

# Ökologie der Vögel • Ecology of Birds

Band 25, Heft 2 • Dezember 2003 (2006)



**Zum Gedenken an  
Paul Bühler  
21. Juni 1936 – 16. Juli 1996**

Die Autoren und die Herausgeber  
widmen dieses Heft von  
„Ökologie der Vögel“  
dem Freund und Kollegen  
Paul Bühler zum Gedenken.

Mit diesem Heft von „Ökologie der Vögel“ gedenken wir unseres Freundes und Kollegen sowie Mitbegründers und Mitherausgebers dieser Zeitschrift. Paul Bühler verstarb drei Wochen nach seinem 60. Geburtstag am 16. Juli 1996 plötzlich und unerwartet durch Sekundenherztod im Garten seines Hauses, des Brandhofs bei Gschwend im Welzheimer Wald. Mit ihm verlor die biologische Wissenschaft eine herausragende Forscherpersönlichkeit von internationalem Rang.

Paul Bühler wurde am 21. Juni 1936 in Freudenstadt im Schwarzwald geboren. Sein Vater war in Urbach in Württemberg geboren und seine Mutter stammte aus Dänemark. Von 1944 bis 1948 lebte Paul bei einer Tante in Frederikssund auf Seeland in Dänemark und besuchte dort die Grundschule. Er wuchs zweisprachig auf. 1949 kam er zurück zur Familie nach Schorndorf im Remstal, wo er bis 1957 das Gymnasium besuchte. Nach dem Abitur studierte er an der Technischen Hochschule Stuttgart Biologie, Chemie, Geologie und Geographie. Im Wintersemester 1959/60 setzte er sein Studium an der Universität Kopenhagen fort. Er promovierte 1969 bei Otto Pflugfelder an der Universität Hohenheim mit dem Thema „Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves)“ (Zeitschrift für Morphologie der Tiere 13, 1970: 337-399).

Seine berufliche Laufbahn begann er an der Universität Hohenheim zunächst als Wissenschaftlicher Assistent, dann wurde er dort Akademischer Rat und ab 1974 Akademischer Oberrat. Paul Bühler hatte sich zunächst für drei Jahre (1985-1987) und dann ab 1992 bis zu seiner Pensionierung von seinen Lehr- und Verwaltungsaufgaben beurlauben lassen, um sich, von diesen Aufgaben befreit, ganz seinen Forschungsarbeiten widmen zu können.

Paul Bühler war ein sehr vielseitiger Biologe, der alle wesentlichen Bereiche aus dem Gesamtgebiet der Biologie überschaute. Seine hauptsächlichen Forschungsgebiete betrafen Fragen der Funktionsmorphologie und Evolution, wobei Vögel und Säugetiere eine besondere Rolle spielten. Das wissenschaftliche Werk von Paul Bühler umfasst 64 Veröffentlichungen, die nachfolgend chronologisch zusammengestellt sind. Das Verzeichnis beginnt 1960 mit einer Anleitung zur Unterscheidung nordeuropäischer Spechtarten in dänischer Sprache.

Seine Forschungstätigkeit lässt sich hinsichtlich ihrer Schwerpunkte vor allem in vier Bereichen verdeutlichen:

(1) Sie beginnt mit der Anwendung biometrischer Methoden bei schädelmorphologischen Untersuchungen zur Klärung taxonomischer und populationsbiologischer Fragen. Mit seiner 1964 in der Zeitschrift für Säugetierkunde publizierten Arbeit „Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln – Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe

mehrerer Merkmale“ gehört Paul Bühler mit zu den Pionieren der Einführung der Diskriminanzanalyse in die Biologie. Die Qualität dieser Grundlagenarbeit wird zudem darin deutlich, dass sie eine Einführung in die Grundlagen der Diskriminanzanalyse enthält, die auch von einem mathematisch nicht spezialisierten Biologen verstanden werden kann.

