

# Oskar Heinroth, Erwin Stresemann und die Geschichte der Mauserforschung

Karl Schulze-Hagen

---

Schulze-Hagen K 2019: Oskar Heinroth, Erwin Stresemann, and a short history of the study of moult. *Vogelwarte* 57: 1-12.

The unifying characteristic of all birds is the feathers, which consist of keratin. They enable flight but are subject to abrasion and wear, which necessitates that they must be renewed regularly by moulting. Moulting is an energy-intensive process without which a bird cannot survive. It is all the more astonishing that it has aroused little interest among ornithologists. A simple, but perhaps not completely wrong explanation attributes this to “an aversion to messy birds” (Howell 2003). Even at the beginning of the 20th century it was questioned that changes in the body feathers are caused by moulting. Instead, even prominent ornithologists believed the process to be a change of colour. Oskar Heinroth (1871-1945) and Erwin Stresemann (1889-1972) are two ornithologists who enthusiastically studied the process of moulting throughout their lives and who made important contributions to moulting research. For Heinroth, the so-called “change of colour theory” was the trigger for his interest in moulting, while for Stresemann it was the careful examination of study skins. They came into contact as early as 1907 and their scientific exchange only ended with Heinroth’s death. In their final working years, Erwin Stresemann and his wife Vesta (1902-2004) devoted themselves intensively to the study of moulting. The results are summarized in their work “Die Mauser der Vögel” (E & V Stresemann 1966), which they dedicated to Oskar Heinroth. These two prominent ornithologists are rightly regarded as pioneers of moulting research.

Their studies and lifelong scientific exchange contributed significantly to the establishment of this branch of ornithology. Both Heinroth and Stresemann recognised early on the bewildering variability of moulting strategies, which depends more on ecological than phylogenetic factors, and left many open questions for modern moulting research. Since the 1960s the number of moulting-related publications has increased considerably, bringing important new insights into ornithology. This development is briefly described. Today’s innovative techniques have long since provided answers that go far beyond those of the early researchers.

✉ KSH: Bleichgrabenstr. 37, D-41063 Mönchengladbach. E-Mail: karl@schulze-hagen.de

---

## 1. Einleitung

Das auffälligste Kennzeichen der Klasse der Vögel sind die Federn, die in ihrem fertigen Zustand ausschließlich aus Keratin (Horn) bestehen. Sie schützen den Körper und ermöglichen den Flug (Altum 1875, Stresemann 1927-1934, Heinroth 1938). Weil die Federn als tote Gebilde vielfältigen äußeren Einflüssen ausgesetzt sind und „... *im Lauf der Zeit schadhafte werden, werden sie nach einer endogen bestimmten Tragdauer ausgestoßen und durch eine Nachfolge[generation] ersetzt*“ (Stresemann, E & V 1966). Diese in zeitlichen Intervallen notwendige Erneuerung des Federkleides ist die Mauser. Sie ist mit beträchtlichen energetischen Kosten verbunden und stellt eine kritische Phase in der life history dar. Ein Vogel kann ohne Nachkommenschaft überleben, aber nicht ohne Mauser. Deren existentielle Bedeutung kommt auch darin zum Ausdruck, dass Vögel während der Erneuerung ihres Großgefieders für einige Zeit ganz oder partiell auf ihren Flugapparat verzichten müssen. Auch das ist ein Alleinstellungsmerkmal der *Aves*. Vor diesem fundamentalen Hintergrund ist es erstaunlich, dass die Mauserkunde im Fachgebiet der Ornithologie nur eine untergeordnete Rolle einnimmt; das war früher so und

gilt noch bis auf den heutigen Tag. Eine simple, aber nicht unwahre Erklärung ist, dass manche Ornithologen „... *an aversion to messy birds*“ (eine Abneigung gegen unordentliche Vögel) haben (Howell 2003). Die erstaunliche Tatsache, dass das vogelkundliche Standardwerk am Beginn des 20. Jahrhunderts, der „*Neue Naumann*“ (1897-1905), praktisch noch keine Mauserinformationen bietet, spiegelt das geringe Interesse wieder. Im Gegensatz zu den meisten Fachkollegen ihrer Zeit hatten sich zwei allerdings für dieses Thema begeistert und intensiv damit beschäftigt, Oskar Heinroth (1871-1945) und Erwin Stresemann (1889-1972). Die beiden prominenten Ornithologen gelten zu Recht auch als Protagonisten der Mauserkunde.

Ihre gemeinsame Faszination für die Mauser hat die beiden in engen Kontakt und in fachlichen Austausch gebracht, der auch die Entwicklung der Ornithologie befördert hat. Hierin zeigen sich Parallelen zu einer anderen fruchtbaren Verbindung, nämlich derjenigen zwischen Oskar Heinroth und Konrad Lorenz (1903-1989). Deren Geistesverwandtschaft, die bekanntlich beider Passion für die Entenvögel entsprang, förderte eine rege Kommunikation, die wesentlich zur Konzep-

tion der Verhaltensforschung bzw. Ethologie als neuem Teilgebiet der Zoologie beigetragen hat.

Heinroth und Stresemann haben grundlegende Beiträge zum Verständnis der Mauser und ihrem Stellenwert in der Biologie und Ökologie der Vögel erbracht. Um diese Leistung hervorzuheben und in die ornithologische Forschungsgeschichte einzuordnen, sollen die vorliegenden Ausführungen kurz an die Anfänge der Mauserforschung erinnern (Kap. 2). Danach beschäftigen sie sich ausgiebiger mit der Rolle der beiden Pioniere auf diesem Gebiet. Hierbei werden auch die Rahmenbedingungen, Motive, eigene Entwicklung und Interaktionen zwischen den beiden unterschiedlichen Persönlichkeiten beleuchtet (Kap. 3). Anschließend soll die Weiterentwicklung der Mauserforschung seit den 1960er Jahren aufscheinen (Kap. 4) und in gebotener Kürze eine Orientierung über die aktuellen Themen dieses Forschungsgebietes geboten werden (Kap. 5).

## 2. Anfänge der Mauserforschung

Frühe Beschäftigung mit der Mauser fand Stresemann (1951) im berühmten Falkenbuch von Kaiser Friedrich II (1194-1250) und bei Johann Philipp Achilles Leisler (1772-1813) aus Hanau, „dem sorgfältigen Untersucher des Gefiederwechsels“ bei Limikolen. Abgesehen von einigen anekdotischen Mitteilungen gab es bis ins ausgehende 19. Jahrhundert keine systematische Mauserstudie. Über wichtige Fragen des Federwechsels herrschten unter Vogelkundlern nur vage Vorstellungen. So wurde ernsthaft diskutiert, ob Teile des Kleingefieders gar nicht gemausert werden, sondern stattdessen bloß einen Farbwechsel durchlaufen, wie z. B. das Kopfgefieder der Lachmöwe, das im Winter weiß und im Sommer braun ist. Diese „Umfärbungstheorie“ bzw. „Verfärbungsfrage“ geht auf Hermann Schlegel (1804-1884) zurück und war noch 1905 aktuell (Schlegel 1855; Naumann 1897-1905) - obwohl doch jeder wissen musste, dass Federn aus Horn, also totem Material, bestehen und demzufolge ihre Umfärbung unmöglich ist (Heinroth 1898 a).

Die Ornithologen des 19. Jahrhunderts beschäftigten sich vorwiegend mit Bälgen. Ihre „Freilandarbeit“ war mehr die Jagd auf Vögel, die anschließend in Balgsammlungen landeten, als die Vogelbeobachtung, wie wir sie heute kennen. Der erste, der nach einer Erklärung für das allgemeine Desinteresse an der Mauser suchte, war Witmer Stone (1866-1939; s.u.): „This is unquestionably due to the scarcity of molting specimens in collections.“ Denn die professionellen Sammler erlegten bevorzugt die „schönen“ Exemplare im Pracht- oder Frischvollgefieder, für die sie höhere Handelspreise erzielen konnten als für „schäbige“ Mauserbälge. Darüber hinaus lebten mausernde Vögel im Spätsommer versteckt und seien seltener anzutreffen (Stone 1896). Heinroth sah dies ebenso (1917). E. & V. Stresemann (1966) weisen zudem auf das grundsätzliche Problem hin, dass sich die Mauser

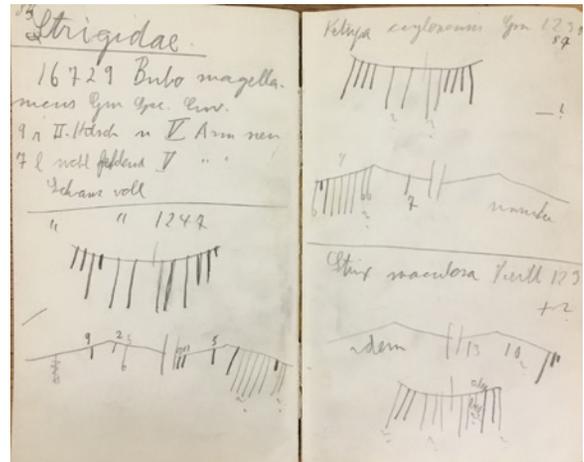


Abb. 1: Schematische Aufzeichnung der Mauserbefunde von Eulenbälgen aus dem Tagebuch von 1897 (Handschriftenabteilung der Staatsbibliothek zu Berlin). – Schematic drawing of moult stages in owl skins, from Heinroth's journal of 1897.

