige häufig verwendete Fachausdrücke zu erklären:

Das *Parietale* und das *Frontale* bilden zusammen das Schädeldach und nehmen den Hauptteil der aus mehreren Knochenelementen zusammengesetzten Schädelkalotte ein. Im vorderen Teil der Frontalia liegt bei vielen Seevögeln eine Grube – die *Supraorbitalgrube* – in der die Nasendrüsen ruhen (Abb. 5). Eine weitere Grube liegt im caudalen Teil der Schädelkapsel zwischen dem *Processus orbitalis posterior* und dem *Processus zygomaticus*. Ihre obere Hälfte liegt auf dem *Parietale*, die untere auf dem *Squamosum*. Sie dient zur Aufnahme des *Musculus-temporalis-Komplexes* und wird als *Temporalgrube* bezeichnet (Abb. 5). Am Aufbau des occipitalen Schädelteils beteiligen sich von seitlich nach hinten übergreifend das *Squamosum* und je nach Schädelform auch die hintere Partie

des Parietale als Deckknochen, das Supraoccipitale, die Exoccipitalia und das Basioccipitale als Ersatzknochen, letztere umgrenzen das Foramen magnum. Der Schädel des ausgewachsenen Vogels läßt die besprochenen Knochen nicht mehr einzeln erkennen, sie sind miteinander zu einer einheitlichen Knochendecke verschmolzen.

Pneumatisch heißt luftführend, luftenthaltend. Der pneumatische Schädeldachknochen ist aus zwei Knochenlamellen zusammengesetzt, die durch feine Knochenbälkchen (Trabeculae) gegeneinander abgestützt sind (Abb. 6). Der Hohlraum zwischen den beiden Knochenschichten enthält Luft. Der apneumatische Schädeldachknochen ist einschichtig und nicht luftführend. Der pneumatisierte Knochen erscheint im Durchlicht von oben getüpfelt (Fußpunkte der Knochenbälkchen), der unpneumatisierte strukturlos. In den Abbildungen wurde der pneumatische Knochen durchwegs punktiert dargestellt. Der Kontrast in den Farbtönen zwischen pneumatischem und apneumatischem Knochen auf der Schädeldakalotte, läßt eine Zeichnung entstehen, die *Pneumatisationsmuster* genannt wird. Das Pneumatisationsmuster kann art- oder gruppentypisch ausgebildet sein.

Mit *Pneumatisation* wird der Zustand der Lufthaltigkeit des Knochens bezeichnet. Den Ausdruck *Pneumatisierung* (in der englischen Literatur auch *ossification* genannt) verwende ich für die Knochenumbauvorgänge, die vom jugendlich-kompakten zum adult-spongiösen Schädeldach führen (vgl. S. 73 f.). Unpneumatisierte Stellen im sonst ganz pneumatisierten Schädeldach werden *Fenster* genannt.

2. Aufgliederung und Ziel der Arbeit

Zwischen der Pneumatisierung des Schädeldachs von Non-Passeriformes und Passeriformes bestehen wesentliche Unterschiede, aus denen sich auch unterschiedliche Fragestellungen ergeben. Ich hielt es deshalb für angebracht, die Arbeit in zwei Teile zu gliedern. Bei den Non-Passeriformes ist die Pneumatisierung mit Erreichen der Adultgröße (mit wenigen Ausnahmen) abgeschlossen, bei den Passeriformes beginnt sie erst in diesem Lebensabschnitt. Ein junger Singvogel verläßt also das Nest mit einem unpneumatisierten, einschichtigen Schädeldach. Die meisten Nicht-Singvögel pneumatisieren das Schädeldach nicht vollständig, die Singvögel aber fast immer vollständig. Daraus folgt, daß ein Nicht-Singvogel mit nur teilweise pneumatisiertem Schädeldach ein Jung- oder Altvogel sein kann, ein Singvogel mit teilweise pneumatisiertem Schädeldach jedoch in der Regel nur ein Jungvogel.

Im ersten Teil – Nicht-Singvögel – stelle ich die Pneumatisationsmuster der mir zur Verfügung stehenden Schädelpräparate vergleichend dar. Dabei versuche ich Gesetzmäßigkeiten in der Anordnung der Fenster auf dem Schädeldach herauszuschälen und deren Ursprung zu ermitteln. Ein solcher Vorstoß ist meines Wissens noch nicht unternommen worden, er soll als Sprungbrett zur Begründung neuer Vorstellungen zur funktionellen Bedeutung der Pneumatisation des Schädeldaches dienen. Im zweiten Teil – Singvögel – bespreche ich die Möglichkeiten der Altersbestimmung von Singvögeln aufgrund von Pneumatisationsmerkmalen.

Die Pneumatisierung, die das Singvogelschädeldach von der einschichtigen in die zweischichtige Bauweise überführt, beginnt im occipitalen und endet im frontalen Bereich des Schädels und benötigt in der Regel 2 bis 6 Monate. Die Eigenheit der Singvögel, ihr Schädeldach erst nach Erreichen der Adultgröße zu

pneumatisieren, macht man sich schon seit langem zur Altersbestimmung zunutze. Eine erste Andeutung in dieser Richtung findet sich bei C. L. Brehm (1822, zit. nach Kleinschmidt 1920): «Das untrügliche Kennzeichen eines noch jungen Vogels, ist der Mangel an Poren in der Hirnschale.»

Seit Anfang des 20. Jahrhunderts hat diese Möglichkeit der Altersbestimmung bei den Museumsornithologen überall Eingang gefunden (z. B. Dwight 1901, Chapin 1917, Stresemann & Sachtleben 1920, Ticehurst 1925). Erst 1946 wurde jedoch erkannt, daß der Pneumatisationszustand auch am lebenden Vogel überprüft werden kann. Eine erste Methode dazu hat Miller (1946) entwickelt, sie wurde in der Folge von Perdeck (1958, 1962), Norris (1961) und Baird (1963) verbessert. In Amerika bestimmen heute die Ornithologen auf großen Beringungsstationen das Alter durchziehender Singvögel häufig nach Schädelmerkmalen (z. B. Lebermann 1970, Stewart 1972). Im Bestimmungsbuch von Wood (1969) wird in den einzelnen Artbesprechungen sogar darauf hingewiesen, bis zu welchem Monat im Sommer die Kriterien der Pneumatisation zur Altersbestimmung brauchbar sind. In Mitteleuropa wird diese Methode auf Fangstationen erst wenig verwendet, obwohl sie die Beringungsliteratur (z. B. Bub 1970, Svensson 1976) erwähnt. Der Grund dafür ist wohl nicht zuletzt darin zu suchen, daß bis anhin nur wenige detaillierte Angaben zum zeitlichen Pneumatisationsverlauf häufig zu fangender Arten publiziert wurden. Der Beringer besaß somit keine Anhaltspunkte dafür, welche Arten schnell oder langsam pneumatisieren und bis zu welchem Zeitpunkt Vögel mit ganz pneumatisiertem Schädeldach als sichere Altvögel ansprechbar sind. Diese Lücke zu füllen soll das Hauptziel des zweiten Teils dieser Arbeit sein. Mit einem Interpretationsversuch der auf dem Alpenpaß Col de Bretolet gesammelten Pneumatisationsdaten soll ferner demonstriert werden, in welcher Hinsicht der Pneumatisationsbefund in der Zugsforschung Anwendung finden könnte. In weiteren Kapiteln gehe ich auf die Zusammenhänge zwischen Pneumatisation und Gehirnvolumen ein, bespreche die aus der Literatur bekannten Fälle unvollständig pneumatisierter Schädel bei Altvögeln und verweise auf die Sonderstellung der pneumatischen Fläche über dem Kleinhirn. In Ergänzung einer früheren Arbeit (1972a) möchte ich ferner nochmals kurz die Pneumatisationsweise und das Pneumatisationsmuster einiger Arten erörtern.

3. Material und Methode

In der vorliegenden Arbeit stütze ich mich auf Beobachtungen an 6147 Vogelschädeln von 287 Arten. Davon entfallen 1311 Schädel von 213 Arten auf Nicht-Singvögel und 4836 Schädel von 74 Arten auf Singvögel. Angaben zu weiteren 65 hier besprochenen Arten habe ich der Literatur entnommen. Die untersuchten Arten wurden unter Angabe der Anzahl in einem Artverzeichnis zusammengestellt. Das verwendete Schädelmaterial stammt zum kleineren Teil aus den Sammlungen des Naturhistorischen Museums Basel, zum größeren Teil habe ich es eigens für diese Arbeit präpariert. Tote Vögel erhielt ich vom Naturhistorischen Museum Basel, der Schweizerischen Vogelwarte, der Station Biologique de la Tour du Valat (Camargue) und von zahlreichen Ornithologen aus der ganzen Schweiz. Die Vogelköpfe wurden in Wasser mazeriert und mit Wasserstoffsuperoxyd (ca. 5 %) gebleicht.

Neben den Schädelpräparaten stand mir für den zweiten Teil der Arbeit ein Material von 15 700 Pneumatisationsbefunden, die an lebenden Vögeln ge-

wonnen wurden, zur Verfügung. Von den insgesamt 85 untersuchten Arten fanden 65 für die Darstellung des zeitlichen Pneumatisationsverlaufes Verwendung. Die Felduntersuchungen an lebenden Vögeln wurden nach der Methode von Baird (1963) durchgeführt: Der Vogel wird zwischen Daumen und Zeigefinger der linken Hand gehalten, mit dem Zeigefinger der rechten werden die Kopffedern mit Wasser angefeuchtet und scheitelartig geteilt, durch die freigelegte, transparente und leicht verschiebbare Kopfhaut kann sodann der Pneumatisationszustand eingesehen werden. Für diese Untersuchung ist eine gute Lichtquelle unerlässlich. Das pneumatisierte, zweischichtige Schädeldach erscheint von oben undurchsichtig und weiß punktiert, durch das unpneumatisierte, einschichtige Schädeldach sieht man rötlich das Gehirn durchschimmern. Um einen Singvogel als jung bzw. diesjährig ansprechen zu können, muß die Grenze zwischen pneumatisiertem und unpneumatisiertem Teil des Schädeldachs gefunden werden. Dabei ist es von Vorteil zu wissen, in welcher Jahreszeit bei welcher Art die Grenze im frontalen oder occipitalen Bereich des Schädels zu suchen ist. Nur für wenige Singvögel ist die Baird'sche Methode nicht anwendbar, nämlich für Corviden, Kernbeißer und kleinere Arten in Kopfgefedermauser. Den weitaus größten Teil der Pneumatisationsdaten habe ich selbst auf der Beringungsstation Col de Bretolet (1920 m) im Wallis in den Jahren 1972, 1973, 1974 und 1976 gesammelt. Ein anderer Teil des Materials (vor allem Hausrötel) stammt von der Beringungsstation auf dem Chasseral im Jura (1600 m) und dem Wauwilermoos im Luzerner Mittelland (Rohrhammern).

Um eine Standardisierung der Befunde zu erreichen, habe ich den Pneumatisationsverlauf in sieben Stadien unterteilt (Abb. 9). Die Stadien 1 und 2 beschreiben die ersten über dem Kleinhirn sichtbaren Stellen einsetzender Pneumatisierung. Im Stadium 3 ist etwa ein Drittel, im Stadium 4 die Hälfte und im Stadium 5 rund drei Viertel des Schädeldachs pneumatisiert. Stadium 6 ist kenntlich an zwei kleinen in der Stirnregion liegenden Fenstern, Stadium 7 bezeichnet den fertig pneumatisierten Schädel.

Die an den gefangenen Vögeln beobachteten Stadien wurden auf den Ringlisten notiert und für die Auswertung in Zehntagesabschnitte (Jahresdekaden, beginnend mit dem 1.1.) zusammengefaßt. Für jede Dekade mit mindestens 10 Befunden wurde das arithmetische Mittel aus den Stadienwerten berechnet. Das ergibt Durchschnittsstadien, die sich sowohl mit den vorangegangenen und folgenden Dekadewerten derselben Art wie mit den Durchschnittsstadien anderer Arten vergleichen lassen. Da Stadium 7 sowohl Altvögel wie schon fertig pneumatisierte Jungvögel einschließt, habe ich es zur Berechnung des Mittelwertes nicht mit berücksichtigt; der Mittelwert kann also höchstens 6 betragen.

Erster Teil: Non-Passeriformes

1. Anordnung und Lage der Fenster

Das unpneumatisierte Schädeldach vieler Vögel läßt im Durchlicht gegen das Gehirn zu gerichtete spangenförmige Knochenstrukturen erkennen (Abb. 1), die Harrison (1958) «supporting ridges» nennt und die ich als Rippen bezeichne. Im typischen Fall sind es vier Knochenrippen, die aber je nach Art nur zum Teil ausgebildet werden. In der Mediane auf der Verwachsungsnäht der Frontalia und Parietalia, zwischen den Hemisphären, liegt die Mittelrippe. An ihrem

caudalen Ende wird das Cerebellum von einem Cerebellarring umfaßt. Rostral davon, auf der Mittelrippe, liegt das Halbrund der Vallecularrippe, deren Schenkel meist parallel zur Mittelrippe verlaufen. Von den Schenkeln der Vallecularrippe gegen lateral ziehen die Seitenrippen an den Rand des Schädeldachs. Die Rippen werden von der inneren Schädellamelle gebildet und formen gewissermaßen das Negativ zu den Oberflächenstrukturen der Hemisphären. Die Mittelrippe entspricht der Trennungslinie der Hemisphären, die Vallecularrippe der Vallecula (die den Wulst lateral begrenzende Furche) und die Seitenrippe der lateralen Furche. Der Cerebellarring füllt die Lücke zwischen Großhirn und Kleinhirn aus. Diese Rippen bezeichne ich als innere Rippen, da sie gegen das Gehirn vorspringen und ihnen an der Gehirnoberfläche eine Furche entspricht. Bei Vögeln mit stark entwickelter Nasen- oder Schläfengrube kann der innere Rand der Grube auf dem Schädel eine Erhebung bilden und pneumatisieren und so eine Seitenrippe vortäuschen (Abb. 5). Diese Strukturen sind aber nicht gegen innen, sondern, da es sich um Strukturen der äußeren Schädeldachlamelle handelt, gegen außen gerichtet. Ich will sie daher als äußere Seitenrippen bezeichnen. Die inneren Rippen können je nach Art und Individuum pneumatisiert oder unpneumatisiert sein.

Durch das Auftreten der Rippen wird das Schädeldach in verschiedene Felder aufgeteilt, aus denen bei fortschreitender Pneumatisierung die Fenster entstehen, die ich zur besseren Kennzeichnung in Abb. 1 numeriert habe. Die Schenkel der Vallecularrippe grenzen gegen die Mittelrippe je ein Fenster Nummer 1 (F1) ab. Durch die Seitenrippen wird die lateral der Vallecularrippe liegende Fläche in zwei Fenster unterteilt, ein rostrales Nummer 2 (F2) und ein caudales Nummer 3 (F3). Unterbleibt die Ausbildung einer Seitenrippe, so wird das lateral der Vallecularrippe liegende Feld als F2 bezeichnet. Handelt es sich um eine äußere Seitenrippe, nenne ich die abgetrennten Fenster 2a und 2b. Die Lage der F2 und F3 in bezug auf F1 ist je nach Lage der Seitenrippe verschieden. F2 kann auf derselben Höhe wie F1 oder rostral davon liegen, F3 kann auf der Höhe von F1 oder caudal davon liegen. Das vom Cerebellarring abgegrenzte, über dem Kleinhirn liegende Fenster nenne ich Occipitalfenster. Es nimmt eine eigene Stellung ein und kommt bis zu den Singvögeln bei den Vertretern fast aller Ordnungen vor. In den meisten Fällen ist es in mehrere kleinere Fenster unterteilt.

2. Das Occipitalfenster

Durch den eingangs beschriebenen Cerebellarring wird schon im Laufe der ersten Pneumatisierungsschritte ein Occipitalfenster gegen den Rest des unpneumatisierten Schädeldachs abgegrenzt. Der Cerebellarring ist stets vollständig ausgebildet, so daß das Occipitalfenster nie mit einem andern Fenster in Berührung kommt, vielmehr liegt es isoliert in dem als Ausweitungszentrum der Pneumatisation bedeutsamen Occipitaldreieck. Hier kann es sehr lange persistieren, im Extrem sogar bis die F1 pneumatisiert sind, um dann als letztes Fenster übrigzubleiben. Es kann aber auch schon vor Beginn der Fensterung des restlichen Schädeldachs verschwinden oder auch gar nie zur Ausbildung gelangen. Lange persistierende Occipitalfenster haben z. B. *Falco* und *Accipiter*. Vögel, bei denen kein Occipitalfenster ausgebildet wird, sind z. B. *Rallidae*, *Phasianidae*, *Tringa* und *Calidris*. Die Form dieses Fensters ist sehr verschieden. Abgesehen von unbestimmten Formen beobachtet man häufig Fenster, die wie ein Negativ

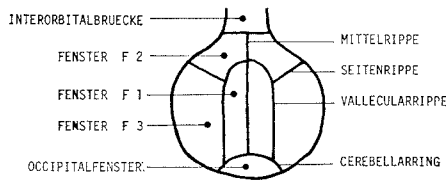


ABB. 1. Schematische Darstellung der Lage von Rippen und Fenstern auf dem Schädeldach. Den Rippen entspricht auf der Gehirnoberfläche eine Furche. — *Diagram indicating the position of the ridges and windows in the skull roof. Under the ridges there are grooves in the brain surface.*

das Relief des Kleinhirns widerspiegeln. In den meisten Fällen werden auf diese Weise nur zwei bis drei Kleinhirnlappen als Fenster sichtbar, es können jedoch bis zu sechs Kleinhirnlappen abgebildet werden (*Fulmarus* Abb. 5).

3. Pneumatisationsreihen

Die Gestalt des art- oder gruppentypischen Pneumatisationsmusters hängt erstens von der Ausdehnung der pneumatischen Fläche und zweitens von der Lage der Fenster ab. Durch die Kombination dieser beiden Faktoren ergeben sich unzählige Möglichkeiten in der Ausformung des Pneumatisationsmusters. Um einen Überblick zu gewinnen, gilt es diese Vielfalt zu ordnen. Versuche in dieser Richtung hat schon Harrison (1957b, 1958, 1960, 1961) unternommen; als Kriterium diente ihm aber nur die Ausdehnung der Pneumatisation auf der Schädelloberfläche, der Lage der Fenster indes hat er keine weitere Beachtung geschenkt. In dieser Arbeit soll eine Ordnung der Befunde durch das Aufstellen von Entwicklungsreihen erreicht werden. Ausschlaggebend für die Zuordnung einer Art oder Gruppe zu einer der Entwicklungsreihen ist das Pneumatisationsmuster. An den Anfang der Pneumatisationsreihen stelle ich Arten mit schwach pneumatisiertem und an den Schluß solche mit stark pneumatisiertem Schädeldach. Diese Entwicklungsreihen zunehmender Pneumatisation dürfen auf keinen Fall als Versuch zu einer evolutiven Klassifizierung gewertet werden, sie sind lediglich eine Hilfskonstruktion, die es ermöglichen soll, gefundene morphologische Gegebenheiten vergleichend darzustellen. Eine allmähliche Pneumatisierung innerhalb der Vogelklasse im Sinne einer stufenweisen Zunahme der pneumatisierten Fläche am Schädeldach von primitiven bis zu hochstehenden Vogelgruppen am zugänglichen rezenten Material aufzeigen zu wollen, scheitert schon allein daran, daß die heutigen Ordnungen zum Teil ohne vermittelnde Bindeglieder absolut isoliert nebeneinander stehen. Wohl finden wir bei am Anfang des Systems stehenden Ordnungen wie Sphenisciformes, Podicipediformes und Gaviiformes nur unpneumatisierte und bei hochevoluierten wie Strigiformes und Passeriformes vermehrt pneumatisierte Formen, daneben stößt man aber auch umgekehrt bei den als archaisch geltenden Straußen, Nandus und Emus, auf hochpneumatische und bei den evolutiv hochstehenden Spechten auf fast apneumatische Schädel. Im weiteren bleibt die Frage offen, ob die Pneumatisation überhaupt von den Vögeln «erfunden» worden ist oder ob sie nicht von den als Vogelahnungen geltenden Reptilien übernommen haben. Im letzteren Falle müßten unpneumatische Vogelschädel nicht als ursprünglich, sondern als abgeleitet angesehen werden. Yapp

(1970 p. 22) bemerkt hierzu: «Airsaces are present in the skull of crocodiles and were probably present in the bones of pterodactyls and perhaps of dinosaurs. It looks as if pneumatisation was a common or easily-developed diapsid feature which was seized on by birds (and pterodactyls) where it could be used in flight.»

Entwicklungsreihen zunehmender Pneumatisierung finden wir innerhalb derselben Ordnung (Anseriformes), Familie (Threskiornithidae), Gattung (*Larus*) und Art (*Larus argentatus*) sowie in der Ontogenese des Individuums (alle Singvögel). Dabei ist aber nicht bei allen Beispielen die ganze Reihe vom unpneumatisierten bis zum pneumatisierten Schädeldach lückenlos vorhanden. Meist muß ich die Darstellung mit einer schon teilweise pneumatisierten Form beginnen oder sie mit einem unvollkommen pneumatisierten Stadium enden lassen. Mitunter trifft man auf Gruppen, bei denen gar keine schwach pneumatisierten Vertreter vorliegen, es sind nur vollständig pneumatisierte Schädel bekannt (Strigiformes, Caprimulgiformes), die aus diesem Grunde keinem der nachfolgenden Pneumatisationstypen zugeteilt werden können.

3.1. Abgrenzung zweier Pneumatisationsreihen A und B

In der Folge werden nur Schädel von adulten Vögeln verglichen. Auf die Jugendentwicklung der Pneumatisation wird, sofern sie sich verfolgen läßt, später eingegangen. Ausnahmslos apneumatische Schädelkapseln haben *Apteryx*, Sphenisciformes, Gaviiformes und Podicipediformes. Erste Anzeichen pneumatischer Strukturen finden sich bei Alcidae, *Melanitta*, *Somateria* und *Mergus* in der Ohrkapselgegend und der Basitemporalplatte. Bis hierher sind die zur Abgrenzung der Fenster wichtigen Strukturen, die Vallecullarrippe, Mittelrippe und Seitenrippe, höchstens angedeutet erkennbar, nie aber pneumatisiert.

Die Entwicklung der Rippen und Fenster erfolgt nun über zwei verschiedene Wege, die der Übersicht halber getrennt besprochen werden. Als wichtig für die Abgrenzung zweier Hauptrichtungen in der Pneumatisierung erachte ich die Lage des Bogenteils der Vallecullarrippe in bezug auf die pneumatische Fläche der Interorbitalbrücke. Sie kann A (Abb. 2) von dieser durch ein Stück der Mittelrippe abgetrennt und dann in ihrem vorderen Teil frei sichtbar sein oder B (Abb. 2) mit ihr im vorderen Teil zusammenfallen, so daß nur noch ihre Schenkel frei sichtbar sind. Im Falle A tritt bei vielen Arten noch eine innere Seitenrippe auf, die eine Sechsfensterung des Schädeldachs bewirkt. Im Falle B kann auch eine Sechsfensterung entstehen, die aber durch die Ausbildung einer äußeren Seitenrippe, dem vorderen Rande der Temporalgrube, entsteht. Die Fenster aller Non-Passerer können, soweit sie sich in einen Entwicklungsgang einordnen lassen, nach der Ausbildung der Rippen, miteinander verglichen werden.

3.2. Pneumatisationsreihe A mit freier Vallecullarrippe (Abb. 3)

3.2.1. Mit Ausbildung einer Seitenrippe

ANATIDAE. Waren bei den Meerenten und den Sägern die Mittel- und Vallecullarrippe höchstens zu vermuten, so sind sie bei den Tauchenten *Aythya* und der Brandente bereits deutlich sichtbar, vielfach auch schon die Seitenrippe, sie sind aber auf dieser Stufe nie pneumatisiert. Pneumatisch sind bei *Aythya* nur die Interorbitalbrücke und der Cerebellarring. Die Schwimmenten der Gattung

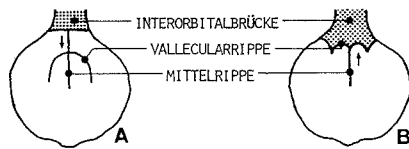


ABB. 2. Unterschied in der Lage des Bogenteils der Vallecularrippe in bezug auf die Interorbitalbrücke: Bei der Pneumatisationsrichtung A ist der Bogenteil der Vallecularrippe von der Interorbitalbrücke gegen occipital abgerückt (Pfeil). Bei der Pneumatisationsrichtung B stößt der Bogenteil der Vallecularrippe an den Rand der pneumatischen Fläche der Interorbitalbrücke. – Differences in the arched part of the vallecular ridge in relation to the interorbital bridge. In the species of group A the arched part is shifted in the occipital direction (arrow). In group B the arched part is at the edges in contact with the pneumatic area of the orbital bridge. The species of these two groups show a different pattern of pneumatisation (cf. Abb. 3 and 4).

Anas bringen nun (allerdings mit erheblicher individueller Variabilität) den vollständigen Ausbau der Rippen, die schon alle pneumatisiert sein können. An der Verwachsungsstelle von Parietalia, Frontalia und Cerebellarring dehnt sich die Pneumatisation flächig aus und bildet so eine Dreiecksstruktur über dem rostralen Pol des Cerebellums, das Occipitaldreieck. – Bei Schwan und Graugans dehnt sich die Pneumatisation entlang der Rippen aus und es entsteht die für die Pneumatisationsreihe A typische Sechsfensterung. Eine Reduktion der Fenster erfolgt von occipital gegen frontal. Zuerst wird F3 pneumatisiert (*Cygnus*). Bei *Branta* ist zusätzlich auch F2 verschwunden und als letztes Fensterpaar bleibt F1 übrig. Von den untersuchten Entenarten wies keine ein ganz pneumatisiertes Schädeldach auf. Harrison (1958) hat eine mit meinen Darstellungen übereinstimmende Pneumatisationsreihe für Anatiden publiziert. Auch er fand keine ganz pneumatischen Entenschädel, als am stärksten pneumatisierte Form beschreibt er die Magellangans mit zwei centralen F1.

SCOLOPACIDAE. Bei *Tringa*, der Uferschnepfe und dem Steinwäzler und individuell verschieden bei *Calidris* ist erst das Occipitaldreieck und eventuell die Mittelrippe pneumatisiert und die Vallecularrippe in ihrem Umriss angedeutet. Bei der Bekassine und der Waldschnepfe wird die Vallecularrippe von rostral gegen occipital zu pneumatisiert, bei *Calidris* von rostral und dem Occipitaldreieck her. Die Seitenrippen entstehen als Auswüchse der lateralen Schädeldachränder und wachsen zu den Schenkeln der Vallecularrippe durch, damit ist der sechs-fenstrige Zustand entstanden, der von Kampfläufer, Bekassine, Brachvogel und *Calidris* erreicht wird. Eine Reduktion des sechs-fenstrigen in den vier-fenstrigen Zustand durch Pneumatisation ist bei der Bekassine zu beobachten. Vollständig pneumatisiert ist der Schädel der Zwergschnepfe, was schon Harrison (1957b) erwähnt.¹ Eine Beschreibung der Pneumatisationsentwicklung bei Limikolen findet sich auch in McNeil & Burton (1972). Die Autoren unterscheiden zwei Entwicklungsreihen: Typus I und Typus II. Letzterer entspricht etwa meinen Ausführungen, allerdings vermißt man eine Darstellung der Entstehungsweise der Seitenrippen, so daß aus den Abbildungen der Autoren nicht ersichtlich ist, auf welche Weise der sechs-fenstrige Zustand erreicht wird. Als Vertreter ihres Typus II nennen sie Bekassine, Knutt, Schlammläufer und amerikanische Waldschnepfe. Den Typus I ihrer Arbeit konnte ich mit meinem Material nicht rekonstruieren. Nach den Abbildungen

¹ In einer früheren Arbeit (1949) gibt Harrison an, daß auch Brachvogel und Austernfischer ganz pneumatisieren können. Die Verhältnisse beim Brachvogel kann ich nicht nachprüfen, muß aber annehmen, daß sich Harrison in bezug auf den Austernfischer geirrt hat. Alle meine elf untersuchten Schädelpräparate sind bis auf eine kleine Stelle in der occipitalen Region unpneumatisiert.

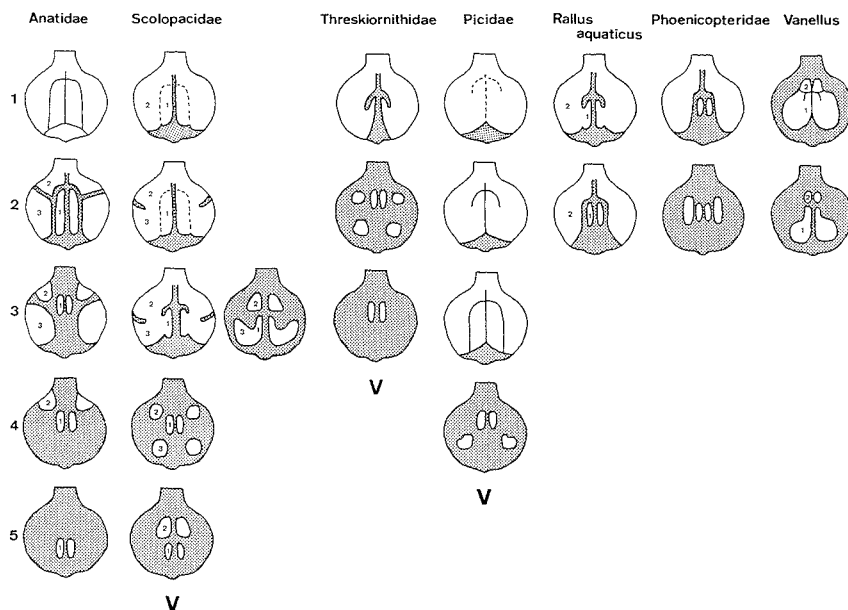


ABB. 3. Pneumatisationsreihe A mit von der Interorbitalbrücke abgerücktem Bogenteil der Vallecularrippe. Für jede der im Text besprochenen Familien bzw. Arten wurden die Pneumatisationsmuster derjenigen Vertreter dargestellt, anhand welcher sich die Entstehungsweise der in Pneumatisationsreihe A zu beobachtenden Muster am besten erklären läßt. Die Schädel sind so angeordnet, daß eine Reihe mit von oben nach unten zunehmender Pneumatisation entsteht. Die Ziffern 1 bis 5 am linken Rand bezeichnen die Lage des Schädels in der Abbildung (sie sind keine Stadieneinteilung!). Die Zahlen innerhalb der Schädelumrisse bezeichnen die Nummern der Fenster. Soweit in einer Familie Arten mit vollständiger Pneumatisation vorkommen, wurde dies am Ende der Schädelreihe durch ein V symbolisiert. Die dargestellten Pneumatisationsmuster wurden bei folgenden Arten bzw. Artengruppen angetroffen: – *Progress of pneumatisation in group A (arched part of the vallecular ridge shifted in occipital direction, cf. Abb. 2). For each of the families and species mentioned in the text, the species which illustrate best the pattern of pneumatisation of this group are given. Pneumatisation progresses from top to bottom in each column. Reference numbers are given in the left hand side of the figure (they do not refer to stages of pneumatisation!). Numbers in the drawings refer to the numerical order of the windows mentioned in the text. Families, where at least some species complete their skull pneumatisation, are marked at the bottom (V). The patterns given are typical for the following species and groups or species:*

ANATIDAE, Muster 1: *Aythya*, *Somateria*, *Melanitta*, *Mergus*. Muster 2: *Anas*. Muster 3: *Cygnus*, *Anser anser*. Muster 4: *Cygnus*. Muster 5: *Branta ruficollis*, *Chloephaga*.

SCOLOPACIDAE, 1: *Calidris*, *Limosa*, *Tringa*, *Arenaria*. 2: *Calidris alpina*, *C. canutus*. 3 links: *Calidris alpina*, *C. canutus*. 3 rechts: *Gallinago gallinago*, *Scolopax rusticola*. 4: *Philomachus pugnax*, *Gallinago gallinago*, *Numenius arquata*. 5: *Gallinago gallinago*. V: *Lymnocyrtus minimus*.

THRESKIORNITHIDAE, 1: *Plegadis falcinellus*, *P. chihi*, *Eudocimus ruber*. 2: *Platalea leucorodia*. 3: *Threskiornis aethiopicus*, *Platalea leucorodia*. V: *Geronticus eremita*.

PICIDAE, 1: *Picus viridis*, *Dendrocopos maior*. 2: *Picus canus*, *Dendrocopos minor*. 3: *Colaptes cafer*. 4: *Asyndesmus lewis*. V: *Jynx torquilla*.

Rallus aquaticus 1 und 2. – *Vanellus* 1 und 2: *Vanellus vanellus*.

PHOENICOPTERIDAE, 1: *Phoenicopterus minor*. 2: *Phoenicopterus ruber*, *Phoenicoparrus andinus*.

zu urteilen, schreitet die Pneumatisation bei diesem Typus successive von occipital gegen rostral mit einem Ausweitungszentrum auf der Mittelrippe fort. Dabei werden nur die F1 ausgebildet, die im letzten Stadium ans rostrale Ende des Schädeldachs zu liegen kommen. Möglicherweise könnte dieser Entwicklungsgang eher mit der Pneumatisationsreihe B, mit den Pneumatisationsmustern der Charadriidae in Verbindung gebracht werden, aber auch dann würde ich, obwohl mir ähnliche Stadien fehlen, vermuten, daß die Entwicklungsreihe über ein Vier-Fenster-Stadium verlaufen müßte. Es bleibt natürlich immer noch die Möglichkeit offen, anzunehmen, daß amerikanische Arten anders pneumatisieren als europäische.

THRESKIORNITHIDAE. Die meisten Vertreter dieser Familie zeigen nur zwei centrale Fenster, so der Löffler und der Heilige Ibis. Der Waldrapp kann ganz pneumatisieren. Nur die Sichler *Plegadis falcinellus*, *Plegadis chihi* und *Eudocimus ruber* zeigen die Vallecularrippe ganz deutlich. Vermutlich werden die Seitenrippen ausgebildet, denn beim Löffler können sechs-fenstrige Stadien auftreten.

3.2.2. Ohne Ausbildung einer Seitenrippe

PICIDAE.² Unsere einheimischen Spechte sind außer dem Wendehals alle sehr schwach pneumatisiert. Buntspecht und Grünspecht pneumatisieren nur das Occipitaldreieck. Die Mittelrippe ist deutlich aber apneumatisch und die Vallecularrippe nur selten angedeutet. Bei Kleinspecht, Dreizehenspecht, Schwarzspecht und Grauspecht ist die Mittelrippe pneumatisiert, ebenso Teile der Vallecularrippe. Der amerikanische *Colaptes cafer* pneumatisiert die ganze Vallecularrippe. Der amerikanische *Asyndesmus lewis* endlich zeigt eine Vier-Fensterung, die möglicherweise direkt in der oben beschriebenen Weise und nicht über eine Reduktion eines Sechs-Fenster-Stadiums entstanden ist. Vollständige Pneumatisation soll nach Verheyen (1953) bei der afrikanischen Gattung *Campethera* vorkommen.

