

Aus dem Naturhistorischen Museum der Burgergemeinde Bern

Wozu besitzen Höckerschwäne *Cygnus olor* Höcker?

Peter Lüps

Verschiedene Vertreter der Anseriformes (Gänse, Schwäne, Enten) besitzen am Schnabelfirst einen deutlich ausgeprägten Höcker. Bei *Cygnus olor* wurde er in verschiedenen Sprachen sogar namentlich (z.B. deutsch: Höckerschwan, französisch: Cygne tuberculé, holländisch: Knobbelswaan). Die Ausbildung des Schnabelhöckers hat sich bei dieser Art als mit verschiedenen Faktoren und Bezugsgrößen korreliert erwiesen: Geschlecht (Bauer & Glutz von Blotzheim 1968, Cramp & Simmons 1977), Alter (Mathiasson 1981), Flügelänge (Lüps et al. 1986), Körpergewicht und konditioneller Zustand (Mathiasson 1981). Auch die Jahreszeit (s. Bauer & Glutz von Blotzheim 1968) und das Fortpflanzungs-geschehen (Mathiasson 1981) beeinflussen die Höckergrösse.

Die individuell und jahreszeitlich hohe Variabilität des Höckers ist deshalb erstaunlich, weil der Höcker einen knöchernen «Kern» aufweist (Moeller 1969). Es stellt sich somit die Frage nach der morphometrischen Beziehung zwischen der knöchernen Bildung am Schädel und dem von Haut überzogenen, z.T. mit rudimentären Federn versehenen schwarzen Höcker. Sie wird hier anhand von verschiedenen, an frischtoten Schwänen und an deren Schädeln gewonnenen Massen vorgestellt. Dabei ergeben sich Fragen nach der funktionellen Bedeutung sowohl des Haut- wie des Schädelhöckers.

Dank. Bei den Aktionen am Wohlensee und den daran anschliessenden Messungen im Schlachthof Bern haben sich mit Elan eingesetzt: H. Brüllhardt

und M. Zuber vom Kantonalen Jagdinspektorat, die Wildhüter C. Ambühl und W. Michel und die damaligen Museums-Assistenten O. Biber und C. Marti. Ihnen gilt mein Dank für die gute Teamarbeit bei einer allen Beteiligten wenig sympathischen Tätigkeit. Für die histologische Untersuchung des Höckers zeichnet T. Denzler (Tierspital Bern, Institut für Tierpathologie) verantwortlich. Die gesamte statistische Bearbeitung hat J.-P. Airoldi (Formation du corps enseignant des écoles secondaires de langue française) durchgeführt, wofür ihm ein besonderer Dank gebührt. Schliesslich danke ich für aufbauende Kritik und Anregungen zu früheren Fassungen M. Güntert, R. Hauri, C. Marti, M. Nussbaumer, K. Robin und R. Winkler.

1. Untersuchte Tiere, Masse, Auswertung

1.1. Herkunft der Schwäne

Die vermessenen Schwäne stammen vom Wohlensee (Staustufe der Aare W von Bern), wo sie 1982–1985 (Lüps et al. 1986) und 1987, jeweils zwischen dem 18. März und dem 1. April zur Bestandsregulierung eingeschläfert wurden. Diese durch das kantonale Jagdinspektorat organisierten und durchgeführten Aktionen wurden notwendig, um die Schäden an landwirtschaftlichen Kulturen (Abfressen von Jungpflanzen, Verkoten des Grünfutters) im ufernahen Bereich eines der schwanenreichsten Gewässer der Schweiz (Salathé 1983) zu reduzieren (SCHMIDT & WEIBEL 1990).

1.2. Verwendete Längenmasse und Gewichte

Für die vorliegende Arbeit wurden nur Masse von reinweissen Schwänen mit schwarzen Füßen und ohne erkennbare

Tab. 1. Flügellänge, Körpergewicht und Höckerhöhe bei frishtoten Schwänen; Schädellänge, -gewicht und Höckerhöhe bei denselben Individuen. – *Wing length, body weight and height of knob in culled mute swans; skull length and -weight and height of cranial protuberance of the same animals.*

	♀ (n = 22)					♂ (n = 27)					Geschlechts- dimorphis- mus ^a
	$\bar{x}$	s	v	Min.	Max.	$\bar{x}$	s	v	Min.	Max.	
<i>frischtote Tiere</i>											
Flügelänge (Ala, cm)	59,2	1,2	2,0	58	62	62,7	1,4	2,2	60	66	1,06
Gewicht (kg)	10,52	1,5	14,3	8,7	14,0	12,07	1,2	10,0	10,0	14,8	1,15
Höcker (mm)	19,1	2,3	12,0	15	25	22,2	3,6	16,2	16	29	1,17
<i>Schädel</i>											
Schädellänge (mm)	170,2	4,5	2,6	163	179	181,8	3,8	2,1	175	190	1,04
Gewicht (g)	18,3	1,2	6,6	16	20	24,8	2,3	9,3	20	30	1,36
knöcherner Höcker (mm)	21,4	2,3	10,7	18	26	22,3	2,1	9,4	19	28	1,07

^a ♂: ♀, ♀ = 1,0

Bursa fabricii verwendet. Ausgeschlossen sind somit Schwäne der «immutabilis»-Mutante mit fleischfarbenen Füßen (s. Schermer 1984) und solche, die jünger waren als 13/4 Jahre (vgl. Andersen-Harild 1981). Alle untersuchten Schädel befinden sich in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Bern.