über längere Zeiträume erstreckt und sich so der einfachen Erfassung entzieht, weshalb sie nur durch den hohen Aufwand einer „Anwendung des Rekonstruktionsverfahrens“ erforschbar sei. Hierfür stünden drei Wege offen: „Die Verfolgung des Verlaufs 1. an freilebenden, 2. an gekäfigten Vögeln, 3. an einer Serie von Bälgen.“ Grundsätzlich anwendbar, zufallsunabhängig und zeitsparend sei eigentlich nur das dritte Verfahren - unter der Voraussetzung, dass genügend Vergleichsmaterial vorliege (E & V Stresemann 1966).

Die erste und noch sehr einfache Mauserstudie stammt von Wilhelm Meves (1814-1892), Konservator und Präparator am Zoologischen Reichsmuseum in Stockholm, der viele Arten Mittel- und Nordeuropas in Händen gehalten hatte. Sie ist eine Reaktion auf die „Umfärbungstheorie“ seines Freundes Hermann Schlegel. In seiner Publikation im Journal für Ornithologie nennt er für eine Reihe von Passeres und Nonpasseres die Zeitfenster der Mauser und sucht nach Regeln, wann und wie oft die jeweiligen Taxa mausern (Meves 1855). Er unterscheidet die „einfache und vollständige Mauser – Herbstmauser“ von der „doppelten oder Frühlingmauser“ und listet die untersuchten Arten danach auf. Weiterhin kann er mit dem Mikroskop zeigen, dass das leuchtende Frühjahrsgefieder vieler Arten (z. B. bei Bluthänfling und Bergfink) weder durch Federwechsel noch durch Umfärbung, sondern durch den Abrieb der Federspitzen entsteht bzw. „freigelegt“ wird. Zwanzig Jahre später widmet der an der Forstakademie in Eberswalde lehrende Priester, Entomologe und Ornithologe Bernhard Altum (1824 - 1900) erstmals in der 5. Auflage seines erfolgreichen Buches „Der Vogel und sein Leben“ ein Kapitel der Mauser (Altum 1875), in dem er bereits scharfsinnige Beobachtungen und Überlegungen zu Gefiederabnutzung, Notwendigkeit der Mauser gerade bei Zugvögeln und

unterschiedliche Mauserformen vorlegt. Erwähnt werden muss auch der sehr knapp gehaltene Überblick über die Mauser von J.-J. Zéphirin Gerbe (1810-1890), Zoologe, Präparator und Illustrator am Collège de France in Paris (Gerbe 1877). Nach diesen Vorläufern erscheinen dann um die Jahrhundertwende in rascher Folge die ausführlichen Mauserstudien dreier Autoren, nämlich Stone (1896), Heinroth (1898 a-c, 1899) und Dwight (1900).

In den USA war das Interesse an der Mauser früher entwickelt als in Europa. W. Stone (s. o.), Kurator an der Academy of Natural Sciences in Philadelphia, zeichnete ein lebenslanges Interesse an der Mauser aus. Er war der erste, der systematisch Balgserien auf Mauserzeichen überprüft hatte (Stone 1896). Seine Studie zeichnet sich durch klare Struktur und einen breiten Überblick über die Mauserverläufe vor allem bei den Passeres aus; sie gilt deshalb als erster Meilenstein der Mauserkunde. Zu Stones generellen Feststellungen gehören, dass die Mauser nach Ende der Fortpflanzungsperiode physiologisch nötig sei und für alle Vögel gelte. Selbst nahe verwandte Arten können sich allerdings in der Anzahl ihrer jährlichen Mäusern und in deren Ausmaß unterscheiden. Innerhalb der Mauser einer Art gibt es auch Geschlechts- und Altersunterschiede. Die Mauser der Schwinge erfolgt an beiden Flügeln symmetrisch, wobei die Federn oft nacheinander fallen. Im speziellen Teil seiner Publikation erwähnt er bereits die atypische Handschwinge-mauser der Eisvögel, mit der sich später Vesta Stresemann (1902 – 2006) intensiver beschäftigen sollte (Stone 1896, E & V Stresemann 1961, E & V Stresemann 1966).

Bald nach Stones Publikation folgen zwei weitere grundlegende Arbeiten, die ebenfalls systematisch große Balgserien untersuchen: (1) Oskar Heinroths Arbeit über „den Verlauf der Schwinge- und Schwanzmauser der Vögel“ (Heinroth 1898 c), auf die in Kapitel 3 eingegangen wird, und (2) Jonathan Dwights (1858-1929) Analyse der Mauserzyklen und Kleider nordamerikanischer Passeres (Dwight 1900). Dwight war Mediziner in New York und besaß eine Sammlung von ca. 65.000 Bälgen, die er später dem American Museum of Natural History vermachte. Seine Auswertung gehört zu den Klassikern der nordamerikanischen Mauserkunde und offeriert bereits eine pragmatisch am Jahreszyklus ausgerichtete Benennung von Kleidern und Mäusern, die z. T. noch heute Gültigkeit besitzt, vor allem in Europa (E & V Stresemann 1966, Jenni & Winkler 1994). Die Publikationen von Stone, Heinroth und Dwight stellen die Mauserforschung auf eine solide Basis und schließen gleichzeitig deren Frühphase ab.

### 3. Die Entwicklung der Mauserforschung durch Oskar Heinroth und Erwin Stresemann

#### 3.1 Oskar Heinroths Mauserforschungen

„Unter diesen drei Abhandlungen hat diejenige Heinroths, obwohl bei weitem die kürzeste, der Mauserforschung die nachhaltigsten Impulse erteilt. .... Er zog ... nicht nur die

*Sperlingsvögel einer Region, sondern alle Ordnungen des Systems in Betracht, wobei ihn die Fragestellung leitete: was ist als Anpassung, was als Vererbung zu deuten?* (E & V Stresemann 1966). Schon die ersten Publikationen des jungen Heinroth galten Mauserthemen (Heinroth 1898 a-c, 1899). Das hat folgenden Hintergrund: Der von klein auf tierpassionierte Oskar Heinroth konnte erst nach dem - von den Eltern geforderten - Medizinstudium seinem Wunsch folgend in Berlin Zoologie studieren. Neugierig wie er war, assistierte er nebenher sowohl im Zoo als auch im Naturkundemuseum. Sein Interesse an der Mauser entstand über den 1897 immer noch wogenden Streit um den (vermeintlichen) Farbwechsel des Vogelgefieders. Selbst Experten wie Heinrich Gätke (1814-1897) und Othmar Reiser (1861-1936) beharrten unbeirrt auf dieser Ansicht. Für den jungen Heinroth war diese Vorstellung blanker Unsinn - und Ansporn zum Gegenbeweis. Aus eigenem Antrieb und ohne fremde Anleitung begann er, die im Zoo lebenden Vögel auf Mauserzeichen zu inspizieren. Weil ihm das nicht reichte, kam der Autodidakt auf die schlaue Idee, auch an Bälgen nach Mauser zu suchen. Dies tat er in den Naturkundemuseen von Berlin und Karlsruhe. Zusätzlich beobachtete er an Zoovögeln, was mit individuell markierten Federn im Jahreslauf passiert, und untersuchte sie unter dem Mikroskop. Immer mehr nahm ihn das Thema gefangen. In einem Brief an die Eltern (7. Okt. 1897) heißt es über einen Türkisnasenvogel (*Cyanerpes cyaneus*; eine Tangare mit dunkelgrünem Schlicht- und blauem Prachtkleid) im Berliner Zoo: „... heute hat mich auch der Sai, ein schöner blauer Vogel, belehrt, daß er mausert und sich nicht ohne Federwechsel umfärbt, wie sollte er auch! ... Er war bisher die Hauptstütze der Umfärbungstheoretiker ...“ (Heinroth 1971, p 43). In einem weiteren Familienbrief schreibt er: „Meine wissenschaftliche Thätigkeit ist jetzt intensiv ... etwa 45000 Bälge, deren Durchsicht viel Zeit und Mühe erfordert. Es macht übrigens Spaß und regt zu freudigerer Weiterarbeit an, wenn man die bisherigen Resultate, und es sind derer nicht wenige, zusammenstellt, um andern darüber vorzutragen. Und wenn es gelingt, Interesse und Anerkennung zu erwecken, so treibt es einen selbst, mit aller Gewissenhaftigkeit und Energie der Sache weiter auf den Grund zu gehen“ (Heinroth 1971, p 45). Der Brief offenbart den für Heinroth so typischen „Biss“.

Bei der Untersuchung der Bälge entwickelte er ein meisterliches Geschick: „Bei meiner Arbeit kommt es darauf an, in dem meist geschlossenen, getrockneten Flügel in vorsichtiger Weise junge Blutkielfedern zu finden, sowie das alte Gefieder von dem neu nachgewachsenen zu unterscheiden.“ (Heinroth 1898 c, p 96). Um die Mauser unmissverständlich zu dokumentieren, erfand er ein simples Zeichenschema („... dieses Schema eignet sich vortrefflich für Aufzeichnungen auf der Jagd usw.“) [Abb. 1] und eine klare Terminologie, die noch heute gültig ist. „Nennen wir nun der Einfachheit halber den hier beschriebenen Verlauf der Handschwinge-mauser,

da er von proximal nach distal fortschreitet, nach Analogie eines chirurgischen Verbandes deszendend ...“ schreibt der promovierte Mediziner (Heinroth 1898 c, p 102). Gleichzeitig prägt er die Begriffe „aszendent“ beim Ablauf der Mauser der Armschwingen, bei den Steuerfedern „zentrifugal“ sowie „Mauserzentrum“.