(2) Verhaltensbiologische Untersuchungen an Eulen (Schleiereule und Waldkauz), die er in der Wohnung auch freifliegend gehalten hat, begleiteten Paul Bühler über viele Jahre. Seine Frau Brigitte hat ihn bei der Haltung und Pflege der Eulen tatkräftig unterstützt und darüber hinaus seine gesamte Forschungstätigkeit umfassend und mit viel Übersicht begleitet. Ausgehend von der erfolgreichen Zucht handaufgezogener Schleiereulen führte er Untersuchungen zur Brutbiologie und zum Sozialverhalten durch, das bei dieser Art in besonderer Weise an das extrem schwankende Nahrungsangebot angepasst ist. 10 Arbeiten sind aus diesen Untersuchungen im Zeitraum von 1964 bis 1990 hervorgegangen.

(3) Es folgten Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und zur Evolution der Vögel als den zentralen Forschungsgebieten von Paul Bühler. Hervorzuheben sind hier besonders funktionsmorphologische Untersuchungen der verschiedenartigen Anpassungen des Kieferapparates in den einzelnen Vogelgruppen, wobei die hochentwickelten Spreizmechanismen fischverschlingender Arten von besonderem Interesse waren. Ein weiterer Schwerpunkt seiner Untersuchungen galt der Ausbildung von Leichtbau- und Anti-Leichtbaustrukturen im Skelett von Vögeln, bei guten Fliegern einerseits und Tauchvögeln andererseits. Außerdem bezog er in seine Forschungen immer mehr die fossilen Vorfahren der heutigen Vogelformen ein, um dadurch die Evolution des modernen Vogelkieferapparates und des Knochenleichtbaues klären zu helfen.

(4) Längere Forschungsaufenthalte in Südamerika (West-Surinam 1990 und 1995) und in Mittelamerika (Costa Rica 1991) führten zu einer Erweiterung seiner funktionsbiologischen Untersuchungen jetzt speziell an den Tukanen.

Bis in die 1980er Jahre war noch völlig unklar, welche Funktionen die auffallend langen, voluminösen und großflächig bunten Schnäbel der neotropischen Tukane haben. Überdies wurde in einer Arbeit behauptet, die Tukane könnten die voluminösen Oberteile ihrer überdimensional großen Schnäbel nicht bewegen. Starke Zweifel an dieser Behauptung veranlassten Paul Bühler bei einem USA-Aufenthalt in Lawrence, Kansas, 1985 die intrakraniale Beweglichkeit des Tukanschädels anhand von Museumsmaterial zu untersuchen. Das Thema beschäftigte ihn so sehr, dass er darüber hinaus eingehende Freilanduntersuchungen beginnend 1990 in West-Surinam über 10 Wochen durchführte. Bei den Feldarbeiten wurde ihm bewusst, dass die funktionsmorphologische

Untersuchung von Fruchtfressern nur zu klaren Vorstellungen führen kann, wenn der koevolutive Partner, nämlich die fruchtproduzierende Pflanze, mit in die Untersuchung einbezogen wird. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind in der richtungsweisenden Arbeit „Die neotropischen Tukane (Ramphastidae) als Modell einer ökomorphologischen Evolutionsanalyse“ dargestellt, die in „Ökologie der Vögel“ Band 18, 1996, S. 127-162, veröffentlicht ist. Sie brachten neue Erkenntnisse über Konstruktion, Kinetik und Funktion des überdimensionalen Tukanschnabels, die Technik der Nahrungsaufnahme und evolutive Wechselwirkungen mit den Futterpflanzen. Kennzeichnend für seine Arbeitsweise ist, dass er neben der Arbeit im Museum die Feldarbeit als einen zentralen Grundbestandteil seiner Forschungstätigkeit betrachtete. Diese Beobachtungstätigkeit im Gelände erfordert Geduld, viel Zeit und Ruhe, um sich konzentrieren zu können. Er schreibt selber in der oben erwähnten Tukan-Arbeit, dass sich Überlegungen zur funktionsmorphologischen Methodik in der Ruhe eines vierteljährigen Aufenthalts im Urwald klarer durchdenken ließen, als dies im täglichen Leben in Mitteleuropa möglich sei.