Gemessen wurden: 1.) Körpergewicht (mit Federwaage auf 0,1 kg genau), 2.) Flügellänge (mit Messband, auf 0,5 cm), 3.) Höckerhöhe (mm), 4.) Schädellänge (Gesamtlänge nach von den Driesch 1976), 5.) Höhe des knöchernen Höckers (s. Abb. 2) und 6.) Gewicht des Schädels (ohne Sklelralringe, Zungenbein und Unterschnabel, 0,1 g). Zur Ermittlung der Masse 3, 4 und 5 dienten Schieblehren (Messgenauigkeit 0,1 mm). Die Masse 1, 2 und 3 sind in Lüps et al. (1986) beschrieben. Da sich bei dieser Untersuchung in beiden Geschlechtern eine enge Korrelation zwischen Höhe und Breite des Höckers ergeben hat (♂: $r = 0,892$, ♀: $r = 0,863$) erübrigt sich hier eine weitere Betrachtung der Höckerbreite. Das Messen des Schädelhöckers (5) bereitet Schwierigkeiten, da dieser eine individuell stark unterschiedliche Form aufweist und eine ungleichmässige Oberflächenstruktur besitzt, bei welcher klare Bezugspunkte fehlen.

Da alle 47 Tiere aus dem Frühjahr stammen, können keine Hinweise auf jahres-

zeitlich bedingte Schwankungen des Körpergewichtes (Andersen-Harild 1981, Bacon & Coleman 1986), der Höckergrösse (Madge & Burn 1988), der Flügellänge und möglicherweise der Schnabellänge (vgl. dazu Gosler 1987) gewonnen werden.

1.3. Statistische Bearbeitung

Alle Arbeiten wurden am Rechenzentrum der Universität Bern mit BMDP-Programmen durchgeführt. Zur Trennung der Geschlechter gelangten t-Tests (BMDP-3D), für bivariate Darstellungen (Korrelation/Regression), zur Ermittlung der Korrelationsmatrix und für die Hauptkomponentenanalyse BMDP-4M-Programme zur Anwendung. Die Diskriminanzanalyse erfolgte mit einem BMDP-7M-Programm. Da bei je 3 ♂ und ♀ aus dem Jahre 1982 die Angaben zur Höhe des Hauthöckers fehlten, Hauptkomponentenanalyse und Diskriminanzanalyse aber vollständige Datensätze verlangen, wurden die 6 fehlenden Werte nach Geschlechtern getrennt in einer schrittweisen Regressionsanalyse anhand der anderen Masse ermittelt (BMDP-AM, für die ♂ anhand des Gewichtes und der Schädellänge, für die ♀ anhand der Flügellänge).

2. Resultate

Da für den Kopf und den Schädel der Anseriformes anatomische Beschreibungen vorliegen (z.B. Nickel et al. 1973) und auch der knöcherne Höcker bei verschiedenen Vertretern dieser grossen Ordnung durch Moeller (1969) eine eingehende morphologische Bearbeitung erfahren hat, werden diese Aspekte hier mit Abb.2 und 3 nur illustriert.

2.1. Absolute Masse, Geschlechtsdimorphismus, Variabilität

Die Durchschnittswerte von Körper- und Schädelgewicht, der Flügel- und der Schädelhöhe sowie der Höckerhöhe liegen, trotz einer nicht unbeträchtlichen Überlappung, bei σ signifikant höher als bei φ (vgl. Tab.1). Die Schädelgewichte überlappen als einzige der 6 Grössen nicht. Das Verhältnis $\varphi : \sigma$ liegt zwischen 1:1,06 (Flügelhöhe) und 1:1,36 (Schädelgewicht). Am geringsten sind die Unterschiede in den Längenmassen, am grössten in den Gewichten. Kein signifikanter Unterschied zwischen φ und σ ist bei der Höhe des Schädelhöckers erkennbar ($p = 0,195$, Verhältnis 1:1,04). Beide Geschlechter weisen gesamthaft betrachtet ähnliche Variations-

koeffizienten v auf. Deutliche Unterschiede ergeben sich lediglich für das Körpergewicht (φ : 14,3, σ : 10,0) und die Höckerhöhe (φ : 12,0, σ : 16,2). Die tiefsten und unter sich jeweils sehr ähnlichen Werte weisen die Flügel- und die Schädelhöhe auf (alle $v < 2,6$).

2.2. Beziehungen zwischen den einzelnen Massen

Innerhalb der Geschlechter sind die einzelnen Körper- und Schädelmasse und -gewichte unter sich unterschiedlich stark korreliert (Abb.1). Bei den σ liegen mehr gesicherte Korrelationen vor als bei den φ . Hierfür dürfte schon allein die höhere Anzahl männlicher Tiere mitverantwortlich sein. Dass zwischen dem Körpergewicht und linearen Messstrecken bei den φ keine Korrelation nachgewiesen werden konnte, ist sicher mitbedingt durch die hohe Variation ihres Gewichtes (s. oben). Bei den Massen am frischtoten Tier liegen in 4 von 6 möglichen Fällen gesicherte Korrelationen vor, bei den Schädelmassen aber lediglich in 2. Zwischen den beiden Messgruppen bestehen Korrelationen in 5 von 18 möglichen Fällen. Die Ausgestaltung des Hauthöckers ist bei den φ stark mit der Körpergrösse (Flügelhöhe) korreliert, nicht jedoch mit dem Gewicht, während sie