Heinroth (1898 a, b) berichtete bereits 1898 auf der Januarsitzung der DOG über seine Studien; es ist sein erster Vortrag vor der renommierten Gesellschaft: „Herr Heinroth hält einen sehr lehrreichen Vortrag über die Umfärbung bei Vögeln ...“ (Matschie 1898). Er fand anhand der vielen überprüften Gruppen von den Greifvögeln über die Enten bis zu den Singvögeln, dass die postulierte „Umfärbung“ ausnahmslos durch Federwechsel, also Mauser, und durch Abnutzung erfolgt. Nicht jeder war von seinen neuen Erkenntnissen überzeugt.

Mit seiner dritten Publikation (Heinroth 1898 c), die über die Großgefiedermauser handelt, betritt er wiederum Neuland; auch diese ist ein Meilenstein der Mauserkunde. Schon in der Einleitung heißt es: „Über die Art des Mauserverlaufes herrscht in der Litteratur fast einstimmiges Schweigen.“ Zu Anfang nennt er praktische Tipps: „Die sichersten Anhaltspunkte [für Mauser] geben stets frischgeschossene freilebende Vögel“, deren beweglicher Flügel am leichtesten untersuchbar sei. Im allgemeinen Teil unterscheidet er die „contemporale Schwingenmauser“ (gleichzeitiger Ausfall aller Schwungfedern; heute als synchron bezeichnet; z. B. Entenvogel) von der „allmählichen Schwingenmauser, die sich als Gesetz für alle übrigen Vögel“ ergibt. Allermeist verläuft die Handschwingen-Mauser deszendend, beginnend mit der innersten Handschwinge (heute konventionell als H1 bezeichnet); für den Armflügel läuft sie dagegen von den Rändern zur Mitte hin konvergierend. Die Mauser der Steuerfedern erfolgt meist zentrifugal. Insgesamt gibt es viele Abweichungen und Variationen der Großgefiedermauser. Manchmal treten Asymmetrien zwischen den Flügeln auf.

Die Arbeit beeindruckt durch ihre großen Zahlenreihen (z. B. 1.300 untersuchte Greifvögel, 870 Papageien, 700 Spechte, 520 Kuckucke; insgesamt über 9.000 Bälge). Sie ist gespickt mit Details zum Mauserverlauf fast aller Ordnungen und mit Einzelbeispielen, die die Vielfalt der Mausermodi vorführen sollen. Selbst die kniffligen Verhältnisse der Jugendmauser der Hühnervögel deckt er auf (s. u.). Meist findet er in der Lebensweise einer Vogelgruppe plausible Erklärungen für ihren jeweiligen Mausermodus, doch ist „es eben auch hier die Kunst, Anpassung und Vererbung auseinanderzuhalten.“ Als Nachtrag erscheint eine als offener Brief an O. Reiser (s. o.) formulierte Publikation über Kleider und Mauser des Eleonorenfalcken anhand von 39 Fällen (34 Bälge und 5 Zoovögel), in der er auch auf die Federgenerationen der unterschiedlichen Gefiedermorphen sowie auf die Stabilität der Feder in Abhängigkeit vom Pigmentgehalt eingeht: Dunkle Federanteile sind haltbarer als helle (Heinroth 1899).

Wie weit gefächert Heinroths Beobachtungen über die Mauser der Vögel sind, belegen seine Publikationen über die Geschwindigkeit des Federwachstums (Heinroth 1906), atypische Mauserformen (z. B. Heinroth 1900, 1903 b, c), Mauser in den Tropen (Heinroth 1902, 1903 a), Konvergenzen bei ökologisch, aber nicht phylogenetisch verwandten Arten (Heinroth 1907), über die Saisonalität der Mauser und deren Beziehungen zu Fortpflanzung und Zug, Alter, Geschlecht und Körpergröße sowie die Abfolge der Kleider (Heinroth 1917, 1938). Ab 1906 schieben ethologische Themen die Mauserstudien in den Hintergrund. Doch beschäftigt ihn die Mauser durch das gesamte, dreißig Jahre andauernde Großprojekt der Handaufzucht fast aller Vogelarten Mitteleuropas. Diese Informationen sind in die Artkapitel seiner „Vögel Mitteleuropas“ (Heinroth 1924-1933; Schulze-Hagen & Birkhead 2015) eingebracht, darunter der Nachweis der bislang übersehenen Jugendmauser (Kleingefieder-Teilmauser) von Sylviiden u. a. Singvögeln bald nach dem Ausfliegen. Selbst bei der Inspektion des 150 Millionen Jahre alten Berliner *Archaeopteryx* findet er Hinweise für eine (fortschreitende) Schwingenmauser (Heinroth 1923).

Auf dem VII. Internationalen Ornithologen-Kongress in Amsterdam zieht Heinroth Bilanz und gibt einen scharfsinnigen Überblick über die Mauser der Vögel, bei denen „so ziemlich alle Möglichkeiten verwirklicht sind, die man sich für einen Mauserverlauf denken kann“ (Heinroth 1931). Der einfachste Fall sei dabei die Mauser der Pinguine, „nämlich daß ein Vogel alle Federn, die er hat, zugleich verliert.“ Das extremste Beispiel von Jugendvollmauser findet sich bei den Spechten, die ihre noch nicht ausgewachsenen Handschwingen schon wieder abwerfen, noch bevor sie erstmals die Nesthöhle verlassen. Um die Gewichtszunahme und die Größe der Tragflächen bei heranwachsenden Hühnervögeln aufeinander abzustimmen, haben diese einen besonders komplizierten Federwechsel, von dem B. Altum (1875) angenommen hatte, „daß junge Hühnervögel ihre Schwingen vier Mal mausernten, in Wirklichkeit haben sie nicht einmal eine ganz vollständige Jugendvollmauser“ (Heinroth 1931). Der Vortrag paßt gut ins innovative Programm des Amsterdamer Kongresses, welcher schon ganz im Zeichen der „Neuen Biologischen Ornithologie“ steht, die Erwin Stresemann von Berlin aus auf den Weg brachte. Als Vorreiter der Moderne hält Stresemann auch den Einführungsvortrag, der über die „Fort-schritte der Anatomie und Physiologie der Vögel“ handelt (Stresemann 1931).

### 3.2. Der Kontakt zwischen Oskar Heinroth und Erwin Stresemann

Auch Stresemann war schon als Kind vogelbegeistert. Als 18jähriger nahm er 1907 bereits an der Jahresversammlung der DOG in Berlin teil, wo er neben Ernst Hartert (1859-1933) und Anton Reichenow (1847-1941) auch den 36jährigen Heinroth kennenlernte und eine

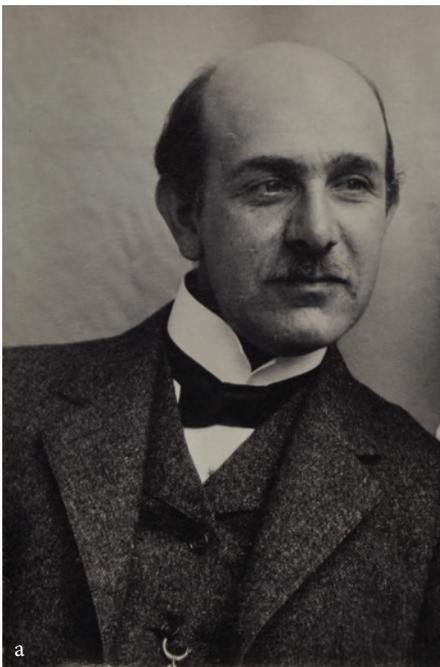
Reihe in Russland selbst gesammelter Falkenbussarde vorlegte (Stresemann 1907, Nöhring 1973). Vermutlich haben sich beide auf dem V. IOC in Berlin, der von Heinroth mit ausgerichtet worden war, wiedergesehen und standen seither in (lockerem) Kontakt. Stresemann war bald Zoologiestudent in München und schon von 1910-1912 auf den Molukken sammelnd und forschend unterwegs. In den Folgejahren wertete er die Ergebnisse dieser Expedition umsichtig aus, musste als Soldat in den 1. Weltkrieg ziehen und war danach Assistent seines verehrten Lehrers Carl Eduard Hellmayr (1878-1944) am Bayerischen Nationalmuseum in München. Was Stresemann mit Heinroth trotz eines Altersunterschiedes von fast 20 Jahren verband, war das gemeinsame Interesse an der Mauser der Vögel. Vor diesem Hintergrund sind zwei bislang unbekannte Briefe von Interesse. Sie seien hier wiedergegeben, weil sie auch den Handlungsrahmen und die Art ihrer Zusammenarbeit erhellen (Quellen: Historische Arbeitsstelle, Museum für Naturkunde Berlin und Handschriftenabteilung der Staatsbibliothek zu Berlin).

