

90926

JOURNAL für ORNITHOLOGIE

Neunundsiebzigster Jahrgang

No. 4

Oktober

1931

Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zunge der Trochilidae, Meliphagidae und Picidae.

Von Hans Scharnke.

(Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Museums Berlin.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	426
I. Teil: Die Zunge der Trochilidae	427
A. Fragestellung, Material und Methode	427
B. Der Bau der Kolibrizunge	428
1. Zur Morphologie des Zungenapparates	428
2. Der histologische Bau	438
C. Die Entwicklung der Kolibrizunge	445
1. Beschreibung der untersuchten Stadien	445
2. Die embryonale Zunge	446
3. Die Zunge des Nestlings und des flüggen Vogels	449
II. Teil: Die Zunge der Meliphagidae	454
A. Material und Methode	454
B. Der Bau der Honigfresserzunge	455
1. Zur Morphologie des Zungenapparates	455
2. Der histologische Bau	459
C. Die Entwicklung der Honigfresserzunge	462
1. Beschreibung der untersuchten Stadien	462
2. Die Zunge des Embryo und des Nestlings	463
III. Teil: Die Zunge der Picidae	466
A. Fragestellung, Material und Methode	466
B. Die Zungenbeinhörner und der Musc. kerato-mandibularis	468
C. Die Rückziehmuskeln	470
D. Die Zungenspitze	479
Vergleich der untersuchten Zungen	484
Zusammenfassung	489
Literaturverzeichnis	491

Einleitung.

Die vielgestaltige Vogelzunge hat Höhepunkte ihrer Differenzierung erreicht einerseits bei den sogenannten honigsaugenden Vögeln und andererseits bei den Spechten. Die in verschiedener Richtung hochspezialisierten Zungen dieser Vogelgruppen sind zwar bereits mehrfach anatomisch untersucht worden, aber die bisherigen Arbeiten sind — abgesehen von der LEIBERSchen Monographie der Zunge der heimischen Spechte (7) — lückenhaft und geben kein richtiges Bild vom Bau dieser Organe; ihre ontogenetische Entwicklung war bisher noch ganz unbekannt. Es ist die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, unsere Kenntnisse von der Morphologie und Histologie dieser Zungen zu fördern und auch ihre ontogenetische Entwicklung so weit wie möglich zu klären. In den beiden ersten Teilen wird sie sich mit der Untersuchung der Zunge blütenbesuchender Vögel befassen, im ersten mit derjenigen der Trochilidae, im zweiten mit der Zunge der Meliphagidae. Materialmangel verbot es, auch die Zungen der anderen nektaraufnehmenden Vögel in diese Untersuchung einzubeziehen. Der dritte Abschnitt ist dem Zungenapparat der Picidae gewidmet, dessen Bau an zahlreichen außer-europäischen Arten studiert wird. Anders als bei den Trochilidae und Meliphagidae glaubte ich bei dieser Gruppe auf das Studium der ontogenetischen Entwicklung verzichten zu dürfen, da hier der Bau der erwachsenen Zunge sichere Schlüsse auf ihre Entwicklung zuläßt und LEIBER sie in der erwähnten Monographie schon gezogen hat.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und die stetige Förderung meiner Untersuchungen bin ich Herrn Professor Dr. STRESEMANN herzlich dankbar. Seine weitreichenden Verbindungen ermöglichten mir auch die Beschaffung des Materials, das seiner tropischen Herkunft wegen nicht leicht zu bekommen war. Honigfresser in allen Stadien sammelte für mich Pater OTTO MEYER auf Vuatom bei Neupommern. Dr. ERNST MAYR brachte mir die Zungen vieler Meliphagiden Neu-Guineas von seinen Reisen mit, Herr GERD HEINRICH sandte Honigfresser aus Celebes, und auch einige von Dr. RENSCH auf seiner Sunda-Expedition gesammelten Zungen erwiesen sich als günstige Studienobjekte. Kolibris in verschiedenen Stadien verdanke ich Herrn HEILFURTH-Mexiko, Herrn Professor BÖKER-Freiburg und Herrn Dr. SCHURCH in Cordoba. Tropische Spechte waren in großer Zahl im Berliner Museum vorhanden. Die Benutzung der im Dresdener Museum aufbewahrten Exemplare erlaubte mir Herr Professor JACOBI. Herr HEILFURTH sandte mir Spechte aus Mexiko, Herr Dr. WETMORE aus Nord-Amerika, und Herr Professor BÖKER stellte mir die auf seiner Brasilien-Expedition gesammelten Piciden

zur Verfügung. Auch an dieser Stelle sei den genannten Herren aufrichtig gedankt, denn ohne ihre Hilfe wäre mir die Erledigung meiner Aufgabe nicht möglich gewesen. Die Arbeit wurde durchgeführt im Zoologischen Museum der Universität Berlin; für die Erlaubnis zur Benutzung eines Arbeitsplatzes und aller Einrichtungen des Museums sowie für manche Anregung bin ich Herrn Professor Dr. C. ZIMMER zu großem Dank verpflichtet.

I. Die Zunge der Trochilidae.

A. Fragestellung, Material und Methode.

Die Nahrung der Kolibris besteht, wie als gesichert angenommen werden kann, hauptsächlich aus dem Nektar der Blüten, und Insekten werden nur als eiweißhaltige Zukost (zuweilen freilich in beträchtlicher Menge) gefressen. Die Flüssigkeitsaufnahme geschieht mit der Zunge, die für diese Aufgabe besonders spezialisiert ist und eine von allen anderen Vogelzungen abweichende Form besitzt. Bereits im vorigen Jahrhundert haben sich LUCAS (8) und GADOW (3) mit der Erforschung ihres Baues beschäftigt, aber die noch wenig entwickelten Untersuchungsmethoden dieser Zeit, vor allem der Verzicht auf eine histologische Bearbeitung, waren ein Hindernis, das damals ein richtiges Verständnis und eine eingehende Darstellung dieses Organs unmöglich machte. GADOW glaubte auf Grund seiner Befunde die alte Annahme von einer Saugtätigkeit der Zunge bestätigen zu können und stellte eine sehr durchdachte Theorie über den Ablauf des Saugvorganges auf. In neuester Zeit hat MOLLER (10) auf Grund genauer Untersuchungen der Schnabel- und Zungenmechanik mit Recht die alte GADOW'sche Saugtheorie angegriffen und die Behauptung aufgestellt, daß erst bei engem Zusammenwirken von Schnabel und Zunge ein Saugakt denkbar sei; aus Materialmangel hat dieser Autor den Bau der Zunge nicht selbst untersucht, sondern die alten GADOW'schen Angaben übernommen. An ihren Fehlern und ihrer Lückenhaftigkeit krankt auch die MOLLER'sche Theorie. Eine genaue Kenntnis vom Bau dieses Organs wird es uns ermöglichen, auch seine Funktion zu beurteilen, die Theorien über die Flüssigkeitsaufnahme mit der Kolibrizunge zu verbessern und sie auf den sicheren Boden der morphologischen Tatsachen zu stellen.

Für eine eingehende morphologisch-histologische Bearbeitung dienen mir folgende Arten in je einem Exemplar:

Glaucis hirsuta (Gm.)

Eupetomena macrura (Gm.)

Threnetes cervinicauda Gould

Anthracothorax spec.
Eugenes fulgens (Swains.)
Petasophora thalassina (Swains.)
Phaetornis pygmaeus (Cab. & Heine)
Campylopterus hemileucurus (Lcht.)
Chrysolampis elatus (L.)
Chlorastes notatus (Reichenbach)
Holocharis sapphirina (Gm.)
Pterophanes temminckii (Boiss.)
Calothorax lucifer (Sw.)
Leucochloris albicollis (Vieill.)
Agyrtria spec.

Zur Durchführung der Untersuchungen über die Ontogenese standen mir vier verschiedene Entwicklungsstadien zur Verfügung, die auf S. 446 genau beschrieben sind.

Die Objekte waren entweder in CARNOY'scher Lösung oder in Formol 4% oder in Alkohol 70% fixiert. Sie wurden zunächst unter dem Binokular¹⁾ untersucht und präpariert und dann mikroskopisch verarbeitet. Das stark verhornte Vorderstück der Zunge ließ sich mit dem Mikrotom nicht ohne weiteres in brauchbare Schnittserien zerlegen. Bei der üblichen Paraffineinbettung wurde es trotz aller Sorgfalt zu hart und spröde; auch die Erweichung in Diaphanol und die Einbettung in Celloidin-Paraffin bewährte sich nicht. Als bestes Verfahren erwies sich eine zeitlich sehr verkürzte Paraffineinbettung; die Objekte blieben zwei Stunden in Alkohol 96%, eine Stunde in Alkohol 100% und je zwei Stunden in Xylol, Xylol-Paraffin und Paraffin. Zur Färbung genügte in den meisten Fällen Haematoxylin-Eosin oder Haemalaun-Eosin. Als Spezialfärbung für Horn verwendete ich mit gutem Erfolg das GRAM'sche Gentianaviolett mit nachfolgender Differenzierung in Salzsäure-Alkohol. Die Schnittdicke betrug 10 bis 30 μ .

B. Der Bau der Kolibrizunge.

1. Zur Morphologie des Zungenapparates.

Von allen blütenbesuchenden Vögeln können die Kolibris ihre Zunge am weitesten aus dem Schnabel herausstrecken. Mit dieser Tätigkeit hängt zusammen eine besondere Ausbildung des Zungengerüsts und der Zungenmuskeln, wie sie in ähnlicher Weise nur noch bei den Spechten verwirklicht ist. In den eingangs erwähnten Arbeiten von

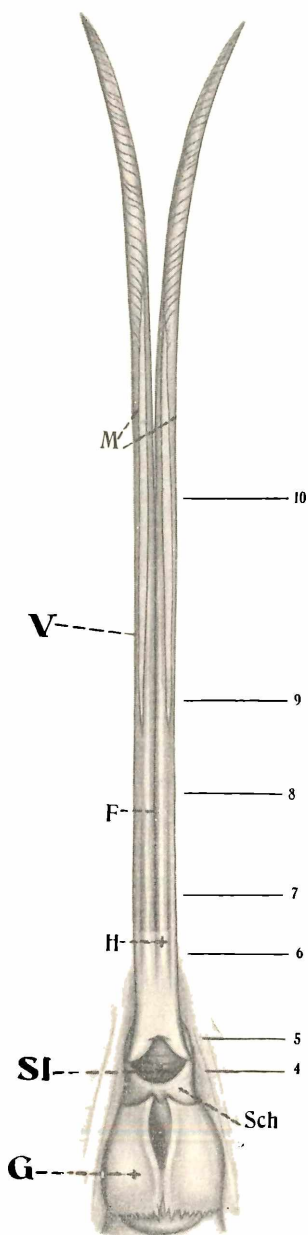
1) Das benutzte Binokular war von der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft gütigst zur Verfügung gestellt worden.

GADOW (3) und LUCAS (8) sind die akzessorischen Anteile des Zungenapparates eingehender behandelt worden als die eigentliche, frei in der Schnabelkammer liegende Zunge, die in ihrer Kleinheit und Zartheit der morphologischen Untersuchung größere Schwierigkeiten bereitet als die kräftig entwickelte Muskulatur und das langgestreckte Zungengerüst. Seit diesen Arbeiten wissen wir, daß die Zungenbeinhörner, bestehend aus den langen Epibranchialia und den kurzen Keratobranchialia, den Schädel hinten umgreifen und über den Scheitel hinweg bis zum Schnabelfirst reichen; ihrem Verlauf folgt jederseits der Vorstrecker der Zunge, der *Musc. kerato-mandibularis*.¹⁾ In einer für Kolibris sehr charakteristischen Weise wählen auch die zugehörigen Antagonisten, die rückziehenden *Mm. hyomandibulares laterales*, den gleichen Weg zur Verlängerung; sie laufen neben den Zungenbeinhörnern über den Scheitel hinweg und haben ihren Ursprung vorn am Schädel beiderseits des Schnabelfirstes. Der Verlauf der übrigen Muskeln zeigt keine Besonderheiten; er ist in den Arbeiten von GADOW und LUCAS gut beschrieben und abgebildet, so daß es sich hier erübrigt, auf diese Verhältnisse näher einzugehen. —

Ausgezeichnet ist der Zungenapparat der Kolibris durch große paarige Drüsen, über die nähere Angaben bisher fehlen. In ähnlich auffälliger Weise wie bei den Spechten liegen zwischen den Unterkieferästen zwei breite weiße Schläuche, die vom Hinterrand der Schädelbasis nach vorn ziehen und mit mehreren Ausführungsgängen im vorderen Drittel des Zwischenkieferraumes in die Schnabelkammer münden. Die in ihrem vorderen Teil einheitlichen Drüsen sind weiter hinten in mehrere Schläuche gegabelt, die jedoch so eng aneinanderliegen, daß sie bei der makroskopischen Präparation den Eindruck einer ungliederten Drüse erwecken.

Von den *Glandulae picorum* — die von ANTONY (1) wohl mit Recht als eine Neuerwerbung der Spechte aufgefaßt werden — unterscheiden sich die auffälligen Kolibridrüsen grundlegend durch ihre Lage. Während die Drüsen der Spechte oberflächlich zwischen Haut und Muskulatur liegen und sich jederseits mit ihrem freien Rand dem Unterkieferknochen anlegen, sind die Kolibridrüsen in die Tiefe verlagert und liegen zwischen Mundhöhlenschleimhaut und Muskulatur. (Abb. 4, Dr.). Aus dieser Lagebeziehung geht hervor, daß wir sie zur Gruppe der *Glandulae mandibulares* zu rechnen haben, und da sie der Medianebene benachbart sind, so kann man vermuten, daß es sich um die

1) In der Nomenklatur der Muskeln und Skeletteile bin ich stets, soweit nichts besonderes angegeben ist, KALLIUS (6) gefolgt.



Glandulae mandibulares internae handelt. Außere Unterkieferdrüsen fehlen bei den von mir untersuchten Exemplaren. Vielleicht sind also diese großen Drüsen auch aus der Verschmelzung der inneren und äußeren Glandulae mandibulares hervorgegangen.

Wir wenden uns nunmehr der Morphologie der frei in der Mundhöhle liegenden Zunge zu. Im allgemeinen kann man bei den Vögeln zwei Teile unterscheiden, nämlich den Zungengrund mit dem Aditus laryngis und die an ihm nach der Spitze zu ansetzende eigentliche, meist frei bewegliche Zunge. Die Zunge der Kolibris dagegen zerfällt sowohl nach äußerlich-morphologischen Gesichtspunkten wie auch nach ihrem histologischen Aufbau und ihren funktionellen Aufgaben in drei Teile, nämlich

1. in das Vorderstück (Abb. 1, V), das von der gegabelten Spitze bis zu zwei nach hinten gerichteten „Zungenflügeln“ reicht;

2. in den Zungenschlauch (Sl), der bei zurückgezogener Lage der Zunge fast völlig in einer Scheide (Sch) eingestülpt liegt und aus ihr weit hervorgestreckt werden kann und

3. in den Zungengrund (G).

Durch den besonderen Namen „Vorderstück“ soll zum Ausdruck gebracht werden, daß der vorderste der drei Zungenabschnitte nicht gänzlich der freien Zunge der übrigen Vögel entspricht. Bei diesen nämlich ist die Zunge fast bis an die Spitze von den Paraglossalia oder einem einzigen unpaaren Paraglossale gestützt; bei den Kolibris aber enden diese Knorpelspangen schon im

Abb. 1. *Leucochloris albicollis*. Dorsalansicht der Zunge. Die freie Zunge wird bei zurückgezogener Lage des Zungenapparates im wesentlichen durch das Vorderstück (V) dargestellt. Der Zungenschlauch (Sl) ist fast völlig in der Zungenscheide (Sch) verborgen. G = Zungengrund; H = feines Häutchen über einer Hornschicht; F = mediane Furche auf der Dorsalseite; M = membranöse Säume. Die Ziffern neben den Hinweisstrichen geben die Nummer der Abbildung an, auf der der betreffende Querschnitt durch die Zunge dargestellt ist. Vergr. 5fach.

hinteren Drittel des Vorderstückes, und der von dort bis zur Spitze reichende Abschnitt ist als langer sekundärer Ansatz an die Zunge aufzufassen, wie bei der Schilderung der histologischen Verhältnisse und der Ontogenese noch näher ausgeführt werden wird.

Nur in einem kleinen proximalen Teil ist das Vorderstück ein einheitliches, gewebserfülltes Rohr mit unverhornter Wandung. Eine in der Medianlinie verlaufende, auf der Ober- und Unterseite deutlich sichtbare Furche (Abb. 1, F) ist der äußere Ausdruck dafür daß in der Mitte dieses Rohres von hinten nach vorn in immer stärkerem Maße eine vertikale Scheidewand vorwächst; sie wandelt das einheitliche Rohr in ein Doppelrohr um, dessen Teile nebeneinander liegen wie die Läufe einer Doppelflinte; es sei jedoch nochmals betont, daß es sich hier nicht um eigentliche Röhren, also um Hohlräume handelt, sondern um solide Rundstäbe, die in ihrem Inneren hochdifferenzierte Gewebe enthalten. Nach der Spitze zu spaltet sich die Zunge in der Medianebene auseinander; es kommt dadurch zur Bildung einer zweizipfligen Zunge, wie sie für alle Kolibris charakteristisch ist.

Vor der Gabelungsstelle hat eine grundlegende Aenderung im Aufbau der beiden Rundstäbe stattgefunden; es ist zur Ausbildung der beiden „membranösen Säume“ (Abb. 1, M) gekommen, die die Gestalt der Kolibrizunge sehr komplizieren. Aus der von LUCAS gegebenen Schilderung und Abbildung ging hervor, daß eine dünne Hornlamelle sich jederseits an einen Knorpelstab ansetzen solle, und diese Schilderung des membranösen Saumes ist in die späteren Beschreibungen der Kolibrizunge übergegangen. Eine genaue Untersuchung mit Hilfe von Binokular und Mikroskop zeigt jedoch, daß diese Verhältnisse wesentlich anders liegen.

Ein knorpeliger Stützstab ist überhaupt nicht vorhanden, und der genannte Saum setzt sich auch nicht seitlich jederseits an die Zungenröhre an, sondern er ist selbst ein Teil der Röhrenwandung. Wo er beginnt, spaltet sich jederseits die obere, laterale Wand der Doppelröhre durch einen Riß auf. Der Inhalt der Zungenröhre wird, wie im histologischen Teil beschrieben ist, reduziert, und es bleibt nach der Spitze zu nur noch die aufgeplatzte, gespaltene Röhrenwandung übrig. Ihr ursprünglich ventraler und ventral-lateraler Teil — eine dünne hornige Lamelle — ist der von LUCAS beschriebene membranöse Saum. Ihm entspricht auf der Dorsalseite der Zunge eine wesentlich dünnere und schmalere Hornlamelle, die den dorsalen und dorsal-medialen Teil der ursprünglichen Röhrenwandung jederseits darstellt. Nach der Spitze zu rollt sich der rinnenförmige membranöse Saum immer mehr

medianwärts ein; es kommt dadurch zur Ausbildung zweier wirklich hohler Röhren oder besser Rinnen an der Zungenspitze, deren Ränder aber nicht genau aufeinander passen, sondern sich nur oberflächlich berühren. Die stark gekrümmte äußere Lamelle ist durch zahlreiche, mehr oder weniger unregelmäßige Spalten eingerissen und ausgefranst.

Es wurde bereits erwähnt, daß nur ein kleiner proximaler Teil des Vorderstückes eine weichhäutige Wandung besitzt, die sich dann nach der Spitze zu in die hornige — nicht wie LUCAS glaubte, knorplige — Oberfläche der Zunge fortsetzt. Bei günstiger Beleuchtung kann man jedoch unter dem Binokular an der Uebergangsstelle zwischen diesen beiden verschiedenen Partien der Zungenwandung ein feines Häutchen erkennen, das sich distalwärts mit scharfem Rand gegen die hornige Zunge absetzt; es ist auf Abb. 1 bei H schärfer dargestellt, als es bei dieser Vergrößerung erscheinen würde. Ohne Schwierigkeiten kann man es unter dem Binokular mit einer Nadel zurückschieben, und es zeigt sich dann, daß unter ihm bereits die Hornbildung eingesetzt hat. Der schon entwickelten Hornschicht, die in Abb. 1 deutlich durchschimmert, liegt dieses deckende Häutchen auf wie der Nagelwall dem vorwachsenden Nagel; nach hinten geht es mit dem Aufhören der Hornbildung in die weichhäutige Wandung des proximalen Teiles des Vorderstückes über. Es sei an dieser Stelle nur auf das Vorhandensein dieser eigenartigen Bildung aufmerksam gemacht; erst die Kenntnis vom histologischen Aufbau dieser Zungenpartie läßt auf ihre Funktion schließen.

Zwischen Vorderstück und Zungengrund ist als mittlerer Abschnitt derjenige Teil der Zunge eingeschaltet, den wir in Anlehnung an die Verhältnisse bei den Spechten als Zungenschlauch (Abb. 1, Sl) bezeichnen wollen. Sein Vorhandensein und sein Bau hängen aufs innigste mit dem Vorstreckvermögen zusammen.