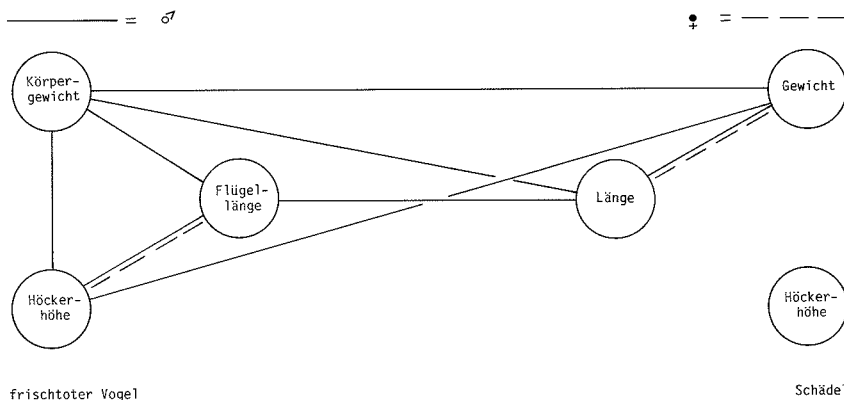


Abb.1. Korrelationsschema der 6 untersuchten Masse für beide Geschlechter. – *Correlation-pattern of the six measurements in either sex.*

bei den ♂ zum Gewicht eine engere Beziehung erkennen lässt als zur Flügellänge ($r = 0,55$ bzw. $r = 0,44$). In beiden Geschlechtern zeigt die Regressionsgerade für Hauthöcker/Flügellänge eine sehr ähnliche Steigung (Abb. 4a), jene für Hauthöcker/Körpergewicht dagegen verläuft für die ♂ deutlich steiler als für die ♀ (Abb. 4b), ohne dass der Unterschied gesichert ist. Der knöchernen Höcker zeigt in beiden Geschlechtern keinen direkten Bezug zu irgendeinem der anderen verwendeten Masse und Gewichte am Körper oder Schädel, also auch nicht zum Höcker am frischtoten Vogel.

2.3. Hauptkomponentenanalyse

Da die bearbeiteten Masse sowohl Gewichte wie auch lineare Körpergrößen betreffen und sehr unterschiedlicher Größenordnung sind, wurden die Datensätze standardisiert. Anhand der Korrelationsmatrix wurde versucht, die Variablen in Komponenten aufzutrennen. Diese sind bei den ♀ und den ♂ nicht gleich verteilt. Die ersten zwei Komponenten zeigen, dass bei den ♀ alle Variablen stark streuen, und dass Schädelgewicht und -länge grundlegende Grös-

sen sind. Bei den ♂ trennen Flügellänge und Körpergewicht am stärksten. Bereits 3 Hauptkomponenten genügen bei den ♂ zur Erfassung von 95 % der Gesamtvariabilität; bei den ♀ sind es 90 %.

2.4. Diskriminanzanalyse

Die Überlappung der beiden Serien bei fünf signifikant unterschiedlichen Durchschnittswerten für die einzelnen Körperteile betrifft nicht immer ein und dasselbe Individuum. Einzelne Schwäne würden, je nach Gewichtung der verschiedenen Kriterien, auf mathematischer Basis dem andern Geschlecht zugeordnet. Die schrittweise Analyse zeigte, dass das Schädelgewicht am besten trennt, bei den ♀ auf einem höheren Niveau alle als «richtig» zur selben Gesamtheit gehörend betrachtet werden, während 3 ♂ als den ♀ zugehörend eingestuft würden. Als zweitwichtigste Variable trennt die Schädelhöhe zwischen den Geschlechtern. Die im Feld bisweilen auftretenden Schwierigkeiten beim subjektiven Ansprechen der Geschlechter finden somit ihre Bestätigung bei der Verwendung messbarer Kriterien.

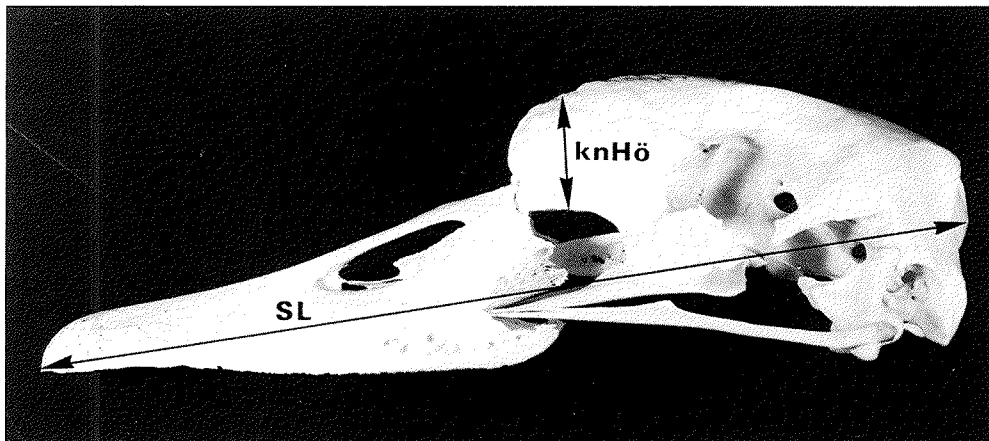


Abb. 2. Höckerschwan-Schädel mit den eingetragenen Massen Schädelhöhe (SL) und Höckerhöhe (knHö). – Mute Swan skull. Indicated are skull-length (SL) and skull-height (knHö).