RALLUS AQUATICUS. Die Wasserralle ist der einzige Vertreter der Richtung A unter allen Rallen. Ihr Schädel ist immer schwach pneumatisiert. Die Vallecularrippe entsteht aus zwei sich von rostral und vom Occipitaldreieck her entgegen wachsenden Zipfeln, also auf dieselbe Weise wie bei *Calidris*.

PHOENICOPTERIDAE. Der europäische Flamingo kann eine Seitenrippe entwickeln. Je ein Schädel vom Andenflamingo und vom Zwergflamingo zeigen keine Seitenrippe. Wenn die Seitenrippe ausgebildet wird, verläuft die Pneumatisationsreihe wie bei den Enten bis zum Vier-Fenster-Stadium.

3.3. Pneumatisationsreihe B mit nur teilweise freier Vallecularrippe (Abb. 4)

3.3.1. Ohne Ausbildung einer äußeren Seitenrippe

GRUIFORMES OHNE RALLUS. Bei allen drei untersuchten Arten Bläßhuhn, Teichhuhn und Tüpfelsumpfhuhn sind dieselben Muster zu beobachten. Die Abtrennung der F2 erfolgt durch die Vallecularrippe und zwei Fortsätze des Occipitaldreiecks, also auf dieselbe Weise wie bei *Rallus* und *Calidris*. Dadurch, daß die Vallecularrippenschenkel parallel zur Mittelrippe verlaufen und von der Seite zunächst nicht pneumatisiert wird, kommen die F2 auf dieselbe Höhe wie F1

² Die Entwicklung der Pneumatisation des Wendehalses ist auf Seite 72 beschrieben.

zu liegen. Unter den Kranichvögeln können der Kranich, Saruskranich und Kronenkranich ganz pneumatisieren.

ACCIPITRIFORMES, FALCONIFORMES, APODIDAE. Die Ausbildung der Fenster erfolgt etwas anders als bei den Rallen. Mit der Vallecularrippe dehnt sich die Pneumatisierung auch von seitlich gegen central hin aus, andererseits wachsen die Fortsätze des Occipitaldreiecks gegen lateral aus. Die Abtrennung der F2 erfolgt also bei einer gleichzeitig von allen Seiten her einengenden Pneumatisierung. Sie kommen daher caudal von F1 zu liegen. Die Anfangsstadien bis zur Abtrennung der Fenster finden sich bei *Aquila*, Fischadler, Gänsegeier, Bartgeier und Bussard, während die letzten Stadien vor allem bei Falken, Habicht, Sperber, Milan und Weihen zu sehen sind. Im Zwei-Fenster-Stadium können *Milvus* und *Falco* die F2 am längsten behalten, es bleiben also nicht wie bei allen andern Non-Passeriformes die F1 übrig. Ganz pneumatisierte Schädel finden sich bei Falken, *Accipiter*, Milanen, Adlern, Bartgeier, Schlangennadler, *Sarcogyps calvus* und *Sagittarius serpentarius*.

Für die Segler (Abb. 8) sind vor allem die Anfangsstadien typisch, Vier-Fensterigkeit ist selten und tritt nur beim Alpensegler auf (hier auch ein Individuum mit einem zwei-fenstrigen Schädel).

GALLIFORMES. Die Pneumatisationsreihe der Hühner ist noch etwas unklar. Ich habe nur zwei Schädel (Moorschneehuhn und Wachtel), die darauf hindeuten, daß die fortschreitende Pneumatisierung über ein Vier-Fenster-Stadium verläuft. Bei allen andern untersuchten Individuen finden wir entweder nur das typische Vorstadium zur Vier-Fensterung oder nur das nach der Vier-Fensterung zu beobachtende Zwei-Fenster-Stadium. Vielleicht läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß F2 schon pneumatisiert wird, bevor es zu einer Abtrennung von F1 kommt. Wir können dann von den Rallen über die Raubvögel zu den Hühnern eine zunehmende Größenreduktion der F2 bei ihrer Abtrennung von F1 feststellen. Ganz pneumatisierte Schädel haben das Auerhuhn und zum Teil das Alpenschneehuhn, ebenso die von mir untersuchten Hokkohühner *Crax carunculata* und *Mitu mitu*.

ARDEIDAE, CHARADRIIDAE. Die Schädel der Vertreter dieser zwei Familien bleiben schwach pneumatisiert. Das Vorstadium zur Abtrennung von F2 und F1 wird erreicht, doch erfolgt keine Vier-Fensterung (einen einzigen Fall von Vier-Fensterung traf ich beim Seidenreiher an). Eine Verkleinerung der Fenster erfolgt bei den Reiheren vornehmlich von einem im occipitalen Teil der Mittelrippe gelegenen Ausweitungszenstrum her. Bei den Regenpfeiferartigen gehören Regenpfeifer der Gattung *Charadrius* und Goldregenpfeifer zweifellos zum Reihertypus. Beim Kiebitz (Abb. 3) fand ich unterschiedliche Stadien, die mit einer stark rostral liegenden Seitenrippe einerseits zum Reihertypus und andererseits eher in die Pneumatisationsreihe A weisen, ebenso ist auch ein Kiebitz-regenpfeifer eher in die Reihe A einzuordnen. Im letztgenannten Falle von *Vanellus* werden die am rostralsten Ende der Vallecularrippe auftreffenden Seitenrippen die F2 über den F1 abgegrenzt. Die große unpneumatisierte Fläche caudal der F2 wird nicht mehr gefenstert. Die Vallecularrippe bleibt nur in ihrem oberen Teil ausgeformt. Durch dieses Verhalten nimmt *Vanellus* eine vermittelnde Stellung zwischen der Pneumatisationsreihe A und B ein.

3.3.2. Mit Ausbildung einer äußeren Seitenrippe

ALCEDINIDAE. Die Trennung von F1 und F2 erfolgt wie bei den Rallen. Durch die äußere Seitenrippe wird aber ein F2b in die Fossa temporalis verlegt. Dieses

PNEUMATISATIONSSREIHE B

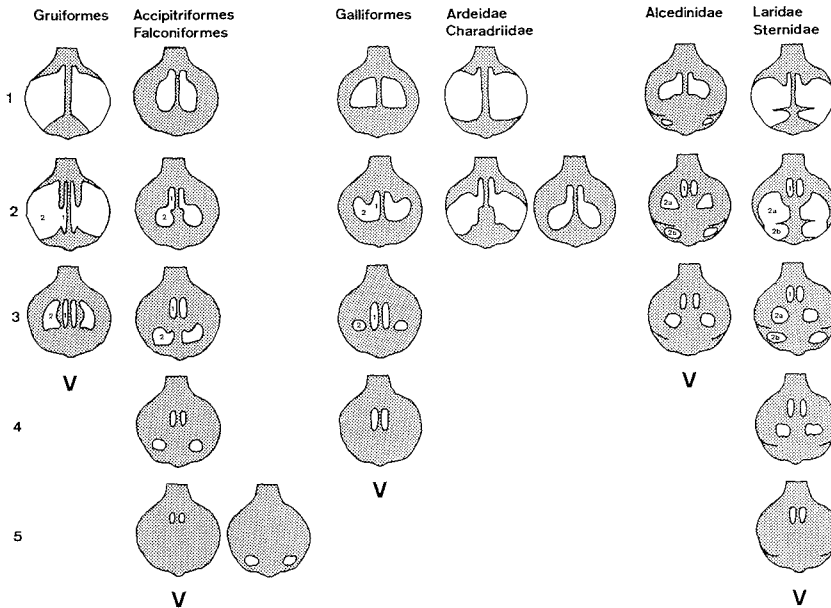


ABB. 4. Pneumatisationsreihe B mit an die Interorbitalbrücke anstoßendem Bogenteil der Vallecularrippe. Gleiche Darstellungsweise wie Abb. 3. Die dargestellten Pneumatisationsmuster wurden bei folgenden Arten bzw. Artengruppen angetroffen: – Progress of pneumatisation in group B (arched part of the vallecular ridge at the edges in contact with the interorbital bridge, cf. Abb. 2). As Abb. 3. The patterns given are typical for the following species and groups of species:

GRUIFORMES, Muster 1 bis 3: *Porzana porzana*, *Gallinula chloropus*, *Fulica atra*. V: *Grus grus*, *G. antigone*, *Balearica pavonina*.

ACCIPITRIFORMES, FALCONIFORMES, 1: *Gypaetus barbatus*, *Gyps fulvus*, *Buteo buteo*, *Aquila pomarina*, *A. chrysaetos*, *A. verreauxii*, *Pandion haliaetus*. 2: *Buteo buteo*, *Aquila rapax*. 3: *Pernis apivorus*, *Milvus migrans*, *M. milvus*. 4: *Milvus*, *Circus*, *Accipiter*, *Falco*. 5 links: *Falco*. 5 rechts: *Milvus*, *Falco*. V: *Milvus*, *Gypaetus barbatus*, *Sarcogyps calvus*, *Circus gallicus*, *Accipiter*, *Aquila*, *Sagittarius serpentarius*, *Falco*. GALLIFORMES, 1: *Alectoris graeca*, *Coturnix coturnix*, *Phasianus colchicus*. 2: *Bonasa bonasia*, *Tetrao tetrix*, *Perdix perdix*, *Phasianus colchicus*, *Pavo cristatus*. 3: *Lagopus lagopus*, *Coturnix coturnix*. 4: *Lagopus mutus*, *Alectoris rufa*, *Coturnix coturnix*, *Phasianus colchicus*, *Pavo cristatus*. V: *Crax carunculata*, *Mitu mitu*, *Lagopus mutus*, *Tetrao urogallus*.

ARDEIDAE, CHARADRIIDAE, 1: *Ardea*, *Egretta garzetta*, *Charadriidae*. 2 links: *Ardea*, *Egretta garzetta*. 2 rechts: *Charadrius dubius*, *Ch. hiaticula*, *Pluvialis apricaria*.

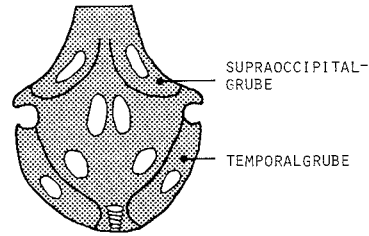
ALCEDINIDAE, 1: *Alcedo atthis*. 2: *Ceryle alcyon*. 3: *Alcedo atthis*. V: *Dacelo novae-guineae*.

LARIDAE, STERNIDAE, 1: *Larus*, *Sterna*, *Chlidonias*. 2 bis 4: *Larus*. 5 und V: *Larus argentatus*, *L. marinus*.

Fenster ist nur bei wenigen Exemplaren sichtbar: Beim indomalayischen *Pelargopsis capensis* und dem amerikanischen *Ceryle alcyon*; es kann auch vor der Trennung von F1/F2 von F2 abgetrennt werden. Ganz pneumatisiert ist der Schädel vom Lachenden Hans.

LARIDAE, STERNIDAE. Die Reihe zunehmender Pneumatisierung beginnt bei

ABB. 5: Pneumatisationsmuster des Eissturmvogels *Fulmarus glacialis*. Der innere Rand der Supraoccipitalgrube und der Temporalgrube grenzen je ein Fenster ab, so daß bei dieser Art acht Fenster entstehen können. — Pattern of pneumatisation of *Fulmarus glacialis*. The inner edge of the supraoccipital and the temporal groove, respectively, define each an additional window. This species may therefore have 8 windows.



den Seeschwalben, geht über die kleinen zu den Großmöwen und endet mit der vollständigen Pneumatisation bei Silber- und Mantelmöwe. Die Trennung von F1/F2 erfolgt wie bei den Raubvögeln von lateral her und von central gegen lateral, F2 liegt also auch hier occipital von F1. Die Absonderung von F2a durch die äußere Seitenrippe ist in seiner Abfolge nicht bestimmt, sie erfolgt vor oder nach der Trennung von F1/F2. Ist der sechs-fenstrige Zustand erreicht, so verläuft die Reduktion der Fenster immer von occipital nach frontal. Die letzten übrig bleibenden Fenster sind die F1. In ganz wenigen Fällen erfolgt noch eine weitere Aufteilung der F2b in der Temporalgrube durch eine weitere äußere Rippe.

PROCELLARIIDAE. Bei der einzigen eingehend untersuchten Art, dem Eissturmvogel (Abb.5), verläuft die Pneumatisierung im Grunde ähnlich wie bei den Möwen. Nur grenzt hier der Nasengrubinnenrand in die Supraorbitalgrube ein weiteres Fenster ab, so daß im Extremfall bei *Fulmarus* acht Fenster plus die Occipitalfenster ausgebildet werden. Eine Reduktion der Fenster wie bei den Möwen, tritt nicht auf; das Schädeldach bleibt im ganzen schwach pneumatisiert.

4. Beziehungen zwischen den Pneumatisationsreihen und der Massensteigerung der Hemisphären.

Mit Stingelin (1958) können wir, von einem Grundtypus ausgehend, zwei Richtungen erkennen, in welchen die Massensteigerung der Hemisphären in der Evolution vorangeschritten ist: 1. Bei der dorsalen Frontbildungstendenz betrifft die Massenvergrößerung den Wulst, er dehnt sich in frontaler und lateraler Richtung aus. 2. Bei der basalen Frontbildungstendenz erfaßt die Massensteigerung den vom Hyperstriatum ventrale und Neostriatum gebildeten Frontalpol, dadurch wird der Wulst nach hinten verlagert. Es stellt sich die Frage, ob diese beiden Entwicklungsrichtungen auch im Pneumatisationsmuster des Schädeldachs zum Ausdruck kommen. Im folgenden soll versucht werden, den Nachweis dafür zu erbringen, daß dies tatsächlich bis zu einem gewissen Grad der Fall ist.

Im vorigen Kapitel wurden zwei Pneumatisationsrichtungen unterschieden: Eine, bei der die Vallecularrippe durch den rostralen Teil der Mittelrippe von der pneumatisierten Fläche der Interorbita gegen caudal abgerückt ist (A), und eine zweite, bei der die Vallecularrippe in der pneumatisierten Interorbitalfläche beginnt und nur ihre Schenkel daraus hervortreten (B). Betrachtet man in diesem Zusammenhang die unterschiedliche Beschaffenheit der Hemisphären, so drängt sich folgender Schluß auf: Ist der Wulst weit nach caudal verlagert, so wird der Vorderpol der Vallecularrippe frei sichtbar. Es liegt also die Entwicklungsreihe A und basale Frontbildungstendenz vor. Wenn jedoch der Wulst

weit vorgewölbt oder kaum nach caudal verlagert ist, liegt der Bogenteil der Vallecullarrippe in der pneumatischen Fläche der Interorbita. Das ist der Fall für die Pneumatisationsrichtung B und dorsale Frontbildungstendenz, allerdings auch für basale Frontbildungstendenz, nämlich dann, wenn der Wulst nicht so weit nach caudal gerückt ist, daß die Vallecullarrippe außerhalb der pneumatischen Interorbitalbrücke liegt. Das trifft für Vögel mit basaler Frontbildungstendenz, aber niedrigem Formwert, z. B. *Charadrius*, Möwen und Seeschwalben zu. Bei diesen kommt es auch nie zur Ausbildung einer lateralen Furche und somit auch keiner inneren Seitenrippe. Ordnungen mit basaler Frontbildungstendenz sind z. B. Charadriiformes, Psittaciformes, Anseriformes und Piciformes. Solche mit dorsaler Frontbildungstendenz z. B. Columbiformes, Cuculiformes, Coraciiformes, Passeriformes, Strigiformes und Caprimulgiformes. Bei den Ciconiiformes haben Ardeidae dorsale und Ciconiidae, Threskiornithidae und Phoenicopteridae basale Frontbildungstendenz.

Wie schon erwähnt können Anseriformes und Piciformes alle auf die Pneumatisationsreihe A zurückgeführt werden, dasselbe gilt vermutlich, nach dem wenigen Material zu urteilen, auch für die Psittaciformes. Von den Charadriiformes konnten Arten mit deutlich nach caudal verlagertem Wulst (*Gallinago*, *Scolopax*, wohl auch *Tringa*, *Calidris*, *Philomachus* und *Numenius*) der Reihe A zugeordnet werden, die Lariden und *Charadrius* mußten trotz ihrer basalen Frontbildungstendenz der Reihe B angegliedert werden, da ihr Wulst nur schwach caudal verlagert ist. Die Verhältnisse in der Großgruppe der Coraciomorphae sind nicht oder nur sehr schwer zu beurteilen, da ihr Schädeldach meist vollständig pneumatisiert und deshalb eine Zuordnung zur einen oder andern Pneumatisationsrichtung nicht möglich ist; einzig der Eisvogel konnte eindeutig zur Reihe B gestellt werden.

5. Zur funktionellen Bedeutung der Pneumatisation

5.1. Bisherige Erklärungsversuche

Im Folgenden möchte ich die wichtigsten Arbeiten besprechen, in denen versucht wurde, die Unterschiede in der Ausdehnung der Pneumatisation funktionell zu erklären.

Am eingehendsten hat sich Harrison mit diesem Thema auseinandergesetzt. Seine zahlreichen Publikationen sind im «New Dictionary of Birds» 1964 zusammengefaßt und können dort unter der Rubrik «Pneumatisation of Bone» nachgelesen werden. In seiner ersten Arbeit (1949) ging Harrison offensichtlich davon aus, daß das «normale» Vogelschädeldach vollständig pneumatisiert sei, denn mehrere Arten, deren Schädeldach Fenster aufweisen, führt er als Ausnahmen auf. Dazu gehören Segler, Eisvogel, Seeschwalben, Sperber, Merlin und verschiedene Limikolenarten. Allen diesen Arten ist gemeinsam, daß sie im Fluge plötzliche Geschwindigkeitsänderungen vornehmen, sei es wie *Sterna* und *Alcedo* durch Kopfsturz ins Wasser, oder wie bei den andern Arten – alles schnelle Flieger – durch abrupte Wendungen im Fluge. Während sich die Geschwindigkeitserhöhung kaum auf den Blutdruck im Gehirn auswirkt, werden bei jäher Geschwindigkeitsverminderung die Blutgefäße außerordentlich stark gedehnt und können, wenn der Schädel nicht nachgibt, platzen. Harrison hält es nun für möglich, daß sich die Fenster als dehnbar erweisen könnten und so einen Blutüberdruck im Gehirn auszugleichen vermöchten. Später (1955) distanziert er sich davon, die unvollständige Pneumatisation zu sehr als Fluganpassung zu beurteilen und hält es in Anlehnung an Chapin (1949) für möglich, daß eine Abhängigkeit zwischen der Ausdehnung der Pneumatisation auf dem Schädeldach und der systematischen Stellung einer Art besteht. Aber auch diese Ansicht hat er wieder revidiert (1957a), indem er es für sinnvoller hielt, nicht den Adultzustand zu Klassifikationszwecken zu verwenden, da er sich als Anpassung an die Lebensgewohnheiten entwickelt haben könnte. In der nächsten

Arbeit (1957b) gelangt Harrison zum Schluß, daß nicht das voll pneumatisierte, sondern das unvollständig pneumatisierte Schädeldach der «Normalfall» sei und die Eulen und Singvögel von diesem Normalfall abwichen. Die früher als Ausnahmen zitierten Vögel, also solche mit teilweise unpneumatisiertem Schädeldach, teilt er nun in folgende Funktionsgruppen auf:

1. *Swift fliers*: Segler, viele Hühnervögel und die meisten Limikolen.
2. *Hammering Birds*: Spechte. Ihr unpneumatizierter Schädel habe sich als Anpassung an die Erschütterungen beim Hämmern entwickelt. Dieselbe Ansicht vertrat auch Chapin (1949). Harrison hält einen unpneumatisierten Schädel seines größeren Gewichts wegen für einen wirkungsvolleren Hammer als einen pneumatisierten.
3. *Birds which dive from the air into the water*: Alcedo, Ceryle und einige Sterna-Arten.
4. *Birds which dive from the surface of the water*: Kormoran, Seetaucher, Lappentaucher, Alken und viele Entenarten.
5. *The tubenoses*: Albatrosse und Sturmvögel. Ihre funktionelle Einteilung bringt Schwierigkeiten mit sich. Die unpneumatisierten Schädelstrukturen könnten jedoch, gemäß Harrison, mit der großen Fluggeschwindigkeit (Albatros) oder dem Tauchen zusammenhängen.

Zu all diesen Funktionsgruppen fand Harrison verschiedene Ausnahmen, die sich von ihrer speziellen Lebensweise her als Ausnahmen rechtfertigen lassen, z. B. sei die Zwergschnepfe, obwohl nahe verwandt mit Bekassine, deshalb ganz pneumatisiert, weil sie kein so schneller Flieger sei wie die andern Limikolenarten.

Den Enten, als Beispiel für Tauchvögel, widmete Harrison (1958) eine eigene Abhandlung, in welcher es ihm gelingt, einen direkten Zusammenhang zwischen dem Tauchvermögen und der Pneumatisationsausdehnung aufzudecken. Häufig tauchende Arten besitzen einen praktisch unpneumatisierten Schädel, während selten tauchende Entenvögel viel stärker pneumatisiert sind. «It seems to be a common factor among those species which dive that skull pneumatisation is diminished, the diminution varying directly with the efficiency of the species as an underwater diver.» Mit zwei einleuchtenden Argumenten wird diese Feststellung erhärtet. Erstens: Ein luftgefüllter Schädel wäre unter Wasser Luftdruckveränderungen ausgesetzt; der Mangel an Luft im Schädeldach sei eine Anpassung an die ungünstigen Effekte solcher Luftdruckschwankungen. Zweitens: Ein pneumatisierter Schädel ist unter Wasser dem Auftrieb ausgesetzt, was bei der Nahrungssuche stören würde. Als Ausnahme dazu erwähnt er (1958 und 1964) Schellente und Spatelente mit ihrem wenigstens im vorderen Teil hochpneumatischen Schädel. Er hält es für möglich, daß hier die Luft als Reserve für sehr lange Tauchzeiten dienen könnte, nur sei es in dem Falle schwer zu erklären, warum andere Arten, wie der Eisente, dieser Luftvorrat fehle.

Den Argumenten von Harrison fügt Verheyen (1953) einen bemerkenswerten Aspekt hinzu, nämlich den der Funktion der Pneumatisation als Isolator. Ein luftgefülltes Schädeldach, dessen Luft ja Körpertemperatur besitzt, kann als effiziente Schutzschicht gegen hohe oder tiefe Außentemperaturen wirksam werden. Vor allem würden sich die bei Vögeln enorm großen Augen sehr rasch abkühlen, das könnte die Gefahr einer Unterkühlung erhöhen. Verheyen ist auch aufgefallen, daß speziell baumbewohnende Arten pneumatisierte Schädel besitzen, während die auf dem Wasser lebenden oder bewaldete Gebiete meidenden Arten mehrheitlich weniger pneumatisiert seien. Er erklärt sich diese Beobachtung so, daß ein pneumatisierter Schädel von seiner Konstruktion her gesehen, besser geeignet sei, Schläge und Erschütterungen auszuhalten, daß es also für die Vögel, die solchen Einwirkungen ausgesetzt sind (... les espèces arboricoles qui... peuvent se cogner la tête contre divers obstacles...), vorteilhaft ist, einen pneumatisierten Schädel zu haben.

Auch Stork (1972) hält es für möglich, daß der Pneumatisation die Aufgabe zufällt, das Gehirn mit einer isolierenden Luftschicht vor Temperaturänderungen zu schützen. Um die Isolationswirkung zu überprüfen, haben Warncke & Stork (1977) Versuche mit Grünfinken in der Kältekammer durchgeführt. Bei unterschiedlichen Temperaturen wurde das Verhalten von unpneumatisierten gegenüber vollständig pneumatisierten Grünfinken getestet, zum einen an einer Gruppe mit normaler Kopfbefiederung, zum andern an einer Gruppe mit rasierter Kopfplatte. Als Kriterium für das beginnende Kälteempfinden der Versuchsvögel diente das Plustern. Es zeigte sich nun, daß in beiden Versuchsgruppen die unpneumatisierten bei einer 10 bis 15 °C höheren Temperatur zu plu-

stern begannen als die pneumatisierten Vögel. In diesem Zusammenhang haben die Autoren auch den Einfluß der Kälte auf die Pneumatisierungsgeschwindigkeit bei Grünfinken untersucht; ich werde darauf in einem späteren Kapitel eingehen (S. 83).

McNeil und Burton (1974) äußern sich kritisch zur Theorie Harrisons, daß schnell fliegende Vögel (es geht hier um Limikolen) vorwiegend schwach pneumatisiert seien. Sie führen eine Anzahl Strandvögel an, die im Balzflug sehr schnelle Wendungen durchführen – so besonders die von Harrison als langsam bezeichnete Zwergschnepfe – und trotzdem nahezu ganz pneumatisiert seien. Andererseits versuchen die Autoren, zwischen dem Pneumatisationszustand der Spechte und dem der Limikolen einen Vergleich zu ziehen. Im selben Maße wie den Spechten aus dem schwach pneumatisierten Schädel (sich auf Harrison 1964 und Chapin 1949 berufend) ein Vorteil beim Hämmern erwachsen würde, könnten auch die im Sande oder Schlamm stochernden Limikolen von ihrem unpneumatisierten Schädeldach profitieren. Hier verkennen die Autoren zwei wichtige Umstände, nämlich daß bei Spechten der Schnabel als Meißel zum Hacken und Hämmern dient, während er bei den Limikolen meist ein feines Sondierinstrument darstellt und im weiteren, daß die einschichtige Knochendecke der Spechte viel dicker ist als die gleich großer Limikolenarten (etwa *Tringa*).

Fassen wir die Theorien nochmals kurz zusammen: Ein mehrheitlich unpneumatisiertes Schädeldach wird als günstig erachtet für: 1. schnell fliegende, 2. tauchende und 3. hämmernde Arten (Harrison). Verheyen und Stork sehen den Vorteil eines pneumatisierten Schädels in seiner Funktion als Isolierkörper, Verheyen auch darin, daß er besser gegen äußere mechanische Einwirkungen schützt.

5.2. Diskussion

Die Ansicht, daß die Fenster schnell fliegender Arten einen Ausgleich für entstehenden Blutüberdruck schaffen könnten, ist schon von McNeil und Burton (1972) bezweifelt worden. Ich stimme mit Johnson (1974) überein, daß es zu viele Ausnahmen gibt, als daß man diese Theorie noch weiter aufrecht erhalten könnte. So kann z. B. der Wanderfalk, einer der schnellsten Flieger überhaupt, vollständig pneumatisieren, auf der andern Seite haben langsame Vögel wie Reiher ein nur schwach pneumatisiertes Schädeldach. Auch läßt sich mit dieser Theorie nicht erklären, warum verschiedene Individuen derselben Art unterschiedlich stark pneumatisiert sein können. Allerdings möchte ich nicht so weit gehen wie Johnson, der schreibt: «I fail to see that any adaptive functional significance in retained cranial «windows» has been demonstrated in any bird». Für die Tauchvögel etwa halte ich eine Beziehung zwischen Pneumatisation und Tauchverhalten für durchaus möglich. Alle ausgesprochenen Tauchvögel, die von der Wasseroberfläche her in die Tiefe gleiten, also nicht stoßtauchen, besitzen – soweit untersucht – ein völlig unpneumatisiertes Schädeldach, ohne die geringste individuelle Variation zu zeigen. Zu den ausgesprochenen Tauchvögeln zähle ich Pinguine, Seetaucher, Lappentaucher, Kormorane, Schlangenhalsvögel und Alken. Viele dieser Taucher, wenn nicht alle, haben nicht nur einen unpneumatisierten Schädel, sondern ihr ganzes Skelett ist unpneumatisiert (Stresemann 1934). Neben dem Verzicht auf Pneumatisation zeigen die Tauchvögel auch noch andere anatomische Besonderheiten, die dazu dienen, ihr spezifisches Gewicht demjenigen des Wassers anzugleichen (Stresemann 1934, Schorger 1947). Weiter spricht für die Anpassungstheorie, daß z. B. in der Ordnung der Ruderfüßler der tauchende Kormoran und der Schlangenhalsvogel unpneumatisiert bleiben, während nicht tauchende Arten derselben Ordnung zum Teil stark pneumatisiert sind. Umgekehrt gibt es Arten, die auf den Fischfang angewiesen sind und wegen ihres pneumatisierten Skeletts bzw. ihres spezifischen

Gewichts nicht von der Wasseroberfläche aus tauchen können; diese sind zu Stoßtauchern geworden, die nur dank dem Fallgewicht unter die Wasseroberfläche gelangen.

Der ganze Schädelbau der Spechte steht in engem Zusammenhang mit ihrer spezifischen Art der Nahrungssuche, dem Hacken. Burt (1930) zeigt, daß mit zunehmender Hackintensität auch vermehrt Umbildungen am Schädel auftreten. Da die Spechte innerhalb der Coraciomorphen die Gruppe mit dem durchschnittlich am schwächsten pneumatisierten Schädeldach sind, liegt es nahe, auch hier von Adaptation zu sprechen. Den Spechten verwandte Familien, etwa Bartvögel, Honiganzeiger und Pfefferfresser sind, soweit untersucht, ganz pneumatisiert (Verheyen 1953 und eigene Beobachtungen). Innerhalb der Picidae kann der Pneumatisationsgrad zusammen mit andern anatomischen Eigenheiten als Indikator für die Hackintensität verwandt werden, finden wir doch unter den ausgesprochenen Hackspechten (*Dendrocopos*, *Picoides*) die am schwächsten pneumatisierten und unter den Bodenspechten (*Colaptes*, *Campethera* [Verheyen 1953], *Asyndesmus*) die am stärksten pneumatisierten Individuen. Ganz pneumatisiert ist auch der vom Spechttypus abweichende Wendehals, auf den ich später noch eingehe. Ich bin mit Chapin (1949), Verheyen (1953) und Harrison (1957b, 1964) der Auffassung, daß das unpneumatisierte Schädeldach der Spechte als Anpassung an die Hacktätigkeit entstanden ist. Ein kompaktes Schädeldach scheint besser als ein pneumatisiertes geeignet zu sein, die Hackstöße aufzufangen und zu verteilen oder an den occipitalen Schädelteil überzuleiten. Harrison (1964) zieht ferner in Erwägung, daß der kompakte Schädel schwerer sei und deshalb einen effektiveren Hammer darstelle.

Eine Funktion der Pneumatisation im Rahmen der Thermoregulation erscheint durch die oben erwähnten Versuche von Warncke & Stork (1977) zumindest für Grünfinken sehr wahrscheinlich und dürfte sich wohl auch für andere Passeriformes nachweisen lassen. Innerhalb der Non-Passeriformes kennen wir jedoch eine ganze Anzahl Arten, die einen großen Teil ihres Lebens unter extremen Klimabedingungen entweder im hohen Norden oder im tiefen Süden verbringen und die zu den am schwächsten pneumatisierten Vögeln überhaupt zählen (z. B. Seetaucher, Pinguine, Alken). Wenn der Pneumatisation vor allem eine Isolationsfunktion zukommen würde, sollten doch gerade diese Arten besonders stark pneumatisiert sein. Ihnen genügt offensichtlich der isolierende Federmantel und das Fettpolster als Kälteschutz.

Die höhere Festigkeit pneumatisierter Knochen hat nach Stork (1972) offenbar gar keine Bedeutung. Ich stimme mit ihm in diesem Punkte völlig überein, denn das Schädeldach ist ja mechanischer Belastung ausgesprochen wenig ausgesetzt, wenn wir von den Spechten, die zudem noch schwach pneumatisiert sind, absehen. So halte ich auch Verheyens Argument, die baumbewohnenden Arten seien deshalb pneumatisiert, weil sie eher als z. B. Wasservögel der Kollisionsgefahr ausgesetzt seien, nicht für stichhaltig.

5.3. Eine neue Hypothese zur Funktion der Pneumatisation

Wie schon erwähnt wurde, spielt die Pneumatisation in der Anpassung an spezialisierte Lebensweisen wohl eine nicht unbedeutende Rolle. Meines Erachtens besteht jedoch die wesentlichste Aufgabe der Pneumatisation darin, auftretende Diskrepanzen zwischen innerer und äußerer Schädelgestalt auszu-

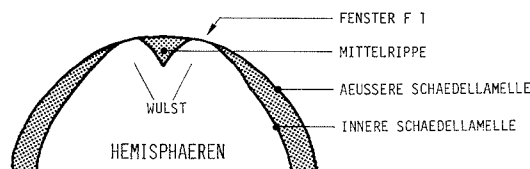


ABB. 6. Schematischer Querschnitt durch den Schädel eines Non-Passeriformen mit zwei zentralen Fenstern. – *Diagrammatic section across the skull of a non-passeriform bird with two central windows.*

gleichen. Die beiden Schädeldachlamellen haben verschiedene Aufgaben zu erfüllen. Die innere formt das Gehäuse des Gehirns, die Gestalt der äußeren wird unter anderem bestimmt durch den Entwicklungsstand der Kaumusculatur und des Gesichtssinns. Das Mißverhältnis in der Form der beiden Knochenblätter wird durch die Pneumatisation ausgeglichen. Die auffälligsten Beispiele hierzu sind die Schädel der Eulen und Nachtschwalben, deren äußere Schädelform in nichts Gemeinsamkeiten mit der Gestalt oder Größe des Gehirns aufweist. Nach Bühler (1970) ist z. B. die Schädelkapsel der Nachtschwalbe doppelt so breit wie ihr Gehirn.

Die Gestaltunterschiede zwischen Gehirn und Außenschädel, die bei Strigiformes und Caprimulgiformes besonders auffällig sind, bestehen natürlich auch bei andern Vogelarten in mehr oder minder ausgeprägter Form. Damit können wir zur Entstehungsweise der Fenster überleiten: Entspricht die Gehirnform und Größe nun ganz oder teilweise dem äußern Schädeldach, so wird dort, wo die Funktion der inneren und äußeren Lamelle zusammenfällt, nur eine Lamelle ausgebildet; dadurch entsteht ein Fenster. Diese Lamelle erfüllt dann einerseits die Aufgabe, das Gehirn einzubetten und zum andern bildet sie die Schädelaußenwand. So wird auch verständlich, warum gerade F1 das am häufigsten vorkommende und in den Pneumatisationsreihen am längsten persistierende Fenster ist. F1 liegt über dem Wulst, also über der erhabensten Stelle der Hemisphären. Es befindet sich außerdem an einer Stelle, an der die wenigsten Arten Muskelansatzstellen ausbilden, so daß hier auch theoretisch die größte Wahrscheinlichkeit bestünde, nur eine Schädellamelle und damit ein Fenster auszubilden (Abb.6).

