

716
I
1

FUNKTIONELL-MORPHOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN
ZUR RADIATION
DER ERNÄHRUNGS- UND
TRINKMETHODEN DER
PAPAGEIEN (PSITTACI) *)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

von

DOMINIQUE G. HOMBERGER



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, NR. 13
1980

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

*) Dissertation der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editor.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées à l'éditeur.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, NR. 13, 1980

Preis 30 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. Ulrich

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn, Germany

Druck: H. Lammerich, Bonn

FUNKTIONELL-MORPHOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN
ZUR RADIATION
DER ERNÄHRUNGS- UND
TRINKMETHODEN DER
PAPAGEIEN (PSITTACI) *)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

von

DOMINIQUE G. HOMBERGER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, NR. 13
1980

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

*) Dissertation der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

Durchgeführt im Rahmen eines Forschungsprojektes, das vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung wissenschaftlicher Forschung unterstützt wurde (Leitung: Professor Dr. Vinzenz Ziswiler)

INHALTSVERZEICHNIS

| | Seite |
|--|-------|
| 1. Einleitung | 7 |
| 2. Material und Methoden | 7 |
| 3. Ergebnisse, allgemeiner Teil | 12 |
| 3.1. Nahrung und Fressen | 12 |
| 3.2. Trinken | 14 |
| 3.3. Morphologie | 16 |
| 3.3.1. Gaumen | 17 |
| 3.3.2. Unterschnabel | 18 |
| 3.3.3. Zunge | 19 |
| 3.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle | 20 |
| 3.3.5. Speicheldrüsen | 21 |
| 3.3.6. Schnabelpapillen | 22 |
| 4. Ergebnisse, spezieller Teil | 25 |
| 4.1. Cacatuinae | 25 |
| 4.1.1. Nahrung und Fressen | 25 |
| 4.1.2. Trinken | 26 |
| 4.1.2.1. Bewegungsablauf | 26 |
| 4.1.2.2. Funktionelle Interpretation | 28 |
| 4.1.3. Morphologie | 28 |
| 4.1.3.1. Oberschnabel und Gaumen | 28 |
| 4.1.3.2. Unterschnabel | 33 |
| 4.1.3.3. Zunge | 34 |
| 4.1.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle | 37 |
| 4.1.4. Diskussion | 37 |
| 4.2. Loriinae | 39 |
| 4.2.1. Nahrung und Fressen | 39 |
| 4.2.2. Trinken | 41 |
| 4.2.2.1. Bewegungsablauf | 41 |
| 4.2.2.2. Funktionelle Interpretation | 42 |
| 4.2.3. Morphologie | 43 |
| 4.2.3.1. Oberschnabel und Gaumen | 43 |
| 4.2.3.2. Unterschnabel | 50 |
| 4.2.3.3. Zunge | 50 |
| 4.2.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle | 55 |
| 4.2.4. Diskussion | 55 |
| 4.3. Psittacinae | 58 |
| 4.3.1. Nahrung und Fressen | 58 |
| 4.3.1.1. Platycercini | 59 |
| 4.3.1.2. Psittaculini | 59 |
| 4.3.1.3. Psittacini | 60 |
| 4.3.2. Trinken | 60 |
| 4.3.2.1. Bewegungsablauf | 60 |
| 4.3.2.2. Funktionelle Interpretation | 63 |
| 4.3.3. Morphologie der Psittacinae (allgemein) | 64 |
| 4.3.4. Morphologie der Platycercini | 64 |
| 4.3.4.1. Oberschnabel und Gaumen | 64 |
| 4.3.4.2. Unterschnabel | 71 |
| 4.3.4.3. Zunge | 71 |
| 4.3.4.4. Schnabelschluß und Mundhöhle | 77 |
| 4.3.4.5. Diskussion | 77 |
| 4.3.5. Morphologie der Psittaculini | 84 |
| 4.3.5.1. Oberschnabel und Gaumen | 84 |

| | | |
|----------|---|-----|
| 4.3.5.2. | Unterschnabel | 89 |
| 4.3.5.3. | Zunge | 91 |
| 4.3.5.4. | Schnabelschluß und Mundhöhle | 95 |
| 4.3.5.5. | Diskussion | 95 |
| 4.3.6. | Morphologie der Psittacini | 100 |
| 4.3.6.1. | Oberschnabel und Gaumen | 100 |
| 4.3.6.2. | Unterschnabel | 101 |
| 4.3.6.3. | Zunge | 102 |
| 4.3.6.4. | Schnabelschluß und Mundhöhle | 103 |
| 4.3.6.5. | Diskussion | 103 |
| 4.4. | Psittichadinae | 104 |
| 4.4.1. | Nahrung und Fressen | 104 |
| 4.4.2. | Trinken | 105 |
| 4.4.2.1. | Bewegungsablauf | 105 |
| 4.4.2.2. | Funktionelle Interpretation | 107 |
| 4.4.3. | Morphologie | 107 |
| 4.4.3.1. | Oberschnabel und Gaumen | 107 |
| 4.4.3.2. | Unterschnabel | 110 |
| 4.4.3.3. | Zunge | 111 |
| 4.4.3.4. | Schnabelschluß und Mundhöhle | 113 |
| 4.4.4. | Diskussion | 113 |
| 4.5. | Loriculinae | 115 |
| 4.5.1. | Nahrung und Fressen | 115 |
| 4.5.2. | Trinken | 116 |
| 4.5.2.1. | Bewegungsablauf | 116 |
| 4.5.2.2. | Funktionelle Interpretation | 117 |
| 4.5.3. | Morphologie | 118 |
| 4.5.3.1. | Oberschnabel und Gaumen | 118 |
| 4.5.3.2. | Unterschnabel | 122 |
| 4.5.3.3. | Zunge | 122 |
| 4.5.3.4. | Schnabelschluß und Mundhöhle | 124 |
| 4.5.4. | Diskussion | 124 |
| 5. | Diskussion | 125 |
| 5.1. | Vergleichende Morphologie | 125 |
| 5.1.1. | Gaumen | 126 |
| 5.1.2. | Unterschnabel | 134 |
| 5.1.3. | Zunge | 135 |
| 5.2. | Ernährungsadaptive Radiation | 141 |
| 5.2.1. | Spezialisierung auf Samen | 143 |
| 5.2.2. | Spezialisierung auf Früchte | 145 |
| 5.2.3. | Spezialisierung auf Pollen | 146 |
| 5.3. | Funktionelle Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und Systematik | 148 |
| 5.4. | Systematische Folgerungen | 153 |
| 5.4.1. | Cacatuinae | 157 |
| 5.4.2. | Loriinae | 161 |
| 5.4.3. | Psittacinae | 162 |
| 5.4.3.1. | Platycercini | 164 |
| 5.4.3.2. | Psittaculini | 172 |
| 5.4.3.3. | Psittacini | 179 |
| 5.4.4. | Psittichadinae | 180 |
| 5.4.5. | Loriculinae | 181 |
| 5.5. | Vergleich mit anderen Systemvorschlägen | 182 |
| 6. | Zusammenfassung | 186 |
| 7. | Summary | 187 |
| 8. | Literatur | 188 |

1. EINLEITUNG

Die Psittaci bilden eine einheitliche und gut abgrenzbare Vogelordnung. Der gekrümmte Oberschnabel mit seiner gelenkartigen Verbindung mit dem Schädel und die muskelreiche Zunge stellen nicht nur diagnostische Merkmale der Papageien dar, sondern sind auch in ihren verschiedenen Ausprägungen mehrfach als Kriterien für die systematische Gliederung der Ordnung herangezogen worden. Dieser Merkmalskomplex hat sich zwar zur Charakterisierung bestimmter Gruppen oder Gattungen oft bewährt, als Verwandtschaftskriterium ist er aber mehr oder weniger unverstanden geblieben.

Es besteht deshalb ein Bedürfnis nach einer breit angelegten Untersuchung, in der die Morphologie und Funktionsweise des Nahrungsaufnahmeapparates der Psittaci vergleichend bearbeitet wird, um Konvergenzerscheinungen und Parallelentwicklungen als solche zu erkennen und taxonomisch verwendbare Merkmale herauskristallisieren zu können. Zu diesem Zweck wurde einerseits der Nahrungsbearbeitungs- und Trinkvorgang analysiert und andererseits die Oberflächenmorphologie derjenigen Strukturen untersucht, die an diesen Vorgängen maßgeblich beteiligt sind.

2. MATERIAL UND METHODEN

Die vorliegenden Untersuchungen konzentrieren sich auf die altweltlichen und australischen Psittaci.

Der **F r e ß v o r g a n g** wurde an 66 Spezies, darunter auch südamerikanische Arten, untersucht (Tab. 1). Der Bewegungsablauf von Schnabel und Zunge während des Fressens läßt sich am besten durch intensive Beobachtung handzahmer Individuen analysieren. Da die Vorgänge oft außerordentlich rasch verlaufen, hat sich die Methode der „fraktionierten Beobachtung“ bewährt, bei der man sich zuerst nur auf bestimmte Phasen des ganzen Bewegungsablaufes konzentriert und sie einzeln analysiert und erst anschließend, durch Aneinanderfügen der Einzelanalysen, ein zusammenhängendes Bild des ganzen Vorganges erhält. Außer für *Psittichas* haben sich Zeitlupenfilme zur Analyse des Fressens wenig bewährt, da die Vorgänge zwischen Zunge, Gaumen und Unterschnabelschneide durch die Oberschnabelränder verdeckt werden.

Der Trinkvorgang wurde an 39 Spezies, darunter 6 südamerikanische Arten, anhand von Zeitlupenfilmen analysiert (Tab. 1). Die Ergebnisse der Filmanalysen wurden durch Direktbeobachtungen ergänzt. Für die Filmaufnahmen wurden die Vögel in einem Käfig mit Glasvorderfront untergebracht und mit einem periodisch auftretenden Motorenlärm an das Geräusch der Kamera gewöhnt. Das Trinkwasser wurde in einer dünnwandigen Glasschale gereicht. Den meisten Individuen mußte vor den Filmaufnahmen das Trinkwasser für einige Zeit entzogen werden, um das Trinken innerhalb von Beobachtungsperioden von 1 bis 2 Stunden festhalten zu können. Es wurde darauf geachtet, die Dauer des Wasserentzugs möglichst niedrig zu halten, da bei sehr großem Durst eine überstürzte Wasseraufnahme vom normalen Trinkvorgang abweichen könnte.

Als Aufnahmegesetz wurde eine 16 mm Reflexkamera Paillard Bolex H 16 mit einem Zoom-Objektiv ($f = 12-120$ mm) verwendet. Die Aufnahmen erfolgten mit einer Geschwindigkeit von 64 Bildern pro sec auf Kodak Ektachrome-Film 7242 EF bei Sonnenlicht oder auf Kodak 4-x Reversal-Film 7277 bei künstlichem Licht. Die Filmstreifen wurden mit einem Siemens-Projektor mit Einzelbildschaltung ausgewertet. Die projizierten Bilder wurden auf durchsichtigem Papier nachgezeichnet. Durch das Aufeinanderlegen der Strichzeichnungen konnten der Trinkvorgang genau rekonstruiert und die Bewegungen des Oberschnabels, des Unterschnabels und der Zunge unabhängig voneinander analysiert werden.

Für die morphologischen Untersuchungen von Schnabel und Zunge stand formalin- und phenoxetolfixiertes Material von 82 Arten und Unterarten zur Verfügung (Tab. 1). Wenn immer möglich, wurden mehrere Exemplare pro Art bearbeitet. Die vergleichenden Untersuchungen wurden unter einem Stereomikroskop mit Meßokular vorgenommen. Für jedes untersuchte Exemplar wurden Skizzen und Beschreibungen der Strukturen am Schnabel und an der Zunge angefertigt. Die Funktionsweise und Gestalt bestimmter Strukturen wurde an lebenden, in der Hand gehaltenen Vögeln überprüft. Zur Darstellung der Schnabelpapillen (s. 3.3.6.) wurde die Rhamphothek durch bakterielle Mazeration vom unterlagernden Gewebe abgelöst und mit Silikonkautschuk ausgegossen. Vom Ausguß, der ein Replikat des unverhornten lebenden Gewebes (Corium und Epidermis) dargestellt, wurden REM-Aufnahmen hergestellt (Abteilung für Elektronenmikroskopie am Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich).

Tabelle 1: Untersuchte Arten

(Systematische Anordnung folgt dem hier vorgelegten Vorschlag, vgl. auch Tab. 28).

S = Schabel

Z = Zunge

L = am lebenden

F = gefilmt

B = Direktbeobachtung

Arabische Zahlen = Anzahl untersuchter Individuen

| | Morphologie | | | Trinken | | Fressen |
|--|-------------|---|---|---------|---|---------|
| | S | Z | L | F | B | B |
| Cacatuinae | | | | | | |
| <i>Probosciger aterrimus</i> (Gmelin) | | 1 | + | | | + |
| <i>Calyptorhynchus magnificus</i> (Shaw) | | | + | | + | + |
| <i>Callocephalon fimbriatum</i> (Grant) | | | + | | | + |
| <i>Cacatua roseicapilla</i> (Vieillot) | | | + | + | + | + |
| <i>Cacatua leadbeateri</i> (Vigors) | | | + | + | + | + |
| <i>Cacatua sulphurea</i> (Gmelin) | 9 | 9 | + | + | + | + |
| <i>Cacatua galerita</i> (Latham) | | | + | | + | + |
| <i>Cacatua moluccensis</i> (Gmelin) | 1 | 1 | + | + | + | + |
| <i>Cacatua goffini</i> (Finsch) | 4 | 4 | + | | + | + |
| <i>Cacatua sanguinea</i> Gould | | | + | + | + | + |
| <i>Cacatua tenuirostris</i> (Kuhl) | | | + | | | + |
| <i>Cacatua ducorps</i> (Bonaparte) | 1 | | | | | + |
| <i>Nymphicus hollandicus</i> (Kerr) | 5 | 5 | + | + | + | + |
| Loriinae | | | | | | |
| <i>Chalcopsitta atra</i> (Scopoli) | 1 | 2 | + | | + | + |
| <i>Chalcopsitta duivenbodei</i> (Dubois) | | | + | | + | + |
| <i>Chalcopsitta sintillata</i> (Temminck) | 2 | 2 | | | | |
| <i>Eos squamata</i> (Boddaert) | | | | | + | + |
| <i>Eos reticulata</i> (S. Müller) | 2 | 2 | + | | + | + |
| <i>Eos bornea</i> (Linné) | 1 | 1 | + | + | + | + |
| <i>Pseudeos fuscata</i> (Blyth) | 2 | 2 | + | | + | + |
| <i>Trichoglossus h. haematodus</i> (Linné) | 3 | 3 | + | | + | + |
| <i>Trichoglossus h. forsteni</i> Bonaparte | | | | | + | + |
| <i>Trichoglossus h. capistratus</i> (Bechstein) | 1 | 1 | + | | + | + |
| <i>Trichoglossus h. massena</i> Bonaparte | 2 | 2 | + | + | + | + |
| <i>Trichoglossus h. moluccanus</i> (Gmelin) | 3 | 1 | + | + | + | + |
| <i>Trichoglossus h. rubritorquis</i> Vigors & Horsfield | | | | | + | + |
| <i>Trichoglossus ornatus</i> (Linné) | 3 | 3 | | | + | + |
| <i>Trichoglossus johnstoniae</i> Hartert | 2 | 1 | + | + | + | + |
| <i>Trichoglossus iris</i> (Temminck) | 8 | 8 | | | + | + |
| <i>Lorius lory</i> (Linné) | | | + | + | + | + |
| <i>Lorius domicellus</i> (Linné) | | | + | | + | + |
| <i>Lorius garrulus</i> (Linné) | 3 | 3 | + | + | + | + |
| <i>Phigys solitarius</i> (Suckow) | 7 | 4 | + | + | + | + |
| <i>Vini australis</i> (Gmelin) | 10 | 6 | + | + | + | + |
| <i>Charmosyna palmarum</i> (Gmelin) | 4 | 1 | + | + | + | + |
| <i>Charmosyna pulchella</i> G.R. Gray | 4 | 3 | | | + | + |
| <i>Glossopsitta concinna</i> (Shaw) | | | + | + | + | + |
| <i>Glossopsitta pusilla</i> (Shaw) | 1 | | | | | |

| | Morphologie | | | Trinken | | Fressen |
|---|-------------|---|---|---------|---|---------|
| | S | Z | L | F | B | B |
| Psittacinae | | | | | | |
| Platycercini | | | | | | |
| <i>Prosopeia tabuensis</i> (Gmelin) | 4 | 3 | + | | + | + |
| <i>Prosopeia tabuensis</i> (Gmelin) x <i>Prosopeia personata</i> (G.R. Gray) | 2 | 2 | | | | |
| <i>Eunymphicus cornutus uvaeensis</i> (Layard & Layard) | 3 | 3 | | | | |
| <i>Cyanoramphus novaezelandiae</i> (Sparrman) | 1 | 1 | + | | + | + |
| <i>Cyanoramphus auriceps</i> (Kuhl) | 2 | 2 | + | + | + | + |
| <i>Platycercus venustus</i> (Kuhl) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Platycercus adscitus</i> (Latham) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Platycercus icterotis</i> (Kuhl) | 2 | 2 | | | | |
| <i>Platycercus eximius</i> (Shaw) | 6 | 4 | | | + | + |
| <i>Platycercus elegans</i> (Gmelin) | 3 | 3 | + | | + | + |
| <i>Barnardius zonarius zonarius</i> (Shaw) | 3 | 3 | | | | |
| <i>Barnardius zonarius semitorquatus</i> (Quoy & Gaimard) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Purpureicephalus spurius</i> (Kuhl) | 3 | 2 | + | + | + | + |
| <i>Psephotus haematonotus</i> (Gould) | 2 | 2 | + | | + | + |
| <i>Psephotus varius</i> Clark | 2 | 1 | + | | + | + |
| <i>Psephotus chrysopterygius dissimilis</i> Collett | 1 | 1 | | | | |
| <i>Psephotus haematogaster</i> <i>haematorrhous</i> (Gould) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Psephotus haematogaster narethae</i> (H.L. White) | 2 | 2 | | | | |
| <i>Lathamus discolor</i> (White) | 3 | 2 | | + | + | + |
| <i>Neophema elegans</i> (Gould) | 2 | 2 | + | + | + | + |
| <i>Neophema chrysostoma</i> (Kuhl) | 2 | 2 | | | | |
| <i>Neophema pulchella</i> (Shaw) | 3 | 3 | | | | |
| <i>Neophema splendida</i> (Gould) | 2 | 1 | | | | |
| <i>Neopsephotus bourkii</i> (Gould) | 4 | 2 | + | | + | + |
| <i>Melopsittacus undulatus</i> (Shaw) | 5 | 5 | + | | + | + |
| Psittaculini | | | | | | |
| <i>Polytelis alexandrae</i> Gould | 2 | 2 | | | | |
| <i>Polytelis anthopeplus</i> (Lear) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Polytelis swainsonii</i> (Desmarest) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Alisterus scapularis</i> (Lichtenstein) | 1 | | | | | |
| <i>Alisterus amboinensis</i> (Linné) | 3 | 3 | + | | | + |
| <i>Aprosmictus erythropterus</i> (Gmelin) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Aprosmictus jonquillaceus</i> (Vieillot) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Eclectus oratus</i> (P.L.S. Müller) | 4 | 4 | | + | + | + |
| <i>Tanygnathus megalorhynchus</i> (Boddaert) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Tanygnathus lucionensis</i> (Linné) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Tanygnathus sumatranus</i> (Raffles) | 1 | | | | | |
| <i>Psittacula eupatria</i> (Linné) | | | | + | + | + |
| <i>Psittacula krameri</i> (Scopoli) | 4 | 1 | + | | + | + |
| <i>Psittacula alexandri</i> (Linné) | | | + | | | + |
| <i>Psittacula longicauda</i> (Boddaert) | 2 | 2 | | | | + |
| <i>Psittacula roseata</i> Biswas | 1 | 1 | | | | |
| <i>Psittacula columboides</i> (Vigors) | 1 | 1 | | | | |

| | Morphologie | | | Trinken | | Fressen |
|--|-------------|----|---|---------|---|---------|
| | S | Z | L | F | B | B |
| <i>Geoffroyus geoffroyi</i> (Bechstein) | 3 | 3 | | | | |
| <i>Geoffroyus heteroclitus</i> (Hombroen & Jacquinet) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Prioniturus luconensis</i> Steere | 1 | 1 | | | | |
| <i>Prioniturus platurus</i> (Vieillot) | 2 | 2 | | | | |
| <i>Agapornis cana</i> (Gmelin) | 2 | 2 | | | | + |
| <i>Agapornis pullaria</i> (Linné) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Agapornis taranta</i> (Stanley) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Agapornis roseicollis</i> (Vieillot) | 2 | 2 | + | | | + |
| <i>Agapornis personata personata</i> Reichenow | 1 | 1 | + | | | + |
| <i>Agapornis personata fischeri</i> Reichenow | 1 | 1 | + | + | + | + |
| <i>Agapornis personata lillianae</i> Shelley | 1 | 1 | | | | |
| Psittacini | | | | | | |
| <i>Psittacus erithacus</i> Linné | 10 | 10 | | | + | + |
| <i>Poicephalus senegalus</i> (Linné) | 5 | 5 | + | + | + | + |
| <i>Poicephalus gularis</i> (Jardine) | 1 | 1 | | | | |
| <i>Poicephalus robustus</i> (Gmelin) | 1 | | | | | + |
| <i>Coracopsis vasa</i> (Shaw) | | | | | + | + |
| Psittichadinae | | | | | | |
| <i>Psittichas fulgidus</i> (Lesson) | 4 | 3 | + | + | + | + |
| Loriculinae | | | | | | |
| <i>Loriculus vernalis</i> (Sparman) | 1 | 1 | | + | + | + |
| <i>Loriculus philippensis</i> (P. L. S. Müller) | 1 | 1 | | + | + | + |
| <i>Loriculus galgulus</i> (Linné) | 2 | 2 | | + | + | + |
| Südamerikanische Arten | | | | | | |
| <i>Ara severa</i> (Linné) | | | | + | + | + |
| <i>Aratinga guarouba</i> (Gmelin) | | | | + | + | + |
| <i>Cyanoliseus patagonus</i> (Vieillot) | | | | + | + | + |
| <i>Forpus xanthopterygius spengeli</i> (Hartlaub) | | | | + | + | + |
| <i>Brotogeris jugularis</i> (P. L. S. Müller) | | | | + | + | + |
| <i>Amazona aestiva</i> (Linné) | | | | + | + | + |

Herrn Professor Dr. Vinzenz Ziswiler, unter dessen Leitung die Arbeit entstanden ist, danke ich herzlich für seine Unterstützung und sein stetes Interesse. Ein großer Teil der Beobachtungen und Filmaufnahmen entstand im Zoo von Neapel; Herrn Direktor Dr. Franco Cuneo danke ich für seine Gastfreundschaft. Herr Dr. Romuald Burkhard, Küsnacht, überließ mir in großzügiger Weise mehrere Exemplare aus seiner wertvollen Papageiensammlung. Die Untersuchung einer so großen Anzahl von Arten und Exemplaren wäre nicht durchführbar gewesen ohne die unermüdliche Hilfe beim Beschaffen des anatomischen Materials von Herrn Dr. Peter Dollinger, Eidgenössisches Veterinäramt Bern, Herrn Dr. Hansruedi Ehrsam, Veterinär bakteriologisches Institut Zürich, Frau Grete Weis,

Gümmenen, Frau Marie-Luise Wenner, Neapel, Herrn Hermann Rosenberger, Stäfa, Herrn Dr. Romuald Burkhard, Küsnacht, und vielen Papageizüchtern und -besitzern in der Schweiz, bei denen auch Beobachtungen an lebenden Vögeln angestellt werden konnten. Herrn Professor Dr. Georg Haas, Jerusalem, möchte ich für sein Interesse an der Arbeit und für manche Hinweise danken. Bei verschiedenen Gelegenheiten durfte ich die kollegiale Hilfe von Herrn Marcel Güntert, Frau Ruth Landolt, Frau Maria Oelhafen und Frau Vanda Krulis in Anspruch nehmen. Frau Elisabeth Räber danke ich für ihre große Geduld beim Schreiben des Manuskriptes. Die Zeichnungen sind von Frau Sabine Schroer angefertigt worden.

3. ERGEBNISSE, ALLGEMEINER TEIL

3.1. Nahrung und Fressen

Für alle Psittaci, mit Ausnahme von *Psittirichas*, läßt sich eine zumindest gelegentliche Ernährung mit Samen nachweisen, obwohl innerhalb der Ordnung verschiedenste Spezialisationsrichtungen eingeschlagen wurden, wie Granivorie, Fructivorie, Nectarivorie und Insectivorie.

Die Granivorie als charakteristische Ernährungsspezialisierung ist von mehreren Vogelgruppen unabhängig voneinander evoluiert worden. Oft werden dabei die Samen unbearbeitet verschluckt, und die Aufschließung des Kerns wird durch den Muskelmagen vorgenommen. Viele Oscines und die Papageien schälen hingegen die Samen bzw. Nüsse vor dem Verschlucken. Dieses Ernährungsprinzip weist gegenüber dem Aufnehmen unbearbeiteter Samen den Vorteil auf, daß dabei der Verdauungstrakt weniger mit unverdaulichen Stoffen belastet wird. In dieser Hinsicht können wir einige Familien granivorer Oscines und die Psittaci als höchstevoluierte Körnerfresser betrachten.

Meistens verläuft der Schälvorgang in art- oder gruppentypischer Weise, z. B. bei granivoren Oscines (Ziswiler 1965), Meisen (Ludescher 1968), Tannenhähern (Löhr 1970). Das Samen- und Nußfressen der Papageien ist bereits von vielen Autoren beschrieben worden (Wagler 1832, Finsch 1867, Wallace 1869, Moller 1931, 1932, D'Ombraïn 1933, Dilger 1960, Brockway 1964, Skead 1964, Dubale & Rawal 1965, Buckley 1968, Kolar 1968, Holyoak 1972, Holyoak & Holyoak 1972, Menzel & Lüdick 1974, Zeigler 1975), allerdings fehlen vergleichende Beobachtungen zwischen Gruppen verschiedener Spezialisationsrichtungen.

Die Psittaci zeichnen sich durch eine spezifische Samenschälmethode aus (Homburger & Ziswiler 1972), die eine stark fixierte Verhaltensweise darstellt. Deshalb werden alle Samen stets vor dem Verschlucken geschält.

Relativ kleine Samen werden zwischen Oberschnabelspitze und Zungenspitze einzeln aufgehoben (z. B. *Neophema* — Hirsesen, *Psittacus* — Sonnenblumensamen), relativ große Samen hingegen werden stets zwischen Oberschnabelspitze

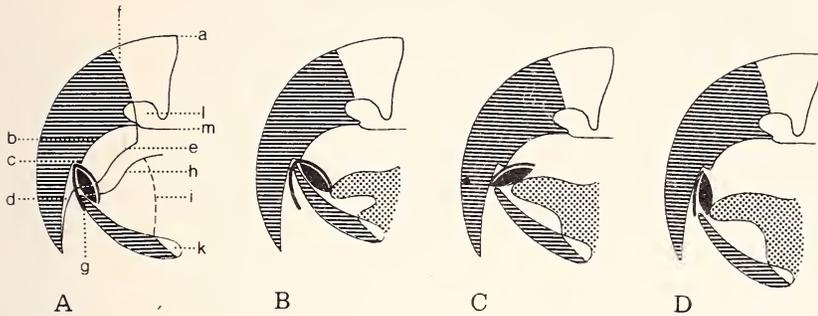


Abb. 1: Samenschälmechanismus der Papageien. A Einlegen des Samens zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschneide, B Einschieben der Unterschnabelschneide zwischen Kern und Samenschale, C Drehen des Samens mit der Zungenspitze, D Lösen der restlichen Schalenhälfte. Querraster: Längsschnitt durch Ober- und Unterschnabelrhamphotheke; Punktraster: Zunge. a Oberschnabelgelenk zum Schädel, b Gaumenplatte, c Quervorsprung, d Feilkerbenfläche, e Oberschnabelseitenrand, f Rhamphothekenwurzel des Oberschnabels, g Unterschnabelschneide, h Unterschnabelseitenrand, i Rhamphothekenwurzel des Unterschnabels, k rhamphothekenfreier Abschnitt, l Einbuchtung am Oberschnabelknochen, m weicher Gaumen.

ze und Unterschnabelschneide ergriffen. Darauf wird der Same mit der Zungenspitze zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschneide fixiert (Abb. 1A). Die Lage des Samens wird fortwährend mit der Zungenspitze, sowie durch Heben und Senken des Ober- und Unterschnabels und durch Lateralbewegungen des Unterschnabels reguliert. Nun wird der Same mit der Zungenspitze so lange gedreht, bis eine Naht, Rille oder Kante auf der Samenschale ertastet und anschließend auf die Unterschnabelschneide geschoben wird. Durch einen kräftigen Biß spaltet die Unterschnabelschneide die Schale entzwei und schiebt sich zwischen dem apikal gerichteten Teil der Schale und dem Kern bis zur gegenüberliegenden Seite des Samens ein (Abb. 1B). Dann wird der Kern mit der Zungenspitze von unten nach oben gedreht, so daß nun die ursprünglich mundhöhlenwärts gerichtete Schalenhälfte gegen die Feilkerbenfläche zu liegen kommt (Abb. 1C). Darauf wird der Kern mit der Unterschnabelschneide oder mit der Zungenspitze von der Schale gelöst (Abb. 1D), auf die Zungenspitze genommen und nach hinten befördert. Je nach Individuum sowie Samengröße und -beschaffenheit wird der Kern vor dem Verschlucken in kleinere Stücke zerbissen. In der Regel werden kleinere Samen (Hirse, Glanz) unzerkaut verschluckt.

Früchte und Beeren bilden je nach Spezies einen mehr oder weniger wichtigen Teil in der Diät. Von größeren Früchten werden immer zuerst mundgerechte Stücke abgebissen. Dabei wird die Oberschnabelspitze in die Fruchtoberfläche eingehakt, und die Unterschnabelschneide senkt sich in das Fruchtfleisch ein und hebt einen Bissen ab. Davon wird stets die Fruchtschale entfernt, indem sich die Unterschnabelschneide, ähnlich wie beim Samenschälen, zwischen Fruchtfleisch und -schale eingräbt. Der Bissen wird vor dem Verschlucken zwi-

schen Gaumen und Unterschnabelschneide zerkaut, wobei der ausgetretene Saft aufgeleckt wird. Beeren werden oft ganz in den Schnabel genommen und mit ähnlichen Schnabelbewegungen wie beim Samenschälen von der Beerenhaut befreit, da nur das Beerenmark verschluckt wird.

Papageien verwenden beim Fressen oft den Fuß als Hilfe. Diese auffallende Verhaltensweise wurde von verschiedenen Autoren aufgegriffen und beschrieben (Friedmann & Davis 1938, Brereton & Immelmann 1962, McNeil & al. 1971, Smith 1971, Forshaw 1972), im Zusammenhang mit den Bewegungsabläufen von Schnabel und Zunge kann sie jedoch vereinfacht werden.

Im Hinblick auf den Problembereich zur ernährungsbedingten Radiation in der Morphologie von Schnabel und Zunge sind vor allem folgende Feststellungen von zentraler Bedeutung: Papageien schälen Samen und Nüsse sowie Früchte und Beeren stets vor dem Verschlucken, und dieses Schälen wird mit Hilfe der Unterschnabelschneide, der Feilkerbenfläche, des Quervorsprungs und der Zungenspitze ausgeführt (Abb. 1).

3.2. Trinken

Obwohl die Bewegungsphysiologie des Trinkens bei Vögeln bis heute noch nicht völlig verstanden ist (Sturkie 1965, Farner 1960, 1969, Ziswiler & Farner 1972), wurde der Trinkvorgang bereits in einigen Fällen als Unterscheidungskriterium oder als charakterisierendes Merkmal für bestimmte Vogelgruppen verwendet. Während aber früher dem Trinken noch eine Bedeutung als Verwandtschaftskriterium beigemessen wurde, z. B. das Saugtrinken der Columbidae und Pteroclididae (Tinbergen 1959), weisen neuere Arbeiten darauf hin, daß gerade das Saugtrinken in verschiedenen Vogelgruppen mehrmals unabhängig voneinander entwickelt worden ist (Schönholzer 1959, Wickler 1961, Goodwin 1965, Cade & Greenwald 1966, Skead 1975), und daß deshalb das Trinken nicht vorbehaltlos zur Klärung taxonomischer Fragen herangezogen werden kann.

Das Trinken der Papageien wurde von Poulsen (1953) und Schönholzer (1959) im Rahmen einer Untersuchung zum Trinkverhalten der Vögel berücksichtigt. Weitere Angaben zum Trinken bestimmter Papageien-Arten finden sich in den ethologischen Arbeiten von Dilger (1960), Brockway (1964), Buckley (1968), Smith (1971), Ulrich, Ziswiler & Bregulla (1972), Holyoak & Holyoak (1972), sowie bei Rand & Gilliard (1965). Aber obwohl für Papageien ethologische Merkmale zur Klärung ihrer Systematik herangezogen worden sind (Brereton & Immelmann 1962, Brereton 1963, Dilger 1960, Smith 1975), wurde dabei bisher das Trinken nicht berücksichtigt.

In der vorliegenden Arbeit wurde das Trinkverhalten innerhalb der Psittaci vergleichend untersucht. Für die funktionelle Interpretation der anhand von Zeitlupenfilmanalysen gewonnenen Ergebnisse zum Bewegungsablauf des Trin-

ken war die Berücksichtigung der Morphologie von Schnabel, Zunge und Mundhöhle von entscheidender Bedeutung. Als besonders günstig für die Analyse der Dynamik des Trinkens erweist sich die Tatsache, daß Papageien beim Trinken den Schnabel geöffnet halten, und daß deshalb die Bewegungen der relativ großen Zunge meist deutlich zu sehen sind.

Papageien können in verschiedenen Körperstellungen trinken. Normalerweise stehen sie so zum Wasser, daß sie bequem den Kopf zum Wasserspiegel senken können. Müssen sie zum Trinken den Hals stark biegen, z.B. wenn sie auf dem Rand eines relativ kleinen Wassergefäßes sitzen, so wird oft nur der Oberschnabel in die Flüssigkeit getaucht. Wird hingegen der Hals extrem gestreckt gehalten, so liegt der Schnabel viel flacher zum Wasserspiegel, so daß der Unterschnabel vollständig, der Oberschnabel hingegen nur mit der Spitze ins Wasser getaucht wird. Aus allen untersuchten Psittaci-Gruppen wurden Individuen kopfhängend beim Trinken beobachtet und gefilmt. Dabei änderte sich der typische Trinkvorgang nicht, allerdings floß bei allen, außer bei den Loriinae, nachträglich wieder etwas Wasser aus dem Schnabel heraus, wenn sie nach dem Schlucken in der gleichen Lage verblieben.

Die Eintauchtiefe des Schnabels beim Trinken variiert etwas. Eine Abhängigkeit der Eintauchtiefe von der Stärke des Durstes, wie Goodwin (1965) sie für Tauben erwähnt, ist aber nicht offensichtlich. Einen Einfluß dürften die relative Höhe des Wasserspiegels zum trinkenden Versuchstier sowie individuelle Eigenheiten ausüben.

Die Dauer einer Trinkphase (vom Moment der Berührung des Wassers mit dem Schnabel bis zum Kopfheben) hängt stark vom Grad des Durstes und der Vertrautheit des Versuchstieres ab. Das Trinken erfolgt meist in mehreren aufeinanderfolgenden Trinkphasen. Die Anzahl der Trinkphasen steigt mit dem Trinkbedürfnis des Individuums.

Während des Trinkens lassen sich zwei Formen von Zungenbewegungen unterscheiden. Die eine tritt nur gelegentlich auf, vorzugsweise zu Beginn einer Trinkphase; für sich allein ist sie nur dann zu beobachten, wenn der Trinkvorgang durch eine Störung frühzeitig abgebrochen wird. Bei geöffnetem Schnabel wird dabei die Zunge frei und mehr oder weniger gerade nach vorn gestreckt und ebenso wieder zurückgezogen, ohne an den Gaumen gepreßt zu werden (Psittacinae, s.4.3.2., und Psittichadinae, s.4.4.2.), ohne den Pinsel an der Zungenspitze zu entfalten (Loriinae, s.4.2.2.), oder ohne anschließend mit dem Unterschnabel eine Schöpfbewegung auszuführen (Cacatuinae, s.4.1.2.). Diese Zungenbewegungen sind sehr variabel, sowohl in ihrer Ausführung wie in ihrer Dauer, und dürften für die Flüssigkeitsaufnahme nicht sehr wirkungsvoll sein. Auf diese Weise scheint eine Aufnahme von Wasser nach dem Prinzip des „Zungenbenetzens“ denkbar. Die andere Form der Zungenbewegung ist gruppentypisch, rhythmisch und weitgehend stereotyp.

Schönholzer (1959) konnte die Hauptphase des Trinkvorgangs, in der das Individuum mit dem Wasser in Berührung steht, meist in zwei Phasen unterteilen. Die

„Trinkeinleitung“ unterscheidet sich in der Ablaufgeschwindigkeit oder in der Bewegungsweise vom „Eigentlichen Trinken“, dessen Bewegungen in regelmäßigem Rhythmus erfolgen, und das normalerweise länger dauert.

In Anlehnung an diese Einteilung des Trinkvorgangs können bei den Psittaci die unregelmäßig auftretenden, variablen Zungenbewegungen als „Trinkeinleitung“ und die gruppentypischen, rhythmischen Zungenbewegungen als „Eigentliches Trinken“ verstanden werden. Die Zungenbewegungen der „Trinkeinleitung“ liefern höchstens Hinweise zum Grad der Zungenbeweglichkeit. Das „Eigentliche Trinken“ hingegen kann als charakteristisches Merkmal bestimmter Gruppen der Psittaci verwendet werden und wird deshalb für jede Gruppe eingehend behandelt (4.1.2., 4.2.2., 4.3.2., 4.4.2., 4.5.2.).

3.3. Morphologie

Während bei den Vögeln der Oberflächenstruktur der Zunge stets großes Interesse entgegengebracht wurde, fand die Rhamphothek und Mundhöhle, besonders in funktioneller und vergleichend-morphologischer Hinsicht, eher wenig Beachtung.

In neuerer Zeit aber haben Goodman & Fisher (1962) bei den Anatidae die starke Verknüpfung zwischen Struktur der Rhamphothek und der Ernährungsweise hervorgehoben. Ziswiler (1965) konnte auf Grund der Gaumenstruktur und des Freißverhaltens die verschiedenen Wege aufzeigen, die bei den Oscines zur Ernährung mit enthülsten Körnern geführt haben. Bédard (1969) stellte anhand von Struktur und Form des Schnabel-Zungen-Komplexes die ernährungsbedingte adaptive Radiation innerhalb der Alcidae dar. Burton (1974) diskutierte die Verteilung und die Funktion der Schleimhautpapillen in Mundhöhle und Zunge der Charadriidea.

Bei Papageien wurde bereits früh von verschiedenen Autoren (z.B. Wagler 1832, Finsch 1867, Marshall 1889, Gardner 1925) auf Struktur- und Formunterschiede einzelner Abschnitte des Schnabels und der Zunge aufmerksam gemacht. Meistens aber wurde nur ein Teilaspekt des Schnabel-Zungen-Komplexes bei ausgewählten Formen behandelt. In neuester Zeit hat Holyoak (1973) Oberflächenstrukturen am hörnernten Gaumen und an der Zungenspitze auf ihre Verwendbarkeit als taxonomisches Merkmal für die Papageien geprüft, und Menzel & Lüdicke (1974) haben den histologischen Aufbau und die Wachstumsgeschwindigkeit der Rhamphothek bei Papageien untersucht.

In der vorliegenden Arbeit werden vor allem die oberflächlichen Strukturen der Rhamphothek, der Zunge und der Mundhöhle innerhalb der Papageien vergleichend dargestellt und ihre funktionelle Bedeutung bei der Nahrungs- und Flüssigkeitsaufnahme diskutiert.

Da einerseits einzelne Oberflächenstrukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes bei Papageien wiederholt von verschiedenen Autoren beschrieben und zum Teil unterschiedlich benannt worden sind, andererseits jedoch die meisten morphologischen Merkmale in dieser Arbeit erstmals vergleichend dargestellt werden, ist es notwendig, viele der verwendeten Begriffe zuerst zu definieren. Von früheren Autoren geprägte Begriffe wurden möglichst übernommen, besonders wenn sie sich auf die spezifischen Verhältnisse bei Papageien beziehen. Die Übernahme von morphologischen Bezeichnungen anderer Vogelordnungen impliziert jedoch nicht die Homologisierung der gleich benannten Strukturen und Merkmale. Gleichzeitig mit der Definition der Begriffe soll die Lagebeziehung der beschriebenen Strukturen zum Skelett- und Muskelsystem hergestellt werden.

3.3.1. Gaumen

(Abb. 6, 11, 19, 20, 24, 29, 33)

Unter dem Gaumen versteht man allgemein die dorsale Begrenzung, d.h. das Dach, der Mundhöhle bzw. der Schnabelhöhle. Bei Vögeln werden zwei Abschnitte des Gaumens unterschieden, nämlich der hörnerne oder Horngaumen als Teil der Rhamphothek und der weiche Gaumen mit schleimhautbedeckter Oberfläche.

Der Horngaumen wird vollständig vom Oberschnabelknochen (= knöcherner Gaumen) unterlagert und läßt sich wiederum in zwei Abschnitte gliedern: die apikale Feilkerbenfläche und die caudale Gaumenplatte. Die Feilkerbenfläche hat ihren Namen von ihrer meist mit Feilkerben (Finsch 1867 u.a.) modellierten Oberfläche. Diese Feilkerben sind Stufen, die dadurch entstehen, daß die hintereinander stehenden Hornplatten unterschiedlicher Härte von der Unterschnabel-Schneide verschieden stark abgetragen werden (Homberger & Ziswiler 1972). Die Feilkerben können quer, gebogen oder gewinkelt verlaufen (Abb. 7). Im letzteren Fall ist die Spitze des Winkels immer caudal gerichtet. Die Feilkerbenfläche ist schräg caudo-ventral gerichtet und findet ihre caudale Begrenzung im Quervorsprung (Wagler 1832, Finsch 1867, Stresemann 1934), der meist eine deutliche Stufe bildet („Hauptstufe“ Menzel & Lüdicke 1974) (Abb. 5A). Die entsprechende Lage des Quervorsprungs wird auf dem knöchernen Gaumen durch eine Knochenleiste markiert. Die Gaumenplatte beginnt beim Quervorsprung und endet genau am caudalen Rand des knöchernen Gaumens. Ihre Oberfläche kann durch Gaumenleisten modelliert sein.

Als Übergang zwischen Horngaumen und weichem Gaumen ist die Verbindungshaut ausgebildet, die für einzelne Papageien-Gruppen typisch ist (Abb. 6, 11, 20), aber bei anderen fehlt.

Der weiche Gaumen beginnt mit dem unpaaren Gaumen („palatal cushion“ Evans 1969), der apikal vom Limen begrenzt wird. Das Limen ist ein mehr oder weniger deutlich abgegrenzter Wulst, der unmittelbar an die Gaumenplatte oder Verbindungshaut anschließt. Der unpaare Gaumen wird seitlich von den Gaumenlappen eingefaßt. Diese sitzen den Ventralanten der Ossa palatina auf. Oral sind sie mit derselben Schleimhaut wie der unpaare Gaumen überzogen, und ihre Ventralränder stellen eine Fortsetzung des Limen dar. Die Querfalte („V-förmige Rinne“ Feder 1969) trennt den unpaaren Gaumen von der Choanenregion ab.

Die Choanenregion unterscheidet sich vom unpaaren Gaumen in der Beschaffenheit der Schleimhaut. Sie liegt zwischen den senkrecht gerichteten Ossa palatina und reicht bis zur Infundibularspalte. An der Choanenregion kann ein apikaler und ein caudaler Abschnitt unterschieden werden. Der apikale Abschnitt ist unpaar und weist oft Mündungen der Choanendrüsen auf. Der caudale Abschnitt wird von den Choanenfalten gebildet, die die Choanenspalte einfassen. Die Choanenfalten liegen horizontal und teilen die Mundhöhle in eine obere Etage („Orbitalmulde“ Stresemann 1934) und eine untere Etage (eigentliche Mundhöhle). Der Abstand zwischen dem Dach der Orbitalmulde und den Choanenfalten verringert sich nach hinten. Der Rand der Choanenfalten ist meist mit Papillen besetzt (Choanenrandpapillen). Die in den Choanenfalten eingebetteten Choanendrüsen münden entlang den Choanenfaltenrändern dorsal der Choanenrandpapillen. Die Choanenfalten tragen an ihrem caudalen Ende eine Gaumenpapillenreihe (Heidrich 1908, Schwarze 1966, Feder 1969). Die Choanenregion und ihre morphologischen Merkmale wurden bisher ziemlich uneinheitlich benannt. Deshalb wurden die Namen so gewählt, daß sie die Beziehungen der betreffenden Struktur zur Choanenspalte unterstreichen. Auch ist die Choanenregion, zumindest bei den Papageien, eindeutig und klar abzugrenzen.

Das nach caudal anschließende Rachendach (Heidrich 1908; „roof of the pharynx“ Evans 1969) ist mit konischen Papillen bestreut und wird von der Gaumendrüse unterlagert. Diese umgibt die Infundibularspalte mit zwei apikalen Schenkeln. Eine Rachenpapillenreihe (Heidrich 1908, Stresemann 1934, Schwarze 1966, Schummer 1973) markiert die Grenze zum Oesophagus.

3.3.2. Unterschnabel

(Abb. 5, 10, 18, 28, 32)

Der Unterschnabel ist löffel- bis kohlschaufelartig geformt. Die Rhamphothek beginnt an der Unterschnabelwurzel. Der Dillenwinkel wird von den beiden median zusammenstoßenden Unterkieferästen gebildet und ist bei den Papageien bogenförmig. Er schneidet die Unterschnabelwurzel unterschiedlich tief aus. Die Kinnhaut, die an die Unterschnabelwurzel anschließt, zieht über den Knochenrand des Dillenwinkels hinweg auf die Dorsalseite des Unterkieferknochens (=

rhamphothekenfreier Abschnitt der Unterkiefersymphyse). Die Kinnhaut zieht auch seitlich an den Unterkieferästen nach oben, so daß die für die meisten Papageien typische „Kinnhöhle“ entsteht.

An der Unterschnabelaußenseite kann man meist die Frontalfläche von den Seitenflächen unterscheiden (Abb. 5C). Die Frontalfläche zieht vom Dillenwinkel zur Unterschnabelschneide. Die Profillinie der Frontalfläche wird als Gonys bezeichnet (s. Lucas & Stettenheim 1972). Nach hinten geht die Unterschnabelschneide (Moller 1932) in die Seitenränder über, von denen sie meist durch einen mehr oder weniger deutlichen Ausschnitt abgesetzt ist.

Die Unterschnabelinnenseite (Abb. 5B, 10B) wird caudal von der Rhamphothekenwurzel begrenzt, an die sich unmittelbar die Schleimhaut der Zungenunterseite (Zungenwurzel) anschließt.

3.3.3. Zunge

(Abb. 8, 13, 14, 15, 21, 22, 23, 25, 26, 30, 34)

Die Zunge ist entlang der Rhamphothekenwurzel mit dem Unterschnabel verbunden (Zungenwurzel). Ein häutiger Mundhöhlenboden ist bei den Psittaci nicht ausgebildet. Die Zungenunterseite ist von einer dehnbaren Schleimhaut mit intensiver Querfältelung überzogen (Abb. 8B, 14, 23). Der unter der Schleimhaut gelegene M.genioglossus entspringt unmittelbar hinter der Rhamphothekenwurzel (Abb. 5B, 10B). Auf mittlerer Zungenlänge, jederseits des M.genioglossus, befindet sich eine Mündung der Unterzungendrüse (Abb. 8B). Der Nagel besteht aus festem, meist pigmentiertem Horn und umgibt die Ventralseite der Zungenspitze. Der Übergang von der Schleimhaut zur Nagelwurzel ist scharf. Vor dem Apikalrand des Nagels ist oft ein Schleimhautrand an der Zungenspitzenunterseite zu erkennen.

Auf der Dorsalseite kann man die Zunge sowohl funktionell als auch morphologisch in mehrere Abschnitte unterteilen. Die meisten Bezeichnungen wurden von Greschik (1917) und Stresemann (1934) übernommen.

Der Zungenkörper reicht vom Vorderrand der Zungenspitze bis zum Zungenflügelwinkel. Am Zungenkörper lassen sich zwei Teile unterscheiden: die Zungenspitze und der Zungenrücken. Die Zungenspitze ist bei den verschiedenen Gruppen spezifisch ausgebildet und reicht caudal ungefähr bis gegenüber der Nagelwurzel. Seitlich wird die Zungenspitze vom Nagel umfaßt. Meist ohne scharfe Grenze geht die Zungenspitze nach hinten in den Zungenrücken über, der sich am Zungenflügelwinkel in die paarigen Zungenflügel teilt. Auf dem Zungenrücken befinden sich die Mündungen der paarigen Zungendrüse. Die Zungenflügel werden durch eine querverlaufende Reihe von Zungenpapillen in einen apikalen und einen caudalen Abschnitt geteilt. Der apikale Abschnitt stellt meist

auch auf Grund seiner Schleimhautstrukturierung die Fortsetzung des Zungenrückens dar; die Schleimhautoberfläche des caudalen Abschnitts aber weicht deutlich davon ab und trägt oft nach hinten gerichtete, konische Papillen. Die Zungenflügel laufen caudal in eine Schleimhautfalte aus, die in Verbindung mit dem Wulst des Unterkieferdrüsenkörpers steht.

Der Zungengrund beginnt am Zungenflügelwinkel und endet vor der Larynxspalte. Er wird von den Zungenflügeln teilweise überdeckt und von der unpaaren Zungendrüse ausgefüllt.

Die Larynxplatte („laryngeal prominence“ Evans 1969) zieht vom Vorderende der Larynxspalte nach hinten. Sie ist mit konischen Papillen besetzt. Die Grenze zum Oesophagus ist meist durch eine papillenbesetzte Falte markiert. Die Ränder der Larynxspalte werden von den Stellknorpeln (Cartilagine aerytaenoideae) gebildet.

3.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Papageien zeigen einen auffallend kurzen Schnabelwinkel (Abb. 5B, 10A, 18, 28, 32), dafür erweist sich die Haut am Mundwinkel als sehr dehnbar beim Öffnen des Schnabels. Bei normalem Schnabelschluß (Okklusion) trifft die Unterschnabelschneide genau auf den Quervorsprung.

Unter Mundhöhle verstehe ich den ganzen Raum von der Zungenspitze bis zum Beginn des Oesophagus, ohne zwischen Mundhöhle, bzw. Schnabelhöhle, einerseits und Schlundkopfhöhle (Pharynx) andererseits zu unterscheiden (vergl. dazu Heidrich 1908, Lucas & Stettenheim 1972, Schummer 1973).

In Ruhestellung füllt die Zunge den Unterschnabel größtenteils aus; der Vorderrand reicht bis zur Unterschnabelschneide, und der Zungenflügelwinkel liegt ungefähr auf der Höhe des Schnabelwinkels. Der Zungenkörper paßt in der Breite immer genau in den unpaaren Gaumen und wird seitlich von den Gaumenlappen eingefaßt.

Der gesamte weiche Gaumen (ohne Verbindungshaut) ist ungefähr so lang wie Zunge und Larynxplatte zusammen. Weicher Gaumen und Zungen-Larynx-Komplex sind aber etwas gegeneinander versetzt, so daß die Zungenspitze gegenüber der Gaumenplatte und die Larynxspalte gegenüber dem hinteren Teil der Choanenspalte zu liegen kommt. Die Rachenpapillenreihe liegt deshalb weit hinter der Larynxpapillenreihe.

3.3.5. Speicheldrüsen

Hier soll nur kurz auf die Speicheldrüsen der Papageien eingegangen werden; eine ausführliche Behandlung würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Andererseits tragen sie maßgeblich an der Ausgestaltung der Mundhöhle und Zunge bei und sind makroskopisch, zumindest an ihren Mündungen, leicht zu erkennen. Kennzeichnend für die Speicheldrüsen der Papageien ist der Zusammenschluß von mehreren Einzeldrüsen zu kompakten Drüsenpaketen. Um der Gefahr einer unzutreffenden Homologisierung zu entgehen (vergl. Ziswiler & Farner 1972), sollen hier nur Bezeichnungen verwendet werden, die sich auf die topographische Lage der Drüsen beziehen.

An der Choanendrüse können zwei Portionen unterschieden werden. Die vordere Portion beginnt unmittelbar nach dem Horngaugen und unterlagert den unpaaren Gaumen und den unpaaren Abschnitt der Choanenregion. Sie mündet auf dem unpaaren Abschnitt der Choanenregion oder im Choanwinkel (Abb. 11, 19, 24A, 29). Die hintere Portion ist in den Choanenfalten eingebaut und reicht, makroskopisch von der vorderen Portion nicht abgrenzbar, bis zur Gaumenpapillenreihe. Ihre Mündungen befinden sich entlang den Rändern der Choanenfalten, dorsal der Choanenrandpapillen, so daß sich das Sekret nicht direkt in die Mundhöhle ergießt, sondern in die Orbitalmulde. Diese Speicheldrüse wird in den Arbeiten von Greschik (1917) und Feder (1969) behandelt.

Die Gaumendrüse nimmt fast das ganze Rachendach ein. Der Rand des Drüsenkörpers ist unter der Schleimhaut leicht zu erkennen. Die paarig angelegten Drüsenteile gehen median ineinander über. Die Mündungen sind vor allem seitlich der Infundibularspalte und im vorderen Bereich des ganzen Drüsengebietes konzentriert. Sowohl Greschik (1917) als auch Feder (1969) weisen auf eine paarige Speicheldrüse hin, die die Infundibularspalte umgibt.

Die paarige Zungendrüse mündet meist mit je einer Öffnung auf dem Zungengrund. Die Ausdehnung des Drüsenpakets ist unter der Schleimhaut nicht zu erkennen. Diese Drüse wird von Gadow (1891) „große Drüse der Zunge“ und von Feder (1969) „craniale, obere Zungendrüse“ genannt, sowie von Giebel (1858) erwähnt.

Die unpaare Zungendrüse befindet sich auf dem Zungengrund. Die Mündungen (eine bis mehrere) liegen etwas erhöht und sind teilweise von den Zungenflügeln bedeckt. Von Greschik (1917) wird sie „obere Zungendrüse“ und von Feder (1969) „caudale, obere Zungendrüse“ genannt. Evans (1969) und Giebel (1858) erwähnen das Vorhandensein dieser Drüse, ohne sie zu benennen.

Die Unterkieferdrüse ist die auffälligste Speicheldrüse der Papageien. Das vertikal stehende Drüsenpaket liegt dem Zungenkörper mehr oder weniger eng an und flankiert teilweise den Larynx (Abb. 25B). Sein ventraler Rand ist oft auf die Zungenunterseite umgeschlagen. Auf der dorsalen Seite sind eine bis mehrere Mündungen in einer Reihe angeordnet. Die Unterkieferdrüse wurde von mehre-

ren Autoren beschrieben. Greschik (1917) und Feder (1969) bezeichnen sie als „untere Zungendrüse“. Giebel (1858) und Nitzsch (1859) erwähnen sie; Gadow (1891) nennt sie „Folliculi linguales“.

Die Unterzungendrüse befindet sich auf der Unterseite der Zunge und wird ventral vom *M.genioglossus* und von der Pars anterior des *M.mylohyoideus anterior* (Mudge 1903) bedeckt. Sie ist paarig angelegt und median verwachsen. Die so entstandene einheitliche Drüse gibt latero-apikal je einen langen Ausführungsgang ab, der auf der Zungenunterseite unmittelbar neben dem *M.genioglossus* mündet (Abb. 8B, 25B). Die Unterzungendrüse wird offensichtlich leicht übersehen, zumal ihre Mündungen meist in den Querfältelungen der Schleimhaut verborgen sind. Nur Giebel (1858) und Mudge (1903) scheinen diese Drüse gekannt zu haben.

3.3.6. Schnabelpapillen

Der Hornüberzug des Schnabels (Rhamphothek) wird von lebendem Gewebe unterlagert, das aus dem Corium mit Blutgefäßen und Herbstschen Tastkörperchen und der unverhornten Epidermis besteht. Dieses lebende Gewebe kann fingerförmige Fortsätze ausbilden, sog. Schnabelpapillen, die sich in die Hornschicht einsenken. Die Schnabelpapillen enthalten ebenfalls Blutkapillaren und Herbstsche Tastkörperchen, aber ihre Epidermis bildet ein spezielles „Papillenhorn“, das meist an der Oberfläche der Hornschicht mündet (vgl. auch Goujon 1869, zitiert nach Stresemann 1934; Lüdicke 1940; Menzel & Lüdicke 1974).

Die größten und längsten Schnabelpapillen befinden sich am Rand der Feilkerbenfläche, an der Oberschnabelspitze und an der Unterschnabelschneide (vergl. Abb. 2 und 3). Diese wurden bereits im vorigen Jahrhundert bei Embryonen oder bei älteren Exemplaren nach Wegmazerierung der Hornschicht beschrieben, nämlich bei *Psittacula krameri* (Saint-Hilaire 1820, zitiert nach Blanchard 1860), *Cacatua roseicapilla* und *C.haematuropygia* (Blanchard 1860), *Forpus* (Fraise 1879, zitiert nach Ihde 1912), *Melopsittacus* (Blanchard 1860; Braun 1880, zitiert nach Gadow 1891; Gardiner 1885; Ihde 1912), *Nymphicus* (Marshall, zitiert nach Gadow 1891), *Ara macao* (Nitzsch 1862), *Amazona*, *Psittacus*, *Cacatua alba* (Gadow 1891). Die Mündungen dieser Papillen sind an der Oberfläche auch stets deutlich zu erkennen (z.B. Abb. 5B, 6A, 7, 10B, 12). Entlang der Feilkerbenfläche und an der Oberschnabelspitze werden sie stets schräg angeschliffen, so daß sie einen längsovalen Querschnitt zeigen. An der Unterschnabelschneide ist die Lage und die Form der Schnabelpapillenmündungen oft gruppentypisch. Wenn die Schnabelpapillen direkt auf der Unterschnabelschneide münden, werden sie quer angeschliffen und weisen einen rundlichen bis breitovalen Querschnitt auf, münden sie hingegen auf der lingualen Seite der Unterschnabelschneide, so ist ihr Querschnitt durch den schrägen Anschlag meist längsoval.

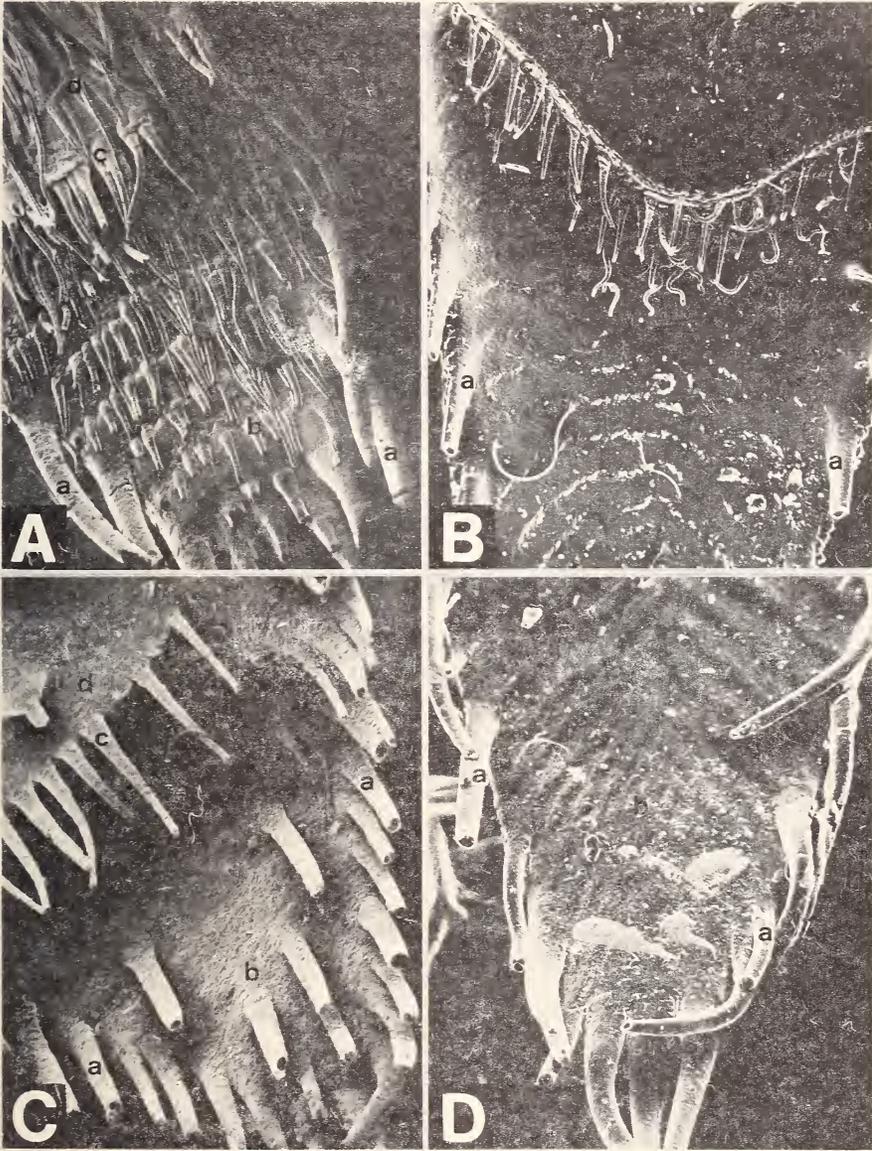


Abb. 2: Replikat des lebenden Gewebes unter der Rhamphotheke, Horngaumen; A *Nymphicus hollandicus*, B *Lorius garrulus*, C *Melopsittacus undulatus*, D *Psittacula longicauda*. a Schnabelrandpapilien, b Feilkerbenfläche, c Quervorsprung, d Gaumenplatte. REM-Aufnahmen, Vergr. 16x.

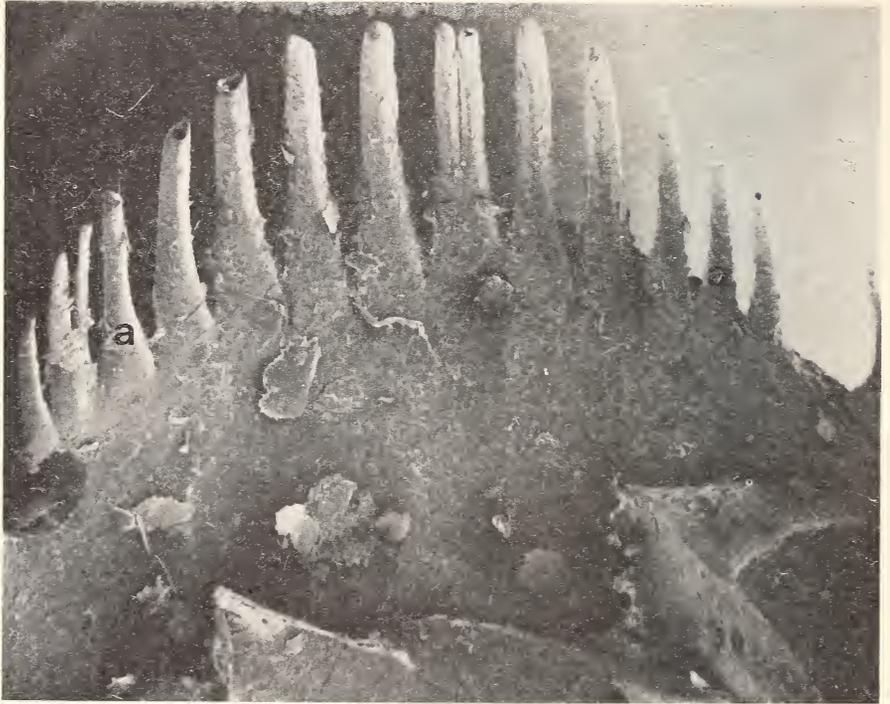


Abb. 3: Replikat des lebenden Gewebes unter der Rhamphotheke, Unterschnabelschneide (*Neophema elegans*). a Schnabelpapillen. REM-Aufnahme, Vergr. 22,4x.

Auch das lebende Gewebe, das die Feilkerbenfläche, den Quervorsprung und die Gaumenplatte unterlagert, zeigt verschiedene Differenzierungen, die oft gruppentypisch sind, z.B. Leisten oder in Querreihen oder unregelmäßig angeordnete Papillen, die aber deutlich kleiner sind als die Randpapillen (Abb. 2A).

4. ERGEBNISSE, SPEZIELLER TEIL

4.1. Cacatuinae

4.1.1. Nahrung und Fressen

Die Cacatuinae können im Vergleich zu den meisten übrigen Papageien als ausgesprochen granivor bzw. nucivor bezeichnet werden, denn obwohl sie auch Früchte, Beeren, Blüten, Insekten und Larven aufnehmen (Porsch 1927, Bravery 1970, Forshaw 1969, 1973), ernähren sie sich hauptsächlich von Samen und Nüssen. Einzig *Calyptorhynchus funereus funereus* hat sich auf Insektenlarven spezialisiert (Forshaw 1969, 1973).

Auch in Gefangenschaft läßt sich feststellen, daß Kakadus vor allem Samen und Nüsse fressen und sogar nach längerer Eingewöhnung relativ wenig andere Nahrung aufnehmen. Während der Jungenaufzucht neigen sie aber dazu, etwas mehr Früchte und Gemüse zu fressen (vergl. auch O'Connor 1972). *Nymphicus* ist ein ausgesprochener Grassamenfresser, der in seiner Diät den ebenfalls steppenbewohnenden *Platycercini* gleicht (s. 4.3.1.1.).

Samen werden vor dem Verschlucken in der für die Psittaci üblichen Weise geschält (s.3.1., Abb. 1). Die Vorgänge bei der Samenbearbeitung sind an Kakadus besser zu verfolgen als bei den übrigen Psittaci, weil der Quervorsprung weit auf die Feilkerbenfläche übergreift und seitlich nicht vom Oberschnabelrand verdeckt wird (Abb. 5A). Nach dem Schälen werden die Kerne in kleinere Stückchen zerbissen, die mit der Zungenspitze nach hinten befördert werden. Die Bewegungsweise der Zunge läßt sich am besten bei *Probosciger aterrimus* verfolgen, bei dem dank dem weiten Mundhöhleneingang und der relativ kleinen Zunge, sowie der großen Lücke, die auch bei normaler Okklusion zwischen Ober- und Unterschnabelrand besteht, die Vorgänge beim Fressen bis zum Larynx verfolgt werden können. Dabei wird eine Nuß zunächst zwischen Unterschnabelschneide und Quervorsprung eingeklemmt. Die Zungenspitze tastet die Oberfläche der Nuß ab und dreht sie, bis sie eine Nahtstelle in der Schale findet. Darauf wird diese Nahtstelle auf die Unterschnabelschneide gebracht, die sich dann in die Nuß gräbt; die Zungenspitze hebt die mundhöhlenseitigen Schalenstücke ab und wirft sie aus dem Schnabel. Während der teilweise freigelegte Kern zwischen Ober- und Unterschnabel festgehalten wird, greift die muldenartig vertiefte Zungenspitze ins Innere der Nuß und befördert kleine Stückchen hinter die Zungenflügel auf die Larynxplatte. Dort werden zuerst mehrere Stücke gelagert, bevor sie gesamthaft geschluckt werden. Man erhält den Eindruck, daß die Zungenspitze wie ein Saugnapf arbeitet.

Die Beschreibung des Freißvorgangs bei *Probosciger* durch D'Ombrain (1933) stimmt weitgehend mit meinen Beobachtungen überein. Die in der Sekundärliteratur, z.B. Stresemann (1934), vereinzelt anzutreffende Darstellung des Freißvorgangs von *Probosciger* (Martens 1863, zitiert nach Finsch 1867), derzufolge die Nahrung in der röhrenförmigen Zunge nach hinten gleitet, entspricht aber nicht

den Tatsachen. Außerdem gibt schon Westermann (zitiert nach Finsch 1867) eine zutreffende Beschreibung der Zungenbewegung von *Probosciger* (vergl. auch Wallace 1869).

Das Samenfressen wurde außerdem bei mehreren *Cacatua* spp., sowie bei *Calyptorhynchus* und *Callocephalon* beobachtet (Tab. 1). Die Zungenbewegung stimmt mit derjenigen von *Probosciger* überein. Allerdings konnte nicht eindeutig festgestellt werden, ob vor dem Schlucken zuerst mehrere Nahrungsstücke auf der Larynxplatte gelagert werden oder ob jedes Stück einzeln geschluckt wird.

Das beobachtete Individuum von *Callocephalon* zeigte eine Vorliebe für Mehlwürmer. Diese wurden einzeln zwischen Oberschnabelspitze und Unterschnabelschneide gefaßt und darauf in den Fuß genommen. Der Wurm wurde senkrecht gehalten und in 3 bis 4 Bissen mitsamt dem Chitinpanzer gefressen. Diese Beobachtung stimmt in auffallender Weise mit derjenigen von Simpson (1969, zitiert nach Forshaw 1969) an *Calyptorhynchus funereus* überein.

4.1.2. Trinken

4.1.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 4)

Der Schnabel wird im Verlaufe des Kopfsenkens geöffnet. Während des Trinkens ist der Oberschnabel meist bis ungefähr zum Quervorsprung eingetaucht. Der Unterschnabel wird bis zum Dillenwinkel schräg in die Flüssigkeit gehalten, so daß die Frontalfläche fast waagrecht liegt. Die Zunge ist anfangs noch nicht sichtbar. Nun wird die Zungenspitze bis zur Unterschnabelschneide, selten etwas darüber hinaus, nach vorne gestreckt, ohne den Gaumen zu berühren. Anschließend wird der Zungenkörper etwas angehoben, sowie die Zungenspitze leicht nach ventral abgelenkt, und in dieser Stellung zurückgezogen (Abb. 4/8). Ab und zu wird die Zunge in der gleichen Stellung, wie sie nach vorn gebracht wurde, d.h. ohne vorheriges Anheben, nach hinten-unten zurückgezogen. In einer einzelnen Trinkphase werden immer nur wenige (1 bis 3) Zungenbewegungen ausgeführt, die durchschnittlich $2/64$ bis $3/64$ sec dauern (vergl. Tab. 16). Während des Trinkens bewegt sich der Schnabel praktisch nicht.