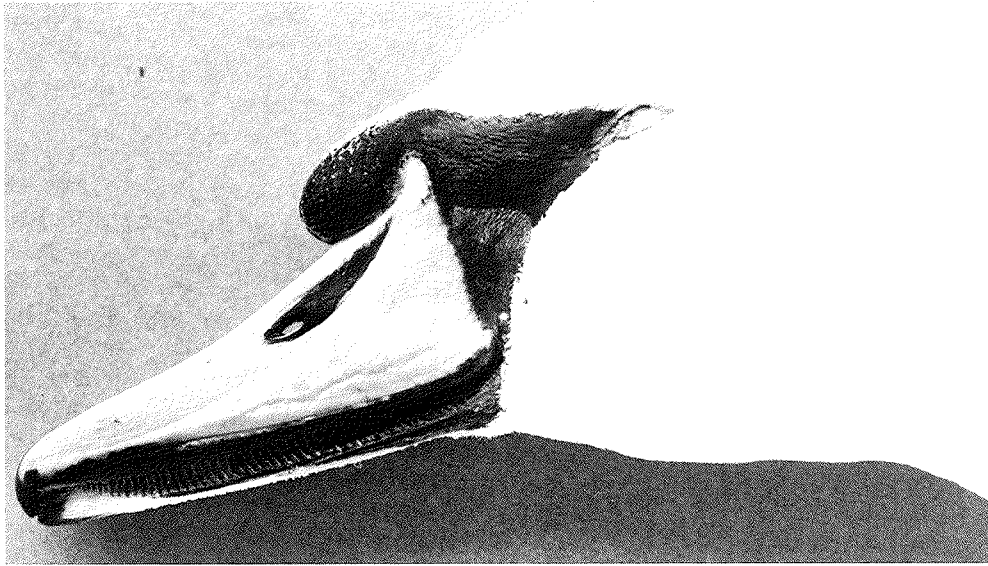


Abb.3. Kopf eines Höckerschwanes in Seitenansicht und der Schädel desselben Tieres im Längsschnitt bei übereinstimmenden Grössen- und Lageverhältnissen (♀, Nr. 253/88). – *Mute Swans head in frontal view and skull sagittal section of the same animal.*

3. Diskussion

3.1. Hauthöcker

Die Messungen bestätigten den in vielen Bestimmungsbüchern (z.B. Madge & Burn

1988) und Handbüchern (z.B. Bauer & Glutz von Blotzheim 1968, Cramp & Simmons 1977) erwähnten Hinweis auf einen grösseren Höcker beim ♂. Der Überschneidungsbereich ist allerdings beträchtlich. Für die ♂ allein betrachtet sowie für die

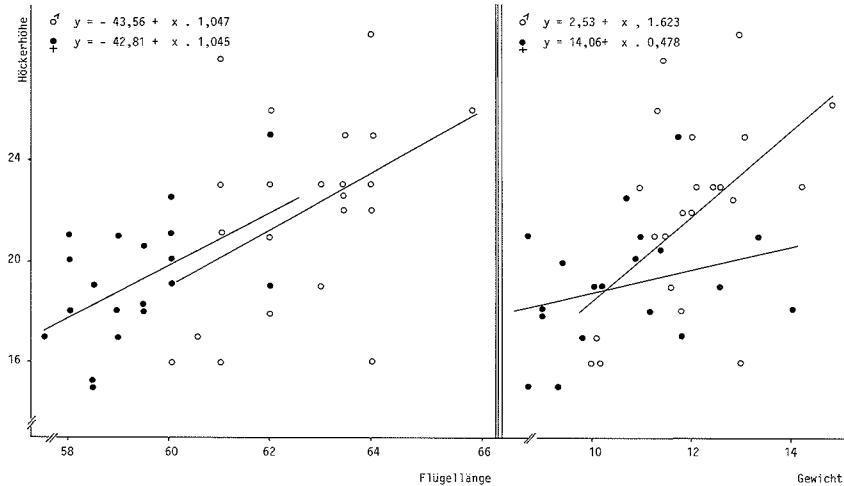


Abb. 4. Beziehung des Hauthöckers zur Flügelänge (a, links) und zum Körpergewicht (b, rechts). – Relationship of knob to wing length (left) and body-weight (right).

gesamte Serie liegen enge Beziehungen zur Grösse (Schädel- und Flügelänge) und zum Körpergewicht vor. Schwere (sich in guter Kondition befindende?, vgl. Holmberg et al. 1989) ♂ können einen überproportional grösseren Höcker zur Schau stellen als leichte (Abb. 4). Der sehr fetthaltige Höcker (T. Denzler briefl.) dürfte einen Indikator für die Reserven an Körperfett darstellen und dadurch als ein Schauorgan wirken, das diese sichtbar werden lässt. Auf diese Beziehung hat Mathiasson (1981) hingewiesen: an der schwedischen Küste brachten Brüter unter den ♂ ein um 25 % höheres Gewicht auf die Waage und hatten einen um 123 % grösseren Höcker als Nichtbrüter. Bei den ♀ waren die Unterschiede deutlich geringer (Gewicht: 17 %, Höcker: 50 %). Auch Reynolds (1972) und Bacon & Coleman (1986) fanden für Brüter höhere Gewichte als für Nicht-Brüter. Es kann hier nicht erörtert werden, ob Brüter höhere Gewichte haben, weil sie zu Beginn der Territoriumsgründung die besseren Nahrungsgründe besetzen konnten (was durch Scott & Birkhead 1983 in ihrer Studie nicht belegt werden konnte), oder ob sie bessere Nahrungsgründe gewinnen konnten und

diese nun zu verteidigen in der Lage sind, weil sie schwerer sind und mit ihrem grösserem Höcker imposanter wirken als andere Schwäne. Offen bleiben muss die Frage nach einer vermutlichen hormonellen Steuerung, welche z.B. für die Gestaltung des Kopfschildes beim amerikanischen Blässhuhn *Fulica americana* (Gullion 1951) und die Schnabelwarzen bei der Moschusente *Cairina moschata* f. *domestica* (von Faber 1963) verantwortlich ist. Auf eine klare Beziehung zwischen dem jahreszeitlich und von Jahr zu Jahr veränderlichen Kopfschild und der Kondition beim Teichhuhn *Gallinula chloropus* weist Petrie (1988) hin: auch hier ist die Ausprägung des Schauorgans in hohem Masse vom Zustand des ♂ abhängig.