Die Pneumatisationsvorgänge am Jugendschädel der Singvögel und Eulen lassen sich ebenfalls im Sinne dieser Hypothese auslegen. Das Gehirn der Singvögel durchläuft während der Ontogenese eine Phase, in der es voluminöser als das spätere Adultgehirn ist (Sutter 1943). Die äußere Knochenlamelle wächst demnach mit dem Gehirn bis zum Erreichen seines Volumenmaximums mit, die innere kann aber erst dann entstehen, wenn das Gehirnvolumen auf den Adultwert absinkt. Als bisher einzige Ordnung innerhalb der Non-Passeriformes scheinen auch die Eulen in ihrer Jugendentwicklung eine Phase mit Gehirnhypertrophie zu durchlaufen. Stork (1976) konnte nachweisen, daß sich während der Pneumatisierung die Hirnschädelkapazität von Waldkauz und Waldohreule durch ein Wachstum der pneumatisierten Schichten gegen das Schädelinnere um etwa 20 % verringert. In diesen Spezialfällen von transitorischer Gehirnhypertrophie fällt also der Pneumatisation die Aufgabe zu, die im nachhinein durch den Schrumpfungsprozeß des Gehirns entstehende «Lücke» auszufüllen.

6. Zur Verwendungsmöglichkeit des Pneumatisationszustandes der Non-Passeriformes als Alterskriterium

Der folgende Abschnitt bringt eine Übersicht über den Pneumatisationszustand von Vertretern verschiedener Ordnungen, soweit nicht schon vorher darauf eingegangen wurde. Es soll angegeben werden, in welchen Fällen individuelle Unterschiede im Pneumatisationsmuster als Alterskriterien herangezogen werden können. Die Auswahl der Ordnungen und Arten hing völlig vom vorhandenen Material ab.

MÄUSEBUSSARD UND TURMFALK. *Buteo buteo*: Das weitaus häufigste Pneumatisationsmuster gibt Abb.4 (Accipitriformes, 1. Schädel) wieder. Die individuellen Variationen beschränken sich im Rahmen desselben Musters auf die Größe der Fenster und sind von Alter und Geschlecht unabhängig. Ganz pneumatisierte Exemplare kommen nicht vor. – *Falco tinnunculus* (Abb.7): Die am schwächsten pneumatisierten Individuen sind jeweils Jungvögel. Es scheint mir möglich, daß bei sehr jungen Tieren, etwa bis zum zweiten Lebensmonat, die Pneumatisation noch voranschreitet. Man muß aber annehmen, daß Aussagen über Altersunterschiede anhand des Pneumatisationszustandes nur bis zum Stadium 4 möglich sind. Die Variation in der Fenstergröße nach Stadium 4 ist individuell bedingt und hängt nicht mehr mit dem Alter zusammen. Diese Art durchläuft in der Jugendentwicklung dieselben Pneumatisationsmuster, wie sie für die Fensterentwicklung der Gesamtheit der Raubvögel (Abb.4) beschrieben wurde. Als letztes Fenster kann beim Turmfalk, konträr zu den meisten andern Non-Passeriformes, das F2 persistieren.

RALLIDAE. Bei den untersuchten Arten (Bläßhuhn, Teichhuhn und Tüpfelsumpfhuhn) ist die Ausbildung der Fenster sehr konstant und unabhängig vom Alter. Die Pneumatisierung beschränkt sich auf die Abtrennung der F2 von F1, eine nachfolgende Verkleinerung der Fenster findet nicht statt. Auch ein sechs- und ein achtjähriges Bläßhuhn (Alter durch Beringung gesichert) sind nicht stärker pneumatisiert als ein dies- und ein vorjähriges Exemplar. Also besteht auch hier keine Altersabhängigkeit im Pneumatisationsmuster.

CHARADRIIDAE, SCOLOPACIDAE. Schon McNeil und Burton (1972) haben sich zum Problem der Altersbestimmung anhand des Pneumatisationszustandes bei den Limikolen dahingehend geäußert, daß die Variationen in der Pneumatisationsausdehnung nicht auf Altersunterschieden beruhen. Mit meinem bescheidenen Material kann ich diese Ergebnisse wenigstens für Bekassine und Waldschnepfe bestätigen.

LARIDAE. Wie bei den Limikolen kann auch bei den Möwen, soweit untersucht, das Pneumatisationsmuster nicht mit dem Alter in Beziehung gebracht werden (Lachmöwe, Sturmmöwe, Dreizehenmöwe und Mantelmöwe). In einer früheren Untersuchung zu diesem Thema an 126 Silbermöwen (Winkler 1972b) kam ich zum selben Ergebnis, konnte dabei aber feststellen, daß die Pneumatisationsausdehnung offensichtlich vom Geschlecht abhängt; ♂ waren im Durchschnitt stärker pneumatisiert als ♀.

STEPPENHUHN. Die Pneumatisierung von *Syrhaptes* verläuft ganz typisch nach Richtung B (Abb.8) und ähnelt der von Harrison (1960) für die Turteltaube beschriebenen Pneumatisationsreihe. Ob wie bei den Tauben eine Altersabhängigkeit (wenigstens bis zu einem gewissen Grad) im Pneumatisationsmuster besteht, kann ich nicht angeben, da alle untersuchten Tiere Altvögel sind. Eine

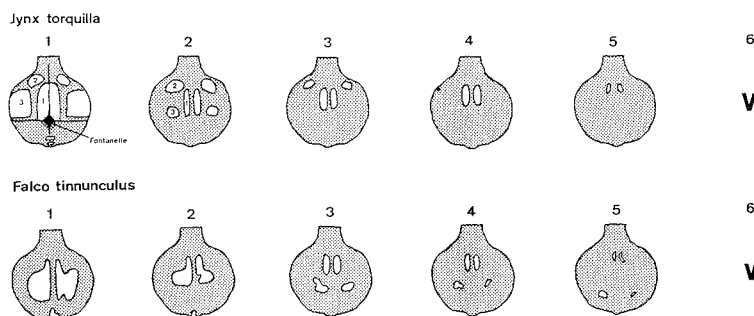


ABB. 7. Jugendentwicklung der Pneumatisation beim Wendehals *Jynx torquilla* und beim Turmfalk *Falco tinnunculus*. Eindeutige Jugendstadien sind beim Wendehals nur die Stadien 1 bis 3 und beim Turmfalk die Stadien 1 bis 4. Die andern Stadien treten vermutlich auch bei Altvögeln auf. – *Pneumatisation in the juvenile Jynx torquilla and Falco tinnunculus. Definite juvenile stages are 1–3 in Jynx and 1–4 in Falco. The other stages may probably be found also in adult birds of these species.*

Beziehung zwischen Geschlecht und Pneumatisationsmuster besteht nicht. Ganz pneumatisierte Schädel habe ich keine gefunden.

COLUMBIDAE. Die Art und Weise, in der Tauben pneumatisieren, hat Harrison (1957a) detailliert dargestellt. In einer spätern Arbeit (1960) hat er seine Ergebnisse, die er an Ringeltauben gewonnen hatte, mit weiteren Taubenarten verglichen und einen Unterschied zwischen den Gattungen *Columba* und *Streptopelia* gefunden. Die Tauben pneumatisieren schon als Nestlinge den Occipitalteil des Schädels und die Parietalia. Nach den Darstellungen Harrisons und meinen Beobachtungen verläuft die Pneumatisation der Tauben nach der Pneumatisationsreihe B. Die Ermittlung der Pneumatisationsdauer bereitet große Schwierigkeiten. Harrison nimmt eine Zeit von 6 bis 18 Monaten an, was mir aber zu lang erscheint. Er geht offensichtlich davon aus, daß die Pneumatisierung erst mit dem vollständig pneumatisierten Schädel abgeschlossen sei, wohingegen ich annehme, daß bei Tauben, ähnlich wie beim Turmfalk, die Pneumatisierung eine kürzere Zeit (nicht mehr als 6 Monate) in Anspruch nimmt, während der unterschiedlich weit pneumatisiert wird.

Um eine vergleichbare Übersicht der Ergebnisse von Harrison zu erhalten, habe ich seine Stadien (Harrison 1957a p. 21) approximativ der in dieser Arbeit verwendeten Stadieneinteilung (vgl. Abb.9) angeglichen (Tab.1). Aus der Tabelle kann entnommen werden, daß nur die Stadien 1 bis 4 als Jugend- bzw. Entwicklungsstadien gelten dürfen. Die Stadien 5 bis 7 treten sowohl bei Jung- als bei Altvögeln auf. Stadium 5 als das häufigste Stadium findet sich bei 74 % der Altvögel in der Periode Juli bis Dezember und bei 80 % der untersuchten Tauben unbekannten Alters in der Periode Januar bis Juni. Diese Prozentverteilung läßt den Schluß zu, daß sich in der Gruppe Januar–Juni noch einzelne vorjährige Vögel, vermutlich aus Spätbruten (Ringeltauben können in England im Oktober noch nisten, Murton 1965) befinden, die den Pneumatisationsprozeß noch nicht beendet haben. Stadium 7 kann von Jungvögeln bereits im ersten Lebensjahr erreicht werden (2 Ex. im November). Über das ganze Jahr verteilt ist dieses Stadium jedoch nur bei 8 % aller Tauben anzutreffen. Harrison erklärt sich das mit einer hohen Sterblichkeitsrate zwischen Stadium 5 und 7. Es ist aber eher zu vermuten, daß Stadium 7 deshalb so selten beobachtet

TABELLE 1. Verteilung der Stadien der von Harrison (1957a) untersuchten Ringeltauben *Columba palumbus* ($n = 775$) im Jahresverlauf. Die von Harrison benützte Stadieneinteilung wurde der in dieser Arbeit verwendeten (Stadien 1 bis 7) angeglichen. Dabei entsprechen meine Stadien folgenden Bezeichnungen Harrisons: 1 = A; 2 fehlt; 3 = B, C, D, 1; 4 = E, F, 2, 3; 5 = G, H, I, J, 4, 5, 6, 7; 6 = K, L, 9, 10; 7 = M. – *Distribution of stages of pneumatisation of Columba palumbus ($n = 775$) in the course of the year. The data used are from Harrison (1957a) and the stages of pneumatisation were modified to fit the definitions of this paper. Stage 1 of this paper = stage A of Harrison, stage 2 is missing, stage 3 = B, C, D, 1; stage 4 = E, F, 2, 3; stage 5 = G, H, I, J, 4, 5, 6, 7; stage 6 = K, L, 9, 10; 7 = M.*

		Stadien					
		1	3	4	5	6	7
Januar		–	–	–	19	1	4
Februar		–	–	–	41	7	3
März		–	–	–	44	8	2
April		–	–	–	40	3	2
Mai		–	–	–	20	4	4
Juni		–	–	–	16	6	–
Juli	ad.	–	–	–	65	13	5
	immat.	1	1	–	–	–	–
August	ad.	–	–	–	98	17	16
	immat.	–	4	4	1	–	–
September	ad.	–	–	–	92	16	12
	immat.	–	1	4	5	2	–
Oktober	ad.	–	–	–	33	7	5
	immat.	–	1	2	42	1	–
November	ad.	–	–	–	6	6	1
	immat.	–	–	6	34	–	2
Dezember	ad.	–	–	–	24	8	4
	immat.	–	–	1	10	1	–

wird, weil die meisten Tauben die Pneumatisierung schon im Stadium 5 oder 6 abbrechen.

KUCKUCK. Der Kuckuck scheint nicht vollständig zu pneumatisieren (Verheyen 1953). Nach meinen Befunden bleibt ein F1 offen. Dieses war bei einem noch nicht flüggen Jungvogel schon genauso weit entwickelt wie bei einem vorjährigen Vogel. Nach Verheyen kommen sowohl Individuen mit nur einem kleinen F1 über dem Wulst als auch solche mit einem von F1 abgetrennten F2 vor.

STRIGIFORMES. Alle adulten europäischen Eulenarten haben eine dicke Schädeldacke, die sehr stark pneumatisiert ist. Wie Stork (1976) nachweisen konnte, ist der Pneumatisationsprozeß bei den Eulen ähnlich wie bei den Singvögeln mit Erreichen der Adultgröße noch nicht abgeschlossen. Zu diesem Zeitpunkt sind erst die Schädelnähte verwachsen und die primäre Knochendecke pneumatisiert, so daß mit dem Flüggewerden in den meisten Fällen keine Fenster mehr sichtbar sind. Dies gilt nach meinem Material für Waldkauz, Zwergohr-eule und Waldohreule. Bei der Schleiereule kann sich der Prozeß etwas über die Zeit des Ausfliegens hinauszögern. Ein etwa 120 Tage altes Individuum (Alter durch Beringung gesichert) zeigt noch zwei Fenster auf den Frontalia an der Grenze zu den Parietalia, ebenso weist ein junger Steinkauz mit bereits geschlossenen Suturen noch zwei Fenster auf. Das scheinen jedoch Ausnahmen zu sein, denn drei etwa 70 Tage alte und eine 135 Tage alte Schleiereule (beides Ringvögel) zeigen bereits keine Fenster mehr. Nach dem Verschwinden der Fenster zieht sich die Pneumatisierung bei den Eulen, vergleichbar etwa mit den

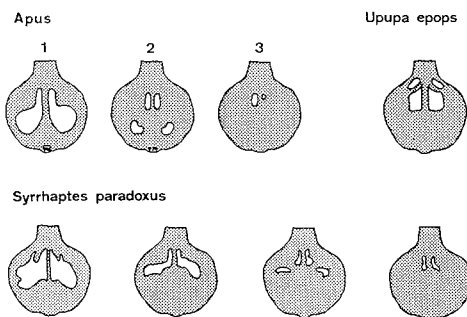


ABB. 8. Variationsmöglichkeiten im Pneumatisationsmuster adulter Alpen- und Mauersegler *Apus melba* et *A. apus* und Steppenöhner *Syrrhaptes paradoxus*. Pneumatisationsmuster des Wiedehopfs *Upupa epops*. – Variability in the pattern of pneumatization of *Apus melba*, *A. apus* and *Syrrhaptes paradoxus* and pattern of pneumatization of *Upupa epops*.

Corviden (vgl. S. 99), noch weiter hinaus, indem nach Stork (1976) 4 bis 5 zusätzliche Knochenschichten gegen innen ins Schädeldach eingebaut werden. Wie lange dieser Vorgang noch andauert, ist nicht untersucht worden.

NACHTSCHWALBE. Das Schädeldach der adulten Nachtschwalbe ist vollständig pneumatisiert. Die Pneumatisierung geht schnell vor sich. Bühler (1970) berichtet von einem Jungvogel, dessen Pneumatisierung mit der Endausbildung der Federn schon annähernd abgeschlossen war.

APODIDAE. Abbildung 8 gibt einen Überblick über die Variationsmöglichkeiten der Musterung des Schädeldachs bei adulten Alpen- und Mauerseglern. Bei beiden Arten kommen keine ganz pneumatisierten Stücke vor. *Apus apus*: Die Variabilität im Pneumatisationsmuster ist geringer als beim Alpensegler. Nur ein Schädel zeigte Stadium 2, alle anderen Stadium 1. Das Endstadium der Pneumatisierung wird schon früh erreicht. Zwei untersuchte Individuen mit Fontanellen zeigten schon das Muster 1. Das Occipitalfenster ist beim Mauersegler obligatorisch. – *Apus melba*: Von dieser Art konnten 35 Ex. mit durch Beringung gesichertem Alter von 2 bis 15 Jahren untersucht werden. Daraus ist ganz deutlich ersichtlich, daß keine Altersabhängigkeit im Pneumatisationsmuster besteht. Schon an sehr jungen Tieren mit noch nicht verwachsener Schädelkalotte konnte ich bereits Stadium 1 und 2 beobachten. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß zwischen Geschlecht und Pneumatisationszustand eine Beziehung besteht, indem die ♂ durchschnittlich etwas stärker pneumatisieren als die ♀.

	1	2	3	mittel
♀	40	8	–	1,2
♂	27	16	1	1,4

Die Occipitalfenster variieren stark in der Gestalt, sie treten sowohl im Muster 1 wie 2 auf. Das Occipitalfenster ist nicht obligatorisch, jedoch sehr häufig. Nur 10 Ex. (sowohl ♂ als ♀) waren occipital ganz pneumatisiert.

Im Gegensatz zu meinen Befunden an *Apus* beobachtete Johnston (1958) an einem amerikanischen Segler *Chaetura pelagica*, daß diesjährige Vögel bis zum Herbst größere unpneumatisierte Felder zeigten als Altvögel. Die Form der Fenster bei *Chaetura pelagica* ist sehr verschieden von unseren Seglern. Aber auch bei dieser Art existieren keine vollständig pneumatisierten Individuen.

CORACIIFORMES. Leider kann über diese interessante Ordnung aus Materialgründen nur sehr oberflächlich Auskunft gegeben werden. Die europäischen Vertreter der Bienenfresser und Racken besitzen zwei winzige F1, die aber zumindest beim Bienenfresser auch verschwinden können (Verheyen 1953). – Das Pneumatisationsbild des Eisvogels wurde schon beschrieben (Abb. 4), diese Art pneumatisiert nie vollständig, der Prozeß verläuft vermutlich sehr rasch und dürfte mit Abschluß des Knochenwachstums beendet sein. Adulte Vögel sind nicht stärker pneumatisiert als junge. So habe ich einen 178 Tage alten Eisvogel untersucht (Alter durch Beringung belegt), der schon stärker pneumatisiert war, als zwei adulte Vögel. – Der Wiedehopf kann, wie ein Schädel beweist, ganz pneumatisieren. Die meisten Stücke zeigen ein an die Limikolen erinnerndes Pneumatisationsbild (Abb. 8). Es ist die einzige mir bekannte Art, deren Pneumatisierung offensichtlich nach Schema A mit frei sichtbarer Valcellarrippe verläuft, obwohl sie nach Stingelin (1958) dorsale Frontbildungstendenz der Hemisphären aufweist.

PICIDAE, WENDEHALS. Auf die Spechte wurde schon früher hingewiesen. Alle untersuchten europäischen Arten außer dem Wendehals sind nur schwach pneumatisiert. Wie aus den Untersuchungen an noch nicht ganz ausgewachsenen Individuen hervorgeht, ist der Prozeß der Pneumatisierung mit dem Abschluß des Knochenwachstums beendet, nur der Wendehals verhält sich in dieser Beziehung anders. Ebenso wie bei den Singvögeln kann auch beim Wendehals eine ganz typische Pneumatisationsreihe beobachtet werden, die postembryonal durchlaufen wird. (Abb. 7). Nur spielt sich der Vorgang hier ausschließlich auf den Frontalia ab, die Partietalia sind schon sehr früh ganz pneumatisiert. Die Stadien 1 bis 3 fand ich ausschließlich bei diesjährigen Jungvögeln vom Juli bis Oktober vor. Die Stadien 4 bis 6 stammen entweder von gesicherten vorjährigen Individuen aus dem Frühjahr (♀ mit geradem Ovidukt) oder Vögeln unbestimmten Alters. Von den Betrachtungen ausschließen muß ich lediglich drei Exemplare vom Herbst – alles ♂ in den Stadien 4, 5 und 6 – deren Alter nicht bestimmt werden konnte. Von den 12 untersuchten Frühlingsexemplaren waren 7 ganz pneumatisiert und 5 befanden sich im Stadium 4 oder 5. Ich halte es für möglich, daß einzelne Individuen die Pneumatisierung nicht vollenden und auch als Adulte noch ein F1 im Schädeldach beibehalten. Der Pneumatisationsmodus des Wendehalses gehört eindeutig zur Pneumatisationsrichtung A, was wiederum die Zugehörigkeit dieser Pneumatisationsrichtung zur basalen Frontbildungstendenz bestätigt. Auch lassen sich am Wendehals in der Entwicklung des Pneumatisationsmusters alle Stadien der Pneumatisationsrichtung A nachweisen, so wie sich in der Ontogenese des Turmfalks alle Muster der Pneumatisationsrichtung B nachweisen ließen.

SCHLUSSFOLGERUNGEN. Zum Schluß dieses Abschnittes wird deutlich, daß, soweit untersucht, nur bei ganz wenigen Arten (Turmfalk, Tauben, Wendehals) die individuellen Unterschiede im Pneumatisationsmuster altersbedingt sind. In den weitaus meisten Fällen ist die Pneumatisierung mit der Endausbildung der Schädelkalotte schon abgeschlossen. Aber auch bei den drei erwähnten Ausnahmen sind die Parietalia immer schon sehr früh, etwa mit dem Flüggerwerden, pneumatisiert. Nachfolgende Veränderungen im Pneumatisationsmuster beschränken sich bei den Non-Passeriformes ausschließlich auf die Frontalia.

Zweiter Teil: Passeriformes

1. Zusammenhänge zwischen Pneumatisierung und Gehirnwachstum

Aus den postembryonalen Wachstumsvorgängen am Gehirn und am Schädeldach können Rückschlüsse auf den Einfluß des Gehirns auf die Pneumatisierung gezogen werden. Es ist das Verdienst von Stork (1967), als erster auf die Zusammenhänge zwischen dem von Sutter (1943) beschriebenen Übergewicht des juvenilen Singvogelgehirns und der Pneumatisierung hingewiesen zu haben. Untersuchungen von Stork (1976) haben ferner gezeigt, daß wohl auch die Eulen in ihrer Ontogenese eine Gehirnübergewichtsphase durchlaufen. Stork gelangte auf indirektem Wege, durch Volumenbestimmungen des Schädelcavums juveniler Exemplare zu dieser Aussage. Direkte Messungen am Gehirn selbst liegen vorläufig noch nicht vor. Ich beschränke mich deshalb im folgenden darauf, die Singvögel zu besprechen, obwohl anzunehmen ist, daß das Gesagte auch auf die Eulen ausgedehnt werden darf.

Am Schädeldach eines soeben ausgeflogenen Singvogels ist erst der Spalt zwischen den Hemisphären und die Lücke zwischen Hemisphären und Kleinhirn pneumatisiert. In diesem frühen Zustand ist das Wachstum des Cerebellums ungefähr abgeschlossen, die Hemisphären nehmen noch bis etwa einen Monat nach dem Ausfliegen an Gewicht zu (Sutter 1943).³ Haben Cerebellum und Hemisphären ihr Höchstgewicht erreicht, so beginnt ihr Volumen auf den Adultwert abzusinken. Ungefähr gleichzeitig dürften, wie auch Stork schreibt, die Pneumatisationsvorgänge einsetzen, da es nun gilt, den durch die Volumenverringerung des Gehirns entstandenen Spalt zwischen Gehirnoberfläche und Schädeldach auszufüllen. Wenn diese Annahme stimmt, sollte die Pneumatisierung dort ihren Anfang nehmen, wo der Volumenverlust nach Sutter (1943) zuerst auftritt, nämlich über dem Kleinhirn. In der weiteren Entwicklung dürfte die Pneumatisierung mit der Hirnmassenabnahme Schritt halten und zum gleichen Zeitpunkt beendet sein, zu dem das Gehirn den Adultwert erreicht hat. Ich vermute mit Stork (1972), daß die entscheidenden Einflüsse zur Einleitung der Pneumatisierung vom Schrumpfungprozeß des Gehirns ausgehen. Dabei läßt sich die Hypothese aufstellen, daß neues Knochenmaterial, welches schließlich zum Entstehen der zweiten Schädellamelle führt, nur dort gebildet wird, wo das Periost nicht mehr in festem Kontakt mit der Gehirnoberfläche steht. Fenster am adulten Schädeldach könnten demnach nur dann auftreten, wenn die Gehirnoberfläche aus irgendeinem Grunde mit der Schädeldachlamelle in Kontakt blieb. Das folgende Beispiel mag die Beziehung zwischen der Entstehung von Fenstern und dem Schrumpfprozeß des Gehirns veranschaulichen. Am pneumatisierten Schädeldach einiger Sammlungsstücke fand ich eingedrückte, unpneumatisierte Stellen. Man wird sich das Entstehen solcher Fenster so vorstellen müssen, daß das jugendliche Individuum gegen das einschichtige Schädeldach einen Schlag erhalten hat, durch welchen die dünne Knochenlamelle hinwärts eingedrückt worden ist. Bei der Entquellung des Gehirns und der dadurch eingeleiteten Pneumatisierung blieb die eingedrückte Stelle mit der Gehirnoberfläche in Kontakt und wurde deshalb nicht pneumatisiert.

In diesem Zusammenhang sind die *histologischen Vorgänge bei der Pneumati-*

³ Die Übergewichtsphase wurde von Sutter (1943) für den Star, die Amsel und die Rabenkrähe beschrieben und darf wohl ganz allgemein als Eigenart der Singvogelontogenese aufgefaßt werden.

sierung des Schädeldachs, wie sie Stork (1972) für Taube und Sperling beschrieben hat, von besonderem Interesse. Die pneumatischen Räume im spongiösen Adultknochen werden dabei durch Osteoklasten geschaffen. Diese Zellen bauen von den Haverschen Räumen aus (Verlaufstrecken feiner Blutgefäße) Teile des vom Periost frisch angelagerten Knochenmaterials fortwährend zur Schaffung von Hohlräumen wieder ab.

Die Taube ist unter den untersuchten Nicht-Singvögeln eine der wenigen Arten, bei der die Pneumatisierung noch nach dem Verwachsen der Schädelnähte weiterschreitet (vgl. S. 69). Da das Gehirn der Tauben keine Übergewichtsphase durchläuft und ihm die Schädeldecke nach dem Verwachsen der Suturen bereits dicht angepaßt aufliegt, kann eine weiterschreitende Pneumatisierung, die ja neben Knochenabbau immer auch Knochenzuwachs bedeutet, nur gegen außen erfolgen. Eine gegen innen gerichtete Pneumatisierung würde das Gehirn unter Druck bringen. Die histologischen Untersuchungen von Stork haben dies bestätigt. Bei den Tauben, deren jugendliches Schädeldach von feinen Blutgefäßen durchzogen ist, erweist sich das äußere Periost als einzige knochenbildende Schicht. Durch seine Tätigkeit verdickt sich die Schädeldecke meßbar gegen außen. Das innere Periost zeigt keine Aktivität. Neben dem neu angelagerten Knochenmaterial wird bei *Columba* auch die bereits bestehende Knochenschicht in den Abbauprozess der Osteoklasten mit einbezogen. Diese Art der Pneumatisierung ist wohl noch für andere Nicht-Singvögel typisch, die keine Gehirnübergewichtsphase durchmachen und trotzdem nach Abschluß des Größenwachstums des Schädels noch weiter pneumatisieren. Das innere Periost dürfte seine Aktivität beim Verschuß der Suturen einstellen, es bleibt aber nachzuprüfen, ob es nicht doch noch an bestimmten Stellen eine Zeit lang aktiv bleibt z. B. zum «Auspistolern» der Lücken zwischen den Hemisphären einerseits und den Hemisphären und dem Kleinhirn andererseits.

Beim Haussperling liegen die Verhältnisse anders. Hier *erfordert* die nach dem Verschuß der Schädelnähte erfolgende Gehirnmassenabnahme geradezu einen Knochenzuwachs gegen innen, soll das Gehirn fest eingebettet werden. So zeigt sich denn auch bei *Passer* das innere Periost als das einzige osteogene Schicht. Im Gegensatz zur Taube ist hier der noch nicht pneumatisierte Knochen nicht von Blutgefäßen durchzogen. Blutgefäße erstrecken sich nur in das neu entstehende Knochenmaterial, die primäre Knochendecke wird deshalb hier vom Abbau durch Osteoklasten nicht betroffen.

2. Zum Problem unvollständiger Pneumatisation am Schädeldach adulter Sperlingsvögel

Von verschiedenen Singvogelarten ist bekannt oder wird vermutet, daß sie den Pneumatisationsprozeß abbrechen, bevor sie Stadium 7 erreicht haben. Unter den europäischen Arten gehören Kleiber (Stresemann cit. in Chapin 1949), Schwalben und Goldammer (Winkler 1976) dazu. Viel größer ist jedoch die Zahl außer-europäischer nicht vollständig pneumatisierender Passeriformes. Beispiele dafür werden vor allem in der amerikanischen Literatur beschrieben. Leider geht aus diesen Angaben nicht immer klar hervor, ob bei der betreffenden Art der Schädel nie oder selten Stadium 7 erreicht oder ob die Pneumatisierung nur sehr langsam verläuft und schließlich doch bis zu Stadium 7 führt. In der Folge will ich zuerst die Beispiele unvollständiger Pneumatisation aus der Literatur aufzählen und auf die Theorien, die diesen Zustand zu erklären versuchen, eingehen. An-

schließlich sollen die nicht Stadium 7 erreichenden europäischen Arten sowie Einzelfälle unvollständiger Pneumatisierung besprochen werden. Zum Schluß des Kapitels möchte ich in der Diskussion auf die Frage eingehen, ob zu erwarten ist, daß adulte nicht vollständig pneumatisierte Vögel, noch fertig pneumatisieren.

2.1. Außereuropäische Arten mit unvollständiger Pneumatisation

FURNARIIDAE. Nach Miller (1946) pneumatisieren möglicherweise die Vertreter der ganzen Familie nie vollständig. 1955 (p. 500) bemerkt derselbe Autor, daß *Synallaxis albescens* sehr langsam pneumatisiere, erwähnt jedoch nicht, daß die Art nie fertig pneumatisieren könne. In einer weiteren Arbeit liest man (1963), *Synallaxis azarae* pneumatisiere wohl ähnlich wie *Synallaxis albescens*, also sehr langsam. Von einigen *Cranioleuca erythrops*, *Premnoplex brunnescens* und *Syndactyla subalaris* mit partiell pneumatisiertem Schädel ist das Alter nicht genau bekannt, Miller (1963) sagt lediglich, daß einzelne Stücke schon brutreif waren. Wetmore (1926) sammelte 4 *Anumbius annumbi* (1 Paar mit 2 Jungen) und bemerkt dazu, das ♀ sei genauso schwach pneumatisiert gewesen, wie die beiden Jungvögel, das ♂ war anscheinend ganz pneumatisiert.⁴

TYRANNIDAE. *Empidonax hammondi* kann nach Johnson (1963) auch als Altvogel nach der ersten Brutmauser noch Fenster beibehalten. Die meisten Vögel dieser Art kehren jedoch schon mit pneumatisiertem Schädel aus dem Winterquartier zurück. Ein großer Teil von *Empidonax difficilis* und *E. flavescens* (Johnson 1974) pneumatisiert vermutlich nie vollständig. Von brütenden *E. difficilis* hatten 85 % (134 von 158) und von *E. flavescens* 89 % (33 von 37) nicht fertig pneumatisierte Schädel. Da erstjährige *E. difficilis* im Durchschnitt schwächer pneumatisiert sind als über ein Jahr alte Vögel, nimmt Johnson an, Fenster bei Altvögeln seien eher das Resultat eines verlangsamten Prozesses als einer frühzeitig abgebrochenen Pneumatisierung. Er meint, die Pneumatisierung würde im ersten Lebensjahr noch nicht abgeschlossen. Von den beiden Unterarten *E. d. difficilis* und *E. d. hellmayri* schreitet bei letzterer sowohl die Mauser wie die Pneumatisierung schneller voran. Eine dritte Unterart *E. d. insulicola* pneumatisiert wesentlich langsamer als die beiden schon erwähnten Subspecies. – *Myiopagis viridicata* wurde von Grant (1966) und McNeil (1967) untersucht. Ersterer fand unter den in Westmexico und den anschließenden Tres-Marias-Inseln gesammelten Individuen nur teilweise pneumatisierte Individuen vor. Selbst die brütenden Vögel, alle mindestens ein Jahr alt, waren zum größten Teil unpneumatisiert. Entsprechend den oben zitierten Befunden an *Empidonax difficilis insulicola* fand Grant bei den Inselvögeln von *Myiopagis viridicata* schwächere Pneumatisation als bei den Festlandvögeln. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen aus Mexico beschreibt McNeil seine in Venezuela gesammelten Stücke dieser Art als ganz pneumatisiert. – *Myiornis ecaudatus* liefert einen weiteren Anhaltspunkt für unvollständige Pneumatisation bei Tyranniden. McNeil & Martinez (1967) stellten in Venezuela bei einem zwei Nestlinge fütternden Paar unvollständige Pneumatisation fest. Die Art kann aber auch schon früh geschlechtsreif werden und es ist deshalb nicht gesagt, daß die beiden Altvögel die Pneumatisierung nicht noch beendet hätten. *Phylloscartes oustaleti* pneumatisiert nach Davis (1947) sehr langsam. Davis rechnet mit einer Pneumatisationsdauer von möglicherweise zwei Jahren. – Bei den Arten *Idioptilon granadense* (*Euscarthmornis granadensis*), *Mionectes striaticollis*, *Mionectes olivaceus* und *Elaenia obscura* konnte Miller (1963) nur Individuen mit unvollständig pneumatisiertem Schädeldach finden, obwohl alle untersuchten Vögel bereits brüteten. Die ersten zwei Arten pneumatisieren nach Miller möglicherweise nie vollständig.

⁴ Andere Vogelfamilien, von denen Miller (1963) den Pneumatisationszustand beschreibt, werden in dem hier besprochenen Zusammenhang von Grant (1966) und McNeil & Martinez (1967) zitiert. Es handelt sich um Vertreter der Dendrocolaptidae, Turdidae, Icteridae und Thraupidae. (Der Vollständigkeit halber könnten an dieser Stelle aus Miller (1963) auch noch Arten aus der Familie der Parulidae, Fringillidae, Troglodytidae und Cotingidae zitiert werden). Das Miller zur Verfügung stehende Material war aber für präzise Aussagen über den Pneumatisationsprozeß zu gering, so hat er selbst auch keine konkreten Schlüsse aus diesen Einzeldaten gezogen.

TROGLODYTIDAE. Unter den Troglodytiden untersuchte Selander (1964) die Gattung *Campylorhynchus*. Dabei stieß er auf sehr große Unterschiede in der Pneumatisationsdauer. Sehr langsam pneumatisieren die Arten *Campylorhynchus griseus chiapensis*, *C. jocusus* und *C. megalopterus* (Vögel mit Frühjahrsfenstern können adult oder juvenil sein). Ein Teil der Adulten dieser drei Arten erreicht wohl nie Stadium 7. Am schnellsten beendet *C. brunneicapillus* die Pneumatisierung, nämlich nach etwa einem halben Jahr, bei *C. rufinucha humilis*, *C. gularis* und *C. zonatus* erfolgt der Abschluß nach etwa 8 bis 9 Monaten. Selander bringt die unterschiedliche Pneumatisationsdauer in Zusammenhang mit dem Alter, in welchem die einzelnen Arten zu brüten beginnen. Die schnell pneumatisierenden Arten *C. brunneicapillus*, *C. rufinucha* und *C. gularis* brüten normalerweise schon in ihrem ersten Lebensjahr mit etwa 11 Monaten. *C. megalopterus* und *C. zonatus* brüten selten schon im ersten Jahr und *C. jocusus* und *C. gularis chiapensis* brüten wenigstens zu einem hohen Prozentsatz im ersten Jahr noch nicht, bei ihnen verläuft auch die Pneumatisierung sehr langsam oder wird gar nicht vollendet.