Der Zungenschlauch ist ein solides Rohr, in dessen Innerem Os entoglossum, Nerven, Muskeln und Gefäße verlaufen. Bei zurückgezogener Lage der Zunge liegt er fast völlig in der Zungenscheide (Abb. 1, Sch) verborgen. Seine weichhäutige und elastische Wandung ist dann in zahlreiche Querfalten gelegt, die sich wie bei einer zusammengedrückten Ziehharmonika eng aneinander schmiegen. Ganz anders ist das Bild, wenn die Zunge ausgestreckt ist (Abb. 2). Während er in zurückgezogener Lage nur vom Os entoglossum und dem daran anschließenden Urohyale — also dem vorderen und hinteren Bestandteil der Copula des zweiten Schlundbogens — gestützt wird, stoßen beim

Vorstrecken der Zunge die Hörner weit in den Zungenschlauch hinein und dehnen ihn dadurch aus, wobei die zahlreichen Falten der äußerst elastischen Wandung verstreichen. Die Länge, die so der entfaltete und ausgedehnte Zungenschlauch erreichen kann, wenn er völlig aus der Scheide ausgestülpt ist, kann beim ersten Anblick überraschen. Durch sein Ausdehnungsvermögen kann die gesamte Zunge sich beim Vorstrecken etwa auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Länge vergrößern.

Die Zungenscheide (Abb. 1, Sch) ist als basale Duplikatur des Zungenschlauches aufzufassen, der hier eine besonders feste und wenig elastische Wandung besitzt. Sie umgibt bei zurückgezogener Lage der Zunge den Schlauch fast völlig; bei extrem vorgestreckter Stellung, wenn der Schlauch aus ihr vorgezogen ist, bildet sie das proximale Endstück seiner Wandung (Abb. 2).

Der hinterste Teil der Zunge, der Zungengrund, weicht in keiner Weise von den sonst bei Vögeln herrschenden Verhältnissen ab. Er enthält den Kehleingang und ist nach hinten gegen den Oesophagus durch vorspringende Papillen abgegrenzt, deren Zahl und Anordnung bei den einzelnen Arten verschieden ist. In allen anderen Punkten aber herrscht im Bau der Zunge eine auffallende Gleichmäßigkeit zwischen den von mir untersuchten Spezies.

Unsere Kenntnisse vom morphologischen Aufbau der Kolibrizunge setzen uns nunmehr in den Stand, die Theorien über den Verlauf des Saugvorganges zu prüfen. GADOW hatte die richtige Vorstellung entwickelt, daß zwischen Zunge und Gaumen ein luftverdünnter Raum geschaffen werden könne, wenn der vorher fest an das Rachendach gedrückte hintere Teil des Zungengrundes beim Heraustreten der Zunge plötzlich von ihm abgezogen würde. Das so geschaffene Vakuum sollte sich dann auf die Saugröhren, deren Spitze in die einzusaugende



Abb. 2.

Pterophanes temmincki. Zunge in extrem vorgestreckter Stellung. Zur Darstellung des weit ausgestülpten und ausgedehnten Zungenschlauches (SI) ist der Oberschnabel und der vordere Teil des Schädels entfernt. Der Unterschnabel ist in der Abbildung punktiert. Nat. Größe.

Flüssigkeit getaucht war, auswirken und in ihnen den Nektar hochsteigen lassen. Daß diese Annahme nicht richtig sein kann, lehrt die Ausbildung des Vorderstückes, das nicht, wie GADOW annahm, in seiner ganzen Länge aus geschlossenen Tuben besteht, sondern im wesentlichen aus Rinnen, deren Ränder sich lediglich an der Spitze zu einer Art Röhre zusammenfügen. Ohne Zweifel kann in die Rinnen jederzeit Luft eindringen, wenn die Zunge nur mit ihrer Spitze in die Flüssigkeit getaucht wird, und der Saugakt nach der GADOWSchen Annahme mit Hilfe eines Vakuums ist dann unmöglich. MOLLER (10) hat in neuester Zeit angenommen, daß die Zunge am Saugvorgang nur insofern beteiligt wäre, als sie als Stempel einer Saugpumpe fungiere. Er hat besonders betont, daß der Schnabel, dem er eingehende Untersuchungen widmete, wesentlich beim Saugakt beteiligt wäre, indem er die luftdicht abschließbare Röhre einer Saugpumpe bilde; während des Saugens muß nach den Vorstellungen dieses Autors die Schnabelspitze in die Flüssigkeit eingetaucht sein. Die Annahme eines Zusammenwirkens von Schnabel und Zunge erscheint zunächst recht einleuchtend mit Rücksicht auf den Bau des Vorderstückes, das zu einem Saugakt mit Hilfe eines Vakuums nicht befähigt ist, aber man geht sicherlich fehl, wenn man in der Zunge nichts weiter als den Stempel einer Saugpumpe sieht. Dagegen spricht schon die teils röhrenartige, teils doppelt-rinnenförmige Ausbildung des Vorderstückes, dessen feine Differenzierung bei einfacher Stempelwirkung ganz unnötig wäre; ein zylindrischer Kolben würde als Stempel in einer Saugpumpe viel angebrachter sein.

Die oben geschilderte Gestalt der Kolibrizunge scheint mir deutlich darauf hinzuweisen, daß wir uns in anderer Weise, als es GADOW und MOLLER annahmen, ihre Tätigkeit bei der Nektaraufnahme vorstellen müssen. Man darf wohl annehmen, daß die beiden Röhrchen, welche die äußerste Zungenspitze darstellen, den Nektar durch Kapillarattraktion ansaugen. Die Zunge gleitet sofort zurück, wenn sie gefüllt sind, und im Inneren der Schnabelkammer wird nun die Flüssigkeit aus den Kapillaren herausgedrückt; das kann durch ein Anpressen der Zunge an das Dach der Schnabelkammer leicht bewerkstelligt werden. Der ausgedrückte Nektar gleitet nunmehr in den beiden Zungenrinnen proximalwärts und wird schließlich durch einen Schluckakt in den Oesophagus befördert.

Bei der Nektaraufnahme scheinen die Kolibris in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, vielleicht sogar ausschließlich, den Schnabel so zu halten, daß er mitsamt der Zunge sich in horizontaler Haltung befindet oder von unten nach oben gerichtet ist. Diese Stellung verleiht einmal

der Kapillarattraktion eine (wenn auch nur in geringem Maße) gesteigerte Wirksamkeit. Andererseits kann in dieser Haltung die aus den Kapillaren ausgepreßte Flüssigkeit leicht schlundwärts in den Zungenrinnen abfließen, ohne daß sich die Wirkung der Schwerkraft hemmend auswirkt; das wäre der Fall, wenn bei der Nektaraufnahme die Zunge senkrecht von oben nach unten in eine Blütenröhre gesteckt würde. Alle Photographien nektaraufnehmender Kolibris, die mir bekannt sind, lassen die oben geschilderte Schnabelhaltung erkennen. In erster Linie verdient ihrer klaren und schönen Bilder wegen eine Arbeit von MARGARET BODINE (2) Erwähnung. Verf. hat erfolgreiche Versuche angestellt, freilebende Kolibris mit Zuckerwasser zu füttern, und sie zeigt auf zahlreichen Photographien, wie die Kolibris aus kleinen Bechergläschen trinken, in denen ihnen die süße Flüssigkeit dargeboten wurde. Die zylindrischen Zuckerwasserbehälter waren so an Aestchen und Stöckchen angebracht, daß sie nicht ganz aufrecht, sondern etwas schräg standen. Es war also den Kolibris möglich, von der Seite her mit der Zunge in die Flüssigkeit hineinzufahren und dabei eine horizontale Haltung zu bewahren. Sehr instruktiv ist ein Bild, das eines dieser Bechergläschen in völlig aufrechter Haltung darstellt. Trotz der Fülle der in ihm enthaltenen Nahrung muß sich ein herbeigekommener Kolibri mit den Tropfen begnügen, die über den Rand des Glases herausgelaufen sind und außen an seinem Fuße haften. Die Tiere sind anscheinend nicht daran gewöhnt, ihre Zunge bei der Nektaraufnahme von oben nach unten in die Flüssigkeit zu senken; deshalb zieht es der photographierte Kolibri vor, mit schräg aufwärts gerichtetem Schnabel und entsprechend gestellter Zunge die außerhalb des Bechers befindlichen wenigen Tropfen aufzunehmen. Auch ALTHEA R. SHERMAN (15), die schon früher ähnliche Versuche angestellt hat, gibt für ihre Zuckerwasserbecher „a position slightly up from the horizontal“ an; eine rein horizontale Stellung eines Glases ist ja unmöglich, da in dieser Stellung die Flüssigkeit herauslaufen würde.

Mehr vom Standpunkt des Botanikers als von dem des Zoologen hat A. L. PICKENS (11, 12) das Verhältnis des Kolibris *Archilochus colubris* (L.) zu dem Lippenblütler *Macranthera Le Contei* und von *Calypte costae* (Bourc.) zu dem Labiaten *Ramona polystachya* untersucht und den Ablauf des Bestäubungsgeschäftes studiert. Steckt *Archilochus colubris* seinen Schnabel in eine aufrecht stehende Blüte von *Macranthera Le Contei* (Abb. 3, A), so berühren die Staubgefäße dieser Pflanze sein Gefieder nicht im geringsten; nur bei horizontaler Stellung der langen Blütenachse (Abb. 3, B) reichen sie bis auf den Hinterkopf des

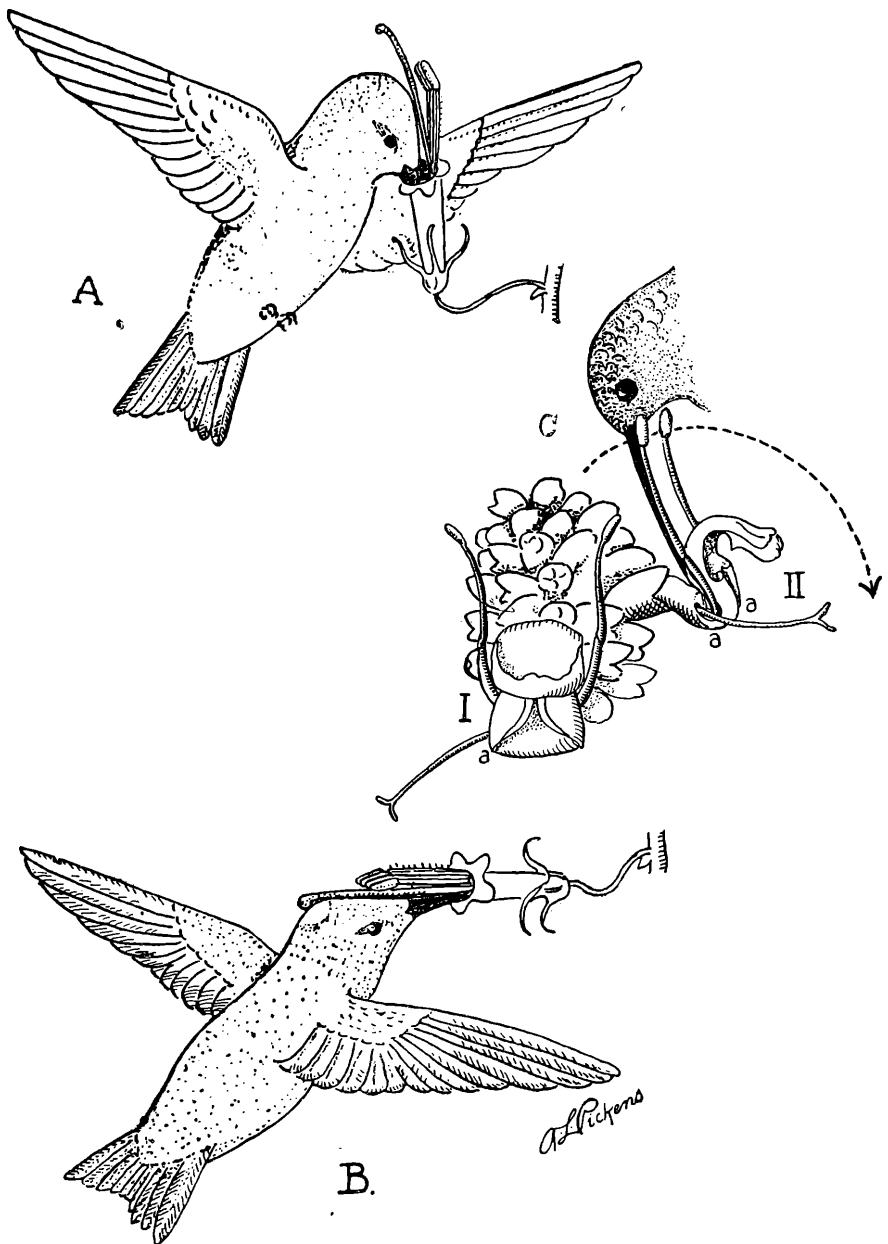


Abb. 3. A und B. *Archilochus colubris* bei der Bestäubung von *Macranthera Le Contei*. Die zunächst aufrechte Blüte (A) wird durch den Vogel gewaltsam in die Horizontalebene (B) gedrückt; nur in dieser Stellung berühren die Staubgefäße den Hinterkopf (nach PICKENS 1929); C. *Calypte costae* drückt bei der Bestäubung von *Ramona polystachya* die hochgewölbte Unterlippe des Labiaten herab, um in die Blütenröhre hineinfahren zu können (nach PICKENS 1927).

Vogels, wo sich der Pollen abstreift. Erst auf Grund unserer Vorstellung von der Wichtigkeit der horizontalen Zungenstellung bei der Nektaraufnahme wird es verständlich, warum der Vogel die aufrecht stehende Blüte gewaltsam in eine horizontale Stellung drückt, wie es PICKENS beobachtet hat und wie es die Skizzen darstellen; er tut es nicht, damit sich an seinem Gefieder Pollen abstreifen kann, sondern er muß es tun, um seinerseits den Nektar aufnehmen zu können.

Aehnliche Verhältnisse liegen bei der Bestäubung von *Ramona polystachya* durch *Calypte costae* vor. Hier ist der Eingang zur Blütenröhre (Abb. 3, C) durch die sich hochwölbende Unterlippe versperrt. Der Vogel muß gewaltsam diesen Verschlußdeckel nach unten klappen, um den Nektar aufnehmen zu können. Der Schnabel und mit ihm die Zunge kommt dabei in horizontale Stellung, und bei dieser Bewegung streifen sich die Pollenkörner am Halsgefieder des Vogels ab.

Daß Kolibris Flüssigkeiten durch einen Saugakt bei gesenktem Schnabel nicht aufzunehmen pflegen, sei weiterhin durch die Angaben zweier Feldbeobachter bekräftigt. Ein so erfahrener Kenner wie Herr Dr. HARTERT (mündl.) versicherte mir, daß er niemals Kolibris aus aufrecht stehenden Blüten habe trinken sehen. Von der Wasseraufnahme der Kolibris sagt JOHOW (4, p. 242), dem wir einige wertvolle Arbeiten über die Pflanzenwelt Chiles verdanken, folgendes: „Ein jeder, der Kolibris in der Natur beobachtet hat, weiß, daß diese Vögel, um zu trinken, sich niemals an den Rand eines Gewässers oder einen aus dem Wasser hervorragenden Gegenstand setzen, daß sie dagegen sehr gern schwebend aus Wasserfällen, steil von Felsen herabkommenden Rinnsälen, in Gartenanlagen auch aus Fontänen oder dem Strahl geöffneten Wasserleitungshähne trinken“. Es wird also auch bei der Wasseraufnahme ein Hochsaugen der Flüssigkeit von unten nach oben vermieden.

Nach all diesen Angaben erscheint es mir nicht berechtigt, der Kolibrizunge den Rang einer eigentlichen Saugzunge abzusprechen, wie ich es in einer früheren Notiz (14) noch tat; ich bemühte mich damals vor allem, die Unhaltbarkeit der GADOW'schen und MOLLER'schen Anschauung nachzuweisen. Es handelt sich offensichtlich bei der Nektaraufnahme der Kolibris nicht um das übliche Saugen mit Hilfe eines Vakuums, aber, wie mir ein weiteres Eindringen in die Materie jetzt zu schließen erlaubt, um einen Saugakt, der auf dem Prinzip der Kapillarität beruht; eine horizontale oder schräg von unten nach oben gerichtete Haltung von Schnabel und Zunge scheint die Flüssigkeitsaufnahme sehr zu begünstigen.

2. Der histologische Bau der Kolibrizunge.

Die morphologische Untersuchung konnte nur in großen Zügen über den Bau der Zunge orientieren. Denn wo es sich um feinere Strukturen, etwa um das dünne Häutchen an der Basis des Vorderstückes oder um die Ausbildung der lamellosen Säume handelt, erweist sich die Praeparation mit der Nadel unter dem Binokular als eine unzulängliche Methode. In diesen und manchen anderen Fällen muß die histologische Untersuchung hinzutreten, um den Bau völlig zu klären.

Entsprechend der Sonderaufgabe eines jeden der drei Zungenabschnitte ist ihr geweblicher Aufbau ein ganz verschiedener. Der Zungengrund, der als feste bindegewebige Platte den Aditus laryngis beherbergt, birgt in seinem Inneren Knorpelplatten, die den Eingang zur Trachea wie bei allen Vögeln stützen; es erübrigt sich hier, auf diese Verhältnisse näher einzugehen. Der nächstfolgende Abschnitt ist ganz darauf eingestellt, als ausdehnungsfähiger Zungenschlauch

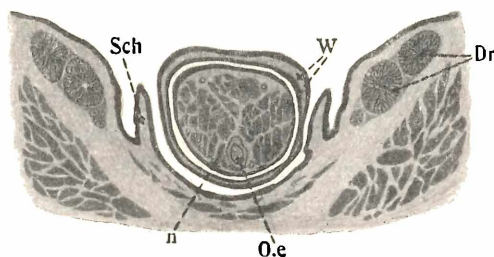


Abb. 4. *Leucochloris albicollis*. Schnitt durch den Zungenschlauch. O.e = Os entoglossum; W = die bei Rücklage der Zunge mehrfach gefaltete Wandung; Sch = Zungenscheide; Dr = Drüsen; n = Nervus hypoglossus und Nervus glossopharyngeus. Vergr. ca. 40 fach.

zu fungieren. Da seine Wandung bei Rücklage der Zunge in Falten liegt, ist sie auf dem in Abb. 4 wiedergegebenen Querschnitt dreimal getroffen worden (Abb. 4, W). Im Inneren des Zungenschlauches verläuft das Os entoglossum, vom Musc. kerato-hyoideus umgeben, der am vordersten Teil des Zungenbeinkörpers inseriert. Auf der Ventralseite liegen jederseits dicht aneinander geschmiegt zwei Nerven, wohl der N. hypoglossus und der N. glossopharyngeus (Abb. 4, n); der mediane Nerv ist auf dem Schnitt nicht quergetroffen, sondern jederseits schräg angeschnitten worden. Der Grund dafür liegt darin, daß bei Rücklage der Zunge der Nerv in mäanderartigen Windungen verläuft, die beim Vorstrecken der Zunge und der damit verbundenen Verlängerung des Zungenschlauches verstreichen. An seinen Seiten (in proximalen

Partien auch auf seiner Dorsalfläche) ist der Schlauch von der Zungenscheide (Sch) umgeben; es geht aus dem histologischen Bild deutlich hervor, daß sie nur einen besonderen Teil der Mundschleimhaut darstellt, in die sie unmittelbar übergeht. Rechts und links von der Zunge liegen unter der Mundschleimhaut die quer getroffenen Drüsen.

Für die Nektaraufnahme ist am wichtigsten das Vorderstück der Zunge; dem Hochstand seiner äußerlich-morphologischen Ausbildung entspricht ein differenzierter histologischer Bau. Es ist durch einige Sonderbildungen ausgezeichnet, die erst auf Schnittbildern deutlich werden, und durch die die Zunge der Kolibris vor derjenigen aller anderen Vogelfamilien ausgezeichnet ist. Man kann sich über den Bau seiner einzelnen Regionen am leichtesten an Querschnittsbildern (Abb. 5—10) orientieren.

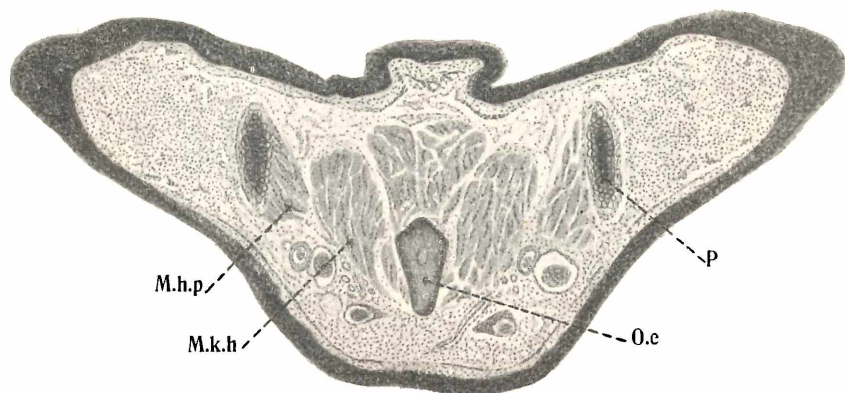


Abb. 5. *Leucochloris albicollis*. Querschnitt durch den proximalsten, sehr muskulösen Teil des Vorderstückes. M. h. p. = Musc. hypoglossus posterior; M. k. h. = Musc. kerato-hyoideus; O. e. = Os entoglossum; P = Paraglossalia. Vergr. ca. 70 fach.