Einen Hinweis darauf, dass der nicht nur im Profil (Höhe), sondern auch in Frontalansicht (Breite, korreliert mit Höhe, vgl. Lüps et al. 1986) gut erfassbare Höcker individuell erkannt werden könnte, geben die individuell sehr unterschiedlich gezeichneten Schnäbel beim Zwergschwan *Cygnus columbianus bewickii* (Scott et al. 1972). Durch seine schwarze Farbe hebt sich der Höcker bei *C. olor* nicht nur in der Sil-

houette, sondern auch aus anderer Perspektive klar vom Weiss des Gefieders und vom Orange des Schnabels ab.

Der Höcker kann als Signal gegenüber beiden Geschlechtern dienen: dem ♀ signalisiert er die Anwesenheit eines in guter Kondition befindlichen potentiellen Partners, dem fremden ♂ gegenüber wohl in erster Linie den Status eines Revierinhabers. Im letztgenannten Fall könnte der Höcker als ein die Kampfhäufigkeit reduzierendes Signal interpretiert werden.

Durch die überproportioniert starke Entwicklung des Höckers bei schwereren ♂ erwachsen diesem erhöhte Kosten. Es wäre zu überprüfen, ob sie durch die postulierte Reduktion der Häufigkeit von Angriffen auf und durch andere ♂ kompensiert werden.

3.2. Schädelhöcker, Pneumatisation

Beim adulten Höckerschwan ist die Schädeldecke nur unvollständig pneumatisiert (Winkler 1979: 57). Voll pneumatisiert ist der Höcker (s. Abb. 3, vgl. Moeller 1969). Damit stellt sich die Frage nach der Bedeutung dieses individuell sehr variablen Gebildes. Für die Schädelpneumatisation des Vogelschädels bieten u.a. Verheyen (1953), Harrison (1964), Stork (1972) und Winkler (1979) eine Reihe von Erklärungen an. Im Falle der starken, zur Bildung des Höckers führenden Pneumatisation im Frontalbereich des Schwanenschädels fallen die folgenden Erklärungsmöglichkeiten in Betracht: 1.) Verstärkter mechanischer Schutz des ganzen Schädels, namentlich von Hirn und Augen. 2.) Vergrößerung der Ansatzfläche für die Muskulatur. 3.) Verringerung des spezifischen Gewichtes. 4.) Isolationskissen für das Gehirn. 5.) Stütze oder Basis für den Hauthöcker.

1.) Mechanischer Schutz

Ausser zur Nahrungsaufnahme, Gefiederpflege und zum Wenden der Eier wird der Schnabel beim Höckerschwan im Kampf mit Artgenossen eingesetzt. Schwäne ver-

mögen kräftig zu beißen und versuchen durch Festhalten mit dem Schnabel den Kopf des Gegners unter Wasser zu drücken und diesen zu ertränken (Peters 1936, Hilprecht 1956, Gloor 1966). Da diese Kampfhandlungen in erster Linie oder ausschliesslich vom ♂ ausgeführt werden (Demarest 1981), böte die durch das deutlich höhere Schädelgewicht zu vermutende erhöhte Stabilität des ♂-Schädels eine Erklärungsmöglichkeit. Ob eine erhöhte Pneumatisation des Schädeldaches für die Festigkeit allerdings von Vorteil ist, zweifeln Verheyen (1953) und Winkler (1979) an. Bei dieser Erklärung erstaunt der fehlende Geschlechtsdimorphismus in der Grösse des knöchernen Höckers.

2.) Ansatzfläche für die Muskulatur

Höckerschwäne suchen ihre Nahrung hauptsächlich an Land und in den obersten 90cm der Gewässer. Als Nahrung spielen Gras- und Blattpflanzen eine wesentliche Rolle. Trotz des gut entwickelten Filterapparates kommt dem Abweiden im und über dem Wasser vielerorts und je nach Jahreszeit eine wichtigere Rolle zu als dem Aussieben schwebender Nahrungspartikel (Cramp & Simmons 1977, Birkhead & Perrins 1986). Goodman & Fischer (1962) stellen den Höckerschwan in die Reihe der «grazers» unter den Anseriformes, die eine starke Kaumuskulatur benötigen und die für deren Ansatzfläche breite und hochrückige Schädel entwickelt haben. In diesem Sinne deutet Moeller (1969) die Entwicklung des knöchernen Höckers bei der Höckergans *Anser cygnoides* f. *domestica*: diese Hausform weidet deutlich häufiger als ihre Stammform, die höckerlose Schwanengans *A. cygnoides*. Die Bedeutung des Höckers bei *C. olor* ist jedoch damit nicht erklärt, dient doch der Höcker kaum als zusätzliche Muskelansatzfläche.

3.) Verringerung des spezifischen Gewichtes

Die durch die pneumatisierten Höcker erreichte Verringerung des spezifischen Ge-



Abb. 5. Beim paarweisen Auftreten erlaubt der Schnabelhöcker in der Regel eine sichere Geschlechtsbestimmung. Aufnahme Béatrice Robin. – *The knob usually is a good help in sex-determination in the field.*

wichtes des Kopfes könnte für den langsam, mit waagrecht ausgestrecktem Hals fliegenden Höckerschwan von Bedeutung sein. Umgekehrt wäre auch ein zu vermutender Auftrieb unter Wasser zu prüfen, der bei der Nahrungsaufnahme (Kopfeintauchen, Gründeln) eher hinderlich sein könnte (Reichholf 1983).