Seine Untersuchungen basieren auf gründlichem Beobachten und sorgfältigem Protokollieren der Beobachtungen. Hier kam ihm sein zeichnerisches Talent beim Anfertigen von präzisen, auf das wirklich Wesentliche beschränkten Feldprotokollen zugute. Beispiele seiner Feldskizzen finden sich in den Abbildungen 2-4 der oben genannten Tukan-Arbeit. Ein weiteres charakteristisches Beispiel zum Tukan-Thema wird hier angefügt.

Eine verdiente Anerkennung für seine funktionsmorphologischen und palaeornithologischen Studien erfuhr Paul Bühler mit der ihm zu Ehren benannten, aus dem Mesozoikum in China stammenden Vogelart *Eoenantiornis bühleri* (HOU, MARTIN, ZHOU & FEDUCCIA 1999, Vertebrata Palasiatica, S. 88-95).

Paul Bühler hat an fünf Internationalen Ornithologischen Kongressen aktiv teilgenommen. Eingeladen 1978 in Berlin mit seinem Vortrag „Zur Methodik funktionsmorphologischer Untersuchungen“, 1982 in Moskau mit Round-Table-Vortrag „The constructive principles of the pelican's jaw apparatus“, 1986 in Ottawa mit Organisation und Leitung der Round Table Discussion über „Functional and evolutionary morphology of the avian feeding apparatus“, 1990 in Christchurch (New Zealand) durch Mitorganisation des Symposiums „The Avian Feeding System“ und 1994 in Wien als Mitorganisator des Symposiums „Origin and Early Evolution of Birds“

Paul Bühler wird uns als umfassend gebildeter Biologe und als scharfsinniger und kritischer Kollege und Freund in guter Erinnerung bleiben.

## Verzeichnis der Veröffentlichungen von Paul Bühler

zusammengestellt von Jochen Hölzinger

### 1960

Feltkendetegn på Spætter. - Feltornithologen 2 (1): 4-5. (Anleitung zur Unterscheidung nordeuropäischer Spechtarten im Gelände - in dänischer Sprache)

### 1961

Neue Funde von Wimpernfledermaus, Großhufeisennase und Fransenfledermaus in Württemberg. - Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ. 116: 295-296.

### 1963

*Neomys fodiens niethammeri* ssp. N., eine neue Wasserspitzmausform aus N-Spanien. - Bonn. Zool. Beitr. 14: 165-170.

Zur Anwendung der Diskriminanzanalyse als Hilfsmethode der modernen Taxonomie. - 37 Tagung Dtsch. Ges. Säugetierkde. Frankfurt/Main (Vortrag).

Bestimmungsschlüssel für Spitzmausschädel bis zur Gattung. - Lupe 4/5 26-31

### 1964

Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln. - Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. - Z. Säugetierkde. 29: 65-93 Ebenfalls erschienen in „Festschrift zum 60. Geburtstag von Herrn Prof. Dr. O. Pflugfelder“, S.29-81 Stuttgart-Hohenheim, 15 Februar 1964.

Kritische Artenliste der Vögel des mittleren und unteren Remstales und der umliegenden Keuperhöhen. Zur avifaunistischen Durchforschung N-Württembergs. (Mit E. JESERICH). - Schorndorf (Ornithologische Arbeitsgemeinschaft, 20 S.).

Die Fledermäuse Mitteleuropas. Ein Bestimmungsschlüssel nach äußeren Merkmalen. (Mit C. KÖNIG). - Veröff. Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 32: 47-63

Zur Verbreitung und Ökologie der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus milleri* Mottaz) in Württemberg. – Veröff. Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 32: 64-70.