Vor dem Heben des Kopfes bleibt die Zunge während mindestens $4/64$ sec vollständig zurückgezogen, wobei sich der Schnabel zu schließen beginnt (Abb. 4/9 — 4/12). Noch während der Schnabel im Wasser ist, wird der Kopf nach hinten gekippt und gleichzeitig rasch gehoben, so daß der Unterschnabel mit vollständig zurückgezogener Zunge Flüssigkeit aufschöpft, wobei stets etwas Wasser herausschwappt (Abb. 4/14 — 4/16).

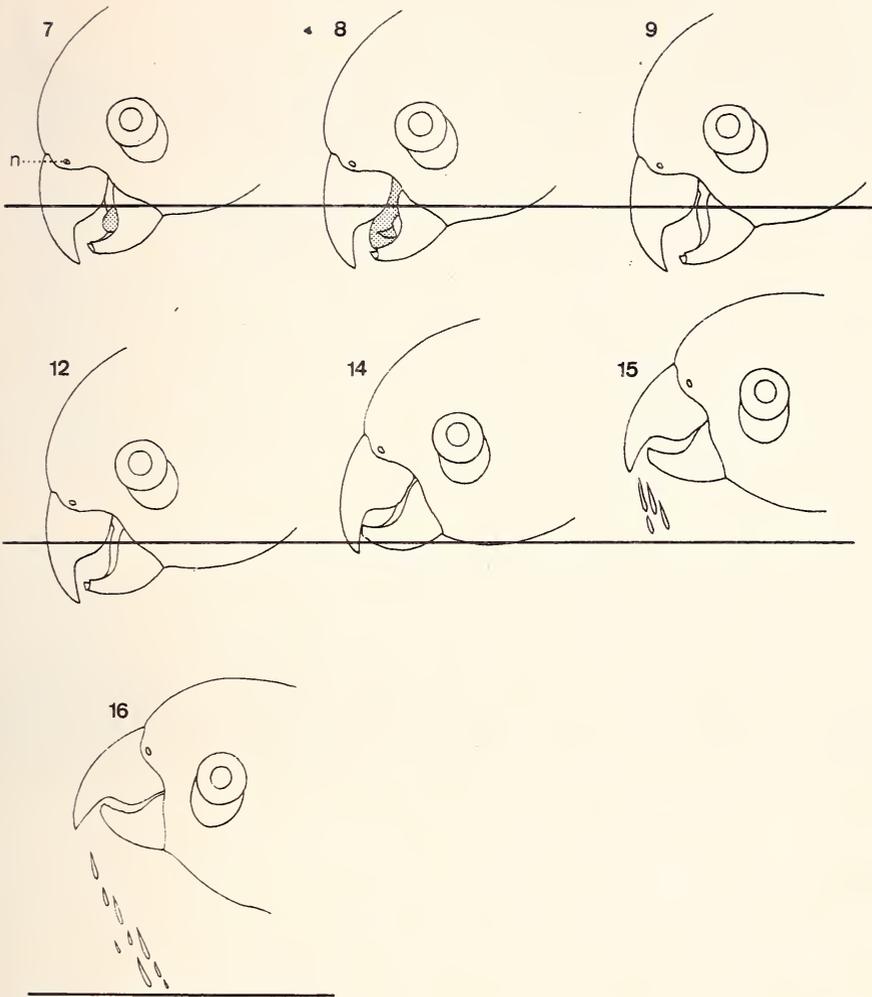


Abb. 4: Trinken der Cacatuinae (*Cacatua sanguinea*). 7—16: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder einer Trinkphase, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; n Nasenloch.

Trinkt ein Kakadu, indem er kopfunten hängt, so hebt er am Ende jeder Trinkphase den Kopf stark nach hinten zum Schlucken. Beim erneuten Kopfsenken fließt aber wieder etwas Wasser aus dem Schnabel heraus.

4.1.2.2. Funktionelle Interpretation

Die Flüssigkeitsaufnahme der Kakadus erfolgt offensichtlich vor allem durch Schöpfen mit dem Unterschnabel. Dieser wird dabei tief in die Flüssigkeit getaucht und mehr oder weniger waagrecht gehalten. Beim anschließenden Kopfhoben wird Wasser mit dem Unterschnabel aufgeschöpft.

Obwohl die Zunge während des Schnabeleintauchens bewegt wird, scheint sie bei der Flüssigkeitsaufnahme eine untergeordnete Rolle zu spielen. Da in den meisten Fällen die Zungenspitze beim Zurückziehen ventral abgebogen wird, ist ein Schöpfen von Flüssigkeit mit der muldenförmigen Zungenspitze kaum möglich. Ein Abschlucken der Flüssigkeit zwischen Zunge und Gaumen wie bei den Psittacinae (s. 4.3.2) erscheint unwahrscheinlich, da nie beobachtet werden konnte, daß während des eigentlichen Trinkens die Zunge an den Gaumen gelegt wurde. Zudem befindet sich am Gaumen der Kakadus ein tiefer quervergerichteter Einschnitt, bedingt durch die starke Abwinkelung zwischen Gaumenplatte und Verbindungshaut (s. 4.1.3.1.), so daß sich die kurze, schmale Zunge nicht gleichmäßig an den Gaumen legen könnte.

Schönholzer (1959) führt an, daß Kakadus Flüssigkeit durch Kopfhoben schlucken, und kommt aber zum Schluß, daß die Zunge eine wichtige Rolle beim Trinkvorgang spiele; sie beruft sich dabei auf Poulsen (1953), der die beim Trinken ausgeführten Zungenbewegungen mit dem Lappen der Hunde vergleicht. Seine Aussagen gründen aber auf Beobachtungen nicht näher bezeichneter Papageien, möglicherweise von Angehörigen der Psittacinae, bei welchen die Zunge im Gegensatz zu den Cacatuinae tatsächlich eine wichtige Funktion beim Trinkvorgang ausübt (s.4.3.2.).

4.1.3. Morphologie

4.1.3.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 2A, 5A, 6, 7A)

Das Horn der Schnabelaußenseite ist ziemlich matt und mit Längsrinnen und -leisten strukturiert. In der Nähe der Ränder und der Spitze zeigt das Oberflächenhorn Abschlüpfungen. Bei *Cacatua* ist das Culmen sehr breit (Abb. 6B), weshalb auch die Spitze breiter und gerundeter ist als bei den übrigen Psittaci, hingegen ist das Culmen von *Nymphicus* schmal. Zwischen dem Seitenrand der Feilkerbenfläche und dem Seitenrand der Gaumenplatte befindet sich ein tiefer, fast rechtwinkliger Zahnausschnitt (Abb. 5A). Bei *Cacatua* ist der Oberschnabelzahn hoch, stumpf und befindet sich ungefähr in der Mitte zwischen Zahnausschnitt und Schnabelwurzel. Deshalb erscheint der Seitenrand der Gaumenplatte in der Lateralansicht bogenförmig. Bei *Nymphicus* ist der Zahn weniger hoch und näher dem Zahnausschnitt gelegen, so daß hier der Seitenrand der

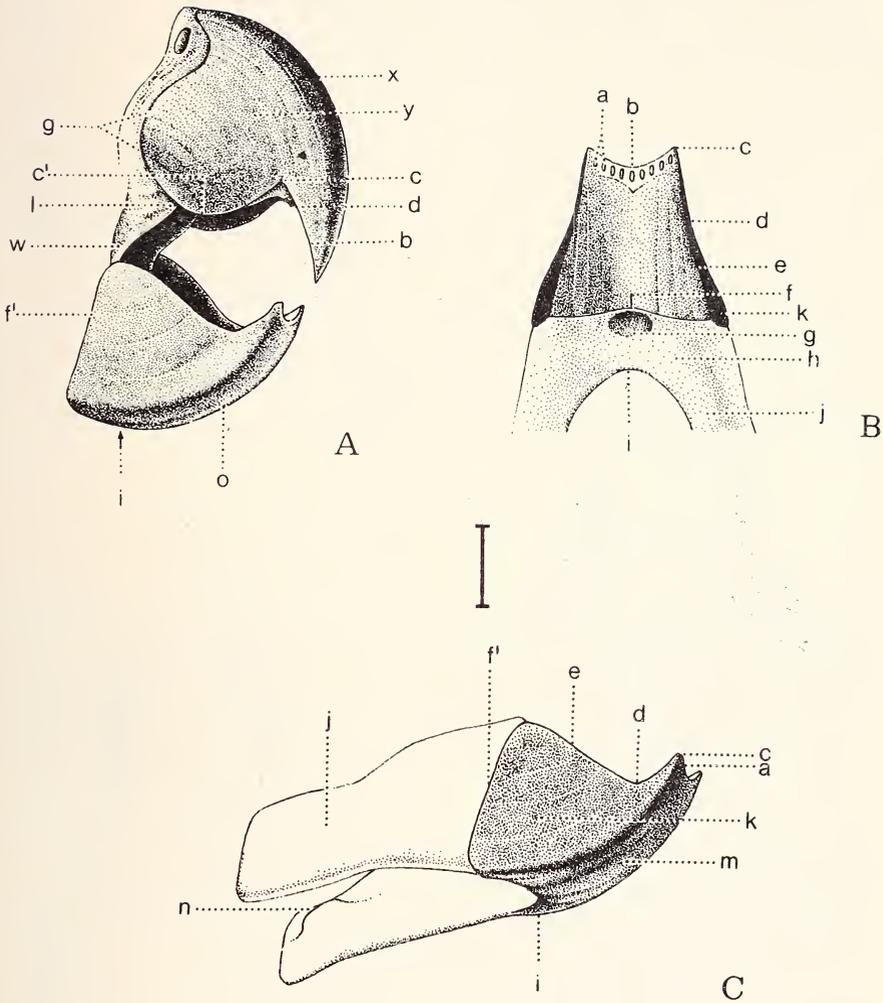


Abb. 5: *Cacatua sulphurea*. — A Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht. b Feilkerbenfläche, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, f' Unterschnabelwurzel, g Oberschnabelwurzel, i Dillenwinkel, l Andeutung des Gaumenlappens, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Oberschnabelaußenseite. — B Unterschnabel, Dorsalansicht; C Unterschnabel, Ventrolateralansicht. a Mündungen der Schnabelpapillen, b Unterschnabelschneide, c seitliche Ecke der Unterschnabelschneide, d Ausschnitt zwischen Seitenrand und Unterschnabelschneide, e Unterschnabelseitenrand, f Rhamphothekenwurzel, f' Unterschnabelwurzel, g Mulde für den Ursprung des *M.genioglossus*, h rhamphothekenfreier Abschnitt der Unterkiefersymphyse, i Dillenwinkel, j Unterkieferast, k Seitenfläche, m Frontalfläche, n Unterkiefergelenk. — Maßeinheit: 10 mm.

Gaumenplatte weitgehend geradlinig verläuft. Der Oberschnabelrand ist scharfkantig und umfaßt als hohe, schmale Wand Gaumenplatte und Verbindungshaut (Abb. 6B). Erst in der Nähe der Schnabelwurzel biegt er dorsal ab und verbreitert sich leicht (Abb. 5A).

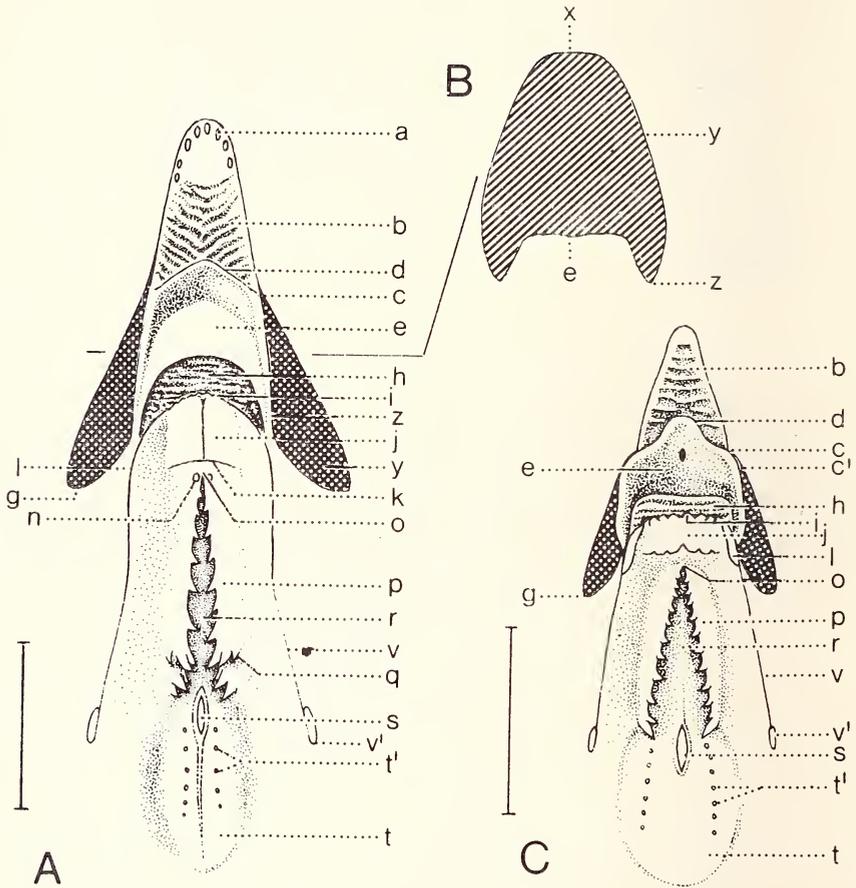


Abb. 6: A—B *Cacatua sulphurea*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel; C *Nymphicus hollandicus*, Gaumen. a Mündungen der Schnabelpapillen, b Feilkerben, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, g Rhamphothekenwurzel, h Verbindungshaut, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, n apikalste Mündungen der Choanendrüse, o Choanewinkel, p Choanenfalten mit Randpapillen, q Andeutung der Gaumenpapillenreihe, r Choanenspalte, bzw. Orbitalmulde, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Die Feilkerben sind deutlich ausgebildet. Die ersten Feilkerben nach dem Quervorsprung verlaufen bei *Cacatua* etwas nach apikal abgebogen; weiter apikal sind sie quengerichtet (Abb. 6A, 7A). Bei *Nymphicus* sind sie bilateral symmetrisch und in regelmäßigen Abständen angeordnet (Abb. 6C). Bei *Cacatua* sind sie oft median unterbrochen, oder es schieben sich halbseitige Feilkerben ein. Der Abstand zwischen den Feilkerben beträgt rund 0,5–0,6 mm. Gegen die Spitze hin lösen sie sich nicht in unregelmäßige Erhebungen auf (Abb. 7A), wie bei den meisten übrigen Papageien. Die Feilkerben von *Cacatua* sind apikal schräg abfallend, und ihre Kante ist nicht scharf vorstehend (Abb. 7A). *Nymphicus* hat hingegen höhere Feilkerben (auch absolut gesehen), die apikal steiler abfallen und deren Kante scharf ist.

Das lebende Gewebe unter der Rhamphotheke ist in spezifischer Weise ausgebildet. Jede Feilkerbe wird von einer Reihe fingerförmiger Papillen unterlagert (Abb. 2A). Die Papillen münden auf der Stirnfläche der Feilkerben, weshalb ihre Oberfläche aufgeraut ist. Die vorderen Randpapillen und die Spitzenpapillen sind viel kräftiger entwickelt als die Schnabelpapillen der Feilkerbenfläche (Abb. 2A).

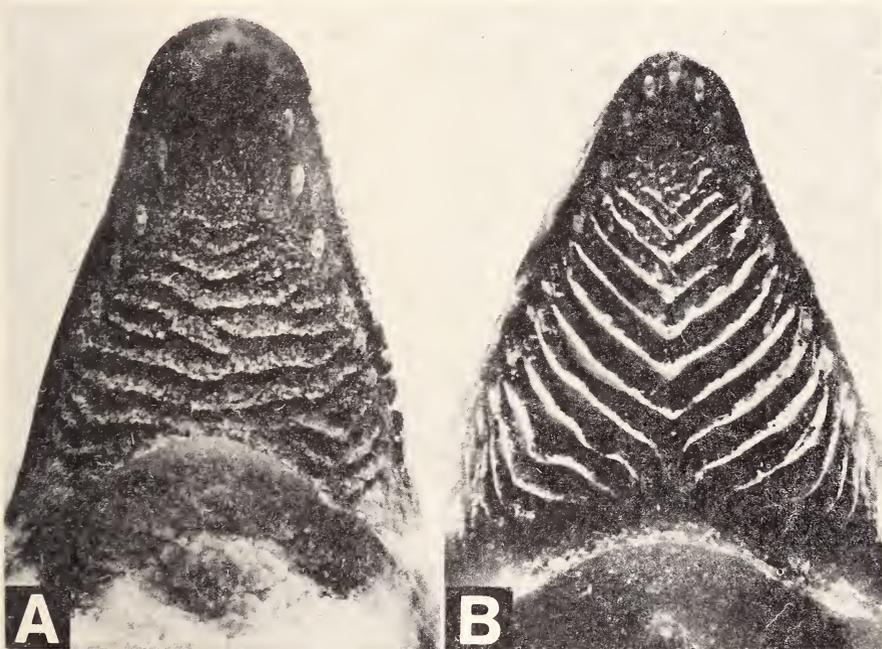


Abb. 7: Feilkerben; A *Cacatua sulphurea*, B *Poicephalus senegalus*. Vergr. 5,6x.

Der Verlauf des Quervorsprungs ist bei *Cacatua* meistens median flachwinklig abgebogen, seltener rund oder median quer. Bei *Nymphicus* verläuft der Quervorsprung median stets quer und führt seitlich schräg nach caudal. Der Quervorsprung reicht bis zum Oberschnabelrand, genau auf der Höhe des Zahnausschnitts. Die Kante des Quervorsprungs geht caudal in den Seitenrand der Gaumenplatte über. Die Stirnfläche des Quervorsprungs steht senkrecht zur Feilkerbenfläche; sehr oft ist sie median an der Basis etwas eingekerbt, so daß die Kante des Quervorsprungs leicht überhängend ist. In der Seitenansicht ist der Quervorsprung deutlich als Stufe auf der Feilkerbenfläche erkennbar (Abb. 5A).

Die Schnabelpapillen, die den Quervorsprung unterlagern, unterscheiden sich in ihrer Form nur unwesentlich von den Schnabelpapillen der Feilkerbenfläche, indem ihre Basis etwas breiter ist (Abb. 2A).

Die Gaumenplatte zeigt eine charakteristische Ausbildung. Das unterlagernde lebende Gewebe weist lange fingerförmige Papillen auf, die dicht und unregelmäßig verteilt sind (Abb. 2A), sich in das Horn der Gaumenplatte einsenken und deren Mündungen auf der Oberfläche erkennbar sind. Der Oberschnabel-Seitenrand wird von einer Reihe Schnabelpapillen unterlagert. Entlang des Quervorsprungs und der Seitenränder ist eine schmale, papillenfremie Zone zu erkennen.

Die Gaumenplatte ist caudal tief eingebuchtet, weist eine hohe Wölbung auf und ist von den steilen, scharfkantigen Seitenrändern eingefaßt. Man kann an ihr zwei Abschnitte unterscheiden. Am apikalen Abschnitt, der ungefähr in der gleichen Richtung liegt wie die Feilkerbenfläche, werden die Schnabelpapillen schräg angeschliffen. Der caudale Abschnitt, der weniger steil liegt, weist fast quergeschliffene Papillennündungen auf. Die Gaumenplatte trägt normalerweise kein Oberflächenrelief. Bei *Nymphicus* befindet sich median, ungefähr auf halber Länge, eine mehr oder weniger deutliche, knopfartige Erhebung, die von einem deutlich abgrenzbaren Schnabelpapillenbündel unterlagert wird. Die Grenze zur Gelenkhaut wird von einem sehr steilen Abschnitt gebildet, der parallel zur Verlaufsrichtung der Schnabelpapillen gerichtet ist, da an ihm keine Mündungen zu erkennen sind.

Der Ansatz der Verbindungshaut ist gegenüber der Gaumenplatte nach dorsal versetzt. Die Verbindungshaut setzt entlang der ganzen caudalen Einbuchtung, d.h. entlang der Rhamphothekenwurzel an. Sie ist aber medioapikal länger als lateral, so daß die Gaumenlappen fast unmittelbar an die Gaumenplatte anschließen. Sie besteht aus einer festen Schleimhaut, die apikal glatt erscheint, nach caudal aber meist Querfältelungen aufweist. Bei gesenktem Schnabel ist sie steil gerichtet und leicht zusammengefältelt, bei angehobenem Schnabel hingegen wird sie gespannt und schräg nach vorne gezogen. Stets wird aber eine Stufe zwischen caudalem Rand der Gaumenplatte und unpaarem Gaumen ausgebildet. Die Länge der Verbindungshaut variiert innerhalb der *Cacatui*nae, wie es sich auch anhand der Lebendbeobachtungen (Tab. 1) feststellen ließ; so ist sie bei *Cacatua sulphurea* sowie bei *Nymphicus* eher kürzer als der unpaare Gaumen, bei *Cacatua goffini* meist länger.

Der weiche Gaumen ist gegenüber dem caudalen Rand der Gaumenplatte deutlich nach ventral versetzt. Der unpaare Gaumen von *Cacatua* wird apikal von einem wulstigen Limen mit flachen, etwas undeutlichen Papillen und caudal von einer halbmondförmigen, deutlichen, aber nur kurzen Querfalte begrenzt. Die glatte Oberfläche des unpaaren Gaumens trägt meist einen medianen Längswulst. Der unpaare Gaumen von *Nymphicus* weist mehrere Eigentümlichkeiten auf (Abb. 6C). Das Limen ist durch eine Reihe regelmäßiger, konischer, apikal gerichteter Papillen markiert. Caudal ist keine Querfalte ausgebildet, so daß sich die Grenze zwischen unpaarem Gaumen und Choanenregion nur anhand der unterschiedlich strukturierten Schleimhaut feststellen läßt. Quer durch den hinteren Teil des unpaaren Gaumens zieht ein Hautkamm, der nach apikal (also umgekehrt zur Querfalte der übrigen Psittaci) eine schmale Falte bildet, und der mit apikal gerichteten, konischen Papillen besetzt ist.

Die Gaumenlappen sind bei *Cacatua* ziemlich flach und von außen kaum als solche zu erkennen. Bei *Nymphicus* aber sind sie dreieckig und hoch.

Die Choanenregion liegt ungefähr in der gleichen Ebene wie der unpaare Gaumen. Die Schleimhaut ist meistens mit verstreuten, feinen Papillen besetzt. Bei *Nymphicus* ist der Papillenbesatz apikal schwächer ausgeprägt. Der unpaare Abschnitt der Choanenregion ist sehr kurz, so daß der Choanenwinkel fast an die Querfalte anschließt. Am Choanenwinkel liegen die Choanenfaltenränder nah beieinander, so daß die vordersten Choanenrandpapillen oft ineinander verzahnt sind. Nach hinten werden die Choanenfalten so schmal, daß sie nur wenig aus der Mundhöhlenseitenwand hervortreten. Eine Gaumenpapillenreihe ist meistens nicht ausgebildet und höchstens durch einzelne Papillen angedeutet, die sich auf Höhe der zweithintersten Choanenrandpapillen befinden. Bei *Cacatua goffini* befindet sich im Choanenwinkel eine unpaare caudal gerichtete Choanenrandpapille. Die Choanendrüsen münden entlang der Choanenfaltenränder. Caudal befinden sich die Mündungen dorsal der Choanenrandpapillen, nach apikal nehmen sie die Zwischenräume zwischen den Choanenrandpapillen ein. Am Choanenwinkel von *Cacatua sulphurea* und *Cacatua moluccensis* sind die vordersten Mündungen oft etwas vergrößert und leicht schräg ventral gerichtet.

Die Gaumendrüse ist bei *Cacatua* kürzer als die Choanenregion, bei *Nymphicus* ungefähr gleich lang. Caudal geht die Gaumendrüsensregion stufenlos in den Oesophagus über. Eine Rachenpapillenreihe ist nicht ausgebildet. Die Mündungen der Gaumendrüse sind in zwei Reihen angeordnet, die jederseits der Infundibularspalte nach caudo-lateral führen. Das caudale Drittel der Gaumendrüsensregion ist frei von Mündungen.

4.1.3.2. Unterschnabel

(Abb. 5)

Der Unterschnabel der Cacatuinae ist mäßig lang, an der Wurzel meistens breiter als apikal und fällt durch eine sehr stark gebogene Gonys auf. Die Frontalflä-

che ist meistens rechtwinkling von den Seitenflächen abgebogen. Die Unterschnabelwurzel wird vom Dillenwinkel meist deutlich ausgeschnitten; eine Kinnhöhle ist stets ausgebildet. Der rhamphothekenfreie Abschnitt der Unterkiefer-symphyse beträgt ein Drittel, seltener ein Viertel der Unterschnabellänge.

Die **U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e** ist sehr scharf, da sie durch die Feilkerbenfläche auch auf der Außenseite angerieben wird. Sie ist nach ventral meistens tief eingeschnitten und endet seitlich in mehr oder weniger spitzen Ecken. Von den Seitenrändern wird sie durch einen fast rechtwinkligen Ausschnitt abgesetzt, dessen Ausprägung jedoch ziemlich variabel ist. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem bis längs-ovalem Querschnitt an der Hornoberfläche. Die Mündungen befinden sich stets auf der Lingualseite der Unterschnabelschneide, wobei sie nicht bis an die Schneidenkante heranreichen.

4.1.3.3. Zunge

(Abb. 8)

Die Zunge ist ziemlich kurz und schmal, so daß sie nicht die ganze Breite des Unterschnabels einnimmt. Der Zungenrücken verbreitert sich deutlich nach hinten.

Die Schleimhaut der **Z u n g e n u n t e r s e i t e** ist derb, runzlig und quergefältelt. Bei *Cacatua goffini* sind manchmal wenige verstreute Papillen zu finden, besonders in der Nähe der Zungenwurzel. Der M.genioglossus ist als kräftiger, paariger Muskelstrang unter der Haut zu erkennen. Die paarigen Mündungen der Unterzungendrüse befinden sich ungefähr auf halber Höhe zwischen Zungenwurzel und Nagelwurzel und liegen gegenüber den Mündungen der paarigen Zungendrüsen (Abb. 8B). Der Drüsenkörper ist meist deutlich aufgetrieben, kurz und reicht caudal nur bis gegenüber dem Larynxspaltanfang.

Die **N a g e l w u r z e l** ist scharf begrenzt. Apikal weist der Nagel einen Abschilferungsrand auf und geht in die Schleimhaut über. Der Schleimhautrand an der Unterseite der Zungenspitze ist fast so lang wie der Nagel und schräg aufwärts abgebogen. Der Nagel umfaßt die Zungenseiten und greift oft etwas auf die Zungenoberseite über.

Die **Z u n g e n s p i t z e n o b e r s e i t e** ist an frischtotem oder fixiertem Material tief muldenförmig. Die lateralen Ränder des Nagels auf der Dorsalseite der Zunge sind einander stark angenähert, besonders an der Nagelwurzel. Die Schleimhautoberfläche der Zungenspitze ist nur andeutungsweise mit sehr zarten Längsrinnen strukturiert. Am lebenden Vogel ist die Zunge jedoch meist kolbenförmig, die Spitze ist rund gewölbt, und die Seitenränder des Nagels greifen nicht auf die dorsale Seite der Zunge über. Beim Fressen kann die Zungenspitze eine muldenartige Form annehmen.

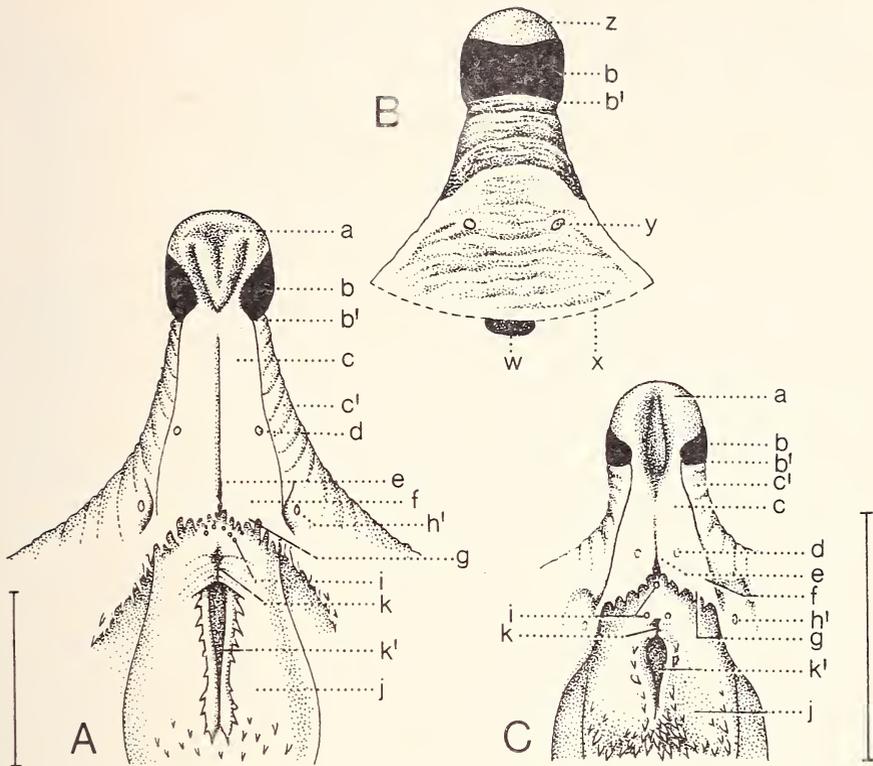


Abb. 8: A—B *Cacatua sulphurea*, A Zunge, B Zungenunterseite; C *Nymphicus hollandicus*, Zunge. a Zungenspitze, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, c' Zungenseite, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f Zungenflügel, g Zungenpapillen, h' Mündung der Unterkieferdrüse, i Mündungen der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k apikaler Abschnitt, k' caudaler Abschnitt der Larynxspalte, l Zungenwurzel, m Querschnitt durch den Ursprung des *M.genioglossus*, n Zungenwurzel, o Mündung der Unterzungendrüse, p Schleimhautrand. Maßheinheit: 10 mm.

Der Zungenrücken wird von einer deutlichen Medianrinne durchzogen. Seine Schleimhaut weist eine zarte Querrinzelung auf, unterscheidet sich aber klar von der runzligen Schleimhaut der Zungenunterseite und Zungenseiten. Die Mündungen der paarigen Drüsen befinden sich nur wenig apikal des Zungenflügelwinkels, je in der Mitte zwischen Seitenrand und Medianrinne des Zungenrückens. Meist ist auf jeder Seite eine Drüsenmündung ausgebildet; seltener erhöht sich die Anzahl auf einer oder beiden Seiten auf 2 oder sogar 3. Die Drüsenkörper der paarigen Zungendrüse sind umfangreich und unter der Schleimhaut erkennbar. Sie beginnen wenig apikal der Drüsenmündungen und führen bis zum Caudalrand der Zungenflügel.

Die Zungenflügel überragen den Zungengrund und können ihn hoch überwölben. In den meisten Fällen laufen die Zungenflügel nach hinten in eine hohe Hautfalte aus, die den Larynx bis ungefähr zur Hälfte der Larynxspalte flankiert. Dabei gehen die regelmäßigen, kleinen Zungenpapillen ohne Unterbrechung auf den Rand dieser Hautfalte über. In seltenen Fällen jedoch ziehen die Zungenpapillen quer über den Anfang der Hautfalte hinweg; es wird hier deutlich, daß der caudale Abschnitt der Zungenflügel bei den *Cacatuinae* zu einer schmalen Hautfalte reduziert worden ist.

Der Dorsalrand der Unterkieferdrüsen liegt unterhalb des Zungenrückens. Der Drüsenkörper ist dem Zungenkörper eng angeschmiegt und nur apikal durch eine schmale, kurze Rinne getrennt. Umso breiter ist deshalb der Abstand zwischen Zunge und Mundhöhlenseitenwand, so daß jederseits des Zungenkörpers eine breite Rinne entsteht. Apikal reicht der Drüsenkörper bis auf Höhe der Mündungen der paarigen Zungendrüse, caudal bis höchstens zur Hälfte der Larynxspaltenlänge. In den meisten Fällen ist nur eine Mündung vorhanden, selten 2 oder 3 (Tab. 2). Die Mündung befindet sich auf der Höhe zwischen Zungenflügelwinkel und Zungenpapillenreihe.

Tabelle 2: *Cacatuinae*: Anzahl Drüsenmündungen der unpaaren Zungendrüse und der Unterkieferdrüsen.

Für jede Art ist die Anzahl der Beobachtungen angegeben.

| Drüse | unpaare Zungendrüse | | | | Unterkieferdrüsen | |
|------------------------------|---------------------|---|---|-----|-------------------|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4-5 | 1 | 2-3 |
| <i>Probosciger aterrimus</i> | | | 1 | | 2 | |
| <i>Cacatua sulphurea</i> | | | | 7 | 14 | |
| <i>Cacatua moluccensis</i> | | | 1 | | 1 | 1 |
| <i>Cacatua goffini</i> | 3 | 1 | | | 8 | |
| <i>Nymphicus hollandicus</i> | | | 4 | | 6 | 2 |

Der Drüsenkörper der unpaaren Zungendrüse umgibt den Anfang der Larynxspalte pfeilspitzenförmig. Die Drüsenmündungen sind meist im Halbkreis angeordnet. Bei *Nymphicus* sind 3 Mündungen ausgebildet, bei *Cacatua goffini* 1 und bei *C.sulphurea* und *C.moluccensis* 3 bis 5 (Tab. 2).

Die Larynxplatte ist stark gewölbt, so daß die Larynxspalte erhöht liegt und der Larynx seitlich von tiefen Rinnen eingefaßt wird. Die Larynxspalte hat eine spezifische Form. Das vordere Drittel ist von wulstigen Lippen umgeben, die

hinteren zwei Drittel hingegen sind nur von schmalen Rändern begrenzt, die caudal aneinander stoßen und nach hinten kielartig enden. Die wulstigen Ränder können nah aneinander schließen, während gleichzeitig die hinteren zwei Drittel der Spalte offen bleiben können. Caudal geht die Larynxplatte ohne deutliche Larynxpapillenreihe stufenlos in den Oesophagus über.

4.1.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Der Unterschnabel ist vor allem an der Wurzel etwas breiter als der Oberschnabel, dessen Seitenränder leicht nach medial geneigt sind. Bei *Cacatua* passen die Schnabelseitenränder meist nicht genau aufeinander, so daß bei normaler Okklusion je nach Individuum eine mehr oder weniger ausgeprägte Lücke bestehen bleibt. Bei *Nymphicus* hingegen schließen die Seitenränder lückenlos.

Wegen der starken Biegung der Gonys trifft die Unterschnabelschneide fast senkrecht und keilartig in den Ausschnitt zwischen Quervorsprung und Feilkerbenfläche. Dabei wird die Unterschnabelschneide auf der Außenseite von der Feilkerbenfläche angeschliffen. Dadurch wird die Unterschnabelschneide besonders scharfkantig. Die Ecken der Unterschnabelschneide treffen genau in den Zahnausschnitt des Oberschnabels, den sie meist von außen etwas umgreifen.

Bei *Cacatua* ist der gesamte weiche Gaumen (ohne Verbindungshaut) ungefähr so lang wie Zunge und Larynx zusammen. Bei *Nymphicus* ist der weiche Gaumen bedeutend länger, vor allem wegen der langen Gaumendrüse. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber dem apikalen Drittel der Choanenregion.

4.1.4. Diskussion

Der Schnabel der *Cacatuinae* weicht in Aufbau und Gestalt klar von demjenigen aller anderen Psittaci ab und erweist sich als spezialisiertes Werkzeug zur Bearbeitung hartschaliger Nüsse und Samen. Obwohl der Oberschnabel auf der Höhe des Quervorsprungs schmal ist, können auch größere Nüsse am Quervorsprung fixiert werden, weil dieser seitlich nicht vom Schnabelrand überragt wird. Auf diese Weise wirkt sich die Beißkraft des Unterschnabels vor allem in der Medianen des Oberschnabels aus und nicht auf die leichter absplitternden Schnabelränder. Durch diese spezielle Konfiguration der Oberschnabelstrukturen kann der kleine Schnabelöffnungswinkel, durch den sich die *Cacatuinae* gegenüber den anderen Psittaci auszeichnen, kompensiert werden, indem größere Nüsse oder Samen der Breite nach in den Schnabel gelegt werden können. Da für das Aufspalten der Samen und Nüsse eine beträchtliche Kraft aufgewendet werden muß, besteht die Gefahr, daß diese nach der Seite hin ausweichen. Dies wird jedoch verhindert, indem die Unterschnabelschneide zuerst mit den beiden weit auseinanderliegenden, spitzen Seitenecken an der Oberfläche der Nuß angreift und sie anschließend mit der scharfen Kante spaltet.

Die Verbindungshaut bei den Cacatuinae dient in erster Linie der Überbrückung zwischen der hochgewölbten Gaumenplatte und dem tiefer liegenden weichen Gaumen. Nicht weniger wichtig ist aber ihre Funktion als Hautreserve, um die Dehnungs- und Verkürzungserscheinungen, die mit der Oberschnabelbewegung einhergehen, auszugleichen, damit der weiche Gaumen nicht zu stark deformiert werden muß.

Die Zungenspitze der Cacatuinae ist bisher stets als löffelförmig beschrieben worden. Meine Beobachtungen an lebenden und toten Exemplaren zeigten jedoch, daß die Form der Zungenspitze mit der Funktionsweise und dem physiologischen Zustand verändert wird. Eine feste, rundliche Zungenspitze eignet sich vorzüglich für das Betasten eines Objektes und dessen Fixierung zwischen Ober- und Unterschnabel während der Bearbeitung, hingegen ist eine muldenförmige Zungenspitze notwendig, um Nahrungstücke in die Mundhöhle zu befördern.

Die spezifische Lage der Cacatuinae-Zunge im Unterschnabel und in der Mundhöhle steht möglicherweise unter anderem mit der Trinkweise im Zusammenhang. Wie eingangs beschrieben (s. 4.1.2.2.), wird nicht wie bei anderen Psittaci Wasser vorwiegend mit Hilfe der Zunge geschluckt, da durch die spezielle Konfiguration des Gaumens die Zunge nicht gleichmäßig angedrückt werden kann. Die Flüssigkeit wird vielmehr mit dem Unterschnabel aufgeschöpft und durch anschließendes Kopfbeugen geschluckt. Dadurch, daß einerseits die Unterkieferdrüse dem Zungenkörper eng angeschmiegt ist und deshalb eine breite Rinne zwischen Zunge und Mundhöhlenseitenwand entsteht, und daß andererseits die Larynxplatte stark gewölbt ist, kann das aufgeschöpfte Wasser bei zurückgezogener und gesenkter Zunge durch die lateralen Rinnen und neben der Larynxspalte in den Oesophagus fließen.

Eine mögliche funktionelle Interpretation der typischen Larynxspaltenform bietet die bei *Probosciger* festgestellte und für die *Cacatua* spp. vermutete Freßweise, bei der vor dem Verschlucken zuerst mehrere, kleine Nahrungstücke auf dem Zungenrund gelagert werden. Indem die Larynxspalte durch das Aneinanderlegen der apikalen, wulstigen Lippen auch nur teilweise geschlossen werden kann, ist es möglich, den Zungenrund nach hinten zu verlängern, ohne daß dabei die Atmung völlig unterbunden werden muß. Dies ist vor allem dann von Bedeutung, wenn das Bearbeiten der Nahrung längere Zeit in Anspruch nimmt. Unter der Voraussetzung der erwähnten Freßweise erweist sich auch die spezifische Gestalt der Zungenflügel, die caudal einen einheitlichen Rand bilden, als sehr geeignet, um wie mit einem Schieber die kleinen, unzusammenhängenden Nahrungstücke auf dem Zungenrund in den Oesophagus zu befördern.

4.2. Loriinae

4.2.1. Nahrung und Fressen

Die Loriinae gelten im allgemeinen als Pollen- und Nektarspezialisten. Von allen Arten, die im Freiland beobachtet werden konnten, wird berichtet, sie ließen sich zur Futteraufnahme auf blühenden Bäumen nieder (Dahl 1899, Forshaw 1969, 1973, Diamond 1972). Daneben ernähren sie sich aber auch von Früchten, Insekten und Sämereien. Von folgenden Spezies wurde festgestellt, daß sie Samen fressen (Autor in Klammern):

- Pseudeos fuscata* (Forshaw 1973)
- Trichoglossus ornatus* (Forshaw 1973)
- Trichoglossus haematodus massena* (Ulrich, Ziswiler & Bregulla 1972)
- Trichoglossus haematodus moluccanus* (Forshaw 1973)
- Trichoglossus haematodus micropteryx* (Forshaw 1973)
- Trichoglossus flavoviridis* (Forshaw 1973)
- Trichoglossus chlorolepidotus* (Forshaw 1973)
- Trichoglossus versicolor* (Forshaw 1969)
- Lorius lory* (Forshaw 1973)
- Lorius chlorocercus* (Forshaw 1973)
- Glossopsitta concinna* (Forshaw 1973)
- Glossopsitta pusilla* (Forshaw 1969)
- Glossopsitta porphyrocephala* (Forshaw 1969)
- Charmosyna papou* (Forshaw 1973)
- Charmosyna placentis placentis* (Diamond 1972)

In Gefangenschaft lassen sich die Loriinae am besten bei einer vielseitigen Diät halten: Halbflüssiger Getreidebrei mit verschiedenen Zusätzen, Früchte, Milch, Joghurt, ein krümeliges Hartei-Karotten-Biskuitgemisch, Mehlwürmer, Ameisenpuppen und Sämereien; harte Nüsse hingegen können nicht gefressen werden. Auch hat sich klar gezeigt, daß Proteine in der Diät der Loriinae einen bedeutend wichtigeren Platz einnehmen als üblicherweise angenommen wird. Die Hinfälligkeit vieler Arten in Gefangenschaft beruht fast immer auf einer unzureichenden Proteinzufuhr.

Vini australis und *Charmosyna palmarum* konnten in Gefangenschaft beim Samenfressen (eingeweichte Hirse) beobachtet werden; bisher war dies im Freiland nicht möglich gewesen. Bei *Eos bornea*, *Lorius garrulus* und *Lorius domicellus* wurde beobachtet, daß sie unter Umständen bedeutende Mengen von Sonnenblumensamen und anderen Sämereien fressen. Ebenfalls in Gefangenschaft wurde festgestellt, daß während der Jungenaufzucht von allen Loriinae in vermehrtem Maße Samen gefressen werden, z.B. *Trichoglossus haematodus massena* (eig. Beobachtung), *Eos reticulata* (Phipps 1972), *Trichoglossus iris* und *Pseudeos fuscata* (Low 1976), *Trichoglossus haematodus haematodus*, *Trichoglossus haematodus moluccanus*, *Trichoglossus haematodus forsteni*, *Trichoglossus haematodus capi-*

stratus, *Trichoglossus euteles*, *Eos reticulata*, *Eos bornea*, *Lorius garrulus*, *Lorius domicellus*, *Vini australis* (Rosenberger, mündl.). Daraus geht hervor, daß die Loriinae sicher auf Pollen spezialisiert, aber dennoch fähig sind, sich wenigstens zusätzlich von Samen zu ernähren.

Im Prinzip werden Samen vor dem Verschlucken in der für die Psittaci üblichen Art und Weise geschält (s. 3.1.), allerdings deutlich langsamer als bei den Cacatuiinae und Psittacinae. Beim Aufheben werden Samen immer zwischen Oberschnabelspitze und Unterschnabelschneide erfaßt und erst anschließend mit der Zungenspitze manipuliert. Die Samenkerne werden vor dem Verschlucken lange gekaut, d.h. in kleine Stücke zerbissen. Größere Kerne werden, nachdem sie mit dem Schnabel aufgehoben worden sind, oft in den Fuß genommen, um anschließend mit dem Schnabel einen Schalsplitter nach dem anderen vom Kern zu lösen.

Früchte werden in einer für die Loriinae typischen Weise gefressen. Vor dem Abbeißen wird die Fruchtoberfläche mit der aufgefächerten Zungenbürste abgetastet (s. auch Steinbacher 1951; Rand & Gilliard 1956: *Lorius lory*, *Charmosyna papou*; Ulrich, Ziswiler & Bregulla 1972). Die Zunge wird dabei nicht wie beim Trinken nach jeder Berührung der Nahrung völlig in die Mundhöhle zurückgezogen, sondern erst nach mehreren Tastbewegungen. Darauf werden mundgerechte Stücke abgebissen, indem die Oberschnabelspitze in die Frucht eingehakt wird und der Unterschnabel sich in das Fruchtfleisch einsenkt. In sehr seltenen Fällen wird die Unterschnabelschneide an der Oberfläche fixiert, und der Oberschnabel schabt das Fruchtfleisch ab. Der Bissen wird nun unter dauerndem Drehen durch die Zungenspitze zwischen Unterschnabelschneide und Horngäumen zerdrückt und zerkaut, wobei der austretende Saft mit der Zungenbürste aufgeleckt wird. Das mehr oder weniger entsaftete Stück wird durch kurzes, heftiges Kopfschütteln aus dem Schnabel geschleudert. Weniger saftreiche Fruchtstücke können auch ganz geschluckt werden. Beeren, die als Ganzes in den Schnabel genommen werden können, werden wie Samen geschält, anschließend wird das Beerenmark zerdrückt und mit der Zungenbürste aufgeleckt.

Beim Fressen von Mehlwürmern wird der Wurm meist quer in den Schnabel gelegt und zwischen Unterschnabelschneide und Horngäumen von einem Ende bis zum andern mit nibbelnden Bewegungen ausgedrückt. Seltener wird der Wurm im Fuß gehalten und Stück für Stück davon abgebissen. Der Chitinpanzer wird stets ausgeworfen. Pollen und Nektar wird mit der weit aus der Schnabelhöhle herausgestreckten Zungenspitze aufgebürstet (Hamley 1977). In Gefangenschaft wird meist die ganze pollen- und nektartragende Blüte zerkaut (eig. Beob., Steinbacher 1951).

4.2.2. Trinken

4.2.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 9)

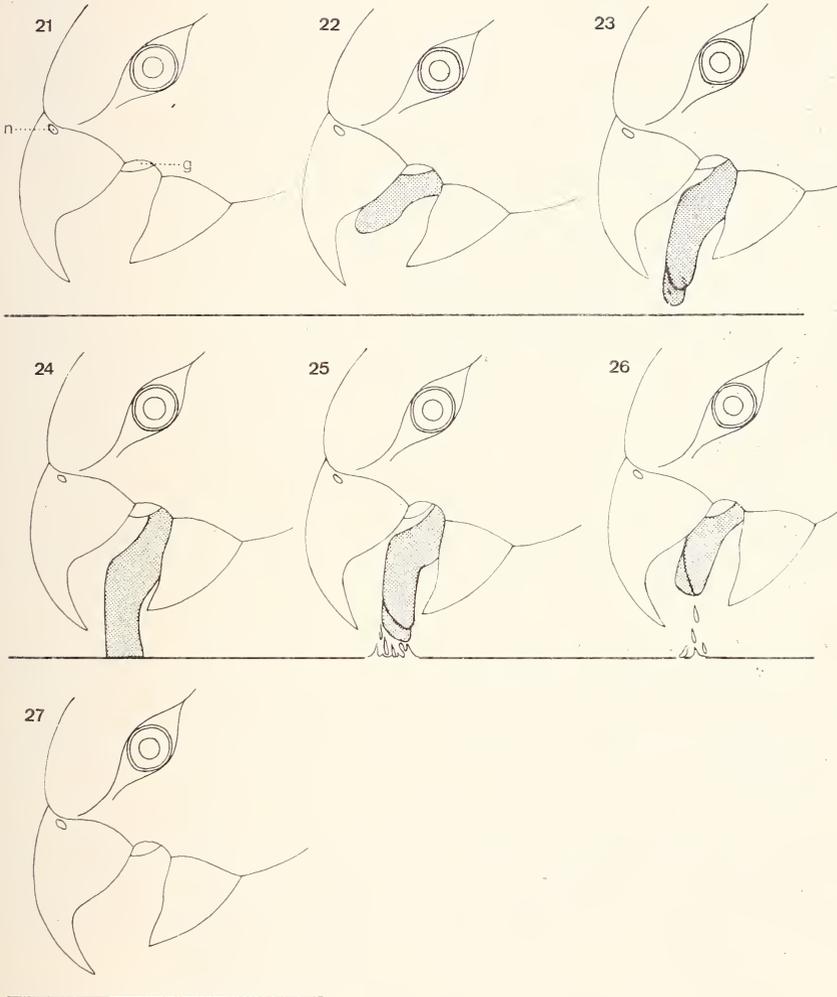


Abb. 9: Trinken der Loriinae (*Trichoglossus haematodus massena*). 21–27: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; g Gaumenlappen, n Nasenloch.

Schon während des Kopfsenkens ist der Schnabel weit geöffnet und die Zunge stark vorgestreckt. Während des Trinkens wird der Kopf leicht schräg zur Wasseroberfläche gehalten. Die Schnabelspitze befindet sich oft deutlich oberhalb des Wasserspiegels (Abb. 9/21), seltener werden Ober- und Unterschnabel bis zur Hälfte in die Flüssigkeit getaucht.

Zunächst wird die Zunge nahe der Gaumenplatte nach vorn geführt (Abb. 9/22). Darauf wird die Zungenspitze, die nun weit über die Oberschnabelspitze reicht, in die Flüssigkeit getaucht, indem der Zungenkörper gegenüber dem Larynx stark abgewinkelt und sehr steil, oft sogar senkrecht zum Flüssigkeitsspiegel gerichtet wird (Abb. 9/24). Der Zungenkörper selbst wird dabei nicht verlängert, denn die scheinbare Verlängerung der Zunge wird durch eine Vorverlagerung des ganzen Zungenapparates hervorgerufen. In extremen Fällen kann dabei der Zungenflügelwinkel bis zur Oberschnabelspitze vorverschoben werden. Während des Vorstreckens der Zunge sind die Papillen an der Zungenspitze zusammengefaltet. Beim Eintauchen in die Flüssigkeit werden sie durch ein ventrales Abbiegen des Zungennagels und ein gleichzeitiges Auseinanderweichen der Nagelränder auf der Zungenoberseite entfaltet. Im Moment des Zurückziehens der Zunge nimmt die ventrale Abbiegung des Nagels etwas ab, und die Zungenpapillen hängen wie ein wassergetränkter Pinsel nach unten. Der Zungenkörper wird zunächst parallel nach oben verschoben und ist damit vom Larynx etwas stärker abgewinkelt (Abb. 9/25). Nun wird die Zunge vollständig in die Mundhöhle zurückgezogen, wobei sich der Zungenkörper immer mehr der Gaumenplatte und dem unpaaren Gaumen annähert (Abb. 9/26). Zu Beginn des erneuten Vorstreckens liegt die Zunge der Gaumenplatte deutlich näher an als am Ende des Zurückziehens. Eine einzelne Vor-Rückbewegung der Zunge dauert durchschnittlich 6/64 sec (Tab. 16). Beim Vorstrecken der Zunge wird der Unterschnabel gesenkt und beim Zurückziehen wieder etwas gehoben. Der Kopf wird mit nach unten weisendem Schnabel aufgerichtet.

Diese rhythmische Trinkbewegung wurde bei allen untersuchten Arten beobachtet und verläuft ziemlich stereotyp. In seltenen Fällen kann die Zunge auch fast gerade, d.h. ohne Abwinkelung gegenüber dem Larynx, aus dem Schnabel gestreckt werden. Manchmal konnte auch beobachtet werden, wie die Zungenspitze, bei eingetauchter Oberschnabelspitze, Flüssigkeit von der Feilkerbenfläche aufpinselte.

Loris trinken ziemlich häufig mit gestrecktem Körper kopfunten hängend, wobei sie längere Zeit in dieser Stellung verharren können. Zwischen den einzelnen Trinkphasen wird der Kopf nur leicht zurückgezogen und nicht zurückgebogen. Im Gegensatz zu den anderen Papageien wurde bei ihnen nie beobachtet, daß dabei wieder Flüssigkeit aus dem Schnabel herausfloß.

4.2.2.2. Funktionelle Interpretation

Die Flüssigkeitsaufnahme erfolgt ausschließlich mit der Zunge, nach folgendem Prinzip: Die Papillen an der Zungenspitze werden auseinandergespreizt, so

daß ein Pinsel entsteht, der sich mit Flüssigkeit vollsaugt und in die Mundhöhle zurückgezogen wird. Erst beim erneuten Vorstrecken der Zunge wird der Pinsel an den vorragenden unpaaren Gaumen (s. 4.2.4.) gedrückt; dadurch wird die Flüssigkeit ausgepreßt und die Papillen in ihre Ausgangslage zurückgestreift. Das während des Zungenvorstreckens beobachtete Senken des Unterschnabels könnte unter anderem auch dazu dienen, die Zungenbewegungen möglichst wenig zu behindern.

Bei den Loriinae ist die Zungenkinetik besonders gut zu beobachten, weil die Zunge außerordentlich weit aus dem Schnabel ragen kann. Die extreme Zungenbeweglichkeit kommt auch beim Schnabelsäubern (Homberger & Ziswiler 1972) zur Geltung, bei dem die Zunge seitlich aus dem Schnabelspalt gestreckt werden kann und die Zungenspitze zwischen Mundwinkel und Oberschnabelspitze von vorn nach hinten oder umgekehrt entlanggeführt wird.

Der Mechanismus des Aufrichtens und Zusammenlegens der Zungenpapillen beim Auflecken von Blütenpollen und -saft wurde von Steinbacher (1951) eingehend untersucht. Ulrich, Ziswiler & Bregulla (1972) beschrieben das Trinken von *Trichoglossus haematodus massena* als ein Auflecken der Flüssigkeit mit dem Pinsel an der Zungenspitze. Rand & Gilliard (1965) beobachteten *Charmosyna papou*: „... it drank ... by extending its brush-tongue into the water, then retracting the tongue and apparently squeezing out the water into its mouth and swallowing it.“

4.2.3. Morphologie

4.2.3.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 2B, 10A, 11, 12)

Der äußere Hornüberzug des Oberschnabels ist glatt und zeigt im normalen Zustand keine Abschilferung. Die dünne Hornschicht erscheint besonders am Schnabelrand oft durchsichtig. Zahn und Zahnausschnitt sind schwach ausgeprägt und individuell variabel. Der Oberschnabelrand zeigt meistens nur einen abgerundeten Ausschnitt. Ein Zahn ist nur dann ausgebildet, wenn ein scharf abgewinkelter Zahnausschnitt vorhanden ist, wie dies bei *Trichoglossus johnstoniae* und *Trichoglossus iris* stets der Fall ist. In der Seitenansicht werden Gaumenplatte und Quervorsprung völlig vom Oberschnabelrand verdeckt (Abb. 10A).

An der Feilkerbenfläche sind stets feilkerbenartige Strukturen zu erkennen, die in Ausprägung, Verlauf und Ausdehnung sehr variabel sind.

Die Ausprägung der Feilkerben variiert von einer deutlichen Stufenstruktur bis zu dem Stadium, wo die Feilkerben nur eine Abbruchkante einer dünnen Hornschicht darstellen und bloß als Linien zu erkennen sind. Sie sind in der Nähe des

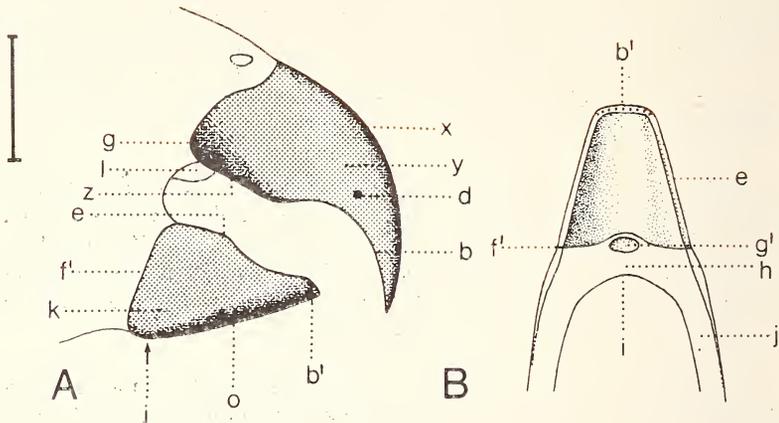


Abb. 10: *Lorius garrulus*, A Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht; B Unterschnabel, Dorsalansicht. b Feilkerbenfläche, b' Unterschnabelschneide, d Quervorsprung, e Unterschnabelseitenrand, f' Unterschnabelwurzel, bzw. Rhamphothekenwurzel, g Oberschnabelwurzel, g' Mulde für den Ursprung des M.genioglossus, h rhamphothekenfreier Abschnitt der Unterkiefersymphyse, i Dillenwinkel, j Unterkieferast, k Unterschnabelaußenseite, l Gaumenlappen, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Oberschnabelaußenseite, z Oberschnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Quervorsprungs stets am deutlichsten und häufig an den Randzonen stärker ausgeprägt als im Medianbereich. Die verschiedenen Ausprägungsgrade können in 3 Klassen eingeteilt werden:

- A: Nur in der Nähe des Quervorsprungs einige Feilkerben, die meist aus mehr oder weniger zusammenhängenden, sehr niedrigen Einzelstufen bestehen. Meist großer Anteil der Feilkerbenfläche mit diffus aufgerauhter Oberfläche. (Abb. 11A).
- B: Sehr niedrige, aber deutlich erkennbare Feilkerben, die meist in Wellenlinien verlaufen und als sehr dicht in einer Linie stehende Einzelstufen zu deuten sind. Die Linien können in ihrem Verlauf unterbrochen sein. (Abb. 11B).
- C: Klare Feilkerben, deutlich stufenförmig, meist nicht unterbrochene Linienführung. Manchmal wellenförmiger Verlauf. Oft bis weit an die Spitze. (Abb. 11C).

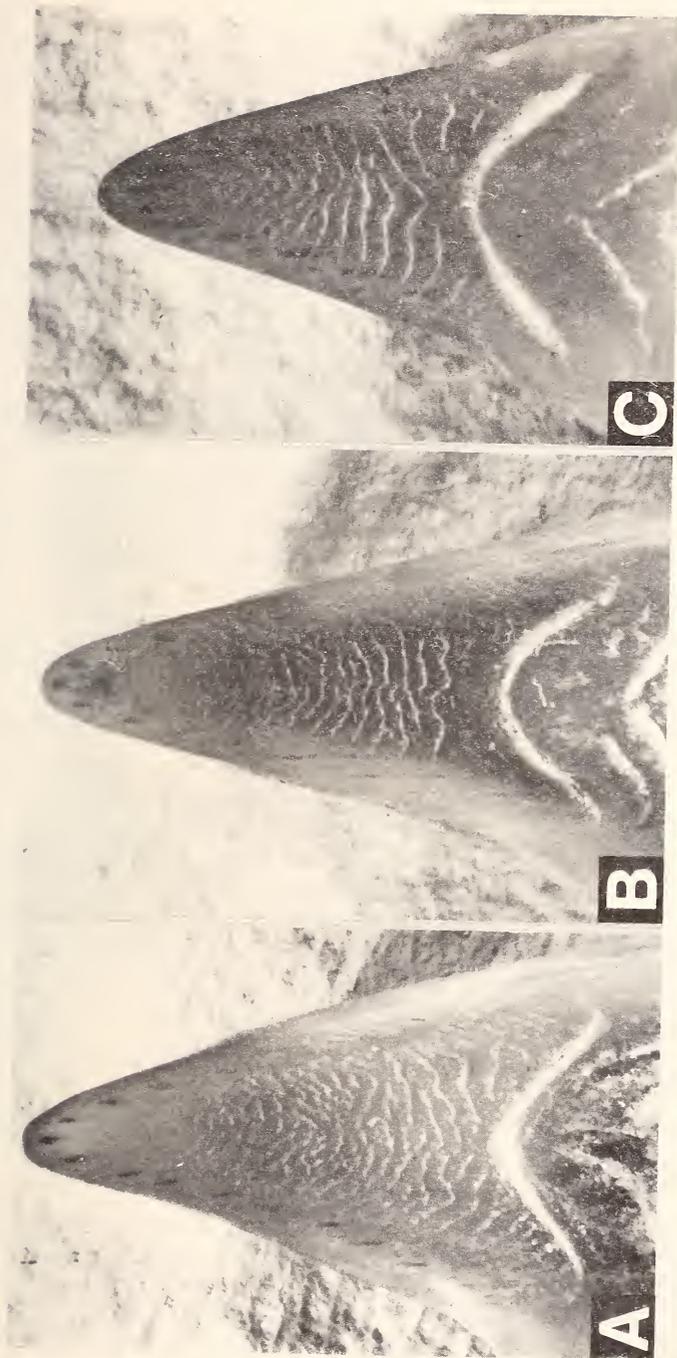


Abb. 11: Feilkerben der Loriinae. A Typ A (*Trichoglossus haematodus massena*, Vergr. 7,1x), B Typ B (*Trichoglossus ornatus*, Vergr. 7,1x), C Typ C (*Trichoglossus johnstoniae*, Vergr. 9x).

Trichoglossus johnstoniae weist die kräftigsten Feilkerben auf (Abb. 11C). Die kleineren Gattungen (*Phigys*, *Vini*, *Charmosyna*, *Glossopsitta*) fallen durch stärkste Reduktion der Feilkerben auf, die aber immer noch erkennbar sind (vergl. Tab. 3).

Das Verlaufsmuster der Feilkerben kann innerartlich variieren, indem diese quer zur Längsachse oder gewinkelt verlaufen. Dabei kann die Abwinkelung in einzelnen Fällen so extrem sein, daß die Feilkerben fast in Längsrichtung angeordnet sind. Manchmal sind sie in den Randzonen verzweigt. Es läßt sich dennoch feststellen, daß kleinere Arten (*Phigys*, *Vini*, *Charmosyna*) fast nur einen stark gewinkelten Feilkerbenverlauf aufweisen, und daß bei den größeren Arten die Querrichtung oder der nur schwach gebogene Verlauf häufiger zu sein scheint (Tab. 3).

Der von den Feilkerben eingenommene Anteil der Feilkerbenfläche variiert stark. Im allgemeinen reichen Feilkerben umso weiter nach apikal, je deutlicher sie ausgeprägt sind. Nach apikal lösen sie sich in ihrem Zusammenhang zusehends auf, so daß die Spitze der Feilkerbenfläche eine durch Einzelstufen aufgeraute Oberfläche aufweist (Abb. 11). Der durchschnittliche Abstand der Feilkerben beträgt 0,2 mm; er vergrößert sich bis zu 0,3 mm bei stark ausgeprägten Feilkerben.

Das lebende Gewebe unterlagert die Feilkerben mit schmalen Wülsten (Abb. 2B), die sich wie die Feilkerben apikal in diffus verteilte Erhebungen auflösen. Nur *Trichoglossus iris* zeigt zusätzlich zu den Wülsten ca. 4 bis 6 unregelmäßig angeordnete Einzelpapillen, die auf der Hornoberfläche münden und in der Größe den Schnabelrandpapillen gleichen.

Der Quervorsprung verläuft in einem tiefen Bogen. Seitlich endet er meist caudal des Zahns in deutlichem Abstand vom Schnabelrand und fällt, im Gegensatz zu den anderen Psittaci, schräg zur Feilkerbenfläche ab. Es lassen sich zwei Ausbildungsformen des Quervorsprungs unterscheiden. Die eine Form wird durch die sehr flache Abschrägung charakterisiert, die apikal ausgeprägter ist als lateral, bei der anderen Form fällt der Quervorsprung steiler ab und ist median wesentlich niedriger als lateral. Die Form des Quervorsprungs variiert innerartlich. Bei *Lorius*, *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* scheint die flache Form häufiger zu sein, bei den übrigen Loriinae hingegen die steile Form. Bei *Trichoglossus iris* ist der Quervorsprung meist als senkrechte Stufe ausgebildet.

Das lebende Gewebe unter dem Quervorsprung bildet lange, dünne Papillen, die lateral in 1 bis 2 Reihen angeordnet sind, am Scheitel des Quervorsprungs hingegen unregelmäßig in einer breiten Zone verstreut sind (Abb. 2B).

Die Gaumenplatte ist deutlich gewölbt (Abb. 12B), und die Hornoberfläche weist einen irisierenden Glanz auf. In der Nähe der Rhamphothekenwurzel ist die Hornschicht besonders dünn und durchsichtig. Es lassen sich zwei Typen der Oberflächenmodellierung unterscheiden. Der eine Typus weist keilförmig oder quer angeordnete Gaumenleisten auf, die oft median unterbrochen und ge-

Tabelle 3: Loriinae: Variabilität der Feilkerben, der Papillenlänge an der Zungenspitze und der Anzahl der Drüsenmündungen an der Unterkieferdrüse.
Für jede Art ist die Anzahl der Beobachtungen angegeben.

| | Feilkerben- Ausprägung* | | | Feilkerben- Verlauf | | Papillenlänge** an Zungenspitze in 0,1 mm | | | | | Anzahl Mündungen Unterkieferdrüse | | | | | | | |
|---|----------------------------|---|---|------------------------|------|---|---|---|----|----|--------------------------------------|---|---|---|---|---|---|--|
| | A | B | C | gewinkelt | quer | 5 | 7 | 9 | 11 | 13 | 15 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |
| <i>Chalcopsitta atra</i> | | 2 | | 1 | | | | | 1 | | | 2 | | | | | | |
| <i>Chalcopsitta sinitillata</i> | | 2 | | 1 | 1 | | | | 1 | | | | | | 2 | | | |
| <i>Chalcopsitta duivenbodei</i> | | 1 | | 1 | 1 | | | | | | | | | | 2 | | | |
| <i>Eos bornea</i> | 1 | | | 1 | 1 | | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Eos reticulata</i> | | 3 | | 1 | 1 | | | | 2 | | | | | 2 | 2 | | | |
| <i>Pseudeos fuscata</i> | 1 | | 1 | | 2 | | | | | | | 1 | 1 | 1 | | | 1 | |
| <i>Trichoglossus haematodus capistratus</i> | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | |
| <i>Trichoglossus haematodus haematodus</i> | 3 | 1 | | 1 | | 3 | | | 2 | 1 | | 1 | 1 | 2 | 2 | | | |
| <i>Trichoglossus haematodus massena</i> | 1 | 1 | | | 2 | | | | | | | 2 | 2 | | | | | |
| <i>Trichoglossus haematodus moluccanus</i> | 1 | 1 | | 1 | | 1 | | | | | | | | 2 | | | | |
| <i>Trichoglossus ornatus</i> | | 4 | | | | 3 | | | | 1 | | | | 2 | 2 | | | |
| <i>Trichoglossus johnstoniae</i> | | | 3 | | 1 | 2 | | | | 1 | | | | 2 | | | | |
| <i>Trichoglossus iris</i> | 1 | 6 | 2 | | | 9 | | | 6 | 2 | | 6 | 3 | 6 | 1 | | | |
| <i>Lorius garrulus</i> | 1 | 5 | | 2 | 1 | 1 | | | | | | 1 | 2 | 1 | | | 1 | |
| <i>Phigys solitarius</i> | 6 | | | 5 | | 1 | | | | | 2 | 2 | 2 | | | | | |
| <i>Vini australis</i> | 9 | | | 6 | | | | | 4 | | | | | 2 | 6 | | | |
| <i>Charmosyna palmarum</i> | 4 | | | 3 | | | | | | | 1 | | | 2 | 2 | | | |
| <i>Charmosyna pulchella</i> | 1 | 2 | | 3 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Glossopsitta pusilla</i> | 1 | | | — | | — | | | | | 2 | | | | | | | |

* verstärkt von A zu C

** gemessen an den längsten, lateralen Papillen

geneinander verschoben sind (Abb. 12A). Je nach Exemplar sind sie stufenförmig, abgerundet oder schuppenartig mit Unterlagerung von weicherem Hornmaterial. Meistens sind die apikalen Leisten deutlicher ausgeprägt als die hinteren. Im apikalen Teil der Gaumenplatte ist oft noch ein Längswulst ausgebildet. Der andere Typus der Oberflächenmodellierung ist charakteristisch für *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna*. Hier sind einzelne, apikal gerichtete Schuppen ausgebildet, deren Spitzen frei vorstehen und die keilförmig, seltener unregelmäßig auf der Gaumenplatte angeordnet sind. In Übergangsstadien sind die Einzelpapillen durch Leisten miteinander verbunden. Die Gaumenplattenmodellierung von *Trichoglossus iris* weicht von beiden Typen ab, indem fünf von neun Individuen keine

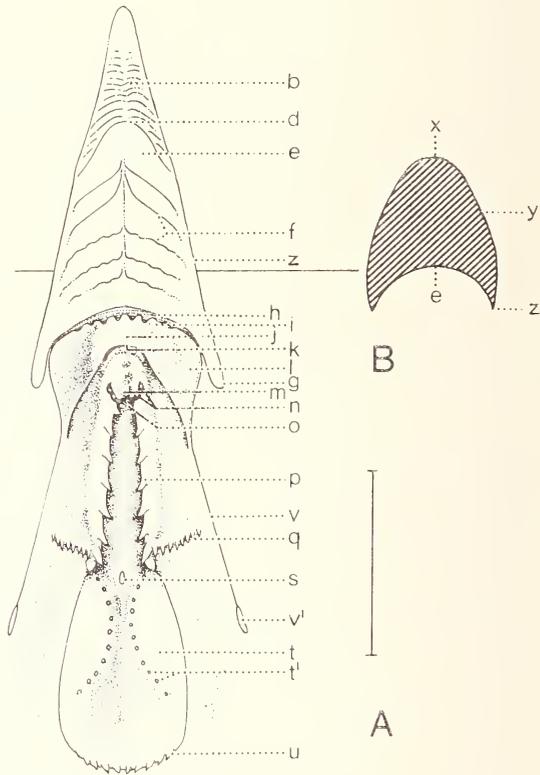


Abb. 12: *Trichoglossus haematodus haematodus*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel. b Feilkerben, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f Gaumenleisten, g Rhamphothekenwurzel, h Verbindungshaut, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, o Choanenwinkel, p Choanenfalteln mit Randpapillen, q Gaumenpapillen, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillenreihe, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Oberflächenstrukturierung zeigten; bei vier Individuen jedoch waren an den Randzonen 1 bis 2 angedeutete Leisten zu erkennen.