4.) Isolationskissen

Wenig wahrscheinlich erscheint die Deutung des Höckers als Isolationskissen im Sinne eines Kälteschutzes für Hirn und Augen. Da der Höckerschwan von allen holarktischen *Cygnus*-Arten am wenigsten weit nach N vorstösst (Madge & Burn 1988), ist schwer einzusehen, weshalb nur er eine solche Isolationskammer ausgebildet haben sollte.

5.) Stütze für den Höcker

Bei verschiedenen anderen Vögeln (z.B. Kasuar *Casuarus casuarus*, Nashornvögel Bucerotidae und Tukane Rhamphastidae,

Hofer 1955) wirkt ein knöcherner Höcker direkt als optisches Organ. Beim Höckerschwan dagegen tritt er nicht direkt in Erscheinung. Ob dies mit ein Grund für die sehr grosse individuelle Variabilität, nicht nur in der hier analysierten Höhe, sondern in seiner gesamten Gestaltung ist, kann nicht schlüssig beurteilt werden.

3.3. Geschlechtsdimorphismus

Wegen der grossen Überlappung gelingt es in vielen Fällen nicht, einen Höckerschwan lediglich auf Grund eines einzelnen linearen Masses dem einen Geschlecht zuzuordnen. Auch bei der Anwendung multivariater Verfahren bleibt ein gewisser Grad von Unsicherheit bestehen. Trotz dieser Einschränkung bestätigen die vorgelegten Zahlen die allgemeine Aussage, adulte männliche Höckerschwäne seien grösser und schwerer als weibliche (gilt für alle *Cygninae*, s. Madge & Burn 1988). Als deutlichstes am lebenden Tier im Frühjahr erkennbares Unterscheidungsmerkmal fällt der Höcker auf. Stärker ausgeprägt als am le-

benden Schwan sind aber die Unterschiede am Skelett, mit der klarsten Differenz im Schädelgewicht. Der Dimorphismus in der Schädellänge liegt dabei im Bereich desjenigen der Längen einzelner Extremitätenknochen (Bacher 1967, Northcote 1979). Bei den ähnlichen Massverhältnissen für Schädellänge und Höckerhöhe erstaunt der sehr grosse Unterschied im Schädelgewicht (1:1,36). Wägungen des Unterkiefers haben für diesen ein Verhältnis von lediglich 1:1,29 ergeben. Dies gibt einen Hinweis darauf, dass ♂ nicht nur etwas grössere und schwerere Knochen besitzen als ♀, sondern dass der Höcker zusätzlich stärker gebaut ist. Damit stellt sich erneut die Frage nach dessen Funktion, auf die aber vermutlich nur im interspezifischen Vergleich eine Antwort gefunden werden kann.

3.4. Schlussbetrachtung

Die hier vorliegenden Daten müssen wegen ihres zu geringen Umfangs ($n = 47$), der Beschränkung der Sammeltätigkeit auf das Frühjahr und des Fehlens jeglicher Information zum sozialen Status der einzelnen Individuen zwangsläufig manche Frage offen lassen. Lediglich Hypothesen zur Erklärung der Funktionen von Haut- und Schädelhöcker können formuliert werden.

Während der Hauthöcker als Ausdruck der Körpergrösse und des Körpergewichtes hier belegt und auch seine Beziehung zum Fortpflanzungsgeschehen unbestritten ist (Mathiasson 1981), liegen zur Funktion des Schädelhöckers verschiedene unüberprüfte Erklärungsmöglichkeiten vor. Zur Diskussion ist ein Blick auf alle höckertragenden Anseriformes notwendig (vgl. Möller 1969). Höcker treten bei Arten aus verschiedenen Familien im Sinne von Parallelerscheinungen auf. Sie sind bei ♂ grösser als bei ♀ (wo sie u.U. ganz fehlen können) und innerartlich bei verschiedenen Unterarten oft unterschiedlich stark ausgeprägt. Nicht alle an der Schnabelbasis ein Schauorgan aufweisenden Arten besitzen einen Schädelhöcker. Das Bild ist damit recht uneinheitlich, vor allem da Schädel-

höcker sowohl vor der Beugungsstelle des Schnabels (auf dem maxillaren Segment) wie hinter dieser (auf dem occipitalen Segment) ausgebildet sein können (vgl. Möller 1969).

Unter der Annahme eines Modellcharakters der Domestikation für die Evolution kann die domestizierte Schwanengans *Anser cygnoides* im Sinne Herres (1954, Herre & Röhrs 1973) als eine Art Modell für die Evolution von Höckerstrukturen bei Anseriformes herangezogen werden. Bei ihrer Überführung in den Hausstand (Höckergans *A. cygnoides* f. *dom.*) fanden u.a. die folgenden sichtbaren Veränderungen statt: Erhöhung des Körpergewichtes und Vergrösserung des Geschlechtsdimorphismus, Übergang zu einer Art «Dauerimponierstellung», Entstehung des Haut- und Schädelhöckers, Veränderung der Ernährungsweise (s. Kap.3.2.).