Stresemann schrieb aus München an Heinroth in Berlin (2. Feb. 1918): „Die Arbeit, die Sie mir als Sonderdruck freundlichst übersandten, hat mich in der [Reichenow-] Festschrift unter allen am meisten interessiert, da ich schon seit längerer Zeit der Mauser meine Aufmerksamkeit zuwende. Die Tatsachen waren mir zum geringen Teil aus eigenen Untersuchungen, zum größten aus Witherby's trefflichen Veröffentlichungen ... schon bekannt, aber auch Witherby hat es unterlassen, die Ergebnisse in der übersichtlichen und lehrreichen Form zusammenzufassen, die Sie gewählt haben. Mit Freuden will ich Ihrer Aufforderung zu Ergänzungen nachkom-

men, sobald ich wieder unbehindert im Museum werde arbeiten können. Vorläufig nur die eine Bemerkung: Sie konnten bei den Piepern eine Kleingefieder-Frühjahrsmauser weder an Bälgen noch gefangenen Stücken feststellen. Gestatten Sie, daß ich Sie hierzu auf den Wasserpieper hinweise, bei dem eine solche Frühjahrskleingefiedermauser sehr deutlich zu verfolgen ist und zu einer völligen Umfärbung führt. Wasserpieper, die ich Anfang Dezember schoß, mauserten bereits stark; Vögel von Anfang April haben meist das Gefieder noch nicht restlos gewechselt. Andere Anthus-Arten habe ich daraufhin noch nicht betrachtet.“

In einem Schreiben Heinroths an Stresemann (21. Aug. 1919) heißt es: „... Auch ich habe mit der Pirolmauser einen Bock geschossen. Ich habe meine Tagebücher durchgesehen und gefunden, daß der jung aufgezogene Pirol zum ersten Male und zwar dann sein gesamtes Gefieder im Winter mausert. Ich schicke Ihnen anbei als Beleg das Bild eines solchen Vogels. Die winterliche Pirolmauser ist übrigens in Liebhaberkreisen allgemein bekannt und der Pirol als „Wintermauserer“ berüchtigt. Das zweite Kleid des jungen männlichen Pirols sieht dem ersten in Gefangenschaft übrigens sehr ähnlich. Zu meiner kleinen Arbeit in der Reichenow-Festschrift habe ich übrigens inzwischen eine ganze Menge Vervollständigungen zusammengebracht, die ich Ihnen, wenn die Sie interessieren, gern gelegentlich zur Verfügung stelle.“

Diese - lückenhafte - Korrespondenz belegt, dass sich Stresemann schon sehr früh eingehend mit der Mauser beschäftigt hatte; vermutlich hatte ihn die Untersuchung frisch erlegter Vögel und die taxonomische Bearbeitung von Bälgen in den Sammlungen darauf gestoßen. Außerdem ist sein Brief ein weiteres Indiz dafür, dass



a



b

Abb. 2: (a) Heinroth 1910 und (b) Stresemann 1919; (Handschriftenabteilung der Staatsbibliothek zu Berlin; Museum für Naturkunde Berlin, Historische Bild- u. Schriftgut-sammlungen). – Photos of (a) Heinroth 1910 and (b) Stresemann 1919.

er schon vor 1918 mit Heinroth in Kontakt gestanden haben muss. Seine erste der Mauser gewidmete Publikation (Stresemann 1919) beginnt mit einem Bezug auf Heinroth (1898 c, 1917), dessen Arbeiten er als bahnbrechend betrachtet und durch eine einheitliche Terminologie (auf der Basis von Dwight 1900) zu vervollständigen sucht. Im zweiten Teil der Veröffentlichung korrigiert er Heinroths Angaben zur Mauser des Pirolos (s. o.; Abb. 3). Die Arbeit weist auf Stresemanns besondere Fähigkeiten hin. Schon früh hat er einen profunden Überblick über das gesamte ornithologische Wissen. Er versteht, dieses souverän zu einer Synthese zu verdichten und in einen theoretischen Überbau einzufügen. Darin ist er Heinroth überlegen, der eher einen Sinn fürs Praktische hat und lebenslang eine (nicht ganz verständliche) Distanz zu theoretischen Konzepten hielt (Schulze-Hagen & Birkhead 2015). Im Gegensatz zu Stresemann hatte er nie eine akademische Position angestrebt. Auch der „Zugang“ zur Mauser ist bei beiden von Anfang an unterschiedlich: Während Heinroth immer zuerst die Funktion und die ökologischen Anpassungen im Auge hatte, suchte Stresemann stets zuerst nach dem taxonomischen Wert verschiedener Mauserweisen.

Trotz ihres Wesensunterschiedes haben beide bis zu Heinroths Tod 1945 vielfältig miteinander kooperiert. Beide lebten nicht weit voneinander in Berlin und bekleideten fast zwanzig Jahre gemeinsam die wichtigsten Ämter der DOG, Stresemann als Generalsekretär und Heinroth als Präsident. Vor allem haben sie in dieser Zeit zusammen die zweiwöchentlichen Sitzungen der DOG geprägt und dabei die Innovation der deutschen Ornithologie entscheidend vorangetrieben. In ihren Hauptwerken (Heinroth: „*Vögel Mitteleuropas*“ 1924-1933; Stresemann: „*Aves*“ 1927-1934) sind die Einflüsse des jeweils anderen vielfältig spürbar. Zahlreiche (Mauser-)Bälge von Vögeln aus dem Berliner Zoo bzw. den Aufzuchten der Heinroths haben ihren Weg zu Stresemann in die Vogelsammlung des Berliner Museums genommen. Wiederkehrende private Besuche und die Einladungen zu den jeweiligen Hochzeiten sind Indizien der langjährigen Freundschaft.

### 3.3 Die Mauserforschungen von Erwin und Vesta Stresemann ab 1960

Nach einem Intervall von vier Jahrzehnten begann Stresemann 1960 erneut, sich intensiv mit der Mauser zu beschäftigen. Vorausgegangen waren der Verlust des hochgeschätzten Wissenschaftlers Gustav Kramer (1910-1959), den er als seinen Nachfolger in der DO-G ansah, durch einen tödlichen Unfall sowie die Einsicht, dass er als 70-jähriger „*das gewaltig angeschwollene und ausgeweitete Gesamtgebiet der Ornithologie nicht mehr mit gewohnter Selbstverständlichkeit*“ überschauen und beherrschen könne (Nöhring 1973; s. auch Haffer et al. 2000). Deshalb sah er in kluger Selbstbeschränkung von der geplanten Neuauflage der „*Aves*“ ab und kon-

zentrierte sich von nun an auf Mauserstudien, die ihn immer mehr faszinierten. Seine Frau Vesta untersuchte in den nächsten 12 Jahren bis zu Stresemanns Tod (1972) Tausende von Bälgen aus der ganzen Welt. „*Die Mauserarbeiten hätten ohne ihre Mitarbeit gar nicht entstehen können. Zunächst vielleicht veranlaßt durch die nachlassende Sehkraft ihres Mannes, unternahm sie die praktische Untersuchung der Mauserbälge und entwickelte dabei nicht nur eine besondere Handfertigkeit, sondern auch neue Untersuchungsmethoden.*“ (Nöhring 1973). Auf Stresemanns Sorge, dass die Mauserforschung nur wenige Ornithologen interessiere, antwortet Ernst Mayr (1904-2005): „*Wie wäre es, wenn Du mit Deiner meisterhaften Kenntnis ... eine Bibliographie über die Mauser zusammenstellen würdest? Das würde ... die jungen Leute darin bestärken, sich in dieses ihnen unbekannte Wasser zu stürzen.*“ (Brief vom 20. Aug. 1960; Haffer 1997).

Stresemann schrieb zwar keine Mauser-Bibliographie, aber er und seine Frau vertieften sich immer mehr in sein großes Altersprojekt. Ein Stipendium des F.M. Chapman Memorial Fund ermöglichte es ihnen 1962, in den wichtigen naturhistorischen Museen der USA zu arbeiten. Allein hier haben sie über 50.000 Bälge überprüft und mehr als 5.000 Mauserprotokolle angefertigt. Zwischen 1960 und 1972 publizierten beide Stresemanns 28 Arbeiten zu den unterschiedlichen Aspekten und Strategien der Mauser fast aller Vogelgruppen. Obwohl ihr gesteigertes Interesse der (variablen) Jugendmauser der Passeres galt, fanden sie bei den Nonpasseres, speziell den großen, langflügeligen Arten, noch ungewöhnlichere Mauserverläufe; u. a. entdeckten sie das Phänomen der „Staffelmauser“ (E & V Stresemann 1965). Höhepunkt dieser Serie ist die 1966 als Sonderheft des Journals erschienene Monographie „*Die Mauser der Vögel*“ (E & V Stresemann 1966), die noch heute als Standardwerk und Referenz in vielen Fragen der Mauserforschung gilt. Die Bilanz ihrer Arbeit ist die Einsicht, dass die Vielfalt der Mauserformen in erster Linie als Reaktion der jeweiligen Art auf ökologische Einflüsse zu verstehen, aber nur eingeschränkt von taxonomischem Wert sei: „*Am Beginn unserer Untersuchungen erwarteten wir vom Vergleich des Mausermodus allzuviel. Wir hofften nämlich, er werde Anhaltspunkte für die Beurteilung phylogenetischer Beziehungen sogar auf der Ebene der Ordnungen des Systems gewähren. Diese Vermutung hat getrogen.*“ Nicht nur einmal stellte sich die Frage: „*Chaos oder neue Ordnung, verbunden durch viele Übergänge*“ (E & V Stresemann 1966). Dieses große Werk und seine Nachträge bis kurz vor Stresemanns Tod (E & V Stresemann 1972) sind das Resultat lebenslangen Interesses an der Mauser, die so viele weiterführende Einsichten in die Biologie der Vögel ermöglicht hatte. Die Monographie beginnt mit einer Erinnerung: „*Dem Andenken an den Begründer der Ökologischen Mauserkunde Oskar Heinroth widmen wir diese Monographie*“.