Brutausfall bei der Schleiereule und die Frage nach dem Zeitgeber für das reproduktive System von *Tyto alba*. – Vogelwarte 22: 153-158.

## 1965

Experimentell ausgelöste Frühbruten bei der Schleiereule (*Tyto alba*). – J Ornithol. 106: 347

Schleiereule beim Füttern ihrer Jungen (mit Farbaufnahme). – Die Natur 1965 216-217 (Spectrum-Verlag, Stuttgart-Schmidlen).

Bestimmungsschlüssel nach äußeren Merkmalen für die mitteleuropäischen Fledermäuse. (Mit C. KÖNIG). - Myotis 3 3-8.

## 1969

Zum Einfluß geographischer und altersbedingter Variabilität bei der Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Diskriminanzanalyse. (Mit U REMPE). – Z. Säugetierkde. 34 148-164

Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves). – S. 337-399: III. Aus: Z. Morph. Tiere 66: 337-399 Universität Hohenheim, Dissertation, 1969.

## 1970

Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves). – Z. Morph. Tiere 66: 337-399

Schlupfhilfe-Verhalten bei der Schleiereule (*Tyto alba*). – Vogelwelt 91 121-130.

## 1971

Die Epiphysenfuge, ein brauchbares Altersmerkmal lebender Fledermäuse. – 1 Tagung der Mitarbeiter der Fledermaus-Beringungszentrale für die Bundesrepublik und Österreich in Nürnberg (Vortrag).

Sandwichstrukturen der Schädelkapseln verschiedener Vögel – Zum Leichtbauprinzip bei Organismen. – Kolloquium Biologie und Bauen der Universität Stuttgart (Vortrag).

**1972**

Sandwich Structures in the Skull Capsules of Various Birds – The Principle of Lightweight Structures in Organisms. – IL 4 (Mitteilungen des Instituts für Leichte Flächentragwerke der Universität Stuttgart Nr. 4): 39-50.

Die Großkopf-Wasserspitzmaus *Neomys fodiens niethammeri* (mit Unterwasseraufnahmen). – Aquarienmagazin 1972: 146-147

**1973**

Sandwichkonstruktionen – Leichtbau im Vogelschädel. – Der Deutsche Baumeister 1972. 100-103.

**1974**

Eine eigenartige Kieferspreizmechanik beim Seehund (*Phoca vitulina*). – 48. Tagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Antwerpen (Vortrag).

Schädel- und Kieferkinetik der Vögel. – J Ornithol. 116, 1975: 347 (Vortrag auf der 86. Tagung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft in Wilhelmshaven).

Thorshühnchen (*Phalaropus fulicarius*) im Prachtkleid in Süddeutschland. – Jh. Ges. Naturkde. Württ. 129: 78-80.

Die Berechnung von Epithel- und Kolloid-Volumina von Schilddrüsen an Hand histologischer Schnitte. – Z. mikroskop.-anatom. Forschung 88: 777-780.

**1976**

Investigations on the Avian Skull and the Kinetics in the Jaws. – Zentralbl. Veterinärmed., Reihe C (Anatomie, Histologia, Embryologia) 5 91.

Über evolutive Anpassungen im Fütterungsverhalten der Schleiereule (*Tyto alba*). – J Ornithol. 118, 1977: 325-326. (Vortrag auf der 88. Tagung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft in Kiel.

**1977**

Comparative Kinematics of the Vertebrate Jaw Frame. – Fortschr. Zool. 24. 123-138.

Zur Brutbiologie der Schleiereule. – Wir u. d. Vögel 9: 8-11

Gefährdung und Schutz der Schleiereule (*Tyto alba*). – Ber. Dtsch. Sekt. Intern. Rat Vogelschutz 17: 63-68.