In seinem basalen Abschnitt (Abb. 5) ist das Vorderstück ungekammert und einheitlich. Als Stütze der seitlich gerichteten Zungenflügel dienen die hintersten Enden der Paraglossalia (P), die in ihrer ganzen Länge stets knorplig bleiben und nie verknöchern. Weiter nach vorn zu konvergieren sie und legen sich unter Ausbildung eines Gelenkes jederseits an das Os entoglossum (O. e.) an, das kurz hinter der im Querschnitt getroffenen Region (vergl. Abb. 1) seinen distalsten Punkt erreicht.

Charakteristisch für diesen Teil des Vorderstückes ist vor allem die mächtig entwickelte Muskulatur. In der Mitte liegt der Musc. kerato-hyoideus (M. k. h.), der von den Zungenbeinhörnern entspringt

und nach Aufspaltung in zwei dorsale und je ein laterales Bündel am Zungenbeinkörper ansetzt. Seitlich von ihm ist ein Muskel angeschnitten, der zu den Paraglossalia zieht und in dem man wohl den *Musc. hypoglossus posterior* (M. h. p; nach der Benennung von Prinz LUDWIG FERDINAND (9)) erblicken kann. Er ermöglicht bei einseitiger Kontraktion seitliche, wenn auch geringfügige Exkursionen der Paraglossalia und damit des gesamten Vorderstückes.

Ein weiteres Paar von Binnenmuskeln findet sich auf dem nächstfolgenden Querschnitt (Abb. 6). Dorsal und ventral von den Paraglossalia ziehen kleine Muskeln vorwärts und strahlen in das Vorderstück aus.

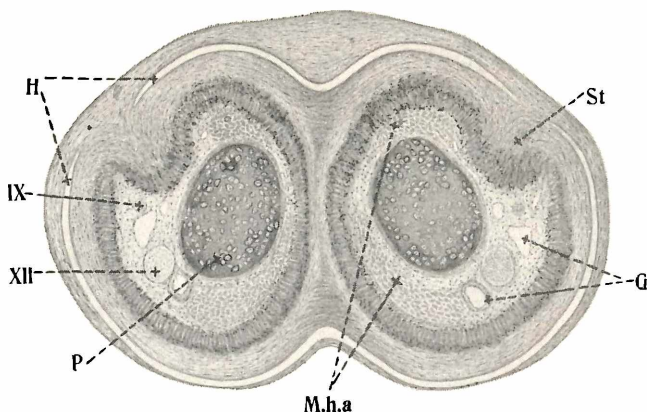


Abb. 6. *Leucochloris albicollis*. Querschnitt durch das Vorderstück distal von den beiden Zungenflügeln. Der Innenraum ist in zwei Zungenkammern gegliedert. G = Gefäße; H = von lebendem Gewebe überdeckte Hornschicht; M. h. a. = *Musc. hypoglossus anterior*; P = Paraglossale; St = häutige, ins Innere vorspringende Wandungsleiste (Stützstab); IX = *Nerv. glossopharyngeus*; XII = *Nerv. hypoglossus*; Vergr. ca. 85 fach.

Der untere Muskel entspricht seiner Lage nach dem *Musc. hypoglossus anterior* (M. h. a.) der anderen Vögel. Das kleine dorsale Bündel, das keiner anderen bisher untersuchten Vogelfamilie zukommt, ist wohl als Abspaltung des gleichen Muskels aufzufassen; beide zusammen dienen der Beweglichkeit der nach der Spitze zu gelegenen Partien des Vorderstückes.

In dieser, nur wenig distal von den Zungenflügeln gelegenen Region ist die Struktur der Zunge eine wesentlich andere als im basalen Abschnitt. Die vielschichtige Wandungszone beherbergt dorsal und ventral eine verhornte Schicht (H). Das Wandungsgewebe hat in der Medianebene eine vertikale Scheidewand gebildet, die den ursprünglich

einheitlichen Innenraum in zwei nebeneinander liegende Röhren umwandelt. Die innerste ihrer zahlreichen Zellschichten ist in radiärer Richtung langgestreckt und (wenigstens bei einigen Arten) pigmentiert; sie bildet eine scharfe Grenze gegen den geweblich ganz anders gebauten Innenraum der Röhren. In ähnlicher Weise umgeben langgestreckte Zellen einer vielschichtigen Wandung den mesodermalen Innenraum der wachsenden Feder, und in Anlehnung an diese Verhältnisse kann man auch in der Kolibrizunge Zylinderzellen und „Pulpa“ gegenüberstellen. Als stützendes Element verläuft in jeder der beiden Röhren

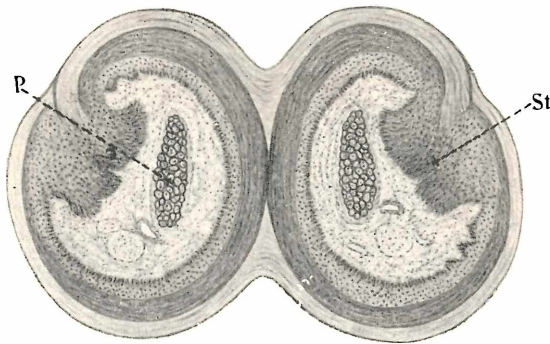


Abb. 7. *Leucochloris albicollis*. Querschnitt durch das Vorderstück distal von dem auf Abb. 6 dargestellten Schnitt. Das Paraglossale (P) ist schlanker geworden; der Stützstab (St) ist weiter ins Innere vorgedrungen. Die Wandung der Zunge ist völlig verhornt. Eine Hornschicht zwischen den beiden Zungenkammern hat sich noch nicht vollständig durchgeschnürt. Vergr. ca. 85 fach.

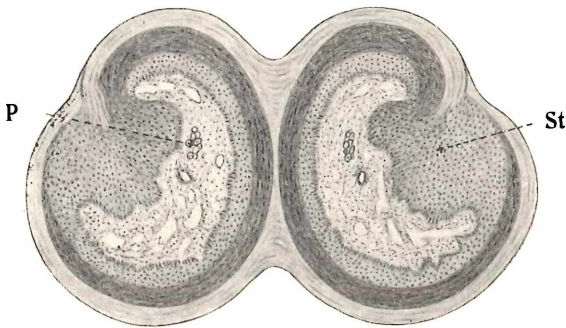


Abb. 8. *Leucochloris albicollis*. Querschnitt durch das Vorderstück, distal von dem auf Abb. 7 dargestellten Schnitt. P = distalste Reste des proximalwärts stärkeren Paraglossale. Der mächtig ins Innere gewucherte, der Wandung entstammende Stützstab (St) hat den Innenraum der beiden, durch eine Hornschicht getrennten Zungenkammern verkleinert. Vergr. ca. 85 fach.

das Paraglossale, das in lockerem Bindegewebe eingebettet liegt. Ventral und dorsal ziehen die bereits oben erwähnten Muskeln und lateral verlaufen große Gefäße (Abb. 6, G.). Den unteren Nerv darf man wohl mit Rücksicht auf seine Lage als Nervus hypoglossus, den oberen als Nervus glossopharyngeus ansehen.

Nach der Spitze zu (Abb. 7) verdünnen sich die Paraglossalia mehr und mehr. In Abb. 8 werden sie nur durch einige Knorpelzellen dargestellt und noch weiter vorn (Abb. 9) sind sie gänzlich verschwunden. Mit der Größenabnahme der Paraglossalia geht Hand in Hand eine von hinten nach vorn immer stärker zunehmende Einwucherung des seitlichen Wandungsgewebes in die Pulpa, die zur Bildung einer häutigen Leiste führt (Abb. 6—8, St.).

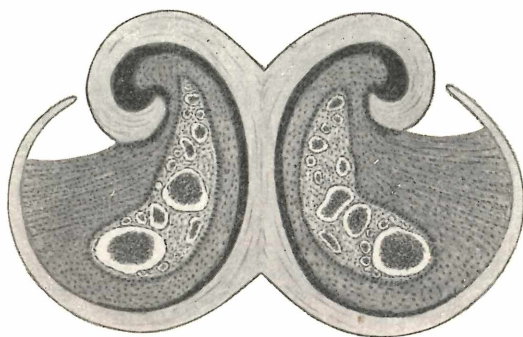


Abb. 9. *Leucochloris albicollis*. Querschnitt durch das Vorderstück beim Beginn des „Aufplatzens“ der beiden Zungenröhren (vgl. Abb. 1). Die dorsalen und ventralen Hornschichten beginnen jederseits auseinander zu weichen. Der Innenraum der Zunge ist durch große und zahlreiche Blutgefäße ausgezeichnet. Paraglossalia fehlen. Vergr. ca. 85 fach.

Bei der Praeparation unter dem Binokular macht dieser von den seitlich-oberen Partien der Wandung ausgehende Wulst den Eindruck eines soliden Stabes; wir haben in ihm sicherlich die „cartilagineous prolongation“ zu erblicken, die Lucas den Paraglossalia zugeschrieben hat, weil er bei seinen makroskopischen Praeparationen Knorpel mit festem ektodermalen Gewebe verwechselte.

In einer vorläufigen Mitteilung (13) habe ich die Hauptfunktion dieses „Stabes“ darin erblickt, daß er dem distalen, nicht mehr vom Paraglossale durchzogenen Teil des Vorderstückes als Stütze dient. Wo sich bei anderen Vögeln eine Versteifung der vorderen Teile der Zunge als notwendig erweist, wird sie dadurch erreicht, daß dem Paraglossale ein paariges oder unpaares Knorpelstück vorgeschaltet ist. Die

Ausbildung einer häutigen, festen Leiste in der Kolibrizunge bietet dagegen den Vorteil größerer Beweglichkeit; das so gefestigte Vorderstück ist in seinem distalen Teil sicherlich zu größeren seitlichen Ausbiegungen befähigt, als wenn es von einem Knorpelstab versteift wäre. Neben dieser Aufgabe der Festigung hat die ektodermale Leiste noch eine weitere Funktion: sie dient als Puffer für den Zungenbeinapparat und die Paraglossalia.

Es wurde bereits auf Seite 432 dargestellt, daß beim Vorstrecken der Zunge die Hörner in den aus der Scheide sich ausstülpenden Schlauch vorstoßen. Dabei drücken sie zwangsläufig das mit ihnen gelenkig verbundene Os entoglossum vorwärts, und dieses wiederum müßte die an ihm eingelenkten Paraglossalia in das Vorderstück hineintreiben, wenn nicht eben jederseits die sich dem Paraglossale auflagernden und anlagernden Leisten dem distal gerichteten Vorwärtsdrängen ein Ziel setzen würden; sie wirken als regelrechte Puffer und verhindern eine Beschädigung, die das innere Gewebe durch die vorwärtsdrängenden Paraglossalia erleiden könnte.

Ehe wir das weitere Schicksal dieser Stütz- und Hemmungsleiste im Spitzenteil des Vorderstückes verfolgen, müssen wir die verschiedene Ausbildung der Wandungszone in den hinteren Regionen berücksichtigen. Wir sahen bereits, daß nur ganz an der Basis (Abb. 5) die Wandung weichhäutig ist. Dann folgt eine Zone (Abb. 6), wo bereits auf der Dorsal- und Ventralseite der Zunge eine Hornschicht ausgebildet ist, die aber noch von lebendem Gewebe in Gestalt eines feinen Häutchens überdeckt ist. Noch weiter distalwärts liegt die Hornschicht frei zu Tage; die dorsale und ventrale Hornlamelle sind einander entgegengewachsen und haben sich aneinandergelegt, so daß die Röhren nun allseits von Horn umkleidet sind (Abb. 7 u. 8). Die beiden ursprünglich getrennten Lamellen gehen an ihren Seiten jedoch nicht — das sei als wichtig hervorgehoben — unmittelbar ineinander über, sondern legen sich nur aneinander an, ohne zu verschmelzen; die dorsale Lamelle dringt dabei weiter ins Innere des Rohres vor als die ventrale. An der Stelle der bloßen Anlagerung weichen spitzenwärts, wie Abb. 9 zeigt, die Hornlamellen auseinander. Die dorsale Lamelle wächst nämlich auf Kosten des angrenzenden Gewebes, das der Verhornung unterliegt, immer weiter ins Innere vor und gibt den Zusammenhang mit der ursprünglich ventralen Lamelle auf. Wir haben diesen Vorgang im ersten Abschnitt als „Aufplatzen“ der Zungenröhre bezeichnet.

Auf dem zuletzt erwähnten Querschnitt (Abb. 9) sucht man vergeblich nach der ektodermalen Leiste, die in proximaler gelegenen Teilen der Zunge anzutreffen war. Die Vorwucherung der Wandungszone ist

nämlich nicht auf die seitlich-oberen Teile der Röhre beschränkt, sondern die Wandungszone ist allseitig vorgewachsen und hat die „Pulpa“ zusammengedrängt; letztere nimmt nach der Spitze zu immer weniger Raum im Inneren des mächtig sich vermehrenden Wandungsgewebes ein und ist hier in ihrem vordersten Teil ausgezeichnet durch einen auffallenden Reichtum an großen Blutgefäßen.

Schließlich verschwindet die Pulpa gänzlich, und an ihre Stelle tritt das Gewebe der Wandungszone. Je weiter aber dieses Gewebe ins Innere vordringt, um die Pulpa einzuengen und zu ersetzen, umsomehr wird es von außen her reduziert. Die in regelmäßigen Schichten angeordneten Zellen verfallen einem von mir nicht näher studierten Degenerationsprozeß, und von außen nach innen fortschreitend splittert

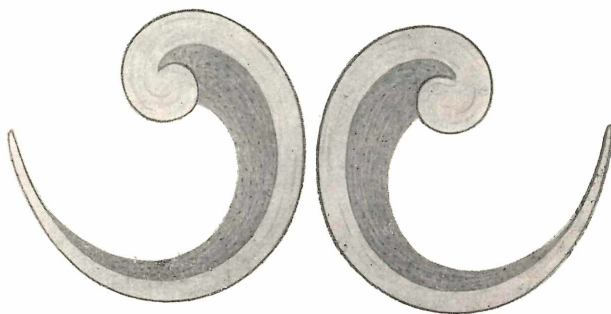


Abb. 10. *Leucochloris albicollis*. Querschnitt durch die von einander getrennten Zungenrinnen. Im Inneren der konkaven Hornlamellen liegen Reste des ehemaligen Wandungsgewebes, die weiter distalwärts verschwinden. Vergr. ca. 85 fach.

Zellreihe um Zellreihe ab, bis in der Konkavität der festen Hornschicht nur noch ein Rest des ursprünglichen Wandungsgewebes liegt (Abb. 10). Auf Kosten dieses Zellmaterials verdickt sich die Hornwandung und bildet dorsal einen besonders kräftigen, eingerollten Saum. Noch weiter vorn ist auch der letzte Rest unverhornten, ehemaligen Wandungsgewebes aus der Konkavität der beiden nunmehr in der Medianebene getrennten Hornlamellen verschwunden, so daß wir es im distalen Teil des Vorderstückes — ganz im Gegensatz zu dem histologisch recht differenzierten Aufbau der basaleren Partien — mit einer einheitlich-verhornten, also toten und nicht innervierten Schicht zu tun haben.

Alle bisher näher erörterten besonderen Strukturen des Vorderstückes ließen sich zwanglos mit der Funktion der Zunge in Zusammenhang bringen: das Vorhandensein spitzenwärts gelegener Kapillaren,

die Ausbildung der rinnenförmigen Lamellen als Leitrohre für die aufgenommene Flüssigkeit und das Vorwachsen der ektodermalen Leisten als Festigungsstäbe und Puffer. Nicht so ohne weiteres läßt sich dagegen aus der Funktion der Zunge jenes feine Häutchen erklären, welches am proximalen Teil des Vorderstückes das wachsende Horn deckt. Bei der Praeparation unter dem Binokular kann man nur erkennen, daß auf der Oberseite der Zunge eine recht dicke Schicht lebenden Gewebes über dem Horn liegt; ein Querschnitt (Abb. 6) zeigt, daß auch ein feines Häutchen die Hornschicht auf der Ventralseite deckt. Noch mehr nach der Basis zu liegt die deckende Hautschicht nicht über fertigem, sondern — wie man an mit Gentianaviolett gefärbten Querschnitten erkennen kann — über sich entwickelndem Horn. Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß sich hier die Bildungsstätte der Hornlamellen befindet, und die Tatsache, daß sie auch noch bei der fertig entwickelten Zunge erhalten ist, läßt vermuten, daß ein dauernder oder zeitweiliger Nachschub von Hornsubstanz stattfindet oder stattfinden kann. Das Vorderstück besteht ja in seiner distalen Hälfte, die im Laufe eines Kolibrilebens unzählige Male in Blüten eingeführt wird und einer dauernden Abnutzung unterliegt, nur aus Horn. Es wäre nicht weiter verwunderlich, wenn die dauernde Abnutzung der Zunge an der Spitze durch ein entsprechendes Nachwachsen der Hornlamelle aus dieser proximalen Bildungsstätte heraus ausgeglichen würde. Eine Bestätigung dieser Annahme muß dem Experiment überlassen werden, das in den Heimatländern der Kolibris am lebenden Tier ohne Schwierigkeiten ausgeführt werden kann. Würde sich diese Annahme bestätigen, so wäre die Kolibrizunge nicht nur durch besondere morphologisch-histologische Eigentümlichkeiten, sondern auch durch eine bei Vögeln einzigartige physiologische Anpassung an ihre Aufgabe ausgezeichnet.

C. Die Entwicklung der Kolibrizunge.

1. Beschreibung der untersuchten Stadien.

Der von den üblichen Formen abweichende Bau der Kolibrizunge verlockte zum Studium ihrer ontogenetischen Entwicklung. Ich hoffte anfangs, von einem indifferenten Anfangsstadium ausgehen und Schritt für Schritt die zunehmende Differenzierung verfolgen zu können; aber die Schwierigkeit, geeignete Embryonen und Jungvögel zu erhalten, zwang mich dazu, mich mit nur vier verschiedenen und bereits schon etwas fortgeschrittenen Stadien in je zwei Exemplaren zu begnügen, die überdies noch von vier verschiedenen Arten stammten. Immerhin

genügte dieses Material, um in großen Zügen den Verlauf der Zungenentwicklung feststellen zu können. Die im vorigen Abschnitt betonte Tatsache, daß die Zunge bei allen Arten in gleicher Weise ausgebildet ist, läßt vermuten, daß auch die Entwicklung dieses Organs bei allen Kolibris die gleiche sein wird und die Verwendung von artverschiedenem Material nur unwesentliche Fehlerquellen in sich birgt. Die untersuchten Entwicklungsstufen waren folgende:

Stadium I. Embryo einer nicht feststellbaren Spezies aus Utinga bei Para in der zweiten Hälfte der Embryonalentwicklung; größte Länge von der Nackenbeuge bis zur Schwanzkrümmung 8 mm.

Stadium II. Jungvogel von *Phaetornis pygmaeus*, etwa 3—5 Tage nach dem Ausschlüpfen mit spärlicher Bedunung; größte Länge von der Schnabelspitze bis zum Hinterende des Körpers (Steiß) 22 mm.

Stadium III. Jungvogel einer nicht festgestellten Spezies aus Utinga bei Para etwa in der Mitte der Nestlingszeit. Konturfedern des Flügels im Sprießen; größte Länge von der Schnabelspitze bis zum Hinterende des Körpers (Steiß) 33 mm.

Stadium IV. Flügger Jungvogel von *Basilina leucotis*; Länge von der Schnabelspitze bis zur Schwanzspitze 60 mm.

2. Die embryonale Zunge.

(Stadium I.)

Die Zunge der beiden mir zur Verfügung stehenden Embryonen (Abb. 11) befindet sich durchaus nicht mehr in einem indifferenten Ausgangsstadium, in dem sie von entsprechenden Stadien anderer Vogelzungen nicht zu unterscheiden wäre; sie ist sowohl durch ihre Gestalt als auch durch ihren histologischen Bau bereits deutlich als zukünftige Kolibrizunge zu erkennen.

In einer grundlegenden Arbeit über die Entwicklung der Zunge bei *Passer domesticus* und *Anas boschas* hat KALLIUS (6) dargelegt, daß bei der Ausbildung der freien Zunge der Vögel zwei verschiedene embryonale Bildungsbezirke zusammenwirken; es sind die dem Bereich des 1. Schlundbogens angehörenden seitlichen Zungenwülste (Corpora lateralia) und das sich zwischen 1. und 2. Schlundbogen entwickelnde Tuberculum impar.