Auf dem lebenden Gewebe, das die Gaumenplatte unterlagert, sind sowohl die Gaumenleisten als auch die Schuppen präformiert.

Die *V e r b i n d u n g s h a u t* bildet zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen eine deutliche Stufe und ist wegen der hohen Wölbung der Gaumenplatte median etwas länger als lateral. Nach caudo-lateral wird sie so schmal, daß die Gaumenlappen unmittelbar an die Gaumenplatte anschließen. Bei maximal gesenktem Oberschnabel ist die Verbindungshaut leicht zusammengefältet und mehr oder weniger senkrecht zum unpaaren Gaumen gerichtet. Bei angehobenem Gaumen wird die Verbindungshaut leicht gedehnt und etwas nach schräg vorne gezogen, aber auch bei stark angehobenem Schnabel bleibt die Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen stets erhalten. Bei der Oberschnabelbewegung wird der weiche Gaumen nur wenig deformiert, denn die damit verbundenen Dehnungen und Verkürzungen werden größtenteils durch die Verbindungshaut ausgeglichen.

Das *L i m e n* ist als schmaler Wulst ausgebildet und trägt mehrere, apikal gerichtete und meist abgerundete Papillen. Der unpaare Gaumen zeigt keine Oberflächenstruktur und ist median sehr kurz, da die Querfalte einen scharfen Bogen beschreibt (Abb. 12A). Die Querfalte ist tiefer ausgebildet als bei den anderen Psittaci und bildet nach caudal einen scharfen Hautkamm.

Die *G a u m e n l a p p e n* sind länger als hoch, mäßig entwickelt und rundlich bis dreieckig. Bei stark geöffnetem Schnabel, z.B. während des Trinkens, sind sie von außen deutlich zu erkennen (Abb. 9). Da sie unmittelbar an die Gaumenplatte anschließen, werden sie während der Oberschnabelbewegung deformiert: Bei gesenktem Schnabel sind sie leicht nach außen geneigt; beim Heben des Schnabels werden sie gedehnt und ihre Ventralränder nach medial gezogen.

Die *C h o a n e n r e g i o n* ist gegenüber dem unpaaren Gaumen deutlich nach dorsal versetzt. Der unpaare Abschnitt macht ungefähr ein Viertel der ganzen Choanenregion aus und weist lateral je eine schwach gebogene Rinne auf, die zum Choanenwinkel führt und wo sich mehrere Mündungen der Choanendrüsen befinden (Abb. 12A). Die sehr schmalen Choanenfalten verlaufen fast parallel zueinander, so daß sie nicht wie bei den anderen Psittaci im Choanenwinkel spitzwinklig zusammenlaufen. Die Rand- und Gaumenpapillen sind deutlich und regelmäßig ausgebildet. Caudal der Gaumenpapillenreihe ist noch eine Randpapille ausgebildet.

Die Mündungen der *G a u m e n d r ü s e* sind oft mehrreihig und x-förmig angeordnet, wobei sich der Kreuzungspunkt direkt hinter der Infundibularspalte befindet. Im hintersten Viertel der Gaumendrüse fehlen Mündungen, und der Caudalrand wird von einer tiefen, wulstigen Falte markiert, welche mit deutlichen Rachenpapillen besetzt ist.

4.2.3.2. Unterschnabel

(Abb. 10)

Der Unterschnabel der Loriinae ist lang und nach vorn verschmälert. Die Gonys ist fast gerade. Die Frontalfläche ist schmal, stark gerundet und gegenüber den Seitenflächen nicht abgesetzt; der Dillenwinkel schneidet die Unterschnabelwurzel meistens nicht ein. Eine schmale, aber tiefe Kinnhöhle ist stets ausgebildet. Der rhamphothekenfreie Abschnitt auf der Unterkiefersymphyse beträgt $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ der Unterschnabellänge.

Die *U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e* ist schmal und meist etwas nach ventral ausgeschnitten. Da der Seitenrand vor der Unterschnabelschneide nur sehr flach ausgeschnitten ist, ist diese nur undeutlich abgegrenzt. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem oder querovalen Querschnitt direkt auf der ziemlich stumpfen Schneide (Abb. 10B). Nach den Ecken der Unterschnabelschneide hin können sich die Papillenmündungen gegen die Lingualseite verschieben und dabei einen längsovalen Querschnitt zeigen.

Trichoglossus johnstoniae und *T.iris* zeigen einen etwas abweichenden Schnabelbau. Bei *T. johnstoniae* ist die Gonys etwas stärker gebogen, und die Mündungen der Schnabelpapillen befinden sich auf der Lingualseite, unmittelbar an der Kante der Unterschnabelschneide. Bei *T.iris* hingegen ist die Gonys sehr stark gebogen (vergl. auch Finsch 1867), so daß der Unterschnabel deutlich kürzer und höher ist als bei den anderen Loriinae. Die Schnabelpapillen münden mit längsovalen Querschnitt auf der Lingualseite in deutlichem Abstand von der Schneidenkante, wobei die Unterschnabelschneide schärfer ist als bei den anderen Loriinae.

4.2.3.3. Zunge

(Abb. 13, 14, 15A-C)

Die Zunge ist lang, schmal und von der Spitze bis zu den Zungenpapillen fast gleich breit (Abb. 13).

Die Schleimhaut der *Z u n g e n u n t e r s e i t e* ist dicht quergefältelt, und die Querfalten sind unregelmäßig mit niedrigen, rundlichen Papillen besetzt (Abb. 14). Der relativ schmale M.genioglossus tritt deutlich unter der Schleimhaut in Erscheinung. Die Mündungen der Unterzungendrüse befinden sich ungefähr gegenüber dem Larynxspaltanfang, so daß ihr Abstand von der Zungenwurzel ein Fünftel der Strecke zwischen Zungenwurzel und Nagelwurzel ausmacht. Der caudale Rand des Drüsenkörpers befindet sich gegenüber dem Larynxspaltenende.

Der glatte *N a g e l*, der seitlich als schmaler Rand auf die Zungenoberseite übergreift, führt bis an den Vorderrand der Zungenspitze (Abb. 14); nur bei *Trichoglossus iris* ist apikal von ihm ein schmaler Schleimhautrand vorhanden.

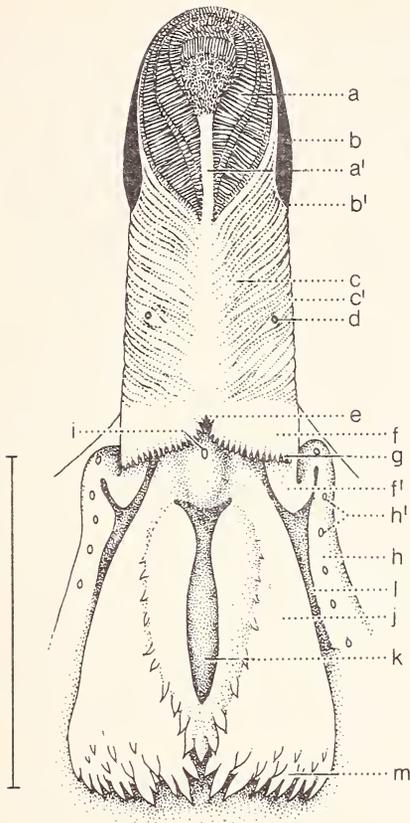


Abb. 13: *Lorius garrulus*, Zunge. a Zungenspitze mit Papillen, a' Spadix, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, c' Zungenseite, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündung der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, l larynxflankierende Hautfalte, m Larynxpapillen. Maßeinheit: 10 mm.

Die Zungenspitze trägt Papillen, die eine sog. Bürste (auch Pinsel genannt) bilden (Abb. 15A-C). Median, in direkter Fortsetzung des Zungenrückens, ist ein Längswulst ausgebildet, den ich Spadix nenne, und der rund 3/4 der Zungenspitze durchmißt. Er weist eine mediane Längsrinne auf und läuft vorn spitz aus (Abb. 15B). Der zumindest teilweise aus Muskulatur bestehende Spadix dürfte eine entscheidende Rolle bei der Bewegung der Zungenspitze spielen. Neben dem Spadix ist die Zunge von sehr geringer Höhe und findet durch den langen Nagel Halt. Die Papillen sind in hufeisenartig bis längs verlaufenden Reihen zwischen Nagelrand und Spadix angeordnet. Die äußerste Papillenreihe schließt unmittelbar an den Nagelrand an und führt auf der Zungenoberseite schräg nach medio-caudal bis auf die Höhe der Nagelwurzel. Die Papillen sind in der Nähe des Nagels stumpf und kurz und werden zentripetal fadenförmig (Abb. 15B). Bei zu-

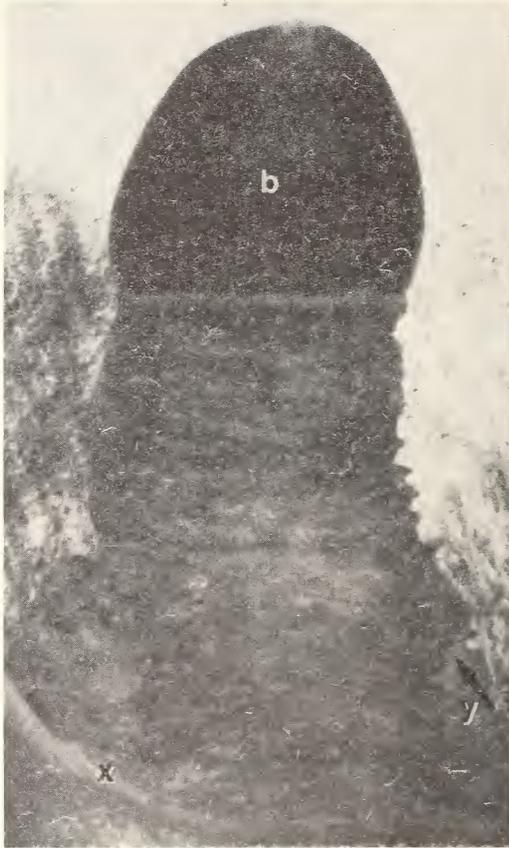


Abb. 14: *Trichoglossus haematodus massena*, Zungenunterseite. b Nagel, x Zungenwurzel, y Mündung der Unterzungendrüse. Vergr. 7,5x.

sammengelegter Bürste weisen die lateralen Papillen nach medial und die apikalen Papillen nach caudal (Abb. 15A). Im Gegensatz zum Befund von Churchill & Christensen (1970) bei *Glossopsitta porphyrocephala* konnte bei den hier untersuchten Arten vor dem Spadix keine papillenfreie Mulde entdeckt werden.

Die Länge der Zungenpapillen variiert bei den verschiedenen Arten (Tab. 3, Abb. 15A-C). Das geringe Zahlenmaterial erlaubt zwar keine statistisch gesicherte Aussage, doch lassen sich aus der Tabelle 3 einige Tendenzen erkennen. *Phigys*, *Vini* und *Chamosyna* weisen besonders lange Papillen auf, was noch stärker zum Ausdruck kommt, wenn man ihre geringe Zungengröße in Betracht zieht. Bei den Arten und Unterarten der Gattung *Trichoglossus* neigen vor allem die apikalen Papillen zur Verkürzung. Diese Reduktion verläuft parallel zur Verkür-

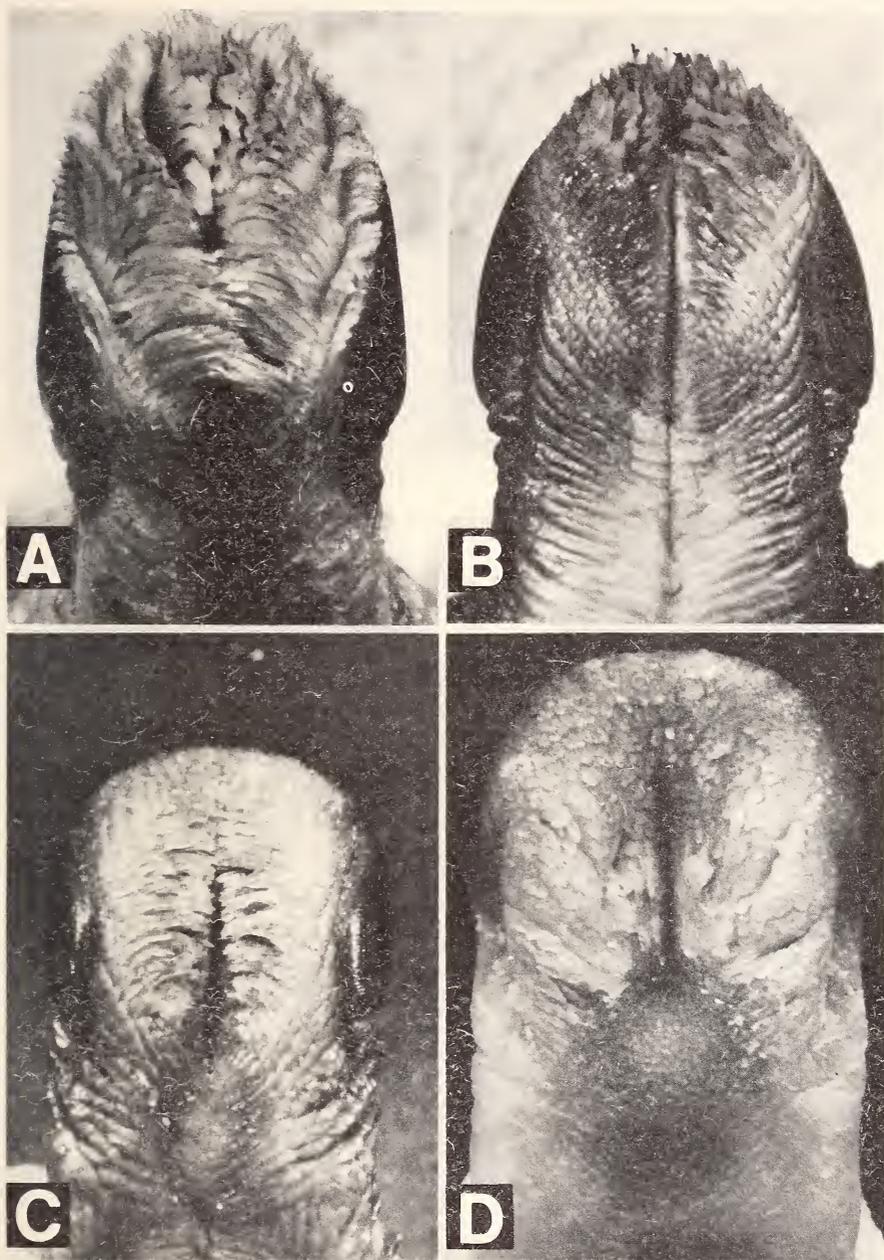


Abb. 15: Papillenbesetzte Zungenspitzen. A—C Loricinae, A *Lorius garrulus*, Vergr. 8,9x; B *Eos reticulata*, Vergr. 8,9x; C *Trichoglossus iris*, Vergr. 11,4x; D *Lathamus discolor* (Platyercini), Vergr. 11,4x.

zung der lateralen Papillen, so daß die apikalen Papillen bei *T. haematodus capitatus* noch deutlich ausgebildet, hingegen bei *T. iris* zu Stümpfen reduziert sind. Daher fällt schon bei Betrachtung mit bloßem Auge auf, daß die Zungenspitze von *T. iris* eine etwas abweichende Bürstenstruktur aufweist (Abb. 15C, vergl. auch Low 1976).

Der Zungenrücken wird von Epidermisleisten modelliert, die anfangs parallel zur äußersten Papillenreihe der Zungenbürste und nach hinten immer mehr quer gerichtet sind (Abb. 13). An den Zungenseiten gehen die Leisten in die Querfalten der Zungenunterseite über. Apikal sind die Leisten mit winzigen, konischen Papillen besetzt (Abb. 15B), die caudal immer undeutlicher werden. Bei Arten mit verkürzten Zungenspitzenpapillen fehlt der Papillenbesatz der Leisten fast völlig. Auf halber Strecke zwischen Nagelwurzel und Zungenflügelwinkel sind die Mündungen der paarigen Zungendrüse am äußersten Rand des Zungenrückens zu finden.

Die Zungenflügel sind auffallend kurz und überragen den Zungenrund nur wenig. Sie tragen, im Gegensatz zum Zungenrücken, keine Schleimhautleisten. Hinter dem nur wenig eingeschnittenen Zungenflügelwinkel beginnen die kleinen, regelmäßigen Zungenpapillen. Bei *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* sind die Zungenflügel median verwachsen, so daß der Zungenrücken caudal von einer durchgehenden Zungenpapillenreihe abgeschlossen wird. Der caudale Teil des Zungenflügels setzt lateral an und geht nach einem kurzen Absatz in die Hautfalte über, die den Larynx flankiert und an die sich die Unterkieferdrüse seitlich anlegt.

Der Unterkieferdrüsenkörper ist als schmaler Wulst zu erkennen, der apikal bis zum Zungenflügelwinkel reicht und caudal zwischen Larynxspaltenende und Larynxpapillenreihe endet. Die Mündungen sind auf der Strecke zwischen Zungenflügelwinkel und Mitte der Larynxspalte angeordnet. Die Anzahl der Mündungen auf beiden Seiten stimmt nicht immer überein; meistens sind 4 bis 5 Mündungen vorhanden, ihre Anzahl variiert aber zwischen 3 und 8 (Tab. 3).

Die längliche, unpaare Zungendrüse besitzt nur eine Mündung. Bei *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* ist der Drüsenkörper eher queroval. Bei 1 *Phigys* und bei 2 *Charmosyna pulchella* wurden 3 bzw. 2 quer nebeneinanderstehende Mündungen gefunden.

Die Larynxplatte endet caudal mit einer wulstigen, gegen den Oesophagus gerichteten Falte, die mit deutlichen Larynxpapillen besetzt ist.

4.2.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Die Schnabelseitenränder schließen bei normaler Okklusion lückenlos aneinander, wobei sie entweder genau aufeinandertreffen, oder indem der Unterschnabel von den Oberschnabelrändern knapp umfaßt wird. Im letzteren Fall wird vom Oberschnabel außen am Unterschnabelrand oft eine Stufe herausmodelliert.

Bei normalem Schnabelschluß trifft die Unterschnabelschneide wegen der schwachen Biegung der Gonys fast senkrecht auf die Feilkerbenfläche auf, so daß sie quer angeschliffen wird und deshalb stumpf bleibt (Abb. 10B). Bei *Trichoglossus iris* hingegen, dessen Gonys stark gebogen ist, trifft die Unterschnabelschneide senkrecht auf den Quervorsprung und ist auch schärfer.

Der gesamte weiche Gaumen (ohne Verbindungshaut) ist stets so lang wie Zunge und Larynx zusammen. In Ruhestellung liegen die paarigen Zungendrüseneintritte gegenüber dem unpaaren Gaumen.

4.2.4. Diskussion

Wie gezeigt werden konnte, sind entgegen einer weitverbreiteten Ansicht (u.a. Finsch 1867, Salvadori 1891, Holyoak 1973, Smith 1975) am Gaumen der Loriinae stets feilkerbenartige Strukturen nachzuweisen (vergl. Berlioz 1941, Verheyen 1956). Die Feilkerben sind aber durchwegs schwächer ausgebildet als bei den anderen Psittaci und zeigen eine beträchtliche individuelle und interspezifische Variabilität in Ausprägung und Verlauf. Gerade die schwache und variable Ausbildung ist aber charakteristisch für Strukturen, die sich in Reduktion befinden. Innerhalb der Loriinae konnte denn auch kein Zusammenhang zwischen dem Diätanteil an Sämereien und dem Ausprägungsgrad der Feilkerben festgestellt werden. So weist z.B. *Trichoglossus johnstoniae* deutliche Feilkerben auf und ist, im Gegensatz zu den anderen Loriinae (vergl. Homberger & Ziswiler 1972), auch ziemlich häufig beim Schnabelwetzen zu beobachten, aber der ebenfalls zur Granivorie neigende *Trichoglossus iris* (eigene Beobachtung, Low 1976) zeigt nur schwache Feilkerben. Die Ausprägung der Feilkerben scheint eher von der Mächtigkeit der Hornschicht abhängig zu sein, zumal sie besonders bei den kleinschnäbligen Arten (*Phigys Vini*, *Chamosyna*) immer sehr schwach ist.

Das Gaumenleistenmuster auf der Gaumenplatte erweist sich als ein brauchbares Kriterium zur groben Bündelung innerhalb der Loriinae. Die meisten Loriinae weisen klare Gaumenleisten auf, *Trichoglossus iris* aber unterscheidet sich durch die fast völlige Reduktion der Gaumenleisten, und *Phigys Vini* und *Chamosyna* werden durch die eigenartige Schuppenstruktur auf der Gaumenplatte charakterisiert.

Die besondere Lage des unpaaren Gaumens bei den Loriinae ist als eine Anpassung an die spezifische Art der Nahrungsaufnahme zu verstehen. Wegen der stufenbildenden Verbindungshaut und der tiefen Querfalte ragt der unpaare Gaumen gegenüber der Gaumenplatte und der Choanenregion nach ventral vor, so daß an ihm die Papillen der Zungenbürste abgestreift und ausgedrückt werden können. Dabei dürfte das Sekret der Choanendrüsen, die auf dem unpaaren Abschnitt der Choanenregion münden, bei der Reinigung und Pflege der Papillen eine wichtige Rolle einnehmen.

Die tiefe, wulstige Falte mit den großen Rachenpapillen am caudalen Rand der Gaumendrüse trägt wahrscheinlich dazu bei, den Rückfluß von flüssiger Nahrung aus dem Oesophagus zu verhindern. Die spezielle Fähigkeit der Loriinae, mühelos kopfuntenhängend Flüssigkeit aufnehmen zu können, ohne daß sie nachträglich wieder aus dem Schnabel herausfließt, ist wahrscheinlich eine Adaptation an die Nektarivorie, denn beim Sammeln von Blütennektar und Pollen turnen die Vögel in den Ästen blühender Bäume herum und hangen während der Nahrungsaufnahme oft mit dem Kopf nach unten (vergl. auch Porsch 1927, Groebels 1932, Forshaw 1969, 1973, Krause 1972). Wenn aber Loris während oder unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme abgeschossen werden, fließt die flüssige Nahrung wieder aus dem Schnabel heraus (u.a. Porsch 1927, Forshaw 1969), was wahrscheinlich mit dem Erschlaffen der Muskulatur im Oesophagusbereich zusammenhängt.

Fast alle Loriinae besitzen einen langen, ziemlich flachen Unterschnabel mit stumpfer Schneide. Bei der charakteristischen Aufnahme von Pollen und Nektar ist dieser spezifische Schnabelbau besonders vorteilhaft, weil dadurch der Schnabelöffnungswinkel vergrößert und die Zunge in ihrer Bewegung wenig behindert wird. Auch die stumpfe Unterschnabelschneide mag bei den Loriinae nicht so nachteilig sein, wie dies auf den ersten Blick erscheint, da Früchte vor allem zerquetscht und zerkaut werden, um den austretenden Saft aufzulecken. Bei *Trichoglossus iris* hingegen, und in geringerem Maße auch bei *T. johnstoniae*, ist der Schnabel kürzer, die Gonys stärker gebogen und die Unterschnabelschneide schärfer. Diese Merkmale erinnern an den Schnabelbau der Cacatuinae und Psittacinae und sind für das Samenbearbeiten viel günstiger, so daß sie bei diesen beiden Loriinae-Arten als eine Adaptation an einen vermehrten Sämereienanteil in der Diät interpretiert werden können.

Die bürstenartige Zungenspitze ist das diagnostische Merkmal der Loriinae. Weinland (1854) gab eine ausführliche morphologische Beschreibung dieser Bildung, Garrod (1872) untersuchte die Zunge der Loriinae im Vergleich zu anderen Papageien, und Steinbacher (1951) analysierte den Mechanismus des Papillenaufrichtens und -zusammenfaltens. Güntert & Ziswiler (1972) haben die Papillenstruktur der Loriinae mit derjenigen anderer Psittaci verglichen. Wie von Churchill & Christensen (1970) gezeigt werden konnte, ist die Bürstenzunge der Loriinae in erster Linie im Hinblick auf die Ernährung mit Pollen und nicht mit Nektar, d.h. Blüten-saft, evoluiert worden. Da Pollen stark proteinhaltig ist, wird auch der nicht zu unterschätzende Bedarf an Proteinen, den die Loriinae in Gefangenschaft zeigen, verständlich.

Die Zungenspitze der Loriinae unterscheidet sich durch ihren spezifischen Aufbau und durch die meist bedeutendere Länge der Papillen eindeutig von den papillenbesetzten Zungen anderer Papageien, z.B. *Lathamus*, *Loriculus philippensis* (vergl. auch Güntert & Ziswiler 1972). Ihre spezielle Morphologie ermöglicht das Auseinanderspreizen und Zusammenlegen der Papillen, was aber, bei mäßigem Vorstrecken der Zunge, nicht fest mit der Zungenbewegung gekoppelt ist. Dank diesem Mechanismus konnten wohl auch längere Papillen entwickelt werden, denn ihre mechanische Abnutzung beim Bearbeiten von kompakteren Früchten und von Samen wird durch das Zusammenfallen wesentlich vermindert. Die innerhalb der Loriinae festgestellte Variabilität der Papilllänge hingegen ist sicher zum Teil auf unterschiedliche mechanische Abnutzung zurückzuführen, dennoch lassen sich auch hier gruppenspezifische Tendenzen aufzeigen. So weisen z.B. die kleineren Spezies (*Phigys*, *Vini*, *Charmosyna*), die sicher weniger Samen fressen als andere Arten, im Vergleich zur Zungengröße die längsten Papillen auf. Bei *Trichoglossus iris* dagegen, und in geringerem Grade auch bei anderen *Trichoglossus*-Arten, sind die Papillen reduziert worden, allerdings unter Beibehaltung der für die Loriinae typischen Grundstruktur der Zungenspitze. Dabei sind die apikalen Papillen von der Reduktion am stärksten betroffen worden. Diese Papillen unterliegen einerseits einer starken mechanischen Beanspruchung und werden dementsprechend abgenutzt, andererseits dürften gerade sie die Bearbeitung von Samen am meisten behindern. So erscheint es sinnvoll, daß parallel zur Adaptation an die Granivorie, wie sie bei *Trichoglossus iris* zu beobachten ist, die apikalen Papillen zuerst und am stärksten zurückgebildet werden. Aus den erwähnten Beispielen kann man schließen, daß die Papilllänge möglicherweise einen brauchbaren Indikator für den Grad der Nahrungsspezialisation einer bestimmten Art darstellt.

Im Gegensatz zu den übrigen Loriinae wird bei *Trichoglossus iris* der apikale Abschnitt der Zungenspitze, der nur Papillenstummel trägt, auf der Unterseite nicht vom Nagel unterstützt. Es scheint deshalb, daß der Nagel nicht nur eine Stützfunktion ausübt für die apikal des Spadix sehr flache Zungenspitze, sondern auch bei der Aufrichtebewegung der Papillen eine Rolle spielt.

Die auffallend geringe Entwicklung der Zungenflügel scheint im Zusammenhang mit der Nahrungsspezialisation der Loriinae zu stehen. Da die Zungenflügel eine wichtige Rolle beim Befördern von Nahrungsstücken in den Oesophagus ausüben, kann bei einer Spezialisierung auf Pollen und Fruchtsäfte weitgehend auf diese Funktion verzichtet werden. Bei den extremen Pollenspezialisten *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* sind die Zungenflügel durch Verwachsung sogar noch weiter reduziert als bei den anderen Loriinae.

Die tiefe Falte am caudalen Rand der Larynxplatte mit den deutlichen Larynxpapillen dürfte den Rückfluß von Nahrung ebenso verhindern helfen wie die Falte am caudalen Rand der Gaumendrüse, obwohl beide Bildungen nicht genau einander gegenüberliegen.

4.3. Psittacinae

4.3.1. Nahrung und Fressen

Die Psittacinae gelten im Vergleich mit den Loriinae, Psittrichadinae und Loriulinae als granivor. Bei ihnen jedoch variiert die Diät etwas deutlicher je nach Art. Die Nahrung wird von ihnen stets in der für Papageien typischen Weise vor dem Verschlucken geschält (s. 3.1., Abb. 1).

Zur Ernährung der Psittacinae sind Freilanduntersuchungen, die sich über einen längeren Zeitraum erstrecken, nur sehr spärlich vorhanden (z.B. Skead 1964, Forshaw 1969); meistens stützen sich solche Untersuchungen auf mehr oder weniger zufällige Beobachtungen oder auf Analysen des Mageninhaltes. Deshalb ist es kaum möglich, anhand der Literatur den Umfang und die quantitative Zusammensetzung des Nahrungsspektrums oder gar saisonal bedingte Schwankungen in der Diät genau zu erfassen. Letzteres wäre aber besonders wichtig, um von einer bestimmten Struktur den adaptiven Wert zu erfassen. Denn dieser kann unter Umständen in der Fähigkeit begründet sein, vor allem in Zeiten einer Futterverknappung eine bestimmte Nahrungsquelle optimal auswerten zu können, während dieselbe Nahrungsquelle in der übrigen Jahreszeit von untergeordneter Bedeutung sein kann. Außerdem können die Nahrungsansprüche auch innerhalb der Art variieren, was z.B. für die Unterarten von *Calyptorhynchus baudinii* (Cacatuinae) (Saunders 1974, vergl. auch Campbell & Saunders 1976) oder für einzelne Populationen von *Barnardius zonarius* (Forshaw 1973) belegt ist.

In Gefangenschaft sind die Ernährungsgewohnheiten zwar besser zu studieren, doch kann eine allgemein gültige Aussage über die quantitative und qualitative Nahrungszusammensetzung einer bestimmten Spezies nur mit gewissen Vorbehalten gemacht werden, da sich die meisten Psittacinae mit einer hauptsächlich aus trockenen Sämereien bestehenden Ersatznahrung halten lassen. Auch können viele Individuen nur mit großer Mühe und nach längerer Zeit an eine ausgewogenere, d.h. natürlichere Ernährung gewöhnt werden. Hinzu kommt, daß bei Papageien individuell variierende Präferenzen bestimmter Nahrungsmittel oder Samen Größen (vergl. auch Howard 1969) besonders ausgeprägt sein können.

Die hier dargestellten Probleme gelten zwar für alle Angehörigen der Ordnung, sie fallen aber bei der Untersuchung der Psittacinae besonders ins Gewicht und werden deshalb unter diesem Kapitel eingehender behandelt. Da bereits bei den Cacatuinae und Loriinae gezeigt werden konnte, daß das Vorhandensein vieler Strukturen und Merkmalsausprägungen nur im Zusammenhang mit der spezifischen Ernährungsweise zu verstehen ist, müssen wir bei der weniger einheitlichen Gruppe der Psittacinae auf die Spezialisierung einzelner Arten oder Gattungen eingehen, um allfällige Struktur- oder Merkmalsunterschiede auf ihre Bedeutung hin interpretieren zu können.

4.3.1.1. Platycercini

Die Platycercini gelten im großen und ganzen als ausgesprochen granivor. Aus den Freilandbeobachtungen (zusammengefaßt von Forshaw 1969, 1973) geht jedoch hervor, daß beträchtliche Unterschiede in Bezug auf die Zusammensetzung der Diät verschiedener Arten, Unterarten und sogar Populationen bestehen können. Neben dem Samenfutter gehören auch Blüten, Früchte, Grünfutter und Insekten zum Nahrungsspektrum.

Bei den eher kleinschnäbligen Formen (*Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophe-ma*, *Psephotus*) stellen Grassamen einen vorherrschenden Teil der Diät dar, wobei *Melopsittacus* als extremer Spezialist zu betrachten ist. Bei den größeren Formen (*Barnardius*, *Platycercus*) ist der Diätanteil an Blüten und Früchten im allgemeinen erhöht, und es werden vor allem Baumsamen gefressen. *Platycercus icterotis* frißt vor allem Grassamen (Forshaw 1969). *Purpureicephalus* ernährt sich hauptsächlich von Samen von *Eucalyptus calophylla* (Forshaw 1969), daneben auch von anderen Samen und zeitweise von viel Früchten (Serventy & Whittell 1967). *Lathamus* nimmt vor allem Nektar, Pollen und Insekten auf, aber auch Früchte und Samen (Hindwood & Sharland 1964). *Cyanoramphus* scheint neben Samen auch relativ viel Früchte und Grünfutter zu fressen. Bei der weitgestreuten, insulären Verbreitung dürften beträchtliche Unterschiede zwischen der Nahrungszusammensetzung verschiedener Formen bestehen (vergl. Taylor 1971, zitiert nach Forshaw 1973; Taylor 1975). Bei *Eunymphicus* ist der Diätanteil an Früchten beträchtlich neben dem Samenfutter (Bregulla mündl., Forshaw 1973), und *Prosopeia* frißt hauptsächlich Früchte und Beeren, aber auch etwas Samen und Getreide (Mayr 1945, Forshaw 1973, Bregulla mündl.).

In Gefangenschaft zeigt es sich, daß alle Platycercini an eine ausschließliche Samendiät gewöhnt werden können. Dies gilt auch für *Lathamus*, *Eunymphicus* und *Prosopeia*. Andererseits gelingt es bei geschickter Haltung, alle Arten zusätzlich an Früchte und Grünfutter, an das krümelige Hartei-Karotten-Biskuitgemisch und an Ameisenpuppen zu gewöhnen. Dies gelingt sogar beim extrem granivoren *Melopsittacus*. *Lathamus* hingegen kann auch nur mit einem Nektarersatzfutter und Früchten am Leben erhalten werden, dennoch ist er stärker auf Samenfutter angewiesen als die Loriinae.

4.3.1.2. Psittaculini

Fast alle Psittaculini ernähren sich sowohl von Samen als auch von Früchten, extreme Nahrungsspezialisten sind selten (vergl. Forshaw 1973).

Als hauptsächlich granivor gelten *Polytelis*, besonders *P. alexandrae*, und *Agapornis*, besonders *A. cana*. *Alisterus* und *Aprosmictus* fressen vor allem Samen, nehmen aber auch andere Nahrung zu sich (Früchte, Nektar, Insekten). *Tanygnathus*, *Eclectus*, *Geoffroyus* (auch Bregulla mündl.) und *Prioniturus* neigen zur Fructivorie. *Prioniturus luconensis* frißt u.a. auch Maisblüten und -körner; von

seiner Lebensweise ist aber sehr wenig bekannt (Forshaw 1973). Anhand der Literatur ist es nicht möglich zu entscheiden, ob *Psittacula* eher als Frucht- oder eher als Samenfresser anzusprechen ist; wahrscheinlich bestehen hinsichtlich der Nahrungsspezialisation interspezifische Unterschiede. Forshaw (1973) erwähnt für fast alle Arten in erster Linie Sämereien neben Früchten etc. als Nahrung. Henry (1955) und Ali & Ripley (1969) hingegen geben in erster Linie Früchte nebst Sämereien u.ä. an. Dubale & Rawal (1965) bezeichnen *Psittacula krameri* sogar als ausgesprochenen Fruchtfresser. Eine Analyse des Mageninhaltes von *P.eupatria* (Husain & Bhalla 1937, zitiert nach Ali & Ripley 1969) andererseits ergab 66 % Sämereien, und Güntert & Homberger (1973) konnten diese Art beim Fressen von Nüssen beobachten.

In Gefangenschaft lassen sich die meisten Arten bei einer hauptsächlich aus Samen bestehenden Diät halten, so auch *Geoffroyus heteroclitus* (Bregulla, briefl.) und *Psittacula* spp. Eine Neigung zur Fructivorie konnte bei *Eclectus* (auch Howard 1969), *Tanygnathus megalorhynchus* und *Prioniturus platurus* festgestellt werden.

4.3.1.3. Psittacini

Die Psittacini nehmen vor allem Samen und Nüsse auf; die *Poicephalus*-Arten sind sogar ausgesprochen granivor (vergl. Skead 1964 für *P.robustus*, eigene Beobachtungen an *P.senegalus* in Gefangenschaft).

4.3.2. Trinken

4.3.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 16, 17)

Während des Kopfsenkens ist der Schnabel meist bereits geöffnet, und die Zungenspitze reicht ungefähr bis zur Unterschnabelschneide. Beim Trinken wird der Schnabel normalerweise ungefähr senkrecht zur Flüssigkeitsoberfläche gehalten. Die Eintauchtiefe des Schnabels ist sehr variabel, sie kann sich sogar im Verlaufe einer Trinkphase ändern. Meistens ist sowohl der Oberschnabel bis zum Quervorsprung, bzw. bis zum Oberschnabelzahn, als auch die Unterschnabelschneide eingetaucht. Es kann aber auch nur die Oberschnabelspitze in die Flüssigkeit gehalten werden. Mehrmals wurde beobachtet, wie der ganze Schnabel fast bis zu den Nasenlöchern eingetaucht wurde. Beim Trinken ist der Schnabel unterschiedlich weit geöffnet. Um die Bewegungen der Zunge nicht zu behindern, kann auch der Unterschnabel etwas nach vorn geschoben werden.

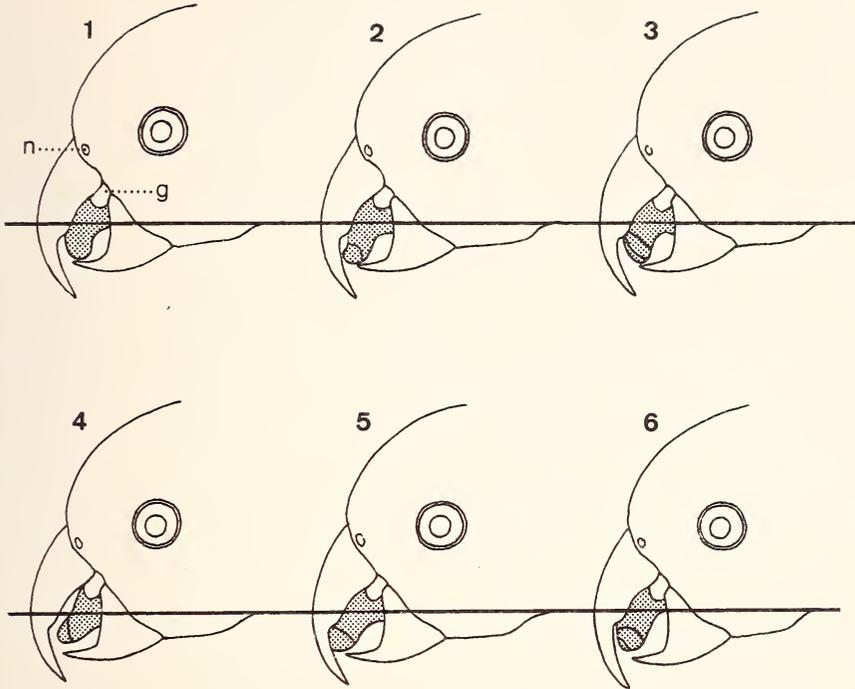


Abb. 16: Trinken der Psittacinae (*Purpureicephalus spurius*). 1–6: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; g Gaumenlappen, n Nasenloch.

Die Zunge liegt zunächst im Unterschnabel verborgen. Sie wird leicht angehoben, ohne mit dem Gaumen in Berührung zu kommen, und gleichzeitig bis zur Unterschnabelschneide, oder nur wenig darüber hinaus, nach vorne geführt (Abb. 16/1). Die Zungenspitze, die nun muldenartig vertieft ist, nähert sich dem Gaumen, wobei sie zuerst mit dem Apikalrand die Feilkerbenfläche berührt (Abb. 16/2, 17/2). Je nach Länge der Feilkerbenfläche reicht sie bis zur äußersten Oberschnabelspitze (z.B. *Poicephalus senegalus*, s. Abb. 17, oder *Cyanoramphus auriceps* mit relativ kurzer Feilkerbenfläche) oder nur bis zu ca. 2/3 der Feilkerbenflächenlänge (z.B. *Ara severa* oder *Purpureicephalus spurius*, s. Abb. 16, mit relativ langer Feilkerbenfläche). Die Zunge wird darauf sukzessive von vorn nach hinten dem Gaumen angenähert. Wenn die hintere Zungenpartie dem Gaumen angelegt ist, löst sich bereits die Zungenspitze vom Gaumen, indem sie nach ventral abgebogen wird (Abb. 16/3, 17/3). Anschließend wird die ganze Zunge vom Gaumen abgehoben und zurückgezogen (Abb. 17/4). Dabei wird je

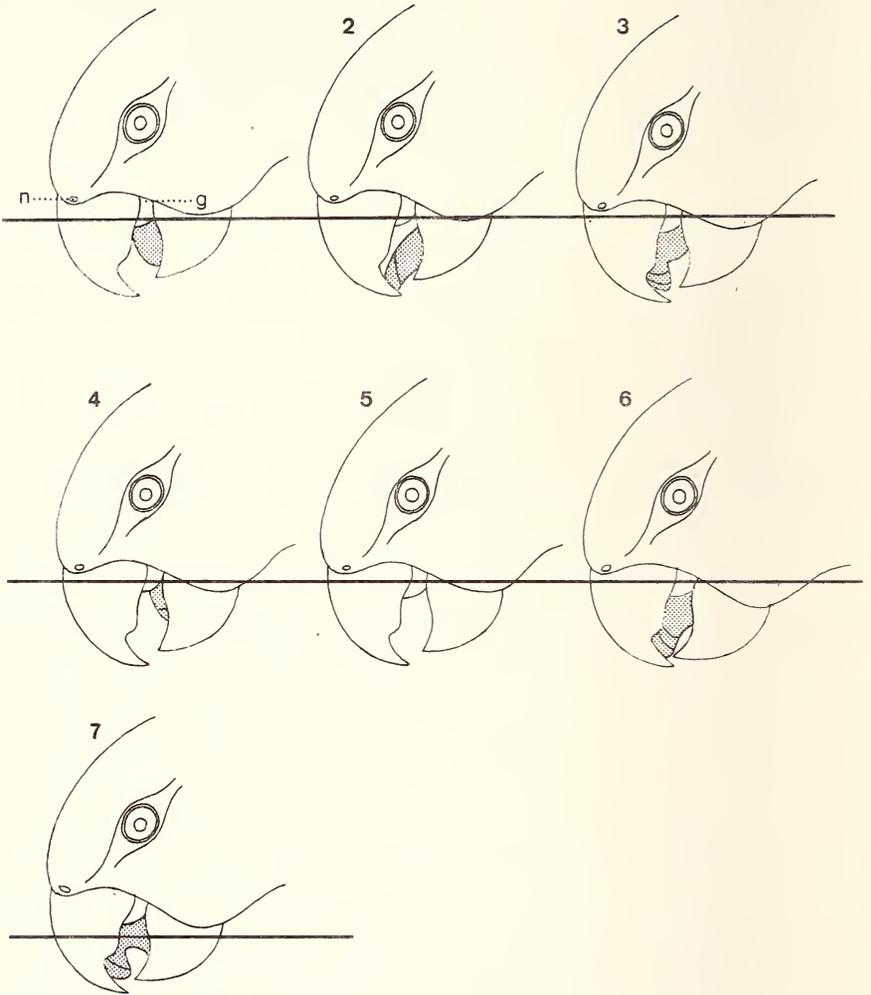


Abb. 17: Trinken der Psittacinae (*Poicephalus senegalus*). 1—7: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; g Gaumenlappen, n Nasenloch.

nach Eintauchtiefe des Schnabels die Zungenspitze aus der Flüssigkeit herausgezogen oder nicht. Die Dauer einer einzelnen Zungenbewegung ist bei den verschiedenen Arten der Psittacinae ziemlich konstant: rund $3/64$ sec (= 0,05 sec) (vergl. Tab. 16). Die Anzahl der Zungenbewegungen pro Trinkphase, und damit die Trinkphasendauer, variiert jedoch stark. Während des Trinkens wird der Ober- und Unterschnabel kaum bewegt, dennoch konnten ab und zu Schnabelbewegungen festgestellt werden, die wahrscheinlich zur Regulation des Abstandes zwischen Gaumen und Zungenrücken dienen.

Beim Kopfheben bleibt der Schnabel zunächst geöffnet. Die Zunge kann dabei entweder so stark zurückgezogen sein, daß sie von außen nicht mehr zu sehen ist, oder ihre Spitze ist an den Gaumen gelegt, so daß es den Anschein erweckt, als würde Flüssigkeit wie bei einer Pinzette zwischen Gaumen und Zunge festgehalten. In den meisten Fällen wird der Kopf in der Weise gehoben, daß der Schnabel schräg nach unten gerichtet ist. Einzelne Individuen, z.B. von *Melopsittacus*, *Lathamus*, *Eclectus*, *Agapornis*, *Forpus*, *Brotogeris*, *Cyanoliseus*, *Ara chloroptera*, hoben manchmal den Schnabel in einem Schwung aus dem Wasser, bis sie den Kopf in die Horizontale gebracht hatten. Bei je einem Individuum von *Forpus* und *Purpureicephalus* konnte beobachtet werden, wie es, nach kurzem Innehalten in der Horizontallage, den Kopf weit in den Nacken zurückbog.

4.3.2.2. Funktionelle Interpretation

Die Psittacinae trinken hauptsächlich mit Hilfe der Zunge und des Oberschnabels. Dabei wird mit der muldenförmigen Zungenspitze eine gewisse Flüssigkeitsmenge aufgeschöpft, die dann durch Anpressen der Zunge an den Gaumen geschluckt wird. Anschließend wird die ganze Zunge vom Gaumen abgehoben, um gegebenenfalls die Schöpfbewegung von neuem auszuführen.

Die Beschreibungen des Trinkaktes bei *Agapornis* spp. (Dilger 1960), *Melopsittacus* (Brockway 1964), *Pionites melanocephala* (Smith 1971) und *Poicephalus* spp. (Holyoak & Holyoak 1972) basieren auf Direktbeobachtungen und sind — wegen des außerordentlich schnellen Bewegungsablaufes — nicht präzise gefaßt. Die Zungenbewegung wird von Dilger, Brockway und Smith als „piston-like“ bezeichnet. Hingegen stimmen die verschiedenen Angaben über das Kopfheben, das wesentlich langsamer vor sich geht, mit meinen Beobachtungen überein. Nach Dilger wird nach dem Trinken der Kopf zum Teil schräg nach oben gehalten, zum Teil aber auch nicht. Smith betont, daß *Pionites* den Kopf zum Schlucken nicht aufrichtet. Holyoak & Holyoak erwähnen ebenfalls, daß *Poicephalus* spp. nach dem Trinken den Kopf nicht zurückwerfen. Die Psittacinae können also grundsätzlich Flüssigkeit aufnehmen und schlucken, ohne den Kopf aufzurichten, gelegentlich aber heben sie nach dem Trinken den Kopf auf ähnliche Weise, wie dies beim „Trinken auf Hühnerart“ (Schönholzer 1959) typisch ist. Eine ausgesprochene Schöpfbewegung mit dem Unterschnabel, wie bei den Cacatuinae, konnte jedoch in keinem Fall festgestellt werden. Doch ist es möglich, daß beim Heben des Kopfes Flüssigkeit im Schnabel zurückbleibt, und daß auf diese Weise zusätzlich Wasser aufgenommen werden kann.

4.3.3. Morphologie der Psittacinae (allgemein)

Die altweltlichen und australischen Psittacinae lassen sich in drei Tribus (Platycercini, Psittaculini, Psittacini) unterteilen, die aber durch mehrere gemeinsame Merkmale miteinander verbunden und gegenüber den anderen Unterfamilien abgegrenzt werden (s. 5.4.3.).

Die Feilkerben sind deutlich ausgeprägt, stufenförmig und zeigen einen geradlinigen, meist nicht unterbrochenen Verlauf. Der Quervorsprung ist stufig und reicht caudal des Zahnausschnitts fast bis an den Rand des Oberschnabels. Er wird von fingerförmigen Papillen des lebenden Gewebes unterlagert. Die mäßig gewölbte Gaumenplatte (Abb. 19 B, 24 B) zeigt eine glatte Hornoberfläche und ist mit einem charakteristischen Gaumenleistenmuster versehen, bei dem die sog. caudale Gaumenleiste stets vorhanden ist. Am Unterschnabel ist die Kinnhöhle ausgebildet und die Gonys gebogen. Die Unterschnabelschneide ist scharf, und die Schnabelpapillen münden lingual der Schneidenkante. Die Zunge ist an der Spitze eher etwas breiter als an den Zungenflügeln. Die Zungenspitze zeigt eine charakteristische Gestalt mit einem Oberflächenrelief aus deutlichen Radiärrinnen, die gegen den Zungenflügelwinkel hin konvergieren. Sie kann je nach physiologischem Zustand muldenförmig vertieft oder flach sein. Der Unterkieferdrüsenkörper ist durch eine tiefe Rinne vom Zungenkörper getrennt und füllt den Raum zwischen Zungenkörper und Mundhöhlenwand aus. Die Larynxplatte ist ziemlich flach.

4.3.4. Morphologie der Platycercini

4.3.4.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 2 C, 18, 19, 20; Tab. 4)

Das Horn der S c h n a b e l a u ß e n s e i t e ist meistens glatt und zeigt normalerweise keine Abschlüferungen. Am Oberschnabelrand kann ein Zahn und Zahnausschnitt ausgebildet sein, seine Ausprägung unterliegt aber z.T. individuellen Variationen. In der Seitenansicht wird der Quervorsprung vom Oberschnabelrand verdeckt (Abb. 18).

An der F e i l k e r b e n f l ä c h e reichen die deutlichen, stufigen Feilkerben bis weit zur Spitze. Apikal können sie in unregelmäßige Aufrauhungen übergehen. Bei den breitschnäbligen Formen sind die Feilkerben je nach Individuum mehr oder weniger ausgeprägt gewinkelt (Abb. 19 A), bei den schmalschnäbligeren Formen (*Purpureicephalus*, *Lathamus*) sind sie meist stärker gewinkelt (Abb. 19 C), bei *Neopsephotus* und *Melopsittacus* hingegen verlaufen sie quer (Abb. 20).

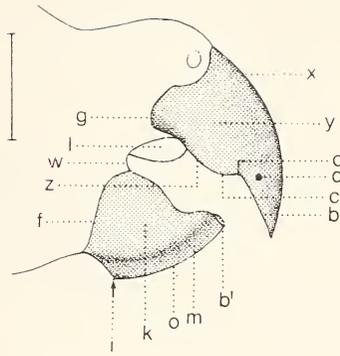


Abb. 18: *Platycercus elegans*, Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht. b Feilkerbenfläche, b' Untersnabelschneide, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, f Unterschnabelwurzel, g Oberschnabelwurzel, i Dillenwinkel, k Seitenfläche des Untersnabels, l Gaumenlappen, m Frontalfläche, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Oberschnabelaußenseite, z Oberschnabelseitenrand, Maßeinheit: 10 mm.

Der durchschnittliche Abstand zwischen den Feilkerben ist abhängig von der Schnabelgröße. Bei *Melopsittacus* wird diese Regel durchbrochen, indem hier, trotz der geringen Schnabelgröße, die Abstände am größten sind. Auch sind bei ihm die Feilkerben noch deutlicher ausgeprägt als bei den übrigen *Platycercini*. Die caudalste Feilkerbe vor dem Quervorsprung geht seitlich in zwei schräg apikal weisende Schenkel über, die eine ebenso hohe Stufe wie diejenige des Quervorsprungs bilden (Abb. 20 A).

Das lebende Gewebe unterlagert die Feilkerben mit Leisten. Bei *Melopsittacus* sind keine Leisten ausgebildet, hingegen senken sich 4 bis 6 Schnabelpapillen, die größtenteils den Randpapillen entsprechen, in das Horn; ihre Mündungen werden auf der Hornoberfläche nicht sichtbar (Abb. 2 C).

Der Quervorsprung bildet eine ausgesprägte Stufe, die in einem breiten Bogen verläuft. Meist reicht er auf der Höhe des Zahns oder, wenn dieser fehlt, an entsprechender Stelle bis an den Schnabelrand. Der Quervorsprung von *Melopsittacus* verläuft median quer und geht seitlich, parallel zur caudalsten Feilkerbe, ebenfalls in zwei schräg apikal weisende Schenkel über (Abb. 20 A). Deshalb sind am Oberschnabelrand von *Melopsittacus* meist zwei Zähne ausgebildet.

Das lebende Gewebe unterlagert den Quervorsprung mit einer Reihe fingerförmiger Papillen (Abb. 2 C).

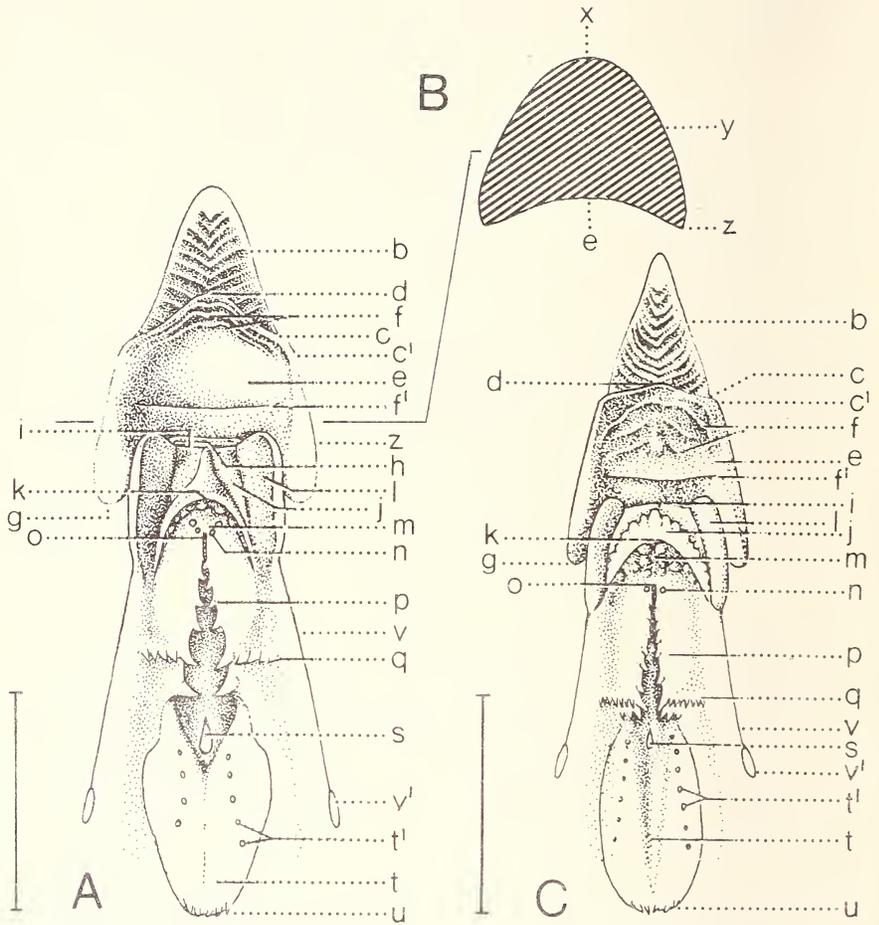


Abb. 19: A—B *Platycercus elegans*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel; C *Lathamus discolor*, Gaumen. b Feilkerben, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f apikale Gaumendrüse, f' caudale Gaumenleiste, g Rhamphothekenwurzel, h Verbindungshaut, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, o Choanenwinkel, p Choanenfalte mit Randpapillen, q Gaumenpapillen, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

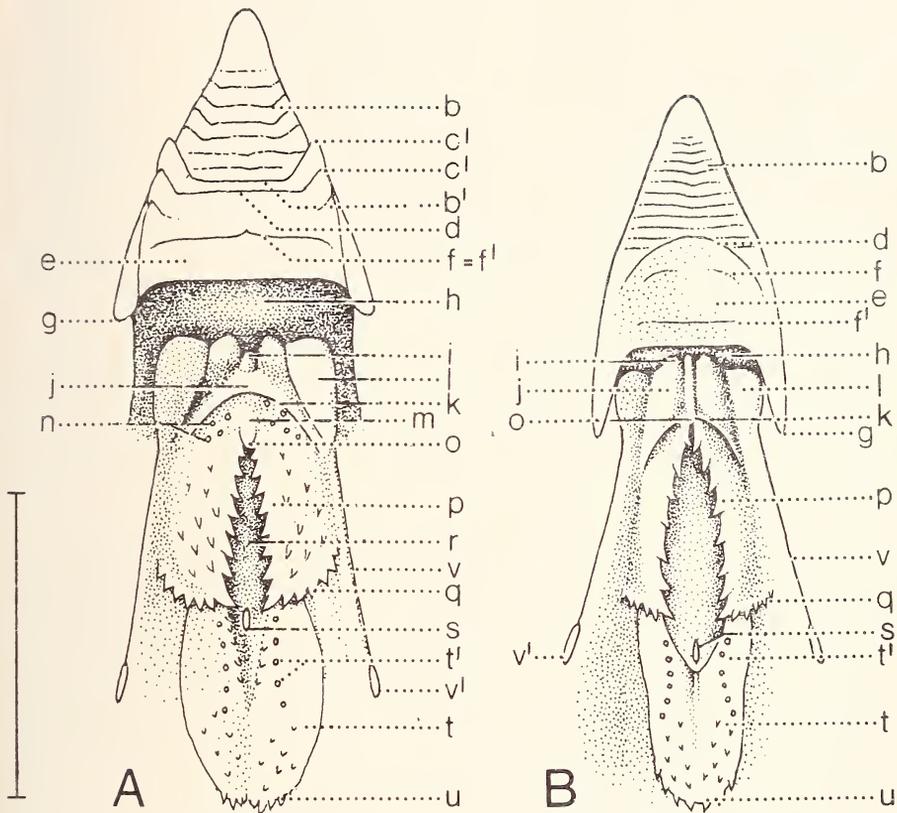


Abb. 20: A *Melopsittacus undulatus*, Gaumen; B *Neopsephotus bourkii*, Gaumen. b Feilkerben, b' caudalste Feilkerbe, c' Zahn, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f apikale Gaumenleiste, f' caudale Gaumenleiste, g Rhamphothekenwurzel, h Verbindungshaut, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, o Choanenwinkel, p Choanenfalten mit Randpapillen, q Gaumenpapillen, r Choanenspalte, bzw. Orbitalmulde, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum. Maßeinheit: 10 mm.

Die *G a u m e n p l a t t e* wird von Leisten modelliert, unter denen man eine caudale Gaumenleiste und eine bis mehrere apikale Gaumenleisten unterscheiden kann. Die caudale Gaumenleiste verläuft quer im caudalen Drittel oder Viertel, sehr selten im caudalen Fünftel der Gaumenplatte. Sie ist oft undeutlicher ausgebildet als die apikalen Gaumenleisten, die auf der Gaumenplatte bestimmte Muster bilden. *Neopsephotus* zeigt 1 apikale Gaumenleiste (Abb. 20 B), *Neophema* deren 2 bis 3, *Lathamus* 3 (Abb. 19 C), *Psephotus* 3, seltener 4 bis 5, und *Purpleicephalus* 6 bis 8. Bei diesen Gattungen sind die apikalen Gaumenleisten zwischen Quervorsprung und caudaler Gaumenleiste verteilt. Apikal sind sie meist bogenförmig, aber vor allem weiter caudal sind sie median unterbrochen und bilden symmetrische Leisten, die schräg von medio-apikal nach latero-caudal verlaufen. Bei *Platycercus* (Abb. 19 A) und *Barnardius* hingegen sind meist 3, aber auch bis zu 5 bogenförmige apikale Gaumenleisten dicht hinter dem Quervorsprung konzentriert, wobei wiederum die hinteren median unterbrochen sein können. Bei *Cyanoramphus* sind nur 2, höchstens 3 solcher Gaumenleisten ausgebildet, und bei *Eunymphicus* sind 1 bis 2 schwächer ausgesprägte Gaumenleisten erkennbar. *Prosopeia* zeigt nur andeutungsweise eine Gaumenleiste in der Nähe des Quervorsprungs, caudal von ihr ist zusätzlich ein kurzer, medianer Längswulst ausgebildet. Die Gaumenplatte von *Melopsittacus* hingegen ist wiederum in spezifischer Weise ausgebildet; sie trägt auf halber Länge nur eine einzige, stufige, querverlaufende Gaumenleiste (Abb. 20 A). (Vergl. auch Abb. 35.)

Die *V e r b i n d u n g s h a u t* zeigt innerhalb der Platycercini sehr unterschiedliche Ausbildungsformen. Bei *Melopsittacus* ist sie in auffallender Weise entwickelt (Abb. 20 A). Sie verbindet nicht nur den Caudalrand der Gaumenplatte mit dem Limen, sondern reicht caudolateral sogar zwischen Schnabelwurzel und Gaumenlappen. Bei gesenktem Oberschnabel ist sie stark zusammengefasst und wird ventral völlig vom Limen verdeckt, bei angehobenem Oberschnabel wird sie aber gedehnt und etwas nach apikal gezogen. Sie kann dann so lang wie die Gaumenplatte werden und bildet eine sehr hohe Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen. Bei *Neopsephotus* ist die Verbindungshaut bedeutend kürzer (Abb. 20 B), so daß bei angehobenem Schnabel eine Stufe entsteht, die etwa so groß wie bei den Loriinae ist. Innerhalb der Gattung *Neophema* ist die Verbindungshaut unterschiedlich ausgebildet. Bei *N.chryosostoma* und *N.elegans* ist sie nur zwischen Limen und Gaumenplatte eingespannt, bildet aber noch eine sehr niedrige Stufe aus. Bei *N.pulchella* und *N.splendida* besteht die Verbindungshaut, wie bei den übrigen Platycercini, nur aus einem sehr kurzen, flach gespannten Häutchen ohne Stufenbildung.

Das *L i m e n* ist bei den größeren Arten eine flache, unscheinbare Falte, die sich beim Oberschnabelheben dehnt. Bei *Melopsittacus* besteht es aus 2 seitlichen, weit nach apikal vorragenden Papillen und einer sehr kleinen, nach caudal versetzten medianen Papille (Abb. 20 A). Bei *Neopsephotus* sind von den 3 Papillen die seitlichen etwas breiter als die mediane (Abb. 20 B). Das Limen von *Neophema* ist mit ungefähr 5 regelmäßigen, ebenfalls apikal weisenden Papillen besetzt. Bei *Lathamus* besteht das Limen aus einer tiefen, Papillenandeutungen aufweisenden Hautfalte, die sich beim Heben des Oberschnabels entfaltet und eine Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen bildet (Abb. 19 C).

Der unpaare Gaumen ist apikal stets schmaler als caudal. Meist ist ein medianer Längswulst ausgebildet, der sich nach hinten pfeilspitzenförmig verbreitert (Abb. 19 A). Bei *Psephotus* und *Neophema* ist dieser Längswulst häufig weniger deutlich. Innerhalb der Gattung *Psephotus* ist die Länge des unpaaren Gaumens nicht konstant; so ist er bei *Psephotus haematonotus* etwas kürzer als bei den übrigen *Psephotus* spp. Bei *Neopsephotus* ist er länger als bei *Neophema* und mit einem deutlichen Längswulst versehen (Abb. 20 B), bei *Melopsittacus* hingegen ist er stark verkürzt, ein medianer Längswulst ist aber oft zu erkennen (Abb. 20 A). Der unpaare Gaumen von *Lathamus* hingegen ist in spezifischer Weise ausgebildet und ragt gegenüber der Gaumenplatte nach ventral vor. Diese Lage wird zum Teil durch das entfaltbare Limen hervorgerufen. Andererseits trägt der unpaare Gaumen einen bogenförmigen, nach apikal umgelegten Hautwulst, der mit kleinen Papillen besetzt ist und median bis an das Limen reicht, was die nach ventral vorragende Lage des unpaaren Gaumens noch verstärkt (Abb. 19 C).

Die Gaumenlappen sind für die meisten Platycercini in charakteristischer Weise ausgebildet; sie sind außerordentlich lang, groß und ragen apikal meist über das Limen hinaus. Sowohl auf der Innenseite wie auch auf der Außenseite zeigen sie eine metallisch schimmernde Oberflächenbedeckung. Am lebenden Vogel sind sie schon von außen deutlich sichtbar (Abb. 18). Nur bei *Neopsephotus* und *Melopsittacus* sind sie viel kleiner und eher dreieckig (Abb. 20).

Die Querfalte ist deutlich ausgebildet und bogenförmig, aber nicht entfaltbar; einzig bei *Lathamus* ist eine tiefere Falte entwickelt.

Die Choanenregion ist gegenüber dem unpaaren Gaumen etwas nach dorsal versetzt. Eine Reihe flacher, stumpfer Papillen schmiegen sich dicht an die Querfalte (Abb. 19 A). Der unpaare Abschnitt ist meistens kurz; von den kleineren zu den größeren Arten ist eine Tendenz zur Verlängerung festzustellen (Tab. 5, Abb. 37). Als Ausnahme ist er sowohl bei *Melopsittacus* bedeutend länger, indem das Verhältnis zum unpaaren Abschnitt $1/4$ bis $1/3$ beträgt, als auch bei *Lathamus*, wo dieses Verhältnis ungefähr $1/2$ ausmacht. Bei *Lathamus* ist der unpaare Abschnitt wegen des nach ventral vorragenden unpaaren Gaumens schräg nach hinten-oben gerichtet. Falls vorhanden, liegen die ventralen paarigen Mündungen der Choanendrüsen in sehr kurzen, seichten Rinnen, die vom Choanwinkel schräg nach lateral weisen. Bei den größeren Arten sind 1 bis 2 Paar Mündungen vorhanden (Abb. 19 A), bei *Psephotus* und *Lathamus* (Abb. 19 B) stets nur 1 Paar. *Neophema* und *Neopsephotus* (Abb. 20 B) zeigen keine ventralen Mündungen. Bei *Melopsittacus* sind 3 bis 6 Paar Mündungen zu erkennen, die aber auf dem relativ langen, unpaaren Abschnitt der Choanenregion nicht in Rinnen angeordnet sind (Abb. 20 A).

Die Choanenfalten liegen apikal meist nah aneinander, ihre Rand- und Gaumenpapillen sind bei *Melopsittacus* stärker ausgeprägt als bei den übrigen Platycercini.

Tabelle 4: Platycercini: Merkmale am Gaumen zur Diagnostizierung der Gattungen

| | <i>Prosopeia</i> | <i>Eunymphicus</i> | <i>Cyanoramphus</i> | <i>Barnardius Platycercus</i> (Abb. 18, 19 A, B) | <i>Purpureicephalus</i> | <i>Psephotus</i> | <i>Lathamus</i> (Abb. 19 C) | <i>Neophema</i> | <i>Neopsephotus</i> (Abb. 20 B) | <i>Melopsittacus</i> (Abb. 20 A) | |
|---|---|---|---------------------|--|---|---|-----------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|--|
| Oberschnabelzahn | + | + | + | + | + | + | + | - | - | + | |
| Feilkerben | gewinkelt | | | | stärker gewinkelt | gewinkelt | stärker gewinkelt | gewinkelt | querverlaufend | | |
| Abstand, ca. in mm | 0,4 | 0,3—0,4 | | 0,4—0,5 | 0,4 | 0,3 | | | | 0,5 | |
| apikale Gaumenleisten | konzentriert in Nähe des Quervorsprungs | | | | verteilt zwischen Quervorsprung und caudaler Gaumenleiste | | | | | | |
| Verbindungshaut | stark reduziert | 1—2 | 2, evtl. 3 | 3, evtl. 4—5 | 6—8 | 3, evtl. 4—5 | | 2—3 | 1 | | |
| | nicht erkennbar | sehr kurz, straff gespannt, keine Stufenbildung | | | nicht erkennbar | sehr kurz, straff gespannt, keine Stufenbildung | | keine od. schwache Stufenbildung | Stufenbildung | extreme Stufenbildung | |
| Limen | | schwache Faltenbildung, ohne Papillen | | | | tiefe Falte, ohne Papillen | | meist 5 Papillen | 3 Papillen | 3 unregelmäßige Papillen | |
| Relief des unpaaren Gaumens | | medianer Längswulst, caudal verbreitert | | | | bogenförmiger Hautkamm | | wie <i>Psephotus</i> relativ kurz | | spezifisch | |
| Gaumenlappen | sehr groß, lang, apikal über das Limen reichend | | | | | | | | | | |
| Choanenregion: unpaarer:paariger Abschnitt | 1:4 bis 1:9 | | 1:8 bis 1:14 | | 1:2 | | 1:9 bis 1:25 | | 1:3 bis 1:4 | | |
| ventrale, paarige Mündungen der Choanendrüsen | 1 bis 2 | | 1 | | keine | | keine | | 3 bis 6 | | |

Die Gaumendrüsensform ist sehr variabel. Die Mündungen sind in paarigen, eher lateral liegenden, längsverlaufenden Reihen angeordnet, bei *Melopsittacus* hingegen oft in Doppelreihen. Der Übergang zum Oesophagus ist ziemlich flach, und die Rachenpapillen stehen in einer lockeren Reihe.