### 1978

Choice and Destriction of Morphological Features for Functional Analysis. - XVII. Congressus Internationalis Ornithologicus Berlin. Abstracts, p. 11

### 1980

Die Lautäußerungen der Schleiereule (*Tyto alba*). (Mit W EPPLE). – J Ornithol. 121 36-70.

Zur Oberschnabelbeweglichkeit der Schnepfenvögel. (Mit Foto einer gähnenden Bekassine). – Ökol. Vögel 2: 128-129

Zur Methodik funktionsmorphologischer Untersuchungen. – Acta XVII. Congr. Int. Ornithologicus Berlin 1978: 185-189

### 1981

Functional Anatomy of the Avian Jaw Apparatus. In: A. KING & J MCLELLAND (eds.): Form and Function in Birds. Vol. 2: 439-468. – London (Academic Press).

Das Fütterungsverhalten der Schleiereule *Tyto alba*. – Ökol. Vögel 3 183-202.

Eiwenden und Positionswechsel der brütenden Schleiereule (*Tyto alba*). (Mit W. EPPLE). – Ökol. Vögel 3 203-211

### 1982

Ther Contructive Principles of the Pelican's Jaw Apparatus. - XVIII. Congr. Int. Ornithologicus Moskau (Vortrag/Round Table Discussion).

### 1983



Vergleiche zwischen technischen und biologischen Konstruktionen. - Int. Symposium: Natürliche Konstruktionen, Biotechnik und Architekturbionik, Moskau (Vortrag).

### 1984

Zur Ökologie der Iberischen Wasserspitzmaus *Neomys fodiens niethammeri*. - Symposium Semiaquatische Säugetiere und ihre Lebensräume. Osnabrück (Vortrag).

### 1985

On the Morphology of the Skull of Archaeopteryx. - In: Hecht, M.K., Ostrom, J.H., Viohl, G. & Wellnhofer, P (eds.): The beginnings of birds. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference in Eichstätt 1984· 135-140.

### 1986

Das Vogelskelett – hochentwickelter Knochen-Leichtbau. – Arcus (Zeitschrift für Architektur und Naturwissenschaft) 5 221-228.

Archaeopteryx – eine Diskussion der aktuellen Urvogelforschung. - J Ornithol. 127: 487-508.

### 1987

On the Mobility of the Upper Jaw and the Segments of the Braincase in the Mesozoic Birds. - In: C. MOURER-CHAUVIRÉ (ed.) Proceedings of the First International Roundtable on the Evolution of Birds, Lyon 1985 41-48.

Zur Strategie des Beutefangs der Nachtschwalben (Caprimulgidae). – J Ornithol. 128: 488-491

PETERSON, R.T., G. MOUNTFORD & P.A.D. HOLLUM (1984/85): Die Vögel Europas. 13./14 verbesserte Auflage (50 Jahre Peterson-Feldführer – eine Würdigung). – J Ornithol. 128: 121-122.

### 1988

Cranial Kinesis in the Late Cretaceous Birds *Hesperornis* and *Parahesperornis*. (Mit L. MARTIN und L. WITMER). – Auk 105 111-122.

### 1989

Knochen – lebendes Stützmaterial des Vertebratenkörpers. - I. Int. Symp. des SFB 230, Natürliche Konstruktionen, Leichtbau in Architektur und Natur 1988/Teil 2: 263-168.

Das Brutverhalten der Schleiereulen. - Das Tier, Grzimeks internationale Zeitschrift für Tier, Mensch und Natur 89 (4): 8-11 und 48.

## 1990

The Evolution and Biogeographical History of the Palaeognathous Birds. (Mit W.J BOCK). - In: R. VAN DEN ELZEN, K.-L. SCHUCHMANN and K. SCHMIDT-KOENIG (eds.): Current Topics in Avian Biology. Proc. Intern. 100th Meeting of Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Bonn 1988: 31-36.