Beim Sperling legen sich zur Bildung der Zungenspitze die seitlichen Zungenwülste aneinander, und das Tuberculum impar bleibt dabei unbeteiligt. Bei der Ente wird im Gegensatz dazu die vorderste Spitze von diesem Tuberculum gebildet, während sich die Corpora lateralia nicht so weit distad erstrecken. Im Anschluß an diese Fest-

stellungen hat KALLIUS die einleuchtende Vorstellung entwickelt, daß alle zweizipfligen Vogelzungen im Sinn der Entwicklungsgeschichte nach dem Typ der Sperlingszunge gebaut seien, und daß die beiden Zipfel durch getrenntes Vorwachsen der seitlichen Zungenwülste gebildet werden, wie es für die Eidechse ihm nachzuweisen gelang (5). Als Kriterium für die Ausdehnung des Tuberculum impar kann in jungen Stadien die Reichweite der Paraglossalia gelten, die nur im Bereich des Tuberculum impar zu liegen pflegen. Schnitte durch den distalsten Teil der Zunge (Abb. 12) lassen erkennen, daß diese Knorpelstäbe sich zwar nicht bis in die alleräußerste Spitze erstrecken; aber schon etwa $300\ \mu$ proximalwärts von dieser Schnittfläche (vgl. Abb. 11) beginnen die Paraglossalia aufzutreten, die also bis fast an die Zungenspitze reichen. Trotz dieses weiten Vordringens der Knorpelspangen darf man wohl nicht auf eine entsprechende distale Entwicklung des Tuberculum impar und damit auf seine Beteiligung an der Ausbildung der Zungenspitze schließen, denn die in der Kolibrizunge verankerte Tendenz zur Verlängerung mag bei älteren Embryonalstadien die Knorpelspangen aus ihrem Ursprungsgebiet bis in mehr distalwärts liegende Zungenpartien vorgetrieben haben. Jedenfalls kann die Beteiligung der oben genannten embryonalen Bildungsstätten am Aufbau des Vorderstückes erst durch Untersuchung jüngerer Embryonen sichergestellt werden.

Die embryonale Zunge ist bereits sehr deutlich in die drei Abschnitte gegliedert, die die erwachsene Zunge auszeichnen: Vorderstück, Zungenschlauch

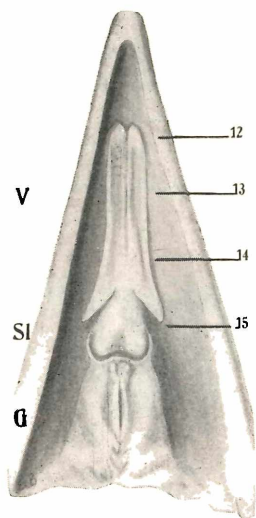


Abb. 11. Dorsalansicht der Zunge eines Kolibriembryo in der zweiten Hälfte der Embryonalentwicklung (Stadium I). V = Vorderstück; Sl = Zungenschlauch; G = Zungenrund. Die Ziffern neben den Hinweistrichen geben die Nummer der Abbildung an, auf der der betreffende Querschnitt durch die Zunge dargestellt ist.
Vergr. 15fach.

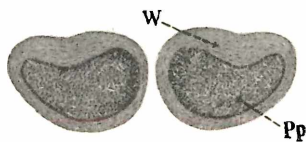


Abb. 12. Schnitt durch das Vorderstück eines Kolibriembryo, in proximaler Richtung aufeinander folgend. Pp = Pulpa; W = Wandungszone.
Vergr. ca. 85fach.

und Zungenrund (Abb. 11). In diesem Stadium entspricht das Vorderstück noch völlig der freien Zunge der *Passeres*, was später nicht mehr zutrifft; die Paraglossalia reichen bis fast an die Zungenspitze und es fehlt noch derjenige Abschnitt, der bei der erwachsenen Zunge distal von ihnen liegt und durch den ektodermalen Stab gefestigt ist.

Eine unter dem Binokular deutlich sichtbare Einkerbung an der Spitze bedeutet das Einsetzen der Röhrenbildung. Schnitte durch diese Gegend (Abb. 12) zeigen, daß die gegabelte Spitze sich aus zwei verschiedenen Schichten zusammensetzt, nämlich einer sehr stark entwickelten Wandungszone und einer von ihr umschlossenen Pulpa. Dieser



Abb. 13.

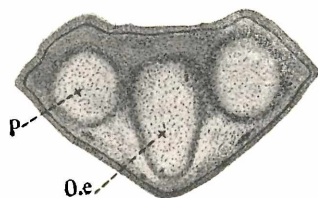


Abb. 14.

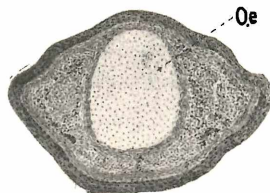


Abb. 15.

Abb. 13—15. Schnitte durch das Vorderstück eines Kolibriembryo, in proximaler Richtung aufeinander folgend. O.e = Os entoglossum; P = Paraglossalia; Vergr. ca. 85 fach.

mesodermale Innenraum besteht aus dicht aneinander gedrängten großkernigen Zellen und grenzt sich gegen die Wandung durch eine Lage regelmäßiger Zellen ab, die wir beim erwachsenen Tier als Zylinderzellen bezeichnet haben. Die Wandungszone selbst hat sich jederseits in ihrem oberen, lateralen Teil verdickt und in die Pulpa vorgewölbt.

Eine größere Gewebsdifferenzierung zeigt sich auf mehr proximalwärts gelegenen Schnitten (Abb. 13). Das mesodermale Pulpagewebe hat sich im Inneren zu den Paraglossalia verdichtet; die Durchschnürung einer medianen, teilweise schon verhornenden Lamelle leitet die Bildung

zweier Zungenröhren ein. Noch mehr nach der Basis des Vorderstückes zu (Abb. 14) findet sich auf Schnittbildern neben den Paraglossalia die knorpelige Anlage des später verknöchernden Os entoglossum, und die ersten Bildungen von Nerven und Gefäßen sind sichtbar. Verhornte Partien der Wandungszone fehlen; der Verhornungsprozeß ist sichtlich auf die distalen Partien beschränkt.

Der Zungenschlauch (Abb. 15) weist histologisch keine Besonderheiten auf. Langgestreckte Kerne, die sich vor allem in den Zellen um das Os entoglossum und denjenigen längs der Wandung finden, zeigen die Intensität des Wachstumsprozesses an, denn diese Zellen befinden sich, wie man mit Immersionsvergrößerung leicht erkennen kann, fast ausnahmslos in mitotischer Teilung.

3. Die Zunge des Nestlings und des flügenden Vogels.

(Stadien II—IV.)

Am Ende der Embryonalperiode hat die Zunge der *Passeres*, nach KALLIUS Ergebnissen beim Sperling zu schließen, ihre endgültige Form bereits erreicht, wenn auch das ganze Organ in allen seinen Teilen sich noch vergrößert. Die Zunge der *Trochilidae* aber erfährt in der postembryonalen Periode noch mannigfache Differenzierungen; die wichtigste von ihnen ist die Ausbildung der charakteristischen distalen Partien des Vorderstückes, und nichts könnte die im Gegensatz zu anderen Zungenteilen sekundäre Natur dieser Bildungen besser beweisen als ihr spätes Auftreten im Laufe der Nestlingszeit.

Aeußerlich ist die Zunge des jüngeren Nestlings (Stadium II, Abb. 16) wesentlich von der des Embryo verschieden. Der Längenzuwachs ist gering, jedoch hat sich die Zunge schon wesentlich verbreitert und vor allem ist die Bildung zweier

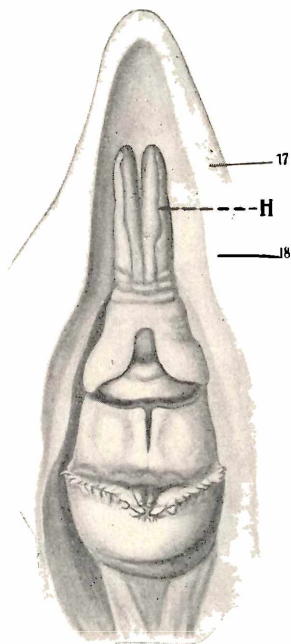


Abb. 16. *Phaeoastur pygmaeus*. Die Zunge eines 3—5 Tage alten Jungvogels in Dorsalansicht (Stadium II). H = feines Häutchen, das die seitlichen Teile des Vorderstückes überzieht; 17, 18 = vgl. Querschnitte auf Abb. 17 und 18. Vergr. 15 fach.

getrennter Röhren an der Zungenspitze fortgeschritten. Besonders auffällig ist bei diesem Stadium ein Häutchen (Abb. 16, H), das die seitlichen Partien des Vorderstückes überzieht; es ließ sich bei der Präparation unter dem Binokular leicht mit einer Nadel von dem darunter liegenden Gewebe abheben. Leider ging dieses Häutchen bei der Vorbereitung zur Paraffineinbettung verloren, so daß ich über seine feinere Struktur keine Aussagen machen kann. Vielleicht handelte es sich um ein anomal lange erhalten gebliebenes Epitrichium.

Histologisch ist die Zunge dieses jungen *Phaetornis pygmaeus* charakterisiert durch eine Auflockerung des Pulpagewebes. Neben den wohlentwickelten Paraglossalia (Abb. 17) liegen zahlreiche Arterien und

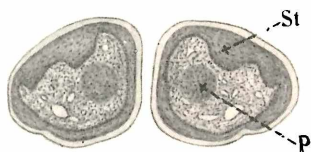


Abb. 17.

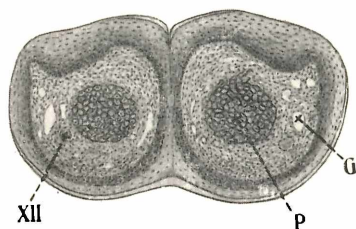


Abb. 18.

Abb. 17. Querschnitt durch die Spitzenpartie des Vorderstückes von Stadium II. Seitlich-oben von den Paraglossalia (P) ist durch Verdickung der Wandungszone die Anlage des künftigen „Stützstabes“ (St) gebildet. Die Zungenröhren sind allseits von Horn umgeben. Vergr. ca. 85 fach.

Abb. 18. Querschnitt durch die Mitte des Vorderstückes von Stadium II. Die seitlich-oberen Partien der Zungenwandung sind unverhornt. G = Gefäße; P = Paraglossalia; XII = Nervus hypoglossus. Vergr. ca. 85 fach.

Venen; die bereits bei Stadium I erwähnte Verstärkung der Wandungsschicht hat zugenommen, und wir haben deutlich die Anlage desjenigen Zellstranges vor uns, der bei der erwachsenen Zunge als Festigungsstab und Puffer fungiert. Die distalen Zungenröhren sind von einer Hornschicht völlig umkleidet; es ist auffallend und wichtig, daß auf mehr proximal gelegenen Schnitten (Abb. 18) die Verhornung den oberen lateralen Teil der Röhren freiläßt.

In den Entwicklungsstufen, die zwischen Stadium II und III liegen, nimmt die Bildung von Horn weiterhin zu. Die dadurch bedingte Festigung der Wandung des Vorderstückes verleiht dem Stadium III (Abb. 19) ein weitaus strafferes und fertigeres Aussehen als es bei *Phaetornis pygmaeus* der Fall war. Der basale Teil des Vorderstückes nähert sich immer mehr der Form, die der erwachsenen Zunge zukommt.

Auffallenderweise sind an der Spitze die beiden Röhren noch nicht auseinanderge-
wichen; vermutlich setzt dieser Aufspaltungs-
prozess bei den einzelnen Arten zu ver-
schiedenen Zeiten ein. Erst in diesem
Stadium beginnt an der Spitze der Zunge
die Bildung der Hornlamellen, das bereits
im morphologischen Teil erwähnte seitliche
Aufreißen der Zungenröhren.

Wir sahen bereits, daß die in Stadium II
einsetzende Verhornung die oberen lateralen
Wandungsteile der beiden Zungenröhren ver-
schont (Abb. 18), also auf diejenigen Zell-
partien nicht übergreift, welche die von der
Wandung vorgeschobene Anlage des Festig-
ungsstabes nach außen begrenzen. Diese
Wandungszellen bleiben vielmehr am Leben
und beginnen sich ebenfalls zu vermehren
(Abb. 20). Während der Festigungsstab
durch erneute Zellteilungen seiner an die
Pulpa grenzenden Zone nach innen sich
immer weiter vorwölbt, entsteht gleichzeitig
durch den Wachstumsprozeß der äußeren
Wandungszellen auch eine nach außen ge-
richtete Vorwölbung der Wandungsschicht;
sie tritt jedoch nur vorübergehend auf und
ist auf Schnitten durch die Zunge eines

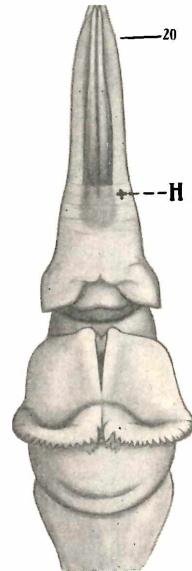


Abb. 19. Dorsalansicht der
Zunge eines Kolibrijuvengs
in der Mitte der Nestlingszeit
(Stadium III). Die membra-
nösen Säume sind noch nicht
ausgebildet. H = Häutchen
über der Hornschicht; 20 =
vgl. Querschnitt auf Abb. 20.
Vergr. 10fach.

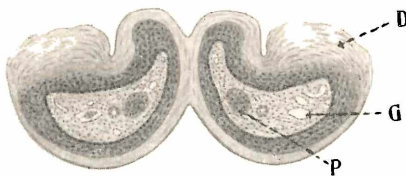


Abb. 20.

Abb. 20. Querschnitt durch die Spitze des Vorderstückes von Stadium III. D =
unverhorntes, degenerierendes Gewebe, dessen Abfall die Bildung der membranösen
Säume einleitet. G = Gefäße; P = Paraglossale. Vergr. ca. 85 fach.

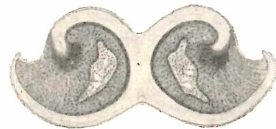


Abb. 21.

Abb. 21. *Basilina leucotis*. Querschnitt durch das Vorderstück eines flieggen
Vogels. Die Hornlamellen sind seitlich auseinander gewichen; die äußersten Schichten
des Wandungsgewebes in der dadurch entstehenden Lücke zwischen dorsaler und
ventraler Hornwandung sind bereits abgesplittert. Vergr. ca. 85 fach.

flüggen Vogels bereits nicht mehr zu konstatieren. Die neugebildeten Zellen sterben nämlich, sobald dieser Auswuchs eine gewisse Größe erreicht hat, ab. Der Degenerationsprozeß zeigt sich auf dem Schnittbild darin, daß die in ziemlich parallelen Reihen angeordneten Zellen sich stark abflachen und in die Länge strecken. Der Kern verschwindet zumeist gänzlich und im Inneren der Zellen treten faserige Strukturen auf. Das Gewebe wird locker und nimmt färberisch eine Mittelstellung zwischen Horn und Wandungsschicht ein. Durch diese Vorgänge, die Abb. 20 gut demonstriert, wird die Lamellenbildung eingeleitet.

Um ihre weitere Ausbildung zu verdeutlichen, stellen wir — der Darstellung der Formentwicklung vorausseilend — dem eben geschilderten Schnitt durch Stadium III einen Schnitt durch die entsprechende Region eines flüggen Vogels (Stadium IV) gegenüber (Abb. 21). Beim Vergleich der beiden Bilder fällt es nicht schwer, die zwischen diesen Stadien liegenden Entwicklungsvorgänge gedanklich zu rekonstruieren. Sie bestehen darin, daß die degenerierten Zellen reihenweise absplittern, und daß im Anschluß daran die regelmäßig angeordneten Zellreihen der ursprünglichen Wandungszone absterben und abfallen. Die stark verhornte Wandung bleibt während dieser Degenerationsprozesse vollständig erhalten und sie wird dadurch zur Lamelle, daß ihr lebender Inhalt in immer größerem Umfang abstirbt und wegfällt. Die Pulpa wird durch allseitiges, rasches Wachstum der Wandungszone eingeengt und verschwindet schließlich vollständig. Abb. 21 zeigt diesen Prozeß in bereits recht fortgeschrittenem Stadium. In allen Einzelheiten gleicht übrigens das Vorderstück eines flüggen Vogels in seinem histologischen Aufbau demjenigen eines erwachsenen Tieres in so hohem Maße, daß sich eine gesonderte Darstellung erübrigt.

Während man auf histologischen Bildern die einzelnen Entwicklungsstadien leicht miteinander in Verbindung bringen und voneinander ableiten kann, weichen in ihrer äußeren Form einige Entwicklungsstadien sehr beträchtlich voneinander ab.

Stadium I (Abb. 11) war in seiner Form noch wenig differenziert und zeigte sich von anderen Vogelzungen nicht auffällig verschieden. Auf dem nächstfolgenden Stadium II (Abb. 16) setzt die Ausbildung der Zungenröhren mit aller Macht ein und verleiht dieser Entwicklungsstufe ein charakteristisches Aussehen. Stadium III (Abb. 19) läßt sich unschwer von dem vorhergehenden ableiten, wenn man von der Aufspaltung der Zungenröhren und dem Vorhandensein des oberflächlichen Häutchens absieht (vgl. S. 451). Bei dieser Zunge setzt an der äußersten Spitze die Lamellenbildung ein, und jetzt erst beginnt das Vorderstück,

sich mächtig in die Länge zu strecken und s eine charakteristische Form zu entwickeln, wie sie das nächstfolgende Stadium IV (Abb. 22) bereits aufweist.

Wir müssen bei der in dieser Periode erfolgenden starken Verlängerung zwei Wachstumszentren unterscheiden. Das eine wird von den jeweils an der Spitze der wachsenden Zunge liegenden Zellen dargestellt und vermittelt durch rege Zellteilung, die durch starke Blutversorgung ermöglicht wird, das Wachstum des lebenden Gewebes, also der Pulpa und der unverhornten Wandungsschicht. Die Bildungsstätte des Hornmantels der Zunge, der sich in den distalen Partien durch die oben erwähnten Degenerationsprozesse zu den seitlich ausgebogenen Hornlamellen oder membranösen Säumen umwandelt, müssen wir dagegen im basalen Abschnitt der Zunge suchen, wo sich sowohl auf dem Schnittbild als auch bei äußerlich-morphologischer Betrachtung (Abb. 19 und 22) ein feines Häutchen (H) nachweisen läßt, das über dem Horn liegt wie der Nagelwall über dem sich entwickelnden Nagel; jedenfalls läßt sich das Auftreten dieser Bildung ohne die Annahme eines eigenen Wachstumszentrums für das Horn nicht erklären.

Beim flüggen Vogel krümmt sich nach dem distalen Ende des Vorderstückes zu der membranöse Saum stark medianwärts ein, und in der Nähe der Zungenspitze ist die Wölbung so stark, daß sich die membranöse Lamelle über den ihr entwicklungsgeschichtlich gleichwertigen medio-dorsalen Hornsaum legt; es entsteht so eine Art Rohr, dessen Ränder sich oberflächlich überdecken wie ein zur Röhre gefaltetes Papierblatt. Während der flügge Jungvogel allmählich heranwächst, beginnt der aufge-

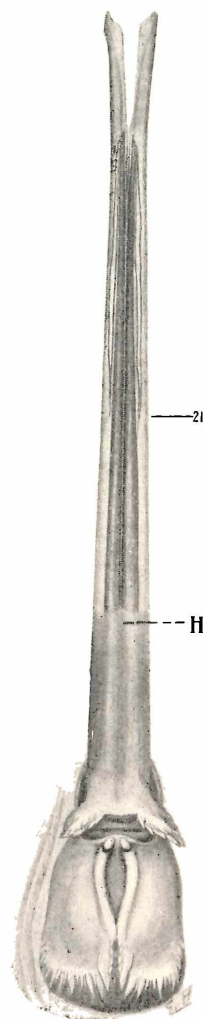


Abb. 22. *Basilina leucotis*. Dorsalansicht der Zunge eines flüggen Vogels. Die an der Spitze des Vorderstückes medianwärts eingerollten und jederseits zum Rohr geschlossenen membranösen Säume sind noch nicht durch Risse aufgespalten. H = feines Häutchen über dem Horn; 21 = vgl. Querschnitt auf Abb. 21. Vergr. 10fach.

wölbte membranöse Saum an vielen Stellen seitlich einzureißen. Diese Aufspaltung hängt offensichtlich mit dem Gebrauch der Zunge zusammen und geht wohl ganz automatisch vor sich; die verschiedene Zahl und Lage der Risse an den beiden Zungenlamellen bei einem so symmetrischen Organ zeigt die Rolle des Zufalls beim passiven Aufsplintern der spröden Hornlamellen. Praedestinierte Bruchstellen sind in dem einheitlichen Hornsaum nicht vorhanden, wie die Untersuchung im polarisierten Licht erkennen läßt.

Mit dem Auftreten der Ausfransung der Zungenspitzen hat die Kolibrizunge den Entwicklungsgrad erreicht, der dem ausgewachsenen Organ zukommt; nach dem Ausfliegen des Jungvogels streckt sie sich nur noch etwas in die Länge.