REMIZIDAE. In dieser Familie wird die Gattung *Anthoscopus* als nicht vollständig pneumatisierend genannt (White 1948, Chapin 1949). Chapin hält es nicht für ausgeschlossen, daß auch adulte Beutelmäusen noch Fenster beibehalten könnten, was aber von B. Leisler (mündl.) nicht bestätigt wird.

CERTHIDAE. Nach Chapin (1917, 1949) und White (1948) pneumatisiert die Gattung *Salpormis* nur unvollständig.

EMBERIZIDAE (GALAPAGOSFINKEN). Nach Bowman (1961) scheint in der Gruppe der Galapagosfinken die Grundtendenz zu bestehen, die Pneumatisation nur unvollständig auszubilden. Leider besitzt er keine Individuen bekannten Alters, so daß weder die Möglichkeit zur Altersdatierung nach den einzelnen Stadien besteht, noch dazu, wann der Vorgang normalerweise abgeschlossen ist. Der Pneumatisationsprozeß dauert möglicherweise sehr lange. Nur etwa 38 % von *Geospiza fortis* und *G. magnirostris* scheinen vollständig zu pneumatisieren. Von 5 Gefangenschaftsvögeln bekannten Alters besitzen 2 *Geospiza fuliginosa* (3- und 4jährig) noch zwei Parietalfenster. Von drei *Geospiza scandens* besitzt ein 1,6 Jahre alter Vogel noch zwei größere Parietalfenster, ein 6 Jahre alter 2 winzige Parietalfenster und ein weiterer 6jähriger Fink 3 Occipitalfenster.

DREPANIDIDAE. Die Vertreter dieser Familie beenden die Pneumatisierung zum allergrößten Teil innerhalb von 6 Monaten (Baldwin 1953). Einzelne der untersuchten Vögel jedoch (5 von 174), nämlich 4 *Viridonia virens* und ein *Himatione* hatten ihre Fenster noch über das zweite Lebensjahr hinaus behalten.

ICTERIDAE. Nach Selander (1958) schließt *Quiscalus mexicanus* die Pneumatisierung nicht im ersten Jahr ab, einige Individuen behalten sogar zeitlebens Fenster bei. Unpneumatisierte Stellen am Adultschädel scheinen auch bei *Agelaius tricolor* (De Haven, Cragg & Miller 1974 und Payne 1969a) und *Agelaius phoeniceus* (Payne 1969a) vorzukommen.

PLOCEIDAE. Es ist schon lange bekannt, daß die ganze Unterfamilie der *Viduinæ* Stadium 7 nie erreicht (Chapin 1917, 1949, 1954; White 1948; Payne 1967). Auch bei der ebenfalls nistparasitären *Anomalospiza imberbis* bleiben bis ins Alter Fenster erhalten (Chapin 1954). Die Befunde an *Quelea quelea* (Disney & Marshall 1956) lassen nur Vermutungen darüber zu, ob wirklich ein Teil der adulten nicht fertig pneumatisiert. Bei dieser Art wurden brütende Individuen mit Fenstern angetroffen. Disney & Marshall schreiben jedoch, daß *Quelea quelea* schon vor der Vollendung ihres ersten Lebensjahres brüten kann, was die Fenster bei brütenden Altvögeln erklären könnte.

PASSERIDAE. Payne (1969b) entdeckte bei *Sporopipes frontalis* teilweise unpneumatisierte Altvögel. Payne (1968) vermutet auch, daß *Pseudonigrita arnaudi* nur zum Teil fertig pneumatisiert, da er brütende Individuen mit Fenstern angetroffen hat. Er hält jedoch für diese Art eine sehr lange Pneumatisationsdauer von über einem Jahr für normal.

2.2. Erklärungsversuche für unvollständige Pneumatisation

Payne (1967) betrachtet die bei nistparasitären Ploceiden auftretenden Fenster, die ja im allgemeinen ein Zeichen für Jugendlichkeit sind, als Neotenie. Er sieht auch in der kryptischen Färbung wenigstens der ♀ nistparasitärer Vögel (Anatidae, Cuculidae, Indicatoridae, Icteridae und Ploceidae) ein Beispiel für

Neotenie, indem er annimmt, diese Färbung habe sich aus den Jugendkleidern entwickelt.

Bowman (1967) erklärt sich die Fenster der adulten Galapagosfinken als Anpassungserscheinung an das Körnerfressen. Nach seinen Untersuchungen bleibt nämlich der Schädel genau in demjenigen Bereich des Schädeldachs unpneumatisiert, in welchem sich beim Beißvorgang transversale und longitudinale Zug- und Druckkräfte überkreuzen (die letzten Fenster liegen bei den Galapagosfinken, wie bei unseren Schwalben, in der parietalen und nicht in der frontalen Region des Schädeldachs). Er stützt sich dabei auf eine Vermutung Harrisons (1949), wonach die Fenster dank ihrer speziellen Knochenstruktur⁵ unter Druck nachgeben könnten, was bei starker Zug- und Druckbeanspruchung des Schädels von Vorteil wäre. Dem Einwand, daß auch insektenfressende, also nicht kräftig beißende Galapagosfinken (*Certhidea olivacea*, *Camarhynchus pallidus*) Fenster beibehalten, begegnet Bowman mit dem Argument, die Fenster seien Erbgut archaischer Geospizinen und hätten die ungewöhnliche Art der Nahrungssuche mit Werkzeugen bei *Camarhynchus pallidus* begünstigt. Mit der Anpassungstheorie läßt sich jedoch nicht erklären, warum nicht alle Individuen derselben Art im gleichen Umfang Fenster besitzen, obwohl ihr Schädeldach in derselben Weise beansprucht wird.

Die schwache Pneumatisierung der Inselrassen von *Myiopagis viridicata* (Grant 1966) und *Empidonax difficilis* (Johnson 1974) sieht Grant (1966) im Zusammenhang mit den stabilen Klimabedingungen auf Inseln. Er hält auch die Fenster der Galapagosfinken für klimabedingt. McNeil (1967) hingegen schließt aus der unterschiedlich entwickelten Pneumatisation von *Myiopagis viridicata* in Venezuela (McNeil 1967) und Mexico (Grant 1966) auf eine geographische Variabilität des Pneumatisationszustandes.

Selander (1964) hat an Troglodytiden der Gattung *Campylorhynchus* herausgefunden, daß diejenigen Arten, die langsamer pneumatisieren oder die Pneumatisierung nie vollenden, altersmäßig später zu brüten beginnen. Eine verlangsamte Pneumatisierung bei Passeriformes sei demnach mit einem späteren Eintritt der Jungvögel in den brütenden Teil einer Vogelsondschaft verbunden. Ich kann diese Theorie für die Singvögel im ganzen nicht beurteilen, möchte aber darauf hinweisen, daß die einzigen Singvögel, die in Mitteleuropa im zweiten Lebensjahr noch nicht mit dem Brutgeschäft beginnen – nämlich die Corviden – auch mit Abstand am langsamsten pneumatisieren (vgl. Kapitel 6).

Nach diesen vorwiegend der amerikanischen Literatur entnommenen Befunden läßt sich noch keine endgültige Aussage darüber machen, wie weit das Phänomen unvollständiger Pneumatisation bei Singvögeln verbreitet ist. Mit Sicherheit kann erst dann angegeben werden, ob eine Art nur langsam pneumatisiert oder zeitlebens nie Stadium 7 erreicht, wenn folgende Bedingungen erfüllt sind:

wenn der Verlauf und die Dauer der Pneumatisierung durch eine lückenlos-chronologische Folge von den Anfangs- bis zu den Endstadien belegbar ist,

wenn ein umfangreiches Material zur Untersuchung vorliegt, in welchem ein hoher Prozentsatz adulter Vögel, deren Alter nach andern Kriterien als denen der Pneumatisation bestimmt wurde, nicht ganz pneumatisiert ist,

⁵ «The transparent windows that are left in certain species are a very different matter and do not appear to conform to any known developing bone and where they join with the developed bone, there occurs a thin zone of rounded cartilaginouslike cells» (Harrison 1949 p. 63).

wenn beringte Vögel bekannten Alters untersucht werden können oder
wenn bei einer Vogelart an umfangreichem Material noch nie fertig pneumatisierte Exemplare festgestellt worden sind.

2.3. Europäische Arten mit unvollständiger Pneumatisation

RAUCH- UND MEHLSCHWALBE. Von 1334 nach Gefiedermerkmalen adulten, im Herbst untersuchten, also mindestens ein Jahr alten Mehlschwalben waren 4 % und von 543 adulten Rauchschnäbeln 29 % nicht fertig pneumatisiert. Da diese Ergebnisse an einem umfangreichen Material gewonnen wurden, berechtigen sie zur Aussage, daß ein großer Teil adulter Rauchschnäbeln und Mehlschwalben nie fertig pneumatisiert (Abb.44).

KLEIBER. Schon 1921 erkannte Stresemann (cit. in Chapin 1949), daß der Kleiber zeitlebens eine zentralgelegene, unpneumatisierte Stelle auf dem Schädeldach beibehält (Abb.9). Er ist die einzige europäische Singvogelart, von der mir keine pneumatisierten Schädel bekannt sind.

GOLDAMMER. Von 26 untersuchten, adulten freilebenden Goldammern, mit durch Beringung gesichertem Alter, waren 14 Ex. im Alter von 1 bis 4 Jahren nicht fertig pneumatisiert (Stadien 5 und 6) (Winkler 1976).

FICHTENKREUZSCHNÄBEL. Ich erwähne die Art hier nur deshalb, weil McCabe & McCabe (1933) glauben, bei adulten Kreuzschnäbeln *Loxia curvirostra bendirei* nicht fertig pneumatisierte Exemplare gefunden zu haben und in diesem Zusammenhang von Grant (1966) und McNeil & Martinez (1967) zitiert werden. Ich habe selbst 202 adulte Kreuzschnäbel untersucht, deren Alter anhand des Mauserzustandes und des Brutflecks bestimmt wurde. Nur 5 der 202 Vögel hatten nicht fertig pneumatisiert: 4 Ex. befanden sich im Stadium 6; davon waren die 3 ♀, zwei mit ausgeprägtem Brutfleck, eines mit abgetragenen Adultgefieder in Schirmfedermauser, ferner ein ♂ mit roten und orangen Federn in fortgeschrittener Handschwingenmauser (HS4). Ein brutfähiges ♀ (Sektionsbefund) befand sich im Stadium 5. Möglicherweise handelte es sich dabei zum Teil um Winterjunge, also vorjährige Vögel, die ihre Pneumatisierung im Herbst beendet hätten. Wie bekannt wurde (Berthold & Gwinner 1972), können Kreuzschnäbel schon in ihrem ersten Lebensjahr brutfähig sein. In Anbetracht dessen wäre es nicht verwunderlich, wenn sie die Pneumatisierung in dieser Zeit (etwa 6 Monaten) noch nicht vollendet hätten.

2.4. Diskussion

Darf man erwarten, daß unvollständig pneumatisierte Altvögel noch fertig pneumatisieren? Die zur Pneumatisierung erforderliche Zeitspanne kann für jede Singvogelart relativ genau angegeben werden. Setzt man die Pneumatisierung in Beziehung zum Jahresverlauf, so kann man die Regel aufstellen, daß von dem Zeitpunkt an, der sich durch Addition der arteigenen Pneumatisierungsdauer zum letztmöglichen Ausfliegedatum ergibt, nur noch pneumatisierte Individuen gefangen werden. So kehren z. B. die Rohrsänger (Pneumatisierungsdauer 5 bis 6 Monate), deren letzte Junge bei uns etwa Ende August ausfliegen, im April ausschließlich mit vollständig pneumatisiertem Schädel ins Brutgebiet zurück. Amseln, die eine Pneumatisationsdauer von 6 bis 7 Monaten aufweisen und bei denen die letzten Jungen im September ausfliegen, können noch im März mit Stadium 6 angetroffen werden. Wenn also die Pneumatisierung bei allen obligatorisch Stadium 7 erreichenden Arten zeitlich begrenzt ist, wäre zu erwarten, daß dies auch bei Arten, bei denen nicht alle Individuen fertig pneu-

matisieren, der Fall ist. Bei ihnen würde der Pneumatisationsvorgang nach Ablauf der artemischen Pneumatisationsdauer abgebrochen, einerlei ob nun Stadium 7 erreicht worden ist oder nicht. Wenn diese Annahme stimmt, sollte man unter den Altvögeln aller Jahresklassen dieselbe Stadienverteilung finden. Dies trifft nach dem kleinen mir zur Verfügung stehenden Material zu. So habe ich eine 13 und eine 14 Monate alte Mehlschwalbe, beide im Stadium 6 und eine drei Jahre alte Mehlschwalbe, ebenfalls im Stadium 6 untersucht. Unter den Goldammern fand ich zwei einjährige und zwei dreijährige im Stadium 5 und 5 einjährige, eine dreijährige und 4 vierjährige im Stadium 6.

Der Grund für einen vorzeitigen Abbruch der Pneumatisierung ist schwer einzusehen. Die Neigung zu unfertiger Pneumatisation könnte populationsbedingt sein oder unter der Wirkung exogener Faktoren manifest werden (z. B. Nahrung, Klima).

3. Die Sonderstellung des Occipitalfensters

Für diese kurze Übersicht habe ich präparierte Schädel aus meiner Sammlung sowie Daten von B. Leisler (briefl., Rohrsänger und Beutelmeise) verwendet. Die Auswahl der behandelten Arten ist auf das zufällig vorhandene Material beschränkt.

Schon bei den Non-Passeriformes zeigte sich die Sonderstellung der Occipitalfenster im Pneumatisationsprozeß. Das gilt auch für die Singvögel. Die Pneumatisierung der occipitalen Schädelregion kann unabhängig von der des restlichen Schädeldaches erfolgen; wenn die Region um das Kleinhirn schon lange pneumatisiert ist, können über dem Kleinhirn selbst noch Fenster erhalten bleiben. In der Regel sind die Occipitalfenster ab Stadium 2 oder 3 pneumatisiert, das trifft für folgende Arten zu: Baumpieper, Wasserpieper, Zaunkönig, Heckenbraunelle, Hausrötel, Rotkehlchen, Gartengrasmücke, Mönchsgrasmücke, Meisen, Goldammer, Rohrammer, Buchfink, Finken der Gattung *Carduelis* und Feldspatz.

Folgende Arten können bis ins Stadium 4 oder 5 noch Fenster beibehalten: Schafstelze, Bachstelze, Braunkehlchen, Wintergoldhähnchen, Trauerschnäpper und Kreuzschnabel. Eine erstaunlich hohe Anzahl von Arten weist jedoch auch im Stadium 7 (Kleiber Stadium 6) noch Fenster über dem Cerebellum auf: Schwalben, Wasseramsel, Amsel, Singdrossel, Rohrsänger, Fitis, Zilpzalp, Waldlaubsänger, Sommergoldhähnchen, Beutelmeise, Kleiber, Gimpel, Kernbeißer und Hausspatz.

Viele der im Stadium 7 untersuchten Tiere waren Herbstjunge im ersten Kalenderjahr und es ist nicht auszuschließen, daß sie die Occipitalfenster noch fertig pneumatisiert hätten. Im Grunde genommen ergibt sich hier wieder die gleiche Fragestellung wie im Falle der Fenster im Frontalbereich adulter Passeres. Ich nehme an, daß bereits im Stadium 7 stehende Individuen oder zumindest über ein Jahr alte adulte Vögel noch bestehende Occipitalfenster nicht mehr pneumatisieren. Diese Annahme wird durch einige adulte Vögel, deren Alter durch Beringung gesichert ist, bestätigt, so durch eine einjährige Mehlschwalbe, vier einjährige und eine vierjährige Rauchschnäpper, eine zweijährige Wasseramsel und eine vierjährige Amsel. Das heißt, das Vorhandensein von Occipitalfenstern am sonst ganz pneumatisierten Schädel darf nicht als Kriterium für die Bestimmung «diesjährig» verwendet werden.

Die Fenster liegen bei den Passeriformes wie bei den Non-Passeriformes über

dem Rücken der Windungen des Cerebellums. Im Stadium 1 haben die meisten Singvögel 4, seltener 5 Occipitalfenster; bei Arten, die bis ins Stadium 7 noch Occipitalfenster beibehalten, sind es mit Ausnahme der Schwalben nur noch 1 oder 2, ganz selten 3.

4. Pneumatisationsmuster und Stadieneinteilung

Für den Fall einer reinen Altersbestimmung genügt es zu kontrollieren, ob ein gefangener Vogel noch unpneumatisierte Stellen aufweist. Will man sich jedoch zu Vergleichszwecken die Pneumatisationsstadien gefangener Vögel notieren, ist es von Vorteil, eine Tabelle zur Hand zu haben, mit deren Hilfe ein beobachtetes Pneumatisationsmuster einem Stadium zugewiesen werden kann. In einer früheren Arbeit (1972a) habe ich im Sinne einer vorläufigen Mitteilung den Pneumatisationsverlauf der Singvögel nach drei möglichen Verlaufsarten in die Modi A, B und C aufgeteilt. Inzwischen bin ich zur Ansicht gelangt, daß eine derartige Trennung der verschiedenen Pneumatisationsweisen zu schematisiert und den Tatsachen nicht gerecht wird. Ich glaube, man kommt der Wirklichkeit näher, wenn man die innerhalb einer Art oder Artengruppe am häufigsten anzutreffenden Pneumatisationsmuster als für diese Gruppe typisch beschreibt und vom Versuch absieht, diese Muster gruppieren zu wollen.

Es sei an dieser Stelle an die im ersten Teil erwähnten zwei Evolutionsrichtungen der Massensteigerung der Hemisphären (Stingelin 1958) und deren Einfluß auf das Pneumatisationsmuster erinnert. Ich habe dort darauf hingewiesen, daß bei basaler Frontbildungstendenz mit occipitalwärts verlagertem Wulst die Vallecularrippe von der pneumatisierten Interorbitalbrücke gegen occipital abgerückt und dadurch frei sichtbar wird. Bei dorsaler Frontbildungstendenz mit nach lateral und frontal hin ausgedehntem Wulst fällt die Vallecularrippe mit der Interorbitalbrücke zusammen und nur ihre Schenkel können frei sichtbar werden. Entsprechend der dorsalen Frontbildungstendenz der Singvögel fand ich bei keiner Art eine frei sichtbare Vallecularrippe vor. Die Schenkel der Vallecularrippe sind jedoch in den Anfangsstadien der Pneumatisationsreihe des Drosseltypus gut ausgebildet.

In Abbildung 9 sind die Variationsmöglichkeiten im Pneumatisationsmuster und die verschiedenen Pneumatisierungstypen zusammengestellt.

GRUNDTYPUS. Der größte Teil der Singvögel durchläuft während der Pneumatisierung Stadien, deren Muster in dieser Reihe dargestellt sind. Damit sei aber nicht gesagt, daß sich die Muster der andern Pneumatisationsreihen vom Grundtypus ableiten lassen. Gewisse Zeichnungen kommen bei einzelnen Arten besonders häufig vor, bei andern wiederum sind die Muster beliebig untereinander abtauschbar. Die Pneumatisationsbilder des Grundtypus können bei folgenden Gruppen und Arten angetroffen werden: Motacillidae, Prunellidae, Turdidae, Sylviidae, Muscicapidae (außer *Regulus*, bei *Turdus* kommt auch der Drosseltypus häufig vor), Bartmeise, Emberizidae, Fringillidae (ohne *Coccothraustes*⁶), *Passer* (die Pneumatisationsweise des Haussperlings ist ausführlich in Nero 1951 dargestellt).

DROSSELTYPUS. In dieser Reihe wurden Muster aufgenommen, die vornehmlich bei Drosseln der Gattung *Turdus* zu beobachten sind (eventuell noch bei

⁶ Vom Kernbeißer liegt zur Darstellung des Pneumatisationsverlaufes zu wenig Material vor. Er wurde deshalb aus den Betrachtungen ausgeklammert.

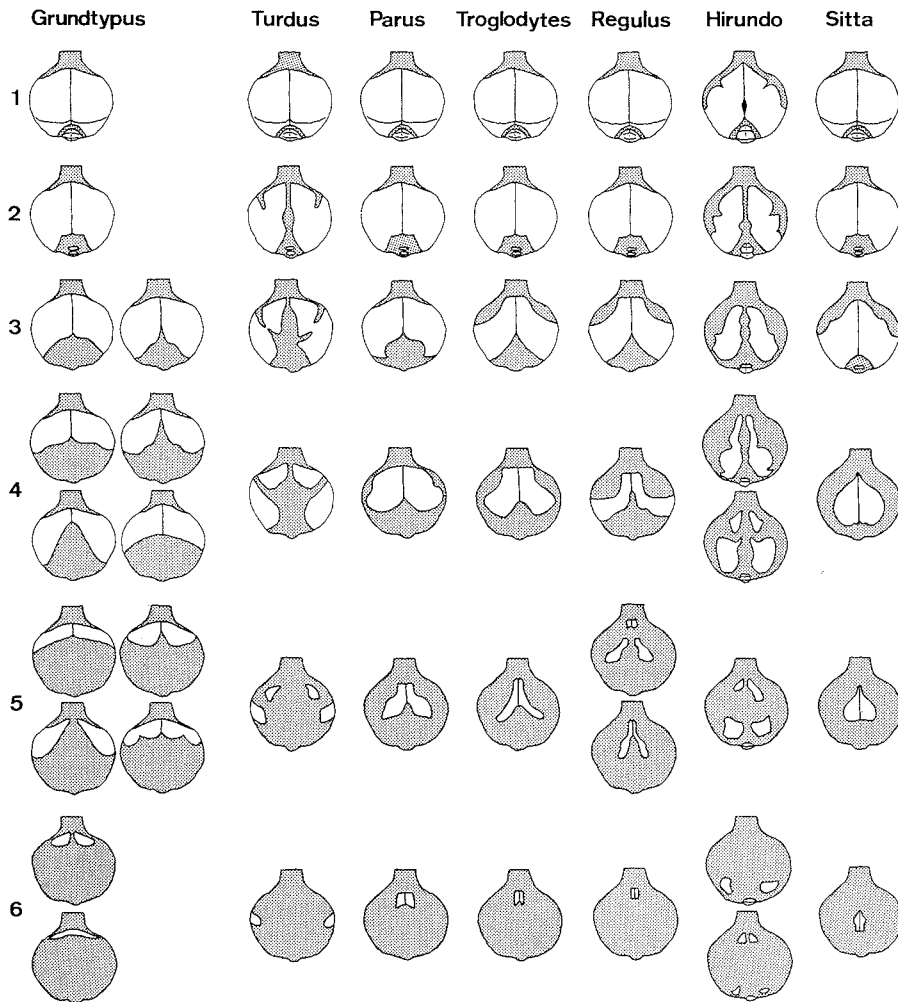


ABB. 9. Jugendentwicklung der Pneumatisation bei den Singvögeln *Passeriformes*, dargestellt in 6 Stadien (Stadium 7 bezeichnet den vollständig pneumatisierten Schädel und ist hier nicht abgebildet) und aufgeteilt in 7 Pneumatisationstypen. Nach dem Grundtypus pneumatisieren die meisten der untersuchten Singvögel. Die andern 6 Pneumatisierungstypen sind nach den Gattungen, bei welchen sie entdeckt wurden und am häufigsten zu beobachten sind, genannt. Innerhalb der Stadien 3 bis 6 sind die am häufigsten auftretenden Variationsmöglichkeiten eines Typus dargestellt. — *Process of pneumatisation in juvenile passeriformes. 6 stages of pneumatisation (stage 7, the fully pneumatised skull roof, is not illustrated) for each of 7 different types of pneumatisation are given. Most passerine species studied, follow the «Grundtypus». The other 6 types are labelled according to the genus in which they are most regularly. The most frequent variations in stages 3–6 are illustrated in each type.*

der Wasserramsel und beim Neuntöter). Drosseln können aber auch Pneumatisationsmuster des Grundtypus durchlaufen (vgl. auch Stork 1967). Das Typische an der Drosselpneumatisationsreihe ist die ab Stadium 3 oder 4 erfolgende Auf-

teilung in 4 Fenster, die durch 2 von der Stirnseite her gegen die Mittelrippe wachsende pneumatische Fortsätze gebildet werden. Diese sind z. B. auch bei den Schwalben ausgebildet, sie sind dort allerdings durch die schon früh von der Seite her erfolgende Pneumatisierung nicht so augenfällig, führen jedoch auch zu einer Vier-Fensterung des Schädeldaches.

MEISENTYPUS. Die Pneumatisationsweise der Meisen (Schwanzmeise, Tannenmeise, Blaumeise und Kohlmeise) verläuft größtenteils nach diesem Schema, es können indes auch Muster des Grundtypus beobachtet werden. Auffällig an der Meisenreihe ist die im Stadium 4, selten 3 einsetzende seitliche Pneumatisierung, die dann zu ähnlichen Mustern wie bei Goldhähnchen und Zaunkönig führt.

ZAUNKÖNIGTYPUS. Der Zaunkönig zeigt während der Pneumatisierung Muster, die denen der Meisen und der Goldhähnchen gleichen. Die seitliche Pneumatisierung beginnt früher als bei den Meisen (Stadium 3), führt jedoch beim Zaunkönig im Stadium 5 oder 6 nicht zu einer Vier-Fensterung wie bei *Regulus*, da die lateralen Schenkel der Fenster, schon bevor es zu ihrer Aufteilung käme, pneumatisiert werden.

GOLDHÄHNCHENTYPUS. Die Aufteilung in vier Fenster bei den Goldhähnchen erfolgt von frontal und der Seite her wie letztlich auch bei den Schwalben und Drosseln. Die Mittelnäht ist zu diesem Zeitpunkt aber noch nicht in ihrer ganzen Länge breit pneumatisiert, so daß auch im Stadium 6 die letzten Fenster sehr nahe beieinander zu liegen kommen (Pneumatisationsmuster bei *Regulus* siehe auch Hogstad 1971 und Lebermann 1970). Der Meisen-, Zaunkönig- und Goldhähnchentypus zeichnet sich durch das im Stadium 4 oder 5 im typischen Fall entstehende verkehrte Herzmuster aus.

SCHWALBENTYPUS. Die Schwalben (*Hirundo rustica* und *Delichon urbica*) pneumatisieren schon im Stadium 2 die Mittelnäht so breit wie die Drosseln, gleichzeitig beginnt die Pneumatisierung von der Seite gegen die Mittelnäht, was im Stadium 3 und 4 zu zwei fast parallelen Fenstern auf der Schädeloberfläche führt. Nach der Aufteilung in vier Fenster werden im Stadium 6 die frontalen vor den occipitalen geschlossen.

KLEIBERTYPUS. Diese von allen Seiten gegen die Schädelmitte zu erfolgende Pneumatisationsweise ist dem Kleiber eigen, kommt aber nach Lebermann (1970) auch bei *Regulus calendula* vor. Die Pneumatisierung ist beim Kleiber im Stadium 6 beendet.

5. Zeitlicher Pneumatisationsverlauf und Pneumatisationsdauer

5.1. Allgemeines

Verheyen (1953) hat als erster Zahlen über die Pneumatisierungsdauer einiger europäischer Singvögel publiziert. Seine Schätzungen decken sich zum Teil mit meinen Befunden. Seither sind jedoch m. W. in Europa, von noch zu erwähnenden Spezialarbeiten über nur eine Art abgesehen, keine Publikationen mehr in dieser Richtung in den Druck gelangt. Aus dem amerikanischen Schrifttum ist mir je eine Arbeit von Stewart (1972) und Mellencamp (1969) bekannt. Stewart befaßt sich mit 8 in Kalifornien durchziehenden Singvogelarten und stellt ihren Pneumatisationsverlauf in Tabellen dar. Mellencamp beschreibt die Pneumatisierung der Weißkehlammer während des Winters.

Um über die genaue Pneumatisationsdauer und eventuelle individuelle Unterschiede in der Pneumatisationsdauer Aussagen machen zu können, sollten im

Grunde genommen von jeder zu behandelnden Art eine Anzahl Individuen während der Pneumatisierungsphase unter Kontrolle gehalten werden. Dies erfordert jedoch einen ungeheuren Zeit- und Materialaufwand und kam für diese Arbeit nicht in Betracht. Die hier angewandte Behelfsmethode, nämlich den Zeitraum zwischen den ersten bekannten Bruten und dem Datum, von dem an regelmäßig Individuen im Stadium 6 erscheinen, als Pneumatisationsdauer festzulegen, hat schon Verheyen (1953) angewandt. Sie ergibt nur Annäherungswerte, die sich aber untereinander vergleichen lassen. Da über die individuelle Variationsbreite der Pneumatisationsdauer nichts bekannt ist und auch nicht feststeht, ob die Einteilung in sieben Stadien auch sieben gleichen Zeitintervallen entspricht, kann den einzelnen Stadien kein zeitlich definierbares Alter zugeordnet werden. Die einzig mögliche Aussage anhand der Pneumatisationsstadien besteht darin, daß Individuen einer Art in einem niedrigen Stadium durchschnittlich jünger sind, als Individuen derselben Art in einem höheren Stadium.

Bisher sind drei Arbeiten erschienen, in welchen der Pneumatisationsverlauf einer Art an Individuen bekannten Alters behandelt wird: Von Nero (1951) über *Passer domesticus*, von Serventy, Nicholls & Farner (1967) über *Taeniopygia castanotis* und von Biur & Thapliyal (1972) über *Ploceus philippinus*. Der Hausspatz benötigt zur vollständigen Pneumatisierung 180 bis 220 Tage, der Zebrafink 138 bis 153 Tage und der Baya 120 bis 150 Tage. Die an diesen Arten beobachtete Variationsbreite bewegt sich in der Größenordnung eines Monats, ist also nicht sehr groß.

Durch Versuche an Käfigvögeln wurden zwei Faktoren bekannt, die die artmäßige Pneumatisierungsdauer beeinflussen können. So stellten Serventy et al. (1967) fest, daß Kalziummangel in der Nahrung den zeitlichen Ablauf der Pneumatisierung des Zebrafinken hemmt und zu Unregelmäßigkeiten im Pneumatisationsmuster führt. Ferner zeigten die Grünfinkenversuche von Warncke & Stork (1977), daß eine entscheidende Wirkung auf die Pneumatisierungsdauer von der Temperatur, unter der die Versuchsvögel gehalten wurden, ausging: Unter natürlichen Temperaturbedingungen gehaltene Grünfinken benötigen zur vollständigen Pneumatisierung etwa 160 Tage, in Wärmekäfigen (25 °C) gehaltene Vögel hatten selbst nach 500 Tagen noch nicht fertig pneumatisiert und unpneumatisierte Tiere, die zehnmal einem 2½stündigen Kältereiz ausgesetzt wurden, erreichten Stadium 7 bereits nach 80 bis 90 Tagen. Kälte wirkt demnach beschleunigend auf die Pneumatisierung, zumindest des Grünfinks.

5.2. Beschreibung des Pneumatisationsverlaufes einiger Arten

Die von mir untersuchten Vögel können ganz grob in drei Gruppen, nämlich in schnell, mittelschnell und langsam pneumatisierende Arten unterteilt werden (Abb.10):

a) *Schnell pneumatisierende Arten* mit einer Pneumatisationsdauer von 2 bis 4 Monaten: Heidelerche, Feldlerche, Braunkehlchen, Steinschmätzer, Hausrötel, Gartenrötel, Rotkehlchen, Dorngrasmücke, Fitis, Zilpzalp, Waldlaubsänger, Trauerschnäpper, Grauschnäpper.

b) *Mittelschnell pneumatisierende Arten* mit einer Pneumatisationsdauer von 4 bis 5 Monaten: Wiesenpieper, Gartengrasmücke, Mönchsgasmücke, Wintergoldhähnchen, Tannenmeise, Blaumeise, Kohlmeise, Schwanzmeise, Rohrammer, Buchfink, Bergfink, Erlenzeisig, Hänfling, Birkenzeisig, Girlitz.

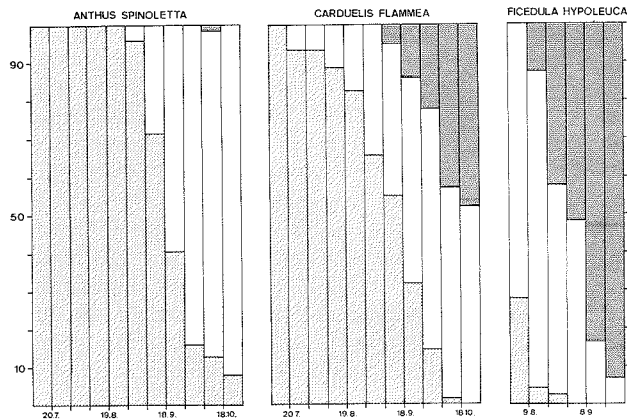


ABB. 10. Pneumatisationsverlauf einer langsam, einer mittelschnell und einer schnell pneumatisierenden Art, dargestellt am Beispiel von Wasserpieper *Anthus spinoletta* ($n = 837$), Birkenzeisig *Carduelis flammea* ($n = 791$) und Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* ($n = 589$). Abszisse = Jahresdekaden (das angegebene Datum bezeichnet den Beginn einer Dekade), Ordinate = Anzahl Vögel in Prozent. Die Anfangsstadien (Stadium 1 und 2) wurden als punktierte Säulen, die mittleren Stadien (3 und 4) als weiße und die Endstadien (5 und 6) als gestreifte Säulen dargestellt. – *Process of pneumatisation: slow* (*Anthus spinoletta*, $n = 837$), *intermediate* (*Carduelis flammea*, $n = 791$) and *rapid progress* (*Ficedula hypoleuca*, $n = 589$). *Abscissa: 10-day-intervals (the date given refers to the beginning of the intervals). Ordinate: number of birds in percent. Stages 1, 2 (dotted columns), 3, 4 (white columns) and 5, 6 (cross-hatched columns) are given.*

c) *Langsam pneumatisierende Arten* mit einer Pneumatisationsdauer von 5 bis 6 und mehr Monaten: Rauchschnäpper, Mehlschnäpper, Baumpieper, Wasserpieper, Schafstelze, Bergstelze, Bachstelze, Zaunkönig, Heckenbraunelle, Drosseln der Gattung *Turdus*, Nachtigall, Feldschwirl, Rohrsänger, Gelbspötter, Sommergoldhähnchen, Kleiber, Baumläufer, Goldammer, Zippammer, Ortolan, Grünfink, Distelfink, Zitronenzeisig.