4.3.4.2. Unterschnabel

(Abb. 18; Tab. 5)

Der Unterschnabel ist im allgemeinen kurz und hoch mit einer deutlich nach oben gebogenen Gonys. Die Frontalfläche ist bei den eher kleinschnäbligen Arten (*Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophema*, *Lathamus*, *Cyanoramphus auriceps*) zur Seitenfläche hin abgerundet; bei den größeren Arten sind Frontal- und Seitenflächen fast rechtwinklig gegeneinander abgebogen, auch ist hier die Frontalfläche median und lateral mit flachen Längswülsten modelliert. Eine Kinnhöhle ist stets deutlich ausgebildet. Der Dillenwinkel schneidet die Unterschnabelwurzel verschieden tief aus, wobei dieser Ausschnitt bei *Barnardius*, *Neopsephotus* und *Melopsittacus* besonders gering ausgeprägt ist. Diese Arten zeigen auf der Unterkiefersymphyse auch einen etwa doppelt so langen rhamphothekenfreien Abschnitt wie die anderen Platycercini, bei denen er durchschnittlich $1/5$ bis $1/8$ der Unterschnabellänge beträgt.

Die Unterschnabelschneide ist scharf und nach ventral etwas ausgeschnitten, nur bei *Melopsittacus* ist sie gerade abgestutzt. Von den Seitenrändern ist sie durch einen Ausschnitt abgegrenzt, der mit zunehmender Schnabelgröße deutlicher wird. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem bis längsovalen Querschnitt auf der lingualen Seite der Unterschnabelschneide und in deutlichem Abstand von der Schneidenkante.

4.3.4.3. Zunge

(Abb. 15D, 21, 22, 23; Tab. 6, 7)

Die Zunge ist wie bei allen Psittacinae an der Spitze etwas verbreitert. Auf der Zungenunterseite sind Schleimhautfalten ausgebildet, die große, konische Papillen tragen. Die erste Falte hinter der Nagelwurzel und ihre Papillen sind besonders groß, die nächstfolgenden Falten und Papillen werden nach hinten immer kleiner und undeutlicher (Abb. 23B). Bei den kleinen Arten können die Papillen in seltenen Fällen undeutlich ausgeprägt sein. *Melopsittacus* weist hinter der Nagelwurzel eine große Falte auf, Papillen fehlen jedoch auf der ganzen Schleimhaut. Bei *Lathamus* hingegen sind bloß in der Nähe der Zungenwurzel stumpfe Papillen ausgebildet, während weiter apikal die Schleimhaut nur quergefältelt ist (Abb. 23A). Der *M.genioglossus* ist breit, ziemlich flach und tritt nicht

T a b e l l e 5 : Platyercini: Merkmale am Unterschnabel zur Diagnostizierung der Gattungen

| | <i>Prosopea</i> | <i>Eunymphicus</i> | <i>Cyanoramphus</i> | <i>Platyercus</i> (Abb. 18) | <i>Barnardius</i> | <i>Purpureicephalus</i> | <i>Psephotus</i> | <i>Lathamus</i> | <i>Neophema</i> | <i>Neopsephotus</i> | <i>Melopsittacus</i> |
|--|---|--------------------|---------------------|-----------------------------|-------------------|-------------------------|------------------|-----------------|-----------------|---------------------|----------------------|
| Frontal- und Seitenfläche | fast rechtwinklig zueinander stehend | | | | | | | | | | |
| Oberflächenmodellierung | mit flachen Längswülsten median und lateral der Frontalfläche | | | | | | | | | | |
| Ausschnitt des Dillenwinkels in die Unterschnabelwurzel | mäßig bis flach | | deutlich | | sehr flach | | deutlich | | flach | | |
| rhamphothekenerer Abschnitt, in Bruchteilen der Unterschnabellänge | ? | ? | 1/6 bis 1/8 | 1/5 bis 1/6 | 1/3 bis 1/4 | 1/5 | 1/6 bis 1/8 | 1/5 bis 1/7 | 1/5 bis 1/12 | 1/3 bis 1/4 | |
| Unterschnabelschneide | eingeschnitten | | | | | | | | | | |
| | gerade | | | | | | | | | | |

unter der Schleimhaut hervor. Die Mündungen der Unterzungendrüsen liegen gegenüber den Mündungen der paarigen Zungendrüsen, d.h. ungefähr auf halber Strecke zwischen Zungen- und Nagelwurzel. Der Drüsenkörper reicht caudal meist bis zur Hälfte der Larynxspalte, bei *Purpureicephalus* hingegen nur bis zum Anfang der Larynxspalte, da er wegen der langen Zunge etwas nach apikal verschoben ist. Auch bei *Melopsittacus* reicht der Drüsenkörper nur bis zum Anfang der Larynxspalte, doch ist hier die Unterzungendrüse sehr klein und wird oft übersehen (vergl. Feder 1969). Bei *Lathamus* mündet die Unterzungendrüse ungefähr gegenüber der Mitte des Zungengrundes, d.h. im unteren Drittel zwischen Zungen- und Nagelwurzel, da seine Zunge etwas verlängert ist. Der sehr große Drüsenkörper reicht bis gegenüber dem Ende der Larynxspalte.

Auf der Unterseite der Zungenspitze befindet sich apikal vom Nagel ein Schleimhautrand, dessen Länge meist ungefähr ein Drittel bis die Hälfte der Nagellänge ausmacht (Abb. 23); bei *Eunymphicus*, *Prosopieia* und *Lathamus* reicht der Nagel weiter apikal (Tab. 7). Der Nagel greift bei allen Arten seitlich etwas auf die Oberseite der Zungenspitze über.

Die Oberseite der Zungenspitze zeigt das für die Psittacinae typische Oberflächenrelief: 7 bis ca. 13 deutliche Radiärrinnen strahlen zum Zungenrand aus und sind nach caudal meist bis auf die Höhe der Nagelwurzel zu erkennen. An den Seiten der Zungenspitze entstehen lippenartige Wülste. Sie sind nach medial von deutlichen Rinnen begrenzt, die nach caudal in der Nähe des Zungenflügelwinkels konvergieren (Abb. 21A). Bei *Melopsittacus* ist diese Strukturierung etwas modifiziert, indem die Radiärrinnen dichter angeordnet und bis zum Zungenrücken deutlich ausgeprägt sind (Abb. 21B). Die Zungenspitze von *Lathamus* trägt einen dichten Papillenbesatz (Abb. 22, 15D). In der caudalen Hälfte ist ein sehr flacher Längswulst ausgebildet, der von einer deutlichen Medianrinne durchzogen wird. Dieser Wulst ist mit Papillenandeutungen bedeckt und nur undeutlich abgrenzbar, da die Papillen nach der Seite und nach apikal zusehends länger werden. Diese ca. 0,5 mm langen Papillen (gemessen an den längsten, lateralen Papillen) bilden eine Bürste und sind, im Gegensatz zu denjenigen der Loriinae, nicht hufeisenartig, sondern eher in dichten Radiärreihen angeordnet. In ausgebreitetem Zustand ist die Zungenspitze muldenförmig.

Die Zungenspitze der Platycercini (und der Psittacinae überhaupt) ist meist flach, wenn man lebende Tiere untersucht. Verschiedene Beobachtungen weisen jedoch darauf hin, daß sie beim Aufnehmen von Nahrungsstücken, beim Verschlucken von zerkaute Nahrungsteilchen und beim Trinken muldenartig vertieft sein kann. Außerdem ist an fixiertem Material die Zungenspitze in der Regel muldenförmig, und demnach kann sie offensichtlich je nach Tätigkeit die notwendige Form annehmen.

Die paarigen Zungendrüsen münden auf der Höhe des Zungenflügelwinkels oder wenig apikal davon. Die Mündungen liegen meist seitlich am Zungenrücken (Abb. 21A), außer bei *Psephotus*, bei dem sie mehr medial liegen, und *Melopsittacus* (Abb. 21B), bei dem sie sich in der Nähe des Zungenflügelwinkels

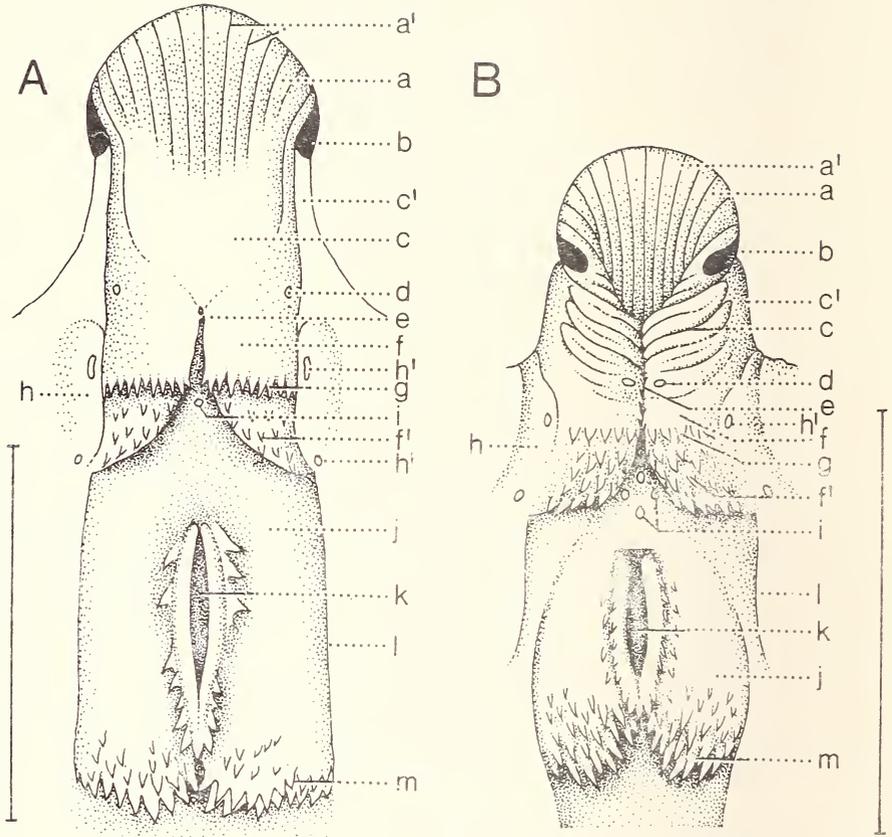


Abb. 21: A *Barnardius zonarius zonarius*, Zunge; B *Melopsittacus undulatus*, Zunge. a Zungenspitze, a' Radiärrinnen, b Nagel, c Zungenrücken, c' Zungenseite, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündungen der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, l larynxflankierende Hautfalte, m Larynxpapillenreihe. Maßeinheit: 10 mm.

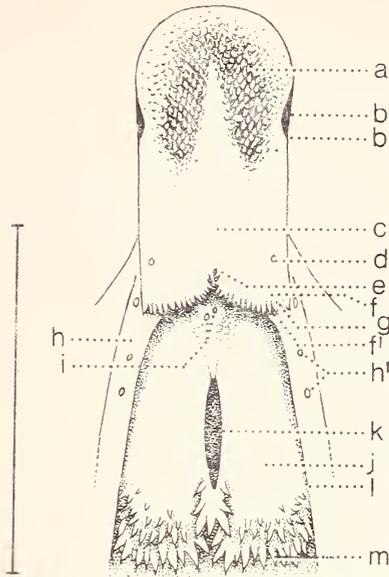


Abb. 22: *Lathamus discolor*, Zunge. a Zungenspitze mit Papillen, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündung der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, l larynxflankierende Hautfalte, m Larynxpapillen. Maßeinheit: 10 mm.

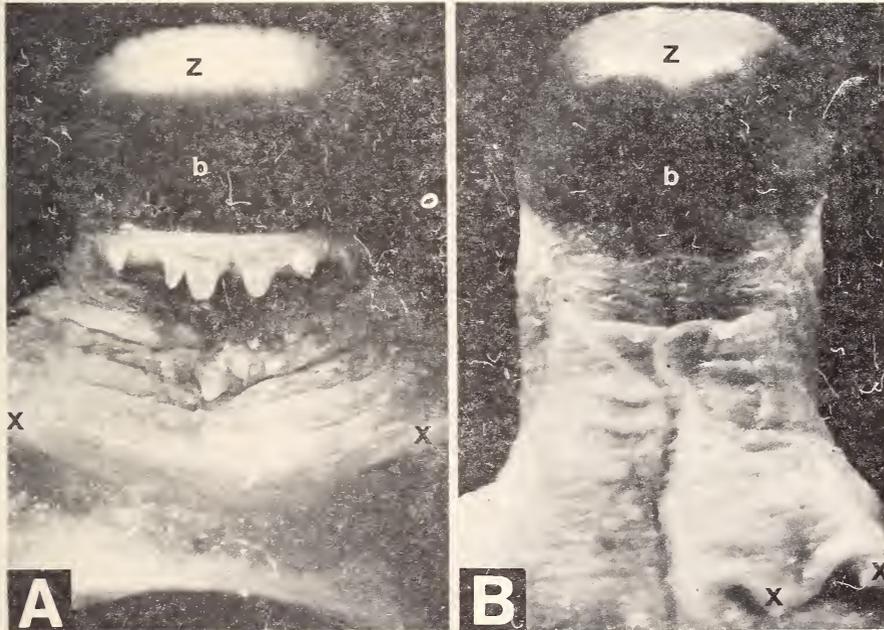


Abb. 23: Zungenunterseiten, A *Psephotus haematonotus*, Vergr. 9,6x; B *Lathamus discolor*, Vergr. 9,5x. b Nagel, z Schleimhautrand, x Zungenwurzel.

befinden. Spezifischerweise sind die paarigen Zungendrüsen von *Neophema* und *Neopsephotus* nicht ausgebildet (Tab. 7).

An den Zungenflügeln sind der apikale und der caudale Abschnitt ungefähr gleich lang. Die Zungenpapillenreihen sind deutlich. Bei *Cyanoramphus*, *Eunymphicus* und *Prosopeia* sind am apikalen Abschnitt der Zungenflügel oft einzelne Papillen angedeutet. Der caudale Abschnitt setzt am medianen Rand des apikalen Abschnitts an und ist besonders bei den größeren Arten und wiederum bei *Melopsittacus* mit Papillen besetzt (Abb. 21). Der caudale Abschnitt reicht nach hinten höchstens bis zum Anfang der Larynxspalte; er biegt seitlich ab und ist gegenüber dem Wulst der Unterkieferdrüse deutlich abgesetzt. Bei *Lathamus* ist der caudale Abschnitt fast völlig zurückgebildet und geht ohne Absatz in den Wulst der Unterkieferdrüse über (Abb. 22).

Der Unterkieferdrüsenkörper wird vom Zungenkörper durch eine tiefe Rinne deutlich abgetrennt (Abb. 21A). Bei *Melopsittacus* hingegen ist er nur apikal durch eine seichte Rinne vom Zungenkörper abgesetzt, caudal ver-

Tabelle 6: Platycercini: Anzahl Drüsenmündungen der unpaaren Zungendrüse und der Unterkieferdrüse.

Für jede Art oder Gattung ist die Anzahl Beobachtungen angegeben.

| Drüse | unpaare Zungendrüse | | | | | Unterkieferdrüsen | | | | |
|---|---------------------|---|---|---|---|-------------------|----|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| <i>Prosopeia tabuensis</i> | | 1 | 1 | | 1 | | 1 | 3 | | 2 |
| Hybriden: <i>Prosopeia personata</i> x <i>Prosopeia tabuensis</i> | 2 | | | | | | 2 | | | 2 |
| <i>Eunymphicus</i> | 3 | | | | | | 3 | 3 | | |
| <i>Cyanoramphus</i> | 3 | | | | | | 3 | 3 | | |
| <i>Platycercus</i> | 11 | | | | | | 19 | 3 | | |
| <i>Barnardius</i> | 4 | | | | | | 7 | 1 | | |
| <i>Purpureicephalus</i> | | 2 | | | | | | 2 | | |
| <i>Psephotus</i> | 7 | | | | | | 13 | 1 | | |
| <i>Lathamus</i> | 1 | 1 | | | | | | 4 | | |
| <i>Neophema</i> | 8 | | | | | | 16 | | | |
| <i>Neopsephotus</i> | 2 | | | | | | 2 | | | |
| <i>Melopsittacus</i> | 2 | 1 | 1 | 1 | | | 10 | | | |

schmilzt er mit den Zungenflügeln (Abb. 21B). Bei *Lathamus* ist der Drüsenkörper sehr flach und dem Zungenkörper eng angeschmiegt (Abb. 22). Meist reicht der Drüsenkörper apikal bis zu den Mündungen der paarigen Zungendrüse und caudal ungefähr bis zur halben Larynxspaltenlänge und weist 2, bei *Barnardius*, *Platycercus* und *Cyanoramphus* seltener auch 3 Mündungen auf. Bei *Eunymphicus* und *Prosopeia* ist der Drüsenkörper oft länger und zeigt 3 bis 4 Mündungen, die sich bei *Prosopeia* sogar auf 4 bis 5 erhöhen können. Bei *Purpureicephalus* und *Lathamus* hingegen reicht er stets bis zum Ende der Larynxspalte, hat aber nur 3 Mündungen. *Melopsittacus* besitzt einen ausgesprochen kurzen Drüsenkörper, der nur bis zum Anfang oder ersten Drittel der Larynxspalte reicht und 2 Mündungen besitzt. (vergl. Tab. 7). Nach caudal zieht vom Drüsenkörper eine kurze Hautfalte nach hinten, die den Larynx ungefähr bis zur Hälfte flankiert.

Die eher flache unpaare Zungendrüse weist meistens eine einzige Mündung auf. Bei *Prosopeia tabuensis* sind die Mündungen bis zu 5 vermehrt, hingegen besitzen die Hybriden *P.personata* X *P.tabuensis* nur eine Mündung. *Purpureicephalus* hat 2 hintereinanderliegende Mündungen. *Melopsittacus* neigt zu einer Vermehrung der Mündungen bis auf 4 (Tab. 6).

Die Larynxplatte ist auffallend flach. Am caudalen Rand sind mehrere Reihen dicht angeordneter Larynxpapillen ausgebildet; der Übergang zum Oesophagus hingegen ist fast stufenlos.

4.3.4.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Meist ist der Oberschnabelrand schon an der Wurzel etwas breiter als der Unterschnabelrand, so daß er diesen knapp umfaßt. Seltener passen Ober- und Unterschnabelrand in der Breite genau aufeinander. Apikal wird der Unterschnabelrand und die Unterschnabelschneide vollständig vom Oberschnabel umfaßt. Bei den größeren Arten bleibt auch bei normaler Okklusion ein Spalt zwischen Ober- und Unterschnabelrand bestehen, der aber von den Gaumenlappen größtenteils abgedeckt wird.

Der gesamte weiche Gaumen (ohne Verbindungshaut) ist ungefähr gleich lang wie Zunge und Larynx zusammen. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber dem Anfang der Choanenregion, und die Rachenpapillenreihe ist gegenüber der Larynxpapillenreihe weit nach caudal versetzt.

4.3.4.5. Diskussion

Innerhalb der Platycercini sind verschiedene Nahrungsspezialisten entstanden; die meisten Strukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes zeigen deshalb mehrere Ausbildungsvarianten. Um zu belegen, daß die Platycercini dennoch eine zusammenhängende Gruppe bilden, muß versucht werden, die Bedeutung jedes Einzelmerkmals und seine Stellung als Glied einer Entwicklungsreihe zu erfassen (s. 5.4.).

Tabelle 7: Platycercini: Merkmale an der Zunge zur Diagnostizierung der Gattungen

| | <i>Prosopeia</i> | <i>Eurymphicus</i> | <i>Cyanoramphus</i> | <i>Barnardius Platycercus</i> (Abb. 21 A) | <i>Purpureicephalus</i> | <i>Psephotus</i> (Abb. 23 A) | <i>Lathamus</i> (Abb. 23 B) | <i>Neophema</i> | <i>Neopsephotus</i> | <i>Melopsittacus</i> (Abb. 21 B) |
|---|------------------------------------|--------------------|---------------------|--|-------------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------------|--------------------------------------|----------------------------------|
| Schleimhaut der Zungenunterseite | 4–6 Falten mit Papillen | | | | | | | | | |
| caudaler Rand der Zungenzungen-drüse bis | 1/2 Larynxspalte | | | | | | | | | |
| Schleimhautrand an Zungenspitzenunterseite, in Bruchteilen der Nagellänge | 1/5 bis 1/10 | 1/5 bis 1/6 | 1/2 bis 1/3 | | | 1/2 Larynxspalte | Ende Larynxspalte | 1/2, selten 1/3 Larynxspalte | 1/2, selten 1/3 | |
| Anzahl Raddiarrinnen auf Zungenspitze | 8 bis 13 | | | | | | | | | |
| Oberfläche des Zungenrückens | mehr oder weniger glatt | | | | | | | | | |
| Mündungen der paarigengendrüsen | lateral | | | | | medial | lateral | mehr oder weniger glatt | fehlen | ca. 5 tiefe Querrinnen |
| caudaler Abschnitt der Zungenflügel | mit meist sehr deutlichen Papillen | mit wenig Papillen | lateral | <i>Barnardius</i> : mit Papillen; <i>Platycercus</i> : meist ohne | mit wenig Papillen | meist ohne Papillen | stark reduziert | meist ohne Papillen | unmittelbar neben Zungenflügelwinkel | mit vielen Papillen |

| caudaler Rand der Unterkiefer- drüse bis | 1/2 bis Ende Larynxspalte | | 1/2 Larynxspalte | | Ende Larynx- spalte | 1/2 Larynx- spalte | Ende Larynx- spalte | 1/2 Larynxspalte | Anfang bis 1/3 Larynx- spalte |
|---|------------------------------|-----|------------------|-----|---------------------------|--------------------------|---------------------------|------------------|--|
| | 3-6 | 3-4 | 2-3 | 2-3 | | | | | |
| Anzahl Mündungen der Unter- kieferdrü- sen (Tab. 6) | | 3-4 | 2-3 | 2-3 | 3 | 2-3 | | 3 | 2 |
| Anzahl Mündungen der unpaaren Zungendrü- se (Tab. 6) | 1-5 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | | 1-2 | 1-4 |

Die Feilkerben der Platycercini zeigen verschiedene Verlaufsmuster. *Neopsephotus* unterscheidet sich mit den stets quengerichteten Feilkerben von den übrigen Platycercini, bei denen die Feilkerben mehr oder weniger stark gewinkelt verlaufen. Gewinkelte Feilkerben können ein seitliches Abrutschen von Samen während der Bearbeitung besser verhindern als querverlaufende. Es darf deshalb angenommen werden, daß gewinkelte Feilkerben gegenüber querverlaufenden ein abgeleitetes Merkmal darstellen. Die verschiedenen Ausprägungen der Winkelung aber dürften unter anderem auch auf Unterschiede im Hornwachstum zurückzuführen sein und können bis jetzt nicht phylogenetisch interpretiert werden.

Melopsittacus weicht sowohl aufgrund der Feilkerbenfläche als auch aufgrund des Quervorsprungs von den übrigen Platycercini ab. Seine Feilkerben sind nicht nur deutlicher ausgeprägt, stehen in größerem Abstand und modellieren den Gaumen in charakteristischer Weise, sondern auch das unterlagernde, lebende Gewebe ist in spezifischer Weise ausgebildet. Der Quervorsprung hebt sich nicht wie bei den übrigen Papageien durch seine ausgeprägtere Stufenbildung von den Feilkerben ab, so daß er nur aufgrund seiner Lagebeziehung und der ihn unterlagernden Papillenreihe als solcher erkannt werden kann. Diese Strukturierung des Horngaumens bietet für die Samenbearbeitung besondere Vorteile, indem das Samenkorn von den schräg apikal weisenden Schenkeln des Quervorsprungs und der caudalen Feilkerbe am seitlichen Abgleiten gehindert wird. Durch diese Konfiguration wird derselbe Effekt erzielt wie durch die Abwinkelung der Feilkerben bei den anderen Platycercini (vergl. 5.1.1.).

Das Gaumenleistenmuster auf der Gaumenplatte scheint ein gutes Merkmal für Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Platycercini zu sein. Es können zwei Grundmuster unterschieden werden; beim einen sind die apikalen Gaumenleisten über die Gaumenplatte verteilt, beim anderen sind sie in der Nähe des Quervorsprungs konzentriert. Beim ersten Muster kann in der Reihenfolge *Neopsephotus*, *Neophema*, *Psephotus*, bzw. *Lathamus*, *Purpleicephalus* eine Vermehrung der apikalen Gaumenleisten festgestellt werden. Es stellt sich die Frage, in welcher Richtung sich die phylogenetische Entwicklung dieses Musters abspielte, d.h. ob eine Reduktion von ursprünglich zahlreichen oder eine Vermehrung von ursprünglich wenigen Gaumenleisten stattfand. Die Anzahl der Gaumenleisten steht andererseits in direktem Zusammenhang mit der Länge der Gaumenplatte. So zeigt *Purpleicephalus* die höchste Anzahl Gaumenleisten; seine lange, schmale Schnabelform ist aber unter den Platycercini ein abgeleitetes Merkmal. Daraus folgt lediglich, daß eine Vermehrung der Gaumenleisten im Verlaufe der Phylogenese stattfinden kann; eine mögliche sekundäre Reduktion bei einzelnen Formen ist aber hier nicht völlig auszuschließen. Das zweite Muster ist vom ersten ableitbar: Die Gaumenleisten sind nicht mehr über die Gaumenplatte verteilt, sondern nach apikal verlagert und hinter dem Quervorsprung konzentriert. Bei diesem Muster ist die Anzahl der Gaumenleisten nicht mit der Gaumenplattenlänge korreliert. Zieht man ferner in Betracht, daß parallel zur Anzahl auch die Ausprägung der Gaumenleisten verringert wird, so scheint es offen-

sichtlich, daß die phylogenetische Entwicklung dieses Gaumenleistenmusters im Sinne einer Reduktion in der Reihenfolge *Barnardius*, bzw. *Platycercus*, *Cyanoramphus*, *Eunymphicus*, *Prosopeia* verläuft (vergl. 5.1.1.; Abb. 35).

Die Gaumenplatte von *Melopsittacus* weicht stark von derjenigen der anderen Platycercini ab, indem sie nur eine einzige Gaumenleiste trägt, von der nicht zu entscheiden ist, ob sie mit einer caudalen oder apikalen Gaumenleiste zu homologisieren ist. Zudem ist auch ihre Ausprägung und Form spezifisch. Deshalb läßt sich das Gaumenleistenmuster von *Melopsittacus* auch nicht an die Entwicklungsreihe *Psephotus*—*Neophema*—*Neopsephotus* anfügen, etwa in der Annahme, daß hier die Rückbildung der apikalen Gaumenleisten am weitesten fortgeschritten sei.

Eine stufenbildende Verbindungshaut ist unter den Platycercini nur bei *Melopsittacus*, *Neopsephotus* und *Neophema* ausgebildet. Bei *Melopsittacus* hat sie eine extreme Entwicklung erfahren, die im Zusammenhang mit der Samenbearbeitung zu stehen scheint. Beim Anheben des Oberschnabels entsteht durch die entfaltete Verbindungshaut eine hohe Stufe hinter der Gaumenplatte, und wenn gleichzeitig die Zunge angehoben wird, z.B. um den Samen in der richtigen Lage zu halten, so wird die Mundhöhle nach vorn abgeschlossen, da der Zungenkörper genau in die Wölbung des unpaaren Gaumens paßt. Dieser Abschluß der Mundhöhle während der Samenbearbeitung kann verhindern, daß Schalen- und Kernsplitter unkontrolliert in die Mundhöhle gelangen, was hauptsächlich bei der Bearbeitung trockener Samen vorkommen dürfte. Daß die von der Verbindungshaut hervorgerufene Stufe dazu dient, während des Schälvorgangs ein Abgleiten des Samens nach hinten zu verhindern, erscheint weniger wahrscheinlich, weil die Verbindungshaut sehr zart und elastisch ist.

Bei *Neopsephotus* ist die Verbindungshaut geringer entwickelt, sie scheint gegenüber jener von *Melopsittacus* weniger spezialisiert zu sein. Die sukzessive Reduktion der Verbindungshaut von der stufigen Ausbildung zum flachgespannten Häutchen der meisten Platycercini läßt sich anhand der beiden Ausprägungsstufen innerhalb der Gattung *Neophema* rekonstruieren.

Limen, unpaarer Gaumen und Gaumenlappen bilden einen strukturell zusammenhängenden Komplex, anhand dessen wiederum eine Gruppierung der Platycercini möglich ist (vergl. Tab. 4). Bei *Prosopeia*, *Eunymphicus*, *Cyanoramphus*, *Barnardius*, *Platycercus*, *Purpureicephalus* und *Psephotus* ist er charakterisiert durch eine schwache Falte des Limen ohne Papillenbesatz, durch die apikale Verschmälerung des unpaaren Gaumens und durch die typisch geformten Gaumenlappen. Auch *Lathamus* stimmt in diesen Merkmalen, außer im Limen, mit dieser Gruppe überein. *Neophema* aber weicht durch das papillenbesetzte Limen von dieser Gruppe ab. *Neopsephotus* dagegen unterscheidet sich in allen Merkmalen von *Neophema*, aber auch von *Melopsittacus*, mit der er nur die kleinen, dreieckigen Gaumenlappen und eine unregelmäßige Ausbildung der Limenpapillen gemeinsam hat. Der Papillenbesatz des Limen kommt also bei jenen Gattungen vor, die auch eine Verbindungshaut besitzen, für die er möglicherweise einen Schutz vor mechanischer Verletzung durch Nahrungspartikel darstellt.

Die für die meisten Platycercini typischen, markanten Gaumenlappen wirken als „Wangen“, da sie auch bei geöffnetem Schnabel den Spalt zwischen den Seitenrändern der Gaumenplatte und des Unterschnabels seitlich weitgehend abschließen. Wangen haben allgemein die Aufgabe, die Mundspalte nach lateral zu verengen, um während der Nahrungsbearbeitung (Kauen) ein Herausfallen der Nahrung aus der Mundhöhle zu verhindern. Diese Funktion der Gaumenlappen scheint besonders vorteilhaft beim Fressen von eher trockenen Samen und ist hier auch möglicherweise in Anpassung an die Granivorie evolviert worden. *Neopsephotus* und *Melopsittacus* hingegen weisen die als ursprünglicher zu wertende, mäßige Entwicklung der Gaumenlappen auf. (vergl. 5.1.1.).

Bei *Lathamus* ist der nach ventral vorragende unpaare Gaumen mit dem papillenbesetzten Hautwulst in Anpassung an die spezifische Ernährungsweise mit Pollen evolviert worden. Am vorragenden Gaumen kann, analog zu den Lorinae, die Zungenspitze abgestreift werden, um die Papillen vom anhaftenden Pollenstaub zu reinigen.

An der Choanenregion ist von *Neopsephotus* und *Neophema* zu den anderen Platycercini eine Tendenz zur fortschreitenden Verlängerung des unpaaren Abschnitts festzustellen. Da die Anzahl von Drüsenmündungen auf dem unpaaren Abschnitt (außer bei *Lathamus*) mit seiner relativen Länge positiv korreliert ist, ist der unpaare Abschnitt wahrscheinlich durch ein Zusammenwachsen der Choanenfalten entstanden, wobei die ursprünglich an den Choanenfaltenrändern sich befindenden Drüsenmündungen nach ventral verlagert wurden. Der stark verlängerte unpaare Abschnitt bei *Lathamus* ist wahrscheinlich in Anpassung an die besondere Ernährungsweise entwickelt worden und verhindert, daß beim Abstreifen der Zunge am unpaaren Gaumen Nahrungspartikel in die Choanenöffnung gelangen. Bei *Melopsittacus* unterscheidet sich der unpaare Abschnitt sowohl in der relativen Länge als auch in der Anordnung der ventralen Mündungen von demjenigen der übrigen Platycercini (vergl. 5.1.1.; Abb. 37).

Die Schleimhaut der Zungenunterseite mit den ausgeprägten papillenbesetzten Falten in der Nähe der Nagelwurzel ist ein charakteristisches Merkmal fast aller Platycercini. Von McCann (1963) wurde es für *Cyanoramphus unicolor* und *C. auriceps* erwähnt. *Melopsittacus* wiederum fehlen die Papillen. Bei *Lathamus* aber ist die Rückbildung der Falten und der Papillen sicher eine Anpassung an seine spezielle Ernährungsweise mit Pollen, weil eine ausgeprägte Reliefstruktur die Bewegungen der Zunge während des Pollensammelns behindern würde.

Die Unterzungendrüse zeigt bei den Nahrungsspezialisten eine vom Durchschnitt abweichende Größe. *Lathamus* besitzt einen sehr großen Drüsenkörper und gleicht darin anderen Pollenspezialisten; bei *Melopsittacus* ist der Drüsenkörper sehr schwach entwickelt, was ebenfalls bei anderen extrem granivoren Formen festgestellt werden kann (s. 5.1.3.).

Während bei der Mehrheit der Platycercini die Ausbildung der Zungenspitzenoberseite mit derjenigen der anderen Psittacinae übereinstimmt, ist sie sowohl bei *Melopsittacus* als auch bei *Lathamus* abweichend gestaltet.

Bei *Melopsittacus* ist die Zungenspitze kolbenförmig anstatt flach wie bei den anderen Psittacinae. Dieser Unterschied steht im Zusammenhang mit der dichten und weniger weit nach caudal reichenden, spezifischen Radiärrinnenstruktur. Diese Besonderheit an der Zunge muß als weiterer Hinweis für die Sonderstellung von *Melopsittacus* innerhalb der Platycercini betrachtet werden. Sie ist wahrscheinlich, wie die Gaumenkonfiguration, in Anpassung an die Samenspezialisation entwickelt worden, denn eine kolbenförmige Zungenspitze kann für das Anstemmen von Samen zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschneide besonders geeignet sein.

Die papillenbesetzte Zungenspitze von *Lathamus* ist ebenfalls eine Adaptation an die spezialisierte Ernährungsweise; mit ihr kann Pollen wie mit einer Bürste gesammelt werden. Sie unterscheidet sich aber grundlegend in der Anordnung der Papillen und in der Ausbildung des medianen Längswulstes von derjenigen der Loriinae (vergl. auch Tab. 15).

Während bei den größeren Arten die paarigen Zungendrüsen lateral am Zungenrücken münden, variiert die Lage der Mündungen bei den kleineren Arten. Dies scheint jedoch nicht im Zusammenhang mit der Ernährungsweise zu stehen, zumal die paarige Zungendrüse, wie bei *Neophema* und *Neopsephotus*, auch vollständig zurückgebildet werden kann und deshalb bei der Nahrungsaufnahme von eher untergeordneter Bedeutung zu sein scheint.

Der breite, median ansetzende caudale Abschnitt der Zungenflügel ist ein charakteristisches Merkmal der Platycercini. Bei *Lathamus* stehen die stark reduzierten Zungenflügel im Zusammenhang mit seiner Ernährungsweise, da bei anderen Pollenspezialisten ähnliche Rückbildungen festzustellen sind (Tab. 7, 15).

Die tiefe Rinne zwischen Zungenkörper und Unterkieferdrüse dient wahrscheinlich als Verschiebungszone beim Heben und Senken des Zungenrückens. Dadurch ist die Zunge in ihren Bewegungen unabhängiger vom Drüsenkörper, was besonders wichtig ist, wenn dessen ventraler Rand auf die Zungenunterseite umgeschlagen ist.

Die Unterkieferdrüsengröße hat sich als ein adaptives Merkmal erwiesen. Bei den eher fructivoren *Eunymphicus* und *Prosopeia*, sowie beim Pollenspezialisten *Lathamus* ist diese Drüse vergrößert, während sie bei den Samenspezialisten und unter ihnen vor allem beim extrem granivoren *Melopsittacus* klein ist. In Übereinstimmung mit diesen Feststellungen können Beobachtungen an *Cyanoramphus* aus der Literatur interpretiert werden. McCann (1963) einerseits beschrieb bei *C. auriceps* 2 und bei *C. unicolor* 5 Drüsenmündungen, die er aber irrtümlicherweise als Geschmacksknospen (taste-pits) betrachtete. Taylor (1971, zitiert nach Forshaw 1973) andererseits beobachtete, daß sich *C. unicolor* nur zu 12 % von Samen, aber zu 65 % von Grasblättern ernährt. Dies zeigt wiederum, daß bei nicht-granivorer Ernährung die Unterkieferdrüse größer ist. *Purpureicephalus*, der auf Eucalyptussamen spezialisiert ist und einen langen Drüsenkörper aufweist, scheint eine Ausnahme darzustellen (vergl. aber 5.4.3.1.).

Für die unpaare Zungendrüse besteht kein Zusammenhang zwischen der Mündungsanzahl und der Nahrungsspezialisation. Während die meisten Platycercini nur 1 Mündung aufweisen und darin beispielsweise den Loriinae gleichen, neigen *Purpureicephalus* und *Melopsittacus* zur Vermehrung der Mündungsanzahl. Ein interessantes Problem stellt sich beim Vergleich von *Prosopeia tabuensis*, die mehrere Drüsenmündungen aufweist, mit den *Prosopeia*-Hybriden, die wie die meisten Platycercini nur eine Mündung haben. Theoretisch sind drei Erklärungen möglich: a) Innerhalb der Gattung *Prosopeia* variiert die Anzahl zwischen 1 und ca. 5. b) Bei den Hybriden tritt atavistisch der ursprünglichere platycercinentypische Zustand auf. c) *Prosopeia personata* besitzt nur 1 Mündung und hat dieses Merkmal auf ihre Nachkommen übertragen. Bei dem beschränkt vorhandenen Untersuchungsmaterial muß diese Frage aber vorläufig offen bleiben.

Der fast stufenlose Übergang zwischen Gaumendrüse und Oesophagus sowie zwischen Larynxplatte und Oesophagus ist typisch für die Platycercini.

4.3.5. Morphologie der Psittaculini

4.3.5.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 2D, 24, 36; Tab. 8, 25)

Das Horn der Schnabelaußenseite ist glatt und wachsartig glänzend. Abbruchkanten oder Abschilferungszonen der obersten Hornschicht finden sich vor allem an der Schnabelspitze. Innerhalb derselben Gattung gibt es Arten mit oder ohne Zahn und Zahnausschnitt am Oberschnabelrand, die Ausprägung dieses Merkmals variiert aber auch individuell (Tab. 8).

An der Feilkerbenfläche sind scharfe, stufige Feilkerben ausgebildet, die apikal in unregelmäßige Aufrauhungen übergehen, und die meist deutlich gewinkelt verlaufen. Bei *Agapornis cana* und *A. pullaria* hingegen sind sie quergerichtet. Bei *A. roseicollis* verlaufen die caudalen Feilkerben quer und werden nach der Spitze zunehmend stärker gewinkelt (Abb. 24C). Ihr durchschnittlicher Abstand ist im allgemeinen mit der Schnabelgröße positiv korreliert.

Die Feilkerben sind auf dem lebenden Gewebe durch Leisten präformiert (Abb. 2D).

Der Quervorsprung ist als deutliche Stufe ausgebildet. Er verläuft in einem Bogen und reicht meist deutlich caudal des Zahnes fast bis an den Schnabelrand. Seltener liegt er genau auf der Höhe des Zahnes. Er wird von einer bis mehreren Reihen fingerförmiger Papillen lebenden Gewebes unterlagert.

Die Gaumenplatte ist durch Gaumenleisten strukturiert. Die caudale Gaumenleiste verläuft quer und befindet sich meistens im caudalen Viertel bis Fünftel der Gaumenplatte, bei *Psittacula* (Abb. 24A) hingegen meist im hinteren

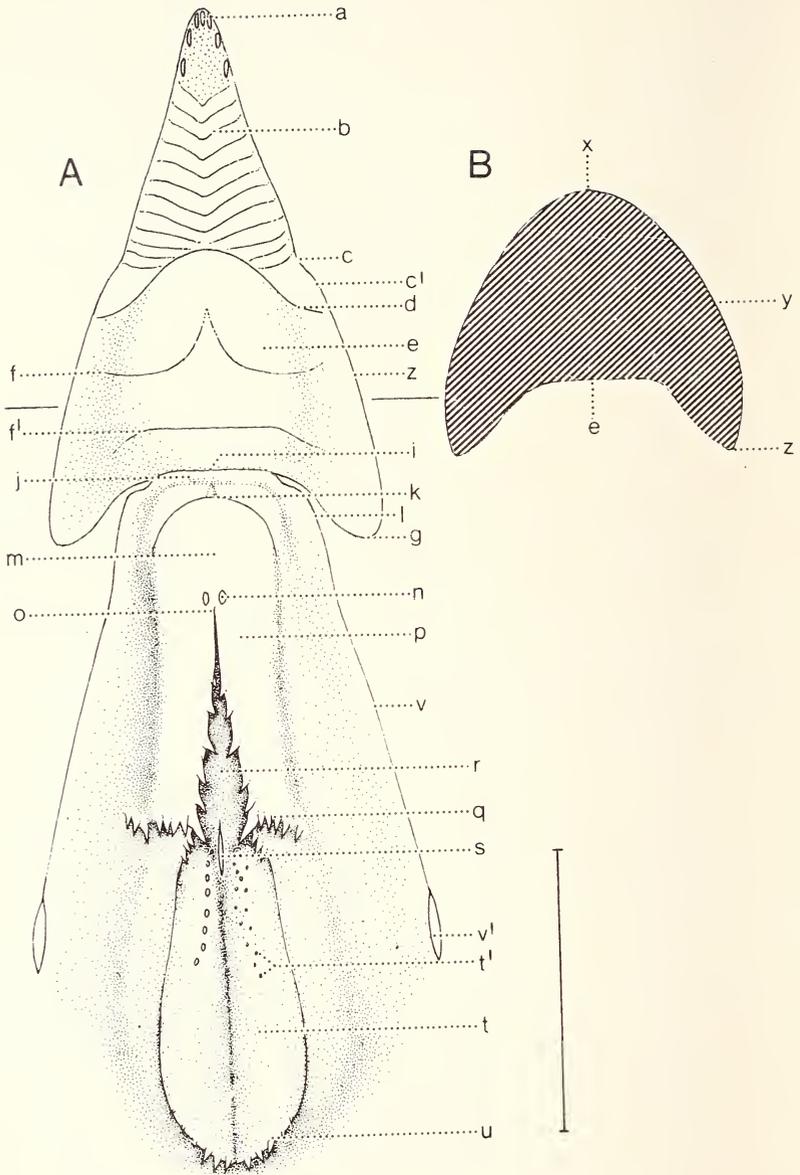
Sechstel und bei *Geoffroyus* und *Agapornis* (Abb. 24C) (excl. *A.pullaria*) im hinteren Drittel. Meist ist nur eine einzige apikale Gaumenleiste vorhanden, die stets deutlich und meist stufenförmig ausgebildet ist. Sie befindet sich ungefähr auf mittlerer Strecke zwischen caudaler Gaumenleiste und Quervorsprung und nimmt einen gewinkelten oder sogar geschwungenen Verlauf (Abb. 24A). In einzelnen Fällen ist eine kurze, mediane Längsleiste zwischen caudaler und apikaler Gaumenleiste ausgebildet. Bei *Agapornis cana*, *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* ist die apikale Gaumenleiste oft schwach abgewinkelt oder sogar querverlaufend (Abb. 24D). *Agapornis roseicollis* weist aber zwei apikale Gaumenleisten auf (Abb. 24C). Die vordere verläuft meist geschwungen oder gewinkelt wie bei anderen Psittaculini-Gattungen, die hintere quer. Bei *Agapornis personata* sind 3 Gaumenleisten vorhanden. Die vorderste verläuft in einem Bogen parallel zum Quervorsprung, die beiden hinteren sind nur schwach gebogen und liegen dicht hintereinander, wobei sie teilweise miteinander verschmelzen können (vergl. auch Abb. 36).

Eine *V e r b i n d u n g s h a u t* ist nicht ausgebildet, so daß das wulstige *L i m e n* unmittelbar auf die Gaumenplatte folgt. Beim Anheben des Oberschnabels wird das Limen gedehnt und verflacht. *Agapornis cana* weist 5 bis 7 Papillen auf dem Limen auf, wobei die mediane Papille gegenüber den anderen etwas zurückversetzt ist. *A.pullaria* zeigt rund 7 abgerundete und schwächer ausgeprägte Papillen. Bei den übrigen *Agapornis* spp. sind höchstens noch Andeutungen von Papillen auf dem Limen erkennbar. *Polytelis alexandrae* weist im medianen Teil des Limen 3 nebeneinanderstehende, cranial gerichtete Papillen auf (Abb. 24D).

Der *u n p a a r e G a u m e n* ist im Vergleich zu jenem der Platycercini breiter und kürzer. Oft ist ein mehr oder weniger deutlicher, schmaler, medianer Längswulst ausgebildet. Bei *Tanygnathus sumatranus* ist der unpaare Gaumen doppelt so lang wie bei den übrigen Psittaculini. Die abschließende Querfalte ist deutlich und bogenförmig, jedoch nicht entfaltbar.

Die *G a u m e n l a p p e n* sind innerhalb der Psittaculini sehr variabel in Form und Größe. Bei *Eclactus* und *Tanygnathus* sind sie flach und kaum als solche zu erkennen. Bei *Psittacula* (Abb. 24A) und *Geoffroyus* sind die Gaumenlappen deutlicher und haben die Form eines langen, rechtwinkligen Dreiecks, dessen rechter Winkel apikal liegt. Bei *Aprosmictus* und *Alisterus* sind sie etwas ausgeprägter und rundlicher. *Polytelis anthopeplus* und *P.swainsonii* besitzen große Gaumenlappen mit einem nach apikal weisenden Zipfel. Bei *Polytelis alexandrae* (Abb. 24D) sind sie noch größer, und der apikale Zipfel reicht weit über das Limen hinweg nach vorn. Bei *Prioniturus*, insbesondere *P.platurus*, bilden sie ein großes, gleichschenkliges Dreieck; bei *Agapornis* sind sie gerundet mit apikal gerichtetem Zipfel (Abb. 24C).

Die *C h o a n e n r e g i o n* liegt ungefähr in derselben Ebene wie der unpaare Gaumen. Der unpaare Abschnitt der Choanenregion ist bei *Prioniturus* und *Agapornis* sehr kurz (Abb. 24C), dafür schließen die Choanenfalten apikal meist nah aneinander und weichen erst weiter caudal auseinander. Bei den übrigen Gattungen aber ist er in auffallender Weise verlängert (Abb. 24A, D; 37). So ver-



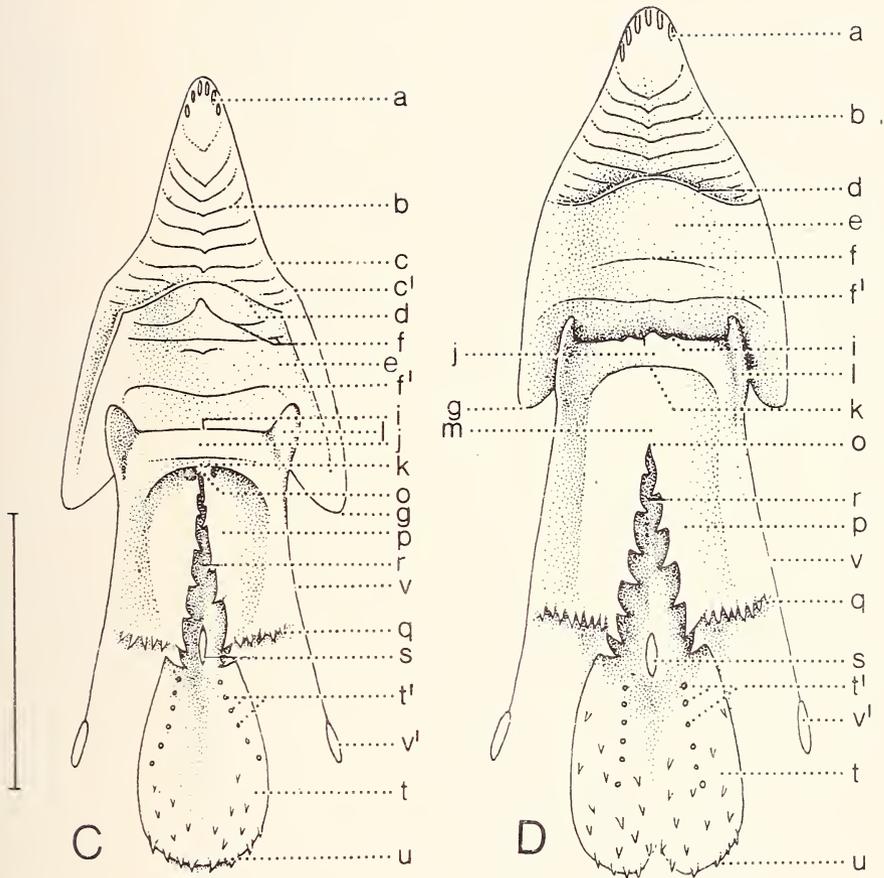


Abb. 24: A—B *Psittacula krameri*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel; C *Agapornis roseicollis*, Gaumen; D *Polytelis alexandrae*, Gaumen. a Mündungen der Schnabelpapillen, b Feilkerben, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f apikale Gaumenleiste, f' caudale Gaumenleiste, g Rhamphothekenwurzel, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, o Choanewinkel, p Choanenfalten mit Randpapillen, q Gaumenpapillen, r Choanenspalte, bzw. Orbitalmulde, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Tabelle 8: Psittaculini und Psittacini: Merkmale am Gaumen zur Diagnostizierung der Gattungen

| | <i>Polytelis</i> (Abb. 24 D) | <i>Alisterus</i> | <i>Aprosmictus</i> | <i>Eolectus</i> | <i>Tarygnathus</i> | <i>Psittacula</i> (Abb. 24 A) | <i>Geoffroyus</i> | <i>Prioniturus</i> | <i>Agapornis</i> (Abb. 24 C) | <i>Psittacus</i> <i>Poicephalus</i> | |
|--|---|------------------|--------------------|----------------------|-----------------------------------|----------------------------------|---------------------|--------------------|---------------------------------|--|-----------------------------------|
| Oberschnabelzahn | - | + | - | + | + | + | + | + | + | - | |
| Feilkerben | gewinkelt | | | | | | | | | | |
| durchschnitt, Feilkerbenabstand, mm | 0,4-0,5 | 0,3-0,4 | 0,4-0,5 | 0,6 | | 0,3-0,5 | 0,3-0,4 | 0,3-0,5 | 0,3-0,6 (Tab. 25) | 0,6-0,8 (Tab. 12) | |
| Lage der caudalen Gaumenleisten, in Bruchteilen der Gaumenplatte | 1/4-1/5 | 1/4-1/5 | 1/4-1/5 | 1/4-1/5 | ca. 1/4-1/5 | 1/6 | 1/3 | 1/5 | 1/3-1/4 (Tab. 25) | 1/3-1/4 (Tab. 12) | |
| Form der apikalen Gaumenleisten | querverlaufend oder schwach gewinkelt | | | gewinkelt | | | | | | | |
| Limex | <i>P. alexandrac:</i> mit 3 Papillen | | | ohne Papillen | | | | | | | |
| unpaarer Gaumen | breit und sehr kurz | | | meist breit und kurz | | | breit und sehr kurz | | | | |
| Gaumenlappen | rundlich bis dreieckig, kleiner als <i>Polytelis</i> , größer als <i>Psittacula</i> | | | sehr flach | | | klein, eckig | | groß, gleichschenkliges Dreieck | | relativ groß, mit apikalem Lappen |
| Choanenregion; unpaarer Abschnitt | 1:3 bis 1:2 | 2:3 | 2:3 | 1:2 | <i>T. lucionensis:</i> 1:3 | | 1:2 bis 2:3 | 1:7 bis 1:9 | 1:8 bis 1:12 | min. 1:12 | |
| ventrale, paarige Mündungen der Choanendrüsen | keine | | | 1-2 | 1-2, oder 1 direkt am Choanwinkel | | 1-2 | 2-4 | keine | | |

hält sich bei *Alisterus* und *Aprosmictus* die Länge des unpaaren zum paarigen Choanenabschnitt wie 2 : 3, bei den anderen Gattungen meist wie 1 : 2, seltener 1 : 3 (z.B. *Polytelis*, *Tanygnathus lucionensis*) oder 2 : 3 (*Psittacula*) (vergl. Tab. 8). Ventral gerichtete, paarige Choanendrüsenmündungen auf dem unpaaren Abschnitt sind bei *Agapornis* und *Prioniturus* nicht vorhanden, ebenso fehlen sie *Polytelis*, *Alisterus* und *Aprosmictus*. Bei *Eclectus* und *Psittacula* sind 1 bis 2 Paar Mündungen in der Nähe des Choanenwinkels zu erkennen, bei *Geoffroyus* sind sie sogar zu 2 bis 4 in paarigen, apikal fast bis zur Querfalte reichenden Reihen angeordnet. Diese Mündungen sind nicht in Rinnen eingebettet, sondern liegen auf der Oberfläche. *Tanygnathus megalorhynchus* stimmt in der Anordnung der ventralen Mündungen mit *Eclectus* überein; *T.sumatranus* und *T.lucionensis* hingegen weisen nur eine ventrale paarige Mündung in unmittelbarer Nähe des Choanenwinkels auf.

Die G a u m e n d r ü s e n f o r m ist wie bei den Platycercini sehr variabel. Die Mündungen sind in paarigen Längsreihen angeordnet. Das hintere Drittel der Drüsenregion ist frei von Mündungen. Der caudale Rand der Drüse ist meist etwas wulstig und mit deutlichen Rachenpapillen besetzt.

4.3.5.2. Unterschnabel

(Tab. 9, 26)

Der Unterschnabel ist eher kurz und hoch, mit einer deutlich nach oben gebogenen Gonys. Die Frontal- und Seitenflächen sind bei *Agapornis*, außer *A.cana*, bei *Polytelis*, *Aprosmictus* und auch bei den größeren *Eclectus* und *Psittacula eupatria* abgerundet. Rechtwinklig gegeneinander abgewinkelte Frontal- und Seitenflächen findet man bei *Alisterus*, *Tanygnathus*, *Psittacula*, *Prioniturus* und *Agapornis cana*. Die abgerundeten Schnäbel weisen eine glatte Oberfläche auf, die eher eckigen tragen auf der Frontalfläche flache Längswülste. Die runde Frontalfläche von *Aprosmictus*, *Polytelis anthopeplus* und *P.swainsonii* ist mit einem medianen Längswulst besetzt. Die Unterschnabelwurzel wird vom Dillenkinkel individuell etwas verschieden tief ausgeschnitten; auffallend ist aber der bei *Polytelis*, *Alisterus* und *Aprosmictus* stets markante und bei *Prioniturus* sehr tiefe Ausschnitt. Bei *Agapornis*, mit Ausnahme von *A.pullaria*, ist er sehr flach. Der rhamphothekenfreie Abschnitt ist meist kurz; er beträgt zwischen 1/6 und 1/10 der Unterschnabellänge, bei *Agapornis* hingegen, außer *A.pullaria*, beträgt er 1/3. In der Regel ist der rhamphothekenfreie Abschnitt umso länger, je flacher der Ausschnitt des Dillenkinkels ist. Eine Kinnhöhle ist stets ausgebildet.

Die U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e ist scharf und nach ventral stets etwas eingeschnitten. Zwischen ihr und den Seitenrändern befindet sich ein Ausschnitt, dessen Ausprägung individuell stark variiert. Mit Ausnahme von *Agapornis pullaria* ist er bei dieser Gattung stets deutlich ausgebildet. Die Schnabelpapillen münden wie bei den Platycercini mit rundlichem bis längsovalem Querschnitt

Tabelle 9: Psittaculini und Psittacini: Merkmale am Unterschnabel zur Diagnostizierung der Gattungen

| | <i>Polytelis</i> | <i>Alisterus</i> | <i>Aprosmictus</i> | <i>Ecclectus</i> | <i>Tanygnathus</i> | <i>Psittacula</i> | <i>Geoffroyus</i> | <i>Prioniturus</i> | <i>Agapornis</i> | <i>Psittacus, Poicephalus</i> |
|--|--|---|-----------------------------|------------------|--------------------------------------|-----------------------------|-------------------|--------------------------------------|-----------------------|--|
| Frontal- und Seitenfläche | rund | fast rechtwinklig zueinander stehend | rund | meist rund | fast rechtwinklig zueinander stehend | fast rechtwinklig stehender | meist rund | fast rechtwinklig zueinander stehend | Tab. 26 | rund |
| Oberflächenmodellierung | <i>P. anticopeplus</i> u. <i>P. swainsonii</i> : 1 med. Längswulst | flache Längswulste | meist 1 medianer Längswulst | | | | | | | keine |
| Ausschnitt des Dillwinkels in die Unterschnabelwurzel | | deutlich | | | variabel von flach bis deutlich | | | tief | Tab. 26 | flach |
| rhamphothekenfreier Abschnitt, in Bruchteilen der Unterschnabellänge | ca. 1/6 | 1/5 bis 1/6 | ca. 1/10 | 1/7 bis 1/9 | 1/5 bis 1/6 | 1/5 bis 1/6 | ? | ? | 1/3 bis 1/5 (Tab. 26) | 1/4 |
| Mündungen der Schnabelpapillen an Unterschnabelschneide | | auf der lingualen Seite, nicht bis Schneidenkante | | | | | | direkt auf Schneide | | auf Lingualseite, nicht bis Schneidenkante |

auf der lingualen Seite der Unterschnabelschneide und reichen meist nicht bis an die Schneidenkante heran. Als Ausnahme unter den Psittacinae ist *Prioniturus* zu erwähnen, bei welchem die Schnabelpapillen mit rundlichem Querschnitt direkt auf der Unterschnabelschneide münden.

4.3.5.3. Zunge

(Abb. 25, 26; Tab. 10, 11, 26)

Auf der Zungenunterseite ist die Schleimhaut quergefältelt und weist keine Papillen auf, nur bei *Agapornis* sind verstreute, stumpfe Papillen vorhanden. Der *M.genioglossus* ist breit und tritt unter der Schleimhaut meist nicht in Erscheinung. Die paarigen Mündungen der Unterzungendrüsen liegen gegenüber den Mündungen der paarigen Zungendrüse. Die Ausdehnung des Drüsenkörpers ist sehr variabel; er reicht nach caudal bis zum ersten Drittel oder zur Hälfte, selten nur bis zum Anfang der Larynxspaltenlänge (Tab. 11). Letzteres ist jedoch für *Agapornis* die Regel.

Der Schleimhautrand apikal des Nagels beträgt durchschnittlich $1/4$ bis $1/6$ der Nagellänge. Bei *Polytelis alexandrae* und vor allem bei *Agapornis* ist der Schleimhautrand meist länger, *Agapornis pullaria* hingegen gleicht in dieser Hinsicht eher den anderen Psittaculini (Tab. 11).

Die Zungenspitze weist auf der Oberseite die für die Psittacinae typischen Radialrinnen auf (vergl. Platycercini, 4.3.4.3.).

Die Schleimhaut des Zungenrückens kann in verschiedener Weise strukturiert sein. Bei *Psittacula*, *Geoffroyus*, *Prioniturus* ist sie fast glatt, bei *Agapornis* sind deutlichere Querrinnen zu erkennen. *Tanygnathus lucionensis* und *T.sumatranus* zeigen eine auffallende Rinnenstruktur, bei der die Rinnen ungefähr vom Zungenflügelwinkel aus nach apiko-lateral ausstrahlen und sich dabei auch meist verzweigen. In der Nähe des Zungenflügelwinkels von *T.megalorhynchus* zeigt die Schleimhaut zwischen den Rinnen eine angedeutete Aufteilung in Einzelerhebungen. Die typische „Pflastersteinstruktur“ der Schleimhaut von *Eclectus*, *Polytelis*, *Alisterus* und *Aprosmictus* entsteht dadurch, daß sie mit winzigen konischen Erhebungen unregelmäßig, seltener in linienartiger Anordnung, dicht besetzt ist. Diese Struktur setzt sich auf die apikalen Abschnitte der Zungenflügel fort. Oft sind dabei lateral am Zungenrücken Rinnen zu erkennen, ähnlich wie bei *Tanygnathus* (Abb. 26).

Die paarigen Zungendrüsen münden auf der Höhe des Zungenflügelwinkels oder wenig apikal davon. Die Mündungen befinden sich meist am Seitenrand des Zungenrückens, außer bei *Prioniturus*, *Agapornis cana*, *A.roseicollis* und *A.personata*, bei denen sie nach medial verschoben sind.

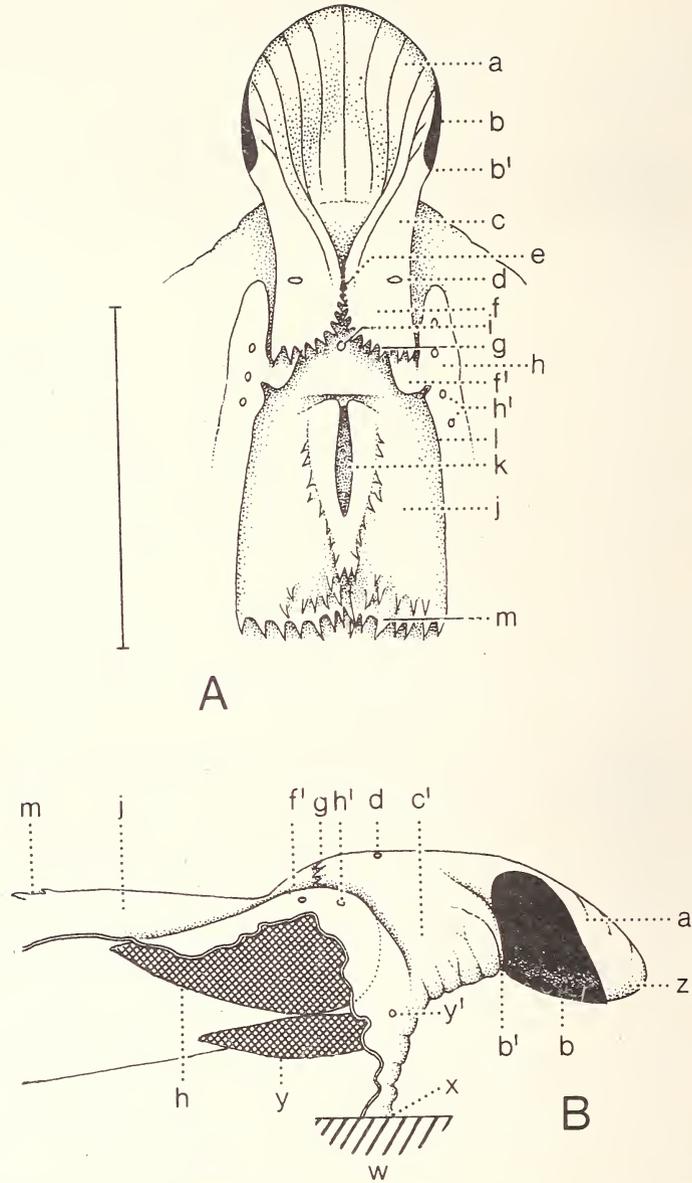


Abb. 25: *Psittacula roseata*, Zunge, A Dorsalansicht, B Lateralansicht. a Zungenspitze mit Radiärrinnen, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, c' Zungenseite, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüsenkörper, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündung der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, l larynxflankierende Hautfalte, m Larynxpapillen, w Unterkiefersymphyse, x Zungenwurzel, y Unterzungendrüsenkörper, y' Mündung der Unterzungendrüse, z Schleimhautrand. Maßeinheit: 10 mm.

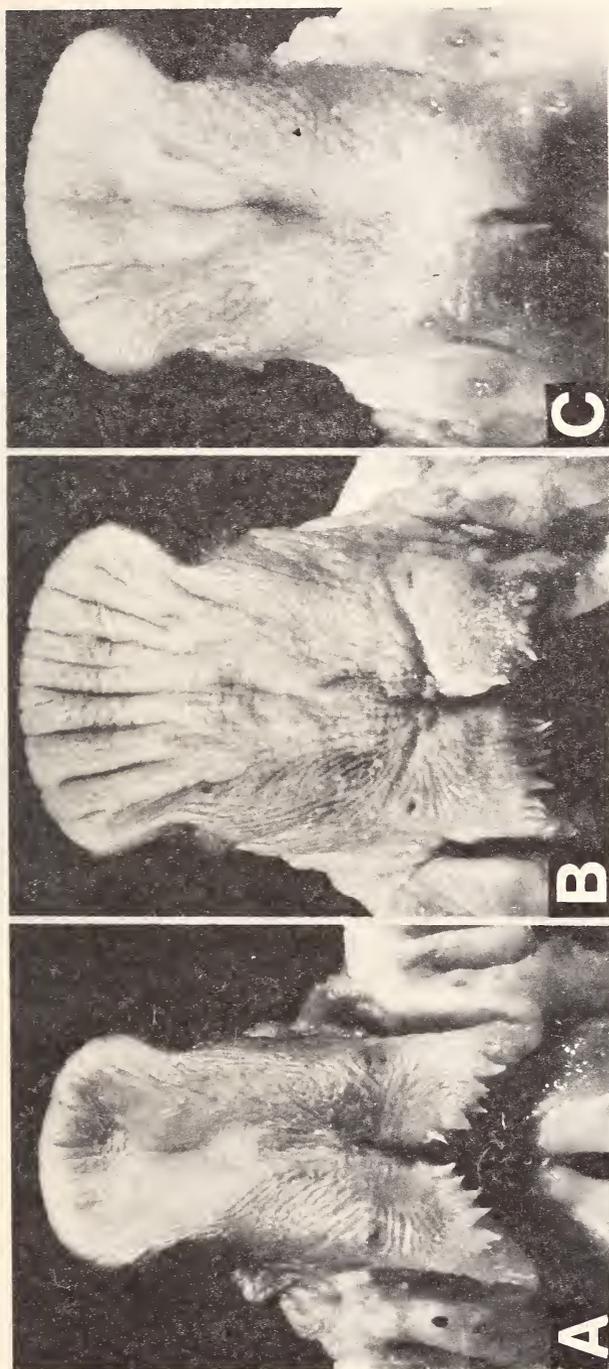


Abb. 26: Schleimbautstruktur des Zungenrückens. A *Tanygnathus lucionensis*, Vergr. 4,5x;
B *Tanygnathus megalorhynchus*, Vergr. 4,5x; C *Alisterus amboinensis*, Vergr. 5,6x.

Apikaler und caudaler Abschnitt der Zungenflügel sind ungefähr gleich lang. Der caudale Abschnitt ist schmaler als der apikale, da er lateral vom Medianrand des apikalen Abschnitts ansetzt (Abb. 25A). Der caudale Abschnitt reicht nach hinten höchstens bis zum Anfang der Larynxspalte; er biegt seitlich zum Wulst der Unterkieferdrüse ab, von dem er aber deutlich abgesetzt ist. Bei *Prioniturus platurus* ist der caudale Abschnitt besonders lang und reicht bis zum ersten Drittel der Larynxspalte.

Der vom Zungenkörper durch eine tiefe Rinne getrennte Unterkieferdrüsenkörper reicht apikal bis zu den Mündungen der paarigen Zungendrüse und caudal bis ungefähr zur Hälfte oder zum Ende der Larynxspalte (Abb. 25B). Die Länge des Drüsenkörpers steht in direkter Beziehung mit der Mündungszahl, auch wenn er individuellen Schwankungen unterworfen ist (vergl. Tab. 11). Die Drüsenmündungen gruppieren sich meist auf der Strecke zwischen Zungenflügelwinkel und Anfang der Larynxspalte, bei stark vermehrter Anzahl reichen sie aber weiter nach caudal. *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Eclectus* und wahrscheinlich auch *Tanygnathus* zeigen durchschnittlich 3 Mündungen, und der Drüsenkörper reicht caudal bis ungefähr zwischen Hälfte und Ende der Larynxspalte (Tab. 10). Wahrscheinlich ist auch *Prioniturus luconensis* zu dieser Gruppe zu zählen. *Psittacula* mit 3 bis 5 Mündungen, *Geoffroyus* mit 4 bis 6 und *Prioniturus platurus* mit 6 bis 7 besitzen die längsten Drüsenkörper, die bis zum Ende der

Tabelle 10: Psittaculini und Psittacini: Anzahl Drüsenmündungen der unpaaren Zungendrüse und der Unterkieferdrüse.

Für jede Art oder Gattung ist die Anzahl der Beobachtungen angegeben.

| Drüse | unpaare Zungendrüse | | | | | | Unterkieferdrüsen | | | | | | |
|-------------------------------|---------------------|---|----|---|-------|--------|-------------------|---|---|---|---|---|---|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | ca. 6 | ca. 10 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| <i>Polytelis alexandrae</i> | | | 2 | | | | 3 | 1 | | | | | |
| <i>Polytelis anthopeplus</i> | | | 1 | | | | 1 | 1 | | | | | |
| <i>Polytelis swainsonii</i> | | | 1 | | | | | 1 | 1 | | | | |
| <i>Alisterus</i> | | | 3 | | | | | 5 | | 1 | | | |
| <i>Aprosmictus</i> | | | 2 | | | | | 4 | | | | | |
| <i>Eclectus</i> | | | 3 | 1 | | | 1 | 5 | | 2 | | | |
| <i>Tanygnathus</i> | | | 2 | | | | 2 | 2 | | | | | |
| <i>Psittacula</i> | | | 2 | 1 | 1 | | | 3 | 5 | 2 | | | |
| <i>Geoffroyus</i> | | | | | | 4 | | | 4 | 3 | 1 | | |
| <i>Prioniturus luconensis</i> | | | | | 1 | | 1 | 1 | | | | | |
| <i>Prioniturus platurus</i> | | | | 2 | | | | | | | | 2 | 2 |
| <i>Agapornis cana</i> | | | 2 | | | | 4 | | | | | | |
| <i>Agapornis pullaria</i> | | | 1 | | | | | | 2 | | | | |
| <i>Agapornis taranta</i> | | | 1 | | | | 2 | | | | | | |
| <i>Agapornis roseicollis</i> | | | 2 | | | | 2 | 2 | | | | | |
| <i>Agapornis personata</i> | | | 3 | | | | 4 | 2 | | | | | |
| <i>Psittacus</i> | | | 10 | | | | 20 | | | | | | |
| <i>Poicephalus</i> | | | 3 | 3 | | | 12 | | | | | | |

Larynxspalte reichen. Auch die Gattung *Polytelis* scheint in bezug auf die Ausbildung der Unterkieferdrüse nicht homogen zu sein. Bei *P.alexandrae* reicht der Drüsenkörper bis zur Hälfte der Larynxspalte, und es sind häufiger 2, seltener 3 Mündungen ausgebildet. Das einzige Exemplar von *P.anthoepus* gleicht *P.alexandrae*; bei *P.swainsonii* jedoch reichen die Drüsenkörper caudal bis zu 3/4 der Larynxspalte und weisen 3 und 4 Mündungen auf. Innerhalb der Gattung *Agapornis* finden wir ebenfalls Unterschiede. Während bei *A.cana* die Unterkieferdrüse mit einer einzigen Mündung nur bis zum Anfang der Larynxspalte reicht und bei *A.roseicollis* und *A.personata* bis zum ersten Drittel oder zur Hälfte der Larynxspalte und 1 bis 2 Mündungen zeigt, reicht sie bei *A.pullaria* bis zum Ende der Larynxspalte und trägt 3 Mündungen. *A.taranta* zeigt einen ebenso langen Drüsenkörper wie die letzte Art, jedoch nur eine Mündung (Tab. 10, 26).