II. Die Zunge der Meliphagidae.

A. Material und Methode.

Auch die im australischen Faunengebiet verbreiteten Honigfresser ernähren sich hauptsächlich von Blütennektar, wenn auch — zumindest bei manchen Arten — der Insektenfang eine größere Rolle zu spielen scheint als bei den Kolibris. Die Differenzierungen, die ihre Zunge im Zusammenhang mit der Flüssigkeitsaufnahme erfahren hat, sind wesentlich andere als die der Trochiliden; letztlich sind jedoch die gleichen physikalischen Methoden zur Erlangung der Nahrung in Anwendung gekommen.

Für meine Untersuchungen standen mir die aus geschossenen Exemplaren herausgelösten Zungen folgender Arten zur Verfügung:

- Myzomela sclateri* Forb.
- Myzomela rosenbergi* Schl.
- Myzomela adolphinae* Salvad.
- Myza sarasinorum* (M. & Wigl.)
- Melidectes ochromelas* (A. B. Meyer)
- Orodytes celebensis* (M. & Wigl.)
- Philemon jobiensis* (A. B. Meyer)
- Xanthotis flaviventer* (Lesson)
- Xanthotis subfrenata* (Salvad.)
- Ptiloprora guisei* De Vis
- Toxorhamphus poliopterus* (Sharpe).

Bei *Myzomela sclateri*, *Myza sarasinorum*, *Orodytes celebensis* und *Philemon jobiensis* konnte ich an in toto in Alkohol konservierten

Exemplaren auch die akzessorische Muskulatur und die Skeletteile des Zungenapparates untersuchen. —

Zum Studium der Entwicklung diente mir eine Serie von Embryonen und Jungvögeln von *Myzomela sclateri*, für deren Beschaffung ich Pater OTTO MEYER auf Vuatom zu besonderem Dank verpflichtet bin. Die Mehrzahl meiner Objekte war in CARNOY'scher Lösung fixiert; sie wurden, wie es bereits in Teil I angegeben ist, zunächst unter dem Binokular untersucht und dann, wenn es sich als notwendig erwies, mit dem Mikrotom in Serien von Querschnitten zerlegt und gefärbt.

B. Der Bau der Honigfresserzunge.

1. Zur Morphologie des Zungenapparates.

Im Vergleich mit Kolibris können Honigfresser ihre Zunge nicht weit aus der Schnabelkammer herausstrecken. Die Zungenbeinhörner und mit ihnen die Vorziehmuskeln (Abb. 23) krümmen sich noch nicht

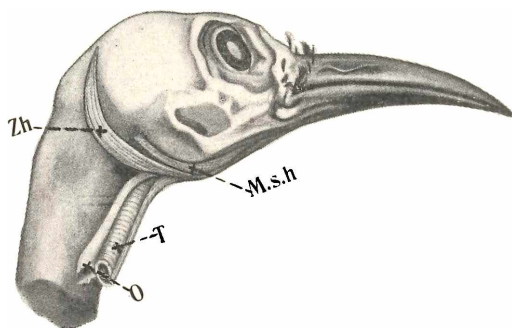


Abb. 23. *Myza sarasinorum*. Die Zungenbeinhörner (Zh), umgeben vom Musc. kerato-mandibularis, reichen nicht bis zum Scheitel. O = Oesophagus; M. s. h. = Musc. serpihyoideus (Gadow), der nicht als Rückzieher der Zunge wirkt. T = Trachea, ihr anliegend die rückziehenden Muskeln des sterno-trachealen Systems. Nat. Gr.

bis zum Scheitel hoch und gleichen an Länge etwa denjenigen der Passerinengattung *Certhia*. Die Muskulatur des Zungenapparates hat GADOW (3) an *Prothemadera* studiert, und seine Angaben gelten auch für die von mir untersuchten Arten. Die Muskeln zeigen keine besonderen Differenzierungen, die denjenigen der Kolibri- oder Spechtzungen gleichzusetzen wären. Die geringfügigen Verschiebungen mancher Ursprungs- und Ansatzflächen sind in der eben genannten Arbeit geschildert, und ich verweise auf diese Darstellung; hervorgehoben sei,

daß die Rückziehmuskeln dem System der Mm. sterno-tracheales angehören. Ein Umstand von großer funktioneller Bedeutung ist das Fehlen jeglicher Drüsen, worauf wir noch zurückkommen werden. — Der geringen Beweglichkeit entsprechend fehlen der freien Zunge diejenigen Modifikationen, die die Kolibrizunge auszeichnen und die wir bei den Spechten wiederfinden, nämlich die Ausbildung von Zungenschlauch und Zungenscheide; der ziemlich stark dehnbare Zungengrund geht ohne weiteres in die freie Zunge über. So ist wie bei allen *Passeres* das Os entoglossum fast völlig unter der Mundhaut verborgen; nur nach vorn zu ragt es bis in die Basis des Vorderstückes, wo sich ihm distalwärts die breiten, flachen Paraglossalia angliedern.

Zur Darstellung der äußeren Form der freien Zunge sei zunächst diejenige von *Myzomela sclateri* gewählt; ihr gleicht die Mehrzahl der von mir untersuchten Meliphagidenzungen, aber es gibt auch einige abweichende Formen.

Die basale Hälfte der *Myzomelazunge* (Abb. 24) ist flach. Kurz nach der Mitte krümmen sich ihre Ränder etwas medianwärts ein, und weiter vorn ist die Zunge in 4 Teile aufgespalten. Die Ausbildung dieser distalen Region hängt mit dem Auftreten einer medialen und zweier lateraler Hornleisten (Abb. 24, m u. l) zusammen in deren Verlauf sich die Zunge in vier Teile spaltet.

Das vierfach gegliederte und in allen seinen Teilen gefranste Endstück, der sogenannte Pinsel, zeigt bei stärkerer Vergrößerung einen recht komplizierten Bau (Abb. 25). Zur Bildung der Seitenflügel lagern sich drei Schichten übereinander. Die unterste Lamelle (Abb. 25, a) ist eine dünne, spröde Hornschicht, die seitlich durch zahlreiche Risse aufgespalten ist. Aufgelagert ist ihr eine wesentlich derbere Hornplatte

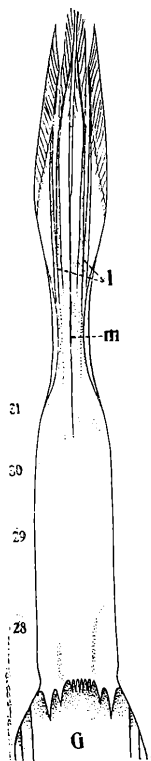


Abb. 24. *Myzomela sclateri*. Dorsalansicht der Zunge. In ihrem distalen Teil spaltet sie sich im Verlauf einer medianen (m) und zweier lateraler (l) Hornwände auf. G = distalster Teil des Zungengrundes. Die Ziffern verweisen auf die Abbildungen, auf denen die entsprechenden Querschnitte dargestellt sind. Vergr. 5 fach.

(Lamelle b), und auf dieser wiederum liegt proximalwärts noch eine dritte Schicht (Lamelle c). Diese oberflächlichste Lamelle (c) ist äußerst dünn und der darunter liegenden (b) aufs innigste angelagert. Die

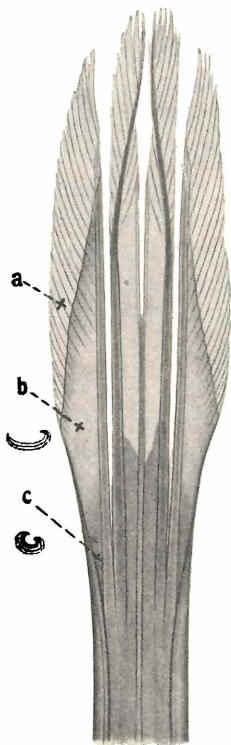


Abb. 25.

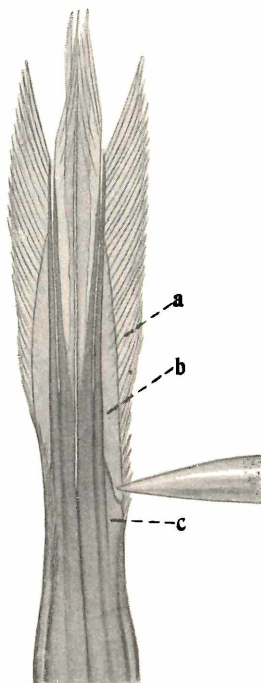


Abb. 26.

Abb. 25. *Myzomela sclateri*. Distaler Teil der freien Zunge in stärkerer Vergrößerung. a = tiefste, b = mittlere, c = oberflächliche Hornschicht, die sich zur Bildung der beiden seitlichen Zungenteile aufeinander lagern. Daneben schematische Querschnitte durch die entsprechende Regionen; distal überlagern sich zwei, proximal drei Schichten. Näheres siehe im Text. Vergr. 10 fach.

Abb. 26. *Philemon jobiensis*. Distaler Teil der Zunge in stärkerer Vergrößerung. Die oberflächlichste Hornschicht (c) setzt sich deutlich gegen die darunter liegende (b) ab; a = tiefste, mehrfach seitlich aufgespaltene Hornschicht. Vergr. 10 fach.

beiden mittleren Teile sind einfacher gestaltet und stellen Rinnen dar, die an ihrem Ende sich medianwärts etwas einrollen.

Von diesem Normaltyp weichen in der feineren Gestaltung der Zungenspitze zwei der von mir untersuchten Arten ab, nämlich *Philemon jobiensis* und *Myzomela rosenbergi*. Hier sind die Lamellen b und c

der Seitenflügel nicht aufs dichteste aneinander gelagert, sondern die oberste Lamelle setzt sich gegen die darunter liegende mit einem scharfen Rand ab (Abb. 26). Man kann mit einer feinen Nadel ohne weiteres in den Raum zwischen beiden Schichten hineinfahren, wobei man freilich verhorntes Abschlußgewebe zerstört.



Abb. 27.

Röhrenförmige Zunge von
Toxorhamphus poliopterus.
Dorsalansicht. Vergr. 5 fach.

Für die Funktion der Zunge ist die verschiedene gegenseitige Lagerung der beiden oberen Lamellen sicher bedeutungslos, aber für unsere Untersuchungen ist die Beachtung dieser Tatsache von hohem Wert, denn sie zeigt, daß wir es hier mit Hohlräumen innerhalb der Zunge zu tun haben; zum vollen Verständnis für diese Bildungen gelangt man indessen erst durch die histologischen Untersuchungen. —

Die Aufrollung der Ränder der freien Zunge vor der Bildung des vierfach geteilten Endstückes ist bei *Myzomela sclateri* nur geringfügig, und auch bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Arten bleibt die Form einer Rinne im mittleren Teil der Zunge erhalten. Bei *Ptiloprora guisei* aber wölben sich die Ränder jederseits so stark, daß der mittlere Abschnitt der Zunge zu einer regelrechten Röhre wird, während der vordere Teil der Zunge völlig demjenigen von *Myzomela sclateri* gleicht.

Ganz abweichend von der *Myzomela*-Zunge, welche die Normalform der Honigfresserzunge repräsentiert, ist aber diejenige von *Toxorhamphus poliopterus* (Abb. 27). Bei dieser Art haben sich die Ränder nicht nur im mittleren Abschnitt, sondern fast in ihrer ganzen Länge einander entgegen gekrümmt, so daß ein langes, dünnes Rohr entstanden ist. Nur die vierfache Aufteilung an der Spitze kennzeichnet das Organ als Meliphagidenzunge.

Es ist klar, daß die Nektaraufnahme bei *Toxorhamphus* anders vor sich geht als

mit einer nach dem *Myzomela*-Typ gebauten Zunge. Bei *Toxorhamphus* handelt es sich um eine Kapillarattraktion in einer einzigen langen Röhre. Aus der in die Schnabelkammer zurückgezogenen Zunge kann die Flüssigkeit leicht ausgedrückt werden, denn bei einem Anpressen der Zunge an das Gaumendach werden die zu einer Röhre zusammengebogenen Zungenränder auseinanderweichen und die Flüssigkeit heraustreten lassen. Anders bei *Myzomela* und den ihr ähnlich gebauten Zungen. Hier kann von einer einheitlichen Kapillarwirkung nicht die Rede sein; die viskose Zuckerlösung benetzt die vierfach geteilte Zungenspitze, die durch die Ausfransung ihrer Oberfläche um ein vielfaches vergrößert ist, und bleibt zwischen den einzelnen Fransen haften. Dieses Haften ist freilich letztlich auch eine Kapillarwirkung, zwar keine so einheitliche und kräftige wie bei *Toxorhamphus*, sondern nur eine minimale, die sich aber dafür vielfach wiederholt.

II. Der histologische Bau der Meliphagidenzunge.

Die die Honigresserzunge äußerlich charakterisierende Aufspaltung in vier Teilstücke setzt erst im distalen Drittel der Zunge ein; weiter hinten gleicht sie in ihrer Form den Zungen der meisten anderen Singvögel. Das gleiche gilt auch für ihren geweblichen Aufbau; es ist kaum möglich, einen Schnitt durch die basale Region der *Myzomela*-

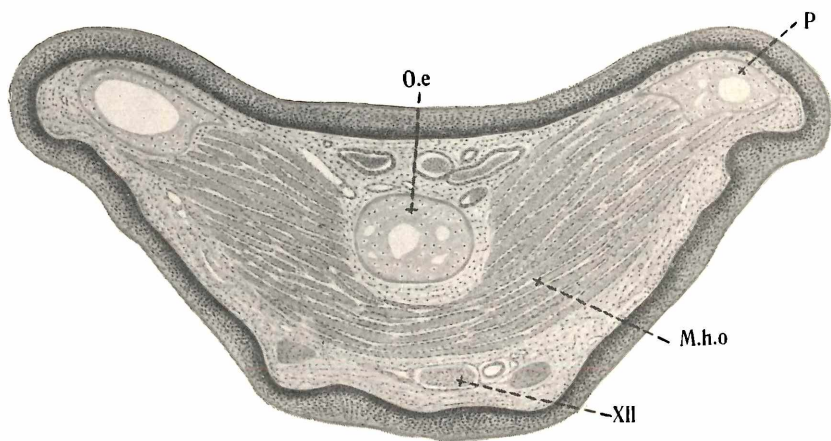


Abb. 28. *Myzomela sclateri*. Querschnitt durch den basalen Teil der Zunge. M. h. o. = Musc. hypoglossus obliquus; O.e = Os entoglossum; P = Paraglossale. Vergr. ca. 85 fach.

Zunge von einem entsprechenden Schnitt durch irgend eine andere Oscinenzunge zu unterscheiden.

In der Mitte der Zunge liegt auf solchem Bild (Abb. 28) das Os entoglossum; es ist mit den hintersten Zipfeln der Paraglossalia durch den kräftig entwickelten Musc. hypoglossus obliquus (M. h. o.) verbunden. Dorsal verlaufen zahlreiche Gefäße, ventral ein kräftiger Nerv, wohl der Nervus hypoglossus. Weiter distalwärts (Abb. 29) ver-

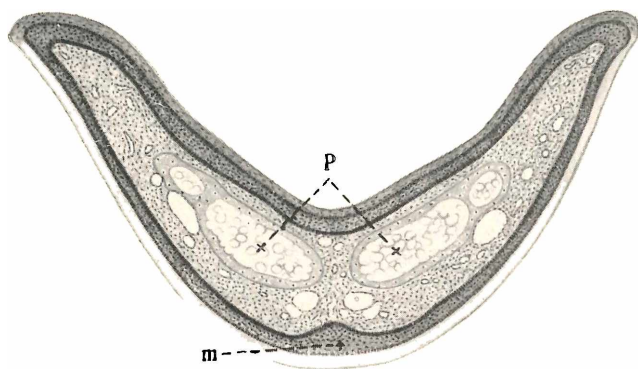


Abb. 29. *Myzomela sclateri*. Zungenquerschnitt. P = Paraglossalia; m = mediane, ins Innere der Zunge gerichtete Vorwucherung der ventralen Wandungszone. Die äußere Hornschicht erscheint in der Abb. hell. Vergr. ca. 85 fach.

schwindet der Zungenbeinkörper und die flachen Paraglossalia (P) stützen die Zunge. Sie sind im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Trochiliden stets verknöchert und innerlich durch Scheidewände in mehrere Kammern geteilt. Ein in das Innere der Zunge vorspringender Buckel des ventralen Wandungsgewebes (Abb. 29, m) ist die erste Andeutung jener Differenzierungen, die der Meliphagidenzunge in den vorderen Regionen eine von allen anderen Zungen abweichende Gestalt verleihen. Zu der medianen Vorwucherung gesellen sich nach der Spitze zu zwei laterale Wülste (Abb. 30, 1), die den an der Basis einheitlichen Innenraum in vier zunächst noch miteinander zusammenhängende (Abb. 30), dann völlig getrennte Kammern (Abb. 31) gliedern; die beiden mittleren sind von den sich nach vorn verschmälern den Paraglossalspangen (P) durchzogen.

Auf der Ventralseite und an ihren lateralen Flächen ist die Zunge in ihrer ganzen Ausdehnung verhornt; auch innerhalb der von der Ventralseite her eingewucherten vertikalen Scheidewände, welche die vier Zungenkammern voneinander trennen, setzt dieser Prozeß ein

(Abb. 31). Die dorsale Wandungszone bleibt dagegen unverhornt.

Wo die beiden nach oben wachsenden lateralen Hornwände an die dorsale Zungenwand stossen, wölben sich zwei Buckel vor (Abb. 31, B).

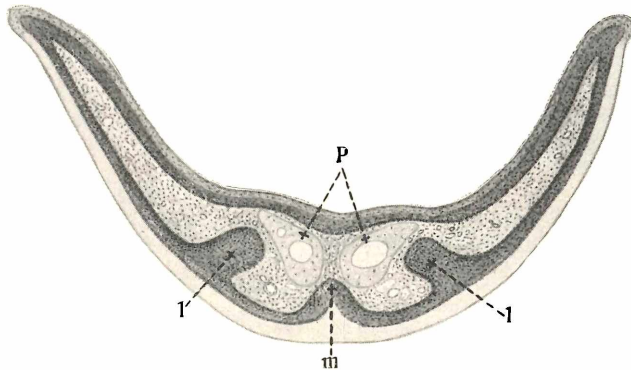


Abb. 30. *Myzomela sclateri*. Zungenquerschnitt. P = Paraglossalia; m = mediane, l = laterale Vorwucherungen der ventralen Wandungszone, die zur Bildung von Zungenkammern führen. Die äußere Hornschicht erscheint in der Abb. hell. Vergr. ca. 85 fach.

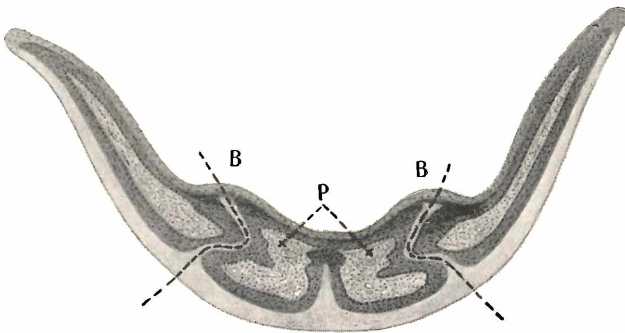


Abb. 31. *Myzomela sclateri*. Zungenquerschnitt. B = Buckel, die äußerlich die Bruchstellen kennzeichnen, in denen sich die Zunge im Verlauf der durch Strichelung markierten inneren Hornwände aufspaltet. Die äußere Hornschicht erscheint in der Abb. hell. Vergr. ca. 85 fach.

Sie bezeichnen äußerlich die Bruchstellen, an denen (auf den in Abb. 31 gestrichelten Linien) das Aufreißen der Zunge vor sich geht. Dieser Prozeß führt basalwärts zur Ausbildung der beiden seitlichen Zungenflügel; die Aufspaltung des medianen Stückes in zwei Teile setzt erst weiter distalwärts ein.

Im vorderen Zungenteil, im Gebiet des sogenannten Pinsels, ist das Horn der Wandung so spröde, daß Schnitte durch die Zunge erwachsener Tiere stets splintern; deshalb sei hier ein Schnitt durch die Zungenspitze (wohl post mortem etwas zusammengekrümmt) eines flüggen Tieres abgebildet (Abb. 32); die Ausbildung der Zunge ist im Prinzip die gleiche wie beim Altvogel, nur ist die Zunge noch kleiner und nicht so spröde; sie läßt sich daher leichter mit dem Mikrotom schneiden.



Abb. 32. *Myzomela sclateri*. Querschnitt durch die distale Partie der Zunge eines flüggen Vogels (vgl. Abb. 38) a und b = zwei aufeinanderlagernde Hornschichten. R = vorspringender Hornrand des seitlichen Zungenteils. Vergr. ca. 85 fach.

Die charakteristische Veränderung gegenüber basaleren Partien besteht im Fehlen der dorsalen Zungenwandung, also des Daches der Zungenkammern; das unverhornte Gewebe dieser Platte ist an der Spitze degeneriert und fortgefallen (Abb. 32).