Schon aus dieser einfachen Gruppierung geht hervor, daß ebenso wie das Pneumatisationsmuster auch die Pneumatisationsdauer von der systematischen Stellung des Vogels unabhängig ist; so können nah verwandte Arten sehr unterschiedlich schnell pneumatisieren. Aus diesem Grunde ist es nicht ratsam, die Pneumatisationsdauer einer nicht in dieser Arbeit erwähnten Art ohne weitere Anhaltspunkte einfach der nächsten hier besprochenen, verwandten Art gleichzusetzen. In den Abbildungen 11 bis 43 ist für 33 Arten zur raschen Orientierung für jede Durchzugsdekade das mittlere Pneumatisationsstadium, dessen Standardabweichung und der Modalwert angegeben.

In den Artabschnitten wird, wenn möglich, darauf verwiesen, ab wann mit den ersten vollständig pneumatisierten Jungen gerechnet werden muß, bzw. bis wann vollständig pneumatisierte Individuen noch als adult bestimmt werden können. Als Kriterium für diesen Zeitpunkt galt das Erscheinen der ersten Jungvögel im Stadium 6. Bei manchen Arten bleibt der Anteil der Jungvögel im Stadium 6 während der ganzen Zugperiode oder während eines Teils derselben so gering, daß in dieser Zeit die Vögel im Stadium 7 mit einer vernachlässigbaren Fehlerquote als adult angesprochen werden dürfen. Solche Fälle sind im

Text vermerkt. Am Schluß der Artabschnitte wird jeweils auf diejenigen Tabellen bzw. Abbildungen hingewiesen, die sich auf die betreffende Art beziehen.

Alaudidae

Lullula arborea Heidelerche: Alle im Oktober untersuchten Individuen waren ganz pneumatisiert. Die Pneumatisierung verläuft vermutlich sehr rasch.

Alda arvensis Feldlerche: Von 84 im Oktober untersuchten Vögeln, befanden sich 3 im Stadium 5, 5 im Stadium 6 und 76 waren ganz pneumatisiert. 3 Feldlerchen aus dem August waren im Stadium 3. Die Art pneumatisiert wie die Heidelerche sehr rasch.

Hirundinidae

Hirundo rustica Rauchschnalbe und *Delichon urbica* Mehlschnalbe: Für die folgenden Ausführungen wurden nur präparierte Schädel verwendet, sie stammen alle von den Tagen um den 9. Oktober des Schnalbenkatastrophenherbstes 1974. Nach diesem Material zu schließen, pneumatisiert ein hoher Anteil, nämlich 43 % der adulten Mehlschnalben und 29 % der adulten Rauchschnalben, nie vollständig. Dabei stehen 94 % der Mehlschnalben und 96 % der Rauchschnalben im Stadium 6, die restlichen verteilen sich auf die Stadien 4 und 5. Die Schnalben können also nach Schädelmerkmalen sicher nur bis ins Stadium 3 und mit einem kleinen Fehler bis ins Stadium 6 als Diesjährige angesprochen werden. – Das Durchschnittsstadium der Jungvögel beträgt im Oktober für die Mehlschnalbe 2,1 und für die Rauchschnalbe 3,1. Die Streuung über die Stadien ist, entsprechend der Möglichkeit der Schnalben zu mehreren Jahresbruten und wahrscheinlich einer nicht zu vernachlässigenden individuellen Variabilität in der Pneumatisationsdauer, sehr groß. Die Pneumatisierung nimmt etwa 5 bis 6 Monate in Anspruch. Der um ein Stadium höher liegende Mittelwert der Rauchschnalbe muß nicht unbedingt damit zusammenhängen, daß die Art schneller pneumatisiert, er kann auch Ausdruck des früheren Brutbeginns der Rauchschnalbe sein (Abb. 44 auf S. 99).

Motacillidae

Anthus trivialis Baumpieper: Ab Ende Juli trifft man die ersten Vögel im Stadium 3 an. Bis zum Wegzug ins Winterquartier befand sich noch keiner der untersuchten Baumpieper im Stadium 6. Der Anteil der Vögel in den Stadien 4 und 5 beträgt im Oktober 50 % (21 von 41), ist also wesentlich höher als beim Wasserpieper. Trotzdem können auch beim Baumpieper alle während des Herbstzuges im Stadium 7 befindlichen Individuen als adult bestimmt werden. Die Pneumatisierung dauert über 5 Monate (Abb. 11, Tab. 2).

Anthus pratensis Wiesenpieper: Dies ist die am schnellsten pneumatisierende Motacillidenart. Anfang Oktober treten die ersten Vögel mit Stadium 6 auf; sie bestreiten bis Mitte Oktober allerdings nur 4 % der Durchzügler (4 von 103). Voll pneumatisierte Individuen können also nur bis Ende September als adult bestimmt werden. Die Pneumatisierung dauert ca. 4 bis 5 Monate (Abb. 12, Tab. 3).

Anthus spinoletta Wasserpieper: Pneumatisiert sehr langsam. Erst Anfang September erscheinen die ersten Exemplare im Stadium 3. Im Oktober machen sie den Hauptteil der Durchzügler aus, während die Vögel im Stadium 4 und 5 erst 6 % (4 von 63) der Fänglinge stellen. Wasserpieper im Stadium 6 sind im Oktober noch nicht zu erwarten, mindestens bis Ende des Monats dürfen demnach alle Vögel im Stadium 7 als Altvögel bestimmt werden. Die Pneumatisierung dauert mehr als 5 Monate (Abb. 13, Tab. 4).

TABELLEN 2 bis 22. Prozentuale Verteilung der Stadien 1 bis 6 einiger ausgewählter Arten auf die Sommer- und Herbstdekaden. Angegeben ist jeweils der Beginn der Dekade. Die Zahl vor dem Artnamen bezeichnet die Tabellennummer. Dort, wo der prozentuale Anteil eines Stadiums weniger als 1 beträgt, wurde ein + eingesetzt. – *Frequency distribution of stages 1–6 in selected species during summer and autumn in 10-day-intervals. The dates given indicate the start of the intervals. The number in front of the species name refers to the number of the table. Percentages of less than 1 are indicated by +.*

2 ANTHUS TRIVIALIS

	n	1	2	3	4	5	6
20.7.	14	43	50	7	-	-	-
30.7.	9	78	11	11	-	-	-
9.8.	50	10	60	28	2	-	-
19.8.	106	2	30	64	3	1	-
29.8.	332	2	28	67	3	-	-
8.9.	175	3	28	59	10	-	-
18.9.	44	2	23	66	9	-	-
28.9.	12	-	8	50	33	9	-

3 ANTHUS PRATENSIS

	n	1	2	3	4	5	6
28.9.	47	-	-	17	34	45	4
8.10.	56	-	-	16	37	43	4
18.10.	28	-	-	11	14	39	36
28.10.	13	-	-	8	-	23	69

4 ANTHUS SPINOLETTA

	n	1	2	3	4	5	6
10.7.	35	100	-	-	-	-	-
20.7.	103	100	-	-	-	-	-
30.7.	121	94	6	-	-	-	-
9.8.	97	95	5	-	-	-	-
19.8.	82	74	26	-	-	-	-
29.8.	127	66	30	4	-	-	-
8.9.	104	14	57	28	1	-	-
18.9.	99	2	38	60	-	-	-
28.9.	63	3	13	78	5	1	-
8.10.	23	-	13	87	-	-	-
18.10.	12	-	8	75	17	-	-

5 MOTACILLA FLAVA

	n	1	2	3	4	5	6
28.9.	144	-	11	73	14	2	-
8.9.	184	-	6	63	25	6	-
18.9.	47	-	17	66	13	4	-
28.9.	20	5	20	60	15	-	-

6 PRUNELLA MODULARIS

	n	1	2	3	4	5	6
10.7.	30	73	27	-	-	-	-
20.7.	72	78	22	-	-	-	-
30.7.	25	64	28	8	-	-	-
9.8.	20	40	55	5	-	-	-
19.8.	20	10	45	45	-	-	-
29.8.	70	1	49	50	-	-	-
8.9.	114	-	27	66	5	2	-
18.9.	459	+	15	64	17	4	-
28.9.	129	1	12	71	14	2	-
8.10.	41	2	15	71	8	2	2
18.10.	17	-	6	53	23	18	-

7 ERITHACUS RUBECULA

	n	1	2	3	4	5	6
19.8.	15	-	7	53	40	-	-
29.8.	118	-	6	37	37	15	5
8.9.	337	-	2	25	25	42	6
18.9.	409	+	1	17	22	47	13
28.9.	391	-	1	10	15	54	20
8.10.	128	-	+	8	15	47	30
18.10.	36	-	-	14	19	42	25

8 PHOENICURUS OCHRURUS

	n	1	2	3	4	5	6
30.6.	31	48	42	10	-	-	-
10.7.	78	62	28	10	-	-	-
20.7.	96	68	30	2	-	-	-
30.7.	73	36	31	33	-	-	-
9.8.	8	75	25	-	-	-	-
19.8.	36	8	3	25	28	22	14
29.8.	35	-	3	20	29	34	14
8.9.	31	-	3	20	16	45	16
18.9.	97	-	-	8	23	40	29
28.9.	86	-	-	16	28	31	25
8.10.	11	-	-	9	18	27	46

9 PHOENICURUS PHOENICURUS

	n	1	2	3	4	5	6
30.7.	15	-	13	33	47	7	-
9.8.	29	-	3	35	31	31	-
19.8.	44	-	2	32	18	34	14
29.8.	62	-	3	11	13	36	37
8.9.	71	-	-	-	1	17	82
18.9.	88	-	-	3	2	15	80
28.9.	16	-	-	-	-	25	75

10 SAXICOLA RUBETRA

	n	1	2	3	4	5	6
9.8.	35	20	11	29	14	9	17
19.8.	42	2	10	19	24	24	21
29.8.	24	-	-	12	4	21	63
8.9.	25	-	-	4	16	28	52

11 OENANTHE OENANTHE

	n	1	2	3	4	5	6
19.8.	28	-	-	7	7	18	68
29.8.	38	-	-	3	8	16	74
8.9.	56	-	-	-	-	5	95
18.9.	20	-	-	-	-	20	80

Motacilla flava Schafstelze: Während der Herbstzugperiode fand ich keine der gefangenen Schafstelzen mit Stadium 6 vor. Von Ende August bis Anfang Oktober treten Vögel in den Stadien 2 bis 5 auf, dabei stellen die Individuen

12 SYLVIA BORIN

	n	1	2	3	4	5	6
19.8.	37	-	16	38	30	13	3
29.8.	110	-	7	44	39	10	-
8.9.	190	+	6	36	37	20	1
18.9.	74	-	8	45	37	9	1
28.9.	10	-	-	30	20	50	-

13 PHYLLOSCOPUS COLLYBITA

	n	1	2	3	4	5	6
8.9.	10	10	-	20	-	20	50
18.9.	26	-	-	4	8	38	50
28.9.	42	-	-	2	7	24	67
8.10.	40	-	-	10	7	35	48
18.10.	13	-	-	31	23	23	23

14 PHYLLOSCOPUS TROCHILUS

	n	1	2	3	4	5	6
20.7.	20	-	5	35	25	30	5
30.7.	52	2	4	8	46	27	13
9.8.	63	-	3	6	18	37	36
19.8.	43	-	-	14	7	33	46
29.8.	53	-	2	2	9	25	62
8.9.	46	-	-	9	7	26	59
18.9.	18	-	-	-	-	39	61

15 REGULUS REGULUS

	n	1	2	3	4	5	6
28.8.	15	33	20	47	-	-	-
28.9.	20	5	35	20	5	10	25
8.10.	22	-	14	36	9	18	23
18.10.	11	-	18	37	18	18	9

16 MUSCICAPA STRIATA

	n	1	2	3	4	5	6
19.8.	16	-	31	44	13	6	6
29.8.	21	-	-	57	24	14	5
8.9.	37	-	11	32	11	35	11
18.9.	35	-	6	40	14	23	17

17 FICEDULA HYPOLEUCA

	n	1	2	3	4	5	6
30.7.	25	-	28	56	16	-	-
9.8.	48	-	4	63	21	12	-
19.8.	116	-	3	26	32	36	3
29.8.	171	-	+	18	31	39	12
8.9.	199	-	-	5	12	61	22
18.9.	44	-	-	2	4	39	55

18 FRINGILLA COELEBS

	n	1	2	3	4	5	6
20.7.	13	92	8	-	-	-	-
30.7.	43	79	21	-	-	-	-
9.8.	38	71	24	5	-	-	-
19.8.	12	83	17	-	-	-	-
29.8.	23	43	35	22	-	-	-
8.9.	53	6	56	38	-	-	-
18.9.	761	2	27	65	5	1	+
28.9.	322	2	13	67	13	4	1
8.10.	356	1	11	59	23	5	1
18.10.	212	1	8	41	28	18	5
28.10.	84	-	10	43	18	21	8

19 SERINUS CITRINELLA

	n	1	2	3	4	5	6
10.7.	11	64	36	-	-	-	-
20.7.	30	75	25	-	-	-	-
30.7.	58	52	48	-	-	-	-
9.8.	39	46	51	3	-	-	-
19.8.	11	64	27	9	-	-	-
29.8.	80	40	35	25	-	-	-
8.9.	94	16	41	43	-	-	-
18.9.	50	6	20	58	12	4	-
28.9.	281	1	15	49	29	6	+
8.10.	606	-	2	41	36	19	2
18.10.	55	-	17	59	12	6	6

20 CARDUELIS CANNABINA

	n	1	2	3	4	5	6
10.7.	16	100	-	-	-	-	-
20.7.	8	63	37	-	-	-	-
30.7.	27	67	33	-	-	-	-
9.8.	64	53	42	5	-	-	-
19.8.	107	46	48	6	-	-	-
29.8.	71	25	54	20	1	-	-
8.9.	39	26	51	20	3	-	-
18.9.	33	9	21	52	12	6	-
28.9.	116	1	1	45	19	30	4
8.10.	184	+	5	38	25	22	10
18.10.	78	-	4	33	19	26	18
28.10.	36	-	5	50	14	17	14

21 CARDUELIS FLAMMEA

	n	1	2	3	4	5	6
10.7.	14	86	14	-	-	-	-
20.7.	44	50	43	7	-	-	-
30.7.	62	44	50	6	-	-	-
9.8.	126	56	33	10	1	-	-
19.8.	111	41	42	17	-	-	-
29.8.	175	37	29	29	5	-	-
8.9.	138	22	33	28	12	5	-
18.9.	50	8	24	34	20	12	2
28.9.	27	4	11	33	30	15	7
8.10.	54	-	2	28	28	28	14
18.10.	21	-	-	19	33	29	19

22 LOXIA CURVIROSTRA

	n	1	2	3	4	5	6
10.7.	20	-	20	40	20	20	-
20.7.	51	14	17	31	10	14	14
30.7.	69	5	16	7	25	34	13
9.8.	60	7	10	11	22	28	22
19.8.	31	-	6	16	13	42	23
29.8.	26	4	15	15	12	19	35

mit Stadium 3 in allen vier Dekaden zwei Drittel der Durchzügler. Demnach ist die Bestimmung adult für alle Herbstzügler mit Stadium 7 zulässig (Abb.14, Tab.5).

Motacilla cinerea Bergstelze: Es liegt nur wenig Material vor, das aber die Vermutung zuläßt, daß die Pneumatisierung bei dieser Art ähnlich wie beim Baumpieper verläuft.

Motacilla alba Bachstelze: Anfang August trifft man die ersten mit Stadium 3 an. Bis Ende Oktober habe ich keine Vögel mit Stadium 6 gefangen. Die Bachstelzen im Stadium 3 machen während der Zugperiode von Ende September bis Ende Oktober 60 bis 75 % der Durchzügler aus. Bachstelzen im Stadium 7 sind bis Ende Oktober als Altvögel anzusprechen. Die Pneumatisierung dauert mehr als 5 Monate.

Troglodytidae

Troglodytes troglodytes Zaunkönig: Abgesehen von einem einzigen Ex. im Stadium 5 Anfang Oktober standen alle untersuchten Zaunkönige bis Ende Oktober höchstens im Stadium 3. Bis zu diesem Zeitpunkt können Alt- und Jungvögel mit Sicherheit auseinandergehalten werden. Ein am 9. November untersuchtes Individuum mit Stadium 6 läßt jedoch darauf schließen, daß die ersten Jungen gegen Mitte November pneumatisiert sein können, was einer Pneumatisationsdauer von etwa 6 Monaten entspräche.

Prunellidae

Prunella modularis Heckenbraunelle: Ab Mitte September erscheinen die ersten Vögel in den Stadien 4 und 5, solche mit Stadium 3 sind jedoch bis Ende Oktober noch in der Überzahl. Die Individuen in den Stadien 4 bis 6 machen im Oktober erst 20 % (36 von 181, darunter nur 1 Ex. im Stadium 6) aller Fäng-

ABB. 11–43. Pneumatisationsverlauf ausgewählter Arten während des Wegzuges. Abszisse = Jahresdekaden (das angegebene Datum bezeichnet den Beginn einer Dekade) bzw. Monate, Ordinate = Pneumatisationsstadien 1 bis 6. Pro Dekade ist das mittlere Pneumatisationsstadium (Mittelwert aller in einer Dekade vorgefundenen Stadienwerte = ausgefüllter Kreis), dessen Standardabweichung und der Modalwert (pro Dekade am häufigsten beobachtetes Stadium = leerer Kreis) eingetragen. Treten zwei Modalwerte auf, wurden beide angegeben. Der Pfeil bezeichnet diejenige Dekade, in welcher zum ersten Mal Vögel mit Stadium 6 beobachtet wurden. Das Fadenkreuz durch Stadium 4 und den 8. September soll als Hilfskonstruktion Vergleiche zwischen den einzelnen Arten erleichtern. Beim Hausrötel *Phoenicurus ochruros* (Abb. 17) ist die Dekade mit dem Stadiensprung (vgl. Kap. 7.2.1.) speziell hervorgehoben. Beim Hänfling *Carduelis cannabina* (Abb. 43) wurde, um die Korrelation zwischen Stadiensprung und Zugbeginn (vgl. Kap. 7.2.1.) zu demonstrieren, ein Zugdiagramm in die Abbildung mit einbezogen. Bei der Tannenmeise *Parus ater* (Abb. 41) ist der Pneumatisationsverlauf für das Invasionsjahr 1972 und die Nicht-Invasionsjahre 1973, 1974 und 1976 getrennt dargestellt (vgl. S. 105). Beim Erlenzeisig *Carduelis spinus* (Abb. 42) als einer Art, die die Möglichkeit besitzt, den Brutbeginn je nach Nahrungsangebot weit in den Vorfrühling hinein zu verlegen, wurde der Pneumatisationsverlauf für die Jahre 1972 und 1973 getrennt dargestellt. – *Progress of pneumatization in selected species during the autumn migration. Abscissa: 10-day-intervals (the date given indicates the beginning of the intervals) and months. Ordinate: stages 1–6. Means (dots) and standard deviation are given. Open circles indicate the most frequent stage(s). The arrow shows when the first individuals in stage 6 were found. The cross (stage 4 and 8th September) allows better comparison between species. Abb. 17: Phoenicurus ochruros, the abrupt increase is emphasized. Abb. 41: Parus ater, the process of pneumatization of 1972 (a year of irruptive migration) and 1973, 1974, 1976 (no irruptive migrations) is shown separately. Abb. 42: Carduelis spinus, the start of breeding of this species is very much influenced by the food supply. 1972 and 1973 are shown separately. Abb. 43: Carduelis cannabina, to demonstrate the correlation between the start of migration and the abrupt increase, a diagram of the autumn migration is given as well.*

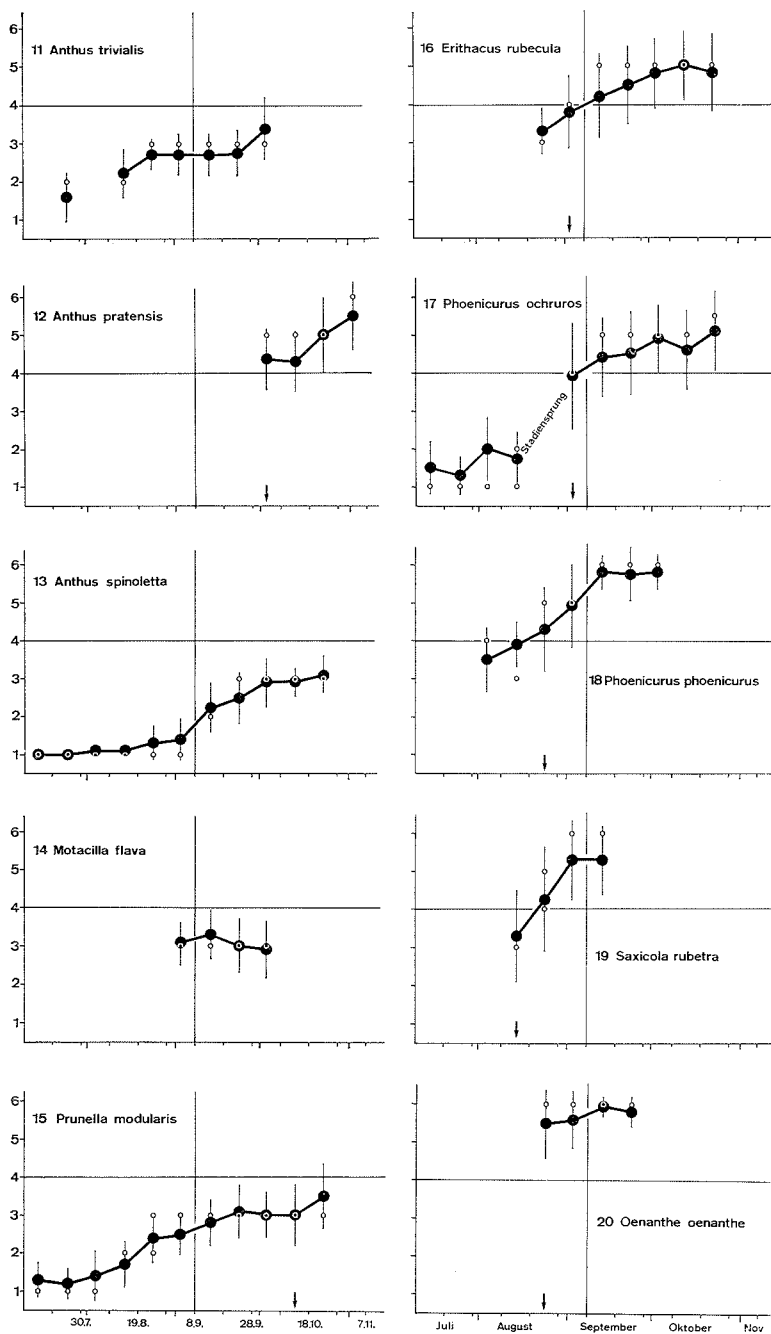


ABB. 11–20. Erläuterungen vgl. S. 88. – For explanations see p. 88.

linge aus. Bis Ende Oktober können somit ganz pneumatisierte Heckenbraunellen mit einer sehr kleinen Fehlerquelle als adult bestimmt werden. Die Pneumatisierung dürfte im Alter von 5 bis 6 Monaten abgeschlossen werden (Abb.15, Tab.6).

Turdidae

Erithacus rubecula Rotkehlchen: Die Pneumatisierung verläuft ähnlich wie beim Hausrötel. Ende August erscheinen die ersten Jungen im Stadium 6, ihr Anteil macht bis Ende September 9 % (80 von 864) des Totals aus und von Ende September bis Ende Oktober 23 % (127 von 555). Die Pneumatisierung dauert etwa 4 Monate (Abb.16, Tab.7).

Luscinia megarhynchos Nachtigall: Von 20 im August und 5 im September untersuchten Vögeln befand sich das in der Pneumatisation am weitesten fortgeschrittene Individuum am 13.8. im Stadium 4. Der durchschnittliche Stadienwert beträgt im August 2,8. Während des Herbstzuges gefangene Nachtigallen mit Stadium 7 können als Altvögel angesprochen werden.

Phoenicurus ochruros Hausrötel: Ab Ende August können sich unter den Hausröteln mit Stadium 7 bereits die ersten Jungen befinden. Von der ersten Septemberdekade an ist die Mehrzahl in den Stadien 4 bis 6. Die Pneumatisationsdauer umfaßt etwa 3 bis 4 Monate. Weitere Erläuterungen S. 105 (Abb. 17, Tab. 8).

Phoenicurus phoenicurus Gartenrötel: Von Anfang August an sind die Vögel in den Stadien 4 und 5 bereits in der Überzahl; ab Ende des Monats machen die Jungen in den Stadien 1 bis 3 nur noch 5 % (12 von 237) der Gesamtsumme aus. In der letzten Augustdekade werden die ersten mit Stadium 6 gefangen, d. h. daß von diesem Zeitpunkt an Individuen mit vollständig pneumatisiertem Schädeldach nicht mehr mit Sicherheit als adult angesprochen werden dürfen. Der Gartenrötel benötigt zur Pneumatisierung wahrscheinlich nicht mehr als drei Monate (Abb. 18, Tab.9).

Saxicola rubetra Braunkehlchen: Pneumatisiert sehr rasch. Die ersten Vögel im Stadium 6 erscheinen bereits Mitte August. Von Mitte des Monats bis Mitte September machen die Individuen in den Stadien 1 bis 3 nur noch 19 % (17 von 91) der Fänglinge aus. Die Pneumatisierung dürfte nicht mehr als zwei bis drei Monate in Anspruch nehmen (Abb.19, Tab.10).

Oenanthe oenanthe Steinschmätzer: Pneumatisiert noch etwas schneller als das Braunkehlchen. Die ersten Vögel im Stadium 6 erscheinen ab Anfang August, von der zweiten Augustdekade an dominieren sie deutlich. Von Mitte August bis Mitte September bestreiten die Steinschmätzer mit den Stadien 3 und 4 noch 7 % (8 von 122) der Fänglinge. Der Pneumatisationsvorgang dauert etwa 2 Monate (Abb.20, Tab.11).

Turdus torquatus Ringamsel: Pneumatisiert wie der Wasserpieper sehr langsam. Zur Hauptzugzeit – von Mitte bis Ende September – fing ich nur 2 Individuen mit Stadium 4 und eines mit Stadium 5, alle andern befanden sich in den Stadien 1 bis 3, wobei im September die Vögel mit Stadium 3 erst 10 % (11 von 106) des Totals ausmachen, den Hauptanteil bestreiten die Vögel mit den Stadien 1 und 2. Die Pneumatisierung dauert wohl länger als 6 Monate. (Abb.21).

Turdus merula Amsel: Aus der Wegzugzeit liegt nur sehr wenig Material vor. Nach Daten aus dem Tiefland (Winkler 1971) findet man erst im November die ersten Jungen im Stadium 6, was eine sehr lange Pneumatisationsdauer von über 6 Monaten bedeuten würde. Noch im März treten vereinzelte vorjährige Vögel in den Stadien 5 und 6 auf.

Turdus pilaris Wacholderdrossel: Nach den wenigen vorliegenden Befunden zu schließen pneumatisiert die Wacholderdrossel ähnlich wie die Singdrossel.

Turdus philomelos Singdrossel: Pneumatisiert etwas schneller als Amsel und Ringamsel. Das erste und einzige Exemplar mit Stadium 6 fand ich Ende September; bis Ende Oktober bestreiten die Vögel in den Stadien 4 und 5 19 % (16 von 85) des Totals. Mit einer wohl sehr kleinen Fehlerquelle können im Oktober noch alle Sindrosseln im Stadium 7 als adult bestimmt werden. Die Pneumatisierung dauert etwa 6 Monate (Abb.22).

Turdus iliacus Rotdrossel: Von 19 im Oktober untersuchten Individuen befanden sich 4 im Stadium 6. Das Durchschnittsstadium in diesem Monat beträgt 3,8. Unter den auf dem Herbstzug gefangenen Rotdrosseln können sich unter den Vögeln im Stadium 7 bereits Jungvögel befinden.

Sylviidae

Locustella naevia Feldschwirl: Alle 16 im August und September untersuchten Jungvögel stehen in den Stadien 1 bis 3. Während des Herbstzuges im Stadium 7 stehende Exemplare können vermutlich alle als adult bestimmt werden.

Acrocephalus melanopogon Tamariskensänger: Nach den Angaben Leislers (1972) scheint der Mariskensänger die Pneumatisierung erst im Winterquartier zu beenden, so daß alle während des Herbstzuges im Stadium 7 angetroffenen Individuen als adult bestimmt werden dürfen.

Acrocephalus scirpaceus Teichrohrsänger: Bis Mitte Oktober fand ich keine mit Stadium 6. Ein einziger Vogel, der sich Anfang September im Stadium 5 befand, bleibt eine Ausnahme. Die Vögel in den Stadien 4 und 5 machen bis Mitte Oktober nur 7 % (7 von 105) des Totals aus. Bis Mitte Oktober mindestens können Teichrohrsänger im Stadium 7 als adult bezeichnet werden.

Acrocephalus schoenobaenus Schilfrohrsänger, *Acrocephalus palustris* Sumpfrohrsänger und *Acrocephalus arundinaceus* Drosselrohrsänger: Nach dem spärlichen Material, das von diesen Arten vorliegt, pneumatisieren sie in derselben Weise wie Feldschwirl, Teichrohrsänger und Gelbspötter, d. h. auch bei diesen Arten können Vögel mit Stadium 7 während des Herbstzuges als adult bezeichnet werden.

Hippolais icterina Gelbspötter: Im Gegensatz zu Verheyen (1953) komme ich zum Ergebnis, daß der Gelbspötter ebenso wie die Rohrsänger sehr langsam pneumatisiert, und daß während des Herbstzuges noch keine Jungvögel mit pneumatisiertem Schädeldach auftreten. Ein einziger hatte Mitte September schon Stadium 5 erreicht. Während der Hauptzugzeit von Ende August bis Mitte September befinden sich 90 % (26 von 29) der Durchzügler in den Stadien 2 und 3.

Sylvia curruca Zaungrasmücke: Das Durchschnittsstadium beträgt im August 2 und im September 3,2. Vögel im Stadium 6 habe ich keine gefangen. Das Material ist indes zu wenig ausgeglichen, um Aussagen darüber zuzulassen, wann die ersten Jungen mit ganz pneumatisiertem Schädel zu erwarten sind.

Sylvia communis Dorngrasmücke: Das Durchschnittsstadium beträgt im Juli 2,4, im August 3,1 und im September 4,1. Sie scheint danach schneller zu pneumatisieren als die beiden letzten Arten. Anfang September fing ich die ersten zwei Vögel mit Stadium 6. Ab September können sich unter den ganz pneumatisierten Dorngrasmücken vermutlich bereits Jungvögel befinden. Die Pneumatisierung dauert etwa 4 Monate.

Sylvia borin Gartengrasmücke: Während der ganzen Durchzugszeit – vom 20. August bis Ende September – überwiegen Vögel mit den Stadien 4 und 5, sie machen 52 % (212 von 411) des Totals aus, während solche mit Stadium 3 in derselben Zeitperiode 40 % (163 von 411) der Durchzügler bestreiten. Der erste Vogel im Stadium 6 erschien Ende August, bis Mitte Oktober machen die Vögel mit diesem Stadium jedoch nur 1 % (4 von 388) der Fänglinge aus. Die Fehlerquelle bleibt also sehr gering, wenn alle vollpneumatisierten Gartengrasmücken als Altvögel bestimmt werden. Die Pneumatisierung dauert 4 bis 5 Monate (Abb.24, Tab.12).

Sylvia atricapilla Mönchsgrasmücke: Der Anteil der Vögel mit Stadium 3 liegt in der Zeit von Anfang September bis Mitte Oktober mit 49 % (31 von 63) etwas höher als bei der Gartengrasmücke, während der Anteil der Individuen mit den Stadien 4 und 5 nur 35 % (22 von 63) beträgt. Entsprechend der etwas langsameren Pneumatisationsrate erschien auch der erste Vogel mit Stadium 6 erst am 22.9. Bis Mitte Oktober machen die Individuen mit Stadium 6 8 % (4 von 53) des Totals aus. Die Pneumatisierung dauert etwa (4 bis) 5 Monate.

Phylloscopus sibilatrix Waldlaubsänger: Pneumatisiert vermutlich ähnlich wie der Zilpzalp, also nicht so schnell wie der Fitis. Das Durchschnittsstadium von Mitte bis Ende August beträgt 3,8. Den ersten Vogel mit Stadium 6 fing ich am 3.9. Ab Anfang September können sich unter den vollständig pneumatisierten Vögeln schon die ersten Jungen befinden. Die Pneumatisierung dauert etwa 3 bis 4 Monate.

Phylloscopus collybita Zilpzalp: Pneumatisiert etwas langsamer als der Fitis. Ab Anfang September erscheinen die ersten Jungen mit Stadium 6. Von Mitte September bis Mitte Oktober machen jene mit Stadium 6 56 % (60 von 108) der Durchzügler aus. Ab Anfang September dürften sich unter den Zilpzalpen mit Stadium 7 bereits Jungvögel befinden. Der Pneumatisationsvorgang dauert etwa 3–4 Monate (Abb.26, Tab.13).

Phylloscopus trochilus Fitis: Ist zusammen mit dem Steinschmätzer die am schnellsten pneumatisierende Art, die ich untersucht habe. Schon Ende Juli können die ersten Jungen mit Stadium 6 gefangen werden. Im August machen die Fitis in diesem Stadium 32 % (50 von 158) und im September 37 % (43 von 117) aller Durchzügler aus. Der Fitis dürfte den Pneumatisationsvorgang innerhalb von zwei Monaten beenden (Abb.25, Tab.14).

Regulus regulus Wintergoldhähnchen: Der erste Jungvogel im Stadium 6 wurde auf Bretolet am 28.9. gefangen. In Norwegen, auf einer Fangstation im Oslo Fjord, erschien das erste fast fertig pneumatisierte Wintergoldhähnchen am 21.9. (Hogstad 1971). Die ersten Jungen mit Stadium 7 sind somit in der letzten Septemberdekade zu erwarten. Während der Durchzugszeit von Ende September bis Anfang November bestreiten jedoch die Vögel mit den Stadien 2 bis 4 noch mehr als die Hälfte der Durchzügler, nämlich 62 % (34 von 55). Nach meinen Daten komme ich wie Hogstad auf eine Pneumatisationsdauer von (4) bis 5 Monaten (Abb.27, Tab.15).

Regulus ignicapillus Sommergoldhähnchen: Pneumatisiert langsamer als vorige Art. Von 51 im September untersuchten Vögeln, befanden sich außer einem Individuum mit Stadium 5, alle in den Stadien 1 bis 3. 8 im Oktober gefangene Sommergoldhähnchen hatten erst bis zu Stadium 3 pneumatisiert. Bis im Oktober können Vögel im Stadium 7 als adult bestimmt werden. Die Pneumatisierung dauert mehr als 5 Monate.