Die unpaare Zungendrüse weist meist eine einzige Mündung auf (Tab. 10), bei *Psittacula* sind aber bis zu 4 Mündungen festzustellen. *Prioniturus platurus* zeigt 3 Mündungen, *P.luconensis* rund 6, und bei *Geoffroyus* ist stets eine Ansammlung von ca. 10 Mündungen vorhanden.

Am caudalen Ende der eher flachen Larynxplatte ist ein schwacher Wulst ausgebildet, auf dem die Larynxpapillen angeordnet sind.

4.3.5.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

In den häufigsten Fällen ist der Oberschnabel schon von der Wurzel an etwas breiter als der Unterschnabel, so daß er diesen knapp umfaßt. Bei den größeren Arten kann seltener auch bei normaler Okklusion ein Spalt zwischen den Schnabelrändern bestehen bleiben.

Der gesamte weiche Gaumen ist ungefähr so lang wie Larynx und Zunge zusammen. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber dem apikalen Drittel der Choanenregion, so daß er bei den Arten mit verlängertem apikalem Abschnitt gegenüber dem Choanenwinkel liegt.

4.3.5.5. Diskussion

Wie bei den Platycercini (s. 4.3.4.5.) sollen auch hier zuerst die einzelnen Merkmale im Hinblick auf ihre verschiedene Bedeutung diskutiert werden.

Auch innerhalb der Psittaculini können wir zwei verschiedene Feilkerbenmuster unterscheiden, nämlich gewinkelte Feilkerben, wie bei fast allen Psittaculini, und querverlaufende bei gewissen *Agapornis*-Arten. Die adaptive und phylogenetische Bedeutung beider Muster wurde bereits für die Platycercini (s. 4.3.4.5.) diskutiert. Innerhalb der Gattung *Agapornis* zeichnet sich eine Entwicklungsrei-

Tabelle 11: Psittaculini und Psittacini: Merkmale an der Zunge zur Diagnostizierung der Gattungen

| | <i>Polytelis</i> | <i>Alisterus</i> (Abb. 26 C) | <i>Aprosmictus</i> | <i>Eclectus</i> | <i>Tanygnathus</i> (Abb. 26 A, B) | <i>Psittacula</i> (Abb. 25) | <i>Geoffroyus</i> | <i>Prioniturus</i> | <i>Agapornis</i> | <i>Psittacus</i> <i>Poicephalus</i> |
|---|---|---------------------------------|--------------------------|------------------|--------------------------------------|--------------------------------|-------------------|-----------------------------|---------------------|--|
| Schleimhaut der Zungenunterseite | Querfältelung ohne Papillen | | | | | | | | | |
| caudaler Rand der Unterzungen-drüse bis | Anfang bis 1/2 Larynxspalte | 1/3 bis 1/2 Larynxspalte | 1/3 bis 1/2 Larynxspalte | 1/3 Larynxspalte | 1/3 Larynxspalte | Anfang bis 1/2 Larynxspalte | 1/2 Larynxspalte | Anfang bis 1/2 Larynxspalte | Anfang Larynxspalte | Anfang bis 1/2 Larynxspalte |
| Schleimhautrand an Zungen- spitzen- unterseite, in Bruch- teilen der Nagellänge | 1/2-1/4 | 1/3-1/5 | 1/4-1/8 | 1/4 | 1/3 | 1/4 | 1/4-1/7 | 1/5-1/6 | meist 1/2 (Tab. 26) | 1/2-1/3 |
| Schleimhaut des Zungen- rückens | typische „Pflastersteinstruktur“ | | | | | | | | | |
| Mündungen der paarigen Zungen- gendrüsen | lateral | | | | | | | | | |
| Zungen- flügel caudal bis | maximal Anfang Larynxspalte | | | | | | | | | |
| | nicht ganz lateral | | | | | | | | | |
| | P. <i>platurus</i> : bis 1/3 Larynxspalte | | | | | | | | | |
| | glatt | | | | | | | | | |
| | Quer- rinnen- struktur | | | | | | | | | |
| | Tab. 26 | | | | | | | | | |
| | lateral | | | | | | | | | |
| | glatt | | | | | | | | | |
| | Anfang bis 1/2 Larynxspalte | | | | | | | | | |
| | Tab. 12 | | | | | | | | | |

| | | | | | | | | | | |
|---|------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|---------|--|----------|------------------|------------------|
| caudaler Rand der Unter- kieferdrüse bis | 1/2-3/4 Larynx- spalte | 1/2 bis Ende Larynx- spalte | meist Ende Larynx- spalte | 3/4 bis Ende Larynx- spalte | 1/2 oder Ende Larynx- spalte | Tab. 26 | Anfang bis 1/2 Larynx- spalte | | | |
| Anzahl Mündungen Unter- ferdrüsen (Tab. 10) | 2-4 | 3-5 | 3 | 2-5 | 2-3 | 3-5 | 4-6 | 3 oder 7 | 1-3 (Tab. 26) | 1 |
| Anzahl Mündungen unpaare Zungen- drüse (Tab. 10) | 1 | 1 | 1 | 1, evtl. 2 | 1 | 1-3 | ca. 10 | 3-6 | 1 | 0-1 (Tab. 12) |

he von dem als ursprünglich gewerteten Querverlauf zum gewinkelten Verlauf ab, und zwar in der Reihenfolge von *A.pullaria*, bzw. *A.cana*, zu *A.taranta*, bzw. *A.personata*, mit *A.roseicollis* als Übergangsform (vergl. 5.1.1.).

Das bei den Psittaculini ziemlich einheitliche Gaumenleistenmuster mit meist einer einzigen gewinkelten, apikalen Gaumenleiste läßt zwei verschiedene Entwicklungstendenzen erkennen: einerseits zu schwächer gewinkeltem oder oft sogar querverichtetem Verlauf, andererseits dazu, nicht nur einfach, sondern mehrfach aufzutreten. Während bei *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* der erste Trend erkennbar ist, sind beide innerhalb der Gattung *Agapornis* nachweisbar. So zeigen *A.pullaria* und *A.taranta* eine apikale Gaumenleiste, die am meisten derjenigen der anderen Psittaculini entspricht. Bei *A.cana* ist nun die Winke lung der Gaumenleiste sehr schwach ausgeprägt, dagegen läßt sich bei *A.roseicol lis* und *A.personata* die sukzessive Vermehrung und Umformung der Gaumenlei sten verfolgen (vergl. 5.1.1.; Abb. 36).

Die Lage der caudalen Gaumenleiste auf der Gaumenplatte kann zwar für ver schiedene Gattungen als charakterisierendes Merkmal dienen (Tab. 8), aber nicht auf ihre phylogenetische oder gar adaptive Bedeutung hin angesprochen werden.

Im Gegensatz zu den Platycercini ist bei den Psittaculini eine Verbindungshaut nie ausgebildet. Am Limen sind Papillen einerseits nur bei den *Agapornis*-Arten ausgebildet, wo man ihre fortschreitende Reduktion von *A.cana* zu *A.personata* verfolgen kann, und andererseits bei *Polytelis alexandrae*, bei der sie aber artspe zifisch gestaltet sind.

Die Gestalt des unpaaren Gaumens ist charakteristisch für die Psittaculini und grenzt sie gegenüber den anderen Tribus ab. Der taxonomische Wert dieses Merkmals wird durch die Variabilität innerhalb der Gattung *Tanygnathus* nicht vermindert.

Die verschiedenen Gaumenlappenformen können nicht immer in direkten Zu sammenhang mit der Ernährungsweise der betreffenden Arten gebracht werden. Wie bereits bei den Platycercini dargelegt (s. 4.3.4.5.), sind große Gaumenlappen bei einer vorwiegend granivoren Ernährungsweise von Vorteil. Unter den Psitaculini sind nun die Gaumenlappen sowohl bei *Polytelis*, insbesondere *P.alexan drae*, als auch bei *Agapornis* vergrößert worden, d.h. bei Arten, die als ausgespro chen granivor gelten. Das Avütreten von ebenfalls stark vergrößerten, aber an ders geformten Gaumenlappen bei *Prioniturus* hingegen kann nicht in diesem Sinn interpretiert werden (vergl. 5.1.1.).

Bei den Psittaculini kommt die Tendenz zur Bildung eines langen unpaaren Ab schnitts der Choanenregion noch klarer zur Geltung als bei den Platycercini (s. 4.3.4.5.). Wie bei diesen, kann man sich auch hier die Entwicklung des unpaaren Abschnitts als ein fortschreitendes Verwachsen der Choanenfalten vorstellen. Die primitive Konfiguration der Choanenregion mit einem sehr kurzen unpaaren Abschnitt finden wir nur bei *Agapornis* und *Prioniturus*. Alle anderen Gattungen

zeigen das als abgeleitet zu betrachtende Merkmal eines sehr langen unpaaren Abschnitts. Dieser zeigt allerdings Unterschiede in der Anzahl der ventralen Drüsenmündungen, die wahrscheinlich im Verlaufe des Zusammenwachsens der Choanenfalteln ihre Lage einnahmen. Eine fortschreitende Rückbildung der Drüsenmündungen läßt sich in der Reihenfolge *Geoffroyus* — *Psittacula*, *Eclectus* — *Tanygnathus* — *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Polytelis* feststellen (vergl. 5.1.1.; Abb. 37).

Am Unterschnabel ist hier, im Gegensatz zu den Platycercini, die Form der Frontal- und Seitenfläche nicht von der Schnabelgröße abhängig, aber ein Zusammenhang mit der Ernährungsweise ist ebenfalls nicht ersichtlich.

Wegen ihrer im allgemeinen starken individuellen Größenvariation ist die Unterzungendrüse nur bei *Agapornis*, wo sie stets eine geringe Ausdehnung zeigt, mit größerer Wahrscheinlichkeit als an die Granivorie adaptiert zu interpretieren.

Anhand bestimmter Strukturierungen der Schleimhaut am Zungenrücken kann eine Bündelung bestimmter Gattungen vorgenommen werden. Die typische „Pflastersteinstruktur“ ist innerhalb der Psittaci nur bei *Polytelis*, *Alisterus*, *Aprosmictus* und *Eclectus* ausgebildet. Das Auftreten von Zwischenformen spricht aber dafür, daß diese Struktur von einer Rinnenstruktur, ähnlich derjenigen von *Tanygnathus*, abzuleiten ist. So zeigte sich z.B. bei *Tanygnathus megalorhynchus* andeutungsweise eine Entwicklung von Einzelerhebungen auf der Schleimhaut am Zungenflügelwinkel. Auch sind bei bestimmten Individuen die einzelnen Schleimhauerhebungen der „Pflastersteinstruktur“ nicht verstreut, sondern linienartig angeordnet, und oft ist an den Seitenrändern der Zunge eine Rinnenstruktur zu erkennen. Deshalb lassen sich *Tanygnathus*, *Eclectus*, *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* gegenüber *Psittacula*, *Geoffroyus* und *Prioniturus*, die eine undifferenzierte Zungenrückenschleimhaut aufweisen, abgrenzen. *Agapornis* hingegen zeichnet sich durch eine spezifische Querrinnenstruktur der Schleimhaut aus (vergl. 5.1.3.).

Die Größe der Unterkieferdrüse erweist sich bei den Psittaculini nicht immer so eindeutig als ein adaptives Merkmal wie bei den Platycercini. Dies dürfte zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß jeweils die spezifischen Ernährungsgegewohnheiten nur unvollkommen bekannt sind, und daß bei den Psittaculini die intragenerische Variation meist größer ist als bei den Platycercini. Möglicherweise zeigt aber hier die Unterkieferdrüse auch andere adaptive Merkmale, die sich nicht unbedingt an der Drüsengröße und Mündungsanzahl feststellen lassen, so daß sich die Ausprägung dieser beiden Merkmale in bestimmten Fällen unabhängig von der Nahrungsspezialisation entwickelt. Bei vielen Formen ergeben sich trotzdem ähnliche Beziehungen wie bei den Platycercini. So sind die Unterkieferdrüsen kürzer und besitzen wenig Mündungen bei typisch granivoren Formen, wie z.B. *Polytelis alexandrae*, *Agapornis cana* und auch *A.roseicollis* und *A.personata*. Bei den fructivoren *Geoffroyus* und *Prioniturus platurus* sind sie lang mit vielen Mündungen. Die Befunde anderer Formen hingegen scheinen dieser Regel zu widersprechen. So zeigt z.B. der fructivore *Tanygnathus megalorhynchus* eine

mäßig entwickelte Unterkieferdrüse und die granivore *Agapornis pullaria* (Chapin 1939, Bannermann 1953, Hampe 1957, Forshaw 1973) eine große Unterkieferdrüse.

Die unterschiedliche Mündungsanzahl der unpaaren Zungendrüse kann nicht im Sinne einer Adaptation an eine bestimmte Ernährungsweise interpretiert werden, da sie unabhängig davon variiert. Es ist aber auffallend, daß die Gattungen, die auch andere als ursprünglich gewertete Merkmale besitzen (*Prioniturus*, *Geoffroyus*), besonders viele Mündungen zeigen.

4.3.6. Morphologie der Psittacini

4.3.6.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 7B; Tab. 8, 12)

Das Horn der Schnabelaußenseite ist matt und schilfert gegen den Rand zu meist ab. Die Ausprägung des Zahns und des Zahnausschnitts ist starken individuellen Schwankungen unterworfen; meist sind Zahn und Zahnausschnitt abgerundet und schwach ausgeprägt.

Die Feilkerben sind deutlich ausgeprägt, verlaufen scharf gewinkelt und gehen an der Spitze in Aufrauungen über (Abb. 7B). Der durchschnittliche Abstand der Feilkerben ist mit der Schnabelgröße korreliert, aber relativ größer als bei den Psittaculini (Tab. 8).

Der Quervorsprung ist stufig und reicht, caudal vom Oberschnabelzahn, nicht ganz an den Oberschnabelrand heran. Das unterlagernde lebende Gewebe bildet fingerförmige Papillen aus.

Die Gaumenplatte weist keine apikale, sondern nur die querverlaufende caudale Gaumenleiste auf. Bei *Psittacus*, der eine lange Gaumenplatte besitzt, verläuft sie im hinteren Viertel, bei *Poicephalus* mit einer kurzen Gaumenplatte im hinteren Drittel. Häufig ist in der Nähe des Quervorsprungs ein kurzer medianer Längswulst zu erkennen.

Das Limen folgt unmittelbar auf die Gaumenplatte, da eine Verbindungshaut nicht ausgebildet ist. Es ist wulstig, trägt meist keine Papillenandeutungen und verflacht sich beim Heben des Oberschnabels.

Der unpaare Gaumen ist bedeutend länger als bei den Psittaculini und weist auf der ganzen Länge die gleiche Breite auf. Er trägt einen medianen Längswulst, der bei *Poicephalus* schmaler und schärfer ausgeprägt ist als bei *Psittacus*. Die Gaumenlappen sind mäßig entwickelt, eher eckig, und reichen apikal nicht über das Limen hinaus.

Tabelle 12: Psittacini: Unterscheidungsmerkmale zwischen *Psittacus* und *Poicephalus*

| Merkmale | <i>Psittacus</i> | <i>Poicephalus</i> |
|---|-------------------------------------|--|
| Lage der caudalen Gaumenleiste auf der Gaumenplatte | caudaler 1/4 | caudaler 1/3 |
| Abstand der Feilkerben, mm | 0,7—0,8 | <i>P. robustus</i> : 0,8; <i>P. senegalus</i> und <i>P. guillemi</i> : 0,6 |
| Schleimhaut der Zungenunterseite | meist ohne Papillen | verstreute Papillen angedeutet |
| Mündungen der paarigen Zungendrüse | etwas caudal vom Zungenflügelwinkel | auf Höhe des Zungenflügelwinkels |
| Mündungen der unpaaren Zungendrüsen (Tab. 10) | 0 | 1—2 |
| Mündung der Unterkieferdrüse | auf Dorsalkante des Drüsenkörpers | an Medialseite des Drüsenkörpers |
| caudaler Abschnitt der Zungenflügel, caudal bis | 1/3 Larynxspalte | max. Anfang Larynxspalte |

Die Choanenregion liegt ungefähr in derselben Ebene wie der unpaare Gaumen, obwohl die Querfalte einen etwas vorstehenden Wulst bildet. Der unpaare Abschnitt fehlt fast völlig, er beträgt nur 1/12 oder noch weniger der ganzen Choanenregion. Auch sind keine ventralen Mündungen der Choanendrüse vorhanden. Die Choanenfalten legen sich apikal nah aneinander, und die Choanenrandpapillen sind deutlich ausgebildet.

Auf der Gaumendrüse sind die Mündungen in paarigen Längsreihen angeordnet, die sich aber auf die apikale Hälfte der Drüsenregion beschränken. Der Übergang zum Oesophagus ist flach und nur locker mit Rachenpapillen besetzt.

4.3.6.2. Unterschnabel

(Tab. 9, 12)

Der Unterschnabel ist bei *Poicephalus* kürzer und höher als bei *Psittacus*; die Gony ist aber stets deutlich gebogen. Bei *Poicephalus* sind Frontal- und Seitenflächen fast rechtwinklig gegeneinander abgebogen, bei *Psittacus* dagegen ist der

Unterschnabel meist rund. Der Dillenwinkel schneidet die Unterschnabelwurzel wenig bis mäßig ein, und der rhamphothekenfreie Abschnitt der Unterkiefersymphyse beträgt rund $1/4$ der Unterschnabellänge. Eine Kinnhöhle ist stets deutlich ausgeprägt.

Die *U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e* ist scharf, nach ventral leicht ausgeschnitten und durch einen deutlichen Ausschnitt von den Seitenrändern abgesetzt. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem bis längsovalen Querschnitt auf der lingualen Seite der Unterschnabelschneide, ohne an die Schneidenkante heranzureichen.

4.3.6.3. Zunge

(Tab. 10, 11, 12)

Die Schleimhaut an der *Z u n g e n u n t e r s e i t e* ist quergefältelt, in seltenen Fällen sind Andeutungen vereinzelter Papillen zu erkennen. Der M.genioglossus ist weniger breit als bei den Psittaculini, tritt aber unter der Schleimhaut ebenfalls nicht in Erscheinung. Die Mündungen der Unterzungendrüse liegen ungefähr in der Mitte zwischen Zungen- und Nagelwurzel, gegenüber den Mündungen der paarigen Zungendrüse. Der Drüsenkörper reicht bis zum Anfang oder zur Hälfte der Larynxspalte. Der Schleimhautrand apikal des Nagels beträgt ein Drittel bis die Hälfte der Nagellänge.

Die *Z u n g e n s p i t z e* wird auf der Oberseite von den für die Psittacinae typischen Radiärrinnen modelliert (vergl. Platycercini, s. 4.3.4.3.).

Die Schleimhaut des *Z u n g e n r ü c k e n s* zeigt keine spezielle Strukturierung. Die paarigen Zungendrüsen münden am Seitenrand des Zungenrückens, bei *Psittacus* meistens etwas caudal vom Zungenflügelwinkel.

Apikaler und caudaler Abschnitt der *Z u n g e n f l ü g e l* sind ungefähr gleich lang; die Zungenpapillen sind deutlich ausgebildet. Der caudale Abschnitt ist am Ansatz tief eingeschnitten und liegt weit lateral; er ist mit großen Papillen bestreut und reicht bei *Psittacus* nach caudal bis zum ersten Drittel der Larynxspaltenlänge. Seitlich biegt er zur Hautfalte ab, die sich vom Unterkieferdrüsenwulst fortsetzt und von der er deutlich abgesetzt ist. Im Gegensatz zu den Platycercini und Psittaculini flankiert die Hautfalte die Larynxplatte nicht, sondern biegt rechtwinklig ab, verwächst mit der Schleimhaut der Mundhöhlenwand und führt als deutlicher Hautkamm bis zum Gaumen.

Die *U n t e r k i e f e r d r ü s e n k ö r p e r* sind durch eine tiefe Rinne vom Zungenkörper abgetrennt und reichen apikal bis zu den Mündungen der paarigen Zungendrüse sowie caudal bis zur Hälfte der Larynxspalte. Nur eine einzige Mündung ist ausgebildet, die bei *Psittacus* auf der Dorsalkante, bei *Poicephalus*

hingegen auf der medialen Seite des Drüsenkörpers liegt, so daß sich hier das Sekret in die Rinne zwischen Drüsenkörper und Zungenkörper ergießt.

Die unpaare Zungendrüse ist bei *Psittacus* vollständig zurückgebildet, bei *Poicephalus* sind ein bis zwei Mündungen vorhanden.

4.3.6.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Die Psittaci stimmen in den Lagebeziehungen zwischen Ober- und Unterschnabel und der Zunge mit den Psittaculini überein.

4.3.6.5. Diskussion

Die Psittacini unterscheiden sich anhand aller hier berücksichtigter morphologischer Merkmale von den Psittaculini (vergl. Tab. 8, 9, 11). Die Unterscheidungsmerkmale zwischen *Poicephalus* und *Psittacus* sind in Tab. 12 zusammengestellt. Im folgenden soll die phylogenetische oder adaptive Bedeutung bestimmter Strukturen diskutiert werden, indem die bei den beiden anderen Tribus gezeigten Entwicklungstendenzen berücksichtigt werden.

Die Gaumenplattenmodellierung der Psittacini weist durch die Ausbildung der caudalen Gaumenleiste Affinitäten zu jenen der Psittaculini und Platycercini auf, unterscheidet sich aber von ihnen durch das Fehlen der apikalen Leisten. Der kurze Wulst in der Nähe des Quervorsprungs, der bei vielen Individuen erkennbar ist, könnte als Restbildung einer Gaumenleiste interpretiert werden und möglicherweise darauf hindeuten, daß hier eine Reduktion ursprünglich vorhandener Strukturen vorliegt.

Die Choanenregion zeigt die als ursprünglich zu betrachtende Konfiguration (vergl. 5.1.1.; Abb. 37).

Wie bei den beiden anderen Tribus zeigt sich auch hier, daß der rhamphothekenfreie Abschnitt auf der Unterkiefersymphyse größer ist, wenn die Unterschnabelwurzel nur wenig vom Dillenwinkel eingeschnitten wird.

Die relativ kurze, stets mit einer einzigen Mündung versehene Unterkieferdrüse steht wahrscheinlich unter anderem im Zusammenhang mit der vorwiegend aus Samen und Nüssen bestehenden Diät. Durch die spezifische Lage der Mündung bei *Poicephalus*, bei der das Sekret in die Rinne zwischen Drüsenkörper und Zungenkörper gelangt, wird die Gleitfähigkeit der Schleimhautoberflächen erhöht. Dies bietet Vorteile bei der Zungenbewegung, da die tiefe Rinne als Verschiebungszone zwischen Zunge und Drüsenkörper dient. Diese Besonderheit

muß als ein abgeleitetes Merkmal betrachtet werden. Die bei *Psittacus*, als Ausnahme unter den Psittaci, erfolgte vollständige Zurückbildung der unpaaren Zungendrüse ist aber ebenfalls als eine sekundär entwickelte Merkmalsausprägung zu betrachten.

4.4. *Psittrichadinae*

4.4.1. Nahrung und Fressen

Im Freiland ernährt sich *Psittrichas* von Feigen, weichem Fruchtmarm verschiedener Baumfrüchte, großen Blüten (Rand & Gilliard 1959) und wahrscheinlich Nektar (Forshaw 1973). Iredale (1956) erwähnt als Nahrung weiche Früchte, z.B. Feigen. Timmis (1974) beobachtete ein Paar, das große rote Blüten und reife Feigen fraß.

In Gefangenschaft gelang es mir innerhalb von zwei Jahren trotz intensiver Bemühungen nicht, ein Individuum an Samenfutter zu gewöhnen. Hingegen wurden von allen Tieren Obst, Joghurt, Milch, halbflüssiger Getreidebrei mit verschiedenen Zusätzen, eingeweichtes Biskuit und ein krümeliges Hartei-Karotten-Biskuit-Gemisch gefressen. Diese Erfahrungen decken sich mit den Angaben von Havestadt (1930), Steinmetz (1934), Timmis (1974). Jager (1976 a, b) gelang die Aufzucht eines Jungen mit einer Brei-Frucht-Diät und Hundefutter.

Die Ernährungsweise von *Psittrichas* ist unter den Psittaci einzigartig. Früchte werden mit dem Schnabel aufgehoben und als ganzes in den Schnabel genommen. Mit dem Unterschnabel wird darauf, wenn nötig, ein mundgerechtes Stück abgebissen; der Rest wird fallengelassen. Ist an einem Fruchtstück die Schale noch vorhanden, z.B. Banane, Traube, so wird der Bissen mit der Schale gegen die Feilkerbenfläche in den Schnabel eingelegt und mit der Zunge an den Horngau-men gepreßt, worauf sich die Unterschnabelschneide wie ein Keil zwischen Schale und Fruchtfleisch einsenkt. Die Schale wird nie verschluckt, sondern immer während des weiteren Schluckvorgangs ausgeworfen. Der Bissen wird darauf auf die Zungenspitze genommen. Nach ein bis zwei Öffnungs- und Schließbewegungen werden Ober- und Unterschnabel stark gehoben bzw. gesenkt. Gleichzeitig wird die Zunge zurückgezogen, die den Bissen dadurch bis in den vorderen Teil der Mundhöhle bringt. Darauf schiebt sich die Zunge unter dem Bissen nach vorn und preßt ihn entweder mit der schräg nach oben gerichteten Zungenspitze oder mit den hoch erhobenen Zungenflügeln in den Oesophagus. Während des ganzen Schlingvorgangs wird der Bissen nicht gekaut oder weiter zerkleinert, sondern höchstens etwas zusammengedrückt. (Wenn das Fruchtfleisch kleinere Samen enthält, z.B. bei Trauben, werden diese mitverschluckt und unverdaut wieder ausgeschieden.) Dabei kann die Zunge vollständig in die Mundhöhle zurückgezogen werden. Fruchtstückchen, die am Oberschnabelrand oder im Mundwinkel kleben geblieben sind, werden mit der Zunge sofort weggeleckt. Nach dem Fressen wird fast immer der Schnabel und der Kopf bis zu den Augen an einem Gegenstand, z.B. Ast, abgerieben. Um den Schnabel zu säubern, wird die Zunge seitlich

aus dem Schnabelspalt gestreckt. Dabei wird nur der Oberschnabel mit der Zungenspitze erreicht. Manchmal wird ein mit dem Schnabel aufgenommenes Fruchtstück auch in den Fuß genommen und anschließend ein Bissen nach dem anderen in der oben beschriebenen Weise verschlungen.

Am Ende einer Freßphase ist das Schnabelwetzen (Wagler 1832, Finsch 1867, Dilger 1960, Homberger & Ziswiler 1972) mit ausgeprägten Lateralbewegungen des Unterschnabels häufig zu beobachten. *Psittichas* unterscheidet sich in diesem Verhalten von den Loriinae, die nur selten beim Schnabelwetzen zu beobachten sind (vergl. Homberger & Ziswiler 1972). Obwohl *Psittichas* bei seiner Ernährung nicht viel Kraft aufwenden muß, ist er dennoch fähig, hartes Holz zu zernagen und zu entrinden, was auf eine kräftige Beißfunktion des Schnabels schließen läßt.

Die spärliche Kopfbefiederung von *Psittichas* steht im Zusammenhang mit seiner spezifischen Freßweise. Während die Federn der Scheitel-, Ohr- und Kinngegend mit einer — allerdings schwach ausgebildeten — Fahne versehen sind, sind sie an der Stirn-, Wangen- und Zügelgegend zu Borsten („bristles“ Lucas & Stettenheim 1972, Stettenheim 1974) reduziert. An den Kopfseiten ist eine dreieckige Fläche zwischen Unterschnabelwurzel und Ventralrand der Unterkieferäste sogar völlig frei von Federn, was besonders sinnvoll ist, weil die beim Fressen in erster Linie beschmutzte Region am Unterschnabel nicht mit der Zunge gesäubert werden kann und deshalb abgerieben werden muß.

4.4.2. Trinken

4.4.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 27)

Beim Senken des Kopfes ist der Schnabel bereits geöffnet, und die Zunge wird allmählich nach vorne geführt. Im Normalfall wird der Kopf senkrecht zur Flüssigkeitsoberfläche gerichtet. Die Oberschnabelspitze wird eingetaucht, der Unterschnabel hingegen oft deutlich oberhalb des Flüssigkeitsspiegels gehalten. Darauf wird die Zunge über die Unterschnabelschneide hinaus bis zur Hälfte der Feilkerbenfläche nach vorne gestreckt und dem Gaumen angelegt. Dabei ist die Zunge ungefähr bis zur halben Nagellänge eingetaucht. Die im Wasser eingetauchte Zungenspitze wird so weit vom Gaumen abgehoben, daß von außen ein Spaltraum zwischen Oberschnabel und Zunge zu erkennen ist. Das Abheben der Zunge setzt sich mundhöhlenwärts fort, wobei oberhalb des Flüssigkeitsspiegels kein Spalt zwischen Gaumen und Zunge zu sehen ist, so daß zum mindesten die Zungenränder stets mit dem Gaumen in Kontakt zu bleiben scheinen. In der gleichen Reihenfolge, d.h. von vorn nach hinten, wird die Zunge wieder dem Gaumen angepreßt. Dabei ist meistens im Augenblick der maximalen Abhebung der Zungenspitze der Zungenabschnitt hinter der Nagelwurzel am engsten an den

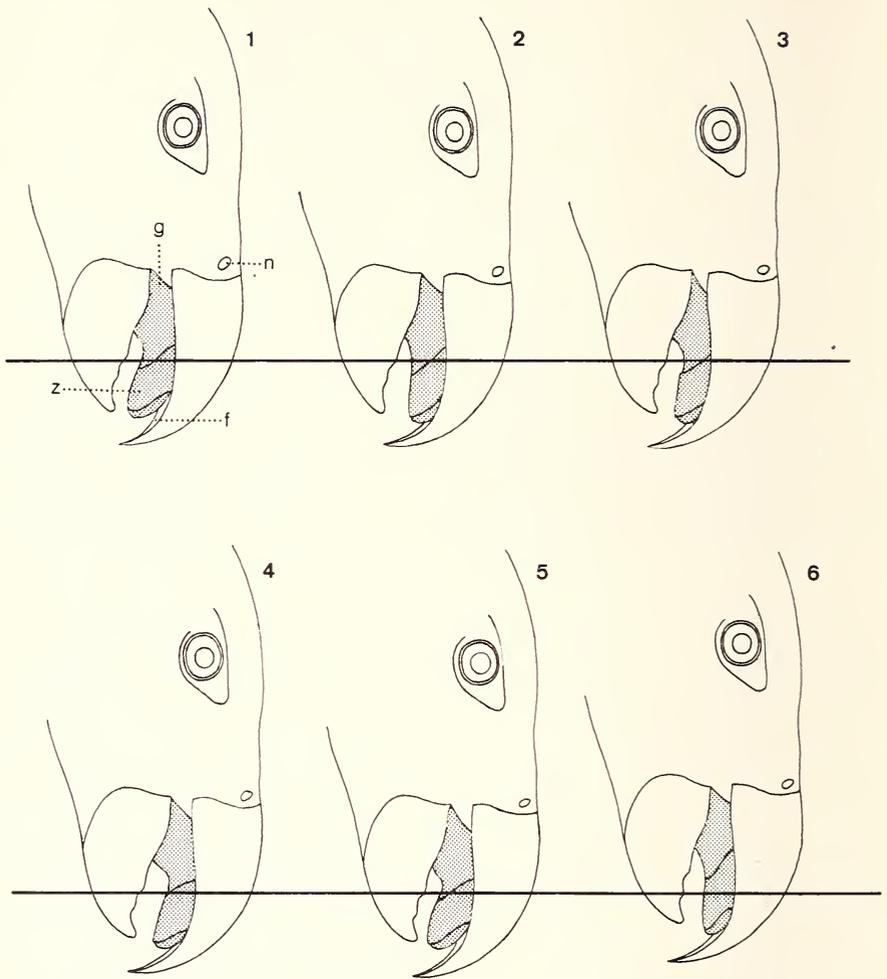


Abb. 27: Trinken der Psittrichadinae (*Psittrichas fulgidus*). 1–6: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; f Feilkerbenfläche, g Andeutung der Gaumenlappen, n Nasenloch, z Zungennagel.

Gaumen gelegt, und umgekehrt. Beim Anpressen der Zunge an den Gaumen wird meist etwas Flüssigkeit an den Zungenrändern ausgedrückt. Während die Zungenspitze gaumenwärts bewegt wird, wird die ganze Zunge meist etwas zurückgezogen.

Schnabelbewegungen sind während des eigentlichen Trinkens oft deutlich ausgeprägt, wobei sich Ober- und Unterschnabel unabhängig voneinander bewegen. Die Oberschnabelbewegungen dienen offensichtlich dazu, den Abstand zwischen Gaumen und Zunge zu regulieren; so kann gelegentlich eine Annäherung zwischen Zunge und Gaumen hauptsächlich durch Senken des Oberschnabels zustandekommen und andererseits ein Abheben der Zunge vom Gaumen durch Heben des Oberschnabels.

Beim Heben des Kopfes bleibt der Schnabel weiterhin nach unten gerichtet, und der Schnabelöffnungswinkel wird kaum verändert. Es konnten auch dann keinerlei Schöpfbewegungen des Schnabels festgestellt werden, wenn der Unterschnabel im Wasser eingetaucht war.

4.4.2.2. Funktionelle Interpretation

Psittichas trinkt ausschließlich mit Hilfe der Zunge und des Oberschnabels. Dabei gelangt beim Abheben der Zungenspitze vom Gaumen Flüssigkeit in den Raum zwischen Zunge und Gaumen. Durch das anschließende, von vorne nach hinten ablaufende, wellenartige Andrücken der Zunge an den Gaumen, unter gleichzeitigem, leichtem Zurückziehen der Zunge, wird Flüssigkeit in die Mundhöhle gepumpt.

4.4.3. Morphologie

4.4.3.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 28, 29)

Der äußere Hornüberzug des Schnabels ist stark pigmentiert und sogar an den Schnabelrändern nicht durchsichtig. Die Hornschicht ist wesentlich dicker als bei den Loriinae. Etwas apikal vom Quervorsprung ist der Oberschnabelrand in einem weiten Bogen ausgeschnitten; am Übergang des Ausschnitts zum Gaumenplattenrand kann ein Zahn angedeutet sein. Gaumenplatte und Quervorsprung werden in der Seitenansicht völlig vom Oberschnabelrand verdeckt (Abb. 28).

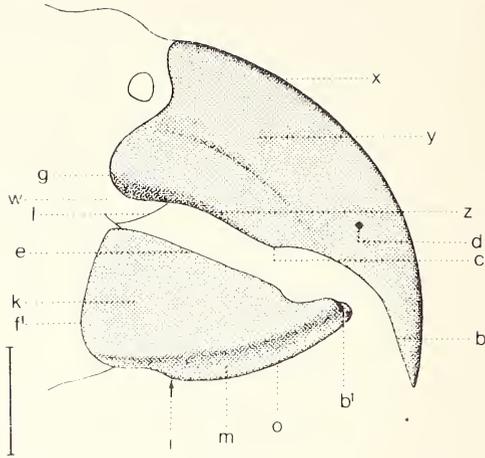


Abb. 28: *Psittrichas fulgidus*, Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht. b Feilkerbenfläche, b' Unterschnabelschneide, c' Zahn, d Quervorsprung, e Unterschnabelseitenrand, f' Unterschnabelwurzel, g Oberschnabelwurzel, i Dillenwinkel, k Seitenfläche des Unterschnabels, l Andeutung von Gaumenlappen, m Frontalfläche, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Oberschnabelaußenseite, z Oberschnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Die Feilkerbenfläche weist Feilkerben auf, deren Ausprägungsgrad ungefähr derjenigen der Klasse C der Loriinae entspricht. Die Feilkerben verlaufen gewinkelt und folgen einander ziemlich regelmäßig im Abstand von 0,6 — 0,7 mm. Bei 3 Exemplaren war die Abbruchkante der Feilkerben leicht wellenförmig und bei 1 Exemplar scharf und geradlinig. Ein fünftes Exemplar zeigte deutliche Feilkerben mit einer „gezähnelten“ Abbruchkante, so als wären mehrere Einzelstufen aneinandergereiht. Apikal lösen sich die Feilkerben in diffus verteilte Einzelstufen auf, so daß die Oberfläche aufgeraut erscheint. Auf dem lebenden Gewebe sind die Feilkerben als zarte Leisten präformiert.

Der Quervorsprung ist als scharfe, senkrechte Stufe ausgebildet. Nach der Seite hin verflacht er und endet in deutlichem Abstand zum Oberschnabelrand. Das unterlagernde lebende Gewebe bildet mehrere Reihen dünner Schnabelpapillen aus.

Die Gaumenplatte ist auffallend stark gewölbt (Abb. 29B). Im vorderen Drittel der sonst völlig glatten Oberfläche ist ein schmaler Längskamm ausgebildet, der vor dem Quervorsprung in einer Spitze endet.

Die Grenze zwischen Gaumenplatte und weichem Gaumen ist scharf. Ein Limen ist jedoch nicht ausgebildet, so daß das Horn der Gaumenplatte stufenlos in die Schleimhaut des außerordentlich langen unpaaren Gaumens übergeht, der eine glatte und relieflose Oberfläche zeigt.

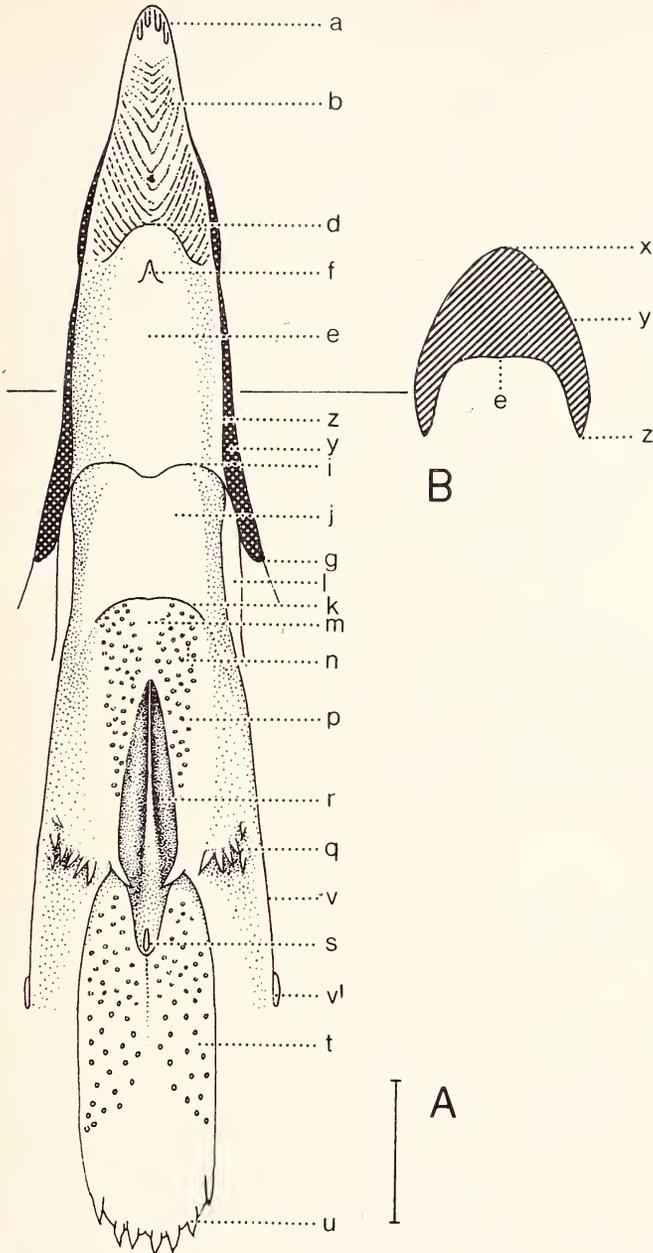


Abb. 29: *Psittrichas fulgidus*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel. a Mündungen der Schnabelpapillen, b Feilkerben, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f Längskamm, g Rhamphothekenwurzel, i Grenze zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Andeutung der Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, p Choanenfalten, q Gaumenpapillen, r Choanenspalte, bzw. Orbitalmulde, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse mit Drüsenmündungen, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Die *G a u m e n l a p p e n* sind so schwach ausgeprägt, daß sie lediglich an ihrer polsterartigen Verdickung zu erkennen sind. Sie überragen die Ventralkante der Palatina, denen sie aufsitzen, nur um rund 2 mm. Der unpaare Gaumen wird caudal von der Querfalte abgeschlossen, die nur aus einem nach caudal umgelegten Hautkamm besteht.

Das vordere Viertel der *C h o a n e n r e g i o n* wird vom unpaaren Abschnitt eingenommen. Die Choanenfalten sind schmal und treffen spitzwinklig aufeinander. Choanenrandpapillen fehlen. Je 4—6 nebeneinanderstehende Papillen bilden eine etwas unregelmäßige Gaumenpapillenreihe, die den caudalen Abschluß der Choanenfalten darstellt. Die Choanendrüsenmündungen befinden sich in großer Zahl auf der Ventralseite der ganzen Choanenregion und entlang der Choanenfaltenränder. Ein schmaler Schleimhautstreifen auf der medianen Längsachse des unpaaren Abschnitts ist frei von Drüsenmündungen und trennt die paarigen Drüsenkomplexe. Apikal verteilen sich die Mündungen noch auf der ganzen Breite der Choanenfalten, nach hinten konzentrieren sie sich aber immer mehr auf die Randregion und treten in der Nähe der Gaumenpapillenreihe sogar auf den Randbereich der dorsalen Seite über.

Nur das hintere Fünftel der *G a u m e n d r ü s e n r e g i o n* ist frei von Drüsenmündungen. Im vorderen Viertel und neben der Infundibularspalte sind die relativ kleinen Mündungen besonders dicht gestreut. Nach caudal werden sie größer und tendieren nach lateral. Der caudale Rand der Gaumendrüse ist wulstig, bildet jedoch keine Falte und ist auch nicht durch eine besonders deutliche Rachenpapillenreihe hervorgehoben.

4.4.3.2. Unterschnabel

(Abb. 28)

Der Unterschnabel erscheint lang und flach. Die Gonys ist meistens schwach gebogen, ausnahmsweise kann sie auch gerade sein. Die Frontalfläche ist apikal gerundet, nach caudal hingegen ist sie gegenüber den Seitenflächen abgewinkelt. Da der Dillenwinkel die Unterschnabelwurzel sehr tief ausschneidet, ist die Gonys auffallend kurz. Im Gegensatz zu den übrigen Psittaci (excl. Loriculinae) wird die Kinnhaut am Dillenwinkel nicht auf die Dorsalseite des Unterkiefers umgeschlagen, so daß keine Kinnhöhle ausgebildet ist. Der rhamphothekenfreie Abschnitt auf der Dorsalseite der Unterkiefersymphyse ist sehr kurz ($1/7$ bis $1/9$ der Unterschnabellänge) und bietet am Caudalrand gerade noch Platz für die Mulde, in der der *M. genioglossus* entspringt.

Die *U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e* ist stumpf, nach ventral ausgeschnitten und durch einen Ausschnitt und einen zahnartigen Vorsprung deutlich vom Seitenrand abgehoben. Die Schnabelpapillen der Unterschnabelschneide mün-

den mit rundlichem bis ovalem Querschnitt an der lingualen Kante der Schneide. Die Unterschnabelschneide wird hauptsächlich von der äußeren Hornschicht gebildet.

4.4.3.3. Zunge

(Abb. 30)

Die Schleimhaut der *Zungenunterseite* ist quergefältelt und völlig frei von Papillen. Der ziemlich flache *M.genioglossus* tritt unter der Schleimhaut nicht in Erscheinung. Er entspringt am Rand des Dillenwinkels, wobei einige Muskelfasern sogar auf die Subcutis der Kinnhaut übergreifen. Die Unterzungendrüse mündet auf halber Strecke zwischen Zungenwurzel und Nagelwurzel, d.h. ungefähr gegenüber der Zungenpapillenreihe. Der Drüsenkörper ist etwas aufgetrieben und reicht caudal bis gegenüber dem apikalen Viertel der Larynxspalte. In Ruhestellung steht die schleimhautbedeckte Zungenunterseite fast senkrecht auf der Unterkiefersymphyse, und die vom Nagel umfaßte Zungenspitze ist fast rechtwinklig abgebogen, so daß der ganze Zungenkörper ungefähr waagrecht liegt. Bei zurückgezogener Zungenstellung wird die schleimhautbedeckte Zungenunterseite waagrecht nach hinten gelegt, so daß es den Anschein erregt, als sei ein häutiger Mundhöhlenboden ausgebildet. Dies umso mehr, weil bei *Psittichas* der rhamphothekenfreie Abschnitt der Unterkiefersymphyse extrem kurz ist und deshalb die Zunge nicht unterlagert.

Die *Nagelwurzel* verläuft median quer zur Zungenlängsachse, lateral zieht sie schräg nach caudal. Der auffallend lange Nagel reicht apikal nicht ganz bis an den Vorderrand der Zunge; er umfaßt die Zungenseiten, greift aber nicht auf die Zungenoberseite über.

Die *Zungenspitze* ist lang und flach und kaum vom Zungenrücken abzugrenzen, sie ist aber nie muldenförmig vertieft wie bei anderen Psittaci (s. 5.1.3.). Die Schleimhautoberfläche ist median mit zarten Längsrinnen strukturiert, die gegen die Seitenränder schräg abzweigen und sich apikal radiär zweigen. Weiter caudal ist die Schleimhautoberfläche des Zungenrückens strukturlos. Die paarigen Zungendrüsen besitzen zahlreiche Mündungen, davon befinden sich 2 bis 6 in der Nähe des Zungenflügelwinkels, die übrigen 8 bis 10 Mündungen gruppieren sich entlang der Lateralränder des Zungenrückens. Die Ausdehnung der Drüsenkörper ist unter der Schleimhautoberfläche nicht erkennbar.

Die massiven *Zungenflügel* sind median tief eingeschnitten. Die konischen Zungenpapillen sind klein und einheitlich. Der caudale Abschnitt der Zungenflügel ist mit einzelnen Papillen besetzt; er ist schmal und setzt lateral an. Nach hinten geht er in eine Hautfalte über, die den Larynx bis zur halben Länge flankiert.

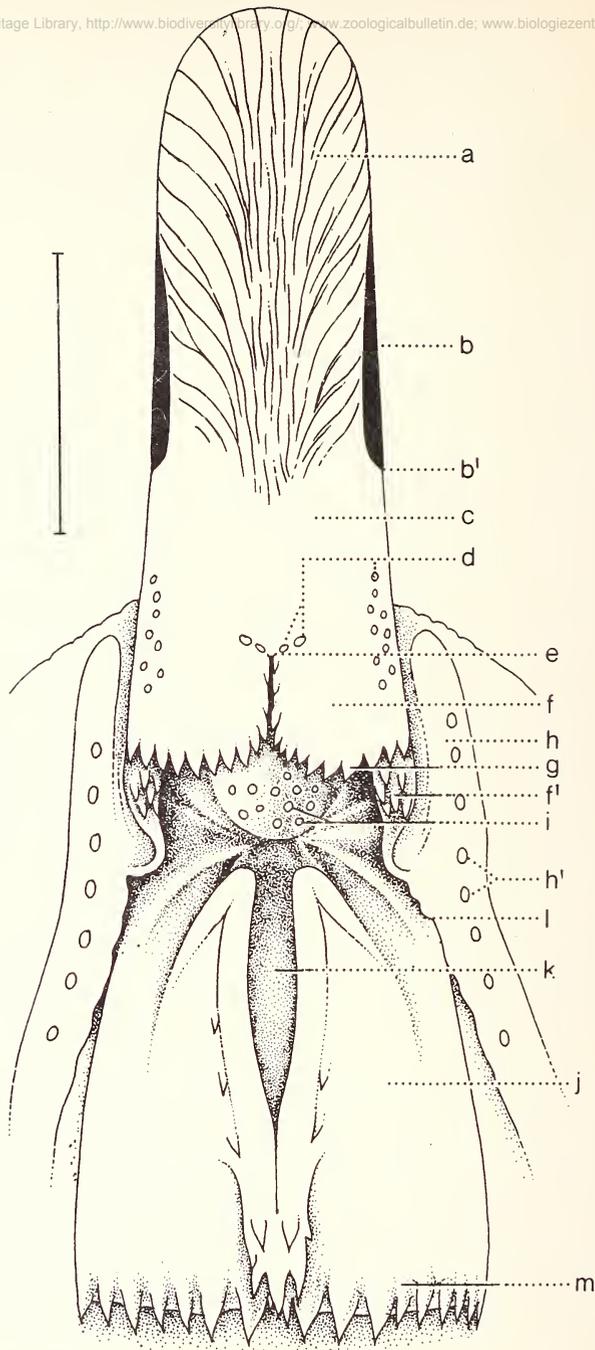


Abb. 30: *Psittrichas fulgidus*, Zunge. a Zungenspitze, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, d Mündungen der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündungen der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, m Larynxpapillen. Maßeinheit: 10 mm.

Der Körper der Unterkieferdrüse ist an den Zungenkörper anschmiegt und reicht caudal bis zur Hälfte der Larynxspalte und apikal, je nach Stellung der Zunge, ungefähr bis zum Zungenflügelwinkel. Der dorsale Rand der Drüse liegt viel tiefer als der Zungenrücken. Eine große Anzahl Drüsenmündungen (6 bis 12) befindet sich in regelmäßigen Abständen auf der dorsalen Kante des Drüsenkomplexes.

Der Zungengrund wird fast völlig von der unpaaren Zungendrüse eingenommen. Direkt hinter dem Zungenflügelwinkel befinden sich 1 bis 3 hügelige Erhebungen mit je einer Mündung. Dahinter wölbt sich bis zum Larynxspaltenanfang ein rundlicher Hügel vor, auf dem bis zu 20 Mündungen dicht und unregelmäßig angeordnet sind.

Die flache Larynxplatte trägt nur vereinzelte, kleine Papillen und endet caudal in einem wulstigen Rand mit ziemlich schwach ausgebildeten Larynxpapillen.

4.4.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Bei normaler Okklusion ist zwischen Oberschnabel und Unterschnabel keine Lücke vorhanden. An der Wurzel umfaßt der Unterschnabelrand knapp den Oberschnabelrand. Der nach vorn schmaler werdende Unterschnabel wird ungefähr auf halber Länge vom Oberschnabelrand umfaßt, so daß die Unterschnabelschneide völlig vom Oberschnabel verdeckt wird. Wegen der nur schwachen Biegung der Gonys trifft die Unterschnabelschneide fast senkrecht auf die Feilkerbenfläche auf und wird deswegen quer angeschliffen.

Der gesamte weiche Gaumen ist wenig länger als Zunge und Larynx zusammen. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber dem unpaaren Gaumen.

4.4.4. Diskussion

Bei *Psittirichas* sind Feilkerben stets erkennbar (vergl. auch Finsch 1867, hingen Reichenow 1913, Smith 1975). Sie sind allerdings schwach ausgebildet, und die Ausprägung variiert individuell. Diese Variabilität ist kaum auf unterschiedliche mechanische Beanspruchung zurückzuführen, da von allen bekannten Exemplaren nur weiches Futter aufgenommen worden ist. Vielmehr deutet sie auf eine in Rückbildung begriffene Struktur hin. Da *Psittirichas* seine Nahrung nicht bearbeitet, ist eine erhöhte Griffigkeit der Feilkerbenfläche, wie sie durch die Ausbildung von Feilkerben entsteht, von untergeordneter Bedeutung.

Die für *Psittirichas* charakteristische Gaumenmorphologie ist als Adaptation an die schlingende Ernährungsweise zu interpretieren und bildet auch die Voraus-

setzung für die spezifische Trinkmethode. Die relieflose Gaumenplatte und der stufenlose Übergang zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen ermöglichen dem Nahrungsbrocken ein widerstandsloses Gleiten in die Mundhöhle. Durch die speziell niedrigen Gaumenlappen wird der Eingang zur Mundhöhle seitlich weniger eingeschränkt als bei den anderen Psittaci. Die zahlreichen Drüsenmündungen auf der Ventralseite der ganzen Choanenregion und der Gaumendrüse bewirken eine Verteilung des mukösen Drüsensekretes auf einer breiteren Fläche, was die Gleitfähigkeit des Nahrungsbrockens stark erhöht.

Für das saugend-pumpende Trinken bilden die glatte Gaumenplatte, der stufenlose Übergang zwischen Gaumenplatte und weichem Gaumen, sowie die hohe Wölbung der Gaumenplatte mit den steilen Oberschnabelrändern die strukturelle Grundlage. Dadurch kann die Zunge gleichmäßig und dicht an den Gaumen angelegt werden.

Obwohl die Choanenspalte weit ist, fehlen eigenartigerweise die Choanenrandpapillen vollständig. Wahrscheinlich besteht beim Verschlucken der zusammenhängenden, mit dem Sekret der Choanendrüsen beschichteten Nahrungsrisen weniger die Gefahr, daß einzelne Nahrungspartikel in die Orbitalmulde gelangen, so daß Choanenrandpapillen überflüssig sind oder sich sogar störend beim Schlingvorgang auswirken würden.

Im Gegensatz zu den Loriinae sind die Gaumen- und Larynxpapillenreihen relativ schwach ausgebildet und sitzen nicht einer Falte, sondern nur einem wulstartigen Absatz auf. Es hat sich gezeigt, daß diese Struktur den Rückfluß von Wasser aus dem Oesophagus nicht verhindern kann, falls das Individuum beim Trinken mit dem Kopf nach unten hängt.

Die Besonderheiten der *Psittrichas*-Zunge sind als Anpassungen an die spezifische Ernährungsweise zu verstehen. Da die Nahrung vor dem Verschlucken nicht bearbeitet wird, ist eine differenziertere Strukturierung und eine besondere Beweglichkeit der Zungenspitze nicht unbedingt erforderlich. Vielmehr ist es von Vorteil, wenn die Zunge möglichst kräftig ist, damit sie die ziemlich großen Nahrungsstücke in die Mundhöhle transportieren kann. Dabei dürfte der außerordentlich lange Nagel der Zungenspitze zusätzliche Festigkeit verleihen. Auch die speziell mündungsreiche paarige Zungendrüse ist funktionell bedeutsam. Weil bei *Psittrichas* der Zungenrücken beim Verschlucken der Nahrung eine größere Rolle spielt als bei den anderen Psittaci, ist eine stärkere Verteilung des schleimigen Drüsensekrets sinnvoll, vor allem dann, wenn die Zunge unter dem Nahrungsbrocken nach vorne geschoben werden muß.

Die spezifische Ausbildung der Zungenflügel und des Zungengrundes steht wiederum im Zusammenhang mit dem Schluckvorgang. Um die großen Nahrungsstücke in den Oesophagus pressen zu können, müssen die Zungenflügel sehr stark angehoben werden, wobei der schmale caudale Abschnitt eine Hautreserve darstellt und gedehnt wird. Bei dieser speziellen Art des Schluckens ist auch die massive Ausbildung der Zungenflügel nötig. Außerdem gibt die auffallend voluminöse unpaare Zungendrüse ein Sekret ab, das der Reinigung dieses Zungenbereiches dienen kann.

4.5. Loriculinae

4.5.1. Nahrung und Fressen

Die Loriculinae ernähren sich im Freiland von weichen Früchten, Beeren, Nektar und Samen (Forshaw 1973). *Loriculus vernalis* wird sehr häufig in blühenden Bäumen beobachtet, *L.philippensis* scheint vermehrt auf Nektar angewiesen zu sein, und von *L.galgulus* wird vermutet, daß er auch kleine Insekten aufnimmt.

In Gefangenschaft ist ihre Nahrungswahl sehr vielseitig und gleicht derjenigen der Loriinae. Alle drei untersuchten Arten fraßen halbflüssigen Getreidebrei mit verschiedenen Zusätzen, Milch, Joghurt, Früchte, ein krümeliges Karotten-Hartei-Biskuit-Gemisch, Mehlwürmer, Ameisenpuppen, sowie Hirse und Glanzsamensamen. *L.galgulus* frißt zusätzlich bedeutende Mengen von Sonnenblumensamen. Obwohl die Diät der *Loriculus*-Arten zum größten Teil aus Weichfutter besteht, scheint das Samenfutter einen wichtigen Bestandteil zu bilden. Allerdings nimmt der Samenanteil an der gesamten Diät von *L.galgulus* über *L.vernalis* zu *L.philippensis* ab. Spee (1976) bemerkte, daß seine *L.philippensis* überhaupt keine Samen fraßen und *L.galgulus* nur am Anfang. Aber nach eigenen Erfahrungen nehmen *Loriculus* spp. nur dann ausschließlich Weichfutter auf, wenn dieses sehr süß zubereitet worden ist und sie sich deshalb zuerst an ihm sattessen.

Kleinere Samen (Hirse, Glanzsamensamen) werden zwischen Oberschnabel und Unterschnabelschneide erfaßt und aufgehoben. Darauf bewegt sich der Unterschnabel mehrmals sehr schnell auf und ab, so daß der Eindruck entsteht, das Samenkorn werde zum Schälens nur gequetscht. Die Schale fällt schließlich aus dem Schnabel. Der Kern wird vor dem Verschlucken in kleinere Stücke zerkaut. Die Bewegungsabläufe von Zunge und Schnabel können dabei nicht genau verfolgt werden, weil der Schnabel nur wenig geöffnet wird und der Oberschnabel den Unterschnabelrand verdeckt. Größere Samen (Sonnenblumensamen) werden quer in den Schnabel genommen, mit den für die Papageien üblichen Unterschnabelbewegungen geschält (s. 3.1., Abb. 1) und nach intensivem Kauen geschluckt. Sehr oft werden Sonnenblumensamen zuerst mit dem Schnabel aufgenommen und darauf in den Fuß genommen, wo die Schale streifenweise mit dem Schnabel abgelöst wird. Zum Schälens können Samen auch mit dem Fuß auf die Unterlage gepreßt werden (s. auch Buckley 1968).

Von Früchten werden zuerst Stückchen abgebissen, indem sich die Oberschnabelspitze an der Oberfläche festhakt und sich die Unterschnabelschneide in das Fruchtfleisch einsenkt. Dabei kann die Zunge entweder völlig in die Mundhöhle zurückgezogen sein oder die Fruchtoberfläche abtasten. Der Bissen wird darauf zwischen Unterschnabelschneide und Oberschnabel mit schnellen Bewegungen zerdrückt und der austretende Saft aufgeleckt. Zum Schluß wird das entsaftete Stück mit heftigem Kopfbucken aus dem Schnabel geschleudert („head-flicking movement“ Buckley 1968).

Dickflüssiger Brei wird nicht „getrunken“, sondern durch eine schnelle Beißbewegung mit dem Ober- und Unterschnabel aufgenommen. Mehlwürmer werden quer in den Schnabel genommen und durchgenibbelt, der leere Chitinpanzer wird darauf aus dem Schnabel geworfen. Mehrmals wurde beobachtet, wie *L. vernalis* den Wurm im Fuß hielt und das Innere mit dem Schnabel ausdrückte.

Alle beobachteten Spezies benützen den Fuß zum Festhalten von Nahrung, aber nur *L. galgulus* und *L. vernalis* führen Futterstücke mit dem Fuß zum Schnabel.

4.5.2. Trinken

4.5.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 31)

Der Schnabel ist während des Kopfsenkens leicht geöffnet, wobei die Zunge im Schnabelspalt meist sichtbar und etwas vorgestreckt ist. Wie bei *Psittichas* ist der Kopf während des Trinkens senkrecht zur Flüssigkeitsoberfläche gerichtet. Die Oberschnabelspitze wird eingetaucht, der Unterschnabel hingegen deutlich oberhalb des Flüssigkeitsspiegels gehalten. Falls dieser für den trinkenden Vogel etwas zu hoch liegt, z.B. bei einem hohen Trinkgefäß, wird auch der Unterschnabel etwas in die Flüssigkeit eingetaucht und der Kopf leicht schräg gehalten.

Während des Trinkens können zwei Bewegungsweisen der Zunge unterschieden werden, die oft innerhalb der gleichen Trinkphase abwechselnd auftreten. Bei der sog. einfachen Vor-Rück-Bewegung wird die Zunge nach vorne geführt, indem sie dem Gaumen entlang gleitet. Beim Zurückziehen wird die Zunge gleichzeitig vom Gaumen weg in Richtung Unterschnabel gezogen. Bei *L. galgulus* und *L. vernalis* wurde beobachtet, daß die Zunge sowohl vollständig in die Mundhöhle zurückgezogen als auch oft in die Flüssigkeit getaucht wurde. *L. philippensis* führt diese Bewegung bedeutend seltener aus; in kürzeren Trinkphasen fehlt sie sogar meistens. Bei ihm ist die Bewegung auch weniger rhythmisch, und ein Eintauchen der Zungenspitze in die Flüssigkeit konnte nicht eindeutig festgestellt werden. Im allgemeinen wird die einfache Vor-Rück-Bewegung der Zunge oft auch in den Pausen zwischen den einzelnen Trinkphasen bei aufgerichteter Kopfhaltung ausgeführt.

Die andere Bewegungsweise der Zunge entspricht der saugend-pumpenden Zungenbewegung von *Psittichas* (s. 4.4.2.1.).

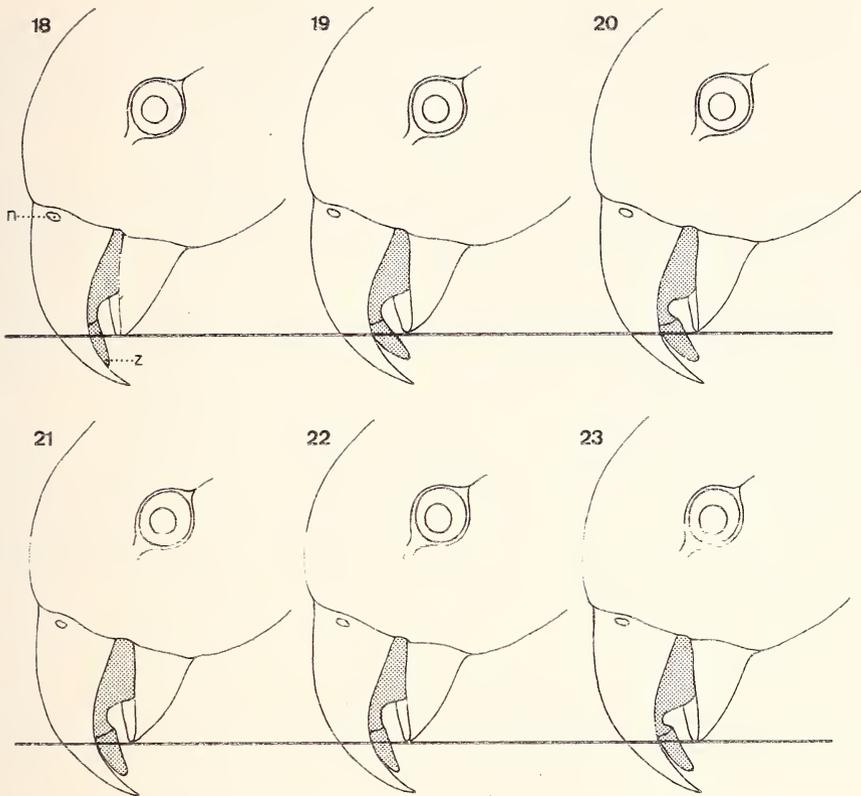


Abb. 31: Trinken der Loriculinae (*Loriculus philippensis*). 18–23: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; n Nasenloch, z Zungennagel.

4.5.2.2. Funktionelle Interpretation

Die *Loriculus*-Arten trinken ausschließlich mit Hilfe der Zunge und des Oberschnabels.

Mit der einfachen Vor-Rück-Bewegung der Zunge ist eine Flüssigkeitsaufnahme nur denkbar als ein Schlucken der an der eingetauchten Zungenspitze haftenden Flüssigkeitsmenge (Prinzip des Zungenbenetzens). Beim Vergleich der drei untersuchten Arten fällt auf, daß die Häufigkeit der einfachen Vor-Rück-Bewegung während des Trinkvorgangs bei *L. galgulus* größer ist als bei *L. philippensis*. In längeren Trinkphasen (ca. 1–4 sec) tritt die einfache Vor-Rück-Bewegung abwechselnd mit der saugend-pumpenden Bewegung auf. In kürzeren Trinkphasen (ca. 1/2 sec) tritt sie jedoch nur zu Beginn und am Ende auf.

Die saugend-pumpende Zungenbewegung dagegen konnte bei allen drei untersuchten Arten in jeder Trinkphase beobachtet werden. *L. philippensis* bewegt seine Zunge beim Trinken sogar fast ausschließlich auf diese Weise. Die saugend-pumpende Trinkmethode ist für die Loriculinae als charakteristisch zu betrachten.

Da die einfache Vor-Rück-Bewegung der Zunge vor allem in Verbindung mit der saugend-pumpenden Zungenbewegung auftritt und für die Flüssigkeitsaufnahme wenig effizient erscheint, könnte man dazu neigen, sie nur als eine Bewegung der „Trinkeinleitung“ (s. 3.2.) zu betrachten. Gegen diese Interpretation spricht jedoch die Regelmäßigkeit und die, zumindest bei *L. galgulus*, längere Dauer der Vor-Rück-Bewegungen. Aus diesem Grunde drängt sich die Vermutung auf, daß bei bestimmten *Loriculus*-Arten die ursprünglichen Bewegungen der Trinkeinleitung zu eigentlichen Trinkbewegungen geworden sein könnten.

Buckley (1968) beschreibt die Trinkbewegungen von *L. galgulus* und *L. vernalis* als ähnlich zu denjenigen der *Agapornis*-Arten. Sie betont hingegen, daß der Kopf nach dem Trinken nie nach oben gehalten wird „as it is when passerines drink“. Diese Aussage basiert nur auf Direktbeobachtung, durch die der Unterschied zwischen den bei den Arten beider Gattungen sichtbaren Zungenbewegungen nur mühsam zu erkennen ist.

4.5.3. Morphologie

4.5.3.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 32, 33; Tab. 13)

Die Hornoberfläche der Schnabelaußenseite ist glatt, glänzend und zeigt keine Abschilferungen. Der Oberschnabelrand ist scharf und gebogen, ohne einen Zahnausschnitt oder Zahn auszubilden (Abb. 32).

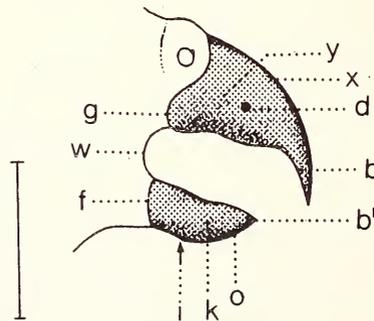


Abb. 32: *Loriculus galgulus*, Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht. b Feilkerbenfläche, b' Untersnabelschneide, d Quervorsprung, f Untersnabelwurzel, g Oberschnabelwurzel, i Dillenwinkel, k Untersnabelaußenseite, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Obersnabelaußenseite. Maßeinheit: 10 mm.

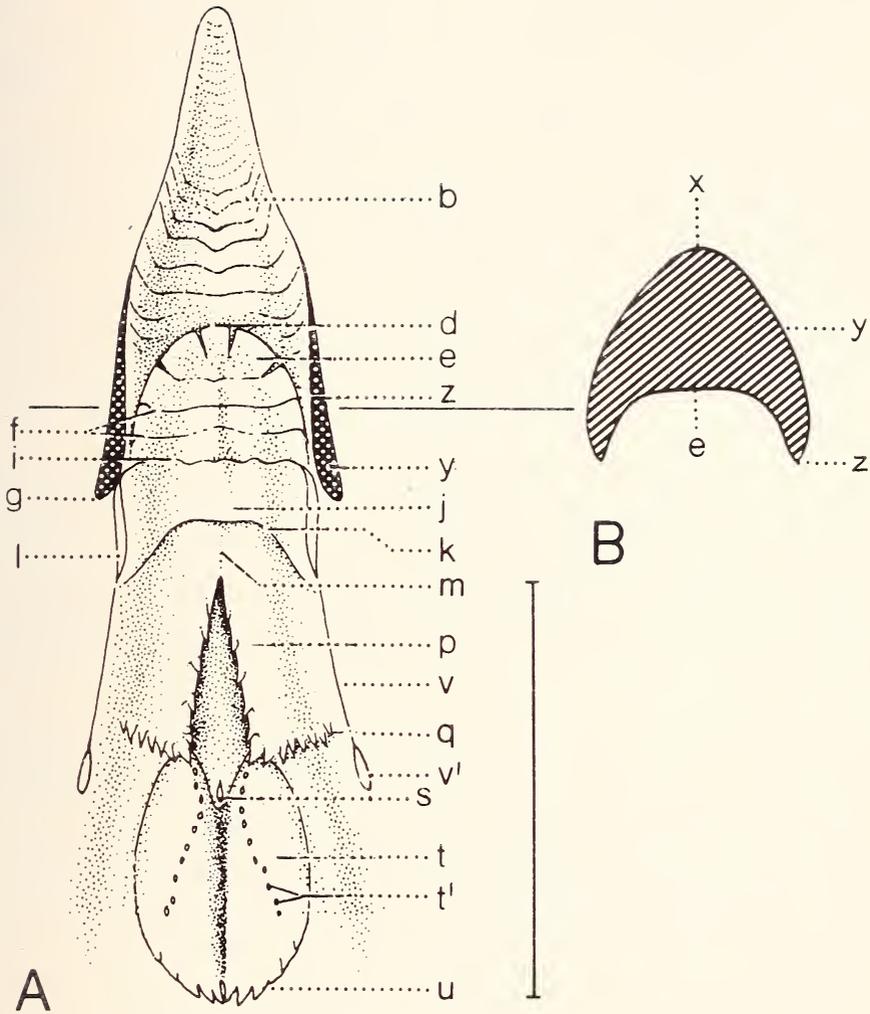


Abb. 33: *Loriculus galgulus*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel. *b* Feilkerben, *d* Quervorsprung, *e* Gaumenplatte, *f* Gaumenleisten, *g* Rhamphothekenwurzel, *i* Grenze zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen, *j* unpaarer Gaumen, *k* Querfalte, *l* Andeutung eines Gaumenlappens, *m* unpaarer Abschnitt der Choanenregion, *p* Choanenfalten, *q* Gaumenpapillen, *s* Infundibularspalte, *t* Gaumendrüse, *t'* Mündungen der Gaumendrüse, *u* Rachenpapillen, *v* ventraler Rand des Os palatinum, *v'* aboraler Fortsatz des Os palatinum, *x* Culmen, *y* Schnabelaußenseite, *z* Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Die *F e i l k e r b e n* sind eher flach gewinkelt, scharf, stufig und deutlich. Der Abstand zwischen ihnen beträgt zwischen 0,4 und 0,5 mm. Nach der Spitze zu lösen sie sich in sehr schwach ausgeprägte Einzelstufen auf, so daß die Oberfläche aufgeraut erscheint. Der caudale Teil der Feilkerbenfläche liegt in der gleichen Richtung wie die Gaumenplatte, im Gegensatz zu den übrigen *Psittaci*, bei denen die Feilkerbenfläche gegenüber der Gaumenplatte abgebogen ist. Das lebende Gewebe unter der Feilkerbenfläche weist kein Relief auf.