Dadurch sind die beiden medialen Zungenrohre zu Rinnen geworden, die zunächst noch von degenerierendem Pulpagewebe erfüllt sind. Jetzt wird uns auch die Herkunft der einzelnen, in dreifacher Schicht sich überdeckenden Lamellen der seitlichen Zungenflügel klar (vgl. Abb. 25 und 26). Lamelle a (Abb. 32 und Abb. 25, 26) entspricht der ventralen verhornten Zungenwandung. Schicht b gehört ebenfalls zur Wandungszone, sie ist der erst nachträglich an der Spitze verhornte, weiter basalwärts noch lebende Anteil der Wandung. Lamelle c ist die fortgefallene dorsale Decke der Kammern, und der in Abb. 25 u. 26 an den Seitenteilen vorspringende Rand entspricht dem Hornvorsprung R in Abb. 32. Die vier aufgerissenen Zungenkammern sind zunächst noch von degeneriertem Pulpagewebe erfüllt, das einen Abschlußpfropf bildet. Weiter vorn verschwinden diese Reste, und als die letzten Bestandteile der ursprünglich gewebserfüllten Zungenkammern bleiben zwei hohle Rinnen und zwei seitlich ausgebreitete, zerschlissene Hornflügel übrig.

C. Die Entwicklung der Honigfresserzunge.

1. Beschreibung der untersuchten Stadien.

Als Beispiel für die Entwicklung der Zunge der *Passeres* hat KALLIUS (6) die Verhältnisse beim Haussperling bearbeitet und sehr eingehend dargestellt. Ich kann es nicht als meine Aufgabe betrachten,

bei dem geringen vorhandenen Material in gleicher Weise alle Einzelheiten zu studieren, sondern es kommt mir nur darauf an, die Aufspaltung der Zunge an ihrem distalen Ende zu verfolgen. Dazu standen mir folgende Entwicklungsstufen von *Myzomela sclateri* aus Vuatom bei Neu-Pommern zur Verfügung:

Stadium I. Embryo nach elftägiger Bebrütung (Gesamtdauer der Brutzeit vierzehn Tage). Größte Länge von der Nackenbeuge bis zum Hinterende des Körpers (Steiß) 11 mm.

Stadium II. Jungvogel, eine Stunde nach dem Verlassen des Eies, mit spärlicher Bedunung. Größte Länge von der Schnabelspitze bis zum Hinterende des Körpers (Steiß) 22 mm.

Stadium III. Vier Tage alter Jungvogel mit sprießenden Konturfedern. Größte Länge von der Schnabelspitze bis zum Hinterende des Körpers (Steiß) 35 mm.

Stadium IV. Etwa vierzehn Tage alter flügger Vogel vor dem Verlassen des Nestes.

2. Die Zunge des Embryo und des Nestlings.

In ihrer äußeren Form ähnelt die Zunge des embryonalen Tieres, aber auch noch die Zunge des einstündigen und des viertägigen Jungvogels (Abb. 33) überraschend den entsprechenden Stadien einer *Tasser*-Zunge. Es kann unbedenklich angenommen werden, daß bei beiden Vögeln prinzipiell gleiches Ausgangsmaterial (Corpora lateralia als embryonale Bildungsstätten) sich in entsprechender Weise entwickelt hat.

Auch Querschnitte durch die kurze breite Zunge des Embryo weisen noch keine Differenzierungen auf, die den Honigfressercharakter andeuten (Abb. 34 und 35). Zungenbeinkörper und Paraglossalia stützen in üblicher Weise die Zunge, die im Inneren hauptsächlich von mesenchymalem

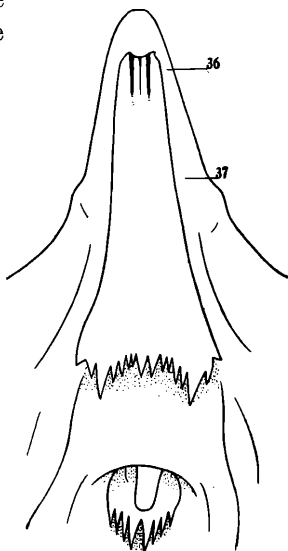


Abb. 33. *Myzomela sclateri*. Dorsalansicht der Zunge eines vier Tage alten Nestlings. Die distale Aufspaltung in vier Teile hat noch nicht eingesetzt, jedoch prägen sich die im Inneren der Zungen vorwachsenden Hornwände an der Spitze äußerlich schon deutlich aus. Die Ziffern verweisen auf die Abbildungen, auf denen die entsprechenden Querschnitte dargestellt sind. Vergr. 10 fach.

Gewebe erfüllt ist. Erst kurz vor dem Verlassen des Eies beginnt das — zunächst nur auf histologischen Bildern sichtbare — Vorwachsen vertikaler Hornwände als erste Andeutung der beginnenden Aufspaltung. Sie sind bei dem einstündigen Jungvogel in ihren Anfängen bereits deutlich ausgeprägt; das Vorwachsen des Wandungsgewebes wird sogleich vom Einsetzen der Verhornung begleitet. Jetzt erst beginnen



Abb. 34. *Myzomela sclateri*. Querschnitt durch die Spitze der Zunge eines elftägigen Embryo. P = knorplige Anlage des Paraglossalia. Vergr. ca. 85 fach.

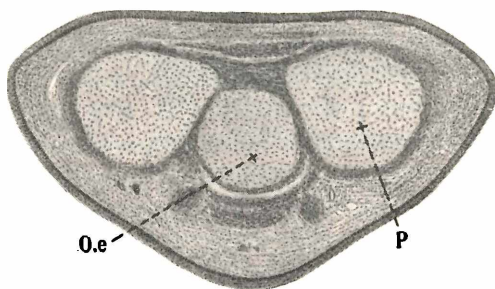


Abb. 35. *Myzomela sclateri*. Querschnitt durch die Mitte der Zunge eines elftägigen Embryo. O. e. = knorplige Anlage des Os entoglossum; P = knorplige Anlage der Paraglossalia. Vergr. ca. 85 fach.

in voller Stärke die Differenzierungen, die zur Ausbildung einer typischen Meliphagidenzunge führen, zu einer Zeit also, wo die Sperlingzunge ihre Entwicklung in großen Zügen bereits beendet hat. Noch deutlicher als bei der Kolibrizunge kennzeichnet die im wesentlichen postembryonale Ausbildung der distalen Partien den sekundären Charakter dieser Bildungen, ihr phylogenetisch geringes Alter.

Bei dem vier Tage alten Nestling prägen sich an der Spitze der Zunge die eingewachsenen vertikalen Wände auch äußerlich (Abb. 33)

schon deutlich aus, ohne daß es in diesem Stadium schon zu einem Aufspalten der Zunge kommt.

Es ist nämlich an der Spitze, wie Abb. 36 zeigt, zur Ausbildung von vier getrennten Zungenkammern gekommen; die eingewucherten vertikalen Lamellen haben das dorsale Dach der Zunge erreicht. Sie sind in ihrer ganzen Ausdehnung verhornt, und im Verlauf der hornigen Längswände beginnt sich die Zunge von der Ventralseite her bereits durchzuzuschnüren.

Weiter proximalwärts im Gebiet der seitlich aufgewölbten Zungenränder (Abb. 37) sind die vertikalen Wandungsvorwölbungen kleiner

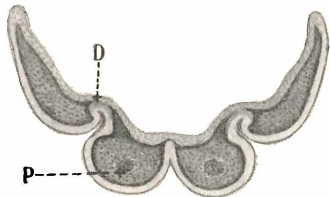


Abb. 36.

Abb. 36. *Myzomela sclateri*. Querschnitt durch die Spitze der Zunge des eintägigen Jungvogels; sie ist durch eine mediane und zwei laterale verhornte Wände in vier Zungenkammern gegliedert. D = degenerierendes Gewebe der dorsalen Zungenwandung; P = knorplige Anlage der Paraglossalia. Die Hornschicht erscheint hell. Vergr. ca. 85 fach.

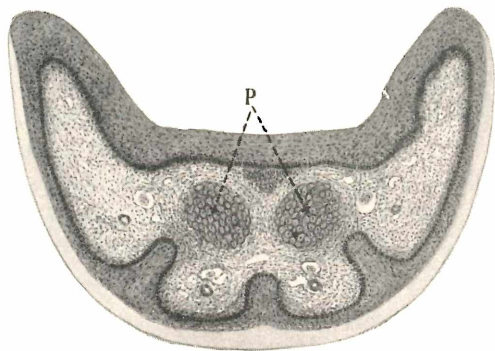


Abb. 37.

Abb. 37. *Myzomela sclateri*. Querschnitt durch die mittlere Region der Zunge eines viertägigen Jungvogels. Die Zunge ist noch nicht in einzelne Zungenkammern gegliedert. P = Paraglossalia. Vergr. ca. 85 fach.

und noch gänzlich unverhornt. Im Hinblick auf die im Verhornungsprozeß befindliche Spitze des einstündigen Vogels ist dies der Beweis dafür, daß das Wachstumszentrum, von dem aus das Gewebe nachgeschoben wird, nicht an der Spitze liegt, sondern dem Zungengrund genähert ist.

Die Ausbildung der mittleren Zungenrinnen und der beiden Zungenflügel geht, wie wir bereits aus dem histologischen Bau des ausgewachsenen Organs schließen konnten, durch Wegfall der dorsalen Zungenfläche, des Daches der Zungenkammern, vor sich. Das geschieht zwischen unseren Stadien III und IV, also zwischen dem vierten und vierzehnten

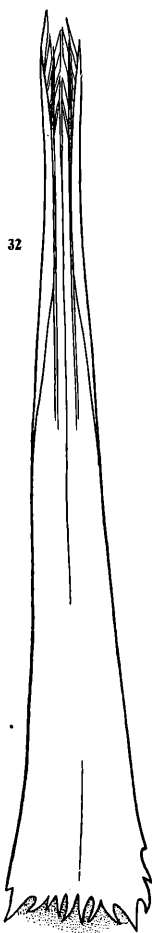


Abb. 38. *Myzomela sclateri*. Dorsalansicht der Zunge eines flüggen Vogels. Die Ziffer weist auf den entsprechenden Querschnitt. Vergr. 20 fach.

Tag des Nestlingslebens. In Stadium III (Abb. 36) zeigt die dorsale Zungenhaut spitzenwärts bereits deutliche Degenerationserscheinungen; die Zellen flachen sich ab, die Kerne strecken sich in die Länge, aber eine Verhornung tritt nicht ein.

Beim flüggen Vogel ist das dorsale Zungendach fortgefallen und sowohl die innere Struktur als auch die äußere Form (Abb. 38) der Zunge gleicht auffallend derjenigen der erwachsenen. Schon vor dem Ausschlüpfen haben sich bei *Myzomela* die beiden Seitenteile lateral aufgespalten, was bei den Trochiliden erst nach dem Verlassen des Nestes vor sich geht; auch bei den Meliphagiden kann man selbst mit Hilfe des Polarisationsmikroskopes keine praeformierten Bruchstellen auffinden, sondern die Anordnung und Zahl der Risse wird offensichtlich durch den Zufall bestimmt.

III. Die Zunge der Picidae.

A. Fragestellung, Material und Methode.

Der Zungenapparat der Spechte ist seiner langen und auffälligen Hörner wegen seit Jahrhunderten ein Lieblingsobjekt anatomischer Untersuchungen gewesen. Seit den Zeiten ALDROVANDIS, der um die Wende des 16. Jahrhunderts dieses Thema zum ersten Mal wissenschaftlich behandelte, hat sich eine große Zahl von Forschern mit dem Bau der Zunge der europäischen Spechte beschäftigt. Die Ergebnisse aller dieser

Arbeiten hat A. LEIBER (7) zusammen mit seinen eigenen wichtigen Feststellungen zu einer Monographie der Spechtzunge vereint, die in ihrer Gründlichkeit unübertrefflich ist, aber nur die Zunge der mitteleuropäischen Vertreter der Familie behandelt. Von außereuropäischen Arten war bisher durch SHUFELDT (16) lediglich die Reichweite der

Zungenbeinhörner und durch Lucas¹⁾ die Ausbildung der Zungenspitze bei einigen nordamerikanischen Arten bekannt. Da es sich bei den LEIBERSchen Untersuchungen gezeigt hatte, daß selbst zwischen nahe verwandten Arten auffällige Unterschiede im Bau der Zunge bestehen, erschien es verlockend, möglichst zahlreiche außereuropäische Arten zu untersuchen und dabei zu verfolgen, wie weit und in welcher Richtung bei den einzelnen Arten die Differenzierung der Zunge fortgeschritten ist.

Diese betrifft nicht nur die Anordnung und Länge des Vor- und Rückziehapparates; auch die Gestalt und die Zusammensetzung der eigentlichen Zunge ist bei den einzelnen Arten im Zusammenhang mit der Lebensweise beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Die freie Zunge der Spechte besteht bekanntlich aus zwei Teilen, nämlich einer distalen Zungenspitze (vgl. Abb. 54, S) und einem sich proximal anfügenden Zungenschlauch (Abb. 54, S1). Die Zungenspitze birgt im Inneren das unpaare Paraglossale, und sie entspricht daher für sich allein der freien Zunge der anderen Vögel (mit Ausnahme der Kolibris). Der sich basalwärts anfügende Zungenschlauch ist beträchtlich größer als die Spitze; er ist im Inneren vom Os entoglossum gestützt, und bei Rücklage der Zunge liegt seine Wandung in zahlreichen Falten, die beim Vorstrecken verstreichen. Bei seinem Austritt aus dem Mundhöhlenboden umgibt ihn eine rudimentäre Zungenscheide, die jedoch nur auf seiner Ventralseite ausgeprägt und von oben unsichtbar ist. Der Zungenapparat der Spechte weist so mit demjenigen der Kolibris manche Ähnlichkeiten auf, die in einem besonderen Kapitel (vgl. S. 483) nach vergleichend-anatomischen und phylogenetischen Gesichtspunkten behandelt werden.

Aus der Unterfamilie der *Picinae* der Familie der *Picidae* stand mir folgendes Material für meine unter dem Binokular vorgenommenen Präparationen zur Verfügung:

Art und (wenn bekannt) Rasse	Heimat	Zahl
<i>Sphyrapicus varius</i> (L.)	Nordamerika	1
<i>Dryobates villosus</i> (L.)	„	1
<i>Leuconerpes candidus</i> (Otto)	Brasilien	1
<i>Campephilus melanoleucus</i> (Gm.)	„	1
<i>Ceophloeus lineatus</i> (L.)	„	1
<i>Colaptes agricola</i> (Malh.)	„	2

1) Diese Arbeit (The tongues of Woodpeckers; U. S. Dept. of Agr., Divis. of Ornith. and Mammal., Bull. No. 7, 1895, p. 35—39) konnte ich im Original nicht einsehen; sie ist bei LEIBER (7) ausgewertet.

Art (wenn bekannt) und Rasse	Heimat	Zahl
<i>Colaptes mexicanoides</i> Lafr.	Mexiko	1
<i>Chrysoptilus melanochlorus nattereri</i> (Malh.)	Brasilien	1
<i>Celeus flavescens flavescens</i> (Gm.)	„	2
„ „ <i>intercedens</i> (Gm.)	„	1
<i>Veniliornis passerina</i> (L.)	„	2
<i>Melanerpes aurifrons santacruzi</i> (Bp.)	Mexiko	2
<i>Campothera maculosa</i> (Valenc.)	Liberia	1
<i>Mesopicus griseocephalus</i> (Bodd.)	Afrika	1
<i>Micropternus brachyurus badius</i> Blyth.	Malakka	1
<i>Collophus miniatus malaccensis</i> (Lath.)	„	5
<i>Dinopium javanense palmarum</i> Stres.	„	3
<i>Picus puniceus observandus</i> Hart.	„	1
<i>Chrysophlegma flavinucha wrayi</i> Sharpe	„	1
<i>Chrysocolaptes validus</i> (Temm.)	Java	1
<i>Iyngipicus temmincki</i> (Math.)	Celebes	3
<i>Lichtensteinipicus fulvus wallacei</i> Tweed.	„	1

Ein besonders kostbares Objekt war für mich ein Vertreter der ihrem Zungenbau nach bisher völlig unbekannten Unterfamilie der Weichschwanzspechte, *Picumnus* spec., den ich der Güte des Herrn Professor BÜKER verdanke.

B. Die Zungenbeinhörner und der Musc. kerato- mandibularis.

Das Bedürfnis nach einer Verlängerung des Vorstreckmuskels der Zunge führte zu einem weitgreifenden Wachstum der Zungenbeinhörner, wobei sich besonders ihr dorsales Teilstück, das Epibranchiale, in die Länge streckte. Wenn man von dem Ausbildungsgrad bei *Sphyrapicus varius* ausgeht, wo sich die Hörner nicht weiter über den Schädel krümmen als bei unseren zu den Passeres gehörenden Baumläufnern (*Certhia*), so kann man ohne Schwierigkeiten an Hand der einzelnen Ausbildungsstufen das allmähliche Vorwachsen der Zungenbeinhörner verfolgen; in den extremsten Fällen begeben sich die Zungenbeinhörner, nachdem sie sich über den ganzen Schädel gekrümmt haben, in den bei Spechten offenen Sinus intermaxillaris oder legen sich um den Augenbulbus herum. Da bei den von mir untersuchten Arten keine neuen Wege in der Ausbildung der Zungenbeinhörner eingeschlagen worden sind, kann ich mit kurzer Angabe des Ausbildungsgrades bei den einzelnen Arten mich begnügen; damit ist gleichzeitig die Länge der Mm. kerato-mandibulares angegeben. Von *Sphyrapicus varius* und

Dryobates villosus, die in der nachfolgenden Liste aufgeführt sind, war die Länge der Zungenbeinhörner bereits bekannt; es erschien mir jedoch wichtig, diese extremen Fälle noch einmal nachzuprüfen.

Ende der Hörner

Art

wesentlich vor der Höhe des Scheitels	<i>Sphyrapicus varius</i>
auf der Höhe des Scheitels	<i>Leuconerpes candidus</i>
medial zwischen den oberen Rändern der Augenhöhlen	{ <i>Mesopicus griseocephalus</i> <i>Campothera maculosa</i> <i>Veniliornis passerina</i>
in der Mitte des Schädels kurz vor dem Schnabelfirst	{ <i>Micropternus badius</i> <i>Campephilus melanoleucus</i>
asymmetrisch nach rechts bis kurz vor die Schnabelwurzel	<i>Picumnus spec.</i>
asymmetrisch nach rechts bis an die Schnabelwurzel	<i>Chrysocolaptes validus</i>
asymmetrisch nach rechts bis neben den Schnabelfirst	{ <i>Callolophus miniatus</i> <i>Melanerpes aurifrons</i> <i>Lichtensteinipicus fulvus</i>
unterhalb des rechten Auges	<i>Dryobates villosus</i>
im ersten Viertel des rechten Sinus intermaxillaris	{ <i>Ceophloeus lineatus</i> <i>Colaptes mexicanoides</i> <i>Chrysoplegma flavinucha</i>
in der distalen Hälfte des rechten Sinus intermaxillaris	{ <i>Dinopium javanense</i> <i>Chrysophilus melanochlorus</i> <i>Picus puniceus</i> <i>Colaptes agricola.</i>

Es ist nicht verwunderlich, daß bei einem so extrem entwickelten Organ auch Variationen innerhalb der Spezies auftreten, und sie würden wahrscheinlich häufig aufgefunden werden, wenn man von jeder Art zahlreiche Exemplare untersuchen könnte. Eine bemerkenswerte Verschiedenheit in der Lagerung der Zungenbeinhörner fand ich bei *Celeus flavescens*. Von dieser Art konnte ich drei Stücke untersuchen, von denen zwei zur geographischen Rasse *flavescens*, eins zur Subspezies *intercedens* gehörte. Der Verlauf der Zungenbeinhörner bei den ersten beiden Stücken ist in Abb. 39 wiedergegeben: bei dem einen Exemplar krümmen sie sich auf der linken Schädelseite caudalwärts von der Augenhöhle nach unten, bei dem anderen verlaufen sie in der Mittellinie des Schädels bis rechts neben den Schnabelfirst; bei dem ersten Stück handelt es sich ohne Zweifel um eine individuelle Variante oder,

wenn man es so nennen will, um einen pathologischen Fall. Das dritte untersuchte Exemplar, das zur Rasse *intercedens* gehört, besitzt Zungenbeinhörner, die in der Medianlinie des Schädels bis zum Schnabelfirst reichen. Ob es sich auch hier um eine individuelle Variante oder um einen subspezifischen Unterschied handelt, kann ich aus Mangel an Material nicht feststellen. Da letzteres prinzipiell nicht ausgeschlossen ist, habe ich nach Möglichkeit in der Uebersicht über mein Material die geographischen Rassen angegeben, um spätere Vergleiche zu erleichtern.