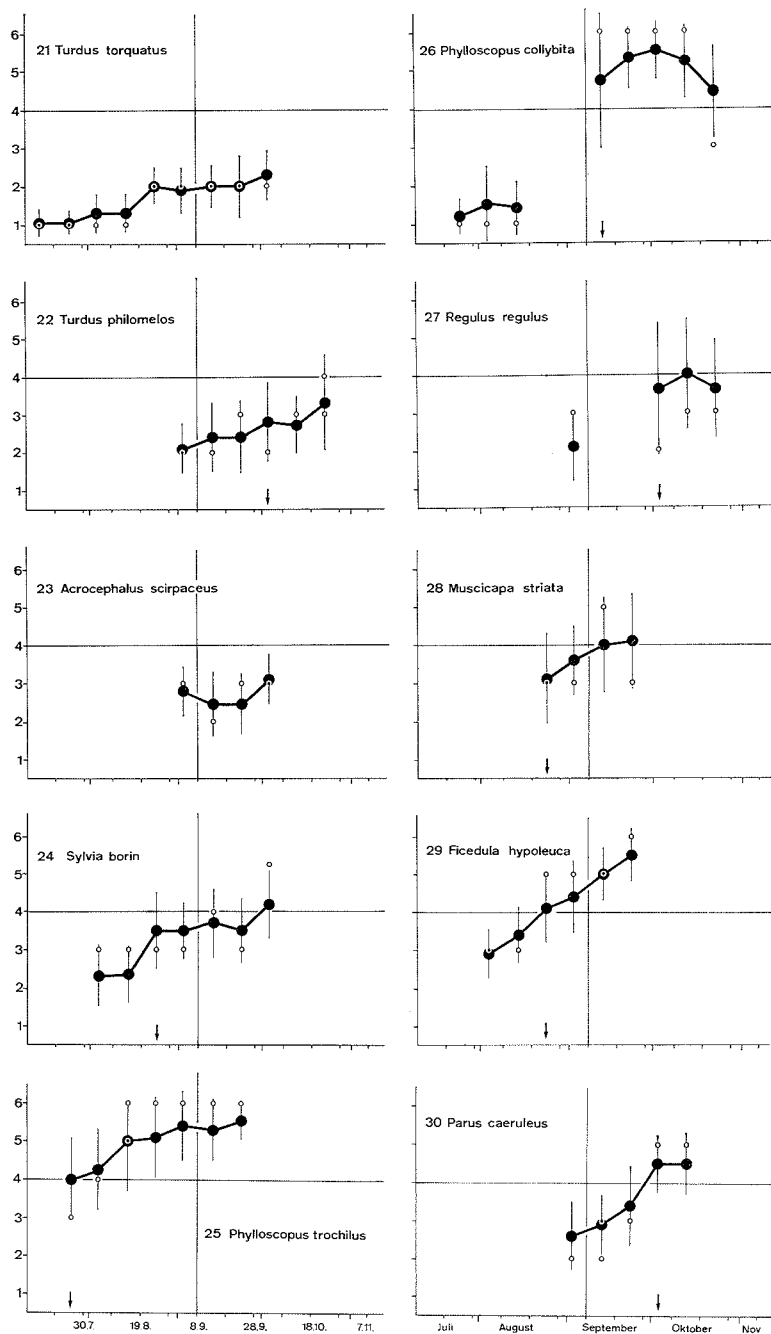


ABB. 21–30. Erläuterungen vgl. S. 88. – For explanations see p. 88.

Muscicapidae

Muscicapa striata Grauschnäpper: Die durchschnittliche Pneumatisationsrate ist in der Zeit von Mitte August bis Ende September stets etwa um ein Stadium kleiner als beim Trauerschnäpper, das könnte einen langsameren Pneumatisationsverlauf des Grauschnäppers vortäuschen. Es ist aber zu beachten, daß die auf Bretolet durchziehenden juvenilen Grauschnäpper im Durchschnitt wohl etwas jünger als die Trauerschnäpper sind, weil die Art meist später zu brüten beginnt und nicht selten Zweitbruten aufzieht, so daß der Grauschnäpper bis Mitte August noch Junge haben kann, was beim Trauerschnäpper selten vorkommt. Die ersten jungen Grauschnäpper – wohl aus den frühesten Bruten – treten bezeichnenderweise wie beim Trauerschnäpper auch in der letzten Augustdekade auf. Die Zusammensetzung der Durchzügler in der letzten Septemberdekade zeigt indes deutlich den höheren Anteil jüngerer Vögel beim Grauschnäpper, nämlich 46 % (16 von 35) in den Stadien 2 und 3 und beim Trauerschnäpper nur 2 % (1 von 44). Die Pneumatisationsdauer dürfte auch beim Grauschnäpper 3 Monate betragen und von der letzten Augustdekade an können Vögel mit Stadium 7 nicht mehr sicher als adult bestimmt werden (Abb.28, Tab.16).

Ficedula hypoleuca Trauerschnäpper: Die ersten mit Stadium 6 erscheinen vom 20. August an. Von Mitte bis Ende September bestreiten die Vögel in den Stadien 5 und 6 85 % (207 von 243) des Totals. Von der letzten Augustdekade an können Trauerschnäpper, die sich im Stadium 7 befinden, nicht mehr mit Sicherheit als adult bestimmt werden. Die Pneumatisationsdauer beträgt etwa 3 Monate (Abb.10 und 29, Tab.17).

Aegithalidae

Aegithalos caudatus Schwanzmeise: Die ersten Vögel mit Stadium 6 erschienen am 9. Oktober. Da das gesamte Schwanzmeisenmaterial jedoch aus dem Oktober stammt, ist nicht auszuschließen, daß schon etwas früher die ersten voll pneumatisierten Jungen erwartet werden können. Dies entspräche einer Pneumatisationsdauer von etwa 5 Monaten.

Paridae

Parus montanus Alpenmeise: Von den wenigen Fänglingen befand sich das am stärksten pneumatisierte Individuum am 17.10. erst im Stadium 5. Das dürftige und auf 4 Monate verteilte Material läßt keine Schlüsse auf die Pneumatisationsdauer und den Abschluß der Pneumatisierung zu.

Parus ater Tannenmeise: Die Tannenmeisen zeigten im Invasionsjahr 1972 (vgl. S. 105) ab Zugbeginn Anfang September ein höheres durchschnittliches Stadienmittel als in andern Jahren. Der durchschnittliche Stadienverlauf muß deshalb für das Invasionsjahr und die andern Jahre getrennt dargestellt werden. Der Pneumatisationsprozeß dauert etwa 4 bis 5 Monate, ab Ende September treten die ersten ganz pneumatisierten Jungen auf (Abb.41).

Parus caeruleus Blaumeise: Erscheint auf Bretolet nicht nur als Invasor wie die Tannenmeise, sondern regelmäßig auch als Durchzügler. Die bei der Tannenmeise beobachtete Differenz zwischen dem Stadienmittel in normalen und in Invasionsjahren ist bei der Blaumeise deshalb nicht ausgeprägt. Die ersten jungen Blaumeisen mit Stadium 6 erscheinen etwas später als bei der Tannenmeise, nämlich erst Anfang Oktober; von diesem Zeitpunkt an können also vollpneumatisierte Vögel nicht mehr sicher als adult bestimmt werden. Die Pneumatisationsdauer beträgt etwa 5 Monate (Abb. 30).

Parus major Kohlmeise: Wie bei der Blaumeise treten die ersten Vögel mit Stadium 6 Anfang Oktober auf. Die Pneumatisationsdauer dürfte auch etwa 5 Monate – vielleicht etwas mehr – betragen, da die Kohlmeise durchschnittlich etwas früher zu brüten beginnt.

Sittidae

Sitta europaea Kleiber: Weist auch als Altvogel in der Schädelmitte noch ein Fenster auf. Jungvögel können also nur bis Stadium 5 sicher von adulten unterschieden werden. Der Pneumatisationsvorgang dauert vermutlich sehr lange, mehr als 6 Monate. Bisher habe ich in der Zeit bis Ende Oktober noch keinen jungen Kleiber mit Stadium 5 gefangen.

Certhiidae

Certhia familiaris Waldbaumläufer und *Certhia brachydactyla* Gartenbaumläufer: Das kleine Material ist wenig aussagekräftig. Den in der Pneumatisierung am weitesten fortgeschrittenen Waldbaumläufer fand ich am 25. Oktober im Stadium 5. Ein junger Gartenbaumläufer vom 15.1. befand sich erst im Stadium 6. Der Pneumatisationsvorgang schreitet bei beiden Arten vermutlich nur sehr langsam voran.

Laniidae

Lanius collurio Neuntöter: Bereits Ende August können Vögel mit Stadium 5 auftreten, und um Mitte September habe ich den ersten Jungvogel mit ganz pneumatisiertem Schädeldach gefangen. Das entspricht einer sehr kurzen Pneumatisationsdauer von etwa 3 Monaten. Der Neuntöter eignet sich jedoch seiner dicken Kopfhaut wegen nicht gut zur Altersbestimmung nach Pneumatisationsmerkmalen im Felde.

Fringillidae

Fringilla coelebs Buchfink: Der erste Jungvogel im Stadium 6 erschien am 22. September. Vom 18.9. bis 27.10. machen die Vögel im Endstadium indes nur 1 % (18 von 1651) aller Fänglinge aus. Den weitaus größten Anteil an der Gesamtsumme bestreiten in derselben Zeit die Buchfinken mit Stadium 3, nämlich 61 % (1008 von 1651). Die Pneumatisationsdauer beträgt etwa 5 Monate. Es muß damit gerechnet werden, daß von der letzten Septemberdekade an bereits die ersten voll pneumatisierten Jungvögel auftreten können. Die Fehlerquelle bleibt jedoch für den Fall, daß bis Mitte Oktober alle Buchfinken mit Stadium 7 als adult bestimmt werden, sehr klein (Abb.31, Tab.18).

Fringilla montifringilla Bergfink: Die auf Bretolet durchziehenden Jungvögel dürften im Durchschnitt um einen Monat jünger sein als die Buchfinken, da die nordische Art später zu brüten beginnt. Da im Norden aber außerdem die Brutzeit kürzer ist, werden keine ganz jungen Individuen den Stadienmittelwert zugunsten der niedrigen Stadienwerte wesentlich beeinflussen. Dieser Tatbestand und eine doch vermutlich etwas kürzere Pneumatisierungsdauer von 4 bis 5 Monaten, dürften für die höheren Stadienmittelwerte des Bergfinks verantwortlich sein. Die ersten Jungen mit Stadium 6 fing ich vom 9. Oktober an, sie machen bis Anfang November 9 % (12 von 125) des Totals aus. Der Anteil der Bergfinken mit Stadium 3 an der Gesamtsumme beträgt in derselben Zeitspanne 33 % (41 von 125). Von der zweiten Oktoberdekade an können Individuen mit Stadium 7 nicht mehr mit Sicherheit als adult bestimmt werden (Abb.32).

Serinus serinus Girlitz: Wie bei den andern kleinen Finkenarten finden wir Anfang Oktober auch beim Girlitz die ersten Jungen mit Stadium 6; sie machen

bis Anfang November 3 % (7 von 231) des Totals aus. Die Vögel mit Stadium 3 bestreiten in derselben Zeitperiode 53 % (123 von 231) der Fänglinge. Girlitze mit voll pneumatisiertem Schädeldach können nur bis Ende September mit Sicherheit als adult bestimmt werden. Die Pneumatisierung nimmt etwa 5 Monate in Anspruch (Abb.33).

Serinus citrinella Zitronenzeisig: Die Pneumatisierung verläuft etwas langsamer als beim Hänfling und beim Birkenzeisig. Die ersten Vögel mit Stadium 6 erscheinen Anfang Oktober, machen aber bis Ende des Monats nur 1 % (5 von 459) der Fänglinge aus. 44 % (204 von 459) der Durchzügler stellen in derselben Zeitperiode die Jungvögel mit Stadium 3. Wenn alle im Stadium 7 stehenden Zitronenzeisige im Oktober als adult bestimmt werden, bleibt die Fehlerquelle sehr klein. Die Pneumatisierung dauert etwa 5 bis 6 Monate, möglicherweise sogar länger, da der Zitronenzeisig schon sehr zeitig im Jahr brüten kann (Abb.34, Tab.19).

Carduelis chloris Grünfink: Mit 40 % (41 von 102) sind Vögel mit Stadium 3 von Ende September bis Anfang November zahlenmäßig am stärksten vertreten, nur 10 % (10 von 102) haben in derselben Zeitperiode Stadium 5 und 6 erreicht. Ab der letzten Oktoberdekade können Altvögel nicht mehr nach den Kriterien der Pneumatisation bestimmt werden. Die Pneumatisationsdauer beträgt (5) bis 6 Monate (Abb.35).

Carduelis carduelis Distelfink: Ist die am langsamsten pneumatisierende *Carduelis*-Art. Den ersten und einzigen Vogel im Stadium 6 fing ich am 19.10. Von Ende September bis Anfang November befanden sich nur 2 % (3 von 193) im Stadium 5, während die Vögel mit Stadium 3 70 % (136 von 193) der Durchzügler stellen. Bis Ende Oktober können Distelfinken mit Stadium 7 als adult bestimmt werden. Die Pneumatisierung dauert (5) bis 6 Monate (Abb.36).

Carduelis spinus Erlenzeisig: Entsprechend dem frühen Brutbeginn finden wir im Juli schon ein Durchschnittsstadium von 2,3 vor; die Vögel mit Stadium 3 bestreiten im Juli 41 % (12 von 29) der Fänglinge. Die ersten mit Stadium 6 erscheinen schon ab Anfang September, das entspricht etwa einer Pneumatisationsdauer von 5 Monaten. Weitere Erläuterungen S. 106.

Carduelis cannabina Hänfling: Die ersten mit Stadium 6 werden regelmäßig ab Anfang Oktober gefangen. Sie machen von Ende September bis Ende Oktober 10 % (38 von 378) der Fänglinge aus, während die Vögel im Stadium 3 im Gegensatz zum Distelfink in der gleichen Zeitperiode nur 38 % (145 von 378) der Fänglinge stellen. Ab Anfang Oktober können Altvögel nicht mehr nach den Kriterien der Pneumatisation bestimmt werden. Die Pneumatisierung dauert 4 bis 5 Monate. Weitere Erläuterungen S. 105 (Abb.43, Tab.20).

Carduelis flammea Birkenzeisig: Etwas früher als beim Hänfling erscheinen die ersten Individuen mit Stadium 6 ab Ende September. Sie machen von Ende September bis Ende Oktober 14 % (14 von 102) des Totals aus. Ab Anfang Oktober dürften die ersten ganz pneumatisierten Jungvögel zu erwarten sein. Die Pneumatisierung dauert etwa 4 (bis 5) Monate (Abb.10, 37, Tab.21).

Loxia curvirostra Kreuzschnabel: Wie in Tab.22 gezeigt wird, können Kreuzschnäbel während des ganzen Sommers in allen Stadien angetroffen werden, was dem jahreszeitlich nicht festgelegten Brutverhalten dieser Art entspricht. Aus diesem Grunde ist es auch unmöglich, Schätzungen über die Pneumatisationsdauer anzustellen. Weitere Erläuterungen S. 106 (Abb.38, Tab.22).

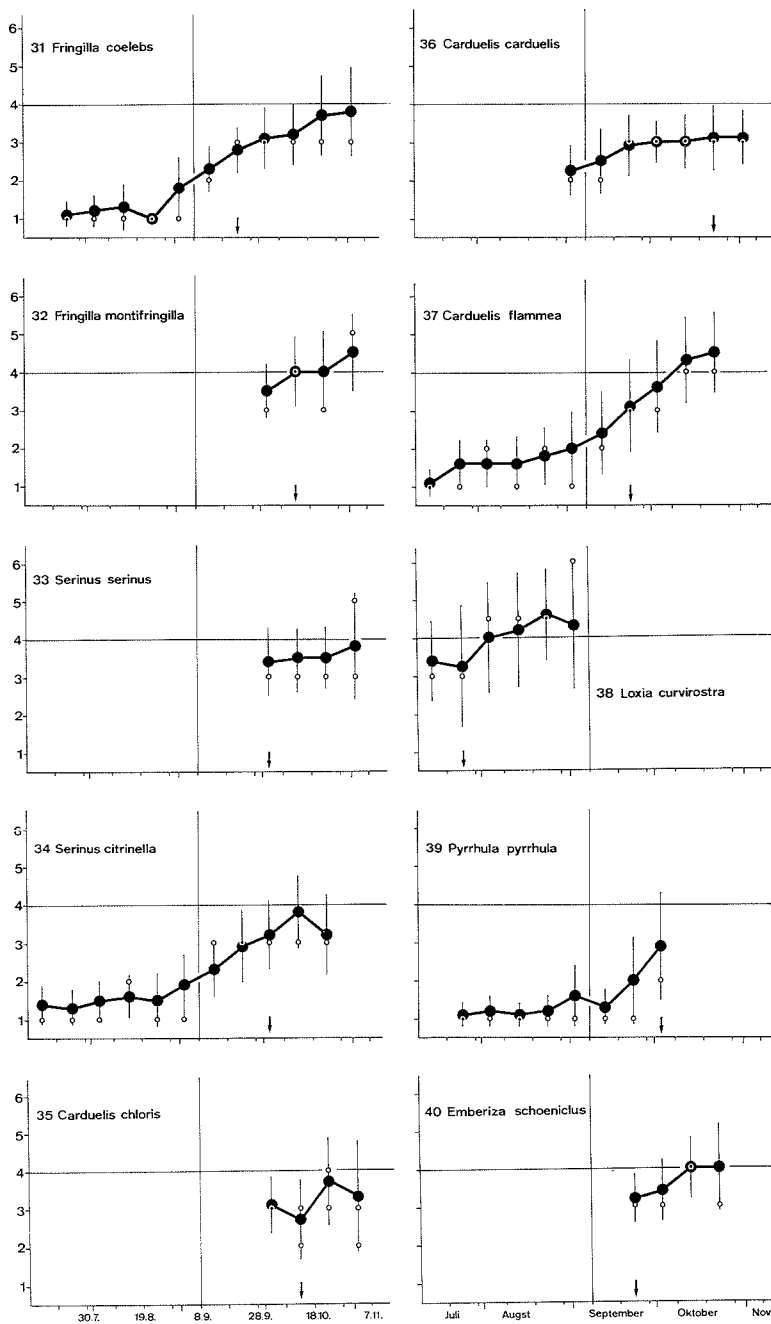


ABB. 31–40. Erläuterungen vgl. S. 88. – For explanations see p. 88.

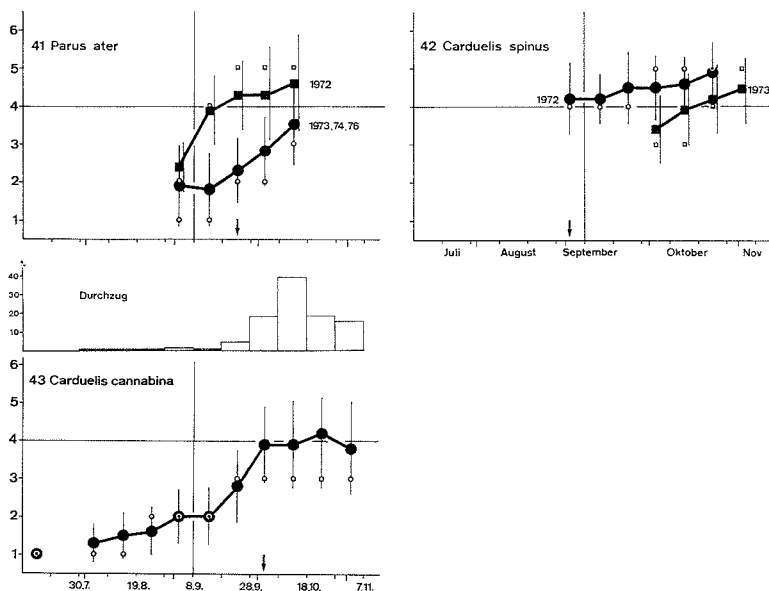


ABB. 41–43. Erläuterungen vgl. S. 88, 105, 106. – For explanations see pp. 88, 105, 106.

Pyrrhula pyrrhula Gimpel: Der Gimpel zeigt auf Bretolet kein Zugmaximum. Von Juli bis Oktober werden in jeder Dekade etwa gleichviel Vögel gefangen, was wohl darauf hindeutet, daß es sich um einheimische handelt. Bis Ende September stehen alle Fänglinge in den Stadien 1 bis 3. In der ersten Oktoberdekade treten dann plötzlich vereinzelte Gimpel mit Stadium 4 oder 5 auf. Ob wir es bei diesen Individuen eventuell doch mit Durchzüglern, mit früher geschlüpften Vögeln aus dem Tiefland zu tun haben, läßt sich nicht definitiv sagen, da das Material nicht umfangreich genug ist. Aus diesem Grunde wage ich es auch nicht, Schlüsse über die Pneumatisationsdauer zu ziehen (Abb. 39).

Emberizidae

Emberiza citrinella Goldammer: Dies ist die am langsamsten pneumatisierende Singvogelart, die ich untersucht habe. Bis Ende Oktober fand ich keinen Vogel, der weiter als bis Stadium 3 pneumatisiert hatte. Bei der Altersbestimmung nach Schädelmerkmalen ist zu beachten, daß nicht alle adulten Vögel Stadium 7 erreichen (Winkler 1976). Von 26 im Dezember, Januar und Februar kontrollierten adulten Ringvögel befanden sich 4 im Stadium 5, 10 im Stadium 6, und nur 12 hatten fertig pneumatisiert. Goldammern können also nur bis ins Stadium 4 mit Sicherheit als diesjährig bestimmt werden. Entsprechend der langsamen Pneumatisationsrate dürfen alle Individuen mit Stadium 7 bis Ende November als adult gelten.

Emberiza cia Zippammer: Von 13 im Oktober untersuchten Exemplaren befand sich das am weitesten fortgeschrittene Individuum im Stadium 3. 5 Exemplare befanden sich im Stadium 2 und 7 noch im Stadium 1. Die Zippammer pneumatisiert wie die Goldammer sehr langsam, ob allerdings wie bei der Goldammer Altvögel mit Fenster auftreten können, bleibt noch zu untersuchen.

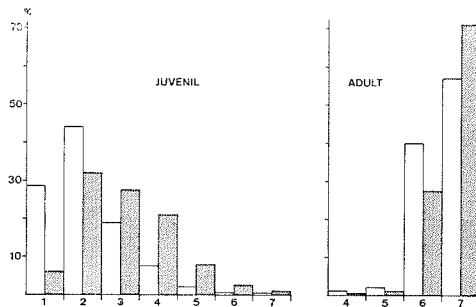


ABB. 44. Prozentuale Verteilung adulter und juveniler Rauchschwalben *Hirundo rustica* (punktierte Säulen) und Mehlschwalben *Delichon urbica* (weiße Säulen) auf die einzelnen Stadien. Die untersuchten Vögel stammen alle von den Tagen um den 9. Oktober des Schwalbenkatastrophenherbstes 1974. Mehlschwalbe: juvenil $n = 480$, adult $n = 1334$. Rauchschwalbe: juvenil $n = 306$, adult $n = 543$. – Frequency distribution of the stages of pneumatisation of adult and juvenile *Hirundo rustica* (dotted columns) and *Delichon urbica* (white columns). The birds studied were victims of the bad weather and had all died around 9th October 1974. Delichon: 480 juveniles and 1334 adults. Hirundo: 306 juveniles and 543 adults.

Emberiza hortulana Ortolan: Pneumatisiert schneller als die Goldammer, im Vergleich zu andern Arten aber immer noch sehr langsam. Bis Ende September habe ich keinen Vogel in den Stadien 4 bis 6 gefangen. Die Ortolane mit Stadium 3 machen von Ende August bis Mitte September 62 % (24 von 39) der Fänge aus. Alle während des Herbstzuges im Stadium 7 stehende Ortolane können als adult angesprochen werden.

Emberiza schoeniclus Rohrammer: Pneumatisiert schneller als alle andern untersuchten Ammernarten. Der erste Vogel mit Stadium 6 trat bereits am 22. September auf, regelmäßig finden sich Rohrammern mit Stadium 6 jedoch erst im Oktober. Vom 18. bis 27. Oktober machen die Individuen in den Stadien 5 und 6 39 % (12 von 31) der Fänge aus. Von der letzten Septemberdekade an sind unter den Rohrammern mit Stadium 7 schon Jungvögel zu erwarten. Die Pneumatisierung dauert 4 bis 5 Monate (Abb. 40).

6. Pneumatisation der Corviden am Beispiel von Dohle *Corvus monedula* und Rabenkrähe *Corvus corone*

In den bisherigen Kapiteln wurde die Pneumatisation nur in bezug auf ihre Flächenausdehnung auf der Schädeloberseite behandelt. Am Beispiel zweier Corvidenarten soll nun die Dickenzunahme des Schädeldaches im Übergang von der einschichtigen zur zweischichtigen Knochendecke verfolgt werden. Die am Corvidenschädel vorgefundenen Verhältnisse dürfen indes nicht ohne weiteres auf andere Singvögel übertragen werden.

6.1. Methode

Das Alter der untersuchten Vögel wurde anhand des Gefiederzustandes bestimmt, bei den ♀ diente zusätzlich der Entwicklungszustand des Ovidukts als Alterskriterium. Es wurden drei Altersklassen unterschieden: Diesjährige, vorjährige und adulte Vögel. Die Schädelkapsel jedes Vogels wurde in der Höhe, Breite und Länge ausgemessen, bei den Dohlen wurde noch zusätzlich das Volumen der

Schädelhöhle bestimmt. Das Volumen wurde mit Wasser bestimmt. Dazu habe ich die Schädelkapsel mit Heftpflaster gegen die Augenhöhlen zu abgedichtet und nachher kurz in heißes Paraffin getaucht, um allfällige offene oder poröse Stellen abzudichten. Für die Messungen der Schädeldachstärke habe ich fünf Meßpunkte ausgesucht (Abb.45): zwei über der Mittelnäht (A1 und B1), einer über dem Cerebellum (C) und zwei über dem Schädeldach seitlich der Mittelnäht (A2 und B2). Mit einer winzigen Kreissäge wurden drei transversale Tranchen aus dem Schädeldach geschnitten, die ich an den besagten Punkten mit einer Schublehre (0,02 mm) gemessen habe. Am Schädeldach habe ich an derselben Stelle einmal die gesamte Dicke und einmal nur die Dicke der äußeren Lamelle gemessen.

6.2. Dohle

Das Dohlenmaterial stammt aus der Camargue. Im Verlaufe des Monats April 1971 wurden während einer Dezimierungsaktion etwa 200 Vögel gefangen, die mir von der Station Biologique de la Tour du Valat zur Verfügung gestellt worden waren. Für die vorliegende Untersuchung habe ich 80 Exemplare, je 20 adulte und je 20 vorjährige ♂ und ♀ ausgewählt.

Die Messungen der Schädeldachstärke ließen einen signifikanten Unterschied zwischen Alt- und Jungvögeln erkennen (Tab.23). Die Pneumatisierung ist also bei Dohlen im April des zweiten Kalenderjahres, im Alter von etwa 11 Monaten, noch nicht abgeschlossen. Dabei sind die Unterschiede in den Meßwerten der äußeren Schädeldachlamelle nicht signifikant, so daß wohl angenommen werden darf, daß die weiteren Wachstumsvorgänge bis zum Erreichen des Adultwerts nur noch die innere Lamelle betreffen. Nach 11 Monaten Pneumatisierung muß das Schädeldach noch um einen Faktor von 1,2 bis 1,7 dicker werden. Angenommen, das Wachstum laufe linear und im selben Tempo wie bisher, so würden bis zur Ausbildung der endgültigen Schädeldachstärke etwa weitere sieben Monate verstreichen. Eine Dohle hätte demnach erst mit 18 Monaten fertig pneumatisiert. Dieser Wert ist allerdings mit Vorbehalt aufzunehmen, da erstens unbekannt ist, wie rasch das Wachstum nach diesen 11 Monaten weiterschreitet und da zweitens eine große individuelle Variabilität in der endgültigen Schädeldachdicke besteht. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß einzelne Vögel schon nach einem Jahr fertig pneumatisiert haben und sich der Prozeß bei andern erheblich mehr in die Länge zieht.

Parallel zum Dickenwachstum des Schädeldachs sollte, wenn die Pneumatisierung gegen das Gehirn hin erfolgt, das Volumen der Schädelhöhle kleiner werden. Um das zu überprüfen, wurde das Schädelvolumen von 71 Ex. bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 24 zusammengefaßt. Die Volumenunterschiede zwischen Jungen und Alten desselben Geschlechts sind signifikant.

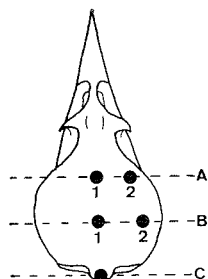


ABB. 45. Schnittebenen (unterbrochene Linie) A, B und C durch den Schädel von Dohle *Corvus monedula* und Rabenkrähe *C. corone*. Die Stellen, an welchen die Schädeldachstärke gemessen wurde, sind durch einen ausgefüllten Kreis hervorgehoben. — Sections across the skull of *Corvus monedula* and *Corvus corone* (A, B, C broken lines). Dots indicate where the thickness of the skull roof was measured.

TABELLE 23. Schädeldachdicke adulter und juveniler Dohlen *Corvus monedula* aus dem Monat April. Die Schädeldachdicke (in mm) wurde einmal für beide Knochenlamellen und einmal nur für die äußere Knochenlamelle angegeben. Für die Lage der Meßpunkte A1, A2, B1, B2 und C vergl. Abb. 45. — *Mean thickness of the skull roof of adult and juvenile Corvus monedula in April. The thickness (mm) is given for the inner and outer, and the outer lamella. Measurements were taken in A1, A2, B1, B2, C (cf. Abb. 45); m = mean, s = standard deviation.*

	Beide Knochenlamellen					Nur äußere Lamelle				
	A		B		C	A		B		C
	1	2	1	2		1	2	1	2	
<i>adult</i>										
m	2,12	1,16	1,88	1,54	1,10	1,06	0,34	1,04	0,56	0,42
s	0,36	0,28	0,35	0,24	0,30	0,16	0,06	0,18	0,14	0,14
min	1,40	0,70	1,06	1,08	0,70					
max	2,80	1,68	2,76	2,06	1,98					
<i>juvenil</i>										
m	1,78	0,68	1,54	1,00	0,68	1,02	0,32	0,96	0,52	0,32
s	0,26	0,22	0,24	0,32	0,20	0,16	0,04	0,16	0,12	0,10
min	1,26	0,32	1,02	0,34	0,30					
max	2,36	1,36	2,02	1,80	1,20					

TABELLE 24. Schädelvolumen adulter und juveniler Dohlen *Corvus monedula* aus dem Monat April. — *Skull volume of adult and juvenile Corvus monedula in April.*

	n	Vol in ml		n	Vol in ml
♂ ad.	17	4,8 ± 0,3	♀ ad.	17	4,4 ± 0,2
♂ vj.	19	5,1 ± 0,2	♀ vj.	18	4,8 ± 0,3

6.3. Rabenkrähe

Bei der Rabenkrähe habe ich versucht, das Dickenwachstum des Schädeldaches im ersten Lebensjahr zu verfolgen. Es lagen mir 400 Vögel aus verschiedenen Kantonen der Schweiz vor, die im Rahmen von Populations- und Nahrungsstudien geschossen worden waren (Böhmer 1976, Rufener in Vorb.). Für die Schädeluntersuchungen konnten 331 Ex. verwendet werden.

Wie bei den Dohlen besteht auch bei der Rabenkrähe ein signifikanter Geschlechtsunterschied in den äußeren Schädelmaßen. Die ♂ haben einen größeren Schädel als die ♀. Der endgültige Schädelumfang (Höhe, Länge, Breite) wird schon sehr bald nach dem Ausfliegen erreicht, selbst die erstjährigen Vögel aus den Monaten Mai und Juni zeigen gegenüber den Adulten keinen signifikanten Unterschied in den äußeren Schädelmaßen.

Von einer Darstellung des Verlaufs der Volumenverringerung der Schädelhöhle mußte bei der Rabenkrähe abgesehen werden, da das Material dazu nicht ausreichte (viele Schädel waren mit Schrotschüssen durchsiebt). Eine Darstellung der Zunahme der Schädeldachstärke sagt jedoch mit andern Mitteln dasselbe aus.

Die Jungvögel wurden in sechs Altersstufen (eine Altersstufe = ein Zweimonatsabschnitt, beginnend mit Mai–Juni) aufgeteilt. Die Jungen im zweiten Kalenderjahr (vorjährige) waren nur bis Mai–Juni noch von den Altvögeln zu unterscheiden. Infolge der fortgeschrittenen Mauser mußten ab Juli–August

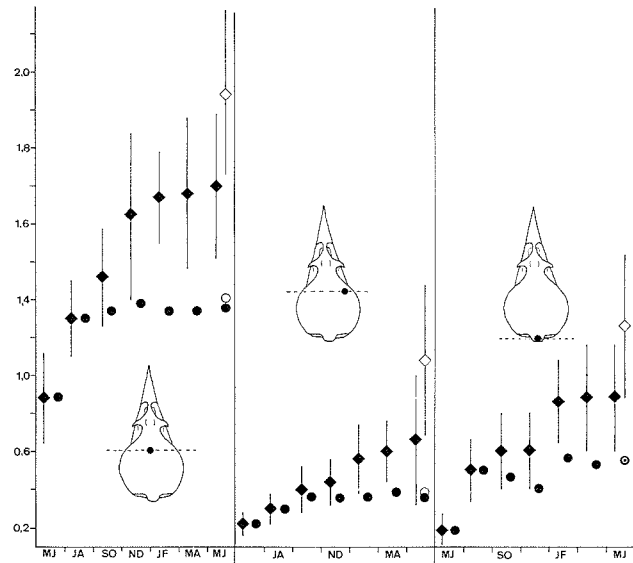


ABB. 46. Verlauf des Dickenwachstums des Schädeldachs der Rabenkrähe *Corvus corone* im ersten Lebensjahr ($n = 159$). Abszisse = Jahreszeit aufgeteilt in Zweimonatsabschnitte beginnend mit Mai–Juni des ersten Kalenderjahres und endend mit Mai–Juni des zweiten Kalenderjahres. Ordinate = Schädeldachstärke in mm. Die ausgefüllten Kreise geben den Wachstumsverlauf der äußeren Schädeldachlamelle, die ausgefüllten Quadrate denjenigen der äußeren und inneren Lamelle zusammen wieder; durch eine ausgezogene Linie ist die Standardabweichung angedeutet. Die leeren Kreise und Quadrate stehen für die Schädeldachstärke der Altvögel ($n = 172$). – *Changes in the thickness of skull roof of Corvus corone in the first year of life ($n = 159$). Abscissa: two-month-intervals, beginning with May/June of the first calendar year, ending in May/June of the second. Ordinate: mean thickness of the outer (dots) and the inner and outer lamella (filled squares) and standard deviation are given. Open circles and squares refer to the thickness found in 172 adult birds.*

alle Nicht-Diesjährigen als adult bezeichnet werden. Da die Vorjährigen im Mai–Juni, also im Alter von rund einem Jahr, die endgültige Schädeldachstärke noch nicht erreicht haben – die Schädeldachdicke nimmt bis zum Adultwert noch bis um einen Faktor 1,6 zu –, dürfte durch die Zusammenfassung aller Nicht-Diesjährigen ab Juli–August der Adultwert etwas zu niedrig ausgefallen sein.