Der *Q u e r v o r s p r u n g* ist sehr flach und ist mit radiären Einkerbungen versehen. Er ist gegenüber dem angedeuteten Zahnausschnitt weit nach caudal versetzt. Seitlich reicht er nicht bis zum Seitenrand, sondern biegt nach caudal ab und verläuft parallel zum Seitenrand bis zur Rhamphothekenwurzel.

Die Oberfläche der *G a u m e n p l a t t e* ist glatt und glänzend. Sie wird auf der ganzen Länge von einem flachen medianen Hornwulst durchzogen. Die 2 (*L. philippensis*) oder 3 (*L. vernalis*, *L. galgulus*) querverlaufenden bis schwach gewinkelten Gaumenleisten sind als abgerundete Stufen ausgebildet. Auf dem unterlagernden lebenden Gewebe sind sie präformiert.

Die *G r e n z e* zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen ist scharf und stufenlos. Ein Limen ist nicht ausgebildet. Der unpaare Gaumen liegt in derselben Ebene wie die Gaumenplatte und weist kein Relief auf, er ist jedoch wesentlich kürzer als derjenige von *Psittichas*. Die Querfalte ist bei *L. galgulus* nur als Hautkamm andeutungsweise ausgebildet, bei *L. vernalis* und vor allem bei *L. philippensis* hingegen ist sie viel tiefer, jedoch dünn und straff gespannt. Die Gaumenlappen sind flach und schwach entwickelt; nur bei *L. philippensis* sind sie lappenförmig.

Bei *L. galgulus* und *L. vernalis* beträgt der unpaare Abschnitt ein Viertel der ganzen *C h o a n e n r e g i o n*, bei *L. philippensis* aber nur ein Fünftel. Dafür liegen die Choanenfalten bei *L. philippensis* apikal nah aneinander, und die Choanenrandpapillen sind ineinander verzahnt. Auffallenderweise trägt der relativ lange unpaare Choanenabschnitt keine ventrale Choanendrüsenmündungen. Die Choanenrandpapillen und die auf der Choanenregion verstreuten Papillen sind bei *L. philippensis* am deutlichsten ausgeprägt und bei *L. galgulus* stark zurückgebildet, jedoch noch sichtbar. Die Gaumenpapillen sind sehr klein und regelmäßig.

Die *G a u m e n d r ü s e* weist relativ große Mündungen auf, die in paarigen Einerreihen seitlich der Infundibularspalte angeordnet sind. Das caudale Drittel trägt keine Mündungen. Eine tiefe Falte, die sehr große Rachenpapillen trägt, markiert die Grenze zum Oesophagus.

Tabelle 13: Loriculinae: Unterscheidungsmerkmale zwischen *L. galgulus*, *L. vernalis* und *L. philippensis*

| | <i>Loriculus galgulus</i> | <i>Loriculus vernalis</i> | <i>Loriculus philippensis</i> |
|--|----------------------------------|--|-------------------------------|
| Diätanteil der Sämereien (Gefangenschaft) | bedeutend, mit Sonnenblumensamen | nur kleine Sämereien | nur kleine Sämereien |
| Schnabelfarbe | schwarz | rot-orange | rot-orange |
| Schnabel | lang | länger | sehr lang |
| Gaumenplatte und unpaarer Gaumen | breit | schmal | schmal |
| Anzahl Gaumenleisten | 3 | 3 | 2 |
| Querfalte | angedeutet | deutlich | sehr tief |
| Gaumenlappen | stark reduziert | schwach ausgebildet | deutlich lappig |
| Choanenregion; unpaarer: paariger Abschnitt | 1:3 | 1:3 | 1:4 |
| Choanenrandpapillen und Papillenbesatz der Mundschleimhaut | stark reduziert | schwach entwickelt | deutlich |
| Zungenproportionen | breit, kürzer | schmal, mittellang | schmal, lang |
| Längenverhältnis; Zungenkörper: Larynxplatte | ca. 1 | | > 1 |
| Nagel | lang | länger | sehr lang |
| Zungenspitze | ohne Papillen | höchstens mit Andeutungen von Papillen | mit deutlichen Papillen |
| Zungenpapillen | schwach ausgeprägt | deutlich ausgeprägt | deutlich ausgeprägt |
| Unterkieferdrüse | 3 Mündungen | 3 Mündungen | 4 Mündungen |
| unpaare Zungendrüse | 1 Mündung | 1 Mündung | zahlreiche Mündungen |

4.5.3.2. Unterschnabel

(Abb. 32)

Der Unterschnabel erscheint lang und flach, die Gonys ist deutlich nach oben gebogen. Die Frontalfläche ist gegenüber den Seitenflächen abgerundet. Die Unterschnabelwurzel wird vom Dillenwinkel tief ausgeschnitten, und eine Kinnhöhle ist nicht ausgebildet. Der rhamphothekenfreie Abschnitt der Unterkiefersymphse beträgt rund ein Viertel der Unterschnabellänge.

Die *U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e* ist ziemlich stumpf und geht nach hinten ohne Ausschnitt in die Seitenränder über. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem Querschnitt direkt auf der Unterschnabelschneide.

4.5.3.3. Zunge

(Abb. 34; Tab. 13)

Die Zunge ist bei *L. philippensis* wesentlich länger als bei den beiden anderen Arten, wobei *L. galgulus* die kürzeste Zunge besitzt (Tab. 13). Die Schleimhaut der *Z u n g e n u n t e r s e i t e* ist quergefältelt und trägt keine Papillen. Die Unterzungendrüse mündet in der Mitte (*L. galgulus*, *L. vernalis*) oder im unteren Drittel (*L. philippensis*) zwischen Zungenwurzel und Nagelwurzel. Ihr Drüsenkörper ist sehr groß und reicht bis gegenüber dem Larynxspaltenende.

In Ruhestellung liegt die Zunge so im Unterschnabel, daß die schleimhautbedeckte Zungenunterseite stark gefältelt und flach nach hinten führt.

Der *N a g e l* ist lang und reicht bis zum Vorderrand der Zungenspitze. Er umfaßt die Seiten der Zungenspitze, ohne auf die Oberseite überzugreifen. Bei *L. philippensis* ist er am längsten, bei *L. galgulus* am kürzesten.

Auf der Oberseite ist die *Z u n g e n s p i t z e* gegenüber dem Zungenrücken nicht abzugrenzen. Eine deutliche Medianrinne zieht vom Zungenflügelwinkel bis zum Vorderrand der Zungenspitze. Entlang den Seitenrändern und dem Vorderrand sind deutliche Radiärrinnen in regelmäßigen Abständen ausgebildet. Bei *L. philippensis* sind apikal stummelförmige Papillen in Reihen zwischen den Radiärrinnen angeordnet (vergl. auch Güntert & Ziswiler 1972). Bei *L. vernalis* sind höchstens einzelne Andeutungen solcher Papillen zu finden, während bei *L. galgulus* die Schleimhaut glatt ist. Die Mündungen der paarigen Zungendrüse befinden sich etwas apikal vom Zungenflügelwinkel am Rand des Zungenrückens.

Die *Z u n g e n f l ü g e l* sind deutlich eingeschnitten. Die Zungenpapillen von *L. philippensis* und *L. vernalis* sind deutlicher ausgebildet als bei *L. galgulus*. Der sehr schmale caudale Abschnitt setzt lateral an und geht in die larynxflankierende Hautfalte über, die sich caudal vom Unterkieferdrüsenwulst fortsetzt.

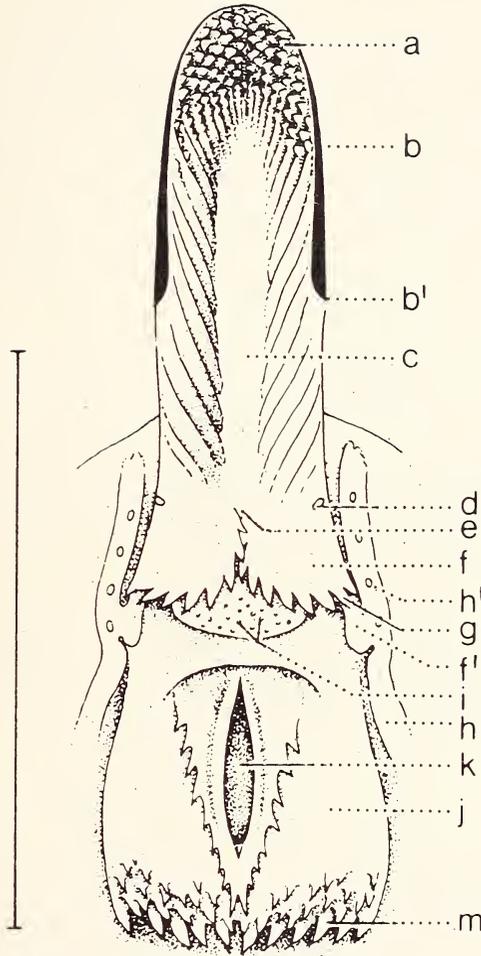


Abb. 34: *Loriculus philippensis*, Zunge. a Zungenspitze mit stummelförmigen Papillen, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündungen der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, m Larynxpapillen. Maßeinheit: 10 mm.

Die Unterkieferdrüse ist durch eine tiefe Rinne vom Zungenkörper abgetrennt. Der Drüsenkörper reicht apikal bis zu den Mündungen der paarigen Zungendrüsen und caudal bis zur halben Larynxspaltenlänge. Bei *L.galgulus* und *L.vernalis* wurden je 3, bei *L.philippensis* 4 Drüsenmündungen gefunden.

Die unpaare Zungendrüse von *L.philippensis* erinnert an jene von *Psittichas*, indem sie sich auf dem Zungengrund vorwölbt und zahlreiche Mündungen aufweist. Bei *L.vernalis* und *L.galgulus* ist sie flacher und trägt nur eine Mündung.

Eine deutliche, caudal gerichtete Falte mit großen Larynxpapillen begrenzt die Larynxplatte gegenüber dem Oesophagus.

4.5.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

An der Wurzel sind Ober- und Unterschnabel gleich breit, weiter apikal wird der Unterschnabel vom Oberschnabel umfaßt. Bei normaler Okklusion bleibt keine Lücke zwischen Ober- und Unterschnabel bestehen.

Wegen der deutlichen Biegung der Gonys und der fast horizontalen Richtung der Feilkerbenfläche in der Nähe des Quervorsprungs trifft die Unterschnabelschneide beinahe senkrecht auf die Feilkerbenfläche auf. Die Unterschnabelschneide wird dadurch mit den Schnabelpapillen quer angeschliffen und bleibt stumpf.

Der gesamte weiche Gaumen ist ungefähr so lang wie Zunge und Larynx zusammen. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber der mittleren Länge der Choanenspalte und bei *L.galgulus*, wie bei den übrigen Psittaci, auf der Höhe des Schnabelwinkels; bei *L.philippensis* dagegen ist er stark nach caudal versetzt.

4.5.4. Diskussion

Trotz größter Homogenität in den äußeren Merkmalen (allgemeine Erscheinung, Körpergröße, Gefieder) hat innerhalb der Loriculinae eine beträchtliche Radiation stattgefunden, die sich anhand der Ernährung, der Trinkbewegungen und der Morphologie des Nahrungsaufnahmeapparates feststellen läßt (Tab. 13). *L.galgulus* scheint eher den granivoren Typ darzustellen, *L.philippensis* dagegen den spezialisierten nektarivoren Typ (Tab. 14). *L.vernalis* nimmt in jeder Hinsicht eine Zwischenstellung ein und ist nicht etwa stärker an die Granivorie angepaßt als *L.galgulus*, wie Buckley (1968) dies aufgrund des Verhaltens annahm.

Die Morphologie der Loriculinae zeigt mehrere Besonderheiten, die sich aber nur zum Teil funktionell interpretieren lassen, da die Fraßbewegungen nicht genau analysiert werden konnten.

Der stufenlose Übergang zwischen Gaumenplatte und weichem Gaumen sowie die flache, einheitlich geformte Zunge mit der medianen Längsrinne bilden die Voraussetzungen, um Flüssigkeit mit saugend-pumpenden Zungenbewegungen aufnehmen zu können.

Die stummelförmigen, unbeweglichen Papillen an der Spitze der extrem langen Zunge von *L.philippensis* können kaum dem Aufbürsten von Pollen oder der Wasseraufnahme dienen (vergl. Loriinae, *Lathamus*; und 5.2.3.). Möglicherweise liegt aber der Vorteil dieser Strukturierung in der erhöhten Griffigkeit der Schleimhautoberfläche, was sich beim Auflecken von Pollen als günstig erweisen dürfte. Von diesem Standpunkt aus scheint *L.philippensis* stärker an die Nektarivorie angepaßt zu sein als *L.vernalis* oder gar *L.galgulus*. Der sehr lange Nagel, der bis an den Vorderrand der Zunge reicht, wirkt dabei wahrscheinlich wiederum als Unterstützung und Festigung des langen Zungenkörpers.

Die tiefe, wulstige Falte mit den deutlichen Rachenpapillen am caudalen Rand der Gaumendrüse und die ebenfalls deutliche Falte am caudalen Rand der Larynxplatte tragen wahrscheinlich dazu bei, den Rückfluß von Flüssigkeit aus dem Oesophagus zu verhindern; und zwar in ähnlicher Weise wie bei den Loriinae (s. 4.2.4.). Ein solcher Verschlusmechanismus erscheint für die Loriculinae von besonderer Wichtigkeit, da sie sich viel häufiger als andere Papageien mit dem Kopf nach unten hängen lassen und in dieser Stellung auch in der Lage sind, zu fressen und zu trinken.

5. DISKUSSION

5.1. Vergleichende Morphologie

In den speziellen Kapiteln konnte an vielen Strukturen gezeigt werden, daß sie in Anpassung an eine bestimmte Diät und an eine bestimmte Methode der Nahrungsaufnahme entwickelt worden sind. Es gibt aber auch Strukturen, die (noch) nicht funktionell-adaptiv interpretiert werden konnten, jedoch für Gruppen- oder Gattungsdiagnosen verwendbar sind. Und bei gewissen Merkmalen können sogar anhand ihrer verschiedenen Ausprägungsstufen Entwicklungsreihen aufgestellt werden.

Während in den speziellen Kapiteln die morphologischen Verhältnisse je nach Homogenität der betreffenden Unterfamilie mehr in funktionell-adaptiver oder auch aus phylogenetisch-evolutiver Sicht diskutiert wurden, soll hier die Bedeutung der nach ihrer Lagebeziehung homologen Strukturen für alle hier behandelten Papageien vergleichend erläutert werden. Dies ist vor allem deswegen notwendig, weil so gezeigt werden kann, ob bestimmte Merkmalsausprägungen als

Verwandtschaftskriterien zwischen bestimmten Gruppen oder Arten gelten können, oder ob sie Spezialisationserscheinungen verkörpern, die manchmal von mehreren Gruppen unabhängig voneinander konvergent oder parallel entwickelt worden sind. Denn Merkmale, die als Adaptation an eine bestimmte Funktion zu interpretieren sind, können sicher in vielen Fällen als gruppencharakterisierende Kriterien verwendet, jedoch nur unter bestimmten Voraussetzungen als Argument in der Diskussion um verwandtschaftliche Beziehungen herangezogen werden.

5.1.1. Gaumen

Feilkerben

Feilkerbenartige Strukturen sind bei allen Papageien vorhanden, es lassen sich jedoch verschiedene Ausprägungen unterscheiden.

Deutlich ausgeprägte Feilkerben sind bei den Cacatuinae und Psittacinae ausgebildet und als Adaptation an das Öffnen und Schälen von Samen und Nüssen zu verstehen. Sie bewirken eine erhöhte Griffigkeit der Feilkerbenfläche, was das Festhalten von Nahrungsstücken während der Bearbeitung wesentlich erleichtert. Dem Aufraspeln von harten Nußschalen (vergl. u. a. Kolar 1968) können sie indessen nicht dienen, da sie nicht scharf und hart genug sind (vergl. auch Homberger & Ziswiler 1972). Eine solche Funktion ist aber auch nicht notwendig, da größere Arten sogar sehr harte Nüsse mit der Unterschnabelschneide spalten können. Außerdem ist ein direkter Zusammenhang zwischen Feilkerbenausprägung und der Härte der bevorzugten Samen und Nüsse nicht belegbar. *Cacatua*-Spezies z. B. zeigen eher abgerundete Feilkerben, obwohl sie in besonderem Maße fähig sind, Nüsse zu öffnen. Die kleineren, nur samenfressenden *Nymphicus* und *Melopsittacus* hingegen haben unabhängig voneinander hohe, weit auseinanderstehende, scharfe Feilkerben entwickelt.

In der unterschiedlichen Ausbildung des lebenden Gewebes unter der Hornschicht unterscheiden sich die Cacatuinae strikte von den Psittacinae. Während die Feilkerben der Psittacinae wie bei anderen Papageien meist von je einer Leiste lebenden Gewebes unterlagert werden, zeichnen sich jene der Cacatuinae durch die Unterlagerung von je einer Reihe fingerförmiger Papillen aus. Dieser Unterschied am lebenden Gewebe bewirkt auch ein grundlegend verschiedenes Hornwachstum. Es zeigt sich also, daß den Feilkerben zwei verschiedene Entwicklungsprinzipien zugrunde liegen, von denen das eine für die Cacatuinae charakteristisch ist.

Der im Gegensatz zu den Cacatuinae meist ununterbrochene Verlauf der Feilkerben ist ein typisches Merkmal der Psittacinae. Bei ihnen können zwei Muster unterschieden werden, nämlich das gewinkelte und das quengerichtete. Wie bereits erwähnt (vergl. 4.3.4.5.), werden Samen während der Bearbeitung durch

gewinkelt verlaufende Feilkerben wirksamer am Seitwärts-Abgleiten gehindert als durch querverlaufende. Der deshalb vom querverrichteten abzuleitende, gewinkelte Feilkerbenverlauf ist wahrscheinlich mehrmals, mindestens aber von den Platycercini und Psittaculini je unabhängig voneinander entwickelt worden, denn querverlaufende Feilkerben sind bei den ursprünglicheren Arten sowohl der Platycercini (*Neopsephotus*) als auch bei den von diesen strikte getrennten Psittaculini (*Agapornis pullaria*, *A. cana*) zu finden. Analog zur Winkelung der Feilkerben der meisten Psittacinae hat *Melopsittacus* unabhängig von diesen durch die schräg apikolateral weisenden Schenkel der caudalsten Feilkerbe und des Quervorsprungs einen ähnlichen Effekt erzielt (Abb. 35).

Reduzierte Feilkerben sind für die Loriinae und für *Psittirichas* charakteristisch. Beide sind stark an eine nichtgranivore Lebensweise angepaßt; die Loriinae nehmen Pollen mit der Zungenspitze auf, *Psittirichas* verschlingt weiche Früchte ohne vorangehende Zerkleinerung oder Bearbeitung. Deshalb konnten hier auch die ursprünglich im Zusammenhang mit der Granivorie evoluierten Feilkerben reduziert werden (vergl. 5.2.). Ihre große individuelle Variabilität ist kennzeichnend für Strukturen, die sich auf dem Wege der Rückbildung befinden.

Quervorsprung

Der Quervorsprung kann ebenfalls als Adaptation an eine Ernährungsweise gedeutet werden, bei der die Nahrung zuerst geschält und bearbeitet werden muß. Er dient als Widerlager und Angriffskante beim Fixieren des Nahrungsstückes zwischen Ober- und Unterschnabel. Obwohl der Quervorsprung in seinem Verlauf und in der Form weitgehend von der Unterschnabelschneide abhängig ist und umgekehrt, stellt er nicht nur eine vom Unterschnabel aus dem Gaumenhorn passiv herausgearbeitete Struktur dar, sondern ist eine Eigenstruktur des Gaumens, mit einer spezifischen Unterlage von lebendem Gewebe, das sich mit seinen fingerförmigen Papillen deutlich von seiner Umgebung abhebt. Nur die Oberflächenstruktur wird von der Unterschnabelschneide, z.B. während des Schnabelwetzens, herausmodelliert. Dieser Zusammenhang ist besonders gut an deformierten Schnäbeln (infolge von Verletzungen oder Mangelercheinungen) zu erkennen, bei denen der Unterschnabel nicht in normaler Stellung, sondern schräg auf den Gaumen auftrifft, und bei denen sich der Quervorsprung in der Folge völlig dem schiefen Verlauf der Unterschnabelschneide angepaßt hat. Da sich also Quervorsprung und Unterschnabelschneide in ihrem Verlauf und in der Form gegenseitig beeinflussen, bleiben sie stets aufeinander abgestimmt und können beim Samenschälvorgang als funktionelle Einheit wirken.

Gaumenplatte

Die Gaumenplatte steht meist nur indirekt in einem funktionellen Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme, da Samen und Früchte zwischen Feilkerbenfläche, Quervorsprung und Unterschnabelschneide bearbeitet und mit der Zunge in die Mundhöhle befördert werden oder Pollen und Fruchtsäfte mit der Zungen-

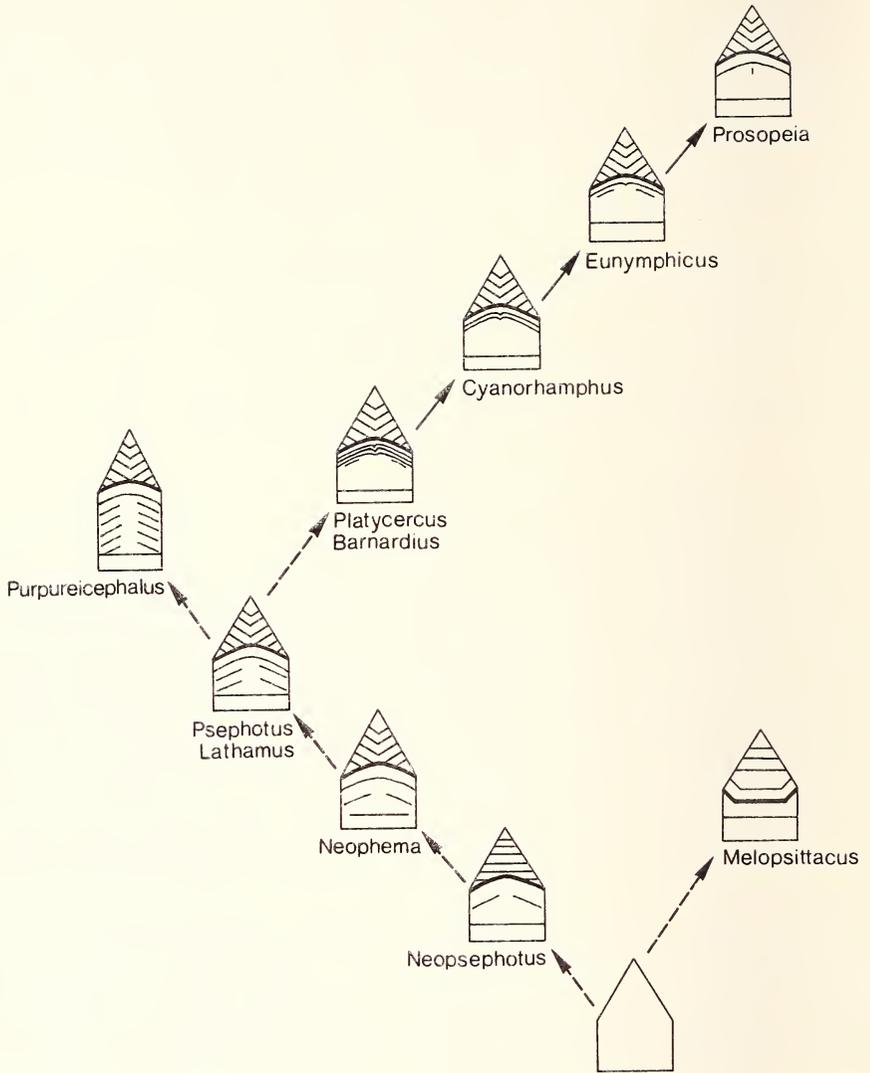


Abb. 35: Evolution des Feilkerben- und Gaumenleistenmusters der Platycercini.

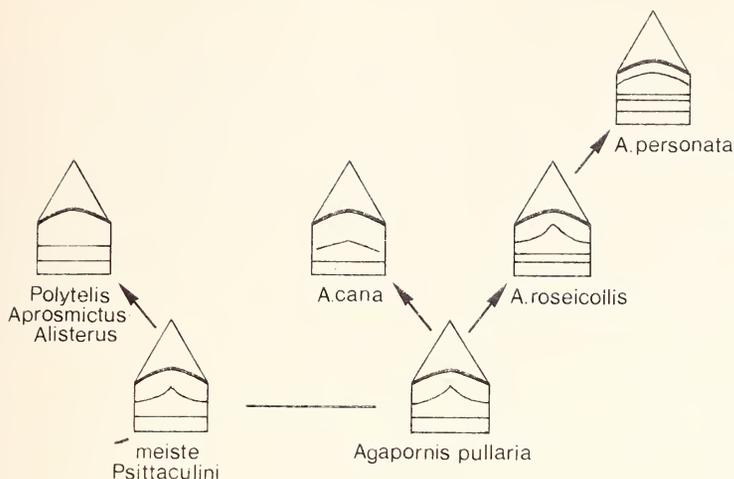


Abb. 36: Evolution des Gaumenleistenmusters bei den Psittaculini.

spitze aufgeleckt werden. Wohl deshalb konnten bei den Papageien schon während ihrer ersten Radiationsphasen verschiedenste Oberflächenstrukturen entwickelt werden, die heute als Gruppenindiz gelten können. So können die Cacauiinae anhand der Gaumenplatten-Merkmale klar von den übrigen Psittaci abgetrennt werden, da sowohl das unterlagernde lebende Gewebe als auch die Oberflächenstruktur und die allgemeine Form eine spezifische Ausbildung zeigen. Die Gaumenplatten der Loriinae, Psittacinae und Loriculinae sind alle mit Gaumenleisten strukturiert, die einzelnen Unterfamilien unterscheiden sich jedoch aufgrund der Gaumenplattenform, der Beschaffenheit der Hornoberfläche und der Leistenstruktur. Das Gaumenleistenmuster erweist sich als ein geeignetes Merkmal für die Bündelung von Gattungen der Psittacinae, aber auch der Loriinae. Oft kann dieses Muster sogar mit seinen verschieden hohen Differenzierungsstufen für phylogenetische Ableitungen einzelner Gattungen herangezogen werden. Solche Ableitungen können einerseits Reduktionsreihen, wie z.B. *Platycercus*—*Cyanoramphus*—*Eunymphicus* (Abb. 35), Loriinae—*Trichoglossus iris*, oder andererseits Reihen zunehmender Differenzierung sein, wie z.B. *Agapornis* spp. (Abb. 36). *Psittichas* hingegen nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als bei ihm während des Schlingaktes die Nahrung stets funktionell mit der Gaumenplatte in Kontakt kommt; auch ist die spezifische, glatte Gaumenplattenoberfläche an die besondere Freßweise angepaßt, indem sie dem nach hinten gleitenden Nahrungsbrocken keinen Widerstand entgegensetzt.

Verbindungshaut

Die Verbindungshaut ist eine charakteristische Struktur der Cacatuinae, Loriinae und bestimmter Platycercini. Sie wird durch ihre topographische Lage zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen definiert und unterscheidet sich aufgrund ihrer Schleimhautbeschaffenheit vom unpaaren Gaumen. Sie kann aber unterschiedlich ausgebildet sein und verschiedene Funktionen ausüben. Bei den Cacatuinae beispielsweise dient sie vor allem als Verbindung zwischen dem caudalen Rand der Gaumenplatte und dem nicht in der gleichen Ebene und meist wesentlich tiefer liegenden unpaaren Gaumen. Da sie sich deshalb der artspezifischen Gestalt der Gaumenplatte anpassen muß, ist auch ihre Ausdehnung entsprechend variabel. Bei den Loriinae sind die Verhältnisse ganz anders: Hier ist die Verbindungshaut konstant als senkrechte Stufe ausgebildet, so daß der unpaare Gaumen nach ventral vorragt. An ihm können die Papillen der Zungenspitze abgestrichen werden; diese funktionell bedingten Lageverhältnisse bedingen wiederum eine konstante Ausbildung der Verbindungshaut. Innerhalb der Platycercini hingegen läßt sich eine fortschreitende Reduktion der Verbindungshaut verfolgen. Die aufgrund anderer Merkmale als primitiv bewerteten *Melopsittacus* und *Neopsephotus* besitzen eine als Stufe ausgeprägte Verbindungshaut, während innerhalb der Gattung *Neophema* eine Reduktion von stufiger Ausbildung zu einem gespannten, glatten Häutchen stattfindet. Während die extrem ausgebildete Verbindungshaut von *Melopsittacus* mit seiner spezialisierten Lebensweise in Zusammenhang gebracht werden kann, fehlt den abgeleiteteren Platycercini und den übrigen Psittacinae eine stufenbildende Verbindungshaut. Sie scheint deshalb, zumindest innerhalb der Psittacinae, ein ursprüngliches Merkmal darzustellen.

Limen

Limen, unpaarer Gaumen und Gaumenlappen sind nicht immer scharf voneinander abzugrenzen und zeigen stets dieselbe Schleimhautstruktur. Meist ist das Limen als einfacher Wulst am Apikalrand des unpaaren Gaumens ausgebildet. Auffallenderweise ist es stets dann von Papillen besetzt, wenn eine stufige Verbindungshaut vorhanden ist, z.B. Cacatuinae, Loriinae, *Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophema*. Seltener trägt es auch dann Papillen, wenn die Verbindungshaut fehlt, z.B. bei *Neophema pulchella*, *N.splendida*, *Agapornis pullaria*, *A.cana*, die alle ursprünglichere Arten ihrer Verwandtschaftsgruppen darstellen. Dennoch ist ein papillenbesetztes Limen nicht einfach als primitiv zu werten, denn Papillen können auch sekundär entwickelt worden sein, wie bei *Polytelis alexandrae*, die eine abgeleitete Form darstellt. Sowohl bei *Psittirichas* als auch bei *Loriculus* fehlt ein Limen, so daß der Übergang vom Horngaumen zum weichen Gaumen wohl deutlich, aber stufenlos ist. Während diese spezielle Konfiguration des Gaumens bei *Psittirichas* und *Loriculus* eine Voraussetzung für saugend-pumpendes Trinken darstellt, ist sie bisher nur bei *Psittirichas* primär als eine Adaptation an seine schlingende Freßweise zu deuten.

Unpaarer Gaumen

Der unpaare Gaumen ist stets so breit, daß der Zungenrücken genau hineinpaßt und seitlich von den Gaumenlappen eingefast wird. Die Längen-Breiten-Propportionen und die Oberflächenstruktur des unpaaren Gaumens sind meist gruppentypisch (Tab. 17, 22). Bei den Loriinae und bei *Lathamus* ragt der unpaare Gaumen nach ventral vor, so daß an ihm die papillenbesetzte Zungenspitze abgestreift werden kann. Bei den Loriinae wird diese Lage des unpaaren Gaumens durch die spezielle Ausbildung der Verbindungshaut erreicht, bei *Lathamus* hingegen durch dessen spezifisches Oberflächenrelief und durch das tief faltenförmige Limen, das entfaltet werden kann und dann eine Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen bildet (vergl. Tab. 15).

Gaumenlappen

Wie bei den Platycercini dargestellt (4.3.4.5.), sind die Gaumenlappen als „Wangenbildungen“, d.h. als seitlicher Abschluß der Schnabelhöhle, zu interpretieren. Da die Gaumenlappen nicht mit dem Unterkiefer verbunden sind und wegen der caudalen Einbuchtung der Gaumenplatte nach apikal über die Oberschnabelwurzel hinausreichen, wird der Schnabelspalt seitlich bis weit zwischen die Rhamphotheken abgeschlossen. Dies geschieht jedoch ohne Verkleinerung des Schnabelöffnungswinkels, der bei Papageien wegen des sehr kurzen Mundwinkels ohnehin relativ klein ist. Es hat sich nun gezeigt, daß die Gaumenlappen bei ausgesprochenen Samenspezialisten oft vergrößert sind, z.B. Platycercini (excl. *Neopsephotus* und *Melopsittacus*), *Polytelis*, *Agapornis*, *Nymphicus*. Gerade bei der Ernährung mit trockenen Samen erscheint ein wangenartiger, seitlicher Abschluß besonders zweckmäßig. Bei weniger spezialisierten Arten sind die Gaumenlappen mäßig bis schwach entwickelt. Scheinbar im Widerspruch zur beobachteten Tendenz, daß Samenfresser wangenartige Strukturen entwickeln, sind bei den *Cacatua* spp. die Gaumenlappen sehr schwach ausgeprägt. Bei ihnen wird die Wangenfunktion jedoch von den hohen, auch den unpaaren Gaumen einfassenden Seitenrändern des Oberschnabels übernommen. Hingegen sind die Gaumenlappen bei *Psittichas* fast völlig zurückgebildet, um den für die schlingende Ernährungsweise ohnehin relativ schmalen Mundhöhleneingang etwas zu erweitern. Die Gaumenlappengröße scheint also zumindest in ihren Extremformen ein adaptives Merkmal darzustellen. Eine bestimmte Größe kann aber mittels verschiedener Formen erreicht werden, so daß es hier unter Umständen möglich ist, anhand der unterschiedlichen Form eine konvergent entwickelte Vergrößerung der Gaumenlappen zu erkennen, z.B. Platycercini und *Polytelis alexandrae*. In einigen Fällen ist die Gaumenlappenform bei mehreren, nahverwandten Arten nahezu konstant geblieben und kann hier als gruppencharakterisierendes Merkmal verwendet werden, z.B. Platycercini (außer *Neopsephotus* und *Melopsittacus*), *Agapornis* spp., oder sogar als zusätzliches Kriterium für die Zuordnung systematisch umstrittener Formen, z.B. im Falle von *Lathamus*.

Choanenregion

Die Konfiguration der Choanenregion ist wahrscheinlich das Merkmal, von dem am sichersten zu entscheiden ist, ob es als ursprünglich oder abgeleitet gelten kann. Wie definiert, beginnt die Choanenregion hinter der Querfalte und endet caudal gleichzeitig mit den Choanenfalten. Befindet sich der Choanenwinkel nahe der Querfalte, so schließen die Choanenfalten apikal meist nah aneinander, wodurch verhindert wird, daß Nahrungsstücke in die inneren Choanenöffnungen gelangen. Diese Konfiguration ist bei den Cacatuinae festzustellen; aber auch *Neopsephotus* und *Neophema* unter den Platycercini, sowie *Agapornis* und *Prioniturus* unter den Psittaculini und die Psittacini weisen die primitivere Choanenkonfiguration auf. Bei vielen Arten ist nun vor dem Choanenwinkel ein unpaarer Abschnitt vorhanden, der mehrmals unabhängig voneinander entwickelt worden ist. Als Indiz dafür können die unterschiedlichen, für nahverwandte Gattungen charakteristischen Anordnungen der ventralen Choanendrüsenumündungen gelten. Wie bereits bei den Platycercini (4.3.4.5.) und Psittaculini (4.3.5.5.) erwähnt, ist die Entstehung des unpaaren Abschnitts auf ein medianes Verwachsen der Choanenfalten zurückzuführen, wodurch die inneren Choanenöffnungen noch besser geschützt werden. Die ursprünglich auf der dorsalen Seite der Choanenfaltenränder liegenden Mündungen der Choanendrüsen wurden im Verlaufe dieser Entwicklung nach ventral auf den unpaaren Choanenabschnitt verlagert. Bei *Psittichas* und den Loriinae, die die größte Anzahl ventraler Mündungen aufweisen, stehen diese eindeutig in einem funktionellen Zusammenhang; bei *Psittichas*, um die Gleitfähigkeit des Nahrungsbrockens zu erhöhen, bei den Loriinae, um die Zungenspitzenpapillen zu reinigen. Bei den Psittacinae hingegen scheint der Vorteil der abgeleiteten Choanenkonfiguration vor allem auf dem teilweisen Verschuß der Choanenspalte und weniger auf dem Vorhandensein ventraler Drüsenumündungen zu beruhen. Denn obwohl bei den Platycercini eine Zunahme der ventral gerichteten Mündungen gleichsinnig mit der fortschreitenden Verwachsung der Choanenfalten festzustellen ist, kann bei den Psittaculini am unvergleichlich längeren unpaaren Choanenabschnitt eine Tendenz zur sukzessiven Rückbildung dieser Mündungen verfolgt werden. Dabei unterscheiden sich die Arten und Gattungen mit unterschiedlicher Anzahl solcher Mündungen nicht in der Art und Weise der Nahrungsbearbeitung (vergl. Abb. 37).

An den Choanenfalten münden bei allen Psittaci die Choanendrüsen auf der Dorsalseite, so daß das schleimige Drüsensekret hier zur Beseitigung von zufällig in die Orbitalmulde gelangten Fremdstoffen dient. Nur bei *Psittichas* münden die Drüsen am apikalen Teil der Choanenfalten nach ventral und geben dadurch das Sekret direkt in die Mundhöhle ab. Auch diese Besonderheit steht im Zusammenhang mit seiner spezifischen Ernährungsweise (vergl. 4.4.4.).

Die meist deutlich ausgebildeten Choanenrandpapillen tragen dazu bei, das Eindringen von Nahrungspartikeln in die Orbitalmulde zu verhindern. Oft sind sie apikal ineinander verzahnt, besonders wenn der unpaare Choanenabschnitt sehr kurz ist; sie verschließen so die Choanenspalte. Nur *Psittichas* fehlen die

Choanenrandpapillen; bei seiner Ernährungsweise scheinen die Papillen in ihrer ursprünglichen Funktion entbehrlich; sie könnten den Schlingvorgang sogar behindern.

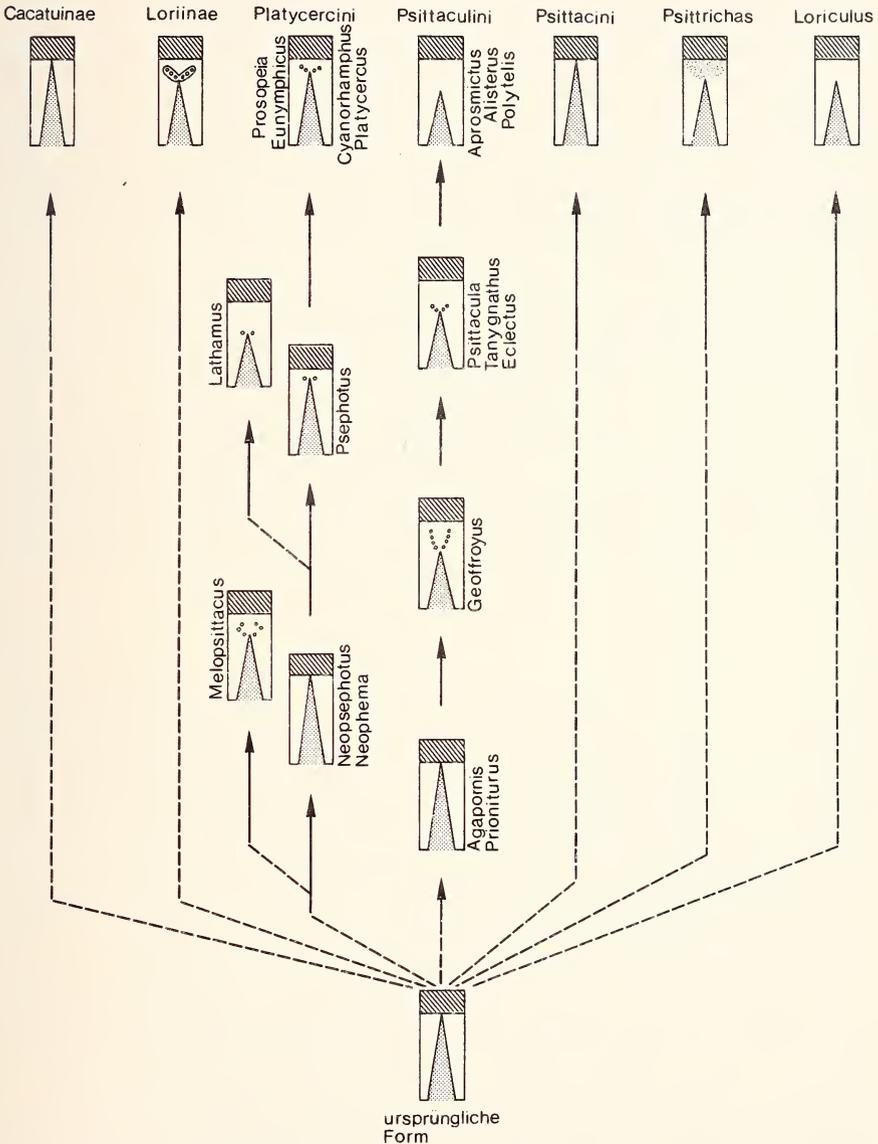


Abb. 37: Evolution der Choanenregion-Konfiguration bei den Psittaci. Schrägraster: unpaarer Gaumen; Punktraster: Choanenspalte; weiß: Choanenregion. Die ventralen Mündungen der Choandrinse sind, falls vorhanden, auf dem unpaaren Abschnitt der Choanenregion angegeben.

Gaumendrüseregion

An der Oberfläche der Gaumendrüseregion sind wegen ihrer starken Variabilität fast keine klar voneinander abgrenzbaren Merkmalsausprägungen festzustellen, die als Anpassungserscheinungen an eine bestimmte Diät interpretiert oder für Gruppendiagnosen verwendet werden könnten. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß diese Region für die bereits zerkleinerte Nahrung nur als Durchgang zum Oesophagus dient und deshalb keine besonderen Oberflächenstrukturen entwickeln mußte. Die Anordnung der Drüsenmündungen ist nur bei den Loriinae und Psittacini, vor allem aber bei *Psittichas* spezifisch. Bei ihm bewirken die fast auf der ganzen Fläche der Drüseregion verteilten Mündungen eine starke Einspeichelung des stets unzerkleinerten Nahrungsbrockens, was das Hinunterschlingen erleichtert.

Am Übergang zwischen Gaumendrüseregion und Oesophagus jedoch sind gruppenspezifische Besonderheiten festzustellen. Bei den meisten Psittaci wird diese Grenzlinie durch einen mit einer Rachenpapillenreihe besetzten Wulst des Gaumendrüsensrandes markiert. Bei den Pollen-Nektar-Spezialisten Loriinae und Loriculinae ist jedoch eine tiefe Falte ausgebildet, die wahrscheinlich dazu beiträgt, den Rückfluß von Flüssigkeit aus dem Oesophagus zu verhindern. Demgegenüber ist es auffallend, daß bei den Cacatuinae und bei *Poicephalus*, beides spezialisierte Samen- und Nußfresser, und auch bei den weitgehend granivoren Platycercini der Übergang zum Oesophagus fast stufenlos ist und an ihm auch keine deutliche Rachenpapillenreihe zu erkennen ist.

5.1.2. Unterschnabel

Vom Unterschnabel ist nur die Unterschnabelschneide direkt an der Nahrungsaufnahme und -bearbeitung beteiligt. An ihr können denn auch charakteristische Merkmale festgestellt werden, die vorwiegend mit der jeweiligen Diät im Zusammenhang stehen. Wir können scharfkantige von eher stumpfen Unterschnabelschneiden unterscheiden. Die Schärfe der Unterschnabelschneide hängt weitgehend davon ab, in welchem Winkel die Gonys zum Horngaumen steht. Steht sie fast senkrecht dazu, so wird die Unterschnabelschneide an der Feilkerbenfläche quer angeschliffen, und die Schnabelpapillen münden direkt auf oder unmittelbar an der Schneide. Diese Ausbildung ist typisch für die spezialisierten „Nicht-Granivoren“, nämlich Loriinae, *Psittichas* und *Loriculus*.

Bei den Psittacinae und insbesondere bei den Cacatuinae ist die Unterschnabelschneide jedoch scharf, und die schräg angeschliffenen Schnabelpapillen münden auf der Lingualseite der Schneide. Hier wird die Schneide scharf erhalten, indem bei der Nahrungsbearbeitung das Horn der Schnabelaußenseite weniger abgenutzt wird als das weichere Horn der Schnabelpapillen. Außerdem wird die in spitzerem Winkel zur Feilkerbenfläche gerichtete Unterschnabelschneide nicht quer, sondern vorwiegend auf der Außenseite angeschliffen, was bei den Cacatuinae besonders ausgeprägt ist und ihre außerordentlich scharfkantige Unterschnabelschneide bewirkt.

Die starke Abhängigkeit der Ausbildung der Unterschnabelschneide von ihrem Auftreffwinkel auf die Feilkerbenfläche zeigt sich besonders eindrücklich am Beispiel von *Trichoglossus iris*. Bei ihm ist die Gonys stärker gebogen als bei den anderen Loriinae, so daß die Unterschnabelschneide in einem spitzen Winkel zur Feilkerbenfläche steht. Deshalb ist auch seine Unterschnabelschneide schärfer, und die Mündungen der Schnabelpapillen gleichen in der Form und Lage denjenigen der Psittacinae.

Die Ausprägung des medianen Ausschnitts an der Unterschnabelschneide wird von der Form des Quervorsprungs beeinflusst und umgekehrt (s. 5.1.1.). Dies zeigt sich auch im Falle von *Melopsittacus* mit seiner gerade abgestutzten Unterschnabelschneide; bei ihm verläuft der Quervorsprung nicht in einem Bogen, sondern ist median quer gerichtet. Diese Besonderheit scheint aber keine Änderung der Funktionsweise der Unterschnabelschneide nach sich zu ziehen. Ganz anders verhält es sich bei den Cacatuinae, bei denen die Unterschnabelschneide meist tief ausgeschnitten ist und seitlich mit je einer scharfen Spitze oder Ecke endet. Durch diese Gestaltung entsteht ein Instrument, das in besonderem Maße für die Spaltung harter Samen- oder Nußschalen geeignet erscheint (s. 4.1.4.).

Die anderen in dieser Arbeit berücksichtigten Unterschnabelmerkmale, wie Ausschnitt des Dillenwinkels, Frontalfläche, etc., können wohl zur Diagnostizierung von Gruppen oder einzelnen Arten dienen, ein Zusammenhang mit der Diät ist jedoch nicht direkt ersichtlich und dürfte eher über das Skelett- und Muskelsystem bestehen.

5.1.3. Zunge

Z u n g e n u n t e r s e i t e

Die Schleimhaut an der Zungenunterseite liegt der Unterlage locker und verschiebbar auf und ist in dichte Querfalten gelegt. Dies ermöglicht die für alle Papageien typische, mehr oder weniger stark ausgeprägte Beweglichkeit der Zunge. Das Oberflächenrelief der Schleimhaut stellt meist ein brauchbares gruppen-diagnostisches Merkmal dar und scheint nur selten in einem funktionellen Zusammenhang zu stehen, so wie es z.B. bei *Lathamus* der Fall ist. Die anderen Platycercini sind nämlich durch sehr große, in Querreihen angelegte Papillen auf der Schleimhaut ausgezeichnet. Diese Papillen, vor allem die apikal gelegenen, sind bei *Lathamus* weitgehend reduziert worden, da sie die Bewegungen beim Pollensammeln, bei dem die bürstenartige Zungenspitze aus dem Schnabel gestreckt werden muß, behindern würden (Abb. 23).

Die Nagelform scheint vor allem von der Funktionsweise, aber auch von der Gestalt der Zunge abhängig zu sein. Bei den längeren Zungen nicht-granivorer Nahrungsspezialisten reicht der meist verlängerte Nagel bis zum Apikalrand der Zungenspitze, wie bei den Loriinae, Loriculinae und bei *Psittichas*. Bei ihnen allen scheint der Nagel eine besondere Stützfunktion auszuüben, bei *Psittichas* um

der Zungenspitze für die kraftvolle Bewegung beim Schlingakt zusätzliche Festigkeit zu verleihen, bei den Loriinae im Zusammenhang mit der spezialisierten Aufrichtebewegung der Papillen auf der relativ flachen Zungenspitze. Ausgesprochene Samen- oder Nußspezialisten besitzen jedoch einen kürzeren Nagel und apikal von ihm einen längeren Schleimhautrand. Das zeigt sich in auffallender Weise bei allen Cacatuinae, sowie bei den Psittacini und bei *Agapornis*, aber auch bei den vorwiegend granivoren Platycercini im Vergleich mit den eher fructivoren *Eunymphicus* und *Prosopelia* und sogar beim zur Granivorie neigenden *Trichoglossus iris* im Vergleich zu den übrigen Loriinae. Neben dieser Beziehung zwischen Nagellänge und Funktionsweise der Zunge zeigt der Nagel gruppencharakteristische Merkmale in Beschaffenheit und Form, da er sich vor allem auch der Gestalt der Zungenspitze angleichen muß.

Der Umfang der Unterzungendrüse scheint, zumindest teilweise, direkt mit der Diät zusammenzuhängen. Bei granivoren Formen ist der Drüsenkörper sehr kurz, z.B. Cacatuinae, *Melopsittacus*, *Agapornis*. Bei Pollenspezialisten ist er aber in auffälliger Weise verlängert (Loriinae, *Lathamus*, *Loriculus*), wobei hier das Drüsensekret dazu dienen dürfte, die Zungenunterseite vom Pollenstaub zu reinigen.

Z u n g e n s p i t z e

Die Zungenspitze ist jene Struktur, die in vielfältigster Weise am Freißvorgang beteiligt ist; sie wirkt nicht nur maßgebend bei der Nahrungsaufnahme und Nahrungsprüfung mit, sondern hält auch die Nahrung während der Bearbeitung in der richtigen Lage und befördert sie schließlich in den Oesophagus. Je nach Beschaffenheit des Futters muß die eine oder andere Phase des ganzen Bewegungsablaufes in spezieller Weise vor sich gehen, um möglichst wirkungsvoll zu sein. So wurden bei den Psittaci verschiedene Typen von Zungenspitzen evoluiert, die meist als Anpassungen an bestimmte Anforderungen innerhalb des ganzen Freißvorgangs zu verstehen sind.

Bei *Psittichas* beschränkt sich die Aufgabe der Zungenspitze vorwiegend auf das Transportieren großer Nahrungsbrocken von der Schnabelspitze zur Mundhöhle. Seine relativ breite und undifferenzierte Zungenspitze, deren Schleimhautoberfläche nur durch eine zarte Rinnenstruktur aufgeraut ist, und die ohne scharfe Grenze in den Zungenkörper übergeht, erscheint für diese relativ einfache Aufgabe bestens geeignet (Abb. 30).

Bei *Loriculus* ist die Zungenspitze gegenüber dem Zungenrücken ebenfalls nicht abgegrenzt. Sie kann sich wie der Zungenrücken längs der Medianrinne etwas zusammenlegen; die gleichmäßig angeordneten Radiärrinnen entlang des Zungenrandes verleihen der Oberfläche eine gewisse Griffigkeit. Dieser Zungenspitzentyp scheint relativ unspezialisiert und für das Fressen sowohl von Samen als auch von weichen Früchten geeignet zu sein (Abb. 34).

Bei den Cacatuinae und Psittacinae dagegen läßt sich die Zungenspitze vom Zungenrücken abgrenzen, und sie kann ihre Form je nach Tätigkeit verändern. Sie ist jedoch, aufgrund der Proportion und Oberflächenstrukturierung, für jede der beiden Unterfamilien in spezifischer Weise ausgebildet.

Bei den Cacatuinae ist die Zungenspitze schmal, kurz, praktisch ohne Oberflächenstrukturierung und entweder knopfförmig oder muldenartig vertieft (Abb. 8). Die Spezialisierung der Cacatuinae auf härtere Samen und Nüsse erfordert von der Zunge eine größere Kraftaufwendung beim Anpressen der Objekte zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschnéide während des Öffnungsvorgangs, wozu die kurze, ziemlich schmale, kolbenförmige Zungenspitze speziell angepaßt ist. Mit der kleinen, dann muldenartig vertieften Zungenspitze können anschließend die kleineren Samen oder Nußstücke präzís erfaßt und nach hinten befördert werden. So scheint dieser spezialisierte Zungenspitzentyp vor allem im Hinblick auf die Granivorie evoluiert worden zu sein und erweist sich als weniger geeignet im Umgang mit saftigen Früchten.

Demgegenüber ist die Zungenspitze der Psittacinae vielseitiger verwendbar, was sich auch daran zeigt, daß sich die Samenspezialisten in der Zungenform nicht von den eher fructivoren Arten unterscheiden lassen. Die Zungenspitze ist breit und erhält durch die deutlich ausgeprägten Radiärrinnen eine besondere Griffigkeit. Sie kann flach oder muldenartig geformt sein, wobei die Vertiefung wegen der nach hinten konvergierenden, lateralen Rinnen weiter nach caudal reichen kann als bei den Cacatuinae. Mit dieser polyvalenten Gestalt kann die Zungenspitze der Psittacinae sowohl bei der Samenbearbeitung als auch bei der Aufnahme von saftreichen Früchten, die nicht in kompakte Stücke zerlegt werden können, wirkungsvoll eingesetzt werden (Abb. 21, 25).

Die vom Psittacinae-Typ etwas abweichende Zungenspitze von *Melopsittacus*, die, je nach Tätigkeit, entweder kolbenförmig ist oder eine kürzere muldenförmige Vertiefung aufweist, erinnert in diesen beiden Merkmalen an die Cacatuinae-Zungenspitze. Bei *Melopsittacus*, wie die Cacatuinae und besonders *Nymphicus* ein Samenspezialist, wurde also die Zungenspitze in ähnlicher Weise wie diejenige der Cacatuinae umgestaltet, d.h. konvergent im Hinblick auf die extreme Spezialisierung, denn aufgrund der Rinnenstruktur ist sie vom Psittacinae-Typ abzuleiten (Abb. 21B).

Völlig abweichend von den bisher erwähnten Zungentypen ist die büstenartig gestaltete Zungenspitze der Loriinae, die in erster Linie im Dienste der Nahrungsaufnahme steht. Sie ist nicht nur mit meist sehr langen Papillen besetzt, sondern zeigt an der Oberfläche auch spezifische, tiefgreifende Umgestaltungen, so z.B. einen teilweise muskulösen, papillenfremen Spadix und den diesen umfassenden sehr flachen Zungenspitzenkörper, auf dem die Papillen angeordnet sind. Dadurch können die langen Papillen aufgerichtet und zusammengelegt werden. Die Zungenspitze stellt also ein hochspezialisiertes Instrument zur Gewinnung von Pollen dar (Abb. 13).

Nun wurden aber auch von anderen Pollenspezialisten Papillen auf der Zungenspitze ausgebildet, nämlich von *Lathamus* und *Loriculus philippensis*. Während bei diesem trotz der spezifischen Verlängerung der Zunge und der aufgesetzten stummelförmigen Papillen die Zungenspitze eindeutig als Loriculinae-typisch zu identifizieren ist, zeigt die Zungenspitze von *Lathamus*, der den Psittacinae angehört, eine größere Ähnlichkeit zu derjenigen der Loriinae, sie ist aber nach umfassendem Vergleich von Einzelmerkmalen als konvergente Entwicklung zu erkennen (Abb. 22, Tab. 15). Die Zungenspitze von *Lathamus* verfügt auch nicht über die Fähigkeit, die Papillen zusammenzulegen. Hier schützen sich die ohnehin kürzeren Papillen vor mechanischer Abnutzung während der Bearbeitung fester Nahrung durch die dichte Anordnung, die der Oberfläche ein tepichartiges Aussehen verleiht.

Z u n g e n r ü c k e n

Am Zungenrücken ist die Schleimhautoberfläche bei den meisten Psittaci glatt (Cacatuinae, meiste Platycercini, *Prioniturus*, *Geoffroyus*, *Psittacula*, Psittacini). Eine Reliefstruktur der Schleimhaut, wie sie bei verschiedenen Arten auftritt, ist gegenüber einer glatten Oberfläche komplizierter strukturiert und deshalb als abgeleitetes Merkmal zu betrachten. Auch ist die dadurch hervorgerufene erhöhte Griffigkeit günstiger beim Befördern von Nahrung in den Oesophagus. So haben *Agapornis* und *Melopsittacus* unabhängig voneinander eine Querrinnenstruktur entwickelt. Eine fortschreitende Entwicklung von einer Rinnenstruktur zur „Pflastersteinstruktur“ kann von *Tanygnathus* zu *Electus* und *Aprosmictus*, *Alisterus*, *Polytelis* verfolgt und als gruppendiagnostisches Merkmal verwendet werden. Bei den Loriinae dagegen ist der Zungenrücken in charakteristischer Weise mit Querleisten strukturiert. Bei *Lathamus* ist die ganze Schleimhaut mit winzigen, konischen Papillchen besetzt. Möglicherweise besteht hier ein Zusammenhang mit einer bestimmten Erscheinung bei den Loriinae, bei denen nämlich winzige Papillen auf den Schleimhaut-Querleisten ausgebildet sind, und zwar sind diese umso ausgeprägter, je apikaler die Leisten liegen und je länger die Papillen auf der Zungenspitze sind. Es zeigt sich also, daß die Schleimhaut der Zungenoberfläche sowohl bei *Lathamus* als auch bei den Loriinae eine allgemeine Tendenz zur Papillenbildung aufweist, die sich nicht nur auf die Zungenspitze beschränkt, sondern sich, wenn auch in geringerem Maße, über den Zungenrücken erstreckt.

P a a r i g e Z u n g e n d r ü s e n

Die Ausdehnung der paarigen Zungendrüsen und die Lage ihrer Mündungen sind oft charakteristisch für bestimmte Gruppen und können nur im Fall von *Psittichas* eindeutig funktionell gedeutet werden. Bei ihm kommt auch der Zungenrücken stets eng mit dem Nahrungsbrocken in Kontakt, und die unter den Papageien einzigtartige, weitgestreute Verteilung der Mündungen ist sicher eine Anpassung an seine schlingende Ernährungsweise (s. 4.4.4.). Bei den übrigen Papageien scheinen median auf dem Zungenrücken gelegene Drüsenmündungen in

funktioneller Hinsicht wirkungsvoller zu sein als lateral gelegene, weil sich dann das Drüsensekret auf der Zungenoberfläche verteilen kann. Solche findet man auch bei den Cacatuinae, die sich durch umfangreiche Drüsen auszeichnen, aber nur bei wenigen Psittacinae (*Psephotus*, *Melopsittacus*, *Agapornis cana*, *A. roseicollis*, *A. personata*, *Prioniturus*). Bei den Loriinae, Loriculinae und den meisten Psittacinae hingegen liegen die Mündungen ganz am Rande des Zungenrückens. Zwischen der Lage der Mündungen und der Diät besteht kein Zusammenhang, vielmehr scheint die randständige Lage in Verbindung mit der untergeordneten Bedeutung dieser Drüse zu stehen, die ohnehin, und besonders bei den Loriinae und Loriculinae, gering entwickelt ist und sogar vollständig zurückgebildet sein kann (*Neophema* und *Neopsephotus*). Während nun bei den meisten Psittaci die Mündungen ungefähr auf der Höhe des Zungenflügelwinkels liegen, befinden sie sich bei den Loriinae in der Mitte zwischen Zungenflügelwinkel und Nagelwurzel. Diese Verschiebung nach apikal hängt sicher mit der für die Loriinae typischen starken Verlängerung des Zungenkörpers zusammen.

Z u n g e n f l ü g e l

Ganz allgemein nehmen die Zungenflügel beim Verschlucken der Nahrung eine dominierende Rolle ein. Bei den Papageien besteht denn auch meistens eine klare Beziehung zwischen der Beschaffenheit der Nahrung und der Ausprägung der Zungenflügel. Bei *Psittirichas* sind die Zungenflügel besonders groß mit kleinen, starren Zungenpapillen und können dank dem dehnbaren, caudalen Abschnitt stark angehoben werden (Abb. 30). Alle diese Strukturen sind notwendig, damit beim Schlingakt die Zungenflügel die umfangreichen Nahrungsbrocken in den Oesophagus pressen können. Bei den Cacatuinae ist der caudale Abschnitt zurückgebildet, so daß die kräftigen Zungenflügel gegenüber dem Zungengrund einen einheitlichen Rand bilden (Abb. 8), mit dem auch mehrere Einzelstücke auf einmal in den Oesophagus geschoben werden können (s. 4.1.4.). Bei den Psittacinae sind die Zungenflügel mäßig, aber deutlich ausgeprägt, und stets ist ein caudaler Abschnitt vorhanden. Seine Größe und sein Ansatz ist sogar charakteristisch für jede der 3 Tribus und steht in keinem Zusammenhang mit der Ernährung (Tab. 22). Wahrscheinlich ist die Form des caudalen Abschnitts für die relativ unspezialisierten Psittacinae beim Schluckakt nicht von entscheidender Bedeutung. Als umso auffallender erweist sich der Umstand, daß bei Pollenspezialisten (Loriinae, *Lathamus*) die Zungenflügel stark reduziert sind (Abb. 13, 22). Wohl sind die caudalen Abschnitte stets noch ausgebildet, sie setzen jedoch weit lateral an und sind auffallend klein. Innerhalb der Loriinae geht die Reduktion der Zungenflügel bei den extremen Pollenspezialisten (*Phigys*, *Vini*, *Chamosyna*) noch weiter, indem die Zungenflügel median verwachsen und sich kaum über dem Zungengrund erheben. Im Falle von *Lathamus* zeigt sich die Reduktion des caudalen Abschnitts der Zungenflügel in Verbindung mit der Spezialisierung auf Pollen besonders drastisch. Denn bei allen Platycercini, denen er angehört, sind die caudalen Abschnitte sogar besonders groß (Abb. 21). Die Form der reduzierten caudalen Abschnitte von *Lathamus* weicht aber von derjenigen der Loriinae ab (vergl. Tab. 22).

U n t e r k i e f e r d r ü s e

Die Unterkieferdrüse zeichnet sich unter allen Speicheldrüsen dadurch aus, daß sie, an der Oberfläche betrachtet, nicht nur Variationen in der Größe und in der Mündungsanzahl zeigt, sondern durch verschiedene Lagebeziehungen zum Zungenkörper auch die Oberflächengestaltung der Mundhöhle entscheidend beeinflußt. Die Längenausdehnung des Drüsenkörpers und die Anzahl der Mündungen sind meistens positiv miteinander verbunden und lassen eine Abhängigkeit von der Diät erkennen. So läßt sich auf der einen Seite — bei Nuß- und Samenspezialisten — eine Tendenz zur Verkürzung des Drüsenkörpers und Verringerung der Mündungsanzahl nachweisen, am ausgeprägtesten bei den Cacatuinae, Psittacini, bei *Melopsittacus* und *Agapornis cana*, aber auch bei den granivoren Platycercini (*Neopsephotus*, *Neophema*, *Psephotus*, *Platycercus*, *Barnardius*), bei *Agapornis roseicollis*, *A. personata* und *Polytelis alexandrae*. Auf der anderen Seite besitzen Nektar- und Fruchtfresser oft einen längeren Drüsenkörper mit vielen Mündungen (*Loriinae*, *Lathamus*, *Eunymphicus*, *Prosopeia*, *Geoffroyus*, *Prioniturus platurus*) oder zeigen zumindest eine größere Anzahl von Drüsenmündungen (*Psittirichas*, *Loriculus*).

Im Gegensatz zur Größe ist die Lage des Drüsenkörpers nicht von der Diät, sondern in erster Linie von der Funktionsweise der Zunge abhängig. Jene Arten, deren Zunge bei der Nahrungsaufnahme große Exkursionen ausführen muß, besitzen einen eng und flach an den Zungenkörper angeschmiegt Drüsenkörper. Dies ist der Fall sowohl bei den Loriinae und *Lathamus*, die mit der Zungenspitze Pollen sammeln, als auch bei *Psittirichas*, der seine Zunge ebenfalls sehr weit nach vorn und beim Schnabeläubern seitlich aus dem Schnabel strecken kann, sie aber beim Schlingakt auch besonders weit in die Mundhöhle zurückziehen muß. Bei den Cacatuinae jedoch ist die ebenfalls eng an den Zungenkörper angeschmiegte Unterkieferdrüse anders zu interpretieren. Sie können nämlich ihre Zunge gar nicht aus dem Schnabel herausstrecken, aber durch die spezifische Lage der Drüsenkörper werden beidseits der Zunge breite Rinnen gebildet, in denen das beim Trinken mit dem Unterschnabel aufgeschöpfte Wasser nach hinten fließen kann. Bei den Psittacinae hingegen, die Wasser nicht typischerweise mit dem Unterschnabel aufschöpfen (vergl. 4.3.2.), füllt die ziemlich dicke Drüse den Raum zwischen Zunge und Mundhöhlenwand aus und ist durch eine tiefe, schmale Rinne vom Zungenkörper abgetrennt. Bei *Poicephalus* ergießt sich das Sekret der Unterkieferdrüse spezifischerweise in diese Rinne, was der Reinigung und der Erhöhung der Gleitfähigkeit dieser Zone dient. Bei *Melopsittacus* ist die Unterkieferdrüse ebenfalls breit, die Rinne zwischen ihr und der Zunge beschränkt sich aber auf den vordersten Teil. Möglicherweise hängt dies wiederum mit der spezifischen Zungenfunktion im Hinblick auf die extreme Granivorie zusammen. *Lathamus* hingegen, wie bereits erwähnt, hat die Gestalt der Unterkieferdrüse in Anpassung an seine spezifische Ernährungsweise verändert.

U n p a a r e Z u n g e n d r ü s e

Die adaptiven Trends der unpaaren Zungendrüse sind anhand ihrer Mündungsanzahl nur bruchstückweise aufzuzeigen. Bei *Psittirichas* steht die umfangreiche

Drüse mit den zahlreichen Mündungen sicher unter anderem auch mit der Schluckbewegung im Zusammenhang, bei der die Nahrung, zwischen Zungenflügel und Zungenrand eingekeilt, in den Oesophagus gepreßt wird. Dabei dürfte das Sekret in besonderem Maße der Reinigung dieser Zungenregion dienen. Auch bei den Cacatuinae scheint ein funktioneller Zusammenhang zwischen der großen, meist mit mehreren Mündungen versehenen Drüse und ihrer spezifischen Schluckweise zu bestehen, denn durch eine erhöhte Schleimproduktion wird verhindert, daß die auf dem Zungenrund gelagerten Samen- und Nußstückchen dort haften bleiben (s. 4.1.4.). Bei der Mehrheit der übrigen Psittaci ist die unpaare Zungendrüse schwächer ausgebildet und weist nur 1 Mündung auf (Loriinae, Platycercini, Psittaculini, Loriculinae). In jeder dieser Gruppen treten jedoch Arten auf, deren Mündungsanzahl erhöht ist, so z.B. unter den Loriinae *Phigys* und *Chamosyna*, unter den Platycercini *Melopsittacus*, *Purpureicephalus* und *Prosopeia tabuensis*, unter den Psittaculini *Prioniturus*, *Geoffroyus* und *Psittacula*, sowie unter den Loriculinae *L.philippensis*. Demgegenüber ist diese Drüse bei *Psittacus* sogar vollständig reduziert worden. Für die Psittaci gesamthaft betrachtet, besteht also zwischen Mündungsanzahl und Ernährungsweise keine unmittelbare Beziehung. Ebenso wenig kann das phylogenetische Alter dieser Merkmalsausprägung bestimmt werden, denn eine Drüse mit mehreren Mündungen ist sowohl bei ursprünglichen als auch, isoliert, bei abgeleiteten Formen nachzuweisen.

Larynxplatte

Die Larynxplatte ist bei den meisten Psittaci ziemlich flach und weist eine von den Arytaenoidknorpeln spangenartig eingefasste Larynxspalte auf. Zwar bestehen gruppenspezifische Proportionsunterschiede, doch bleiben diese innerhalb der Grenzen derjenigen, die am ganzen Schnabel-Zungen-Komplex zu erkennen sind und im Rahmen der vorliegenden Untersuchung meist vernachlässigt werden können. Nur bei den Cacatuinae fällt die stark gewölbte Larynxplatte und die spezifisch ausgebildete Larynxspalte auf, was mit der Cacatuinae-typischen Trink- und Schluckweise zusammenhängt (s. 4.1.4.).