Eine abschliessende Erklärung für die Entstehung und die Funktion des optisch so auffallenden, namengebenden Hauthöckers von *Cygnus olor* und des mit ihm nur in geringem Masse korrelierten Schädelhöckers kann nur hypothetische Bedeutung haben. Die vorgelegten metrischen Befunde, die Kenntnisse über die Ernährungsweise und das Revier- und Agressionsverhalten des Höckerschwans lassen folgende Hypothese formulieren: der Schnabelhöcker ist als mechanische Verstärkung des Schnabels entstanden, was bei der Nahrungsaufnahme und im intraspezifischen Kampf von Bedeutung sein kann. Sekundär hat sich der Hauthöcker als ein die Häufigkeit von Kämpfen reduzierendes Rangabzeichen mit saisonal starken Schwankungen entwickelt. Diese Hypothese bietet auch eine Erklärung für den extremen Sexualdimorphismus des Schädelgewichtes (mechanische Verstärkung, bei ♂ ausgeprägter als bei ♀) und des fehlenden metrischen Zusammenhanges zwischen Schädel- und Hauthöcker.

Zusammenfassung, Summary

Von 47 Höckerschwänen *Cygnus olor* (25 ♂, 22 ♀) die in den Jahren 1982–1987 jeweils zwischen dem 18. März und dem 1. April am Wohlensee eingeschläfert worden waren, konnten drei Körper- und drei Schädelmasse abgenommen werden. Sie wurden nach Geschlechtern getrennt einzeln analysiert und untereinander in Beziehung gesetzt.

♂ weisen in den Gewichten, den Längenmassen und in der Höckerhöhe signifikant höhere Werte auf als ♀. Allerdings bestehen, ausser im Schädelgewicht, deutliche Überlappungen. In der Höhe des Schädelhöckers besteht kein signifikanter Unterschied. Zwischen den einzelnen Massen ergeben sich im männlichen Geschlecht mehr gesicherte Korrelationen als im weiblichen.

Während für den Zusammenhang zwischen Hauthöcker und Flügelänge in beiden Geschlechtern ähnliche positive Allometrien bestehen, ist eine solche für die Relation Hauthöcker/Körpergewicht bei den ♂ nicht nur enger, sondern deutlich stärker positiv. Widerspiegelt der Höcker bei ♀ vor allem die Körpergrösse, so wird diese auch beim ♂ bestehende Beziehung durch die starke Abhängigkeit vom Körpergewicht überdeckt: schwere ♂ investieren proportional mehr in ihren Höcker als leichte.

Der Schädelhöcker ist sehr variabel in seiner Grösse und damit metrisch nicht problemlos zu erfassen. Die vorgelegten Daten lassen keine Beziehung zu andern Körpermassen erkennen. Die Evolution des Schädelhöckers als Schnabel und Schädel verstärkende primäre Bildung, und des Hauthöckers als sekundäre, Signalfunktion besitzende und dadurch kampfreduzierende sekundäre Bildung werden als Hypothese postuliert.

What is the function of the Mute Swan's *Cygnus olor* knob?

47 free-ranging Mute Swans (25 ♂, 22 ♀) from the Aare river near Berne (Switzerland) were culled to prevent agricultural damage. Their body and skull weight, wing and skull length, and height of knob and cranial protuberance, were measured.

All weights and measurements, with the exception of height of the cranial protuberance, were greater in ♂ than in ♀, and were more strongly intercorrelated in ♂ than in ♀. Height of the cranial protuberance showed no sex difference, and was not correlated with any of the other measurements in either sex. Height of the knob was correlated with wing length in ♀ but with body weight in ♂, which suggests that it may be a signal related to bodily condition.

It is suggested that the cranial protuberance evolved initially as a means of strengthening the skull and bill, and that the knob has evolved subsequently as a signal.

Literatur

- ANDERSEN-HARILD, P. (1981): Weight changes in *Cygnus olor*. Proc. 2nd Int. Swan Symposium, Sapporo, Japan. IWRB, Slimbridge, 359–378.
- BACHER, A. (1967): Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Schwäne und Gänse. Diss. Univ. München.
- BACON, P. J. & A. E. COLEMAN (1986): An analysis of weight changes in the Mute Swan *Cygnus olor*. Bird Study 33: 145–158.
- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 2: Anseriformes 1. Teil. Frankfurt a.M. (*Cygnus olor*: 27–46).
- BIRKHEAD, M. & C. PERRINS (1986): The mute swan. London.
- CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (1977): Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic, Vol. 1: Ostrich to Ducks. Oxford. (*Cygnus olor*: 372–379).
- DEMAREST, J. (1981): Seasonal variation, sex differences and habituation of territorial behaviour in *Cygnus olor*. Proc. 2nd Int. Swan Symp., Sapporo, Japan. IWRB, Slimbridge, 225–242.
- DRIESCH, A. VON DEN (1976): A guide to the measurements of animal bones from archeological sites. Peabody Museum Bull. 1: 1–135.
- FABER, H. VON (1963): Zur Histologie und hormonalen Beeinflussung der Schnabel- und Gesichtswarzen der Moschusente (*Cairina moschata*). Zool. Anz., 26. Suppl. band (Verh. dtsh. zool. Ges., Wien 1962): 330–336.
- GLOOR, K. (1966): Bilder zum Aggressivverhalten des Höckerschwans *Cygnus olor*. Orn. Beob. 63: 76–77 (mit 8 Abb.).
- GOODMAN, D. G. & H. I. FISHER (1962): Functional anatomy of the feeding apparatus in waterfowl. Carbondale.
- GOSLER, A. G. (1987): Pattern and process in the bill morphology of the Great Tit *Parus major*. Ibis 129: 451–476.
- GULLION, G. W. (1951): The frontal shield of the American coot. Wilson Bull. 63: 157–166.
- HERRE, W. (1954): Domestikation und Stammesgeschichte. In: G. HEBERER (Hrsg.): Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., Stuttgart.
- HERRE, W. & M. RÖHRS (1973): Haustiere – zoologisch gesehen. Stuttgart.
- HILPRECHT, A. (1956): Höckerschwan, Singschwan, Zwergschwan. Wittenberg-Lutherstadt.
- HOFER, H. (1955): Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel. Acta XI Congr. int. orn. Basel 1954: 104–137.
- HOLMBERG, K., L. EDSMAN & T. KLINT (1989): Female mate preferences and male attributes in mallard ducks *Anas platyrhynchos*. Anim. Behav. 38: 1–7.
- LÜPS, P., O. BIBER & C. MARTI (1986): Angaben zu Geschlechts-Dimorphismus und Gewicht bei