Anpassung des Kopf-Hals-Gefieders der Schleiereule (*Tyto alba*) an die akustische Ordnung. - In: R. VAN DEN ELZEN, K.-L. SCHUCHMANN and K. SCHMIDT-KOENIG (eds.): Current Topics in Avian Biology. Proc. Intern. 100th Meeting of Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Bonn 1988: 49-55.

## 1991

Biologie und Verbreitung von Donauneunaugen als Grundlage für Artenschutzmaßnahmen. (Mit B. KAPPUS und H. RAHMANN)- In: H. RAHMANN und A. KOHLER (Hrsg.): Tier und Artenschutz (23 Hohenheimer Umwelttagung 1991): 197-203

## 1992

Light Bones in Birds. In: K.E. Campell (ed.): Papers in Avian Paleontology honoring Pierce Brodkorb and Proc. 2<sup>nd</sup> Int. Symposium of Soc. of Avian Paleontology and Evolution, Los Angeles 1988. – Science Series of Natural History Museum Los Angeles County 36: 385-393

Tukane an der Kumbu-Palme. In: I. WEICHE (Hrsg.): Kaboeri-Creek, Berichte einer Surinam-Expedition (1990): 129-176. – Tübingen (Privatausgabe).

## 1993

Interaktionen zwischen Tukanen (Ramphastidae, Aves) und fruchtenden Palmen (*Oenocarpus bacaba*, Arecoideae). In: W BARTHLOTT, C.M. NAUMANN, K. SCHMIDT-LOSKE und K.-L. SCHUCHMANN (eds.): Animal-Plant Interactions in Tropical

Environments. – Annual Meeting of German Soc. for Tropical Ecology, Bonn 1992: 89-102.

Adaptive Musterung des Großgefieders der Schleiereule. – J Ornithol. 135, 1994 651 (Vortrag auf der 126. Jahrestagung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft in Meerane).

### 1995

Introduction to the Symposium „Ancestry and Origin of Birds“ (Mit W.J Bock). – Archaeopteryx 13. 3-4

Origin of Birds: Feathers, Flight and Homiothermy. (Mit W.J Bock). – Archaeopteryx 13 5-13.

Größe, Form und Färbung des Tukanschnabels – Grundlage für den evolutiven Erfolg der Ramphastiden? – J Ornithol. 136: 187-193.

Tukane – optimierte Steinfruchtfresser. Über die evolutive Entstehung struktureller Besonderheiten des Tukanschnabels. In: U KULL, E. RAMM und R. REINER (Hrsg.): Evolution und Optimierung – Strategien in Natur und Technik, S. 171-184. - Stuttgart (Hirtzel u. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft).

### 1996

Zum taxonomischen Status der Großkopf-Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens niethammeri* Bühler, 1963) aus Spanien nebst Festlegung und Beschreibung eines Neotypus. In: R. HUTTERER (Hrsg.): Biology and Systematics of Palaeartic Mammals – Contributions in Honour of Jochen Niethammer. – Bonn. Zool. Beitr. 46: 307-314

Nomenclature of Cretaceous birds from Romania. (Mit W.J. Bock). – Cretaceous Research 17: 509-514

Die neotropischen Tukane (Ramphastidae) als Modell einer ökomorphologischen Evolutionsanalyse. – Ökol. Vögel 18: 127-162.

### 1997

The visual peculiarities of the toucans' bill and their principal biological role (Ramphastidae, Aves). In: H. ULRICH (ed.): Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical

Ecosystems, Bonn, 1994, S. 305-310. – Bonn (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig).

## 2002

Zur *Archaeopteryx*-Nomenklatur: Missverständnisse und Lösung. (Mit W.J. Bock). – J Ornithol. 143 269-286.

Proposed stability of the usage of *Archaeopteryx lithographica* von Meyer, 1861 by fixing the type specimen. – (Mit W.J. Bock). - Bull. Zool. Nom. (im Druck).