5.2. Ernährungsadaptive Radiation

Alle Papageien (außer *Psittirichas*) fressen Samen und schälen sie stets und in spezifischer Weise vor dem Verschlucken. Bei diesem Bewegungsablauf werden Strukturen eingesetzt, die den Papagei-Schnabel charakterisieren und bei allen Angehörigen der Ordnung nachzuweisen sind, nämlich Feilkerbenfläche, Quervorsprung, Unterschnabelschneide und eine äußerst bewegliche, muskelreiche Zunge. Diese Strukturen können zwar auch für andere Aufgaben des Schnabel-Zungen-Komplexes verwendet werden, sie sind aber in dieser Form nicht unbedingt notwendig dazu und werden auch bei extremer Spezialisierung in nichtgranivorer Richtung reduziert oder in ganz bestimmter Weise adaptiv umgestaltet.

Tabelle 14: Adaptive Radiation innerhalb der Psittacidae

| Spezialisierung auf | Samen | trockene Grassamen | Nüsse und Samen | Früchte | Pollen |
|---------------------|--|---|--------------------------------------|--|--|
| Cacatuinae | | | <i>Probosciger</i> <i>Cacatua</i> | | alle Lorinae, bes. <i>Phigys</i> , <i>Vini</i> , <i>Charmosyna</i> |
| Lorinae | <i>Trichoglossus iris</i> , <i>T. johnstoniae</i> | <i>Nymphicus</i> | | | <i>Lathamus</i> |
| Platyercini | <i>Platyercus</i> , <i>Barnardius</i> | <i>Melopsittacus</i> , <i>Neosephotus</i> , <i>Neophema</i> , <i>Psephotus</i> | | <i>Eunymphicus</i> , <i>Prosopeta</i> | |
| Psittaculini | <i>Agapornis</i> | <i>Polytelis alexandrae</i> , <i>Agapornis cana</i> | | <i>Prioniturus platurus</i> , <i>Geoffroyus</i> | |
| Psittacini | | | <i>Poicephalus</i> | | <i>L. philippensis</i> |
| Loriculinae | <i>L. galgulus</i> | | | | |
| Psittirichadinae | | | | <i>Psittirichas</i> | |

Aber dennoch können auch diese Spezialisten den Schnabel ebenso vielseitig einsetzen (Nestbau, Futtersuche, Fortpflanzung) wie die übrigen Papageien. Aus diesen Gründen drängt sich die Hypothese auf, daß der Papagei-Schnabel mit seinen ordnungsspezifischen Merkmalen primär als ein Instrument für das Samen- und Nußfressen evolviert worden ist, und daß alle rezenten Formen von einem ursprünglichen Samenfresser-Typ abzuleiten sind.

Innerhalb der Psittaci können aufgrund bestimmter Merkmalskombinationen verschiedene Grundtypen des Schnabel-Zungen-Komplexes unterschieden werden. Diese Grundtypen sind gegeneinander scharf abgegrenzt und charakterisieren die Unterfamilien der aus nur einer Familie bestehenden Ordnung (s. 5.4.). Andererseits sind aber auch bestimmte Merkmalsausprägungen festgestellt worden, die bei verschiedenen Gruppen (Unterfamilien, bzw. Tribus) stets in Verbindung mit einer bestimmten Nahrungsspezialisierung auftreten, d.h. innerhalb der meisten Unterfamilien oder Tribus haben spätere Radiationswellen wiederum zu spezifischen Merkmalsausprägungen am Schnabel-Zungen-Komplex im Zusammenhang mit der Ernährungsspezialisierung einzelner Genera und Spezies geführt (Tab. 14). Daß bestimmte gleichgerichtete Spezialisierungen von verschiedenen Formen oder Gruppen unabhängig voneinander entwickelt worden sind, soll im folgenden erläutert werden.

5.2.1. Spezialisierung auf Samen

Deutliche Feilkerben, stufenförmiger Quervorsprung, scharfe Unterschnabelschneide und eine spezifische Zungenspitze weisen die Psittacinae als Samenfresser aus, die sich aber dank der polyvalenten Zunge ein breiteres Nahrungsspektrum erschließen können. Extreme Samen- oder Nußspezialisten unter ihnen neigen dazu, die Gaumenlappen zu vergrößern, den Schleimhautrand vor dem Nagel zu verlängern und die Unterkiefer- und Unterzungendrüse zu verkürzen.

Unter den Platycercini treten diese Tendenzen bei den granivoren *Barnardius* und *Platycercus*, aber vor allem bei den typischen Grassamenspezialisten *Psephotus* und *Neophema* stark in Erscheinung. Auch *Neopsephotus* ist aufgrund seiner Lebensweise und Zungenmerkmale zu dieser Gruppe zu zählen, zugleich weist er aber noch Merkmale auf (querverlaufende Feilkerben, mäßig ausgebildete Gaumenlappen), die als ursprünglich zu werten sind, weil sie im Hinblick auf die Samendiät weniger hoch spezialisiert sind als die gewinkelten Feilkerben und die markanten Gaumenlappen der anderen Platycercini.

Melopsittacus hingegen muß unabhängig von den anderen Platycercini zu einem extremen Grassamenspezialisten geworden sein. Als solcher weist er die kürzesten Unterzungen- und Unterkieferdrüsen auf. Zwar besitzt er wie *Neopsephotus* nur mäßig entwickelte Gaumenlappen, doch zeigt er andere Besonderheiten in Anpassung an die Granivorie, nämlich die außerordentlich markante Verbindungshaut und die kolbenförmige Zunge. Seine Feilkerben sind zum größten

Teil querverlaufend, doch wurde hier mit Hilfe der schräg apiko-lateral weisenden Schenkel der letzten Feilkerbe und der Quervorsprungs, als Konvergenz zur Winkelung der Feilkerben, ein ähnliches Strukturierungsprinzip wie bei fast allen Psittacinae erreicht (Abb. 35).

Auch innerhalb der Psittaculini sind extreme Samenspezialisten unabhängig voneinander evoluiert worden. Die als granivor zu betrachtende Gattung *Agapornis* zeigt als Samenfresser-Merkmale die markanten Gaumenlappen mit apikal weisendem Zipfel und eine kurze Unterzungendrüse. Von den relativ unspezialisierten *A.pullaria* und *A.taranta* können wir nun einerseits den Samenspezialisten *A.cana* auf Madagaskar und andererseits die Samenspezialisten *A.roseicollis* und *A.personata* auf dem afrikanischen Festland unterscheiden. *A.cana* besitzt die kürzesten Unterkieferdrüsen mit stets nur einer Mündung, aber noch die als ursprünglich gewerteten, querverlaufenden Feilkerben. *A.roseicollis* und *A.personata* hingegen zeigen gebogene bis gewinkelte Feilkerben und kurze Unterkieferdrüsen mit 1 bis 2 Mündungen. Die beiden Samenspezialistentypen haben sich auf getrenntem Weg entwickelt, wie anhand anderer Merkmale des Schnabel-Zungen-Komplexes gezeigt werden kann (s. 5.4.3.2.). *Polytelis alexandrae* ist unabhängig von den anderen Psittaculini zu einem extremen Grassamenspezialisten geworden, und zwar in Anpassung an ihren Lebensraum im trockenen Innern Australiens. Während *P.anthoepus* und *P.swainsonii* in den adaptiven Merkmalen am Schnabel und an der Zunge mit den näher verwandten *Aprosmictus* und *Alisterus* weitgehend übereinstimmen, zeigt *P.alexandrae* kürzere Unterkieferdrüsen mit weniger Mündungen und noch größere Gaumenlappen mit ausgeprägtem apikalem Zipfel. Die spezifisch geformten Gaumenlappen sind konvergent zu den in ähnlicher Weise vergrößerten Gaumenlappen der Platycercini, die ebenfalls auf Samen spezialisiert sind, entwickelt worden.

Die Psittacini — vor allem *Poicephalus* mit seinem kurzen Schnabel — sind typische Samen- und Nußfresser mit einem breiten Schleimhautrand apikal vom Nagel und einer sehr kurzen Unterkieferdrüse mit stets nur einer Mündung.

Bei den Cacatuinae ist der an die Samen- und Nußnahrung adaptierte Schnabel-Zungen-Komplex völlig anders strukturiert als bei den Psittacinae. Bei ihnen sind zwar die typischen Samenfresser-Merkmale, wie deutliche Feilkerben, stufenförmiger Quervorsprung, scharfe Unterschnabelschneide, formveränderliche Zungenspitze, sowie sehr breiter Schleimhautrand apikal vom Nagel, kurze Unterzungendrüse und kurze Unterkieferdrüsen mit meist nur 1 Mündung, ebenfalls vorhanden, jedoch in spezifischer Weise ausgebildet. So sind z.B. die ohnehin nicht sehr scharfkantigen Feilkerben meist quengerichtet, und ihr Verlauf läßt auch keine Weiterentwicklung im Hinblick auf eine verbesserte Griffbarkeit der Feilkerbenfläche erkennen, wie z.B. bei den Platycercini. Dafür wird ein seitliches Abrutschen der Samen während des Öffnungsvorganges zusätzlich durch die äußerst scharfe Unterschnabelschneide und ihre lateralen, vorragenden Ecken verhindert. Die Zunge der Cacatuinae ist weniger auf vielseitige Verwendung hin konstruiert als auf vermehrte Kraft beim Fixieren der Samen zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschneide.

Am Beispiel von *Nymphicus* läßt sich nun besonders klar verfolgen, wie ein bestimmtes Spezialisationsziel in zwei verschiedenen Gruppen erreicht werden kann. Anhand der Strukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes und vor allem der Ausprägung der an die Granivorie adaptierten Merkmale zeigt es sich, daß *Nymphicus* zu den Cacatuinae gehört (vergl. Tab. 20). Als ausgesprochener Gras- und Eucalyptussamenspezialist weicht er aber in seiner Lebensweise, in der Schnabelgröße, Körpergröße, Flügel- und Schwanzform von den Cacatuinae ab und gleicht darin weitgehend den Platycercini. *Nymphicus* zeigt also eine zu den Platycercini konvergent entwickelte Lebensweise, hat aber die ursprünglichen Cacatuinae-Merkmale am Schnabel und an der Zunge, die bereits in hohem Grade an die Granivorie adaptiert sind, beibehalten können. Deshalb stimmt auch seine Trinkmethode mit derjenigen der Cacatuinae überein (s. 5.3.).

Innerhalb der Loriinae, die hochspezialisierte Pollenfresser sind, zeigen *Trichoglossus iris* und *T.johnstoniae* Anpassungserscheinungen im Zusammenhang mit ihrer Neigung zur Granivorie; beide Arten unterscheiden sich aber in der Ausprägung der Körnerfresser-Merkmale (vergl. Tab. 21). *T.iris* besitzt im Gegensatz zu den anderen Loriinae einen relativ kurzen Schnabel und eine kürzere Zunge mit einem Schleimhautrand apikal vom Nagel, eine stark gebogene Gonys und eine scharfe Unterschnabelschneide; diese Merkmalsausprägungen sind typisch für Samenfresser. Ferner sind bei ihm die Papillen auf der Zungenspitze wesentlich verkürzt, was das Manipulieren von Samen erleichtert. Demgegenüber sind bei *T.johnstoniae* diese Samenfressermerkmale weniger ausgeprägt, dafür sind seine Feilkerben viel deutlicher ausgebildet als bei den anderen Loriinae. Bei beiden Arten sind aber neben diesen adaptiven Umgestaltungen, die den Schnabel, den Horngaumen und die Papillenlänge erfaßt haben, die Loriinae-typischen Strukturen am weichen Gaumen und an der Zunge erhalten geblieben, so daß Pollen immer noch mit der hochentwickelten Zungenbewegung aufgenommen werden kann (vergl. 4.2.4.).

Bei den Loriculinae ist der Schnabel-Zungen-Komplex in spezifischer Weise ausgebildet und zeigt, außer den relativ deutlichen Feilkerben, keine Samenfresser-Merkmale. Dennoch fällt beim Vergleich der untersuchten Arten auf, daß der Schnabel umso kürzer und die Papillen auf der Zungenspitze umso geringer ausgebildet sind, je größer der Diätanteil an Sämereien ist (vergl. Tab. 13).

5.2.2. Spezialisierung auf Früchte

Früchte und Beeren gehören, wie Samen oder Nüsse, zum Nahrungsspektrum fast aller Papageien. Aber verglichen mit der Samenbearbeitung oder der Aufnahme von Pollen, muß diese Nahrung vor dem Verschlucken nur wenig bearbeitet werden. Entweder wird schon vor dem Abbeißen die Fruchtschale entfernt, oder diese wird während des Kauens mit ähnlichen Bewegungsabläufen wie beim Samenschalen aus dem Schnabel geworfen. Anschließend werden die Frucht-

stückchen zerbissen und verschluckt; von Arten mit papillenbesetzter Zungenspitze wird vor allem der Fruchtsaft aufgeleckt. Wahrscheinlich aus diesen Gründen mußten der ohnehin vielseitig verwendbare Schnabel und die Zunge nicht speziell an die Fructivorie angepaßt werden, so daß bei Papageien auch kaum eigentliche Fruchtfresser-Merkmale festzustellen sind. Lediglich eine längere Unterkieferdrüse mit mehreren Mündungen tritt stets im Zusammenhang mit einer verstärkten Tendenz zur Fructivorie auf, z.B. bei *Eunymphicus* und vor allem bei *Prosopeia*, die in Anpassung an ihre Waldbiotope zur Fructivorie neigen, und die eine längere Unterkieferdrüse mit mehr Mündungen besitzen als die übrigen granivoren Platycercini, von denen sie abzuleiten sind.

Psittichas nimmt unter den Psittaci eine Sonderstellung ein; er ist ausgesprochen fructivor und frißt weder Samen noch Nüsse, zudem kaut er die Früchte nicht vor dem Verschlucken. Die Abschnitte des Schnabel-Zungen-Komplexes, die an dieser Ernährungsweise funktionell beteiligt sind, nämlich Gaumenplatte, weicher Gaumen und Zunge, zeigen ausgeprägte, spezifische Anpassungserscheinungen. Daneben besitzt *Psittichas* mehrere Papagei-typische Merkmale, die bei der schlingenden Ernährungsweise keine Funktion ausüben, oder die sich sogar nachteilig auswirken. So sind die gewinkelt verlaufenden, aber schwach ausgeprägten Feilkerben, der stufenförmige, scharfe Quervorsprung und die zwar stumpfe, aber sehr deutlich von den Schnabelseitenrändern abgegrenzte Unterschnabelschneide sicher nicht im Hinblick auf die spezifische Ernährungsweise von *Psittichas* entwickelt worden, sondern sind vielmehr als ursprüngliche Samenfresser-Merkmale, die hier wieder teilweise reduziert werden konnten, zu interpretieren. Die für die Psittaci charakteristische, senkrechte Stellung der flügel förmigen Palatina, durch welche die Mundhöhle relativ schmal wird, und der kurze Mundwinkel erweisen sich für einen schlingenden Fruchtfresser sogar als ausgesprochen ungünstig. Auch diese Merkmale zeigen, daß die schlingende Ernährungsweise innerhalb der Psittaci keine ursprüngliche Freßmethode darstellen kann. Sie wurde von *Psittichas* möglicherweise im Hinblick auf die Ernährung mit Feigen entwickelt, für die sich das Hinunterschlingen großer Fruchtstücke oder sogar ganzer Früchte als vorteilhaft erweist. Bei allen anderen Papageien ist nämlich das Samenschälen eine streng fixierte Verhaltensweise, so daß sogar kleinste Samen vor dem Verschlucken stets geschält werden müssen, was sich aber im Falle von Feigen mit den zahlreichen, fast die ganze Frucht durchsetzenden Samen als unökonomisch erweist. Die schlingende Ernährungsweise könnte aber auch bei Früchten angewandt werden, die aus wenig, aber nährstoffreichem Fruchtfleisch und einem relativ großen Samen bestehen. Auf diese Weise entfällt das langwierige Ablösen des Fruchtfleisches und der Fruchthaut mit dem Schnabel; der Samen wird in keimfähigem Zustand ausgeschieden, ohne durch Schnabelmanipulationen beschädigt worden zu sein.

5.2.3. Spezialisierung auf Pollen

Pollen und Nektar wird von Angehörigen der verschiedensten Papagei-Gruppen aufgenommen; ausgesprochene Pollenspezialisten sind jedoch die Loriinae und *Lathamus*. Sie sind ein Beispiel für konvergente Entwicklung im Hinblick

Tabelle 15: *Lathamus* und Loriinae: Vergleich konvergent entwickelter, adaptiver Merkmale

| Merkmal | <i>Lathamus</i> | Loriinae |
|--|----------------------------------|---|
| Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen durch | entfaltbares Limen | Verbindungshaut |
| Apikal gerichtete Papillenreihe am unpaaren Gaumen auf | Hautwulst auf der Oberfläche | Limen |
| Unpaarer Abschnitt der Choanenregion mit | nur 1 Paar Drüsenmündungen | mehreren, typisch angeordneten Drüsenmündungen |
| Stumpfe Papillen auf der Zungenunterseite | nur in Nähe der Zungenwurzel | gleichmäßig verteilt |
| Anordnung der Papillen auf der Zungenspitze | radiär | hufeisenartig — in Längsreihen |
| Medianer Wulst auf Zungenspitze | flach, mit Papillendeutungen | scharf abgegrenzt, ohne Papillendeutungen (Spadix) |
| Zungenspitze in Ruhestellung | muldenförmig | mit zusammengelegten Papillen |
| Schleimhaut des Zungenrückens | bestreut mit winzigen Papillen | mit Querleisten, evtl. Besatz mit winzigen Papillen |
| Schwach ausgeprägter caudaler Zungenflügel | ohne Absatz zur Unterkieferdrüse | mit deutlichem Absatz zur Unterkieferdrüse |
| Große Unterkieferdrüse mit | 3 Mündungen | meist 4—5 Mündungen |

auf dieselbe Nahrungsquelle. Pollen und Nektar wird dabei mit der bürstenartig gestalteten Zungenspitze gesammelt und anschließend am unpaaren Gaumen abgestreift. Deshalb sind am weichen Gaumen und an der Zunge Anpassungserscheinungen an die spezialisierte Nahrungsaufnahme zu finden. Diese zeigen bei *Lathamus* und den Loriinae gewisse Ähnlichkeiten, können aber bei genauer Untersuchung als konvergent entwickelte Merkmalsausprägungen identifiziert werden (Tab. 15).

Innerhalb der Loriinae sind die im Hinblick auf die Pollennahrung adaptierten Strukturen am weichen Gaumen und an der Zunge auffallend gleichförmig ausgebildet. Offenbar erlaubt die hochspezialisierte Ernährungsweise keine struktu-

rellen Veränderungen innerhalb des subtil aufeinander abgestimmten Funktionskomplexes von Zunge und weichem Gaumen. Ganz anders verhält es sich am Horngaumen, der bei der Aufnahme von Pollen keine Schlüsselfunktion ausübt. An ihm ist eine starke individuelle, in einigen Fällen auch gattungstypische Variabilität der Feilkerbenausprägung, des Quervorsprungs und des Gaumenleistenmusters festzustellen.

Bei *Lathamus* hingegen, der von den Platycercini abzuleiten ist, sich aber von ihnen in der Ernährungsweise unterscheidet, ist der funktionelle Komplex von Zunge und weichem Gaumen in spezifischer Weise umgebildet und läßt keine Ähnlichkeiten zu den verwandten Arten mehr erkennen. Der Horngaumen ist jedoch in seiner Strukturierung weitgehend konservativ geblieben, wohl deshalb, weil er an der Aufnahme von Pollen nicht direkt beteiligt ist und darum nicht speziell adaptiert werden mußte, und weil ihm bei dem zur Granivorie neigenden *Lathamus* für die Samenbearbeitung eine bedeutendere Rolle zukommt als bei den meisten Loriinae (vergl. Tab. 4, 23).

Wie die Loriinae und *Lathamus* besitzen auch die Loriculinae eine sehr große Unterzungendrüse, obwohl sie in unterschiedlichem Grad auf Pollen spezialisiert sind. *L. philippensis* ist stärker auf Pollen spezialisiert als *L. vernalis* und zeigt auch einen längeren und schmaleren Schnabel, eine tiefere Querfalte, eine längere Zunge mit einem längeren Nagel, sowie ausgeprägtere Papillen auf der Zungenspitze. Zwar weisen auch die Loriinae im Vergleich mit den meisten anderen Psittaci längere Schnäbel und Zungen auf, aber bei den Loriculinae sind alle Strukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes in spezifischer Weise ausgebildet, und die Nahrungs- und Wasseraufnahme beruht auf einem völlig verschiedenen Prinzip. Im Unterschied zu den Loriinae und *Lathamus* ragt nämlich der unpaare Gaumen nicht nach ventral vor, und die Papillen sind stummelförmig und können nicht auseinandergespreizt oder zusammengefalteter werden.

5.3. Funktionelle Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und Systematik

In den vorangehenden Diskussionsabschnitten ist deutlich geworden, daß bestimmte Merkmalsausprägungen zwar mit der Nahrung im weitesten Sinn, aber viel häufiger direkt mit der Funktionsweise des Schnabel-Zungen-Komplexes bei der Nahrungsaufnahme und -bearbeitung in Beziehung gebracht werden können. Diese an und für sich triviale Feststellung führt bei den Psittaci zu neuen funktionell-morphologischen Aspekten mit Konsequenzen für die systematische Gliederung der Ordnung.

Der Schnabel der Papageien ist ein außerordentlich vielseitiges Instrument, das in den verschiedensten Funktionskreisen eingesetzt werden kann, z.B. Graben, Brechen, Schlagen, Nestbau, Klettern, Jungen- und Partnerfüttern, Gefiederpflege, Angriff und Verteidigung. Hinzu kommt, daß Papageien dank ihres hohen Ce-

rebralisationsgrades fähig sind, den Schnabel in mannigfacher Weise situationsgerecht und wirkungsvoll einzusetzen, was besonders auffällig in Erscheinung tritt, wenn sie in spielerischer Weise Gegenstände manipulieren. Angesichts dieser Polyvalenz stellt sich nun die Frage, unter welchen Umständen eine Spezialisierung des Schnabels und der Zunge dennoch einen Vorteil darstellen kann.

Für eine Nahrungsquelle, die relativ schwierig zu erschließen ist, lohnt es sich, eine möglichst rationelle Methode der Nahrungsaufnahme zu entwickeln, deren Bewegungen weitgehend automatisch und starr ablaufen; parallel zur spezialisierten Ernährungsweise werden die spezifisch angepaßten Strukturen am Nahrungsaufnahmeapparat entwickelt. Bei den Papageien können solche Zusammenhänge mehrfach aufgedeckt werden.

Das Öffnen und Schälen von Samen und Nüssen, das Sammeln von Pollen mit der papillenbesetzten Zungenspitze und auch das Verschlingen von großen Fruchtstücken durch *Psittichas* stellen stark fixierte Methoden der Nahrungsaufnahme dar, die in Anpassung an die speziellen Anforderungen zur Gewinnung dieser Nahrungsmittel evoluiert worden sind. Für jede dieser Ernährungsmethoden sind auch strukturelle Anpassungserscheinungen am Schnabel und an der Zunge nachzuweisen (s. 5.2.).

Das Fressen von Früchten verläuft demgegenüber bei allen Papageien (außer *Psittichas*) sehr plastisch, so wird oft sogar der Fuß als Hilfe benützt. Mit Früchten gehen Papageien auch recht vergeuderisch um, indem sie einen großen Teil nur anfressen und den Rest zerstören oder fallen lassen. Die Ernährung mit den relativ leicht zu gewinnenden Früchten setzt bei ihnen keine spezialisierten Freßmechanismen voraus, und es können auch nur wenige und ziemlich unauffällige Merkmalsausprägungen als Adaptation an die Fructivorie gedeutet werden.

Die Analyse des Bewegungsablaufes beim Fressen ist für die Beurteilung des Schnabel-Zungen-Komplexes als Kriterium für die systematische Gliederung der Papageien besonders bedeutsam. Nur auf diese Weise ist es möglich, die direkt funktionell wirksamen und adaptiven Strukturen von solchen zu unterscheiden, die bei der betreffenden Ernährungsweise eine nur fakultative oder gar keine Bedeutung besitzen. An solchen Strukturen, die nicht so strikte an eine bestimmte Funktion adaptiert sind, können oft konservative Merkmalsausprägungen gefunden werden (Gaumenplatte von *Lathamus*) oder solche, die zur Rückbildung neigen (Feilkerben von *Psittichas*). Diese Strukturen sind meist nicht im Hinblick auf die betreffende Nahrungsspezialisierung entwickelt worden, sondern müssen während einer früheren Radiationswelle entstanden sein und können deshalb oft als Anhaltspunkte beim Rekonstruktionsversuch der Phylogenese dienen. Die Unterscheidung funktionell bedeutsamer von funktionell eher indifferenten Strukturen ist ebenfalls wichtig bei einem Merkmal, das innerhalb einer Gruppe eine morphologische Radiation aufweist. Falls sich nämlich Merkmalsausprägungen als nicht ernährungsadaptiv erweisen, können sie u.U. für die Rekonstruktion phylogenetischer Entwicklungsreihen herangezogen werden (z.B. Gaumenleistenmuster der Psittacinae, s. 5.1.1.).

Tabelle 16: Vergleich der Trinkmethoden

| | Cacatuinae | Loriinae | Psittacinae | Psittichadinae + Loricultinae |
|--|--|--|--|--|
| Wasseraufnahme mit Hilfe von | Unterschnabel | Zunge | Zunge + Gaumen, evtl. Unterschnabel | Zunge + Gaumen |
| Charakterisierende Kurzbeschreibung | Schöpfen mit Unterschnabel | Aufpinseln mit Zungenspitze | Zunge schöpfend, zum Schlucken an Gaumen gepreßt | Zunge saugend-pumpend, an Gaumen gepreßt |
| Eintauchen des Oberschnabels | stets vorkommend, wegen Unterschnabel | nicht notwendig, aber häufig | notwendig | notwendig |
| Eintauchen des Unterschnabels | notwendig, stets tief | nicht notwendig, selten häufig | nicht notwendig, aber häufig | nicht notwendig, selten |
| Vorstrecken der Zunge beim Trinken bis | Unterschnabelschneide, selten etwas darüber hinaus | über Oberschnabelspitze hinaus | ca. 2/3 der Feilkerbenfläche oder Oberschnabelspitze, je nach Länge der Feilkerbenfläche | ca. 1/2–3/4 der Feilkerbenfläche |
| Zurückziehen der Zunge beim Trinken bis | vollständig in Mundhöhle | vollständig in Mundhöhle | meist nur Hälfte Unterschnabel | nur andeutungsweise (saugend-pumpendes Trinken) |
| Dauer der Trinkphase | meist kurz (ca. 0,25–0,5 sec) | meist lang (ca. 1–5 sec) | meist kurz (ca. 0,5–1,0 sec) | meist lang (ca. 1–3 sec) |
| Dauer einer Zungenbewegung | ca. 2/64–3/64 sec (0,03–0,05 sec) | ca. 5/64–7/64 sec (0,08–0,11 sec) | ca. 3/64 sec (0,05 sec) | ca. 4/64–5/64 sec (0,06–0,08 sec) |
| Anzahl der Zungenbewegungen pro Trinkphase | wenige, 1–ca. 3 | viele, bis ca. 40 | wenige, 1–ca. 6 | mehrere, ca. 5–30 |
| Maximale Vorstreckbarkeit der Zunge bis | Oberschnabelspitze | weit über Oberschnabelspitze hinaus, ca. Zungenflügelwinkel bis Oberschnabelspitze | Oberschnabelspitze | weit über Oberschnabelspitze hinaus (<i>Psittichas</i> & <i>L. philippensis</i>) |

Wie das Fressen gehört auch das Trinken zu den fundamentalen Aufgaben des Nahrungsaufnahmeapparates. Daß innerhalb der Psittaci mindestens 4 verschiedene, gruppenspezifische Trinkmethoden evoluiert worden sind (vergl. Tab. 16), ist eines der interessantesten Ergebnisse dieser Untersuchung. Es stellt sich nun die Frage, wie dieses Phänomen zu verstehen ist. Die verschiedenen Trinkmethoden der Papageien können nämlich nicht als Adaptationen an bestimmte ökologische Gegebenheiten oder an Besonderheiten des Körper-Wasserhaushaltes erklärt werden. Es zeigt sich vielmehr, daß sie stets mit einem der unterfamilienspezifischen Grundtypen des Schnabel-Zungen-Komplexes gekoppelt sind, die ihrerseits direkt mit einer bestimmten Methode der Nahrungsaufnahme und -bearbeitung im Zusammenhang stehen. Daraus kann man folgern, daß hier der Selektionsdruck, der Ernährungsspezialisierung bewirkt, höher ist als derjenige, der auf spezialisierte Flüssigkeitsaufnahme hin wirkt. Somit wird bei den Papageien die Verschiedenheit der Trinkmethoden durch die primär ernährungsspezialisierten Schnabel- und Zungenstrukturen bedingt.

Das Trinken der Papageien ist deshalb ein Merkmal, das nicht für sich allein, sondern vor allem in Verbindung mit den es bedingenden Strukturen für ökologisch-adaptive und systematische Erörterungen herangezogen werden kann. In diesem Sinne angewendet, erweist es sich als ein wertvolles, gut erfassbares Hilfsmerkmal, das bestimmte Grundkonfigurationen von morphologischen Strukturen widerspiegelt. Die vergleichende Untersuchung sowie die Gegenüberstellung der einzelnen Trinkmethoden mit der entsprechenden Freißweise und Morphologie erhärten deshalb einige Schlüsse in Bezug auf evolutive Trends, die innerhalb der Papageien wirksam gewesen sein müssen.

Die Cacatuinae trinken durch Aufschöpfen von Wasser mit dem Unterschnabel. Von allen bisher beobachteten Trinkmethoden der Papageien entspricht diese am meisten dem „Trinken nach Hühnerart“ von Schönholzer (1959), das unter den Vögeln am weitesten verbreitet zu sein scheint, und das als das ursprünglichere Trinkverhalten gegenüber dem „Saugtrinken“ und dem „Trinken mit der Zunge“ betrachtet wird. Da aber das „Trinken nach Hühnerart“ noch nicht durch genaue Bewegungsanalysen definiert ist, ist es heute noch nicht möglich, die Trinkbewegungen der Cacatuinae mit jener als ursprünglich geltenden Trinkmethode zu vergleichen. Die Möglichkeit eines sekundären Erwerbs dieser Trinkmethode bei den Cacatuinae als Folge ernährungsadaptiver Umbildungen im Schnabel-Zungen-Bereich ist deshalb keineswegs auszuschließen. Die Annahme gewinnt sogar an Wahrscheinlichkeit, wenn man in Betracht zieht, daß sich die Papageien durch charakteristische Merkmale im Schnabel- und Zungenbau von allen übrigen Vogelordnungen stark unterscheiden und daß die Zunge der Papageien alle Voraussetzungen erfüllt, um sich aktiv am Trinkvorgang beteiligen zu können, weil sie muskelreich und dadurch zu den verschiedensten Bewegungen befähigt ist. Die Trinkmethode der Cacatuinae, bei der die Zunge keine Hauptfunktion auszuüben scheint, stellt nun auch eine Ausnahmeerscheinung innerhalb der Papageien dar. Offenbar ist hier ein Trinken mit der Zunge wegen der relativ kurzen und schmalen Zunge und der spezifischen Konfiguration des Gaumens, beides im weitesten Sinn Anpassungen an die spezifische Ernährungsweise der Cacatuinae, nicht möglich, so daß das Wasser mit dem Unterschnabel

aufgeschöpft werden muß. Wohl in diesem Zusammenhang ist die spezifische, eng an den Zungenkörper angeschmiegte Lage der Unterkieferdrüse der *Cacatuinae* funktionell zu erklären. Durch sie entstehen breite Rinnen zwischen Zunge und Mundhöhlenwand, in denen das mit dem Unterschnabel aufgeschöpfte Wasser in die Mundhöhle fließen kann. Es handelt sich innerhalb der *Psittaci* also um einen Ausnahmefall, daß eine morphologische Konfiguration in Abhängigkeit von der Trinkmethode entstanden zu sein scheint.

Bei den *Loriinae* wird Flüssigkeit allein mit Hilfe der Zunge aufgenommen. Die morphologische Differenzierung ihrer Zunge in Anpassung an die Ernährung mit Blütenpollen ist von so tiefgreifender Natur, daß Trinkbewegungen wie beispielsweise jene der *Psittacinae* oder jene von *Psittirichas* und *Loriculus* nicht ausgeführt werden können. Ein Aufschöpfen von Wasser mit dem Unterschnabel wie bei den *Cacatuinae* wäre aber nicht rationell, da der Unterschnabel der *Loriinae*, in Anpassung an ihre spezialisierte Nahrungsaufnahme (s. 4.2.4.), lang und flach ist und eine fast gerade Gonys besitzt. Daher mußten die *Loriinae* für die Flüssigkeitsaufnahme Strukturen und Mechanismen der Nahrungsaufnahme einsetzen. Somit unterscheidet sich die Trinkmethode der *Loriinae* prinzipiell von derjenigen der übrigen Papageien, bei denen für das Trinken und Fressen verschiedene Mechanismen eingesetzt werden. Deshalb ergeben sich aufgrund der Bewegungsphysiologie auch keine Hinweise für eine Ableitung von den Trinkmethoden anderer Papageien. Die von den *Loriinae* angewandte Trinkmethode ist aber einerseits energieaufwendig, weil bei jeder Zungenbewegung die extrem vorgestreckte Zunge vollständig in die Mundhöhle zurückgezogen wird, und andererseits zeitaufwendig, dauern doch die einzelnen Zungenbewegungen länger als bei den anderen *Psittaci* (Tab. 16). Diese „Nachteile“ scheinen hier, in Anbetracht der Vorteile der Erschließung einer Nahrungsquelle durch die Spezialisierung auf Pollen, nicht entscheidend ins Gewicht zu fallen, da die *Loriinae* ihren Flüssigkeitsbedarf zum großen Teil durch ihre stark wasserhaltige Nahrung decken können. Erfahrungsgemäß sind sie auch viel seltener spontan bei der Wasseraufnahme zu beobachten als andere Papageien.

Die Trinkmethode der *Psittacinae*, bei der Wasser mit der muldenförmigen Zungenspitze aufgeschöpft und anschließend durch Anlegen der Zunge an den Gaumen geschluckt wird, ist weniger starr als jene der anderen Papageien. Aber wenn auch gelegentlich Wasser mit dem Unterschnabel aufgeschöpft werden kann, so geschieht dies nur beiläufig zur charakteristischen Trinkbewegung. Diese wird vor allem durch die breite, bewegliche Zungenspitze und den ziemlich flachen Gaumen möglich. Obwohl nun gerade innerhalb der *Psittacinae* verschiedene adaptive Trends festzustellen sind, ist die Trinkmethode nicht verändert worden, weil die Grundkonfiguration der Schnabel- und Zungenstrukturen dieselbe geblieben ist. Diese Tatsache erweist sich als besonders aufschlußreich im Fall von *Lathamus*, der in bezug auf die Zungenstruktur und Nahrungsspezialisierung eine zu den *Loriinae* konvergente Entwicklung durchlaufen hat. Da aber seine Zungenspitze in ausgebreitetem Zustand muldenartig vertieft und der nach ventral vorragende unpaare Gaumen dank dem zusammenfaltbaren Limen verflacht werden kann, wurde die ursprüngliche Trinkmethode der *Psittacinae* beibehalten.

Sowohl die Psittacinae als auch *Psittichas* und *Loriculus* trinken mit Hilfe von Zunge und Gaumen. Obwohl die Trinkmethoden dieser Gruppen beträchtlich voneinander abweichen, zeichnen sie sich durch eine „Sparsamkeit“ der Bewegungen und damit des Energieaufwandes aus: Die Vor-Rück-Bewegungen der Zunge sind relativ gering, und Schöpfbewegungen zum Schlucken der Flüssigkeit sind nicht notwendig. Im Hinblick auf diese beiden Kriterien scheint das saugend-pumpende Trinken von *Psittichas* und *Loriculus* „höher“ entwickelt, da hier die Vor-Rück-Bewegungen der Zunge fast völlig wegfallen und Schöpfbewegungen mit dem Unterschnabel nie ausgeführt werden.

Bei *Psittichas* ist das saugend-pumpende Trinken die ausschließliche Trinkmethode, für welche die flache, längere und einheitliche Zunge und der stufenlose Übergang zwischen Horngaumen und weichem Gaumen die morphologischen Voraussetzungen bilden. Vor allem die letzte Besonderheit ist aber primär als Anpassung an die spezialisierte Ernährungsweise zu verstehen (s. 4.4.4.). Die gleichzeitig dazu entwickelte, abgeleitet erscheinende Trinkmethode kann als weiterer Hinweis dafür gelten, daß die Ernährungsweise von *Psittichas*, trotz ihrer relativen Einfachheit, innerhalb der Papageien nicht ursprünglich ist, sondern sekundär erworben wurde.

Die saugend-pumpende Trinkmethode ist auch für die Loriculinae charakteristisch. Sie wird durch die für *Psittichas* und *Loriculus* gemeinsame morphologische Grundkonfiguration ermöglicht, wobei aber an diesen Strukturen unterschiedliche Merkmalsausprägungen festzustellen sind (Tab. 27). Da die Ernährungsweise von *Loriculus* von derjenigen von *Psittichas* abweicht, kann eine im Hinblick auf ein gemeinsames Spezialisationsziel konvergente Entwicklung von Strukturkonfigurationen, und damit der Trinkmethoden, ausgeschlossen werden. Hingegen ist für die Loriculinae sowohl hinsichtlich der Funktionsweise und adaptiven Bedeutung des Schnabel-Zungen-Komplexes als auch der evolutiven Differenzierung der Gattung vieles unklar geblieben, so daß eine Parallelentwicklung der Trinkmethoden von *Loriculus* und *Psittichas* noch nicht völlig ausgeschlossen werden kann.

5.4. Systematische Folgerungen

Peters (1937) und Mayr & Amadon (1951) haben eine einzige Familie innerhalb der Ordnung Psittaci postuliert. Für die Gliederung der Psittacidae wurde aber bisher keine allgemein akzeptierte Lösung gefunden.

Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse scheint es möglich zu sein, einerseits eine Bündelung von Gattungen vorzunehmen, die mit derjenigen anderer Systemvorschläge in gewissen Teilen übereinstimmt (Tab. 28), und andererseits zwingende Hinweise für die Zuordnung bisher umstrittener Gattungen zu einem bestehenden, definierten oder zu einem neuen, vorläufig monotypischen Taxon zu finden.

Tabelle 17: Psittacidae: Merkmale am Gaumen zur Diagnostizierung der Unterfamilien

| | Cacatuinae | Loriinae | Psittacinae | Psittichadinae | Loriculinae |
|---|------------------------------------|------------------------------|---|---------------------------|--|
| Zahnausschnitt | sehr tief | höchstens angedeutet | verschieden | angedeutet | nicht vorhanden |
| Feilkerben-Ausprägung | deutlich | schwach | deutlich | schwach | deutlich |
| Feilkerben-Verlauf | quer, selten gebogen | quer bis gewinkelt | meist gewinkelt, selten quer | gewinkelt | gewinkelt bis quer |
| Spitze der Feilkerbenfläche | glatt | aufgeraut | aufgeraut | aufgeraut | aufgeraut |
| Relief des lebenden Gewebes unter Feilkerben | Reihen von fingerförmigen Papillen | schwache Leisten | meist Leisten | schwache Leisten | ohne Relief |
| Quervorsprung, Form | stufig, meist basal eingekerbt | stufig bis flach abgeschragt | stufig | stufig | fast flach, mit radiären Einkerbungen |
| Quervorsprung, Lage | bis Rand, direkt in Zahnausschnitt | nicht bis Rand | meist fast bis Rand, auf Höhe des Zahns oder caudal davon | nicht bis Rand | nach caudal zur Schnabelwurzel abgebogen |
| Relief des lebenden Gewebes unter Quervorsprung | fingerförmige Papillen | fingerförmige Papillen | fingerförmige Papillen | fingerförmige Papillen | ohne Relief |
| Hornoberfläche der Gaumenplatte | matt, rau | irisierend, glatt | glatt | glatt, z. T. abschilfernd | glatt, glänzend |
| Gaumenleisten | — | + | + | — | + |
| Wölbung | ausgeprägt | ausgeprägt | mittelmäÙig | ausgeprägt | mittelmäÙig |

| Relief des lebenden Gewebes unter Gaumenplatte | Leisten | Leisten, selten Reihen fingerförmiger Papillen | ohne Relief | Leisten |
|--|--|--|---|--|
| Verbindungshaut | dichter Besatz mit fingerförmigen Papillen | typische Ausbildung | typische Ausbildung | typische Ausbildung |
| Limen | typische Ausbildung | typische Ausbildung | typische Ausbildung | typische Ausbildung |
| unpaarer Gaumen | deutlich, mit ange-deuteten Papillen | deutlich, mit Papillen | deutlich, selten mit Papillen | deutlich, selten mit Papillen |
| Gaumenlappen | typisch | typisch | verschieden | verschieden |
| Querfalte | reduziert; Aus-nahme: <i>Nymphicus</i> | typisch | stark reduziert | stark reduziert |
| unpaarer Abschnitt der Choanenregion | schwach bis reduziert | deutliche Falte | reduziert | reduziert |
| Choanenfalten | sehr kurz, ca. 1/12 | ca. 1/4 | ca. 1/4 | ca. 1/4 |
| Choanenrand-papillen | abgewinkelt | parallel | abgewinkelt | abgewinkelt |
| Gaumenpapillen-reihe | + | + | + | + |
| ventrale Mündungen der Choanendrüsen | - | + | + | + |
| Anordnung der Mündungen der Gaumendrüse | - | in 2 Rinnen | auf der ganzen Choanenregion verteilt. | auf der ganzen Choanenregion verteilt. |
| caudaler Rand der Gaumendrüse | paarige Längsreihen | x-förmige Reihen | verteilt auf vordere 4/5 der Gaumen-drüse | paarige Längsreihen |
| | flach | tiefe Falte | Wulst | tiefe Falte |

Tabelle 18: Psittacidae: Merkmale am Unterschnabel zur Diagnostizierung der Unterfamilien

| | Cacatuinae | Loriinae | Psittacinae | Psittichadinae | Loriculinae |
|---|----------------------|---------------------|----------------------|---------------------|---------------------|
| Unterschnabel- wurzel-Ausschnitt durch den Dillen- winkel | deutlich | flach | verschieden | tief | tief |
| Kinnhöhle | + | + | + | — | — |
| Gonys | stark gebogen | fast gerade | gebogen | gebogen | gebogen |
| Unterschnabel- schneide | sehr scharf | stumpf | scharf | stumpf | stumpf |
| Schnabelpapillen- mündungen | lingual der Schneide | direkt auf Schneide | lingual der Schneide | direkt auf Schneide | direkt auf Schneide |
| Ausschnitt zwischen Unterschnabel- schneide und Seiten- rand | meist sehr deutlich | — | verschieden | deutlich | — |

Die hier vorgenommene Bündelung von Gattungen innerhalb der Psittaci beruht auf zwei verschiedenen Prinzipien. Im einen Fall können die einzelnen Gattungen aufgrund mehrerer gemeinsamer, differentialdiagnostischer Merkmale zu klar abgegrenzten Gruppen zusammengefaßt werden. Auf diesem Prinzip beruht die Gliederung der Psittacidae in die Unterfamilien Cacatuinae, Loriinae, Psittacinae, Psittrichadinae und Loriculinae (vergl. Tab. 16, 17, 18, 19) oder jene der Psittacinae in die Tribus Platycercini, Psittaculini und Psittacini (Tab. 22). Die Gruppen gleicher Kategorien (Unterfamilien, bzw. Tribus) sind so scharf voneinander abgegrenzt, daß sich durch die hier berücksichtigten Merkmale keine schlüssigen Hinweise für nähere Beziehungen zwischen ihnen ergeben.

Im anderen Fall können Gruppen auch anhand von Entwicklungsreihen festgelegt werden. Dies ist dann möglich, wenn Merkmale verschiedene Ausbildungen zeigen, die je für eine bestimmte Anzahl von Gattungen charakteristisch sind. Je mehr solch variierender Merkmalsausprägungen vorhanden sind, umso besser lassen sich Gattungen durch unterschiedliche Merkmalsüberschneidungen aneinanderreihen. Größtenteils auf diesem Prinzip beruht die Bündelung der Psittacinae-Arten zu den Tribus der Platycercini und Psittaculini (vergl. Tab. 4, 5, 7, 8, 9, 11). Falls von einem Merkmal die primitive von der abgeleiteten Ausbildung unterschieden werden kann, so ist es sogar möglich, die Richtung solcher Entwicklungsreihen zu bestimmen. Dabei wird angenommen, daß Arten, die primitive Merkmale besitzen, vom ursprünglichen Stamm isoliert wurden, bevor die abgeleiteten Merkmale entwickelt wurden. Die in dieser Weise rekonstruierte Evolutionsrichtung wird umso wahrscheinlicher, je mehr als primitiv gewertete, voneinander unabhängige Merkmale nur an einem Ende und somit am Beginn einer Entwicklungsreihe auftreten.

5.4.1. Cacatuinae

Die Cacatuinae bilden eine klar abgrenzbare Gruppe, die aufgrund der Trinkmethode und der hier berücksichtigten morphologischen Merkmale (Tab. 16, 17, 18, 19) keine Beziehungen zu den anderen Unterfamilien erkennen läßt und wahrscheinlich eine längere, selbständige Entwicklung hinter sich hat. So haben sie die extreme Spezialisierung auf Samen und Nüsse in spezifischer Weise, und deshalb wahrscheinlich teilweise unabhängig von den übrigen Psittaci, erreicht (s. 5.2.1.).

Während die systematische Sonderstellung der Kakadus innerhalb der Papageien meist aufgrund äußerer und ethologischer Merkmale kaum angezweifelt worden ist, blieb die systematische Stellung von *Nymphicus* umstritten. In die Verwandtschaft der Platycercini (Psittacinae) wurde er von Reichenow (1881, 1913), Berlioz (1941), Verheyen (1956), Boetticher (1959), Brereton & Immelmann (1962), Brereton (1963), Stresemann & Stresemann (1966), Immelmann (1972) gestellt, in jene der Cacatuinae hingegen von Finsch (1867), Salvadori (1891), Peters

Tabelle 19: Psittacidae: Merkmale an der Zunge zur Diagnostizierung der Unterfamilien

| | Cacatuinae | Loriinae | Psittacinae | Psittichadinae | Loriculinae |
|---|---|--|--|---|--|
| Allgemeine Proportionen der Zunge | kurz, schmal, nach hinten verbreitert | lang, schmal | verschieden, Zungenspitze etwas verbreitert | lang, breit | verschieden |
| Schleimhaut der Zungenunterseite | derb, ohne Papillen | mit kleinen Papillen dicht besetzt | verschieden | ohne Papillen | ohne Papillen |
| Mündung der Unteringendrüse, zwischen Zungen- und Nagelwurzel | 1/2 | unteres 1/5 | 1/2 | 1/2 | unteres 1/3 bis 1/2 |
| Körper der Unteringendrüse caudal bis gegenüber | Anfang Larynxspalte | Larynxpapillenreihe | ca. Mitte Larynxspalte, verschieden | erstes Viertel Larynxspalte | Ende Larynxspalte |
| Nagel | kurz | lang | mittel | lang | lang |
| Schleimhautrand apikal vom Nagel | so lang wie Nagel | — | verschieden | sehr kurz | — |
| Zungenspitze | knopf- oder muldenförmig, ohne deutliche Radiärrinnen | Papillen hufeisenförmig um Spadix angeordnet | flach oder löffelförmig, mit deutlichen Radiärrinnen | flach; zartes Rinne relief | Medianrinne und tiefe Radiärrinnen |
| Schleimhaut des Zungenrückens | fast glatt | querverlaufende Schleimhautleisten | verschieden | glatt | wie Zungenspitze |
| Mündungen der paarigen Zungendrüsen | auf Zungenrücken, etwa auf Höhe des Zungenflügelwinkels | lateral, weit apikal vom Zungenflügelwinkels | verschieden | zahlreich; lateral und beim Zungenflügelwinkels | lateral, etwa auf Höhe des Zungenflügelwinkels |

| | | | | | |
|---|--|---|---|------------------------------|---|
| caudaler Abschnitt der Zungenflügel | — | sehr lateral ansetzend und klein | meist deutlich ausgebildet, verschieden | sehr lateral ansetzend | sehr lateral ansetzend und klein |
| Unterkieferdrüse | an Zungenkörper anliegend | durch kurze Rinne vom Zungenkörper getrennt | durch tiefe Rinne vom Zungenkörper getrennt | an den Zungenkörper angelegt | durch tiefe Rinne vom Zungenkörper getrennt |
| Anzahl Mündungen der Unterkieferdrüse | meist 1 | meist 4—5 | verschieden (1—7) | 6—12 | 3—4 |
| Anzahl Mündungen der unpaaren Zungendrüse | 1 oder 3 bis 6, meist halbkreisförmig angeordnet | 1 | verschieden | zahlreich | 1 oder zahlreich |
| Larynxspaltenbegrenzung | typisch | spangenförmig | spangenförmig | spangenförmig | spangenförmig |
| Larynxplatte | gewölbt | mäßig gewölbt | flach | flach | flach |
| caudaler Rand der Larynxplatte | flach | tiefe, wulstige Falte | mäßiger Wulst oder fast flach | mäßiger Wulst | mäßiger Wulst |

(1937), Lendon (1951), Forshaw (1969, 1973), Holyoak (1972), Courtney (1974), Smith (1972, 1975). Thompson (1899) mußte die Frage offen lassen. *Nymphicus* zeigt wie die *Cacatuinae* und die ursprünglicheren *Platycercini* (*Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophema*) das ursprünglichere A-1 Carotidenmuster (Glenny 1957).

Auch anhand meiner Ergebnisse ist *Nymphicus* zu den *Cacatuinae* zu zählen (Tab. 20). Die einzelnen morphologischen Merkmale, in denen sich *Nymphicus* von den hier untersuchten *Cacatua* spp. unterscheidet, rechtfertigen es meines Erachtens nicht, *Nymphicus* höher als auf Gattungs-Ebene (vergl. Salvadori 1891, Forshaw 1973) von den übrigen *Cacatuinae* zu trennen, vor allem nicht bevor alle Arten ebenfalls genau untersucht worden sind. *Probosciger*, *Calyptrorhynchus* und *Callocephalon* dürften an bestimmten Strukturen ebenfalls spezifische Merkmalsausprägungen zeigen wie *Nymphicus*.

Tabelle 20: *Nymphicus*: Merkmalsvergleich mit den *Cacatuinae* und *Platycercini*

| Merkmale ähnlich zu | Platy- cercini | Caca- tuinae | spezifische Ausbildung |
|---|-------------------|-----------------|---------------------------|
| Feilkerben | | | + |
| Lebendes Gewebe unter Feilkerben | | + | |
| Quervorsprung | | + | |
| Zahnausschnitt | | + | |
| Gaumenplatte | | + | |
| Lebendes Gewebe unter Gaumenplatte | | + | |
| Oberschnabelrand | | | + |
| Verbindungshaut | | + | + |
| Limen | | | + |
| unpaarer Gaumen | | | + |
| Gaumenlappen | | | + |
| Choanenregion | | + | |
| Caudaler Rand der Gaumendrüse | | + | |
| Unterschnabelschneide | | + | + |
| Zungenform und -proportion | | + | |
| Schleimhaut der Zungenunterseite | | + | |
| Unterzungendrüse | | + | |
| Nagel | | + | |
| Zungenspitze | | + | |
| Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen | | + | |
| Zungenflügel | | + | |
| Unterkieferdrüsenkörper | + | + | |
| Mündungen der Unterkieferdrüse | | + | |
| Mündungen der unpaaren Zungendrüse | | + | |
| Larynxspalte | | + | |
| Larynxplatte | | + | |
| Trinken | | + | |

Im Gegensatz zu Courtney (1974) neige ich dazu, *Nymphicus* als eine von Kakadu-ähnlichen Vorfahren abzuleitende Form anzusehen. *Nymphicus* ist ein ausgesprochener Grassamenfresser und gleicht darin und in seiner Lebensweise und Körpergröße vielen Platycercini. Er besitzt aber gemeinsam mit den Cacatuinae alle Merkmale, die bei diesen als Anpassungen an die Ernährung mit hartschaligen Nüssen gedeutet werden können (s. 4.1.4.), Merkmale, die er bei seiner heutigen Lebensweise nicht im ursprünglichen Sinn anwenden kann. Deshalb scheint es wahrscheinlicher, daß *Nymphicus* einen spezialisierten Seitenzweig der Cacatuinae darstellt (vergl. 5.2.1.). Diese Folgerung wird durch jene Hypothese von Renzoni & Watters (1972) gestützt, die besagt, daß *Nymphicus* gegenüber den anderen Cacatuinae eine als abgeleitet gewertete Epiphyseform besitzt.

5.4.2. Loriinae

Die Loriinae sind durch spezifische Nahrungsaufnahmemechanismen und morphologische Merkmale als Pollenspezialisten gekennzeichnet und bilden eine Gruppe, die anhand der vorliegenden Ergebnisse (Tab. 16, 17, 18, 19) weder zu den Psittacinae, noch zu den Psittrichadinae oder Loriculinae (vergl. Tab. 28) in eine nähere Beziehung gebracht werden kann. Innerhalb der Loriinae lassen sich die Merkmale am Schnabel-Zungen-Komplex nur bei einzelnen Gattungen für systematische Erwägungen verwenden, wie für die pazifischen Gattungen *Phigys*, *Vini*, *Charmosyna* und für die Gattung *Trichoglossus*.

Phigys, *Vini* und *Charmosyna* werden durch mehrere gemeinsame Merkmale charakterisiert: Extreme Reduktion der Feilkerben, Gaumenplatte mit vorragenden Hornschuppen, sehr lange Papillen an der Zungenspitze und median verwachsene Zungenflügel. Im Gegensatz zu den anderen Loriinae (Breteron & Immelmann 1962, Ulrich, Ziswiler & Bregulla 1972, eig. Beobachtung) führen *Vini* und *Charmosyna* das Kopfkrazen über dem Flügel aus. Eine engere Verwandtschaft dieser drei Gattungen gegenüber den übrigen Loriinae ist deshalb anzunehmen, wie dies auch Amadon (1942) bemerkte. Aufgrund von Färbungs- und Gefiedermerkmalen wurde *Phigys* von Finsch (1867) und Finsch & Hartlaub (1867) zur Gattung *Lorius* gezählt, und auch Boetticher (1959) fand Ähnlichkeiten zwischen den beiden Gattungen; eine nähere Verwandtschaft kann jedoch anhand der vorliegenden Untersuchungen nicht bestätigt werden.

Im Vergleich zu *Trichoglossus haematodus* ssp. und *T. ornatus* zeigen *T. iris* und auch *T. johnstoniae* morphologische Besonderheiten, die als Tendenz zur Granivorie interpretiert werden können, doch unterscheiden sich diese beiden Arten deutlich voneinander in mehreren Merkmalen (Tab. 21). Möglicherweise sind sie unabhängig voneinander zu einer vermehrten Samenernährung übergegangen (s. 5.2.1.). Peters (1937) faßte sie in der Gattung *Psitteuteles* zusammen, Boetticher (1959) räumte ihnen dort Untergattungsrang ein. Forshaw (1973) zählte sie zu *Trichoglossus*, bemerkte aber einleitend, er sei von der Zusammensetzung dieser Gattung nicht „überzeugt“. Meine Ergebnisse weisen ebenfalls auf eine hete-

Tabelle 21: Loriinae: Unterscheidungsmerkmale zwischen *Trichoglossus haematodus*, *Trichoglossus johnstoniae* und *Trichoglossus iris*

| Merkmal | <i>T. haematodus</i> | <i>T. johnstoniae</i> | <i>T. iris</i> |
|--|-------------------------|--------------------------------|---|
| „Schnabellänge“ | lang | kürzer | kurz |
| Ausprägung der Feilkerben | A, seltener B oder C | C | B, seltener A oder C |
| Lebendes Gewebe unter Feilkerben | schmale Wülste | schmale Wülste | zusätzliche Papillen, ähnlich den Randpapillen |
| Gaumenplattenmodellierung | Gaumenleisten | Gaumenleisten | stark reduziert |
| Gonys | gerade | schwach gebogen | stark gebogen |
| Unterschnabelschneide | stumpf | weniger stumpf | scharf |
| Mündungen der Schnabelpapillen der Unterschnabelschneide | direkt auf der Schneide | lingual, an der Schneidenkante | lingual, in deutlichem Abstand von der Schneidenkante |
| Papillen an der Zungenspitze | 1,1 bis 1,5 mm | ca. 0,7 mm | 0,5 mm, seltener 0,7 mm |
| Längenverhältnis; Zungenkörper :Larynxplatte | > 1 | > 1 | ca. 1 |

rogene Zusammensetzung dieser Gattung hin. Bevor aber nicht die anderen Arten der *Psitteuteles*-Gruppe untersucht worden sind, ist es verfrüht, die vorliegenden Ergebnisse taxonomisch auszuwerten, obwohl *T. iris* und *T. johnstoniae* kaum zur selben Gattung zu zählen sein dürften.

5.4.3. Psittacinae

Die Psittacinae lassen sich aufgrund des charakteristischen Bewegungsablaufes beim Trinken und anhand von allen hier berücksichtigten Merkmalen von den anderen Unterfamilien klar abgrenzen (Tab. 16, 17, 18, 19). Im Vergleich zu diesen kann jedoch nur eine beschränkte Anzahl von Einzelmerkmalen am Schnabel-Zungen-Komplex zur Charakterisierung der gesamten Unterfamilie verwendet werden (s. 4.3.3., vergl. Salvadori 1891). Denn einerseits können auf-

Tabelle 2.2: Psittacinae: Merkmale zur Diagnostizierung der Tribus

| Merkmale | Platyercini | Psittaculini | Psittacini |
|---|--|---|--|
| Quervorsprung seitlich apikale Gaumenleisten | meist auf Höhe des Zahns meist mehrere; bogenförmig oder median unterbrochen | meist caudal vom Zahn meist nur eine einzige; gewinkelt, seltener quer- verlaufend | meist caudal vom Zahn nicht ausgebildet |
| unpaarere Gaumen | mäßig lang; apikal ver- schmälert | kurz und breit | lang, mit medianem Längs- wulst |
| Schleimhaut an der Zungen- unterseite | große Falte caudal der Nagelwurzel, ausgeprägte Papillen in Querreihen | gleichmäßige Querfältelung ohne Papillen | gleichmäßige Querfältelung ohne Papillen |
| Ansatz des caudalen Zungenflügelabschnitts | median | lateral | eingeschnitten |
| Carotidenverlauf (Glenny 1957) | A-1 und A-2s | A-1 | A-2s |
| Besonderheiten | meist lange, typische Gau- menklappen; Stufenbildung durch Verbindungshaut (<i>Melopsittacus</i> , <i>Neopsepho- tus</i> , <i>Neophema</i>) | keine Verbindungshaut | keine Verbindungshaut; Hautfalte caudal der Unterkieferdrüse mit Mund- höhlenwand verwachsen; Drüsenmündungen nur auf apikaler Hälfte der Gaumen- drüsenregion |

grund bestimmter Merkmalsausprägungen und -kombinationen drei klar abgegrenzte Tribus unterschieden werden (Tab. 22), wobei auffällt, daß die Unterscheidungsmerkmale nicht funktionell gedeutet werden können, und andererseits ist eine starke morphologische Radiation auch innerhalb der einzelnen Tribus nachzuweisen.

Die Unterteilung der altweltlichen und australischen Psittacinae in die Tribus Platycercini, Psittaculini und Psittacini muß als ein bisher nicht in allen Teilen definitiver Bündelungsversuch betrachtet werden, da noch nicht alle Gattungen untersucht worden sind. So könnte der Umfang der einzelnen Tribus sowie die Trennungsschärfe zwischen ihnen durch die Berücksichtigung von *Pezoporus*, *Geopsittacus*, *Psittaculirostris*, *Opopsitta*, *Psittacella*, *Bolbopsittacus*, *Psittinus* und *Coracopsis* verändert werden.

5.4.3.1. Platycercini

Die Platycercini zeichnen sich durch eine starke intergenerische Variation der Merkmale aus. Aber gerade deswegen erscheint die Phylogenese der Platycercini in gewissen Teilen rekonstruierbar (s. 5.4.), und Extremformen (*Prosopeia* und *Neopsephotus*) lassen sich durch eine Kette von Formen mit intermediären Merkmalskombinationen einer bestimmten Evolutionsreihe zuordnen (Tab. 4, 5, 7). Die systematische Stellung von *Melopsittacus* aber bleibt problematisch, da er als einzige Gattung mit keinem Merkmal eindeutig an die übrigen Platycercini angeschlossen werden kann. Neue Aspekte zu diesem Problem dürften sich wahrscheinlich nach der Untersuchung von *Pezoporus* und *Geopsittacus* ergeben.

Melopsittacus

Von Reichenow (1881), Salvadori (1891), Peters (1937), Steiner (1950), Verheyen (1956), Boetticher (1959), Forshaw (1969, 1973), Immelmann (1972), Holyoak (1973), Smith (1975) wurde *Melopsittacus* zu den Platycercini gezählt. Hingegen berücksichtigten ihn sowohl Condon (1941) als auch Cain (1955) nicht in ihrer Revision der Platycercini. Forshaw (1973) betrachtete ihn als Übergangsform zwischen den Platycercini und *Pezoporus*. Eine nähere Verwandtschaft zu *Pezoporus* als zu den Platycercini wurde von Mathews (1927), Condon (1941), Breerton (1963) und Courtney (1974) angenommen. Thompson (1899) betrachtete *Melopsittacus* aufgrund von Schädelmerkmalen und des vorhandenen Parahyalbogens des Zungenbeins als eine aberrante Form. Im Gegensatz zu den meisten Platycercini, aber gemeinsam mit *Neophema* und *Neopsephotus* zeigt *Melopsittacus* den als ursprünglich gewerteten A-1 Carotidenverlauf (Glenny 1957).

Die Schnabel- und Zungenmorphologie von *Melopsittacus* ist die bisher am besten bekannte unter den Papageien (vergl. Evans 1969, Feder 1969), sie wurde aber nicht mit derjenigen anderer Arten vergleichend bearbeitet. Die spezifischen Strukturausprägungen am Horngaumen, an der Verbindungshaut und an

der Zunge sind als Anpassungen an die Granivorie funktionell zu interpretieren (s. 4.3.4.5.; 5.1.); sie erscheinen besonders sinnvoll in Verbindung mit dem extrem kurzen Schnabel und scheinen unabhängig von den übrigen Platycercini entwickelt worden zu sein (s. 5.2.1.). Die geringe Ausbildung der Unterzungendrüse und Unterkieferdrüse steht ebenfalls mit der Granivorie im Zusammenhang (s. 5.1.3.). Weder am Gaumen, noch an der Zunge zeigt *Melopsittacus* mit den anderen Platycercini gemeinsame, nichtadaptive Merkmale (Tab. 4, 7). Die Merkmale am Unterschnabel, in denen er vor allem mit *Neopsephotus* übereinstimmt, können nicht eindeutig als Verwandtschaftskriterien gelten (Tab. 5).

Melopsittacus muß sich also sehr früh vom ursprünglichen Platycercini-Stamm gelöst und sich in Anpassung an die extremen Lebensbedingungen in Trockengebieten zu einem hochspezialisierten Grassamenfresser entwickelt haben.

Neophema und *Neopsephotus*

Neophema und *Neopsephotus* wurden von Reichenow (1881), Salvadori (1891), Peters (1937), Forshaw (1969, 1973), Holyoak (1973), Smith (1975) in einer einzigen Gattung vereinigt (*Neophema*, bzw. *Euphema*). Da sie sich in manchen Merkmalen von den übrigen Platycercini unterscheiden, wurden sie von Condon (1941), im Gegensatz zu Cain (1955), nicht in seine Revision der Platycercini einbezogen. Sie zeigen, wie *Melopsittacus*, das ursprünglichere Carotidenmuster (Brereton 1963). Dagegen weicht *Neopsephotus bourkii* in Färbung, Körperbau und anderen Merkmalen stark von den *Neophema*-Spezies i.e.S. ab. Auch sind die Hybriden von *Neopsephotus* und *Neophema* nicht lebensfähig (Immelmann 1972, Smith 1972). Bereits Finsch (1867) trennte diese Art von der Gattung *Neophema* ab, Cain (1955) bildete mit ihr eine eigene Arten-Gruppe (*Bourkii* species group) innerhalb der Gattung *Neophema*, und Boetticher (1943, 1959) folgte dem Vorschlag von Matthews (1912, zitiert nach Boetticher 1943; 1927) und bildete eine eigene Gattung *Neopsephotus*. Die übrigen 6 *Neophema* spp. wurden von Cain (1955) in zwei Arten-Gruppen eingeteilt, nämlich die „*Chrysogaster* species group“ (*N.chrysogaster*, *N.chrysostomus*, *N.elegans*, *N.petrophila*) und die „*Pulchella* species group“ (*N.pulchella*, *N.splendida*).

Neophema und *Neopsephotus* unterscheiden sich gemeinsam von den übrigen Platycercini durch die ursprüngliche Konfiguration der Choanenregion und durch das Fehlen der paarigen Zungendrüse, deren spezifische Reduktion ein abgeleitetes Merkmal darstellt, das aber von beiden Genera auch unabhängig erworben sein könnte. Die Unterzungen- und Unterkieferdrüse kennzeichnen sie als Samenspezialisten (s. 5.1.3.; 5.2.1.). Während sie nun in der Zungenstruktur völlig miteinander übereinstimmen (Tab. 7), unterscheiden sie sich am Unterschnabel aufgrund des Ausschnitts des Dillenwinkels und der relativen Länge des rhamphothekenfreien Abschnitts (Tab. 5) und differieren klar in allen Merkmalen am Gaumen, außer in der Choanenregion (Tab. 4).

Nach Abwägen aller hier berücksichtigter Merkmale, unter Einbezug des Carotidenverlaufs, ergibt sich der Schluß, daß sich *Neopsephotus* und *Neophema* vergleichsweise früh von den übrigen Platycercini (excl. *Melopsittacus*), wahrscheinlich unabhängig voneinander, gelöst haben. Denn im Gegensatz zu *Neopsephotus* weist *Neophema* bereits abgeleitete, Platycercini-typische Merkmale auf (vergl. Feilkerben, Gaumenlappen, s. 5.1.1.), so daß *Neopsephotus* die früher vom Hauptstamm abgespaltene Form repräsentieren dürfte. Der *Neophema*-Zweig hingegen scheint sich wiederum in zwei Gruppen aufgeteilt zu haben, wovon die „*Pulchella-Splendida*-Gruppe“ mit der stärker reduzierten Verbindungshaut als die abgeleitete betrachtet werden kann (s. 4.3.4.5.).

In Anbetracht dessen, daß *Neopsephotus bourkii* (Gould) sich in mehreren, komplexen Merkmalen deutlich von *Neophema* unterscheidet, scheint es angebracht, ihn in einer eigenen Gattung zu belassen.

Psephotus

Psephotus haematogaster (Gould) wurde von Mathews (1912, zitiert nach Condon 1941), Peters (1937), Condon (1941), Boetticher (1959) und Smith (1975) aufgrund der abweichenden Schwingenformel in eine eigene Gattung *Northiella* gestellt. Condon (1941) vermutete sogar eine nähere Verwandtschaft zu *Barnardius*. Cain (1955) hingegen unterschied nur noch zwei Artengruppen, nämlich die „*Haematogaster* species group“ (*P.haematogaster*) und die „*Haematonotus* species group“ (*P.haematonotus*, *P.varius*, *P.chrysopterygius*), und Forshaw (1969, 1973), Immelmann (1972), Holyoak (1973) faßten alle vier Arten unter dem Genus *Psephotus* zusammen. Wie die meisten Platycercini (excl. *Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophema*) zeigt *Psephotus* das abgeleitete A-2s Carotidenmuster (Glenny 1957).

In den hier untersuchten Merkmalen nimmt *Psephotus* eine Zwischenstellung zwischen *Neophema* und *Barnardius* bzw. *Platycercus* ein. Das Gaumenleistenmuster ist von demjenigen von *Neophema* ableitbar (s. 4.3.4.5.). Verbindungshaut, Limen und unpaarer Gaumen weisen in die Richtung von *Barnardius* und *Platycercus*, und die Choanenregion zeigt eine intermediäre Ausbildung zwischen diesen und *Neophema* (Tab. 4). An der Zunge ist die Lage der paarigen Zungendrüsenumündungen spezifisch, d.h. sowohl von *Neophema* als auch von *Platycercus* verschieden (Tab. 7). Die Unterkieferdrüsen charakterisieren den Samenspezialisten (s. 5.1.3.; 5.2.1.). Am Unterschnabel zeigt er die Merkmale der größeren Genera (Tab. 5).

Psephotus scheint also gegenüber *Neophema* eine abgeleitete Gattung der Platycercini darzustellen. *P.haematogaster* unterscheidet sich anhand des Schnabel-Zungen-Komplexes nur in der Schnabelgröße und der stärkeren Ausprägung des Zahns von den anderen Arten. Im Vergleich zu ihm weicht *P.haematonotus* wegen des flacheren, zahnlosen Schnabels und des kürzeren unpaaren

Gaumens stärker von den congenerischen Arten ab. Deshalb rechtfertigt es sich auch aufgrund der vorliegenden Ergebnisse nicht, für *Psephotus haematogaster* eine eigene Gattung zu bilden.