Abb. 39. *Celeus flavescens*. (a) normale, (b) anomale Lagerung der Zungenbeinhörner.
 $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Ungleichmäßig war auch der Verlauf der Zungenbeinhörner bei drei untersuchten Exemplaren von *Iyngipicus temmincki*. Bei einem Stück reichten sie in Rechtstendenz bis fast, bei einem zweiten bis ganz an den Schnabelfirst, während die Zungenbeinhörner des dritten Tieres sich in der Schädelmitte scharf nach rechts krümmten und etwas über den Rand der Orbitalhöhle hinausragten. Auch hier wird es sich vermutlich um ein zufälliges Zusammentreffen individueller Variationen handeln, denn es ist anzunehmen, daß die normale Lage der Hörner bei allen Spechten erblich fixiert ist.

Bei asymmetrischem Verlauf der Zungenbeinhörner ist auch bei den von mir untersuchten Arten stets die rechte Seite gewählt worden (mit Ausnahme des einen anomalen Falles von *Celeus flavescens*); wir dürfen ohne Zweifel die Rechtslage als spezifische Eigenart der *Picinae* und wohl auch der *Picumninae* ansehen, ohne daß freilich der geringste Grund für die Bevorzugung dieser Seite angegeben werden könnte.

C. Die Rückziehmuskeln.

Der Verlängerung der Mm. kerato-mandibulares mußten sich seine Antagonisten anpassen. Die von der Rumpffregion heraufziehenden Rückziehmuskeln, nämlich die Mm. tracheales und die Mm. cleidothyreoidei haben bei allen Vögeln von vornherein so proximal gelegene

Ursprungsflächen, daß die im Lauf der Phylogenese als notwendig sich erweisende Längenzunahme nicht an ihnen, sondern nur an einem dritten kürzeren Rückziehmuskel sich auswirken konnte, der vom Gebiet der distalen Trachea nach dem Zungenbeinkörper zieht. Bei den *Passeres*, deren Verhalten wir in dieser Beziehung als ursprünglich ansehen dürfen, ist dieser Muskel entweder ein *Musc. tracheo-hyoideus*, der von der Lateralfläche der Luftröhre entspringt, oder aber er nimmt als *Musc. laryngo-hyoideus* seinen Ursprung mehr distalwärts von der ventralen Knorpelplatte, die als sogenannter Schildknorpel den Eingang zur Luftröhre stützt.

Die von mir untersuchten Spechtarten zeigen alle Uebergänge vom einfachsten *Passertyp* bis zu sehr komplizierten Muskelanordnungen, wie sie die notwendig gewordene Verlängerung mit sich brachte. Es

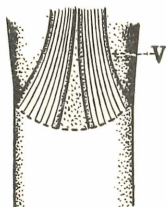


Abb. 40.

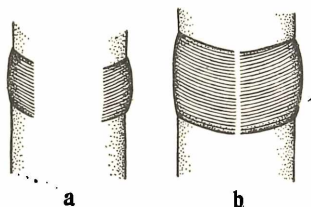


Abb. 41.

Abb. 40. *Sphyrapicus varius*. Ursprung des *Musc. laryngo-hyoideus* von der Ventralplatte (V) des Schildknorpels. Schematisch.

Abb. 41. Ursprung des *Musc. tracheo-hyoideus* von der Dorsalfläche der Trachea; (a) bei *Leuconerpes candidus*, (b) bei *Campephilus melanoleucus*. Schematisch.

kann nicht überraschen, daß *Sphyrapicus varius*, der unter allen Spechten die am wenigsten entwickelten Zungenbeinhörner besitzt, auch sehr kurze Rückziehmuskeln aufweist, die vom „Schildknorpel“ entspringen (Abb. 40). Bei dieser Art ist also ein *Musc. laryngo-hyoideus* entwickelt, und dieser ist relativ kleiner als etwa der Rückziehmuskel der Passerinegattung *Certhia*, welcher proximal vom Schildknorpel von der der Trachea entspringt.

Bei allen anderen Spechten handelt es sich um einen *Musc. tracheo-hyoideus*, und seine Fibrillen sind dadurch verlängert worden, daß ihr Ursprung an der Trachea von der Seitenfläche zunächst dorsalwärts verschoben ist. So entspringt bei *Leuconerpes candidus* der Rückziehmuskel — sehr ähnlich wie bei *Sitta* — bereits seitlich-dorsal von der Luftröhre (Abb. 41 a). Eine weitere Verlängerung der Fasern, die bei anderen Arten durchgeführt wurde, läßt notwendigerweise den rechten

und linken Muskel auf der Dorsalseite einander entgegenrücken; die Ursprungsflächen liegen dann dicht nebeneinander auf der Medianfläche der dorsalen Trachealwand. *Campephilus melanoleucus* (Abb. 41 b), *Chrysocolaptes validus*, *Micropternus badius* und *Celeus flavescens* weisen diesen für Spechte primitiven und bisher unbekannten Zustand der Muskulatur auf:

Diejenigen Arten, bei denen eine weitergehende Vergrößerung der Muskeln angebracht war, konnten, wie bereits aus LEIBERS Darstellungen hervorgeht, auf zwei Wegen die notwendige Verlängerung erreichen: entweder durch eine abwärts gerichtete Verlagerung der Ursprungsflächen an der Trachea oder dadurch, daß die Muskeln die Luftröhre umwickeln.

Die erste Methode finden wir nur bei *Iynx torquilla* L. verwirklicht (LEIBER (7)); andere Iynginae sind noch nicht untersucht worden. Alle Picinae und Picumninae haben es vorgezogen, durch eine (beliebig oft wiederholbare) Umwicklung der Trachea die Fasern ihrer Rückziehmuskeln zu verlängern; auch dies konnte auf verschiedene Weise erfolgen.

Entweder muß sich jederseits der Muskel in einzelne Bündel aufspalten, die sich gegenseitig Durchtritt gestatten, so daß also eine Durchflechtung zustande kommt, oder aber der eine Muskel muß in seiner Gesamtheit über den Partner der anderen Seite hinwegziehen und distal von ihm von der Trachea entspringen; dann handelt es sich um eine Ueberlagerung. In beiden Fällen sind die Muskeln so angeordnet, daß möglichst geringe Reibungsflächen zwischen ihnen bestehen, damit sie sich nicht gegenseitig in ihrer Aktionsfähigkeit beeinträchtigen.

Die soeben dargelegten Prinzipien der Muskelanordnung konnte LEIBER beim Studium der europäischen Spechte feststellen, und ich finde ihre Gültigkeit auch für die von mir untersuchten ausländischen Arten bestätigt. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle handelt es sich um gegenseitige Durchflechtung, und dieser Typ sei zunächst dargestellt. Unter den europäischen Spechten ist er (vgl. LEIBER) bei den Buntspechten, dem Elster-, Dreizehen- und Schwarzspecht ausgebildet; hier spalten sich die Muskeln jederseits in zwei oder mehr Bündel, welche eine halbe bis eine ganze Umwicklung der Trachea ausführen. Die von mir untersuchten ausländischen Arten weisen zum Teil ähnliche Verhältnisse auf. Bei manchen Arten ist aber die Muskelanordnung und Muskellänge sehr von derjenigen der europäischen Arten unterschieden, und zwar ist sie zum Teil primitiver, zum Teil wesentlich komplizierter.

Zwischen dem einfachen Verhalten etwa von *Chrysocolaptes validus* (Abb. 41, b), wo die beiden Muskeln nebeneinander von der Mitte der Dorsalfläche der Trachea entspringen, und der Ausbildung zunächst einer vollständigen Muskelwindung um die Trachea liegen zahlreiche Zwischenstufen, die unabhängig voneinander verschiedene Spechte aufweisen. Bei *Picumnus* spec. entspringen etwa $\frac{4}{5}$ aller Fasern der beiden Muskeln von der Mitte der Dorsalfläche der Trachea; die alleruntersten Partien der beiden Partner aber treffen sich in der Medianlinie, ihre Fasern greifen fingerartig ineinander und leiten so den Beginn einer Durchflechtung ein. Ähnliche, aber schon weiter entwickelte Verhältnisse zeigt *Melanerpes aurifrons* (Abb. 42 a). Bei diesem Specht haben die untersten Fasern noch ihre Ursprungsfläche an der Dorsalseite der Trachea bewahrt; der weitaus größere obere Teil des Muskels hat sich jedoch jederseits in zwei Bündel gespalten, und in feinsten Durchflechtung gehen die einzelnen Fibrillen und Fibrillenbündel untereinander und zwischen einander hindurch; sie entspringen seitlich dorsal von der Trachea.

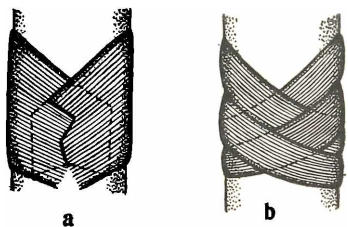


Abb. 42. Ursprung des Musc. tracheohyoideus; (a) von der Dorsalseite der Trachea bei *Melanerpes aurifrons*, (b) von den lateralen Flächen der Trachea bei *Lichtensteinipicus fulvus*. Schematisch.

Denken wir uns den auf der Dorsalseite statthabenden Ursprung der untersten Fasern von *Melanerpes aurifrons* rückgebildet, so kommen wir zu einer Muskellagerung, wie sie mit der Tendenz zu immer stärkerer Faserverlängerung von vier Spechtarten vertreten wird: Bei *Lichtensteinipicus fulvus* (Abb. 42 b) und *Veniliornis passerina* entspringen die sich durchflechtenden Bündel des jederseits in zwei Teile gespaltenen Muskels lateral von der Trachea, bei *Lyngipicus temmincki* ist ihre Ursprungsfläche an der Luftröhre schon mehr ventralwärts gerückt und bei *Ceophloeus lineatus* kommen sie von der ventralen Seite; damit ist die erste volle Windung um die Trachea erreicht. Bei den beiden letztgenannten Arten liegt wie bei *Melanerpes aurifrons* und *Veniliornis passerina* das obere Bündel des rechten Muskels über dem oberen Bündel des linken Muskels, bei *Lichtensteinipicus fulvus* das linke über dem rechten.

Eine einfachere als die eben geschilderte Durchflechtung kommt zustande, wenn sich nicht die Muskeln der beiden Seiten symmetrisch spalten, sondern wenn nur der eine sich in zwei Bündel teilt, zwischen

denen der andere ungespalten hindurchzieht. Bei *Mesopicus griseocephalus* (Abb. 43) ist es der linke, bei *Campothera maculosa* der rechte Muskel, dem in seiner Gesamtheit ein Hindurchziehen zwischen den beiden



Abb. 43. Ursprung des Musc. tracheo-hyoideus von der Ventralseite der Trachea bei *Mesopicus griseocephalus*. Nur der rechte Muskel ist in zwei Teile gespalten, zwischen denen der linke ungespalten durchzieht. Schematisch.

Bündeln des Partners gestattet ist. Auch die heimische Fauna bietet für dieses Verhalten ein Beispiel; bei *Dryobates minor* L. liegen spiegelbildlich dieselben Verhältnisse vor wie bei *Mesopicus griseocephalus* (nach LEIBER). Die Aufspaltung nur eines Muskels tritt überall dort auf, wo die Länge des Zungenbeinhornes eine so starke Ausbildung des Rückziehmuskels erforderte, daß ein um die Trachea beschriebener Kreis nicht mehr genügte und eine zweite Umdrehung stattfinden mußte, vorausgesetzt, daß in diesem Fall überhaupt eine Durchflechtung stattfindet und die Muskeln sich nicht ohne Durchflechtung überlagern. Ein Fall gegen-

seitiger Durchflechtung bei einer Umdrehung um die Trachea von mehr als 360°, wo sich also zu dem ersten dorsalen Geflecht ein zweites gesellen muß, ist in der heimischen Spechtf fauna nicht vertreten. LEIBER (7, p. 43), der ihn infolgedessen nicht kannte, hielt ihn auch für unmöglich. „Denn nehmen wir bei einer weiteren Verlängerung der Zunge hier eine neue Durchflechtung der Muskeln an und ließen das erste dorsale Geflecht bestehen, so käme eine so komplizierte Anordnung der Muskulatur zustande, daß eine zweckmäßige Aktion derselben erschwert oder unmöglich gemacht würde“.

Unter den von mir untersuchten tropischen Spechten sind es jedoch nicht weniger als fünf, die ein so kompliziertes Verhalten aufweisen und zwar *Callolophus miniatus*, *Dinopium javanense*, *Colaptes mexicanoides*, *Colaptes agricola* und *Chrysophilus melanochlorus*. In allen Fällen ist es der rechte Muskel, der sich in zwei Bündel spaltet, während der linke einheitlich bleibt, und eine bei allen fünf Arten in gleicher Weise durchgeführte besondere Anordnung der Muskulatur ermöglicht eine so komplizierte Durchflechtung ohne Störung der Funktion.

Am Beispiel von *Callolophus miniatus*, wo ich an fünf Exemplaren alle Einzelheiten studieren konnte, sei die Lagerung der Muskeln in solchem Fall geschildert und abgebildet (44a—d).

Betrachten wir den rechten, sich in zwei Teile spaltenden Muskel zunächst für sich allein (Abb. 44a), so sehen wir, daß er aus zwei die

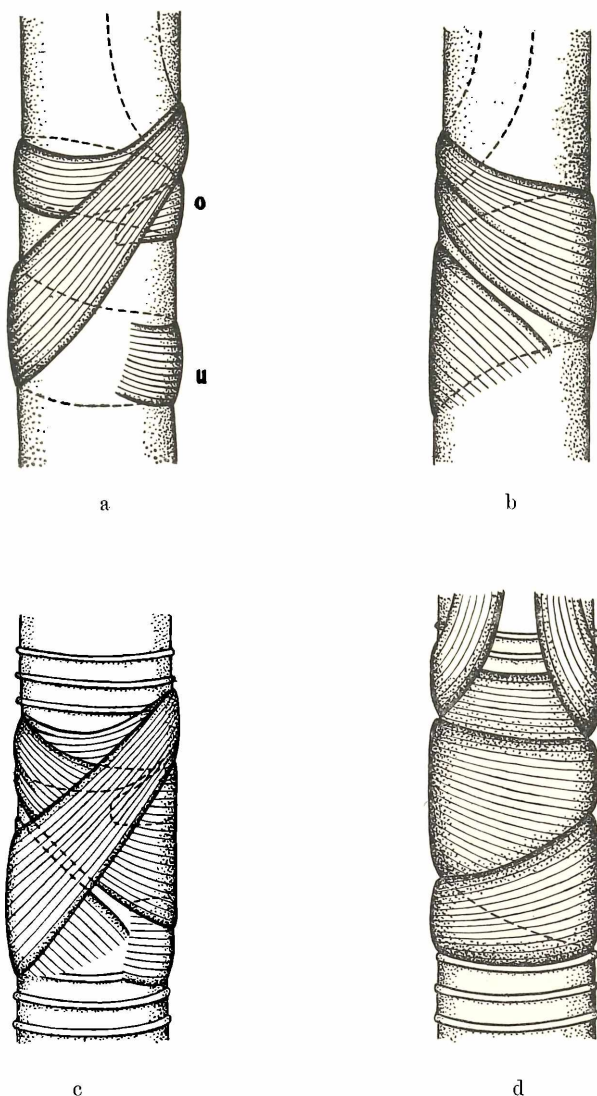


Abb. 44. *Musc. tracheo-hyoideus* bei *Callolophus miniatus*. (a) rechter Muskel isoliert; o = oberes Bündel, u = unteres Bündel — (b) linker Muskel isoliert; er paßt in die Lücke zwischen die Bündel des rechten Muskels — (c) und (d) beide Muskeln in ihrer natürlichen Ueberlagerung. (a), (b), (c) Ansicht von der Dorsalseite, (d) von der Ventralseite. Die gestrichelten Linien bezeichnen in (a) und (b) den Verlauf der Muskeln auf der anderen Seite der Trachea, in (c) und (d) die Ränder verdeckter Muskeln der gleichen Seite. Schematisch.

Lufttröhre umschlingenden Bündeln besteht, die räumlich weit voneinander entfernt liegen und nur insofern zusammenhängen, als sie nach $1\frac{1}{2}$ Umdrehungen auf der Ventralseite sich vereinigen und als einheitlicher Muskel nach dem Zungenbeinkörper ziehen. Während die eine Hälfte der Fasern einen ziemlich horizontal gelegenen (oberen) Ring um die Trachea bildet (Abb. 44 a, o), zieht — wenn wir den Muskel in der Richtung vom Ansatz zum Ursprung verfolgen — die andere Hälfte der von der Ventralseite kommenden Fibrillen auf der Dorsalfläche der Lufttröhre schräg nach unten und bildet so einen schräg auseinandergebogenen Ring, eine (weiter unten an der Trachea gelegene) gestreckte Spirale (Abb. 44 a, u).

In den ausgesparten Raum zwischen dem oberen und unteren Bündel des rechten Muskels ist der linke ungeteilte Muskel eingepaßt; auch er schlingt sich in $1\frac{1}{2}$ facher Windung um die Trachea (Abb. 44 b). Der Vorteil dieser geschilderten Anordnung zeigt sich, wenn man die Muskeln nicht für sich allein, sondern in ihrer gegenseitigen Durchflechtung und Ueberlagerung betrachtet (Abb. 44 c u. d). Trotz der einundeinhalbfachen Umwicklung liegen meist nur zwei Muskelschichten übereinander; nur im Bereich des oberen Bündels des rechten Muskels sind notwendigerweise drei Schichten aufeinander gelagert.

Dinopium javanense hat bis in alle Einzelheiten die gleiche Lagerung des Rückziehmuskels wie *Callolophus miniatius* aufzuweisen. Eine Weiterbildung des oben geschilderten Verhaltens zeigt *Chrysoptilus melanochlorus*. Hier sind die Muskelfasern noch um eine viertel Windung länger geworden; die Anordnung der die Trachea umschlingenden Muskelzüge ist wiederum derart, daß eine Ueberlagerung mehrerer Schichten möglichst vermieden wird. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt *Colaptes mexicanoides*: Auch hier die Aufspaltung des rechten Muskels in zwei räumlich voneinander getrennte Bündel, ein Hineinpassen des linken Muskels in die so geschaffene Lücke, eine Insertion nach $1\frac{1}{2}$ bis $1\frac{3}{4}$ Umdrehungen an der dorsalen und lateralen Fläche der Trachea.

Den Höhepunkt in der Ausbildung des Durchflechtungstypus hat *Colaptes agricola* (Abb. 45) erreicht. Hier beschreibt das obere Bündel des rechten Muskels zwei volle Kreise um die Trachea, während das tiefer liegende untere Bündel nur $1\frac{1}{2}$ und der dazwischenliegende linke Muskel $1\frac{3}{4}$ Windungen aufweist. Nur in einem kleinen Bezirk, wo der herabsteigende Teil vom unteren Bündel des rechten Muskels über den linken Muskel hinwegläuft, überlagern sich drei Schichten; sonst ist eine drei- oder gar vierfache Deckung der Muskelbänder vermieden. Alle Ursprungsflächen liegen frei oder sind nur von einer Muskelschicht

bedeckt; das ist dadurch ermöglicht, daß die einzelnen Bündel in der Richtung von oben nach unten weiter auseinandergezogen, sind als es bei *Callolophus miniatus* der Fall war.

Bei den eben besprochenen Fällen ist die verschiedene Lage der Ursprungsflächen der beiden Bündel des rechten Muskels und desjenigen des linken Muskels auffallend. Es hat auf den ersten Blick den Anschein, als ob die untere Partie des rechten Muskels stets kürzer ist als die obere, während der linke Muskel gewissermaßen eine Mittelstellung einnimmt.



Abb. 45. *Colaptes agricola*. Lagerung und Ursprung des Musc. tracheo-hyoideus. Die Lagerung (a Ansicht von der Dorsalseite) ist prinzipiell die gleiche wie bei *Callolophus miniatus*. Der Ursprung des rechten unteren Bündels liegt auf der Dorsalseite (a) nach $1\frac{1}{2}$ Windungen, der Ursprung des rechten oberen Bündels auf der Ventralseite (b) nach 2 Windungen, der des linken Muskels an der linken Lateralfläche (b) nach etwas mehr als $1\frac{3}{4}$ Windungen. Schematisch.

Diese scheinbare Unstimmigkeit in der Länge der Muskeln hat ihren Grund in dem voneinander unabhängigen Verlauf der Muskelzüge; gerade durch die topographisch ungleiche Lage der Ursprungsflächen ist eine einheitliche, aufs genaueste übereinstimmende Faserlänge gewährleistet.

Bei *Colaptes agricola*, in ähnlicher Weise auch bei den vier anderen Arten, die diese Muskellagerung aufweisen, liegt das obere Bündel des rechten Muskels näher der Insertionsfläche und ist eine viel weniger gestreckte Spirale als das untere; infolgedessen liegt seine Ursprungsfläche nach vollen zwei Windungen auf der Ventralseite der Trachea (Abb. 45 b), während das untere Bündel, das einen weiteren Weg von der Ursprungs- zur Ansatzfläche hat, nur $1\frac{1}{2}$ Windungen macht und „schon“ auf der Dorsalseite zu seiner Ursprungsfläche gelangt (Abb. 45 a).