#### 4. Mauserforschung seit den 1960er Jahren

Beide, Stresemann und Heinroth, haben wichtige Fragen der Mauserforschung beantwortet. Sie waren sich der Komplexität des Mauserprozesses bewusst und sahen so manches neue Thema voraus (Heinroth 1931, E & V Stresemann 1966). Ein Beispiel: Vesta Stresemann beschäftigte sich mit der rätselhaften Richtungsumkehr der Schwingen- und Schwanzmauser des Grauschnäppers, die im Kontrast zu allen Passeres steht. Ihre Überlegung, ob es sich hierbei um eine Mutation oder Inversion eines chromosomalen Teilstückes handeln könne, war zukunftsweisend (Diesselhorst 1961, Stresemann 1963).

Hatte Stresemann 1960 noch über das geringe Interesse für die Mauser geklagt, so beförderten seine eigenen Studien den Klimawandel. Gleich mehrere jüngere Kollegen beschäftigten sich mit der Mauser und publizierten ihre Ergebnisse vorzugsweise im Journal für Ornithologie (z. B. Zeidler 1966; Berger 1967; Haffer 1968; Piechocki 1968; Sach 1968; Steiner 1970; Leisler 1972). Angesichts dieser „Welle“ wunderte sich der Ökologe Martin Cody, warum - so anders als in den Vereinigten Staaten - junge, aufstrebende Wissenschaftler zu Themen greifen, die ihnen ein „alter Mann“ vorgibt (mündl. Aussage gegenüber Bernd Leisler). Es war nicht ganz so.

Denn auch von völlig anderer Seite wurde die Mauserforschung in den Fokus geholt. Die Arbeitsgruppe des Chronobiologen Jürgen Aschoff (1913-1998), Direktor des Max-Planck-Institutes für Verhaltensphysiologie, dem die Vogelwarte Radolfzell angeschlossen war, forschte ab 1967 über die circannuale Periodik (Gewinner 1999) von Vögeln. Diese eigneten sich gut als Versuchstiere und der Apparat der Vogelwarte mit ihren vielen ehrenamtlichen Beringern und Artspezialisten bot den günstigen Rahmen für das geplante Großprojekt. So entstand das Grasmücken-Programm des MPI für Verhaltensphysiologie: „*Der Freiland-Ornithologe beobachtet Phänomene, die der Laborzoologe auf Grund gezielter Experimente zu erklären vermag*“ (Gewinner 1968), das sich zur erfolgreichen Kooperation zwischen Wissenschaftlern und engagierten Amateuren entwickelte. In großer Zahl begannen Beringer und Avifaunisten an Fangstationen wie auf der Mettnau, systematisch Kleinvögel zu fangen und deren Zug- und Mauserphänologie zu erfassen. Ihre Arbeitsmethoden wurden europaweit standardisiert; u. a. gab es nun eine einheitliche Mauserkarte (Berthold et al. 1974). Parallel zu den Freilandaktionen wurden im Labor Grasmücken unter unterschiedlichen Licht-Dunkel-Verhältnissen im Langzeitversuch gehalten, um die endogene circannuale Periodik von Gewicht, Mauser und Zugunruhe zu erfassen (Berthold et al. 1972). Der Vergleich mehrerer Arten sowie die Kreuzung von Mönchsgrasmücken aus entfernten Populationen bot neue Einblicke in die unterschiedlichen Zug- und Mauserstrategien, ihre öko-

logische Flexibilität und die genetische Basis (u. a. Berthold 1979; Berthold & Querner 1982).

Beleg für den Aufschwung und die Fortschritte der Mauserforschung sind die Mauserangaben in den Handbüchern. Hatte der „*Neue Naumann*“ (1897-1905) das Thema noch ausgespart, so bietet das „*Handbuch der Vögel Mitteleuropas*“ (1966-1997) für fast alle der 534 behandelten Arten detaillierte Mauserinformationen, die von einer Vielzahl von Artspezialisten gesammelt worden sind (Glutz & Bauer 1966-1997). Längst ist das Mausergeschehen der meisten Vögel Europas und Nordamerikas gut untersucht und stellt eine solide Datenbasis dar. Wer Mauser und Kennzeichen in der Hand untersuchen wollte, konnte gleich auf mehrere Bücher zurückgreifen (für Europa u. a.: Williamson 1963; Svensson 1970; Kasperek 1981; Bub 1985). Breiter angelegte, eigenständige Darstellungen der Mauser stammen von E & V Stresemann 1966; Ginn & Melville 1983; Newton 2009; Howell 2010; Jenni & Winkler 1994, 2019.

Dabei herrscht über die Einteilung von Mausern und Federkleidern und ihre z. T. schwierige Terminologie bis heute noch Uneinigkeit: „*This, like molt itself, is a function of evolution*“ (Howell et al. 2003). Zwei Modelle konkurrieren miteinander: In den USA wird bei der Zählung der Kleiderfolge strikt auf Homologien geachtet; in Europa orientiert sich die Benennung pragmatisch am Jahreszyklus (basierend auf Dwight 1900; Humphrey & Parkes 1959; Amadon 1966; E & V Stresemann 1966; Howell et al. 2003; Jenni & Winkler 1994, 2004; Wolfe et al. 2014).

#### 5. Aktuelle Themen der Mauserforschung – ein kurzer Überblick

Die eindrucksvollen Fortschritte der Mauserforschung beruhen (1) auf der erfolgreichen Einbeziehung von Beringern und Avifaunisten und der Definition von Untersuchungsstandards (Snow 1967; Berthold et al. 1974). Tausende von Vögeln werden seit den 1960er Jahren oft auf festen Fangstationen untersucht. (2) Für die Auswertung dieser Daten sind längst hochentwickelte statistische Auswertungsmethoden unverzichtbar. Sie ermöglichen neue Einsichten in die Mauserphänologie und viele weitere Aspekte (Miller 1928; Underhill & Zucchini 1988; Newton & Rothery 2000). Inzwischen gibt es sogar ein R-package namens „moult“ (Erni et al. 2013). (3) Zunehmend kommen innovative Techniken zum Einsatz, darunter die standardisierte Freilandfotografie (field photography) zur Ferndiagnose und -analyse von Mauser (Viera et al. 2017). So wurde bei Rubinkehlkolibris (*Archilochus colubris*) in den USA fotografisch eine bislang übersehene (Kleingefieder-) Mauser nachgewiesen (Dittmann & Cardiff 2009). Weitere Verfahren stellen die Analyse von stabilen Isotopen aus (kleinsten) Federproben und der Einsatz von Geolokatoren dar. Bei der Isotopenmessung aus Federn werden ja gerade Informationen, die aus der

Federwachstumsphase (Ort, trophische Verhältnisse und Nahrung) stammen und in der avitalen Feder gespeichert bleiben, aufgedeckt. Die Kombination beider Verfahren erhöht die Aussagekraft der Informationen; z. B. lässt sich nun herausfinden, wann und wo (Hoch-) Seevögel mausern und welche Nahrungsquellen sie hierbei nutzen (Cherel et al. 2016; St. John Glew et al. 2018). Inzwischen werden neuartige physiologische, molekularbiologische, endokrinologische, genomische und transkriptomische Techniken eingesetzt.

Sie alle eröffnen eine weitere Dimension an Fragestellungen (s. u.), die helfen sollen, die immer noch fundamentalen Wissenslücken zu schließen. Die verwirrende Vielfalt der Mauserstrategien (der Terminus „Mauserstrategie“ umschließt Verlaufsform, Ausmaß, Häufigkeit, Zeit und Ort der Mauser innerhalb des Jahreszyklus; Newton 2009; Bridge 2011) beruht, wie Heinroth (1898c, 1931) schon früh erkannt hatte, auf dem komplexen Zusammenwirken von Umwelt, Physiologie, Verhalten und Phylogenie. Aspekte der life history, der geographischen Breite (Lichtverhältnisse, Klima), Faktoren wie Habitat, Nahrungsangebot, Ernährungsweise, Brutzeiten, Länge von Zugstrecken, Größendimensionen u. a. tragen zur Herausbildung von geradezu „individualisierten“ Mauserstrategien bei. Die Sequenz der Mauser, ihre Phänologie, Dauer und Ort variieren - entsprechend der ökologischen Nische - nicht nur von Art zu Art, sondern auch zwischen Populationen ein- und derselben Art.