In Abb. 46 wird das Dickenwachstum der inneren (Kreise) und der äußeren (Quadrate) Schädeldachlamelle an drei der fünf Meßpunkte für den Verlauf eines Jahres dargestellt. Daraus kann entnommen werden, daß das Wachstum der äußeren Lamelle in den Monaten September–Oktober, also im Alter von 4 bis 5 Monaten abgeschlossen ist. Gleichzeitig beginnt sich die innere von der äußeren abzuheben. Von diesem Moment an scheint der Schädel im Durchlicht pneumatisiert, obwohl das Wachstum der inneren Lamelle noch nicht eingestellt ist. Der Prozeß wird zuerst über der Mittelnäht vollendet. Dem Verlauf der Wachstumskurve im ersten Kalenderjahr nach zu schließen müßte man folgern, daß der Pneumatisationsprozeß noch recht lange fort dauert. Wenn der bisherige Wachstumsrhythmus beibehalten wird, wäre der Schädel erst im Alter zwischen

TABELLE 25. Schädeldachdicke beringter Rabenkrähen *Corvus corone* bekannten Alters. Für die Lage der Meßpunkte A1, A2, B1, B2 und C vergl. Abb. 45. – *Thickness of the skull roof of Corvus corone of known ages. Measurements were taken in A1, A2, B1 B2, C (cf. Abb. 45).*

Alter in Tagen	A		B		C
	1	2	1	2	
55	0,92	0,14	0,62	0,38	0,14
210	1,44	0,32	1,48	0,76	0,50
260	1,54	0,34	1,64	0,96	0,62
300	1,46	0,60	1,66	0,74	0,48
360	2,32	0,98	2,32	1,22	1,08
3jährig	2,86	0,88	3,08	1,16	1,26

18 Monaten und 2 Jahren ganz pneumatisiert. Kalchreuter (1971) fand sogar noch einen signifikanten Unterschied in der Schädeldachstärke zwischen 23 bis 26 Monaten alten und einer Gruppe von über 26 Monaten alten Vögeln, was darauf hindeuten würde, daß die Pneumatisierung sogar noch länger als 2 Jahre dauert.

Wie bei den Dohlen ist bei der Rabenkrähe die individuelle Variation – sowohl in der Schädeldachstärke der adulten wie der der gleichaltrigen jungen Krähen – sehr groß, was auch Kalchreuter (1971) betont. Trotz dieser Tatsache verläuft aber die Pneumatisierung nicht völlig zeitunabhängig, sondern es ist, wie die Abbildung zeigt, eine direkte Abhängigkeit der Mittelwerte der Schädeldachstärke von der Jahreszeit und somit vom Alter festzustellen. In Tab. 25 wurden die Schädeldachdicken von sechs Individuen zusammengestellt, deren Alter durch Beringung genau bekannt ist. Die individuelle Variabilität kommt dabei sehr deutlich zum Ausdruck, aber auch die successive, mit dem Alter voranschreitende Pneumatisierung.

6.4. Diskussion

Die Pneumatisationsvorgänge am Schädeldach der Corviden heben sich zum Teil von denjenigen der übrigen Passeriformes ab. So kann die Pneumatisierung der Krähen in zwei Phasen aufgeteilt werden. In einem ersten Zeitabschnitt ist ein gegen innen gerichtetes Dickenwachstum der äußeren Knochenlamelle zu beobachten. Diese ist im Verhältnis zu derjenigen anderer Singvögel bedeutend massiver gestaltet und stark porös. In einer zweiten Phase, die schon sehr bald zum Verschwinden der Fenster führt, wächst die hirnwärtige Lamelle gegen das Innere der Schädelhöhle. Dazu benötigt sie einen Zeitraum von über einem Jahr.

Die Corviden unterscheiden sich aber auch durch ihren Pneumatisationsmodus von den andern Passeriformes. Ihre letzten noch unpneumatisierten Stellen auf dem Schädeldach liegen nämlich nicht frontal, sondern central. Die Form der Fenster im Verlaufe der Pneumatisierung wurde am Beispiel mehrerer Corvidenarten von Harrison (1961) dargestellt. Es erübrigt sich deshalb, die verschiedenen Stadien an dieser Stelle nochmals zu zeichnen, besonders da die Abbildungen Harrisons meinen Befunden völlig entsprechen.

7. Mögliche Anwendungsbereiche der Pneumatisation in der Zugforschung und Beringung, dargestellt am Beispiel des Materials vom Col de Bretolet

7.1. Altersbestimmung

Der wichtigste Anwendungsbereich der Pneumatisation liegt in der Altersbestimmung. Von vielen Arten kann das Alter überhaupt nur anhand des Pneumatisationszustandes bestimmt werden; aber auch bei solchen Singvögeln, deren Alter mit etwas Erfahrung an der Mausergrenze, Gefiederabnutzung, Irisfarbe oder Schnabelkammer ermittelt werden kann, ist es ratsam, die Pneumatisation als zusätzliches Kriterium zu benützen. Mit der Möglichkeit, das Alter einer ganzen Anzahl von Singvogelarten, die bisher nur als «Fängling» in die Ringliste eingetragen wurden (z. B. Motacillidae, Turdidae, Sylviidae), bestimmen zu können, erweitert sich der Rahmen derjenigen Durchzügler, deren Alterszusammensetzung eruiert und deren Durchzug für Alt- und Jungvögel getrennt dargestellt werden kann. Zur Illustration habe ich mit Bretoletdaten vier Langstreckenzieher, nämlich Baumpieper, Schafstelze, Gartengrasmücke und Trauerschnäpper, in diesem Sinne ausgewertet. Das Ergebnis zeigt in der Alterszusammensetzung der vier Arten erhebliche Unterschiede. So beträgt der Anteil Altvögel beim Baumpieper 15 %, bei der Schafstelze 5 %, bei der Gartengrasmücke 14 % und beim Trauerschnäpper 26 %. Auch in der Lage der Hauptdurchzugszeit von alt und jung weichen die vier Arten voneinander ab. Die adulten Baumpieper und Schafstelzen scheinen nach dem vorliegenden Material ihren Durchzugsgipfel nach dem der jungen, die adulten Gartengrasmücken und Trauerschnäpper jedoch vor dem der jungen zu haben. Solche Auswertungen werden aber erst dann wertvoll, wenn sie mit entsprechenden Angaben anderer Stationen verglichen werden können.

Mit Hilfe der Pneumatisation können schließlich auch herkömmliche Altersbestimmungsmerkmale überprüft oder die Anwendbarkeit neu zu entdeckender bestätigt werden (z. B. Hogstad 1971). Neben der alleinigen Bestimmung jung oder adult lassen sich die gefangenen Vögel zusätzlich nach den beobachteten Stadien klassieren, was indirekt eine Alterseinstufung ergibt, die nach verschiedenen Gesichtspunkten interpretiert werden kann.

7.2. Zeitliche Verteilung der Pneumatisationsstadien

7.2.1. Stadiensprung

Normalerweise nimmt das Stadienmittel im Verlaufe der Durchzugszeit von Dekade zu Dekade allmählich zu. Wenn das höchste Stadium in einer Dekade 3 betrug, ist in der nächstfolgenden Dekade in der Regel erst Stadium 4 zu erwarten. Nun beobachten wir jedoch bei einigen in der Paßgend heimischen Arten eine sprunghafte Erhöhung des Mittels nicht nur um 1, sondern um 2 oder 3 Stufen. Ich möchte dieses Ereignis als *Stadiensprung* bezeichnen. Eine mögliche Erklärung dafür – die mir aber unwahrscheinlich erscheint – wäre die, daß die Pneumatisierung in zwei Phasen mit unterschiedlicher Pneumatisationsgeschwindigkeit verläuft. Alles deutet jedoch darauf hin, daß der Grund für den Stadiensprung darin zu suchen ist, daß zur einheimischen Population im Zeitpunkt des Stadiensprungs aus andern Populationen stammende, ältere und damit in höheren Stadien stehende Individuen dazustoßen. Diese Hypothese steht im Einklang damit, daß der Stadiensprung immer mit dem Zugbeginn zusammenfällt.

Der Stadiensprung sei im folgenden an drei Arten – Hänfling, Hausrötel und Tannenmeise – demonstriert, die sowohl als ortsansässige wie als Durchzügler auf dem Col de Bretolet gefangen werden.

Carduelis cannabina Hänfling: Bis Mitte September finden sich allabendlich in den Alpenrosen des Passes Jungvogelschwärme zum Nächtigen ein. Die hohe Zahl von Kontrollfängen an den Schlafplätzen läßt vermuten, daß es sich dabei immer um etwa dieselben einheimischen Vögel handelt. Während dieser Periode stehen trotz der relativ hohen Zahl der Fänglinge, die durchaus eine breitere Streuung der Stadien erwarten ließe, alle Vögel in den Stadien 1 bis 3. Gegen Mitte September lösen sich die Schlafgesellschaften auf, die Zahl der Fänglinge nimmt ab und während des nun einsetzenden Zuges erscheinen trotz niedrigerer Fangzahlen die ersten Vögel in den Stadien 4 und 5. Gleichzeitig mit dem Erscheinen höherer Stadien verlagert sich auch das prozentuale Hauptgewicht von Stadium 2 auf Stadium 3 (Abb.43, Tab.20).

Phoenicurus ochruros Hausrötel: Das Material stammt zum größeren Teil vom Chasseral, einer Fangstation auf 1600 m im Jura. In bezug auf die Zusammensetzung der Fänglinge aus einheimischen, in der Höhe erbrüteten Individuen und Durchzüglern aus dem Tiefland herrschen etwa die gleichen Verhältnisse wie auf dem Col de Bretolet. Bis Ende August fängt man nur Jungvögel in den Stadien 1 bis 3. Anfangs September stoßen plötzlich Jungvögel in den Stadien 4 bis 6 dazu. Obwohl Biber (1973) den Zugbeginn erst auf Mitte September ansetzt, müssen wir aufgrund der Pneumatisationsdaten vermuten, daß die ersten Vögel einer aus älteren Individuen zusammengesetzten Gesamtheit schon Anfang September erscheinen (Abb.17).

Parus ater Tannenmeise: Bei dieser Art liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als nicht jedes Jahr regulärer Durchzug zu beobachten ist, sondern die Art alle paar Jahre als Invasionsvogel erscheint. In Jahren mit wenig Fänglingen dürfte es sich um Vögel aus der näheren Umgebung handeln und nur in Invasionsjahren sind auch Individuen aus einem weiteren Einzugsgebiet und tiefer liegenden Regionen mit früherem Brutbeginn am Zug beteiligt. In Abb.41 sind die durchschnittlichen Stadienwerte der Nichtinvasionsjahre denjenigen des Invasionsjahrs 1972 gegenübergestellt. Wir bemerken in den normalen Jahren ein ganz allmähliches Ansteigen der Stadienwerte von Juli bis Oktober. Im Invasionsjahr zeigt sich in den Mittelwerten bis zum Zugbeginn Ende August vorerst kein Unterschied. In der ersten Septemberdekade, in der die frühesten Invasoren die einheimischen Vögel zahlenmäßig noch nicht stark übertreffen, ist gegenüber normalen Jahren erst eine geringe Zunahme des Mittelwertes zu beobachten. Von der zweiten Septemberdekade an, in der die Invasoren massenweise durchziehen, beträgt der Wert das doppelte normaler Jahre und ist auch gegenüber der vorhergehenden Dekade des Invasionsjahres stark angehoben (Abb.41).

Andere Arten: Weniger deutlich als bei den drei besprochenen Arten kommt der Stadiensprung auch bei Braunkehlchen, Heckenbraunelle und Buchfink zum Ausdruck. Die ersteren beiden Arten brüten auf dem Paß selbst. Von der letzteren streifen schon im Juli die ersten Jungvögel – vermutlich aus dem Gebiet der nahen Baumgrenze – auf dem Paß umher. Bezeichnenderweise ist der Stadiensprung beim Birkenzeisig, der nicht als echter Zugvogel, sondern nur als einheimischer Streifzügler auftritt, nicht zu beobachten. Ebenfalls fehlt der Stadiensprung denjenigen Arten, die auf Bretolet ausschließlich als Durchzügler

vorkommen. Es seien hier als Beispiel der Gartenrötel und der Trauerschnäpper genannt.

Leider besitze ich zu wenig Material, um ähnliche Vergleiche mit Daten aus dem Unterland durchführen zu können. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß auch auf Fangstationen im Tiefland mit dem Zugbeginn ein Stadiensprung zu beobachten wäre, wenn nämlich eine altersmäßig heterogen zusammengesetzte Masse von Durchzüglern mit der altersmäßig viel homogener zusammengesetzten einheimischen Population zusammentrifft. Der Stadiensprung könnte sich so als ein allgemeiner verbreitetes Phänomen herausstellen und immer dort in Erscheinung treten, wo fremde Populationen auf dem Durchzug zu einheimischen stoßen. Auf einer Fangstation im Tiefland wäre es ein Leichtes, diese Verhältnisse z. B. an der Rohrammer oder dem Teichrohrsänger zu überprüfen.

7.2.2. *Erlenzeisig und Kreuzschnabel*

Wenn wir annehmen, daß zwischen Pneumatisationsstadien und Alter eine Abhängigkeit besteht, sollte diese Beziehung bei Arten mit von Jahr zu Jahr schwankendem Brutbeginn (z. B. Erlenzeisig) und solchen, die das ganze Jahr über brüten können (z. B. Kreuzschnabel), im Stadienmittelwert während der Durchzugszeit zum Ausdruck kommen. So beobachten wir beim Erlenzeisig *Carduelis spinus*, dessen Brutbeginn offenbar vom Fichtensamenangebot abhängt (Glutz 1962), im sehr guten Durchzugsjahr 1972 in den entsprechenden Dekaden einen durchschnittlich höheren Stadienmittelwert als 1973, einem Jahr mit normal starkem Durchzug (Abb.42). Das könnte damit erklärt werden, daß 1972 der größte Teil der Durchzügler früher geschlüpft ist als 1973.

Der Kreuzschnabel *Loxia curvirostra* ist die einzige Singvogelart in der Schweiz, die praktisch ganzjährig beim Brutgeschäft anzutreffen ist. Dementsprechend können zu jeder Jahreszeit Jungvögel in verschiedenen Entwicklungsstadien auftreten. Bei keiner andern Singvogelart finden wir schon im Juli einen fast gleich hohen Anteil von Anfangs- und Endstadien (Tab.22). Trotz der während der ganzen Zugperiode auffälligen Streuung in den Pneumatisationsstadien ist im Mittelwert von Juli bis September eine ansteigende Tendenz zu beobachten (Abb.38). Das würde heißen, daß gegen Ende Sommer immer weniger ganz junge Vögel zur Gesamtpopulation hinzukommen. Diese von der Pneumatisation her gewonnene Einsicht wird durch die brutbiologischen Daten bestätigt.

7.2.3. *Prozentuale Verteilung der Fänglinge auf die Stadien*

Ich möchte diesem Abschnitt einen Modellfall voranstellen, vor dessen Hintergrund sich die nachfolgenden Ausführungen besser deuten lassen. Angenommen wir fangen in einer geschlossenen Population einer mittelschnell pneumatisierenden Art unter konstanten Fangbedingungen während der ganzen Zeitspanne, während welcher die Pneumatisierung von Stadium 1 bis 6 fortschreitet. Von der Voraussetzung ausgehend, daß die Pneumatisierung eine artgemäß festgelegte Zeitspanne in Anspruch nimmt, die individuelle Variabilität gering ist und das Pneumatisationswachstum linear verläuft, würde Stadium 1 zu Beginn der Fangperiode mit 100 % vertreten sein. Sobald die ersten Vögel ins Stadium 2 überwechseln, beginnt der Prozentanteil von Stadium 1 abzunehmen und geht dann gegen null, wenn die spätesten Jungen aus Ersatz- und Zweitbruten ins Stadium 2 getreten sind. Die Stadien 2 bis 5 beschreiben nun jeweils

eine Kurve mit einem ansteigenden Ast, einem Höhepunkt und einem absteigenden Ast. Stadium 2 erreicht den Gipfel am frühesten, Stadium 5 am spätesten. Sobald die ersten Vögel von Stadium 5 ins Stadium 6 wechseln – das wären dann diejenigen Individuen, die zu Beginn der Fangperiode die 100 % des Stadiums 1 bestritten haben – beginnt die Gerade des Stadiums 6 anzusteigen. Sie erreicht dann 100 %, wenn die letzten Vögel vom Stadium 5 ins Stadium 6 übertreten; das wären dann die Individuen, welche als letzte noch einen Anteil von Stadium 1 an der Gesamtsumme bestritten haben. Bei keiner Art habe ich jedoch die ganze Zeitspanne, während der noch Individuen mit Fenstern auftreten, erfassen können. Diese dauert ja, da nicht alle Vögel gleichzeitig schlüpfen, viel länger als die individuelle Pneumatisationsdauer. Meine Tabellen geben also immer nur einen mehr oder weniger großen Ausschnitt aus dem gesamten Pneumatisationsgeschehen einer Art wieder.

Die meisten Arten zeigen im Kurvenverlauf der einzelnen Stadien Unregelmäßigkeiten, die man 1. als zufällig bedingt deuten könnte, 2. dadurch, daß Populationen mit unterschiedlichem Durchschnittsalter einander auf dem Durchzug ablösen und 3. dadurch, daß der Wegzug verschiedener Altersklassen gestaffelt verläuft, als keine ausgewogene Durchmischung aller Altersstufen auf dem Zug erfolgt. So könnte die bei manchen Arten beobachtete Zunahme von Anfangs- und mittleren Stadien (die sich auch im Dekadenmittelwert ausdrückt) in der letzten oder vorletzten Durchzugsdekade in einem späteren Wegzug der jüngeren Vögel begründet sein.

Eine Zunahme niedriger Stadien in der letzten Durchzugsdekade findet sich z. B. bei Steinschmätzer (Tab.11), Rotkehlchen (Tab.7), Wintergoldhähnchen (Tab.15), Hänfling (Tab.20) und Zitronenzeisig (Tab.19). Bei der Schafstelze (Tab.5) und dem Zilpzalp (Tab.13) steigen der Mittelwert und die Prozentzahlen der höheren Stadien bis zur Mitte der Durchzugszeit an und fallen in den letzten beiden Dekaden wieder ab. Eine Zunahme niedriger Stadien in der vorletzten Dekade sind z. B. bei Hausrötel (Tab.8), Gartenrötel (Tab.12) und Fitis (Tab.14) zu beobachten. Dem Modellfall näherkommend verläuft die Stadienabfolge bei Baumpieper (Tab.2), Wiesenpieper (Tab.3), Wasserpieper (Tab.4), Heckenbraunelle (Tab.6), Trauerschnäpper (Tab.17), Grauschnäpper (Tab.16), Buchfink (Tab.18) und Birkenzeisig (Tab.21).

7.2.4. Streuung der Stadienwerte

Je heterogener die Alterszusammensetzung der Fänglinge einer Art in einer beliebigen Dekade ist, desto stärker wirkt sich das auf die Streuung der Stadienwerte aus. Die Streuung über die ganze Fangzeit hin ist naturgemäß bei der Art am größten, bei welcher in jeder Dekade Individuen in allen Stadien auftreten können, nämlich beim Kreuzschnabel (Tab.22). Die Alterszusammensetzung wirkt sich aber nicht bei allen Arten in derselben Weise auf die Streuung der Stadienwerte aus, denn bei sehr rasch pneumatisierenden Vögeln führen geringe Altersunterschiede bereits zu einer starken Aufsplitterung der Stadienwerte, während bei sehr langsam pneumatisierenden Arten selbst größere Altersunterschiede, zumindest während der Sommermonate, keine starke Streuung der Stadienwerte bewirken. So ist die Streuung bei sehr schnell pneumatisierenden Arten wie Fitis (Tab.14), Braunkehlchen (Tab.10) und Steinschmätzer (Tab.11) – alles Arten mit nur einer Jahresbrut – am Anfang der Fangperiode groß, solange zu älteren Vögeln noch jüngere hinzustoßen. Die Streuung wird kleiner,

sobald die jüngsten Durchzügler in den Endstadien angelangt sind, zu einem Zeitpunkt also, zu dem der größte Teil der Fänglinge bereits vollständig pneumatisiert ist.

Sehr langsam pneumatisierende Arten zeigen bis in den Herbst nur geringe Streuung der Stadienwerte, z. B. Wasserpieper (Tab.4). Mittelschnell pneumatisierende Arten mit mehr als einer Jahresbrut zeigen am Anfang der Fangperiode geringe, gegen den Herbst hin dann zunehmend größere Streuung in den Stadienwerten, wie das deutlich bei Buchfink (Tab.18), Hänfling (Tab.20) und Birkenzeisig (Tab.21) in Erscheinung tritt. Dies findet seine Erklärung darin, daß infolge des langsameren Pneumatisationsrhythmus Altersunterschiede im Sommer in der Stadienhöhe erst wenig zum Ausdruck kommen. Die breite Streuung im Herbst entsteht, wenn zu den in den Endstadien stehenden Frühgeschlüpfen, aus sehr späten Brutten stammende Junge hinzustoßen. Der Gartenrötel (Tab.9), der normalerweise auch nur eine Jahresbrut hochzieht, pneumatisiert etwas langsamer als Fitis, Braunkehlchen und Steinschmätzer. Bei ihm finden sich in der ersten Durchzugsdekade noch keine Vögel mit Stadium 6, die breiteste Streuung tritt deshalb erst in der Mitte der Durchzugszeit auf, wird jedoch gegen Mitte September, sobald keine ganz jungen Vögel mehr hinzukommen, wieder kleiner. Auch der Hausrötel (Tab.8) zeigt in der Mitte der Fangperiode, nämlich in der Dekade des Stadiensprungs die größte Streuung der Stadienwerte, da er jedoch anders als der Gartenrötel mehr als eine Jahresbrut hochzieht, nimmt bei ihm die Streuung gegen Ende der Fangperiode weniger stark ab als bei der vorigen Art.

Wie den Tabellen zu entnehmen ist, konzentriert sich, trotz der bei vielen Arten zu beobachtenden breiten Streuung, doch meist der Hauptteil der Durchzügler – wohl die während der Hauptbrutzeit geschlüpften Vögel – auf ein oder zwei aufeinanderfolgende Stadien.

DANKSAGUNGEN

Vorab danke ich ganz herzlich Dr. E. Sutter für die kritische Durchsicht des Manuskripts, seine stete Hilfsbereitschaft, mit der ich seit Beginn der Arbeit rechnen durfte, und seine zahlreichen wertvollen Anregungen; schließlich war auch er es, der mein Interesse für das Gebiet der Pneumatisation weckte. Das Naturhistorische Museum Basel stellte mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung; in den Präparatorien der osteologischen und zoologischen Abteilung des Museums durfte ich meine Vogelköpfe präparieren und konnte dabei immer auf die Unterstützung der Präparatoren Daniel Oppliger und Enrico Somazzi zählen. Die Schweizerische Vogelwarte ermöglichte mir unter ihrem damaligen Leiter Dr. A. Schifferli während drei Jahren einen Aufenthalt auf dem Col de Bretolet im Wallis, wo ich den Hauptteil des verwendeten Materials sammelte. Der jetzige Leiter Dr. E. Fuchs verschaffte mir eine Halbtagesstelle an der Vogelwarte, neben der ich meine Dissertation zu Ende führen konnte. Raymond Lévêque war mir bei der Suche von Literatur behilflich. Dr. Luc Schifferli verfaßte die englischen Texte zu Abbildungen, Tabellen und für die Zusammenfassung. Fräulein Gudrun Hilgerloh übernahm die sprachliche Bearbeitung des Textes und Frau Rosmarie Keller tippte das Manuskript ins Reine.

Eine solche Fülle von Material hätte nicht bearbeitet werden können ohne die Materialzuwendungen zahlreicher mir befreundeter Ornithologen, die hier nicht namentlich erwähnt sind. Viele haben sich die Mühe genommen, unangenehm riechende Vogelköpfe aus den Ferien sorgsam verpackt in die Schweiz zu transportieren, um damit meine Sammlung zu bereichern. Weiteres Material erhielt ich vom Naturhistorischen Museum Basel, der Schweizerischen Vogelwarte und der Station Biologique de la Tour du Valat, Camargue. Zusätzlich zu meinen Daten konnte ich ferner Pneumatisationsbefunde von lebenden Vögeln von Jean-Pierre und Olivier Biber, Roger Link (Haus-

rötel und Goldammer) sowie Lukas Jenni (Nachtigall, Waldlaubsänger, Rotdrossel und Zippammer) verwenden. Ihnen allen, die wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen.

ZUSAMMENFASSUNG

Das unpneumatisierte Schädeldach besteht aus einer einzigen Knochenlamelle, die direkt dem Gehirn aufliegt. Der pneumatische Schädeldachknochen besteht aus zwei Knochenlamellen, zwischen welchen Luft zirkuliert. Nicht alle Vögel sind vollständig pneumatisiert, viele Arten zeigen unpneumatisierte Stellen (Fenster) im Schädeldach oder bleiben ganz unpneumatisiert. Während die Pneumatisierung bei den meisten Nicht-Singvögeln mit Erreichen der Adultgröße abgeschlossen ist, beginnt sie bei den Singvögeln erst in diesem Lebensabschnitt.

Non-Passeriformes

1. Das nur unvollständig pneumatisierte Schädeldach zeigt ein Pneumatisationsmuster, das je nach Lage der Fenster sehr verschieden ausgebildet sein kann. Die Fenster können auf ein Grundmuster (Abb. 1) zurückgeführt werden, das durch die am apneumatischen Schädeldach festzustellenden Knochenrippen: Mittelrippe, Vallecularrippe und Seitenrippe bestimmt wird.

2. Die untersuchten Familien und Ordnungen können, ausgehend von den schwach bis zu den vollständig pneumatisierten Formen, in zwei Pneumatisationsreihen A und B (Abb. 3 und 4) aufgeteilt werden. Als Kriterium, ob Reihe A oder B vorliegt, gilt die Lage des Bogenteils der Vallecularrippe in bezug auf die Interorbitalbrücke (Abb. 2). Die Vertreter der beiden Pneumatisationsreihen werden besprochen.

3. Die Pneumatisationsreihen A und B können mit den von Stingelin (1958) beschriebenen zwei Entwicklungsrichtungen der Massensteigerung der Hemisphären verglichen werden. Bei den Vertretern der Pneumatisationsreihe A wurde durch Massenvergrößerung des Frontalpol (basale Frontbildungstendenz) der Wulst nach hinten verlagert, bei denjenigen der Pneumatisationsreihe B betrifft die Massenvergrößerung den Wulst (dorsale Frontbildungstendenz). Er dehnt sich in frontaler und lateraler Richtung aus.

4. Die bisherigen Erklärungsversuche zur Funktion der Pneumatisation werden vorgestellt und diskutiert.

5. Eine neue Hypothese zur Funktion der Pneumatisation wird entwickelt: Die Aufgaben des Schädels, nämlich gegen innen das Gehirn fest zu umschließen, gegen außen aber sich der Lage und Größe der Augen anzupassen, Muskelansatzstellen zur Nahrungsaufnahme bzw. -zubereitung und eventuell Schmuckhöcker auszubilden, können zu beträchtlichen Formunterschieden zwischen Schädellinnen- und -außenwand führen. Pneumatischer Knochen wird nun an den Stellen ausgebildet, wo solche Formunterschiede auftreten.

6. Ist die innerartliche Variabilität im Pneumatisationsmuster altersbedingt? Nur bei Turmfalk, Wendehals und Tauben konnte eine solche Altersabhängigkeit gefunden werden.

Passeriformes

1. Die Zusammenhänge zwischen Gehirnwachstum und Pneumatisierung werden diskutiert. Das Volumen des Singvogelgehirns erreicht während der Postembryonalentwicklung ein Maximum, das größer ist als das spätere Adultgehirn (Sutter 1943). Bis zum Erreichen dieses Maximums bleibt das Schädeldach unpneumatisiert. Wenn das Gehirnvolumen kurze Zeit nach dem Ausfliegen auf den Adultwert abzusinken beginnt, entsteht zwischen Gehirnoberfläche und Schädeldach ein Spalt, der nun durch fortwährendes Pneumatisieren ausgefüllt wird.

2. Die allermeisten Singvögel pneumatisieren das Schädeldach vollständig. Die aus der Literatur bekannten Fälle von unvollständiger Pneumatisation bei Adultvögeln werden besprochen und die Ursachen für unvollständige Pneumatisierung diskutiert. Unter den europäischen Arten pneumatisieren der Kleiber nie, die Goldammer und die Schwalben nur zum Teil vollständig.

3. Das Occipitalfenster nimmt eine Sonderstellung ein. Es darf nicht als Alterskriterium verwendet werden, da bei einigen Arten auch Altvögel am sonst vollständig pneumatisierten Schädeldach noch Fenster über dem Kleinhirn beibehalten.

4. Der Pneumatisationsprozeß wurde in 7 Stadien unterteilt: Die Stadien 1 und 2

beschreiben die ersten über dem Kleinhirn sichtbaren Stellen einsetzender Pneumatisierung. Im Stadium 3 ist etwa ein Drittel, im Stadium 4 die Hälfte und im Stadium 5 rund drei Viertel des Schädeldachs pneumatisiert. Stadium 6 ist kennzeichnend an zwei kleinen in der Stirnregion liegenden Fenstern, Stadium 7 bezeichnet den fertig pneumatisierten Schädel. Die während der Pneumatisierung entstehenden Muster können gattungstypisch ausgebildet sein, lassen sich aber für die meisten Arten zu einer als Grundtypus bezeichneten Pneumatisationsreihe zusammenfassen (Abb. 9).

5. Der zeitliche Pneumatisationsverlauf von 65 europäischen Singvogelarten wird kurz charakterisiert. Für 33 Arten wurde der durchschnittliche Pneumatisationsverlauf (Mittelwert aller pro Dekade notierten Stadienwerte) während der Durchzugszeit dargestellt (Abb. 11 bis 43). Die untersuchten Arten können nach ihrer Pneumatisationsdauer aufgeteilt werden in: Schnell pneumatisierende (Pneumatisationsdauer 2 bis 4 Monate), mittelschnell pneumatisierende (4 bis 5 Monate) und langsam pneumatisierende Arten (5 bis 6 und mehr Monate).

6. Die Pneumatisierung von Dohle und Rabenkrähe wird anhand von Messungen der Schädeldachdicke beschrieben. Der zweilamellige Zustand wird nach etwa 2 bis 3 Monaten erreicht, die endgültige Schädeldachstärke jedoch erst nach über einem Jahr.

7. Einige Möglichkeiten, wie die Pneumatisation in der Zugforschung und Beringung Anwendung finden könnte, werden anhand des Materials vom Alpenpaß Col de Bretolet VS vorgestellt. Der Pneumatisationsbefund erlaubt lediglich die jährige und adulte Vögel zu unterscheiden. Den einzelnen Stadien kann kein exaktes Alter zugeordnet werden, jedoch sind Individuen einer Art in niedrigen Stadien durchschnittlich jünger als Individuen derselben Art in höheren Stadien. Bei einigen in der Paßgegend brütenden Arten wurde festgestellt, daß mit Zugbeginn der Stadienmittelwert plötzlich sprunghaft ansteigt (Abb. 17 und 43). Dieses Phänomen wird als Stadiensprung bezeichnet und damit erklärt, daß zu diesem Zeitpunkt Zugvögel mit weiter fortgeschrittener Pneumatisation zur einheimischen Population stoßen. Es ist möglich, daß der Stadiensprung ein allgemein verbreitetes Phänomen ist. In der prozentualen Verteilung der Stadienwerte über die Durchzugsperiode (Tab. 2 bis 22) findet sich bei einzelnen Arten in der letzten oder vorletzten Durchzugsdekade eine Zunahme niedriger Stadien gegenüber den vorangegangenen Dekaden. Das mag andeuten, daß die jüngsten Individuen vermehrt später wegziehen als die älteren. Die Streuung der Stadienwerte ist bei schnell pneumatisierenden Arten am Anfang der Zugperiode, bei mittelschnell pneumatisierenden gegen Ende der Zugperiode am größten. Bei langsam pneumatisierenden Arten bleibt die Streuung während der ganzen Durchzugszeit gering.

SUMMARY

The pneumatisation of the skull roof of birds

The unpneumatized skull roof of birds consists of a single layer of bone directly over the brain. During pneumatization a second layer is developed, with an air space between these two layers. Pneumatization is not completed in all bird species. Some show unpneumatized areas («windows»), in others the whole skull roof remains unpneumatized. In most non-passerines pneumatization is completed when the young birds reach the adult size. In the passerine species, however, it starts after the young have reached this size.

Non-passerines

1. The not completely pneumatized skull roof is characterised by a pattern of pneumatized and unpneumatized areas. This pattern may vary between species but also between individuals, depending on the location of windows. The different types of pneumatization are modifications of a basic pattern shown in Fig. 1. These modifications are due to the presence or absence of ridges in the unpneumatized skull and their location (middle, vallicular and side ridge).

2. According to the position of the arched part of the vallicular ridge, in relation to the interorbital bridge (Fig. 1), the non-passerine families and orders studied may be divided into two groups (A, B), which show different patterns of pneumatization. Examples are given for each group.

3. According to Stingelin (1958) there are two different phylogenetic trends to increase the volume of the hemispheres. Group A and B may be compared with the

two phylogenetic groups. In species of group A the wulst is shifted backwards because of the volume increase of the frontal parts of the brain (basale Frontbildungstendenz). In the species of group B the volume of the wulst itself is increased in frontal and lateral direction (dorsale Frontbildungstendenz).

4. Published explanations for pneumatisation are reviewed and discussed.

5. A new hypothesis to explain the reason for pneumatisation is put forward. The inner part of the skull has to enclose and protect the brain, the outer part is modified by the position and size of eyes. It also has to provide points of application for the muscles, etc. The shape of the inner and outer layer, respectively, may therefore differ considerably. Pneumatic bones are found, where there is such differences. Pneumatisation might have the important function of adjusting such discrepancies.

6. It is tested whether the intraspecific variability in pneumatisation might be related to age. Such a correlation could be established only in *Falco tinnunculus*, *Jynx torquilla* and the *Columbidae*.

Passeres

1. Pneumatisation is discussed in relation to the growth of the brain. During the post-embryonic development the brain reaches a maximum. Thereafter, shortly after fledging, it decreases to the final adult size (Sutter 1943). The skull remains unpneumatised until this maximum is achieved. A space between brain and skull is resulting from the shrinking volume which is continuously filled up during pneumatisation.