- Höckerschwänen *Cygnus olor* vom Wohlensee. Mitt. Naturf. Ges. Bern 43: 155–164.
- MADGE, S. & H. BURN (1988): Wildfowl. An identification guide to the ducks, geese and swans of the world. London. (*Cygnus olor*: 157–158)
- MATHIASSEN, S. (1981): Weight and growth rates of morphological characters of *Cygnus olor*. 2nd Int. Swan Symp. Sapporo, Japan. IWRB, Slimbridge, 379–389.
- MÖLLER, W. (1969): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Schädeln höckertragender Anatiden mit einem Beitrag zur Mechanik des Anatidenschädels. Gegenbaurs Morphol. Jahrb. 113: 32–69, 160–200, 321–345.
- NICKEL, R., A. SCHUMMER & E. SEIFERLE (1973): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. 5: Anatomie der Hausvögel. Berlin & Hamburg.
- NORTHCOTE, E. M. (1979): Determination of age and sex of long bones of Mute Swan *Cygnus olor*. Ibis 121: 74–80.
- PETERS, N. (1936): Über Beobachtungen an den Hamburger Alsterschwänen, *Cygnus olor* (Gmel.), in den Jahren 1931–1935. Abh. Naturw. Ver. Hamburg 1: 195–214.
- PETRIE, M. (1988): Intraspecific variation in structures that display competitive ability: large animals invest relatively more. Anim. Behav. 36: 174–1179.
- REICHOLF, J. (1983): Formen der Nahrungssuche beim Höckerschwan (*Cygnus olor*). Orn. Mitt. 35: 34–37.
- REYNOLDS, C. M. (1972): Mute Swan weights in relation to breeding. Wildfowl 23: 111–118.
- SALATHÉ, T. (1983): Bestand und Verbreitung des Höckerschwans *Cygnus olor* 1971–1974 in der Schweiz. Orn. Beob. 80: 105–117.
- SCHERNER, E. R. (1984): Die immutabilis-Mutante als Grundlage populationsgenetischer Untersuchungen am Höckerschwan (*Cygnus olor*). Ökol. Vögel 6: 175–183.
- SCHMIDT, C. & P. WEIBEL (1990): Ein Mythos macht sich mausig. GEO 1/1990: 48–58.
- SCOTT, D. K. & M. E. BIRKHEAD (1983): Resources and reproductive performance in Mute swans *Cygnus olor*. J. Zool., Lond. 200: 539–547.
- SCOTT, P. & the Wildfowl Trust (1972): The Swans. London.
- STORK, H.-J. (1972): Zur Entwicklung pneumatisierter Räume im Neocranium der Vögel (Aves). Z. Morph. Tiere 73: 81–94.
- 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.
- WINKLER, R. (1979): Zur Pneumatisation des Schädeldachs der Vögel. Orn. Beob. 76: 49–118.

Manuskript eingegangen 22. September 1989

Überarbeitete Fassung 3. November 1989

Dr. Peter Lüps, Naturhistorisches Museum Bern,
Bernstrasse 15, CH-3005 Bern

Schriftenschau

COOPER, J. (Hrsg.) (1989): **Disease and Threatened Birds**. ICBP Techn. Publ. 10, 200 S., Abb., £14.50, zu beziehen bei: ICBP, 32 Cambridge Road, Giron, GB-Cambridge CB3 0PJ. – Mit verlässlicher Regelmässigkeit publiziert der Internationale Rat für Vogelschutz (ICBP) seit fünf Jahren seine wissenschaftlichen Übersichten. Kürzlich kam Band 10 heraus, der die Bedeutung von Infektionskrankheiten und Parasiten im Vogelschutz bespricht. Der Herausgeber ist ein Tierarzt, der sich schon seit geraumer Zeit mit dem Thema befasst – ganz im Gegensatz zu vielen ökologisch ausgerichteten Ornithologen und Vogelschützern, die im allgemeinen die Rolle, die solche Krankheiten in der Popula-

tionsdynamik spielen, stark vernachlässigen. Das Buch enthält Kapitel über das Aufdecken von Vogelpathogenen, ihre Biologie und Generationszyklen, ihre Bekämpfung und Eliminierung und die Rolle, die sie in kleinen, bedrohten Populationen spielen können. Die Kapitel sind allesamt verständlich geschrieben und illustriert, so dass Nicht-Tierärzte das Buch mit Gewinn lesen können. Verschiedene einfachere Methoden klinischer, mikrobieller und «post-mortem»-Untersuchungen werden für Leser beschrieben, die aus verschiedenen Gründen mit Vögeln in direkten Kontakt kommen. Ein Register listet Vogelkliniken und tierärztliche Spezialisten auf.

Daneben findet der Leser einige Fallbeispiele: so über die Hawaiikrähe, die Rosentaube auf Mauritius, den Schneekranich und andere. Viren können von Zugvögeln über Erdteile hinweg verfrachtet