Gleichartige physiologische Anpassungen und daraus resultierende ähnliche Mauserstrategien finden sich häufig bei phylogenetisch entfernten, aber ökologisch verwandten Gruppen (Underhill & Serra 2006). Beispiele seien die Parallelen von Baumläufern und Spechten (Heinroth 1907), Wüstenvögeln oder Wasservögeln (E & V Stresemann 1966). Starre, phylogenetisch determinierte Mauserstrategien existieren nicht, auch wenn die Phylogenie einen gewissen Rahmen für die flexiblen Anpassungen vorgibt (Leisler 1972; Svensson & Hedenström 1999). Derartige Komplexität und Variabilität machen es schwer, Ursachen, Mechanismen, Muster und Konsequenzen des Phänomens Mauser mit einfachen Regeln zu erklären (Kiat et al. 2018).

Die folgenden, willkürlich ausgesuchten Informationen sollen das breitgefächerte Spektrum aktueller und zukunftssträchtiger Themen der Mauserforschung anreißen: (1) die Allometrie der Dauer von Federwachstum. Viele Großvögel, z. B. Hochseevögel und Greife, benötigen unverhältnismäßig mehr Zeit für die Schwingenmauser (in Mauserstaffeln, die jeweils bis zu drei Jahre laufen). Damit hat die Zeitdauer der Mauser auch die Entstehung noch größerer Vogelformen begrenzt. Weil langflügelige Flieger auf perfekte Flugfähigkeit angewiesen sind, können sie immer nur eine, aber nicht mehrere Schwungfedern gleichzeitig wechseln, wie dies kleineren Arten möglich ist. Dies führt

zum trade-off (Konflikt) zwischen den energieaufwändigen Prozessen Fortpflanzung und Mauser, z. B. bei Albatrossen, wobei die Mauser Vorrang hat. Eher kommt es zu einer Brutpause als zur Mauserunterbrechung, denn eine Abnutzung der Schwungfedern reduziert den Bruterfolg. (Rohwer et al. 2009; Rohwer et al. 2011; Bridge 2011). Fregattvögel und andere langlebige Seevögel erlangen ihr Adultkleid erst im Alter von 8 bis 10 Jahren; erst danach beginnen sie mit dem Brutgeschäft. Ein Grund hierfür ist, die Kosten der energiezehrenden Mauser möglichst gering zu halten (Valle et al. 2006). (2) Die Überlappung von Mauser und Brutgeschäft ist bei tropischen Arten, insbesondere Nonpasseres, häufig. Dafür sind nicht nur die Verfügbarkeit von Nahrung, sondern wohl auch Parasitenbelastung und Immunreaktionen ursächlich. Eher als die Fortpflanzung ist die Mauser an Perioden höheren Nahrungsangebotes geknüpft. Nicht das hohe Prädationsrisiko, sondern die lange Mauserdauer, die bei vielen tropischen Vögeln aus verschiedenen Gründen unumgänglich ist, erscheint als die bessere Erklärung für deren geringe Gelegegröße. Immunologischer Stress und Mauser wirken somit limitierend auf die Fekundität tropischer Arten (Moreno 2004, Howell 2003, Johnson et al. 2012).

(3) Der zweite große trade-off besteht zwischen Mauser und Migration. Die Länge der Zugstrecken hat Einfluss auf die Evolution von Mauserstrategien (Svensson & Hedenström 1999; Barta et al. 2008; Kiat et al. 2018). Ausschlaggebend sind die zeitliche und räumliche Verteilung des Nahrungsangebotes während der Mauserperiode. Für Rohrsänger und andere Sylviiden gilt, je weiter die Zugwege, umso eher Wintermauser (Leisler 1972; Leisler & Schulze-Hagen 2011). Bei ihnen ist die Sommermauser ancestral. Der Fitis (*Phylloscopus trochilus*) gehört zu den wenigen Singvögeln, die zwei Vollmausern im Jahr zeitigen und ihre Migration mit jeweils neuem Großgefieder zurücklegen. Vielleicht erklärt diese Strategie, dass er im Hinblick auf die Größe des brutzeitlichen Verbreitungsareales der erfolgreichste Laubsänger ist (Svensson & Hedenström 1999). Bei unterschiedlichen Populationen einer Art, z. B. bei der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*), wo es solche mit Kurz- und Weitstreckenzug gibt, können die Unterschiede in der jeweiligen Mauserstrategie die Aufspaltung und Bildung separater Arten befördern (Helm & Womack 2018). (4) Federwachstum braucht Zeit. Schnell gewachsene Federn sind von geringerer Qualität. Deshalb gilt die Zeitdauer der Mauser als kritischer Faktor in der life history und ihren Zwängen. Risiken während des Zuges oder durch Prädatoren hängen eben auch von der Stabilität der Tragfedern ab (Dawson et al. 2000; Serra 2003; Vágási et al. 2012; Kiat et al. 2018; Møller & Nielsen 2018). Stress und Nahrungsmangel führen zur Bildung von Hungerstreifen (fault bars, s. bereits Riddle 1908; Jovani & Rohwer 2017). Stoffwechselphysiologisch bedeutet



Abb. 3: Foto eines handaufgezogenen, frisch vermauserten Pirols im 1. Lebensjahr am 25. März 1912, das Heinroth seinem Schreiben an Stresemann beigelegt hatte (Museum für Naturkunde Berlin Historische Bild- u. Schriftgutsammlungen). – *Photo of a freshly moulted first-year Golden Oriole (25 March 1912), hand-reared by Oskar and Magdalena Heinroth.*

die Mauser eine hohe Belastung für den Organismus, erkennbar u. a. an erhöhtem Grundumsatz, reduzierter Immunabwehr und höherer Herzfrequenz; während des Großgefiederwachstums ist der Bedarf an mineral- und proteinreicher Nahrung erhöht (Petersen 1981; Cornelius et al. 2011; Portugal et al. 2018). Großvögel wie z. B. der Steinadler können die Qualität ihres Großgefieders – wohl über Mechanorezeptoren (Strömungssensoren) - erfassen und beschädigte Schwingen früher wechseln, indem sie die übliche Mauser um Monate vorverlegen. Dies postuliert eine bislang unbekannte neurophysiologische Regulation zwischen Gehirn und Federfollikel (Kuenzel 2003; Ellis et al. 2016). Beteiligt an der Steuerung ist der Regelkreis zwischen Hypothalamus, Hypophyse und Schilddrüse (Dawson 2006).

(5) Das hätten sich die beiden Pioniere der Mauserforschung am wenigsten vorgestellt, dass der Rückgang

mancher Vogelpopulationen dadurch verursacht wird, dass ihre Mauserhabitate oder -plätze zunehmend durch anthropogene Landnutzung verlorengehen. Für Zugvögel in den Neotropen ist dies ein beträchtliches Problem (Leu & Thompson 2002). Ein gut dokumentiertes Beispiel sind Papstfinken (*Passerina ciris*) aus dem Mittleren Westen der USA, die in Zentralamerika überwintern, nachdem sie zuvor während eines Zwischenstopps in NW-Mexiko (unter Zeitdruck) gemausert haben. Ihre starke Bestandsabnahme im Brutgebiet wird durch die landwirtschaftliche Intensivierung der Region, in der diese Kardinäle mausern, verursacht. Die immer effizientere Getreideernte während der Mauser führt zu akuten Nahrungsengpässen (Rohwer 2013). Ähnliche Szenarien dürften für viele weitere (Zugvogel-) Arten eine kritische Bedeutung haben, darunter weitstreckenziehende Limikolen und Seevögel (Remisiewicz 2011; St. John Glew et al. 2018). „*Conservation issues linked to molt requirements, such as habitat quality, food availability, and identification and protection of molt sites*“ gehören längst zum Forderungskatalog internationaler Naturschutzorganisationen (Underhill & Serra 2006). (6) Angesichts der globalen Probleme, denen die Vögel und alle anderen Organismen ausgesetzt sind, müssen wir uns anstrengen, die kritischen Phasen ihrer Biologie besser zu verstehen, wenn Schutzkonzepte Wirkung zeigen sollen. Die Mauser ist immer noch der am wenigsten erforschte Prozess im Lebenslauf bzw. Jahreszyklus von Vögeln (Bridge 2011). Hier Wissenslücken zu füllen, bleibt deshalb eine vorrangige Aufgabe. „*Ringers are the only people at present able to fill this gap in knowledge*“ (Newton 2009). Das Grasmücken-Programm hat es vorgemacht (Gwinner 1968). Die Kooperation von professionellen Wissenschaftlern mit „citizen scientists“ muss intensiviert werden. Sie eröffnet ein weites Potential für effiziente und stimulierende Forschung (Bridge 2011). Der altersweise Ernst Stresemann schrieb nicht ohne Grund: „*Die Mauser erweist sich ... als ein wahrer biologischer Mikrokosmos. Für mich gibts jetzt nichts Beglückenderes als die Entdeckung bisher unbekannter Tatsachen ...*“ (Brief an Ernst Mayr, 2. Dez 1964; Haffer et al. 2000).

#### Dank

Amélie Koehler und Bernd Leisler haben mit konstruktiven Hinweisen und kritischer Lektüre zur Entwicklung des Textes beigetragen. Dr. Gabriele Kaiser, Handschriftenabteilung der Staatsbibliothek zu Berlin, und Dr. Sabine Hackethal, Historische Arbeitsstelle des Museums für Naturkunde in Berlin, haben großzügig die Arbeit in ihren Institutionen ermöglicht und gefördert. Die Abbildungen entstammen den Historischen Bild- und Schriftgutsammlungen des Museums für Naturkunde in Berlin und der Handschriftenabteilung der Staatsbibliothek zu Berlin. Brian Hillcoat hat in gewohnter Perfektion die englischen Textteile überarbeitet.