2. In the majority of passerine species the skull is eventually fully pneumatised. Published data on adult birds with incompletely pneumatised skulls are discussed. Among European species the skull of *Sitta europaea* remains partly unpneumatised. In the *Hirundinidae* and *Emberiza citrinella* pneumatisation is completed only in a part of the individuals.

3. The occipital area above the cerebellum differs from the other parts of the skull. It may not be used for ageing, because in some species also adult birds with otherwise completely pneumatised skulls show unpneumatised windows in this area.

4. The process of pneumatisation is arbitrarily divided into seven stages. Stage 1 and 2 refer to the first evidence of pneumatisation over the cerebellum. In stage 3 about a third, in stage 4 about half and in stage 5 about $\frac{3}{4}$ of the skull roof are pneumatised. In stage 6 pneumatisation is completed except for two small windows in the region of the forehead, in stage 7 it is completed. In most genera there is a pattern typical for each stage (Grundtypus, Fig. 9), although some show modifications.

5. The process of pneumatisation is shown in 65 European passerines. In 33 species the course of pneumatisation is studied during migration time (Figs. 11-43). These species may be divided into three groups: 1) species with a fast pneumatisation which is completed within 2-4 months; 2) species with a slower progress lasting for 4-5 months; 3) species with a prolonged period lasting for 5-6 or more months to completion.

6. In *Corvus monedula* and *Corvus corone* the progress in pneumatisation was quantified by measuring the thickness of the skull roof. The double-layered stage is reached after some 2-3 months but the final thickness is achieved only after more than a year.

7. Applications of the method of skull roof inspection for ringing and studies on migration are discussed, based on data collected at the alpine pass Col de Bretolet, Valais. The method allows only to separate first year birds from adults. The different stages of pneumatisation may not be associated with an exact age for the first year birds, although within species individuals in lower classes tend to be younger than those in the higher classes. In species which breed near the pass and are caught before the northern populations arrive, there is a marked increase in the mean stage of pneumatisation as soon as migration starts (Figs. 17 and 43). This is probably due to an influx of first year migrants with a more advanced pneumatisation than in the resident juvenile birds. This may well be a wide spread phenomenon. In the last or last but one decade of migration the proportion of birds in the lower stages of pneumatisation increases in some species (Tab. 2 to 22). This may indicate that the youngest individuals tend to migrate later than the ones hatched earlier in the year. In species with a fast pneumatisation the variation in pneumatisation stages is greatest at the beginning, in species with a slower process at the end of migration. Species with a prolonged pneumatisation show little variation throughout this period.

LITERATUR

- BAIRD, J. (1963): On ageing birds by skull ossification. *The Ring* 37: 253–255.
- BALDWIN, P. H. (1953): Annual cycle, environment and evolution in the Hawaiian Honey creepers. *Univ. California Publ. Zool.* 52: 285–398.
- BERTHOLD, P. & E. GWINNER (1972): Frühe Geschlechtsreife beim Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*. *Vogelwarte* 26: 356–357.
- BIBER, O. (1973): Zur Phänologie des Herbstzuges beim Hausrötel *Phoenicurus ochruros* nach Fangergebnissen auf dem Chasseral (Berner Jura). *Orn. Beob.* 70: 147–156.
- BIJUR, K. & J. P. THAPLIYAL (1972): Cranial pneumatization in the Indian Weaver Bird *Ploceus philippinus*. *Condor* 74: 198–200.
- BOHMER, A. (1976): Zur Struktur der schweizerischen Rabenkrähenpopulation *Corvus c. corone*. *Orn. Beob.* 73: 109–136.
- BOWMAN, R. I. (1961): Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos Finches. *Univ. California Publ. Zool.* 58: 1–302.
- BUB, H. (1970): Vogelfang und Vogelberingung, Teil IV. Neue Brehm Bücherei.
- BUHLER, P. (1970): Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves). *Z. Morph. Tiere* 66: 337–399.
- BURT, W. H. (1930): Adaptive modifications in Woodpeckers. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 32: 455–542.
- CHAPIN, J. P. (1917): The classification of the Weaverbirds. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 37: 243–280. – (1949): Pneumatization of the skull in birds. *Ibis* 91: 691. – (1954): Birds of the Belgian Congo, IV. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 75 B.
- DAVIS, E. D. (1947): Size of Bursa Fabricii compared with ossification of skull and maturity of gonads. *J. Wildl. Mgmt.* 11: 244–251.
- DE HAVEN, R., F. T. CRAGE & M. R. MILLER (1974): Ageing Tricolored Blackbirds by cranial ossification. *Bird Banding* 45: 156–159.
- DISNEY, H. J. & A. J. MARSHALL (1956): A contribution to the breeding biology of the Weaver Finch *Quelea quelea* in East Africa. *Proc. Zool. Soc. London* 127: 379–387.
- DROST, R. (1969): Grundsätzliches zur Altersbestimmung lebender Sperlingsvögel. *Vogelwarte* 25: 6–13.
- DWIGHT, J. (1901): The sequences of plumages and moults of the Passerine Birds of New York. *Ann. N.Y. Acad. Sc.* 13: 73–360.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GRANT, P. R. (1966): Retarded or arrested cranial development in a Mexican passerine, *Myiopagis viridicata* (Vieillot). *Am. Mid. Nat.* 75: 142–149.
- HARRISON, J. G. (1949): Some peculiarities in the skulls of Birds and Bats. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 69: 61–70. – (1957a) The development of skull pneumatization in the Wood Pigeon. *Bull. B.O.C.* 77: 18–23. – (1957b): A review of skull pneumatization in Birds. *Bull. B.O.C.* 77: 70–77. – (1958): Skull pneumaticity in Wildfowl in relation to their mode of life. *Wildfowl Trust* 9: 193–196. – (1960): A comparative study of the method of skull pneumatization in certain Birds. *Bull. B.O.C.* 80: 167–172. – (1961): A comparative study of the method of skull pneumatization in certain birds. *Bull. B.O.C.* 81: 12–17. – (1964): Pneumatization of bone. In Landsborough Thomson, A new dictionary of Birds. London & Edinburgh.
- HARRISON, J. G. & D. L. HARRISON (1955): The development of the skull in the Cream-coloured Courser, Stone Curlew and Houbara Bustard. *Bull. B.O.C.* 75: 61–63.
- HOGSTAD, O. (1971): Age determination of Goldcrests *Regulus regulus* in summer and early autumn. *Orn. Scand.* 2: 1–3.
- JOHNSON, N. K. (1963): Biosystematics of sibling species of flycatchers in the *Empidonax hammondi-oberholseri-wrightii* complex. *Univ. California Publ. Zool.* 66: 79–238. – (1974): Molt and age determination in Western and Yellowish Flycatchers. *Auk* 91: 111–131.
- JOHNSTON, D. W. (1958): Sex and age characters and salivary glands of the Chimney Swift. *Condor* 60: 73–84.
- KALCHREUTER, H. (1971): Alters- und Geschlechtsmerkmale bei der Rabenkrähe *Corvus c. corone*. *Vogelwarte* 26: 106–112.
- KLEINSCHMIDT, O. (1920): Das Kennzeichen jugendlicher Schädel. *Falco* 16: 27–28.
- LEBERMANN, L. C. (1970): Pattern and timing of skull pneumatization in the Ruby-crowned Kinglet. *Bird Banding* 41: 121–124.
- LEISLER, B. (1972): Die Mauser des Mariskensängers *Acrocephalus melanopogon* als ökologisches Problem. *J. Orn.* 113: 191–206.

- MARINELLI, W. (1936): Kraniaum und Visceralskelett der Vögel. In Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Band 4. Hrsg. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch.
- MCCABE, TH. T. & E. B. MCCABE (1933): Notes on the anatomy and breeding habits of Crossbills. *Condor* 35: 136–147.
- MCNEIL, R. (1967): Concerning the cranial development in the Greenish Elaenia *Myiopagis viridicata* (Vieillot). *Am. Mid. Nat.* 78: 529–530.
- MCNEIL, R. & A. MARTINEZ (1967): Retarded or arrested cranial development in *Myiornis ecudatus*. *Wilson Bull.* 79: 343–344.
- MCNEIL, R. & J. BURTON (1972): Cranial pneumatization patterns and Bursa of Fabricius in North American Shorebirds. *Wilson Bull.* 84: 329–339.
- MELLENCAMP, W. R. (1969): Skull ossification in the White throated Sparrow. *EBBA News* 32: 109–111.
- MILLER, A. H. (1946): A method of determining the age of live passerine birds. *Bird-Banding* 17: 33–35. – (1955): Breeding cycles in a constant equatorial environment in Columbia, South America. *Acta XI Congr. Intern. Orn. Basel* 1954: 495–503. – (1963): Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American equatorial cloud forest. *Univ. California Publ. Zool.* 38: 425–446.
- MURTON, R. K. (1965): *The Wood Pigeon*. London.
- NERO, R. W. (1951): Pattern and rate of cranial ossification in the House Sparrow. *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.
- PAYNE, R. B. (1967): Interspecific communication signals in parasitic birds. *Am. Nat.* 101: 363–375. – (1968): Unpneumatized skull condition in breeding Grey-crowned Social Weavers *Pseudonigrita arnaudi*. *Ostrich* 39: 158–159. – (1969a): The breeding seasons and reproductive physiology of Tricolored Blackbirds and Redwinged Blackbirds. *Univ. California Publ. Zool.* 90: 1–115. – (1969b): Unpneumatized skull condition in adult Scaly-fronted Weavers, *Sporopipes frontalis*. *Auk* 86: 570.
- PERDECK, A. C. (1958): The types of orientation in migrating Starlings *Sturnus vulgaris* and Chaffinches *Fringilla coelebs* as revealed by displacement experiments. *Ardea* 46: 1–37. – (1962): Age determination of live Passerine birds. *The Ring* 32: 135.
- PETERS, J. L. (1931–1970): A check-list of birds of the world. 13 Vols.
- SCHORGER, A. W. (1947): The deep diving of the Loon and Old-Squaw and its mechanism. *Wilson Bull.* 59: 151–191.
- SELANDER, R. K. (1958): Age determination and moult in the Boat-tailed Grackle. *Condor* 60: 355–376. – (1964): Speciation in Wrens of the genus *Campylorhynchus*. *Univ. California Publ. Zool.* 74: 1–303.
- SERVENTY, D. L., C. A. NICHOLLS & D. S. FARNER (1967): Pneumatization of the cranium of the Zebra Finch *Taeniopygia castanotis*. *Ibis* 109: 570–578.
- STEWART, R. M. (1972): The reliability of ageing some fall migrants by skull pneumatization. *Bird-Banding* 43: 9–14.
- STINGELIN, W. (1958): Vergleichend morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage. Basel.
- STORK, H.-J. (1967): Zur Pneumatisation der Schädeldecke bei juvenilen Drosseln. *Zool. Anz.* 179: 340–354. – (1972): Zur Entwicklung pneumatisierter Räume im Neocranium der Vögel (Aves). *Z. Morph. Tiere* 73: 81–94. – (1976): Pneumatisation der Schädeldecke und Reduktion der Hirnschädelkapazität bei Eulen (Striges). *Sitz. ber. Naturforsch. Freunde Berlin (N.F.)* 16: 119–124.
- STRESEMANN, E. (1934): Aves. In Kükenthal, Handbuch der Zoologie.
- STRESEMANN, E. & H. SACHTLEBEN (1920): Über die europäischen Mattkopfmäusen (Gruppe *Parus atricapillus*). *Verh. Orn. Ges. Bay.* 14: 228–269.
- SUTTER, E. (1943): Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.* 75: 1–110.
- SVENSSON, L. (1976): Identification Guide to European Passerines. Stockholm.
- TICEHURST, C. B. (1925): Some points on labelling specimens. *Ibis* (12) 1: 461–464.
- VERHEYEN, R. (1953): Contribution à l'étude de la structure pneumatique du crâne chez les oiseaux. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belge* 29: 1–24.
- VOOUS, K. H. (1973): List of recent Holarctic bird species. Non-Passerines. *Ibis* 115: 612–638. – (1977): List of recent Holarctic bird species. Passerines. *Ibis* 119: 223–250, 376–406.

- WARNCKE, G. & H. J. STORK (1977): Biostatische und thermoregulatorische Funktion der Sandwich-Strukturen in der Schädeldecke der Vögel. Zool.Anz. 199: 251–257.
- WETMORE, A. (1926): Observations on the birds of Argentina, Paraguay, Uruguay and Chile. Bull.U.S.Nat.Mus. 133: 1–448.
- WHITE, C.M.N. (1948): Skull ossification in certain Passeriformes. Ibis 90: 329.
- WINKLER, R. (1971): Zum Zustand der Schädelpneumatisation bei juvenilen Amseln *Turdus merula* im ersten Winter. Orn.Beob. 69: 16–19. – (1972a): Zum Verlauf der Schädelpneumatisation bei Singvögeln. Orn.Beob. 69: 287–296. – (1972b): La pneumatisation du crâne chez *Larus argentatus michahellis*. Alauda 40: 272–277. – (1976): Zum Verlauf der Schädelpneumatisation bei der Goldammer *Emberiza citrinella*. Orn. Beob. 73: 140–142.
- WOOD, M. (1969): A bird banders guide to determination of age and sex of selected species. Pennsylvania.
- YAPP, W. B. (1970): The life and organisation of birds. London.
- YUNICK, R. P. (1977): Timing of completion of skull pneumatization in the Pine Siskin. Bird-Banding 48: 67–71.

ARTENVERZEICHNIS UND MATERIALLISTE

In dieser Liste sind alle im Text und in den Abbildungen erwähnten Ordnungen, Familien und Arten aufgeführt. Einzelne der hier erwähnten Arten sind im Text nicht explizit genannt, fanden jedoch für die Darstellung größerer Zusammenhänge Verwendung. Die Zahlenangaben in Klammern beziehen sich auf die Anzahl untersuchter Schädel, bei den Singvögeln wurde, durch einen Schrägstrich getrennt, zusätzlich die Anzahl untersuchter lebender Individuen angegeben. Durch einen Stern * hervorgehoben wurden diejenigen Arten, deren Pneumatisationszustand ich aus der Literatur entnommen habe. Die Liste ist systematisch aufgebaut, sie folgt in erster Linie dem Verzeichnis der holarktischen Vögel von Voous (1973, 1977), bei tropischen Arten der Checklist von Peters. Systematische Einheiten sind durch einen größeren Abstand voneinander getrennt.

Nicht-Singvögel – Non-Passeriformes

- | | |
|--|---|
| Strauß <i>Struthio camelus</i> (3) | RUDERFÜSSLER Pelecaniformes |
| Nandu <i>Rhea americana</i> (4) | Kormoran <i>Phalacrocorax carbo</i> (2) |
| Emu <i>Dromaius novaehollandiae</i> (4) | Krähenscharbe <i>P. aristotelis</i> (6) |
| Zwergkiwi <i>Apteryx oweni</i> (1) | Schlangenhalsvogel <i>Anhinga anhinga</i> (1) |
| <i>Tinamus major</i> (2) | SCHREITVÖGEL Ciconiiformes |
| <i>T. guttatus</i> (2) | REIHER Ardeidae Abb. 4 |
| PINGUINE Sphenisciformes | Rohrdommel <i>Botaurus stellaris</i> (1) |
| Königspinguin <i>Aptenodytes patagonicus</i> (1) | Zwergreiher <i>Ixobrychus minutus</i> (4) |
| Kaiserpinguin <i>A. forsteri</i> (1) | Nachtreiher <i>Nycticorax nycticorax</i> (3) |
| Brillenpinguin <i>Spheniscus demersus</i> (1) | Kuhreiher <i>Bubulcus ibis</i> (1) |
| Humboldtpinguin <i>S. humboldti</i> (1) | Seidenreiher <i>Egretta garzetta</i> (14) |
| SEETAUCHER Gaviiformes | Silberreiher <i>E. alba</i> (1) |
| Sterntaucher <i>Gavia stellata</i> (2) | Graureiher <i>Ardea cinerea</i> (11) |
| Prachtaucher <i>G. arctica</i> (3) | Purpureiher <i>A. purpurea</i> (5) |
| Eistaucher <i>G. immer</i> (2) | Kanadareiher <i>A. herodias</i> (2) |
| LAPPENTAUCHER Podicipediformes | <i>A. sumatrana</i> (1) |
| Zwergtaucher <i>Tachybaptus ruficollis</i> (6) | IBISSE Threskiornithidae Abb. 3 |
| Haubentaucher <i>Podiceps cristatus</i> (10) | Brauer Sichler <i>Plegadis falcinellus</i> (1) |
| Rothaltaucher <i>P. grisegena</i> (2) | <i>P. chibi</i> (1) |
| Ohrentaucher <i>P. auritus</i> (1) | <i>Eudocimus ruber</i> (1) |
| Schwarzhalstaucher <i>P. nigricollis</i> (1) | Waldraup Geronticus <i>eremita</i> (1) |
| <i>Aechmophorus occidentalis</i> (1) | <i>G. calvus</i> (1) |
| *ALBATROSSE Diomedidae | Heiliger Ibis <i>Threskiornis aethiopicus</i> (2) |
| STURMVÖGEL Procellariidae | Löffler <i>Platalea leucorodia</i> (8) |
| Eissturmvogel <i>Fulmarus glacialis</i> (5) Abb. 5 | FLAMINGOS Phoenicopteridae Abb. 3 |
| | Flamingo <i>Phoenicopterus ruber</i> (5) |

Zwergflamingo *P. minor* (1)
Andenflamingo *Phoenicoparrus andinus* (1)

ENTENVÖGEL Anseriformes, Anatidae
Abb. 3

Höckerschwan *Cygnus olor* (4)
Singschwan *C. cygnus* (1)
Saargans *Anser fabalis* (2)
Bläßgans *A. albifrons* (3)
Graugans *A. anser* (3)
Zwerggans *A. erythropus* (1)
Rothalsgans *Branta ruficollis* (1)
*Magellangans *Chloephaga picta*
Brandente *Tadorna tadorna* (1)
Pfeifente *A. penelope* (3)
Mittelente *A. strepera* (5)
Krickente *A. crecca* (36)
Stockente *A. platyrhynchos* (29)
Spießente *A. acuta* (5)
Knäkenente *A. querquedula* (4)
Tafelente *Aythya ferina* (1)
Moorente *A. nyroca* (1)
Reiherente *A. fuligula* (5)
Bergente *A. marila* (2)
Eiderente *Somateria mollissima* (27)
Prachteiderente *S. spectabilis* (2)
*Eisente *Clangula hyemalis*
Trauerente *Melanitta nigra* (4)
Samtente *M. fusca* (1)
*Spatelente *Bucephala islandica*
Schellente *B. clangula* (2)
Kappensäger *Mergus cucullatus* (2)
Mittelsäger *M. serrator* (3)
Gänseäger *M. merganser* (2)
GREIFVÖGEL Accipitriformes,
Falconiformes Abb. 4
Wespenbussard *Pernis apivorus* (3)
Schwarzmilan *Milvus migrans* (4)
Rotmilan *M. milvus* (2)
Bartgeier *Gypaetus barbatus* (3)
Gänsegeier *Gyps fulvus* (2)
Kahlkopfgeier *Sarcogyps calvus* (1)
Schlangennadler *Circus gallicus* (1)
Rohrweihe *Circus aeruginosus* (1)
Steppenweihe *C. macrourus* (1)
Wiesenweihe *C. pygargus* (1)
Habicht *Accipiter gentilis* (3)
Sperber *A. nisus* (10)
A. cooperii (1)
Buteo brachyurus (1)
Mäusebussard *B. buteo* (27)
Rauhfußbussard *B. lagopus* (1)
Schreiadler *Aquila pomarina* (3)
Raubadler *A. rapax* (1)
Steinadler *A. chrystos* (5)
Kaffernadler *A. verreauxii* (1)
Fischadler *Pandion haliaetus* (3)
Sekretär *Sagittarius serpentarius* (4)
Turmfalk *Falco tinnunculus* (22) Abb. 7
Rotfußfalk *F. vespertinus* (1)
*Merlin *F. columbarius*

Baumfalk *F. subbuteo* (3)
Wanderfalk *F. peregrinus* (1)
HÜHNERVÖGEL Galliformes Abb. 4
Crax carunculata (1)
Mitu mitu (2)
Haselhuhn *Bonasa bonasia* (2)
Kragenhuhn *B. umbellus* (2)
Moorschneehuhn *Lagopus lagopus* (3)
Alpenschneehuhn *L. mutus* (2)
Birkhuhn *Tetrao tetrix* (5)
Auerhuhn *T. urogallus* (6)
Chukarhuhn *Alectoris chukar* (1)
Steinhuhn *A. graeca* (2)
Rothuhn *A. rufa* (3)
Rebhuhn *Perdix perdix* (3)
Wachtel *Coturnix coturnix* (13)
Fasan *Phasianus colchicus* (8)
Pfau *Pavo cristatus* (3)

KRANICHVÖGEL Gruiformes Abb. 4

RALLEN Rallidae
Wasserralle *Rallus aquaticus* (10) Abb. 3
Tüpfelsumpfhuhn *Porzana porzana* (5)
Teichhuhn *Gallinula chloropus* (14)
Bläßhuhn *Fulica atra* (22)

KRANICHE Gruidae
Kranich *Grus grus* (3)
Saruskranich *G. antigone* (2)
Kronenkranich *Balearica pavonina* (1)

LIMIKOLEN, MÖWEN, ALKEN

Charadriiformes
Austernfischer, *Haematopus ostralegus* (11)

REGENPFEIFER Charadriidae Abb. 4
Flußregenpfeifer *Charadrius dubius* (1)
Sandregenpfeifer *C. hiaticula* (1)
Seeregenpfeifer *C. alexandrinus* (2)
Goldregenpfeifer *Pluvialis apricaria* (3)
Kiebitzregenpfeifer *P. squatarola* (2)
Kiebitz *Vanellus vanellus* (11) Abb. 3

SCHNEPFEN Scolopacidae Abb. 3

Knutt *Calidris canutus* (4)
Zwergstrandläufer *C. minuta* (8)
Sichelstrandläufer *C. ferruginea* (4)
Meerstrandläufer *C. maritima* (3)
Alpenstrandläufer *C. alpina* (8)
Kampfläufer *Philomachus pugnax* (3)
Zwergschnepfe *Limnocyrtus minimus* (2)
Bekassine *Gallinago gallinago* (23)
*Schlammflügel *Limnodromus griseus*
Waldschnepfe *Scolopax rusticola* (9)
*Amerik. Waldschnepfe *S. minor*
Uferschnepfe *Limosa limosa* (17)
Regenbrachvogel *Numenius phaeopus* (1)
Großer Brachvogel *N. arquata* (4)
N. madagascariensis (1)
Dunkler Wasserläufer *Tringa erythropus* (3)
Rotschenkel *T. totanus* (2)
Grünschenkel *T. nebularia* (1)
Bruchwasserläufer *T. glareola* (2)
Flußuferläufer *Actitis hypoleucos* (1)

- Steinwölzer *Arenaria interpres* (1)
 MÖWEN Laridae Abb. 4
 Zwergmöwe *Larus minutus* (1)
 Lachmöwe *L. ridibundus* (59)
 Sturmmöwe *L. canus* (6)
 Silbermöwe *L. argentatus* (165)
 Eismöwe *L. hyperboreus* (2)
 Mantelmöwe *L. marinus* (6)
 Dreizehenmöwe *Rissa tridactyla* (11)
 SEESCHWALBEN Sternidae Abb. 4
 Brandseeschwalbe *Sterna sandvicensis* (2)
 Flußseeschwalbe *S. hirundo* (3)
 Küstenseeschwalbe *S. paradisaea* (3)
 Zwergseeschwalbe *S. albifrons* (2)
 Trauerseeschwalbe *Chlidonias niger* (4)
 ALKEN Alcidae
 Trottellumme *Uria aalge* (18)
 Dickschnabellumme *U. lomvia* (1)
 Tordalk *Alca torda* (5)
 Krabbentaucher *Alle alle* (1)
 Papageitaucher *Fratercula arctica* (4)
 FLUGHÜHNER Pteroclididae
 Steppenhuhn *Syrhaptes paradoxus* (31) Abb. 8
 TAUBEN Columbiformes, Columbidae
 Felsentaube *Columba livia* (5)
 Hohltaube *C. oenas* (2)
 Ringeltaube *C. palumbus* (13)
 Türkentaube *Streptopelia decaocto* (10)
 Turteltaube *S. turtur* (1)
 PAPAGEIEN Psittaciformes, Psittacidae
 Rosakakadu *Kakatoe roseicapilla* (1)
 Geldhaubenkakadu *K. galerita* (1)
 Arakanga *Ara macao* (1)
 Grünflügelara *A. chloroptera* (1)
 Marakana *A. maracana* (1)
 Felsensittich *Cyanoliseus patagonus* (1)
 Blaustirnamazone *Amazona aestiva* (2)
 Taubenhalsamazone *A. vinacea* (1)
 Unzertrennlicher *Agapornis fischeri* (3)
 KUCKUCKE Cuculiformes, Cuculidae
 Kuckuck *Cuculus canorus* (9)
 EULEN Strigiformes
 Schleiereule *Tyto alba* (23)
 Zwergohreule *Otus scops* (3)
 Uhu *Bubo bubo* (9)
 Schneule *Nyctea scandiaca* (2)
 Sperlingskauz *Glaucidium passerinum* (2)
 Steinkauz *Athene noctua* (6)
 Waldkauz *Strix aluco* (13)
 Bartkauz *S. nebulosa* (5)
 Waldohreule *Asio otus* (9)
 Sumpfohreule *A. flammeus* (1)
 Rauhfußkauz *Aegolius funereus* (1)
 NACHTSCHWALBEN Caprimulgiformes
 Nachtschwalbe *Caprimulgus europaeus* (5)
 SEGLER Apodidae
 **Chaetura pelagica*
 Mauersegler *Apus apus* (43) Abb. 8
 Alpensegler *A. melba* (92) Abb. 8
 RACKENVÖGEL Coraciiformes
 EISVÖGEL Alcedinidae Abb. 4
 Eisvogel *Alcedo atthis* (15)
 Gürtelfischer *Ceryle alcyon* (1)
 Pelargopsis *capensis* (1)
 Lachender Hans *Dacelo novaeguinae* (1)
 BIENENFRESSER Meropidae
 Bienenfresser *Merops apiaster* (2)
 RACKEN Coraciidae
 Blauracke *Coracias garrulus* (4)
 Hinduracke *C. benghalensis* (1)
 WIEDEHOPFE Upupidae
 Wiedehopf *Upupa epops* (7) Abb. 8
 SPECHTARTIGE Piciformes
 *BARTVÖGEL Capitonidae
 *HONIGANZEIGER Indicatoridae
 PFEFFERFRESSER Ramphastidae
Pteroglossus viridis (1)
Selenidera spectabilis (1)
Ramphastos tucanus (2)
 SPECHTE Picidae Abb. 3
 Wendehals *Jynx torquilla* (21) Abb. 7
 Colaptes *cafer* (1)
 **Campethera* sp.
 Grauspecht *Picus canus* (8)
 Grünspecht *P. viridis* (8)
 Schwarzspecht *Dryocopus martius* (1)
Asyndesmus lewis (1)
Sphyrapicus varius (1)
 Gr. Buntspecht *Dendrocopos major* (24)
 Mittelspecht *D. medius* (2)
 Kleinspecht *D. minor* (3)
D. pubescens (1)
 Dreizehenspecht *Picoides tridactylus* (1)

Sperlingsvögel – Passeriformes

- BAUMSTEIGER Dendrocolaptidae
 *TÖPFERVÖGEL Furnariidae
 **Synallaxis azarae*
 **S. albens*
 **Craniolaema erythropis*
 **Premnoplex brunescens*
 **Anumbius anumbius*
 **Syndactyla subalaris*
 *KOTINGAS Cotingidae
 *TYRANNEN Tyrannidae
 **Empidonax difficilis*
 **E. hammondi*
 **E. flavescens*
 **Idioptilon granadense*
 **Myiornis ecaudatus*
 **Phylloscartes oustaleti*

- **Elania obscura*
 **Myiopagis viridicata*
 **Mionectes olivaceus*
 **M. striaticollis*
- LERCHEN Alaudidae
 Heidelerche *Lullula arborea* (3/11)
 Feldlerche *Alauda arvensis* (14/76)
- SCHWALBEN Hirundinidae
 Rauchschnalbe *Hirundo rustica* (849/-)
 Abb. 9, 44
 Mehlschnalbe *Delichon urbica* (1814/-)
 Abb. 44
- PIEPER und STELZEN Motacillidae
 Baumpieper *Anthus trivialis* (9/731) Abb. 11
 Wiesenpieper *A. pratensis* (6/148) Abb. 12
 Wasserpieper *A. spinoletta* (33/837)
 Abb. 10, 13
 Schafstelze *Motacilla flava* (9/386) Abb. 14
 Bergstelze *M. cinerea* (4/3)
 Bachstelze *M. alba* (24/146)
 Wasserramsel *Cinclus cinclus* (9/-)
- ZAUNKÖNIGE Troglodytidae
 **Campylorhynchus jocosus*
 **C. gularis*
 **C. brunneicapillus*
 **C. griseus*
 **C. rufinucha*
 **C. zonatus*
 **C. megalopterus*
 Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*
 (15/32) Abb. 9
- BRAUNELLEN Prunellidae
 Heckenbraunelle *Prunella modularis*
 (30/970) Abb. 15
 Alpenbraunelle *P. collaris* (2/10)
- DROSSELN Turdidae
 Rotkehlchen *Erithacus rubecula*
 (81/1379) Abb. 16
 Nachtigall *Luscinia megarhynchos* (3/26)
 Hausrötel *Phoenicurus ochruros* (22/582)
 Abb. 17
 Gartenrötel *P. phoenicurus* (16/315) Abb. 18
 Braunkehlchen *Saxicola rubetra* (6/124)
 Abb. 19
 Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*
 (11/139) Abb. 20
 Ringamsel *Turdus torquatus* (9/334)
 Abb. 9, 21
 Amsel *T. merula* (113/-) Abb. 9
 Wacholderdrossel *T. pilaris* (16/31) Abb. 9
 Singdrossel *T. philomelos* (38/187)
 Abb. 9, 22
 Rotdrossel *T. iliacus* (1/20) Abb. 9
- GRASMÜCKENARTIGE Sylviidae
 Feldschwirl *Locustella naevia* (4/14)
 *Mariskensänger *Acrocephalus melanopogon*
 Schilfrohrsänger *A. schoenobaenus* (4/12)
 Sumpfrohrsänger *A. palustris* (7/3)
- Teichrohrsänger *A. scirpaceus* (24/125)
 Abb. 23
 Drosselrohrsänger *A. arundinaceus* (4/4)
 Gelbspötter *Hippolais icterina* (4/54)
 Zaungrasmücke *Sylvia curruca* (4/42)
 Dorngrasmücke *S. communis* (2/51)
 Gartengrasmücke *S. borin* (22/468) Abb. 24
 Mönchsgasmücke *S. atricapilla* (33/125)
 Walddlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* (18/22)
 Zilpzalp *P. collybita* (32/173) Abb. 26
 Fitis *P. trochilus* (32/277) Abb. 25
 **Regulus calendula*
 Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*
 (43/62) Abb. 9, 27
 Sommergoldhähnchen *R. ignicapillus*
 (26/58) Abb. 9
- FLIEGENSCHNÄPPER Muscipidae
 Grauschnäpper *Muscicapa striata*
 (9/127) Abb. 28
 Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*
 (26/589) Abb. 10, 29
 Bartmeise *Panurus biarmicus* (9/-)
 Schwanzmeise *Aegithalos caudatus* (13/37)
- MEISEN Paridae Abb. 9
 Alpenmeise *Parus montanus* (6/32)
 Tannenmeise *P. ater* (139/237) Abb. 41
 Blaumeise *P. caeruleus* (81/99) Abb. 30
 Kohlmeise *P. major* (62/35)
 Kleiber *Sitta europaea* (11/8) Abb. 9
- BAUMLÄUFER Certhiidae
 **Salpornis* sp.
 Waldbaumläufer *Certhia familiaris* (4/7)
 Gartenbaumläufer *C. brachydactyla* (7/1)
- BEUTELMEISEN Remizidae
 **Anthoscopus* sp.
 *Beutelmeise *Remiz pendulinus*
 Neuntöter *Lanius collurio* (6/17)
 Star *Sturnus vulgaris* (15/-)
- RABENVÖGEL Corvidae
 Dohle *Corvus monedula* (80/-)
 Rabenkrähe *C. corone* (331/-) Abb. 46
- SPERLINGE Passeridae
 Hausspatz *Passer domesticus* (68/-)
 Feldspatz *P. montanus* (68/-)
 Schneefink *Montifringilla nivalis* (2/-)
 **Sporopipes frontalis*
 **Pseudonigrita arnaudi*
- WEBERVÖGEL Ploceidae
 *Witwen Viduinae
 *Baya *Plocene philippinus*
 *Blutschnabelweber *Quelea quelea*
 **Anomalospiza imberbis*
 *Zebrafink *Taeniopygia castanotis*
- *KLEIDERVÖGEL Drepanididae
 **Himatione* sp.
 **Viridonia virens*

FINKEN Fringillidae
 Buchfink *Fringilla coelebs*
 (128/1982) Abb. 31
 Bergfink *F. montifringilla* (6/144) Abb. 32
 Girlitz *Serinus serinus* (12/227) Abb. 33
 Zitronenzeisig *S. citrinella* (23/820) Abb. 34
 Grünfink *Carduelis chloris* (62/59) Abb. 35
 Distelfink *C. carduelis* (19/349) Abb. 36
 Erlenzeisig *C. spinus* (50/600) Abb. 42
 Hänfling *C. cannabina* (20/764) Abb. 43
 Birkenzeisig *C. flammea* (46/791)
 Abb. 10, 37
 Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*
 (16/284) Abb. 38
 Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* (57/119) Abb. 39
 Kernbeißer *Coccothraustes*
coccothraustes (13/-)
 *WALDSÄNGER Parulidae

*TANGAREN Thraupidae
 AMMERN und GALAPAGOSFINKEN
 Emberizidae
 Goldammer *Emberiza citrinella* (20/191)
 Zippammer *E. cia* (6/14)
 Ortolan *E. hortulana* (1/48)
 Rohrammer *E. schoeniclus* (24/166) Abb. 40
 *Weißkehlammer *Zonotrichia albicollis*
 **Geospiza magnirostris*
 **G. fortis*
 **G. fuliginosa*
 **G. scandens*
 **Camarhynchus pallidus*
 **Certhidea olivacea*
 *STÄRLINGE Icteridae
 **Quiscalus mexicanus*
 **Agelaius tricolor*
 **A. phoeniceus*

Dr. R. Winkler, Schweizerische Vogelwarte, 6204 Sempach