Lathamus

Die systematische Stellung von *Lathamus* ist immer wieder wegen seiner eigenartigen Lebensweise und Färbung in Frage gestellt worden. Von Finsch (1867), Peters (1937), Boetticher (1959), Holyoak (1973) wurde er den Loriinae zugeordnet. Forbes (1879), Reichenow (1881), Salvadori (1891), Thompson (1899), Berlioz (1941), Verheyen (1956), Brereton (1963), Immelmann (1972), Forshaw (1969, 1973), Smith (1975) rechneten ihn jedoch zu den Platycercini. Brereton (1963) vermutete sogar eine nahe Beziehung zu *Cyanoramphus*. *Lathamus* wurde aber weder von Condon (1941) noch von Cain (1955) in die Revision der Platycercini einbezogen. Im Freiland-Verhalten zeigt *Lathamus* Ähnlichkeiten sowohl zu den Loriinae als auch zu den Platycercini (Hindwood & Sharland 1964). Wie bei den

Tabelle 23: *Lathamus*: Merkmalsvergleich mit den Platycercini und Loriinae

| Merkmale | spezifische Ausbildung | ähnlich Platycercini | ähnlich Loriinae* |
|--|------------------------|----------------------|-------------------|
| Feilkerben | | + | |
| Quervorsprung | | + | |
| Gaumenplatte | | + | |
| Verbindungshaut | | + | |
| Limben | + | | |
| Form des unpaaren Gaumens | | + | |
| Oberfläche des unpaaren Gaumens | + | | |
| Gaumenlappen | | + | |
| Choanenregion | + | | |
| Form des Unterschnabels | | + | |
| Schleimhaut der Zungenunterseite | + | | |
| Nagel | + | + | |
| Ausdehnung der Unterzungendrüse | | | + |
| Gestalt der Zungenspitzenoberfläche | + | | + |
| Schleimhaut des Zungenrückens | + | | |
| Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen | | + | |
| Caudaler Abschnitt der Zungenflügel | + | | + |
| Lage der Unterkieferdrüse am Zungenkörper | | | + |
| Ausdehnung der Unterkieferdrüse | | | + |
| Anzahl Mündungen der Unterkieferdrüse | + | | |
| Larynxplatte | | + | |
| Zungenbein (Mivart 1896) | | + | |
| Carotidenverlauf (Glenny 1957) | | + | |
| Trinken | | + | |

* vergl. auch Tab. 15

anderen Platycercini (excl. *Melopsittacus*) und im Gegensatz zu den Loriinae ist am Zungenbein kein Parahyalbogen ausgebildet (Mivart 1896). *Lathamus* zeigt den abgeleiteten A-2s Carotidenverlauf (Glenny 1957).

In den Merkmalen Limen, unpaarer Gaumen, Choanenregion und Zunge unterscheidet sich *Lathamus* von den anderen Platycercini (Tab. 4, 7); aber gerade diese Merkmalsausprägungen sind in Anpassung an seine Ernährung mit Pollen adaptiv umgestaltet und konvergent zu den ebenfalls auf Pollen spezialisierten Loriinae entwickelt worden (s. 5.2.3.; Tab. 15, 23). Hingegen sind die Gaumenlappen und die Merkmale am Horngaumen und am Unterschnabel in Platycercini-typischer Weise ausgebildet (Tab. 4, 5, 23) und zeigen somit Körnerfresser-Adaptationen. Dies hängt sicher zumindest teilweise auch mit der im Vergleich zu den Loriinae ausgeprägteren Granivorie zusammen; und wie Güntert & Ziswiler (1972) zeigen konnten, weist auch der Verdauungstrakt, im Gegensatz zu demjenigen der Loriinae, keine Anpassungserscheinungen an die Pollennahrung auf. Die Trinkmethode von *Lathamus* entspricht derjenigen der übrigen Psittacinae und unterscheidet sich grundlegend von derjenigen der Loriinae (Tab. 16).

Das Gaumenleistenmuster auf der Gaumenplatte weist nun *Lathamus* eindeutig in die Platycercini-Verwandtschaft, und zwar wahrscheinlich in die Nähe einer *Psephotus*-ähnlichen Form und nicht der *Barnardius-Platycercus-Cyanoramphus*-Gruppe (Tab. 4, Abb. 35).

Purpureicephalus

Purpureicephalus fällt durch seinen stark verlängerten Schnabel und seine einzigartige Färbung unter den Platycercini auf. Seine beschränkte geographische Verbreitung im Südwesten Australiens, die für eine australische Gattung einzigartig ist, weist darauf hin, daß es sich um ein Relikt einer früher weiter verbreiteten Formen-Gruppe handelt (Serventy & Whittell 1967). Nach Finsch (1867), Reichenow (1881), Salvadori (1891), Boetticher (1959), Serventy & Whittell (1967) steht er den Gattungen *Platycercus* und *Barnardius* nahe. Cain (1955) hat ihn in die Gattung *Eunymphicus* einbezogen. Condon (1941) postulierte aber eine unabhängige Entwicklung von *Purpureicephalus* aus dem ursprünglichen Platycercinen-Stamm.

In der Konfiguration der Ohrregion am Schädel (auditory region) gleicht er *Psephotus* und *Barnardius* und unterscheidet sich von *Platycercus*. Der lange Schnabel wird als Adaptation an die Ernährung mit *Eucalyptus calophylla*-Samen gedeutet (Forshaw 1969). Dieser spezialisierte Schnabelbau erlaubt aber trotzdem die Ernährung mit anderen Samenarten und Früchten.

In den meisten Merkmalen des Nahrungsaufnahmeapparates stimmt *Purpureicephalus* mit den übrigen Platycercini (excl. *Neophema*, *Neopsephotus*, *Melopsittacus*) überein (Tab. 4, 5, 7). Einzelne spezifische Merkmale, wie die Vermehrung

der Gaumenleisten und die Verlängerung der Unterzungendrüse, sind als Folgeerscheinungen der starken Verlängerung des Schnabels und des Zungenkörpers zu verstehen. Das Verteilungsmuster der Gaumenleisten weist darauf hin, daß sich *Purpureicephalus* unabhängig von *Platycercus* und *Barnardius* vom gemeinsamen Stamm entwickelt hat (s. 4.3.4.5.; Tab. 4; Abb. 35).

Nicht völlig klar ist aber die Bedeutung des verlängerten Schnabels und des langen, weit nach caudal reichenden Unterkieferdrüsenkörpers. Beide Merkmale treten im allgemeinen im Zusammenhang mit einer vorwiegend nicht-granivoren Ernährung auf. Da ein langer Schnabel mechanisch ungünstiger gebaut ist für die Samenbearbeitung, ist es umso bemerkenswerter, daß anscheinend in Verbindung mit der Granivorie diese Spezialisationsrichtung eingeschlagen worden ist. Folgende Hypothese wäre denkbar: *Purpureicephalus* stellt den Rest einer früher weitverbreiteten, fructivoren oder wurzelfressenden, langschnäbligen Form dar und hat sekundär seinen Schnabel für die Gewinnung der *Eucalyptus calophylla*-Samen eingesetzt.

Platycercus und *Barnardius*

Condon (1941) trat aufgrund von Schädel- und Färbungsmerkmalen für die Beibehaltung der Gattung *Barnardius* ein, wie wir sie bei Salvadori (1891) finden und wie sie von Cain (1955), Forshaw (1969, 1973) und Immelmann (1972) anerkannt wurde. Hingegen haben Peters (1937) und Boetticher (1959) alle Formen in der Gattung *Platycercus* vereinigt. *Platycercus* unterscheidet sich in der Konfiguration der Ohrregion am Schädel (auditory region) von den anderen Platycercini (Thompson 1899, Condon 1941) (vergl. aber *Cyanoramphus*, *Eunymphicus*).

Platycercus und *Barnardius* zeichnen sich gemeinsam gegenüber den bisher behandelten Gattungen durch das besondere Gaumenleistenmuster aus und auch durch den relativ längeren unpaaren Choanenabschnitt, beides abgeleitete Merkmale (s. 4.3.4.5.; Tab. 4; Abb. 35, 37). Sie unterscheiden sich in der Schnabelgröße, in der Ausprägung des Ausschnitts am Dillenwinkel und in der relativen Länge des rhamphothekenfreien Abschnitts auf der Unterkiefersymphyse (Tab. 5). Die Unterkieferdrüse kennzeichnet beide Gattungen als weniger exklusive Samenspezialisten im Vergleich zu *Psephotus*, *Neophema*, *Neopsephotus* und *Melopsittacus*.

Cyanoramphus

Cyanoramphus zeigt eine weite insuläre Verbreitung, die heute von Neuseeland und seinen umliegenden Inseln bis Neukaledonien reicht. Condon (1941), Verheyen (1956) und Holyoak (1973) stellten in der Konfiguration der Ohrregion (auditory region) Ähnlichkeiten zwischen *Cyanoramphus* und *Platycercus* fest. *Cyanoramphus* zeigt in vielen Merkmalen starke Affinitäten zu *Eunymphicus* (s. dort).

Cyanoramphus stimmt in fast allen hier berücksichtigten Merkmalen mit *Platycercus* überein, außer in der Schnabelgröße und in den größenabhängigen Unterschnabelmerkmalen (s. 4.3.4.2.), sowie in der reduzierten Anzahl der Gaumenleisten (Tab. 4, Abb. 35). Wegen seiner weiten Verbreitung auf Inseln, die sehr verschiedene Biotope darstellen können, variieren einzelne adaptive Merkmale, wie die Unterkieferdrüse (s. 4.3.4.5.).

Aufgrund des Gaumenleistenmusters und der Konfiguration der Ohrregion ist *Cyanoramphus* wahrscheinlich von einer *Platycercus*-ähnlichen Form abzuleiten.

Eunymphicus

Diese auf Neukaledonien und die Loyalitätsinseln beschränkte Gattung weist starke Affinitäten zu *Cyanoramphus* auf (Reichenow 1881, Salvadori 1891, Peters 1937, Boetticher 1957, Forshaw 1973, Holyoak 1973, Smith 1975). Cain (1955) glaubte sie nahe verwandt mit *Purpureicephalus*. Thompson (1899) beobachtete Ähnlichkeiten in der Konfiguration der Ohrregion (auditory region) zwischen *Eunymphicus* und *Platycercus* (*Cyanoramphus* fehlt in seiner Untersuchung), zum selben Ergebnis kam Holyoak (1973), der die Ohrregion aller drei Arten untersuchte. Brereton (1963) sah eine enge Verwandtschaft zu *Platycercus*. Finsch (1867) reihte *Eunymphicus* zwischen *Prosopeia* und *Alisterus* ein, wobei er eine nahe Beziehung zwischen den ersten beiden Genera vermutete.

An Gaumen und Unterschnabel stimmt *Eunymphicus* weitgehend mit *Cyanoramphus* überein (Tab. 4, 5), nur das Gaumenleistenmuster zeigt weitere Reduktionserscheinungen (s. 4.3.4.5.; Abb. 35). An der Zunge steht der im Vergleich zu den anderen *Platycercini* kürzere Schleimhautrand apikal des Nagels und die längere Unterkieferdrüse mit der ausgeprägteren Fructivorie im Zusammenhang (Tab. 6, 7; s. 5.2.2.).

Eunymphicus ist wahrscheinlich aus einer *Cyanoramphus*-ähnlichen Form entstanden.

Prosopeia

Die nur auf Fidschi vorkommende Gattung wurde von Finsch (1867), Reichenow (1881), Thompson (1899), Verheyen (1956), Forshaw (1973) mit *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* zu den *Platycercini* gezählt; zu den *Psittaculini* gerechnet wurden diese Gattungen hingegen von Salvadori (1891), Boetticher (1959), Smith (1975). Finsch (1867) sah jedoch eine nahe Beziehung von *Prosopeia* zu *Eunymphicus*. *Prosopeia* unterscheidet sich von *Aprosmictus*, *Alisterus*, *Polytelis* durch das abgeleitete A-2s Carotidenmuster (Glenny 1957, Brereton 1963, Smith 1975) und gleicht darin den meisten *Platycercini*, so daß auch aus diesem Grund Amadon (1942) für *Prosopeia* und *Alisterus* die Trennung mindestens auf Gattungsebene verlangte.

Tabelle 24: *Prosopeia*, *Polytelis*, *Alisterus*, *Aprosmictus*;
 Merkmalsvergleich mit den Platycercini und Psittaculini.

Plat = ähnlich Platycercini

Psitt = ähnlich Psittaculini

spez = spezifische Ausbildung

| Merkmale | <i>Prosopeia</i> | | | <i>Polytelis</i> | | | <i>Alisterus</i> , <i>Aprosmictus</i> | | |
|---|------------------|-------|------|------------------|-------|------|--|-------|------|
| | Plat | Psitt | spez | Plat | Psitt | spez | Plat | Psitt | spez |
| Gaumenleisten | + | | + | | + | | | + | |
| Limen | + | + | | | | + | + | + | |
| unpaarer Gaumen | + | | | | + | | | + | |
| Gaumenlappen | + | | | | | + | | | + |
| unpaarer Abschnitt der Choanenregion | + | | | | + | | | + | |
| ventrale Mündungen der Choanendrüse | + | | | | | + | | | + |
| Schleimhaut der Zungenunterseite | + | | | | + | | | + | |
| Schleimhaut des Zungenrückens | + | | | | + | | | + | |
| caudaler Abschnitt der Zungenflügel | + | | | | + | + | | + | |
| Anzahl Mündungen der Unterkiefer- drüsen | | | + | | + | + | | + | |
| Anzahl Mündungen der unpaaren Zungendrüse | | | + | + | + | | + | + | |
| Carotidenverlauf (Glenny 1957, Brereton 1963) | + | | | | + | | | + | |
| Schädelmorphologie (Thompson 1899) | + | | | + | | | + | | |

Prosopeia stimmt, im Gegensatz zu *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* (Tab. 24), in den Merkmalen am Gaumen, am Unterschnabel und an der Zunge weitgehend mit *Eunymphicus* überein (Tab. 4, 5, 7). Das Gaumenleistenmuster ist zwar stark reduziert, aber von demjenigen von *Eunymphicus* (evtl. auch von *Cyanoramphus* oder sogar von *Platycercus*) abzuleiten (s. 4.3.4.5.; Abb. 35). Die längere Unterkieferdrüse und der schmale Schleimhautrand apikal vom Nagel steht im Zusammenhang mit der ausgeprägteren Fructivorie (s. 5.2.2.). Auch der Vergleich von Gefiedermerkmalen läßt eine Verwandtschaft zwischen *Prosopeia* und *Eunymphicus* wahrscheinlicher erscheinen als eine zwischen *Prosopeia* und *Alisterus*.

Prosopeia kann von einem *Eunymphicus*-*Cyanoramphus*-ähnlichen Stamm abgeleitet werden und hat sich in Anpassung an die Waldbiotope von Fidschi zu einer eher fructivoren Form entwickelt.

5.4.3.2. Psittaculini

Auch die Psittaculini zeigen inter- oder sogar intragenerisch unterschiedliche Merkmalsausprägungen an bestimmten Strukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes, die sich manchmal voneinander ableiten lassen. Die Extremformen können, wie bei den Platycercini, durch Formen intermediärer Merkmalskombinationen miteinander verbunden werden.

Agapornis

Als einzige Gattung der Psittaculini ist *Agapornis* endemisch für Afrika. Meist wurde sie in die Nähe von *Bolbopsittacus* und *Psittinus* (Reichenow 1881, Salvadori 1891, Peters 1937, Moreau 1948, Verheyen 1956, Brereton 1963) oder von *Psittacula* (Boetticher 1959) gestellt. Eine nähere Verwandtschaft zu *Loriculus* wurde von Finsch (1867), Salvadori (1891), Peters (1937), Moreau (1948), Dilger (1960), Brereton (1963), Smith (1975) angenommen (vergl. Loriculinae). Thompson (1899) zufolge weicht *Agapornis* in den Schädelmerkmalen stark von den übrigen Psittaculini ab. Innerhalb der Gattung kann eine ursprüngliche Gruppe (*A. cana*, *A. pullaria*, *A. taranta*) und eine evoluierte Gruppe (*A. personata* ssp.) unterschieden werden; *A. roseicollis* nimmt eine Übergangstellung ein (Moreau 1948, Dilger 1960). Moreau sah eine besonders enge Beziehung zwischen *A. pullaria* und *A. taranta*. Aufgrund des Verhaltens betrachtete Hampe (1957) *A. pullaria* als ziemlich aberrant von den übrigen *Agapornis*-Arten und sah größere Ähnlichkeiten zwischen *A. cana* und *A. taranta*.

Die Gattung *Agapornis* ist durch mehrere Tribus-charakterisierende Merkmale mit den übrigen Psittaculini verbunden: Gaumenleistenmuster, Form des unpaaren Gaumens, lateraler Ansatz des caudalen Abschnitts der Zungenflügel (Tab. 22). Sie unterscheidet sich aber von ihnen durch gattungsspezifische Merkmale:

Tabelle 2.5: *Agapornis*: Merkmale am Gaumen zur Diagnostizierung der Arten

| | <i>Agapornis cana</i> | <i>Agapornis pullaria</i> | <i>Agapornis taranta</i> | <i>Agapornis roseicollis</i> | <i>Agapornis personata</i> spp. |
|--|-----------------------|--|--|--|--|
| Feilkerben | | querverlaufend | gewinkelt | caudal quer-verlaufend, apikal gewinkelt | gebogen — gewinkelt |
| Feilkerbenabstand, in mm | 0,3—0,4 | | | | |
| Lage der caudalen Gaumenleisten, in Bruchteilen der Gaumenplatte | 1/3 | 1/4 | 1/3 | 1/3 | 1/3 |
| Anzahl der apikalen Gaumenleisten | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 (evtl. 2—4) |
| Verlauf der apikalen Gaumenleisten | schwach gewinkelt | gewinkelt | | | vordere: gebogen hintere: querverlaufend oder schwach gebogen |
| Limen | 5—7 Papillen | ca. 7 Papillen, abgerundet, schwach ausgeprägt | meist ohne Papillen; selten Andeutungen einzelner Papillen | | |

Tabelle 26: *Agapornis*: Merkmale am Unterschnabel und an der Zunge zur Diagnostizierung der Arten

| | <i>Agapornis cana</i> | <i>Agapornis pullaria</i> | <i>Agapornis taranta</i> | <i>Agapornis roseicollis</i> | <i>Agapornis personata</i> sspp. |
|---|--------------------------------------|---------------------------|--------------------------|------------------------------|----------------------------------|
| Unterschnabel: Frontal- und Seitenfläche | fast rechtwinklig zueinander stehend | rund | | | |
| Ausschnitt des Diphthongwinkels | sehr flach | deutlich | sehr flach | | |
| rhamphothekenfreier Abschnitt, in Bruchteilen der Unterschnabellänge | 1/3 | 1/5 | 1/3 | 1/3 | 1/3 |
| Ausschnitt zwischen Unterschnabelschneide und Seitenrand | deutlich | schwach | | | deutlich |
| Schleimhautrand an Zungenspitzenunterseite, in Bruchteilen der Nagellänge | 1/2 | 1/3 | 1/2 | 1/2 | 1/2, selten 1/3 |
| Mündungen der paarigen Zungendrüse | etwas medial | lateral | | etwas medial | |
| Anzahl Mündungen Unterkieferdrüse (Tab. 10) | 1 | 3 | 1 | 1 bis 2 | 1 bis 2 |
| caudaler Rand der Unterkieferdrüse bis | Anfang Larynxspalte | Ende Larynxspalte | | | 1/3 bis 1/2 Larynxspalte |

Schleimhaut der Zungenunterseite mit verstreuten Papillen, Form der Gaumenlappen, Querrinnenstruktur auf dem Zungenrücken, sowie die sehr kurze Unterzungendrüse, die wahrscheinlich auch mit der granivoren Ernährungsweise zusammenhängt (Tab. 8, 9, 11). Die primitive Konfiguration der Choanenregion dagegen ist auch noch bei *Prioniturus* zu finden (s. 4.3.5.5.; Abb. 37).

Innerhalb der Gattung ist eine starke Radiation der Merkmale am Schnabel-Zungen-Komplex zu beobachten (vergl. Tab. 25, 26). *A. pullaria*, *A. cana* und *A. taranta* können aufgrund des als ursprünglich gewerteten, bei allen übrigen Psittaculini vorhandenen Gaumenleistenmusters von den beiden anderen Arten der Gattung unterschieden werden. *A. pullaria* und *A. cana* wiederum zeigen als einzige Psittaculini querverlaufende Feilkerben, ein Merkmal, das als ursprünglich zu werten ist (s. 5.1.1.).

A. pullaria besitzt mehrere Merkmale, die denjenigen der anderen Psittaculini gleichen, und durch die sie eine Sonderstellung innerhalb ihrer Gattung einnimmt, so z.B. die etwas weiter hinten gelegene caudale Gaumenleiste, der kürzere Schleimhautrand vor dem Nagel, die laterale Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen, der deutlichere Ausschnitt des Dillenwinkels und der kürzere rhamphothekenfreie Abschnitt auf der Unterkiefersymphyse, sowie die längere Unterkieferdrüse (Tab. 25, 26). Das letzte Merkmal weist im allgemeinen auf eine Tendenz zu nicht-granivorer Ernährung hin. Da aber *A. pullaria* in ihrer Ernährungsweise nicht von den anderen *Agapornis*-Spezies abzuweichen scheint, könnte es sich hier um ein mit den Psittaculini gemeinsames, für die Gattung ursprüngliches Merkmal handeln.

A. cana besitzt mit den anderen *Agapornis* spp. (excl. *A. pullaria*) mehrere gemeinsame Merkmale (Tab. 25, 26), die jedoch wahrscheinlich keine Bedeutung als Verwandtschaftskriterien haben. Außerdem zeichnet sie sich durch den fast eckigen Unterschnabel, die deutlichen Papillen auf dem Limen und die schwach gewinkelte apikale Gaumenleiste aus. Die sehr kurze Unterzungendrüse und Unterkieferdrüse mit nur einer Mündung stehen mit ihrer ausgeprägten Granivorie im Zusammenhang.

A. taranta stimmt mit *A. pullaria* in der Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüse und in der Ausdehnung der Unterkieferdrüse überein, aber nicht in deren Mündungsanzahl. In den Merkmalen des Limen und des Unterschnabels gleicht sie *A. roseicollis* und *A. personata*.

A. personata unterscheidet sich von *A. taranta* in der Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen, in der Größe der Unterkieferdrüse und im Gaumenleistenmuster.

A. roseicollis stimmt in den meisten Merkmalen, mit Ausnahme der Feilkerben und des Gaumenleistenmusters, mit *A. personata* überein. Dadurch nimmt sie eine Übergangstellung zwischen *A. personata* einerseits und *A. pullaria*, *A. cana* und *A. taranta* andererseits ein (Abb. 36).

Aus der Analyse der morphologischen Merkmale am Schnabel-Zungen-Komplex lassen sich folgende Schlüsse hinsichtlich der evolutiven Differenzierung der *Agapornis*-Gruppe ziehen: *Agapornis* muß sich sehr früh vom Psittaculini-Stamm gelöst haben (vergl. querverlaufende Feilkerben, primitive Choanenregion). *A. pullaria* und *A. cana* sind als besonders ursprüngliche Formen zu betrachten; während aber *A. pullaria* noch mehrere gemeinsame Merkmale mit anderen Psittaculini aufweist und deshalb der Stammform nahe stehen dürfte, hat sich *A. cana*, wahrscheinlich unabhängig von den anderen Arten, zu einem extremen Samenspezialisten entwickelt. *A. taranta* und *A. roseicollis* sind möglicherweise selbständig aus einer ursprünglichen, vielleicht *pullaria*-ähnlichen Form hervorgegangen. *A. personata* repräsentiert die am stärksten abgeleitete Form der Gattung (s. 5.2.1.).

Innerhalb der Gattung *Agapornis* ist es also möglich, aufgrund von morphologischen Merkmalen am Schnabel-Zungen-Komplex, von Gefiedermerkmalen, von zoogeographischen und ethologischen Merkmalen, d.h. aufgrund mehrerer voneinander unabhängiger Merkmalskomplexe, mit übereinstimmendem Ergebnis primitive von abgeleiteten Formen zu unterscheiden.

Prioniturus

Diese Gattung wird durch die charakteristische Spatelform der mittleren Schwanzfedern gekennzeichnet. Forshaw (1973) betrachtete *Prioniturus* als näher verwandt zu *Geoffroyus*, in dessen Nähe ihn auch die meisten Autoren gestellt haben. Verheyen (1956) und Smith (1975) sahen aber engere Beziehungen zu *Psittacula*, *Tanygnathus* und *Mascarinus*. Die Schädelmorphologie ist bisher nicht untersucht worden.

Von den anderen Psittaculini unterscheidet er sich durch die ursprüngliche Konfiguration der Choanenregion (s. 4.3.5.5.; Abb. 37) und die mediane Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen; beide Merkmale sind auch bei *Agapornis* vorhanden (Tab. 8. 11). Mit *Psittacula* und *Geoffroyus* hat er die strukturlose Zungenrückenschleimhaut gemeinsam, was ebenfalls ein ursprüngliches Merkmal ist (s. 5.1.3.). Die unpaare Zungendrüse gleicht mit ihren zahlreichen Mündungen derjenigen von *Geoffroyus*. Der Unterschnabel und die Gaumenlappen stellen jedoch spezifische Merkmale dar (Tab. 9). Während *P. luconensis* in der Größe der Unterkieferdrüse den anderen Psittaculini gleicht, zeichnet sich *P. platurus* durch eine stark verlängerte Drüse aus, was im Zusammenhang mit der ausgesprochen fructivoren Ernährung zu stehen scheint.

Prioniturus muß sich früh vom Stamm der übrigen Psittaculini gelöst und eine selbständige Entwicklung eingeschlagen haben. Unter den hier bearbeiteten Psittaculini nimmt er eine isolierte Stellung ein; gewisse Ähnlichkeiten sind am ehesten zu *Geoffroyus* erkennbar. Wahrscheinlich hat innerhalb des Genus eine ernährungsadaptive Radiation stattgefunden.

Geoffroyus

Thompson (1899) stellte eine große Ähnlichkeit in den Schädelmerkmalen zwischen *Geoffroyus* und *Eclectus* fest. Er erwähnte jedoch gleichzeitig mehrere Unterschiede, die er als geringfügig, aber doch als bemerkenswert für nah verwandte Gattungen erachtete. Eine nähere Beziehung zu *Eclectus* sahen auch Verheyen (1956) und Smith (1975).

Geoffroyus besitzt wie die meisten Psittaculini einen langen unpaaren Choanenabschnitt, aber die zahlreichen ventralen Choanendrüsenmündungen weisen auf einen primitiven Zustand hin (s. 5.1.1.). Er gleicht *Psittacula* in den mäßig entwickelten Gaumenlappen und *Prioniturus* in der größeren Mündungsanzahl der unpaaren Zungendrüse. Die strukturlose Zungenrückenschleimhaut, ein ursprüngliches Merkmal (s. 5.1.3.), hat er mit beiden Genera gemeinsam (vergl. Tab. 8, 11). Die langen, vielmündigen Unterkieferdrüsen stehen wahrscheinlich im Zusammenhang mit seiner ausgeprägteren Fructivorie.

In Anbetracht der Gaumen- und Zungenmerkmale nimmt *Geoffroyus* eine Zwischenstellung zwischen *Prioniturus* und *Psittacula* ein, wobei er *Psittacula* näher stehen dürfte. Zu *Eclectus* sind die Beziehungen wahrscheinlich weniger eng als sie bisher angenommen wurden.

Psittacula

Verheyen (1956) und Smith (1975) sahen engere Beziehungen zu *Prioniturus*, *Mascarinus* und *Tanygnathus*. Thompson (1899) bemerkte, daß *Psittacula* im Schädelbau *Tanygnathus* gleicht. Forshaw (1973) vermutete eine nahe Verwandtschaft zwischen *Psittacula*, *Tanygnathus*, *Eclectus* und *Psittichas*.

In den hier bearbeiteten Merkmalen scheint die Gattung *Psittacula* trotz beträchtlicher Größenunterschiede im Körper und Schnabel homogener zu sein als die meisten anderen Genera der Psittaculini.

Die als abgeleitet gewertete Konfiguration der Choanenregion gleicht derjenigen von *Eclectus* und *Tanygnathus megalorhynchus*. Die Gaumenlappen ähneln denjenigen von *Geoffroyus*, hingegen ist im Vergleich mit diesem die Anzahl der Mündungen der unpaaren Zungendrüse stark vermindert. Die als primitiv gewertete, strukturlose Schleimhaut des Zungenrückens ist ein gemeinsames Merkmal mit *Geoffroyus* und *Prioniturus*. Die Unterkieferdrüsengröße steht zwischen derjenigen von *Eclectus*, *Tanygnathus* und *Geoffroyus* (Tab. 10, 11) und weist auf eine eher fructivore Ernährung hin.

Aufgrund der hier untersuchten Merkmale scheint *Psittacula* eine Zwischenstellung zwischen *Tanygnathus* und *Geoffroyus* einzunehmen.

Tanygnathus

Finsch (1867) vereinigte *Tanygnathus* mit der Gattung *Eclectus*. Berlioz (1941) stellte für beide Gattungen gemeinsame, spezifische Merkmale an der Maxille fest. Nach Thompson (1899) bestehen in der Schädelmorphologie gewisse Ähnlichkeiten zu *Eclectus*, in viel stärkerem Maß jedoch zu *Psittacula*. Verheyen (1956) und Smith (1975) postulierten eine engere Beziehung zwischen *Tanygnathus*, *Psittacula*, *Prioniturus* und *Mascarinus*.

Tanygnathus ist bezüglich der hier berücksichtigten Merkmale eine heterogene Gattung, so sind die ventralen Choanendrüsenmündungen am unpaaren Choanenabschnitt in unterschiedlichem Maße reduziert (Tab. 8), der Psittaculintypische unpaare Gaumen ist bei *T.sumatranus* verlängert, und die charakteristische Rinnestruktur auf dem Zungenrücken zeigt bei *T.megalorhynchus* bereits Andeutungen einer Pflastersteinstruktur. Die Gaumenlappen sind bei *T.megalorhynchus* stärker reduziert, ähnlich wie bei *Eclectus*.

Die Gattung *Tanygnathus* vereinigt Arten in sich, die Beziehungen zu *Eclectus* und *Aprosmictus*, *Alisterus*, *Polytelis* einerseits, aber auch zu *Psittacula* andererseits zeigen.

Eclectus

Im allgemeinen wurde *Eclectus* in die Nähe von *Geoffroyus* gesetzt (Reichenow 1881, Salvadori 1891, Peters 1937, Forshaw 1973, Smith 1975). Thompson (1899) bemerkte Ähnlichkeiten im Schädelbau zu *Geoffroyus* und *Coracopsis*. Finsch (1867) vereinigte *Eclectus* und *Tanygnathus* im selben Genus. Berlioz (1941) wies auf mehrere Übereinstimmungen im Schädelbau von *Eclectus* und *Tanygnathus* hin.

In den Gaumenlappen und im unpaaren Abschnitt der Choanenregion zeigt *Eclectus* am meisten Ähnlichkeit zu *Tanygnathus megalorhynchus*.

Aprosmictus, *Alisterus*, *Polytelis*

Die verschiedenen Zuordnungsvorschläge für diese Gattungs-Gruppe und ihre Beziehung zu *Prosopeia* wurden im Abschnitt über die letztere (s. 5.4.3.1.) zusammengefaßt. Cain (1955) und Immelmann (1972) wiesen auf mehrere Ähnlichkeiten zwischen *Polytelis* und den Platycercini hin. Durch diese Merkmale wurden auch viele Autoren dazu bewogen, *Polytelis* und die als nahverwandt betrachteten *Alisterus* und *Aprosmictus* zu den Platycercini zu zählen. Alle 3 Arten zeigen wie die übrigen Psittaculini den ursprünglichen A-1 Carotidenverlauf (Glenny 1957).

Im Gegensatz zu *Prosopeia* sind *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* den Psittaculini zuzuordnen (vergl. auch Tab. 24) und zeichnen sich durch mehrere gemeinsame Merkmale aus: Tendenz zum Querverlauf der apikalen Gaumenleiste, größere Gaumenlappen, langer, unpaarer Choanenabschnitt ohne ventrale Choanendrüsenmündungen und stets deutlicher Ausschnitt am Dillenwinkel (Tab. 8, 9). Durch die charakteristische Pflastersteinstruktur zeigen sie Affinitäten zu *Ecleetus* (Tab. 11) und somit auch zu *Tanygnathus* (s. 4.3.5.5.; 5.1.3.). Während *Polytelis anthoepplus* und *P.swainsonii* in mehreren zusätzlichen Merkmalen mit *Alisterus*, aber vor allem mit *Aprosmictus* übereinstimmen (Tab. 8, 9), hebt sich *P.alexandrae* durch spezifische Merkmale hervor, nämlich durch das papillenbesetzte Limen, die stark vergößerten Gaumenlappen und die stark verkürzten Unterkieferdrüsen mit der verringerten Mündungsanzahl. Die beiden letzten Merkmale stehen mit der ausgeprägten Granivorie in Verbindung (s. 5.2.1.).

Die drei Gattungen dürften von einer *Tanygnathus-Ecleetus*-nahen Form abzuleiten sein, wobei *Polytelis*, und vor allem *Polytelis alexandrae*, sich in Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen in verschiedener Hinsicht (Lebensweise, Gefiedermerkmale) in Konvergenz zu den Platycercini entwickelt hat.

5.4.3.3. Psittacini

Psittacus und *Poicephalus*

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der afrikanischen Gattungen *Psittacus* und *Poicephalus* zueinander und zu den übrigen Psittaci sind unklar. Finsch (1867), Reichenow (1881), Salvadori (1891), Peters (1937), Boetticher (1959) sahen *Psittacus* in der Nähe von *Coracopsis*, *Poicephalus* dagegen eher in der Nähe der südamerikanischen Arten. Verheyen (1956) und Smith (1975) betrachteten *Psittacus* und *Poicephalus* als miteinander näher verwandt. Berlioz (1941) fand für *Poicephalus* Ähnlichkeiten sowohl zu den südamerikanischen Arten wie auch zu *Psittacus* und *Psittacula*. Thompson (1899) konnte anhand der Schädelmerkmale keine Aussagen zur systematischen Stellung der beiden Genera machen. Smith (1975) trennte sie gemeinsam von den übrigen Papageien ab, da er keine überzeugenden Argumente fand, sie irgendeiner anderen Gruppe einzufügen. Die Psittacini zeigen im Gegensatz zu den Psittaculini den abgeleiteten A-2s Carotidenverlauf (Glenny 1957).

Psittacus und *Poicephalus* unterscheiden sich anhand aller morphologischen Strukturen sowohl von den Platycercini als auch von den Psittaculini (Tab. 8, 9, 11); durch mehrere gemeinsame, spezifische Merkmale bilden sie aber eine natürliche Gruppe, die den Platycercini und Psittaculini als eigene Tribus Psittacini innerhalb der Psittacinae gegenübergestellt werden kann (Tab. 22). Sie müssen sich früh vom gemeinsamen Psittacinae-Stamm getrennt haben (vergl. auch primitive Choanenkonfiguration, Abb. 37).

Psittacus und *Poicephalus* zeigen zahlreiche Unterschiede am Schnabel-Zungen-Komplex (Tab. 12), anhand der hier berücksichtigten Merkmale kann jedoch nicht entschieden werden, welche Gattung der gemeinsamen Ursprungsform näher steht.

5.4.4. *Psittrichadinae* ¹⁾

Die Stellung von *Psittrichas fulgidus* (Lesson) ist umstritten. Finsch (1867) sah eine große Ähnlichkeit zu den afrikanischen Papageien, vor allem zu *Psittacus*. Reichenow (1881, 1913) stellte ihn aber in die Nähe von *Nestor*, Salvadori (1891) hingegen mit *Coracopsis* und *Psittacus* in eine eigene Unterfamilie. Peters (1937) setzte ihn in seiner Liste zwischen *Coracopsis* und *Eclectus*. Während Verheyen (1956) eine starke Ähnlichkeit zu *Psittacus* feststellte und Brereton (1963) *Psittrichas* ebenfalls in die Nähe der afrikanischen Papageien brachte, vermutete Forshaw (1973) eine enge Verwandtschaft zu *Eclectus*. Smith (1975) nahm aber eine nahe Verwandtschaft mit den Loriinae an. Demgegenüber betrachtete Thompson (1899) *Psittrichas* aufgrund von Schädelmerkmalen als eine isolierte Form, wie auch Iredale (1956) ihn als Reliktform bezeichnete. Boetticher (1959) sah *Psittrichas* in der Nähe der „Urpapageien“ und postulierte eine eigene Unterfamilie *Psittrichasinae*. Dyck (1977), dessen Arbeit im folgenden Jahr nach Fertigstellung meines Manuskripts unabhängig von meinen Untersuchungen erschien, betrachtete *Psittrichas* als einen Abkömmling eines frühen Seitenzweiges der Psittaci, von dem möglicherweise auch die *Cacatuinae* abstammen. *Psittrichas* weist das abgeleitete Carotidenmuster A-2s auf (Glenny 1957).

Aufgrund meiner Ergebnisse zeigt es sich, daß *Psittrichas* keineswegs einen ursprünglichen Typ repräsentiert, sondern vielmehr eine abgeleitete, spezialisierte Form darstellen muß, die sich aber wahrscheinlich von einer frühen Abspaltung des Psittaci-Stammes entwickelt hat. Die Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und die Bewegungsphysiologie des Fressens und Trinkens sind dermaßen tiefgreifend umgestaltet worden (s. 4.4., Tab. 16, 17, 18, 19), daß für *Psittrichas* eine hohe taxonomische Einstufung und dadurch eine klare Abtrennung von den Psittacinae, denen er bisher zugeordnet worden ist, gerechtfertigt erscheint. Es empfiehlt sich deshalb, *Psittrichas* in einer eigenen Unterfamilie *Psittrichadinae* zu plazieren (vergl. 5.4.5.).

¹⁾ *Psittrichadinae* (vergl. Boetticher 1959) wird vom Genitivstamm von *Psittrichas* abgeleitet nach dem Muster *ψιττρίχας, ἄδος* (Liddell, H. R., & R. Scott: *Greek-English Lexikon*. Oxford, 8th ed. 1897). Herrn John Farrand jr. danke ich für den Hinweis.

aber das Eintragen von Nestmaterial im Gefieder auch bei *Neophema splendida* (Forshaw 1969; Pepper, zitiert nach Immelmann 1972), *Neophema pulchella* (Chaffer & Miller 1946, zitiert nach Forshaw 1969) und möglicherweise auch bei *Forpus passerinus* (Perreau 1909, zitiert nach Smith 1972) beobachtet. Außerdem bestehen innerhalb von *Agapornis* artspezifische Unterschiede im Nestbauverhalten (Hampe 1957, Dilger 1960). Deshalb erscheint dieses Merkmal als Verwandtschaftskriterium nicht sehr überzeugend.

Die Loriculinae unterscheiden sich klar aufgrund aller hier berücksichtigten Merkmale des Schnabel-Zungen-Komplexes und anhand der Trinkmethode von den Psittacinae, und somit auch von den Psittaculini, denen *Agapornis* angehört (Tab. 16, 17, 18, 19). Mit *Psittirichas* sind aber mehrere gemeinsame, exklusive Merkmale festzustellen: Flacher Übergang zwischen Horngaumen und weichem Gaumen, Zungenunterseite, Zungentyp, bei dem die Zungenspitze ohne scharfe Grenze in den Zungenrücken übergeht, Zungenflügel mit stark reduziertem caudalem Abschnitt, tief eingeschnittener Dillenwinkel, Fehlen einer Kinnhöhle und gleiche Trinkmethode (Tab. 27).

Innerhalb der Loriculinae hat aber hinsichtlich der Diät, Trinkmethode und Morphologie eine starke Radiation stattgefunden (s. 4.5.2.; Tab. 13). Außerdem zeigen *L. galgulus* und *L. philippensis* je verschiedene, mit *Psittirichas* exklusiv gemeinsame Merkmale; nämlich *L. galgulus* Schnabelfarbe, Querfalte und Gaumenlappen und *L. philippensis* Nagellänge, unpaare Zungendrüse und fast ausschließlich saugend-pumpende Trinkmethode (Tab. 27).

Aufgrund der Übereinstimmungen in exklusiven Merkmalen ist eine nähere Beziehung zwischen *Psittirichas* und *Loriculus* durchaus in Betracht zu ziehen, zumal eine konvergente Entwicklung im Hinblick auf ein gemeinsames Spezialisationsziel ausgeschlossen werden kann (s. 5.3.). Um aber gesicherte Schlüsse hinsichtlich der systematischen Stellung von *Loriculus* ziehen zu können, muß zuerst die evolutive Differenzierung dieser Gattung anhand umfangreicheren Materials geklärt werden, so daß es sich empfiehlt, sie vorerst in eine eigene Unterfamilie Loriculinae einzuordnen.

5.5. Vergleich mit anderen Systemvorschlägen

Beim Vergleich verschiedener Systemvorschläge (Tab. 28) sind vor allem in der Zuordnung umstrittener Gattungen (*Nymphicus*, *Lathamus*, *Prosopieia*, *Polytelis*, *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Loriculus*, *Psittirichas*) Unterschiede festzustellen. In den Systemvorschlägen von Verheyen (1956) und Smith (1975) werden außerdem die Beziehungen zwischen den Gruppen höherer Kategorien etwas anders beurteilt als in jenen von Salvadori (1891), Peters (1937) und Boetticher (1959).

Der Vorschlag zur Gliederung der Papageien, der auf den hier vorgelegten funktionell-morphologischen Untersuchungen basiert, zeigt außer in der Zuordnung bestimmter, bisher umstrittener Formen gewisse Ähnlichkeiten zu den Systemvorschlägen von Salvadori (1891), Peters (1937) oder Boetticher (1959). Er divergiert aber erheblich von jenen, die Verheyen (1956) und Smith (1975) vorgelegt haben.

Tabelle 28: Vergleich mit anderen Systemvorschlägen

| eigener Vorschlag (s. auch Tab. 1) | Smith 1975 | Boetticher 1959 | Verheyen 1956 | Peters 1937 | Salvadori 1891 |
|---|---|--|--|--|---|
| Cacatuinae (incl. <i>Nymphicus</i>) | Platycercinae Cacatuini (incl. <i>Nymphicus</i>) | Kakatoeinae (excl. <i>Nymphicus</i>) | Kakatoeidae (excl. <i>Nymphicus</i>) | Kakatoeinae (incl. <i>Nymphicus</i>) | Cacatuidae Cacatuinae Calopsittacinae (= <i>Nymphicus</i>) |
| Loriinae (excl. <i>Lathamus</i>) | Loriinae Lorini (excl. <i>Lathamus</i>) | Trichoglossinae Trichoglossini (incl. <i>Lathamus</i>) | Trichoglossidae Trichoglossinae (excl. <i>Lathamus</i>) | Loriinae (incl. <i>Lathamus</i>) | Loriidae (excl. <i>Lathamus</i>) |
| Psittacinae Platycercini <i>Melopsittacus</i> , <i>Neopsephotus</i> , <i>Neophema</i> , <i>Psephotus</i> , <i>Lathamus</i> , <i>Purpureicephalus</i> , <i>Platycercus</i> , <i>Barnardius</i> , <i>Cyanoramphus</i> , <i>Eunymphicus</i> , <i>Prosopaea</i> | Platycercinae Platycercini (excl. <i>Prosopaea</i>) | Psittacinae Platycercini (incl. <i>Nymphicus</i>) (excl. <i>Lathamus</i> , <i>Prosopaea</i>) | Platycercidae Nymphicinae (= <i>Nymphicus</i>) Lathaminae (= <i>Lathamus</i>) Polytelinae (<i>Polytelis</i> , <i>Aprosmictus</i> , <i>Alisterus</i> , <i>Prosopaea</i>) Platycercinae | Psittacinae (excl. <i>Lathamus</i>) | Psittacidae Platycercinae (excl. <i>Prosopaea</i>) |
| Psittacinae Psittaculini <i>Agapornis</i> , <i>Ptilinopus</i> , <i>Geoffroyus</i> , <i>Psittacula</i> , <i>Tanygnathus</i> , <i>Eclectus</i> , <i>Aprosmictus</i> , <i>Alisterus</i> , <i>Polytelis</i> | Loriinae Psittaculini (incl. <i>Prosopaea</i> , <i>Loriculus</i>) | Psittacinae Lorini (incl. <i>Prosopaea</i>) | Psittacidae Psittaculinae <i>Psittacula</i> , <i>Tanygnathus</i> , <i>Ptilinopus</i> Psittacinae <i>Agapornis</i> , „ <i>Loriculus</i> “ = <i>Eclectus</i> ; <i>Geoffroyus</i> (incl. <i>Psittichas</i> , <i>Psittacus</i> , <i>Poicephalus</i>) <i>Aprosmictus</i> , <i>Alisterus</i> | Psittacinae (incl. <i>Psittichas</i> , <i>Loriculus</i>) | Psittacidae Palaeornithinae (incl. <i>Prosopaea</i> , <i>Loriculus</i>) |

| | | | | |
|---|--|---|---------------------------|--|
| <p>Psittacinae Psittacini <i>Psittacus</i>, <i>Poicephalus</i></p> | <p>Psittacinae</p> | <p>Psittacinae Psittacini (incl. <i>Agapornis</i>, „<i>Lorius</i>“ = <i>Ecluctus</i>, <i>Geoffroyus</i>, <i>Psit-</i> <i>trichas</i>)</p> | <p>Psittacinae</p> | <p>Psittacidae Psittacinae (incl. „<i>Dasypti-</i> <i>lus</i>“ = <i>Psittrichas</i>) Pioninae <i>Poicephalus</i> (incl. südameri- kanische Stumpf- schwanzpapa- geien)</p> |
| <p>Psittrichadinae <i>Psittrichas</i></p> | <p>Loriinae Psittrichasini</p> | <p>Psittacinae Psittacinae (incl. <i>Agapornis</i>, „<i>Lorius</i>“ = <i>Ecluctus</i>, <i>Geoffroyus</i>, <i>Psitta-</i> <i>cus</i>, <i>Poicephalus</i>)</p> | <p>Psittacinae</p> | <p>Psittacidae Psittacinae (incl. <i>Psittacus</i>)</p> |
| <p>Loriculinae <i>Loriculus</i></p> | <p>Loriinae Psittaculini (incl. <i>Agapornis</i>, etc.)</p> | <p>Trichoglossidae Loriculinae</p> | <p>Psittacinae</p> | <p>Psittacidae Palaeornithinae (incl. <i>Agapornis</i>, etc.)</p> |

6. ZUSAMMENFASSUNG

1. Von insgesamt 92 Spezies, davon 5 in 14 Subspecies, altweltlicher und australischer Papageien werden das Trinken, die Ernährungsweise und die Oberflächenmorphologie des Schnabels, der Zunge und der Mundhöhle, mit Berücksichtigung der Grobmorphologie der Speicheldrüsen und der Papillenbildungen des die Rhamphotheken unterlagernden Gewebes, vergleichend dargestellt.

2. Es können 4 gruppentypische Methoden der Wasseraufnahme unterschieden werden. Die *Cacatuinae* schöpfen das Wasser mit dem Unterschnabel. Die *Loriinae* pinseln Flüssigkeit mit der Zungenspitze auf. Die *Psittacinae* schöpfen Wasser mit der Zungenspitze, die zum Schlucken anschließend an den Gaumen gepreßt wird. Die *Psittrichadinae* und *Loriculinae* pressen die Zunge an den Gaumen und trinken saugend-pumpend.

3. Die Granivorie in Verbindung mit dem typischen Samenschälmechanismus ist eine charakteristische Ernährungsweise aller untersuchten Papageien, mit Ausnahme von *Psittrichas*.

4. Bestimmte Ernährungsspezialisierungen (auf Samen, Nüsse, Früchte oder Pollen) sind mehrfach unabhängig voneinander in verschiedenen Gruppen entwickelt worden.

5. Die morphologischen Strukturen werden im Hinblick auf funktionell-adaptive Aspekte und/oder auf ihren Wert als Kriterien für systematische Folgerungen diskutiert. Ebenfalls diskutiert werden die Zusammenhänge zwischen Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und Freß- und Trinkmethoden.

6. Zur Systematik der *Psittaci* ergeben sich neue Aspekte, insbesondere für die Gliederung der Ordnung und für die Zuordnung umstrittener Gattungen.

7. Innerhalb der nur aus einer Familie bestehenden Ordnung lassen sich scharf abgrenzbare Gruppen (Unterfamilier) unterscheiden (*Cacatuinae*, *Loriinae*, *Psittacinae*, *Psittrichadinae*, *Loriculinae*). Die *Psittacinae* wiederum lassen sich in Tribus einteilen (*Platycercini*, *Psittaculini*, *Psittacini*).

8. *Nymphicus* ist aufgrund der Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und der Trinkmethode den *Cacatuinae* zuzuordnen.

9. *Lathamus* gehört in die Gruppe der *Platycercini*. Bestimmte Strukturen an Gaumen und Zunge sind in Anpassung an die Ernährung mit Pollen, aber konvergent zu jenen der *Loriinae*, entwickelt worden.

10. *Prosopelia* ist den *Platycercini* zuzuordnen, im Gegensatz zu *Alisterus*, *Aprosmictus* und *Polytelis*, die den *Psittaculini* angehören.

11. *Psittrichas* weicht in der Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und in der Freß- und Trinkmethode von allen anderen Papageien grundlegend ab und ist deshalb in eine eigene Unterfamilie *Psittrichadinae* zu stellen.

12. Die *Loriculus*-Arten weisen weder aufgrund der Morphologie noch aufgrund der Freß- und Trinkmethode Affinitäten zu den *Agapornis*-Arten auf. Sie werden vielmehr aufgrund von mehreren gruppencharakteristischen Merkmalen in eine eigene Unterfamilie *Loriculinae* gewiesen. *Agapornis* gehört zur Tribus *Psittaculini* der *Psittacinae*.

7. SUMMARY

1. This study is a comparative investigation of the feeding and drinking methods and the associated surface morphology of the bill, tongue, and mouth cavity, including the gross morphology of the salivary glands and the features (papillae-structure) of the tissue underlying the rhamphothecae. A total of 92 species, and a total of 14 subspecies of five of these species (101 taxa in all) of Old World, Australian and Pacific parrots were studied.

2. Four different drinking methods can be distinguished, each is typical for definite subgroups of parrots. The Cacatuinae scoop water with the lower bill. The Loriinae lap water with their brush-tipped tongue. The Psittacinae ladle water with the tip of the tongue which is then pressed against the palate and moves the water into position for swallowing. The Psittichadinae and Loriculinae keep their tongue pressed against the palate and drink with a suction-pump action.

3. The seed-husking mechanism is characteristic for all investigated parrots with the exception of *Psittichas*.

4. Other specialized feeding methods are specific for definite subgroups. Certain specializations for seeds, nuts, fruit or pollen have evolved independently in different subgroups.

5. Morphological structures are discussed with regard to their functional-adaptive significances and/or to their usefulness as criteria for systematic conclusions. The correlation between the morphology of the bill-tongue complex and the feeding and drinking methods are also discussed.

6. New ideas about the classification of the Psittaci are presented with emphasis on the arrangement of the higher taxa within the order and on the relationships of some problematic genera.

7. Within the monotypic order, the single family can be divided into several sharply delimited groups (subfamilies) which are the Cacatuinae, the Loriinae, the Psittacinae, the Psittichadinae and the Loriculinae. The Psittacinae can be divided into several tribes, namely the Platycercini, the Psittaculini and the Psittacini.

8. Based on the morphology of its bill-tongue complex and its method of drinking, *Nymphicus* belongs to the Cacatuinae.

9. *Lathamus* belongs to the Platycercini. Certain structures of its palate and tongue have been adapted to feeding on pollen, but in convergence to the Loriinae.

10. *Prosopeia* is placed with the Platycercini, in contrast to *Alisterus*, *Aprosmictus* and *Polytelis* which belong to the Psittaculini.

11. *Psittichas* differs sharply from all other Psittaci in the morphology of its bill-tongue complex and in its feeding and drinking behavior. For this reason, it has been placed in a monotypic subfamily.

12. The species of *Loriculus* differ from the species of *Agapornis* in their morphology and in their feeding and drinking methods. On the strength of several features that are characteristic for the group, *Loriculus* is placed in a distinct subfamily, the Loriculinae. *Agapornis* belongs to the tribe Psittaculini of the Psittacinae.

8. LITERATUR

- Ali, S., & S. D. Ripley (1969): Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. III. Oxford University, Bombay, London, New York.
- Amadon, D. (1942): Birds collected during the Whitney South Sea Expedition: notes on some non-passerine genera. *Am. Mus. Novit.* 1176: 1–21.
- Bannerman, D. A. (1953): The birds of West and Equatorial Africa. Vol. I. Oliver & Boyd, Edinburgh, London.
- Bédard, J. (1969): Adaptive radiation in Alcidae. *Ibis* 111: 189–198.
- Berlioz, J. (1941): Recherches ostéologiques sur le crâne des perroquets. *Oiseau Rev. fr. Orn.* 11: 17–36.
- Blanchard, E. (1860): Observations sur le système dentaire chez les oiseaux. *C. r. Acad. Sci., Paris, I; C. r.* 50: 540–542.
- Boetticher, H. von (1943): Gedanken über die systematische Stellung einiger Papageien. *Zool. Anz.* 143: 191–200.
- (1959): Papageien. *Neue Brehm Bücherei Nr. 228*, Wittenberg Lutherstadt.
- Bravery, J. A. (1970): The birds of Atherton Shire, Queensland. *Emu* 70: 49–63.
- Breerton, J. L. G. (1963): Evolution within the Psittaciformes. *Proc. XIII intern. ornithol. Congr.*: 499–517.
- & K. Immanuel (1962): Head-scratching in the Psittaciformes. *Ibis* 104: 169–174.
- Brockway, B. F. (1964): Ethological studies of the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): non-reproductive behaviour. *Behaviour* 22: 193–222.
- Buckley, F. G. (1968): Behaviour of the Blue-crowned Hanging Parrot *Loriculus galgulus* with comparative notes on the Vernal Hanging Parrot *Loriculus vernalis*. *Ibis* 110: 145–164.
- Burton, P. J. K. (1974): Feeding and feeding apparatus in waders. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London.
- Cade, T. J., & L. J. Greenwald (1966): Drinking behaviour of mousebirds in the Namib Desert, southern Africa. *Auk* 83: 126–128.
- Cain, A. J. (1955): A revision of *Trichoglossus haematodus* and of the Australian platycercine parrots. *Ibis* 97: 432–479.
- Campbell, N. A., & D. A. Saunders (1976): Morphological variation in the White-tailed Black Cockatoo, *Calyptorhynchus baudinii*, in Western Australia: A multivariate analysis. *Austr. J. Zool.* 24: 589–595.
- Chapin, J. P. (1939): The birds of the Belgian Congo. Part II. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* 75.
- Churchill, D. M., & P. Christensen (1970): Observations on pollen harvesting by brush-tongued lorikeets. *Austr. J. Zool.* 18: 427–437.
- Condon, H. T. (1941): The Australian Broadtailed Parrots (Subfamily Platycercinae). *Rec. S. Aust. Mus.* 7: 117–144.
- Courtney, J. (1974): Comments on the taxonomic position of the Cockatiel. *Emu* 74: 97–102.
- Dahl, F. (1899): Das Leben der Vögel auf den Bismarckinseln nach eigenen Beobachtungen vergleichend dargestellt. *Mitt. zool. Samml. Mus. Naturk. Berlin* 1, Heft 3: 109–222.
- Diamond, J. M. (1972): Avifauna of the Eastern Highlands of New Guinea. *Publ. Nutt. ornithol. Club* 12, Cambridge, Massachusetts.
- Dilger, W. C. (1960): The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*. *Z. Tierpsychol.* 17: 649–683.
- D'Ombra, E. A. (1933): Notes on the Great Palm Cockatoo. *Emu* 33: 114–121.
- Dubale, M. S., & U. M. Rawal (1965): A morphological study of the cranial muscles associated with the feeding habit of *Psittacula krameri* (Scopoli). *Pavo* 3: 1–13.
- Dyck, J. (1977): Feather ultrastructure of Pesquet's Parrot *Psittichas fulgidus*. *Ibis* 119: 364–366.

- Evans, H. E. (1969): Anatomy of the Budgeriger. In: Petrak, M. L. (ed.): Diseases of cage and aviary birds. Lea & Febiger, Philadelphia.
- Farner, D. S. (1960): Digestion and digestive system. In: Marshall, A. J. (ed.): Biology and comparative physiology of birds. Academic Press, New York.
- (1969): Some physiological attributes of small birds. In: Petrak, M. L. (ed.): Diseases of cage and aviary birds. Lea & Febiger, Philadelphia.
- Feder, F. - H. (1969): Beitrag zur makroskopischen und mikroskopischen Anatomie des Verdauungsapparates beim Wellensittich. Anat. Anz. 125: 233—255.
- Finsch, O. (1867): Die Papageien. E. J. Brill, Leiden.
- & G. Hartlaub (1867): Beitrag zur Fauna Centralpolynesiens. Ornithologie der Viti-, Samoa- und Tonga-Inseln. H. W. Schmidt, Halle.
- Forbes, W. A. (1879): On the systematic position of the genus *Lathamus* of Lesson. Proc. zool. Soc., London (1879): 166—174.
- Forshaw, J. M. (1969): The Australian Parrots. Landsdowne Press, Melbourne.
- (1972): Use of the foot by parrots when feeding. Avicult. Mag. 78: 74.
- (1973): Parrots of the world. Landsdowne Press, Melbourne.
- Friedmann, H., & M. Davis (1938): „Left-handedness“ in Parrots. Auk 55: 478—480.
- Gadow, H. (1891): Vögel. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, Abt. 4. Leipzig.
- Gardner, L. L. (1925): The adaptive modifications and the taxonomic value of the tongue in birds. Proc. U. S. Nat. Mus. 67: 1—49.
- Garrod, A. H. (1872): Note on the tongue of the psittacine genus *Nestor*. Proc. zool. Soc., London (1872): 787—789.
- Giebel, C. (1858): Die Zunge der Vögel und ihr Gerüst. Z. Naturwiss. 11: 19—51.
- Glenny, F. H. (1957): A revised classification of the Psittaciformes based on the carotid artery arrangement patterns. Ann. Zool. Agra (India) 2: 47—56.
- Goodman, D. C., & H. J. Fisher (1962): Functional anatomy of the feeding apparatus in waterfowl (Aves: Anatidae). Southern Illinois Univ. Press, Carbondale.
- Goodwin, D. (1965): Remarks on drinking methods of some birds. Avicult. Mag. 71: 76—80.
- Greschik, E. (1917): Der Verdauungskanal der Rotbugamazone (*Androglossa aestiva* Lath.). Aquila 24: 152—174.
- Groebbels, F. (1932): Der Vogel. Borntäger, Berlin.
- Güntert, M., & V. Ziswiler (1972): Konvergenzen in der Struktur von Zunge und Verdauungstrakt nektarfressender Papageien. Rev. suisse Zool. 79: 1016—1026.
- Güntert, M., & D. G. Homberger (1973): Die Vögel des Kanha-Nationalparks am Ende der Monsun-Regenzeit. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 118: 31—53.
- Hamley, T. (1977): Feeding behaviour of scaly-breasted lorikeets. Sunbird 8 (2): 37—40.
- Hampe, H. (1957): Die Unzertrennlichen. 3. Aufl. G. Hélène, Pfungstadt.
- Havestadt, J. (1930): Der Borstenkopf (*Dasyptilus pesqueti* Less.). Zool. Garten N. F., Leipzig 2: 30—32.
- Heidrich, K. (1908): Die Mund-Schlundkopfhöhle der Vögel und ihre Drüsen. Gegenbaurs morph. Jahrb. 37: 10—69.
- Henry, G. M. (1955): A guide to the birds of Ceylon. Oxford University Press.
- Hindwood, K. A., & M. Sharland (1964): The Swift Parrot (*Lathamus discolor*). Emu 63: 310—326.
- Holyoak, D. T. (1972a): Adaptive significance of bill shape in the Palm Cockatoo (*Probosciger aterrimus*). Avicult. Mag. 78: 99—100.
- (1972b): The relation of *Nymphicus* to the Cacatuinae. Emu 72: 77—78.

- (1973): Comments on taxonomy and relationships in the parrot subfamilies Nestorinae, Loriinae and Platycercinae. *Emu* 73: 157—176.
- & D. M. Holyoak (1972): Notes on the behaviour of African parrots of the genus *Poicephalus*. *Avicult. Mag.* 78: 88—96.
- H o m b e r g e r, D. G. (1972): Vergleichende Untersuchungen zum Freßverhalten der Papageien. Diplomarbeit Universität Zürich.
- & V. Ziswiler (1972): Funktionell-morphologische Untersuchungen am Schnabel von Papageien. *Rev. suisse Zool.* 79: 1038—1048.
- H o w a r d, N. (1969): Breeding the Ceram Eclectus Parrot (*Lorius roratus roratus*). *Avicult. Mag.* 75: 2—3.
- I h d e, Dr. (1912): Über angebliche Zahnanlagen bei Vögeln. *Arch. mikr. Anat.* 79: 247—275.
- I m m e l m a n n, K. (1972): Die australischen Plattschweifsittiche. Neue Brehm Bücherei Nr. 334, Wittenberg Lutherstadt.
- I r e d a l e, T. (1956): *Birds of New Guinea*. Georgian House, Melbourne.
- J a g e r, S. d e (1976a): Breeding the Pesquet Parrot *Psittichas fulgidus*. *Mag. Parrot Soc.* 10: 127—130.
- (1976b): Pesquet's Parrot *Psittichas fulgidus*: Some observations. *Avicult. Mag.* 82 (3): 160—163.
- K o l a r, K. (1968): Die Ernährungsweise einiger Papageien. *Zool. Garten N. F., Leipzig* 35: 218—223.
- K r a u s e, C. (1972): Film über australische Vögel.
- L e n d o n, A. (1951): Australian parrots in captivity. *Avicult. Soc., London*.
- L ö h r l, H. (1970): Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) beim Sammeln und Knacken von Nüßchen der Zirbelkiefer (*Pinus cembra*). *Anz. orn. Ges. Bayern* 9: 185—196.
- L o w, R. (1976): The 1975 breeding season. *Avicult. Mag.* 82: 11—20.
- L u c a s, A. M., & P. R. Stettenheim (1972): *Avian anatomy. Integument*. U.S. Dept. Agricult., Handbook 362, Washington D.C.
- L u d e s c h e r, F. - B. (1968): Über das Samenöffnen der Meisen. *Vogelwelt* 89: 112—116.
- L ü d i c k e, M. (1940): Aufbau und Abnutzung der Hornzähne und Hornwülste des Vogelschnabels. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 37: 155—201.
- M a r s h a l l, W. (1889): *Die Papageien*. Freese, Leipzig.
- M a t t h e w s, G. M. (1927): *Systema avium Australasianarum*. British Ornithologists' Union.
- M a y r, E. (1945): *Birds of the Southwest Pacific*. Macmillan, New York.
- & D. A m a d o n (1951): A classification of recent birds. *Am. Mus. Novit.* 1496: 1—42.
- M c C a n n, C. (1963): External features of the tongue of New Zealand Psittaciformes. *Notornis* 10: 326—345.
- M c N e i l, R., J. R. S. Rodriguez & D. M. B. Figuera (1971): Handedness in the Brown-throated Parakeet *Aratinga pertinax* in relation with skeletal asymmetry. *Ibis* 113: 494—499.
- M e n z e l, R., & M. L ü d i c k e (1974): Funktionell-anatomische und autoradiographische Untersuchungen am Schnabelhorn von Papageien (Psittaci). *Zool. Jb. Anat.* 93: 175—218.
- M i v a r t, St. G. (1896): On the hyoid bones of *Nestor meridionalis* and *Nanodes discolor*. *Proc. zool. Soc., London* (1896): 236—240.
- M o l l e r, W. (1931): Über die Schnabel- und Zungenmechanik Blütenbesuchender Vögel. *Biol. gen.* 7: 99—154.
- (1932): Biologisch-anatomische Studien am Schädel von *Ara macao*. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 70: 305—342.
- M o r e a u, R. E. (1948): Aspects of evolution in the parrot genus *Agapornis*. *Ibis* 90: 206—239, 449—460.

- Mud ge, G. P. (1903): On the morphology of the tongue of Parrots with a classification of the order, based upon the structure of the tongue. *Trans. zool. Soc.*, London 16: 211–278.
- Nit zsch, Ch. L., & C. Giebel (1859): Anatomische Notizen über die Papageien von Chr. L. Nitzsch. *Z. ges. Naturw.* 13: 118–125.
- & — (1862): Zur Anatomie der Papageien. *Z. ges. Naturw.* 19: 133–152.
- O' Connor, N. (1972): Breeding the Moluccan Cockatoo (*Cacatua moluccensis*). *Avicult. Mag.* 78: 4–7.
- Peters, J. L. (1937): Check-list of birds of the world. Vol. III. Harvard University Press, Cambridge.
- Phipps, R. W. (1972): Breeding the blue-streaked lory (*Eos reticulata*). *Avicult. Mag.* 78: 194–197.
- Porsch, O. (1927): Kritische Quellenstudien über Blumenbesuch durch Vögel. *Biol. gen.* 3: 171–206.
- Poulsen, H. (1953): A study of incubation responses and some other behaviour patterns in birds. *Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren.* 115: 2–131.
- Rand, A., & E. T. Gilliard (1965): Handbook of New Guinea birds. Weidenfeld & Nicolson, London.
- Reichenow, A. (1881): Conspectus psittacorum. Systematische Übersicht aller bekannten Papageienarten. *J. Orn.* 29: 1–49, 113–177, 225–289, 337–398.
- (1913): Die Vögel. Handbuch der systematischen Ornithologie. Euke, Stuttgart.
- Renzoni, A., & P. A. Watters (1972): Comparative observations on the pineal body of some Australian parrots. *Aust. J. Zool.* 20: 1–15.
- Salvadori, T. (1891): Catalogue of the Psittaci, or Parrots, in the collection of the British Museum. Catalogue of the birds in the British Museum, Vol. 20. Br. Mus. (Nat. Hist.), London.
- Saunders, D. A. (1974): Subspeciation in the White-tailed Black Cockatoo, *Calyptorhynchus baudinii*, in Western Australia. *Aust. Wildl. Res.* 1: 55–69.
- Schönholzer, L. (1959): Beobachtungen über das Trinkverhalten bei Zootieren. *Zool. Garten N. F.*, Leipzig 24: 346–434.
- Schummer, A. (1973): Anatomie der Hausvögel. In: Nickel, R., A. Schummer & E. Seiferle (eds.): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. V. Parey, Berlin, Hamburg.
- Schwarze, E. (1966): Anatomie des Hausgeflügels. In: Kompendium der Veterinär-anatomie. Bd. V. Fischer, Jena.
- Serventy, D. L., & H. M. Whittell (1967): Birds of Western Australia. Lamb, Perth.
- Skead, D. J. (1964): The overland flights and the feeding habits of the Cape parrot, *Poicephalus robustus* (Gmelin), in the Eastern Cape Province. *Ostrich* 35: 202–223.
- (1957): Drinking habits of birds in the Central Transvaal bushveld. *Ostrich* 46: 139–146.
- Smith, G. A. (1971a): Black-headed caiques (*Pionites melanocephala*). *Avicult. Mag.* 77: 202–218.
- (1971b): The use of the foot in feeding, with especial reference to parrots. *Avicult. Mag.* 77: 93–100.
- (1972): Nesting and nestling parrots. *Avicult. Mag.* 78: 155–165.
- (1975): Systematics of parrots. *Ibis* 117: 18–67.
- Spee, J. (1976): Einiges über die Haltung von Fledermauspapageien. *Gef. Welt* 100: 75–76.
- Steinbacher, G. (1951): Die Zungenborsten der Loris. *Zool. Anz.* 146: 57–65.
- Steiner, H. (1950): Die Mutation „Opal“ beim Wellensittich *Melopsittacus undulatus* (Shaw), ein mutmaßlicher Fall iterativer oder paralleler Entwicklung innerhalb des Formenkreises der Platycercidae = Plattschweifsittiche. *Arch. Jul. Klaus-Stift.* 25: 488–496.

- Steinmetz, H. (1935): Zur Haltung und Pflege des Borstenkopfes (*Psittirichas pesqueti* Less.). Zool. Garten N. F., Leipzig 7: 100—107.
- Stettenheim, P. (1974): The bristles of birds. Living Birds 12: 201—234.
- Stresemann, E. (1934): Aves. In: Handbuch der Zoologie. Bd. 7. De Gruyter, Berlin, Leipzig.
- & V. Stresemann (1966): Die Mauser der Vögel. J. Orn. 107 (Sonderheft): 1—445.
- Sturkie, P. D. (1965): Avian physiology. 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca.
- Taylor, R. H. (1975): Some ideas on speciation in New Zealand parakeets. Notornis 22: 110—121.
- Thompson, D. A. W. (1899): On characteristic points in the cranial osteology of the parrots. Proc. zool. Soc., London (1899): 9—46.
- Timmis, W. H. (1974): Notes on the Pesquet's Parrot (*Psittirichas fulgidus*). Chester Zoo News, November 1974.
- Tinbergen, N. (1966): Instinktlehre. 4. Aufl. Parey, Berlin, Hamburg.
- Ulrich, S., V. Ziswiler & H. Bregulla (1972): Biologie und Ethologie des Schmalbindenloris, *Trichoglossus haematodus massena* Bonaparte. Zool. Garten N. F., Leipzig 42: 51—94.
- Verheyen, R. (1956): Analyse du potentiel morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes. Bull. Inst. R. Sci. nat. Belg. 32: 1—54.
- Wagler, J. (1832): Monographia Psittacorum. Abh. k.- bayer. Akad. Wiss. (math.-physikal. Classe), Bd. 1.
- Weinland, D. F. (1854): Über Pinselzungen der Papageien. In: Erinnerungsschrift zum Gedächtnis an die VIII. Jahresversammlung der deutschen Gesellschaft, Cassel 1854. J. Orn. 2: 69—76.
- Wickler, W. (1961): Über die Stammesgeschichte und den taxonomischen Wert einiger Verhaltensweisen der Vögel. Z. Tierpsychol. 18: 320—342.
- Zeigler, H. P. (1975): Some observations on the development of feeding in captive Kea (*Nestor notabilis*). Notornis 22: 131—134.
- Ziswiler, V. (1965): Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des höرنernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. J. Orn. 106: 1—48.
- & D. S. Farner (1972): Digestion and digestive system. In: Farner, D. S., & J. R. King (eds.): Avian biology. Vol. II. Academic Press, New York, London.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Dominique G. Homberger, Zoology and Physiology, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana 70803, U.S.A.