## 5. Zusammenfassung

Kennzeichen aller Vögel sind die Federn, die aus Keratin bestehen. Sie ermöglichen den Flug und unterliegen der Abnutzung, weshalb sie regelmäßig in der Mauser erneuert werden müssen. Die Mauser ist ein energieaufwändiger Prozess, ohne den ein Vogel nicht überleben kann. Umso erstaunlicher ist es, dass sie bei Ornithologen eher wenig Interesse hervorgerufen hat. Ein simpler, aber vielleicht nicht ganz falscher Deutungsversuch führt dies auf „an aversion to messy birds“ zurück (Howell 2003). Noch zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurde in Frage gestellt, dass Änderungen des Kleingefieders durch Mauser hervorgerufen werden. Stattdessen glaubten selbst bedeutende Fachleute an eine Umfärbung. Zwei Ornithologen, die sich gegen den Strom zeitlebens für die Mauserkunde begeistert und wesentliche Beiträge auf diesem Gebiet geleistet haben, sind Oskar Heinroth (1871-1945) und Erwin Stresemann (1889-1972). Für Heinroth war die sog. „Umfärbungstheorie“ Auslöser für seine Mauserstudien, für Stresemann die sorgfältige Untersuchung von Bälgen. Beide kamen erstmals 1907 in Kontakt. Ihr wissenschaftlicher Austausch endete erst mit Heinroths Tod. In den späten Arbeitsjahren widmeten sich Erwin Stresemann und seine Frau Vesta (1902-2004) intensiv der Mauserforschung. Die Ergebnisse sind in ihrem Werk „Die Mauser der Vögel“ zusammengefasst (E & V Stresemann 1966), welches sie Oskar Heinroth gewidmet haben. Alle drei gelten zu Recht auch als Protagonisten der Mauserkunde. Ihre Studien haben wesentlich zur Etablierung dieses Teilgebietes der Ornithologie beigetragen. Beide, Heinroth und Stresemann, hatten die enorme Variabilität der Mauserstrategien, die mehr von ökologischen als von phylogenetischen Faktoren abhängt, früh erkannt und viele offene Fragen für die moderne Mauserforschung hinterlassen. Seit den 1960er Jahren ist die Zahl mauserkundlicher Publikationen deutlich angewachsen und hat der Ornithologie wichtige neue Erkenntnisse gebracht. Diese Entwicklung wird in knapper Form aufgezeigt. Längst ermöglichen die heutigen innovativen Techniken Antworten, die weit über die Erkenntnisse der Begründer der Mauserforschung hinausreichen.

## 6. Literatur

Altum B 1875: Der Vogel und sein Leben. 5. Aufl., Niemann, Münster. 295 p.  
 Amadon D 1966: Avian plumages and molts. *Condor* 68: 263-278.  
 Barta Z, McNamara JM, Houston AI, Weber TP, Hedenström A & Feró O 2008: Optimal moult strategies in migratory birds. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363: 211-229.  
 Berger W 1967: Die Mauser des Sprossers *Luscinia luscinia*. *J. Ornithol.* 108: 320-327.  
 Berthold P 1979: Über die photoperiodische Synchronisation circannualer Rhythmen bei Grasmücken (*Sylvia*). *Vogelwarte* 30: 7-10.  
 Berthold P, Bezzel W & Thielcke G 1974 *Praktische Vogelkunde*. Kilda, Greven. 159 p.  
 Berthold P, Gwinner E & Klein H 1972: Circannuale Periodik bei Grasmücken. *J. Ornithol.* 113: 170-190.  
 Berthold P & Querner U 1982: Genetic basis of moult, wing length, and body weight in a migratory bird species, *Sylvia atricapilla*. *Experimentia* 38: 801-802.

Bub H 1985: Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel. *Allgemeiner Teil*. NBB 570, Ziemsen, Wittenberg. 211 p.  
 Chérel Y, Quillfeldt P, Delord K & Weimerskirch H 2016: Combination of at-sea activity, geolocation and feather stable isotopes documents where and when seabirds molt. *Front. Eco. Evol* 3: 1-16. doi: 10.3389/fevo.2016.00003.  
 Cornelius JM, Perfito N, Zann R, Breuner CW & Hahn TP 2011: Physiological trade-offs in self-maintenance: plumage molt and stress physiology in birds. *J. Experim. Biol.* 214: 2768-2777.  
 Dawson A 2006: Control of molt in birds: association with prolactin and gonadal regression in starlings. *Gen. Comp. Endocrinol.* 147: 314-322.  
 Dawson A, Hinsley SA, Ferns PN, Bonser RHC & Eccleston L 2000: Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 2093-2098.  
 Diesselhorst G 1961: Aszendente Handschwingen-Mauser bei *Muscicapa striata*. *J. Ornithol.* 102: 360-366.  
 Dittmann DL & Cardiff SW 2009: The alternate plumage of the ruby-throated hummingbird. *Birding* 41: 32-35.  
 Dwight, J 1900: The sequence of plumages and molts of the passerine birds of New York. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 13: 73-300.  
 Ellis DH, Rohwer VG & Rohwer, S 2016: Experimental evidence that a large raptor can detect and replace heavily damaged flight feathers long before their scheduled moult dates. *Ibis* 159: 217-220.  
 Erni, B, Bonnevie, BT, Oschadleus HD, Altwegg R & Underhill LG 2013: Moulting – An R Package to analyse moult in birds. *J. Statistical Software* 52: 1-23.  
 Gerbe, MZ 1877: Sur les plumes du vol et leur mue. *Bull. Soc. Zool. France* 2: 289-291.  
 Ginn HB & Melville DS 1983: Moulting in birds. *BTO Guide* 19. Tring. 112 p.  
 Glutz von Blotzheim UN (Hrsg.) 1966-1997: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bearb. K Bauer, U Glutz u. a. 14. Bände. Akadem. Verlagsges. u. Aula, zuletzt Wiebelsheim. 15322 p.  
 Gwinner E 1968: Das Grasmücken-Programm des Max-Planck-Institutes für Verhaltensphysiologie. *Vogelwarte* 24: 320-323.  
 Gwinner E 1999: Jürgen Aschoff (1913-1998). *J. Ornithol.* 140: 384-387.  
 Haffer J 1968: Über Flügel- und Schwanzmauser kolumbianischer Piciformes. *J. Ornithol.* 109: 157-171.  
 Haffer J 1997: Ornithologen-Briefe des 20. Jahrhunderts. *Ökol. Vogel* 19. Ludwigsburg. 980 p.  
 Haffer J, Rutschke E & Wunderlich K 2000: Erwin Stresemann (1889-1972) – Leben und Werk eines Pioniers der wissenschaftlichen Ornithologie. *Acta Historica Leopoldina* 34, Halle. 465 p.  
 Heinroth, K 1971: Oskar Heinroth – Vater der Verhaltensforschung. *WVG Stuttgart*, 257 p.  
 Heinroth, O 1898 a: Mauser und Verfärbung des Federkleides der Vögel. *Sitz. Ber. Gesellsch. Naturf. Freunde* 1898: 9-15.  
 Heinroth O 1898 b: Entstehung des Prachtkleides von *Larus ridibundus* und *Ardea bubulcus*. *Sitz. Ber. Gesellsch. Naturf. Freunde* 1898: 68-70.  
 Heinroth O 1898 c: Verlauf der Schwingen- und Schwanzmauser der Vögel. *Sitz. Ber. Gesellsch. Naturf. Freunde* 1898: 95-118.

- Heinroth, O 1899: Über die Kleider des Eleonorenfalke (*Falco eleonora* Gené). Ornithol. Monatsber. 7: 19-23.
- Heinroth, O 1902: Ornithologische Ergebnisse der I. deutschen Südsee-Expedition von Br. Mencke. J. Ornithol. 50: 390-457.
- Heinroth, O 1903 a: Ornithologische Ergebnisse der I. deutschen Südsee-Expedition von Br. Mencke II. J. Ornithol. 51: 65-125.
- Heinroth, O 1903 b: Mauser der Pinguine. J. Ornithol. 51: 143.
- Heinroth, O 1903 c: Mauser von *Plotus* und *Grusarten*. J. Ornithol. 51: 302-303.
- Heinroth, O 1906: Beobachtungen über die Schnelligkeit des Federwachstums. Ornithol. Monatsber. 14: 111-114.
- Heinroth O 1907: Über die Schwanzmauser von *Certhia*. J. Ornithol. 55: 623-624.
- Heinroth, O 1917: Beziehungen von Jahreszeit, Alter und Geschlecht zum Federwechsel. J. Ornithol. 65, II (Reichenow-Festschrift), 81-95.
- Heinroth O 1923: Der Flügel von *Archeopteryx*. J. Ornithol. 71: 277-283.
- Heinroth O 1931: Die Mauser. Proc. VII. IOC Amsterdam 1930, pp 173-185.
- Heinroth O 1938: Aus dem Leben der Vögel. Springer, Berlin. 156 p.
- Heinroth, O and Heinroth, M 1924-1933: Die Vögel Mitteleuropas – in allen Lebens- und Entwicklungsstufen photographisch aufgenommen und in ihrem Seelenleben bei der Aufzucht vom Ei an beobachtet. Band 1-4. Bermühler, Berlin. 920 p.
- Helm B & Womack R 2018: Timing matters: Allochronic contributions to population divergence. In Tietze DT (ed.): Bird Species. How they arise, modify and vanish. Springer, Heidelberg (open access), pp 95-107.
- Howell SNG 2003: All you ever wanted to know about molt but were afraid to ask. Part I: The variety of molt strategies. Birding 35: 490-496.
- Howell SNG 2010: Molt in North American birds. Houghton Mifflin Harcourt, Boston. 267 p.
- Howell SNG, Corben C, Pyle P & Rogers DE 2003: The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. Condor 105: 635-653.
- Humphrey PS & Parkes KC 1959: An approach to the study of molts and plumages. Auk 76: 1-31.-
- Jenni L & Winkler R 1994: Molt and aging in European Passerines. 1. Aufl. Academic Press, London. 225 p.
- Jenni L & Winkler R 2004: The problem of molt and plumage homologies and the first plumage cycle. Condor 106: 187-190.
- Jenni L & Winkler R 2019: Molt and aging in European Passerines. 2. Aufl. Bloomsbury, London. 304 p.
- Johnson EI, Stouffer PC & Bierregaard RO 2012: The phenology of molting, breeding and their overlap in central Amazonian birds. J. Avian Biol. 43: 141-154.
- Jovani R & Rohwer S 2017: Fault bars in bird feathers: mechanisms, and ecological and evolutionary causes and consequences. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 92: 1113-1127.
- Kasperek M 1981: Die Mauser der Singvögel Europas – ein Feldführer. DDA, Lengede. 89 p.
- Kiat Y, Izhaki I & Sapir N 2018: The effects of long-distance migration on the evolution of moult strategies in Western-Palaearctic passerines. Biol. J. Linnean Soc. 20: 1-12.
- Kuenzel WJ 2003: Neurobiology of molt in avian species. Poult. Sci. 82: 981-991.
- Leisler B 1972: Die Mauser des Mariskensängers (*Acrocephalus melanopogon*) als ökologisches Problem. J. Ornithol. 113: 191-206.
- Leisler B & Schulze-Hagen K 2011: The reed warblers – diversity in a uniform bird family. KNNV publishing, Zeist. 328 p.
- Leu M & Thompson C 2002: The potential importance of migratory stopover sites as flight feather molt staging areas: a review for Neotropical migrants. Biol. Conserv. 106: 45-56.
- Matschie, P 1898: Bericht über die Januar-Sitzung 1898. J. Ornithol. 46: 311-312.
- Meves, W 1855: Über die Farbveränderung der Vögel durch und ohne Mauser. J. Ornithol. 3: 230-238.
- Miller, A H 1928: The molts of the loggerhead shrike, *Lanius ludovicianus* Linnaeus. Univ. Calif. Pub. Zool. 30: 393-417.
- Møller AP & Nielsen JT 2018: The trade-off between rapid feather growth and impaired feather quality increases risk of predation. J. Ornithol. 159: 165-171.
- Moreno J 2004: Molt-breeding overlap and fecundity limitation in tropical birds: A link with immunology? Ardeola 51: 471-476.
- Naumann A & F 1897-1905: Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Neu bearbeitet (Hrsg. C Hennicke). 12 Bände. Köhler, Gera.
- Newton I 2009: Molt and plumage. Ringing & Migration 24: 220-226.
- Newton I & Rothery P 2000: Timing and duration of moult in the bullfinch: an appraisal of different analytical methods. Ibis 142: 65-74.
- Nöhring, R 1973: Erwin Stresemann [Nachruf]. J. Ornithol. 114: 455-471.
- Petersen MR 1981: Populations, feeding ecology and molt of Steller's Eiders. Condor 83: 256-262.
- Piechocki R 1968: Die Großgefiedermauser des Steinkauzes (*Athene noctua*). J. Ornithol. 109: 30-36.
- Portugal SJ, White CR, Green JA & Butler PJ 2018: Flight feather moult drives minimum daily heart rate in wild geese. Biol. Lett. 14: 20180650.
- Remisiewicz M. 2011: The flexibility of primary moult in relation to migration in Palaearctic waders - an overview. Wader Study Group Bull. 118: 163-174.
- Riddle O 1908: The genesis of fault bars in feathers and the cause of alteration of light and dark fundamental bars. Biol. Bull. 14: 328-370.
- Rohwer S 2013: Molt intensity and conservation of a molt migrant (*Passerina ciris*) in Northwest Mexico. Condor 115: 421-433.
- Rohwer S, Ricklefs RE, Rohwer VG & Copple MM 2009: Allometry of the duration of flight feather molt in birds. PLoS Biology 7: e1000132.
- Rohwer, S, Viggiano, A & Marzluff JM 2011: Reciprocal trade-offs between molt and breeding in Albatrosses. Condor 113: 61-70.
- Sach, G 1968: Die Mauser des Großen Brachvogels *Numenius arquata*. J. Ornithol. 109: 485-511.
- Serra L 2003: Duration of primary moult affects primary quality in grey plovers *Pluvialis squatarola*. J. Avian Biol. 32: 377-380.
- Schlegel H 1855: Über das Wachstum und die Farbveränderungen der Federn der Vögel. J. Ornithol. 3: 255-265.

- Schulze-Hagen, K & Birkhead, TR 2015: The ethology and life history of birds: the forgotten contributions of Oskar, Magdalena and Katharina Heinroth. *J Ornithol* 156: 9-18.
- Snow D 1967: A guide to moult in British Birds (BTO field guides, no. 11) Tring; 30 p.
- St. John Glew K, Wanless S, Harris MP, Daunt F, Erikstad KE, Ström H & Trueman CN 2018: Moulting location and diet of auks in the North Sea inferred from coupled light-based and isotope-based geolocation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 599: 239-251.
- Steiner HM 1970: Die vom Schema der Passeres abweichende Handschwinge mauser des Rohrschwirls *Locustella luscinioides*. *J. Ornithol.* 111: 230-236.
- Stone W 1896: The molting of birds with special reference to the plumages of the smaller land birds of eastern North America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 48: 108-167.
- Stresemann E 1907: Bemerkungen über Buteo zimmermannae. *Ornithol. Monatsber.* 15: 182-184.
- Stresemann E 1919: Beiträge zur Kenntnis der Gefiederwandlungen der Vögel. I. *Verhandl. Ornithol. Ges. Bayern* 14: 75-81.
- Stresemann, E 1927-1934: Aves (Bd. VII, 2. Hälfte von Kükenthal-Krumbach, *Handbuch der Zoologie*. De Gruyter, Berlin. 899 p.
- Stresemann, E 1931: Fortschritte der Anatomie und Physiologie der Vögel. *Proc. VII. IOC Amsterdam 1930*, pp 53-72.
- Stresemann E 1951: Die Entwicklung der Ornithologie. *Peters*, Berlin. 431 p.
- Stresemann, V & E 1961: Die Handschwinge mauser der Eisvögel (Alcedinidae). *J Ornithol* 102: 439-455.
- Stresemann E & V 1965: Die Mauser der Hühnervögel. *J. Ornithol.* 106: 58-64.
- Stresemann E & V 1966: Die Mauser der Vögel. *J. Ornithol* 107, Sonderheft. Friedländer, Berlin. 448 p.
- Stresemann E & V 1972: Die postnuptiale und die praenuptiale Vollmauser von *Pericrocotus divaricatus* Raffles. *J. Ornithol.* 113: 435-439.
- Stresemann V 1963: Zur Richtungsumkehr der Schwinge- und Schwanzmauser von *Muscicapa striata*. *J. Ornithol.* 104: 101-110.
- Svensson E & Hedenström A 1999: A phylogenetic analysis of the evolution of moult strategies in Western palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *Biol. J. Linnean Soc.* 67: 263-276.
- Svensson L 1970: Identification Guide to European Passerines. 1. Aufl. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, 154 p.
- Underhill LG & Serra L 2006: New directions in avian molt ecology (Symposium 24). *Acta Zool. Sinica* 52 (Suppl; Abstracts 23. IOC Beijing, 2002): 439.
- Underhill LG & Zucchini W 1988: A Model for Avian Primary Molt. *Ibis* 130: 358-372.
- Vágási CI, Pap PL, Vincze O, Benkő Z, Marton A & Barta Z 2012: Haste makes waste but condition matters: molt rate - feather quality trade-off in a sedentary songbird. *PLoS ONE* 7: e40651.
- Valle CA, de Vries T & Hernández C 2006: Plumage and sexual maturation in the Great Frigatebird *Fregata minor* in the Galapagos Islands. *Marine Ornithol.* 34: 51-59.
- Viera BP, Furness RW & Nager RG 2017: Using field photography to study avian moult. *Ibis* 159: 143-148.
- Williamson K 1963 Identification for ringers I. *BTO, Tring*. 75 p.
- Wolfe JD, Johnson EI & Terrill RS 2014: Searching for consensus in molt terminology 11 years after Howell et al.'s „first basic problem“. *Auk* 131: 371-377.
- Zeidler K 1966: Untersuchungen über Flügelbefiederung und Mauser des Haussperlings *Passer domesticus*. *J. Ornithol.* 107: 113-153.