Der linke Muskel, der in der Mitte zwischen den beiden Bündeln des rechten verläuft, nimmt mit seiner $1\frac{3}{4}$ fachen Umwindung und

seinem Ursprung an der lateralen Fläche der Trachea durchaus die ihm zukommende Mittelstellung ein.

Im Gegensatz zu dem Durchflechtungstyp scheint die zweite Möglichkeit der Muskelanordnung, eine Ueberlagerung ohne Durchflechtung, auf wenige Spechte, nämlich die Angehörigen der Gattung *Picus* und der ihr sehr nahestehenden Gattung *Chrysophlegma* beschränkt zu sein. Sie war vom europäischen Grün- und Grauspecht (*Picus viridis* und *Picus canus*) bereits bekannt, und ich kann sie auch für *Picus puniceus* bestätigen. Hier zieht (Abb. 46a) der linke Muskel in gestreckter Spirale tief an der Trachea hinunter und umschlingt im wesentlichen unterhalb der Windungen des rechten Muskels die Luft-röhre. Während dieser Muskel beim Grauspecht einundeinhalb und beim Grünspecht drei volle Windungen um die Trachea beschreibt, steht das Verhalten von *Picus puniceus* mit zwei Windungen (Abb. 46b) in der Mitte zwischen den beiden europäischen Arten; ganz die gleiche Muskelanordnung und -länge wie *Picus puniceus* zeigt *Chrysophlegma flavinucha wrayi*.

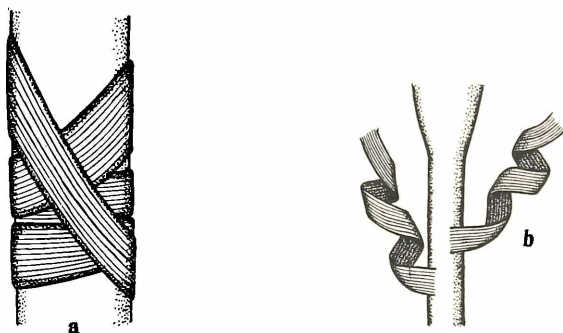


Abb. 46. *Picus puniceus*. (a) Dorsalansicht des Musc. tracheo-hyoideus. Der linke Muskel zieht in gestreckter Spirale über den rechten hinweg und umschlingt unterhalb von ihm die Trachea. (b) beide Muskeln zur Darstellung der zwei Windungen jederseits von der Luftröhre abgewickelt. Schematisch.

LEIBER (7, p. 43) hat auf Grund seiner Untersuchungen am Grau- und Grünspecht die Vorstellung entwickelt, daß der Durchflechtungstyp das Primäre sei. Im Lauf der Phylogenese sei es zu einer Ueberlagerung der Muskeln dadurch gekommen, daß bei jeder Durchflechtung der beiden, in je zwei Bündel gespaltenen Muskeln das schwächere Bündel jeweils reduziert worden sei. Als Stütze für seine Theorie kann man die Ausbildung der Rückziehmuskeln bei *Dryobates villosus*

anführen, wo sich die beiden Muskeln, die eine Windung um die Trachea ausführen, bei äußerer Betrachtung vollkommen zu überlagern scheinen (Abb. 47). Wenn man aber den rechten Muskel, der sich über den linken legt, durchschneidet und ihn von der Trachea abrollen will, so bemerkt man ein kleines, nur aus einigen Fasern bestehendes Bündel, das sich, von außen nicht sichtbar, vom rechten Muskel an der in

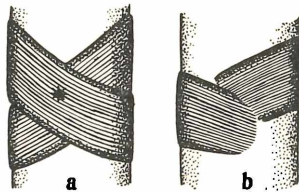


Abb. 47. *Dryobates villosus*. Musc. tracheo-hyoideus. (a) Ansicht von der Dorsalseite, (b) von der Ventralseite. Die Ueberlagerung ist nur eine scheinbare. Bei * ziehen tief liegende Fasern vom oberen Muskel unter den darunterliegenden. Schematisch.

Abb. 47 mit * bezeichneten Stelle sondert und nicht mit ihm über den linken Muskel läuft, sondern unter ihm hindurchzieht; so kommt es zur Ausbildung einer geringfügigen Durchflechtung. Eine Reduktion dieses kleinen Bündels würde den Specht aber zu einem Vertreter des Ueberlagerungstypus machen — ein Beispiel dafür, daß die beiden Anordnungsweisen der Rückziehmuskeln nicht so grundverschieden sind und sich näher stehen, als man anfänglich glauben möchte.

D. Die Zungenspitze.

Da mit dem distalen Teil der Spechtzunge, der sogenannten Zungenspitze, die Beute aufgenommen wird, ist es nicht wunderlich, daß gerade diese Partie im Zusammenhang mit der verschiedenen Ernährungsweise besondere Umwandlungen erfahren hat. Neben der feineren Struktur der Zungenspitze ist vor allem ihr Verhältnis zur Gesamtlänge der Zunge einer näheren Betrachtung wert.

Die von dem Paraglossale gestützte Zungenspitze stellte bei den (hypothetischen) Vorfahren der Spechte einst allein die Zunge dar. Als sich die Notwendigkeit der Verlängerung ergab, wurden an ihrem proximalen Ende Teile eingefügt, die sonst in der Mundhaut verborgen liegen; so entstand der Zungenschlauch. Die Verlängerung ist also unter Vernachlässigung des Paraglossale ganz auf Kosten des Zungenbeinkörpers vor sich gegangen; es wurde vermutlich sogar während dieses Wachstumsprozesses das Paraglossale reduziert.

Die Zungenspitze ist bei den Spechten wie bei allen anderen Vögeln verhornt, und man darf vielleicht annehmen, daß die Ausbildung eines Paraglossale und Verhornung der umhüllenden Wandung als untrennbare Vorgänge erblich fixiert sind. Da nun aber eine in ihrer ganzen Länge verhornte Spechtzunge nicht die erforderliche Faltenbildung aufweisen könnte, ist zur Ausbildung des Zungenschlauches die weiche Mundhöhlenschleimhaut verwendet worden, die bei ihrem Vorwachsen den Zungenbeinkörper mit in die Länge gezogen hat. Mit dieser Auffassung der Phylogenese stellen wir uns in Gegensatz zu LEIBER, der ohne nähere Begründung das Vorwachsen des Os entoglossum als primär ansieht, welches die Mundschleimhaut mit herausgestülpt habe.

Ist unsere Spekulation richtig, so ist es nicht weiter verwunderlich, daß diejenigen Arten, welche nach unseren bisherigen Kenntnissen auch im Bau der Vor- und Rückziehmuskeln den primitivsten Zungenapparat bewahrt haben, nämlich *Sphyrapicus varius* und *Leuconerpes candidus*, eine geradezu riesige Zungenspitze besitzen, deren Verhältnis zur Gesamtlänge der freien Zunge¹⁾ bei beiden wie 1 : 1,7 ist. Auch *Melanerpes aurifrons* und *Campephilus melanoleucus* (beide 1 : 2,4) haben als Besitzer eines nicht besonders hochdifferenzierten Zungenapparates verhältnismäßig lange Hornspitzen. *Lyngipicus temmincki* bildet mit dem Verhältnis 1 : 2,9 den Uebergang zu der Mehrzahl der von mir untersuchten Spechte, deren Spitze ein Viertel bis ein Fünftel der Gesamtlänge der Zunge ausmacht. Darüber hinaus besitzt eine besonders kleine Zungenspitze *Picus puniceus* (1 : 5,6) und den Höhepunkt der Entwicklung weist *Lichtensteinipicus fulvus* mit dem Verhältnis 1 : 6 auf.

Die relative Länge der Zungenspitze steht in einem bestimmten Verhältnis zur Höhe der morphologischen Differenzierung; je kürzer die Zungenspitze ist, um so glatter ist ihre Oberfläche.

Dem Typ, von dem die Oberflächengestaltung der Hornspitze ihren Ausgang genommen hat, ähnelt sicherlich am meisten die Zungenspitze von *Leuconerpes candidus* (Abb. 48). In ihrem proximalen Teil besitzt sie einen glatten Rand, wie er der hypothetischen „Urzungenspitze“ wohl in ganzer Ausdehnung eigen war; in ihrer distalen Hälfte ist sie beiderseits ziemlich gleichmäßig aufgesplittert. Als Sonderbildungen erheben sich bei *Leuconerpes candidus* auf der Unterseite kleine, regelmäßig angeordnete Büschel von Hornfasern. Bei den anderen Spechten geht die gleichmäßige Auffaserung des verhornten Randes zugunsten

1) Als Gesamtlänge der Zunge ist gemessen die Strecke zwischen dem distalsten Punkt der Zungenspitze und dem proximalen Ende des Zungenschlauches bei Rücklage der Zunge.

stärkerer Ausbildung einer geringen Zahl von Borsten verloren, deren Anordnung und Zahl artspezifisch ist; als Beispiel für eine kräftige, mit rückwärts gerichteten Stacheln ausgerüsteten Zungenspitze, wie sie nach LEIBER der Mehrzahl der heimischen Spechte zukommt, sei diejenige von *Campephilus melanoleucus* abgebildet (Abb. 49). Alle in

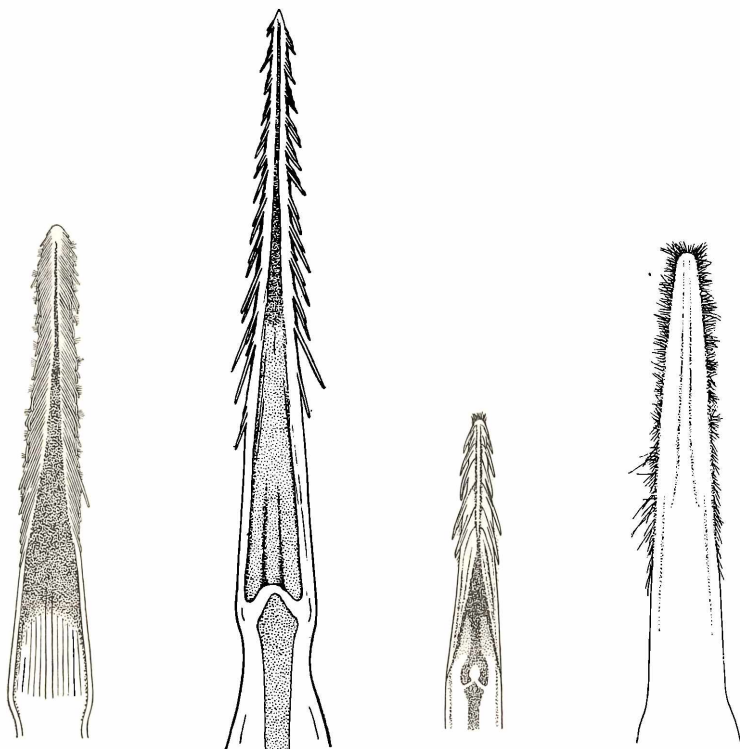


Abb. 48.

Abb. 49.

Abb. 50.

Abb. 51.

Abb. 48. Zungenspitze von *Leuconerpes candidus*. Vergr. 5 fach.

Abb. 49. Zungenspitze von *Campephilus melanoleucus*. Vergr. 5 fach.

Abb. 50. Zungenspitze von *Celeus flavescens*. Vergr. 5 fach.

Abb. 51. Zungenspitze von *Sphyrapicus varius*. Vergr. 5 fach.

diesem Abschnitt nicht besonders genannten Spechte weisen diesen Typ auf. Auch *Celeus flavescens* (Abb. 50) und *Micropternus badius* besitzen eine solche, mit kräftigen Widerhaken besetzte Zunge; bei beiden Arten hat sich aber außerdem an der Spitze ein büstenförmiger Besatz feiner Hornfasern gebildet. Das leitet über zu der Zungenspitze

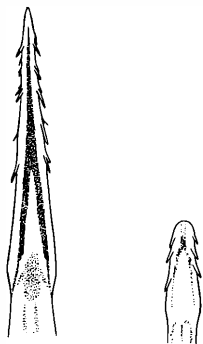
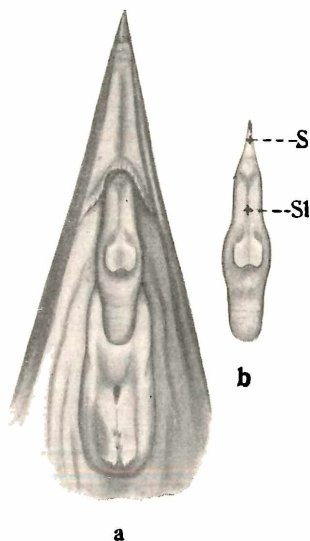


Abb. 52.

Abb. 53.

Abb. 52. Zungenspitze von
Dryobates villosus.
Vergr. 5 fach.

Abb. 53. Zungenspitze von
Colaptes mexicanoides.
Vergr. 5 fach.



a

b

Abb. 54. *Campothera maculosa*. (a) Gesamtansicht der Zunge, deren Spitze bei Rücklage des Organes in einem Zungenfutteral verborgen ist. (b) Zungenschlauch (Sl) und Zungenspitze (S) aus dem Futteral herausgezogen und isoliert. Auf der Dorsalseite der Zunge befindet sich ein horniges Plättchen. Vergr. 2 fach.

von *Sphyrapicus varius* (Abb. 51). Diese Art, die hinsichtlich der Länge der Zungenbeinhörner und der Ausbildung der Rückziehmuskeln das primitivste Verhältnis aufweist, hat im Gegensatz zu allen anderen Spechten keine Widerhaken, sondern die Spitze ist vorn und an den Seiten (wie es bereits SHUFELDT angegeben hat) mit einem bürstenartigen Saum feiner Hornfasern versehen, der zum Auflecken von Baumsäften dienen soll.

Eine beginnende Borstenreduktion zeigt die Hornspitze von *Dryobates villosus* (Abb. 52), wo die Widerhaken unregelmäßig und vereinzelt an der Hornspitze sitzen; auch *Picumnus* spec. besitzt eine Zunge mit nur wenigen Hornstacheln. Bei *Colaptes mexicanoides* (Abb. 53) und *Colaptes agricola* sind an der sehr kleinen Spitze jederseits nur drei Borsten entwickelt, und bei *Campothera maculosa* (Abb. 54, b) und *Lichtensteinipicus fulvus* sind die kleinen Zungenspitzen (Verhältnis zur Gesamtlänge wie 1 : 4,85 und 1 : 6) völlig glatt.

Eine von Widerhaken völlig freie Zungenspitze hat LEIBER vom Wendehals beschrieben. Es ist interessant, daß dieser Weg der völligen Borstenreduktion auch in der Unterfamilie der *Picinae* besritten worden ist. Vom Wendehals wissen wir, daß er seine Beute (Ameisen) mit Hilfe des Sekretes der riesig entwickelten Speicheldrüsen

an die herausgestreckte Zunge anleimt. Im Gegensatz dazu haben *Lichtensteinipicus fulvus* und *Campothera maculosa* eine verhältnismäßig kürzere Zunge und kleinere Drüsen. Ob und in welcher Weise hier Zusammenhänge zwischen einer aus Baumtermiten bestehenden Nahrung und der Ausbildung der Zungenspitze bestehen, kann zur Zeit noch nicht entschieden werden.

Bei *Campothera maculosa* liegt die Zungenspitze nicht wie bei den übrigen Spechten frei in der Schnabelkammer, sondern befindet sich bei zurückgezogener Lage der Zunge in einem eigenartigen Futteral; es wird dadurch gebildet, daß sich ein festes horniges Dach zwischen den Spangen der Ramphotheca an der Spitze des Unterschnabels ausspannt (Abb. 54 a). Einzigartig ist auch ein sich vom Zungenrücken abhebendes breites Hornplättchen, das in eine seiner Form genau entsprechende Vertiefung im Dach der Schnabelkammer hineinpaßt. Von einer histologischen Untersuchung des schlecht konservierten Exemplares nahm ich Abstand, um das Unicum nicht eventuell nutzlos zu zerstören. Bis eingehende Kenntnisse von der Biologie dieses Spechtes vorliegen, würde auch eine solche Untersuchung nicht die Bedeutung dieser seltsamen Bildungen ganz erklären können, wie überhaupt zum vollen Verständnis des Zungenapparates der einzelnen Arten biologische Beobachtungen noch sehr erwünscht sind.

Vergleich der untersuchten Zungen.

Bei der Darstellung eines jeden der drei Zungentypen ergab sich mehrfach die Gelegenheit, auf Gegensätze, häufiger noch auf Ähnlichkeiten in der Konstruktion des Zungenapparates bei anderen der von mir untersuchten Vogelgruppen hinzuweisen. Eine eingehende und kritische Würdigung der morphologischen Tatsachen allein könnte noch nicht mit Sicherheit die gegenseitigen Beziehungen dieser Zungen klären. Ähnlichkeiten oder Unterschiede im Bau von Organen oder Organanteilen lassen ja bekanntlich nie mit Sicherheit auf Gleichwertigkeit oder Ungleichwertigkeit im Sinne der Ontogenese, viel weniger noch auf phylogenetische Zusammenhänge schließen. Erst die Untersuchung verschiedener Entwicklungsstadien gibt die Berechtigung, Vergleiche und Gegenüberstellungen vorzunehmen. Mit der Kenntnis von den Vorgängen während der ontogenetischen Entwicklung ausgerüstet, vermag man mit größerer Sicherheit die Fülle der Konvergenzerscheinungen auf morphologisch gleicher und ungleicher Basis zu überschauen und auch die Verschiedenheiten in der Gestaltung ontogenetisch gleichwertigen Materials richtig zu beurteilen; phylogenetische Schlußfolgerungen kann

man zwar auch dadurch nicht beweisen, aber man kann sie wenigstens wahrscheinlich machen.

Bei einem Vergleich der von mir untersuchten Zungen ist es zweckmäßig, zunächst den Bau dieses Organs bei den Kolibris und den Spechten unter dem Gesichtspunkt extremer Vorstreckbarkeit zu betrachten. Es ist notwendig, die Beziehungen dieser Zungen zueinander einmal klarzustellen, denn sie sind in der Literatur oft genug, aber nicht immer richtig miteinander verglichen worden. Im Anschluß daran wollen wir Kolibris und Honigfresser als Vertreter nektaraufnehmender Vögel einander gegenüberstellen und die Differenzierung der Zunge bei diesen sich systematisch fernstehenden Familien verfolgen, die zwei sehr verschiedenen Ordnungen angehören. Trotz aller Konvergenzerscheinungen und Ähnlichkeiten, denen wir im folgenden besondere Beachtung widmen wollen, werden doch die Unterschiede im Bau der Zunge innerhalb der beiden Gruppen sich als schwerwiegender erweisen und in einem Vergleich die Oberhand behalten.

Den Kolibris und Spechten ermöglichen besondere Anordnungen und Verbesserungen in der Konstruktion des Vor- und Rückziehapparates ein weites Vorstecken der Zunge, und auch eine Verlängerung der freien Zunge selbst ist zu konstatieren. Als Sonderbildung, die den beiden Familien in völlig gleicher Weise zukommt, sind zunächst die langen, sich über den Schädel hochkrümmenden Zungenbeinhörner zu erwähnen, die eine Verlängerung der Fasern des Vorziehmuskels ermöglichen. Bei den hinsichtlich des Zungenapparates sehr einheitlich gebauten Kolibris verlaufen sie stets in der Medianlinie des Schädels bis an den Schnabelfirst; bei manchen Spechten sind sie darüber hinaus seitlich am Schnabelfirst vorbei vorgedrungen und in den Sinus intermaxillaris eingetreten, oder sie haben sich unter den ventralen Rand der Orbitalhöhle gelegt. Gleichzeitig mit dem Vorwachsen der Zungenbeinhörner und der Verlängerung des Vorziehmuskels ergibt sich die Forderung (man wolle diesen Ausdruck der physiologischen Anatomie nicht mit teleologischer Denkweise verwechseln) nach einer gesteigerten Ausdehnungsfähigkeit der eigentlichen Zunge. Ihr ist in beiden Gruppen durch den Erwerb eines Zungenschlauches entsprochen, der wiederum unter allen Vögeln nur den Spechten und Kolibris zukommt, bei diesen aber einen recht einheitlichen Bau aufweist. Er besitzt bei Rücklage der Zunge eine sehr dehnbare, vielfach gefaltete Wandung, ist im Inneren vom Os entoglossum gestützt, und die in ihm verlaufenden Nerven liegen in mäanderartigen Windungen, die beim Vorstrecken verstreichen. Die topographischen Beziehungen des Schlauches zu den übrigen Zungen-

teilen sind aber bei beiden Familien ganz andere und seine Einfügung in den Zungenapparat ist bei den Kolibris und Spechten auf verschiedene Weise erfolgt. Während der Rücklage der Zunge ist er bei den Kolibris fast vollkommen unter der Mundhaut verborgen, aus der er beim Vorstrecken der Zunge durch eine Scheide ausgestülpt wird. Bei den Spechten dagegen liegt nur ein winziger proximaler Abschnitt des Zungenschlauches im Mundhöhlenboden und er beteiligt sich dafür am Aufbau der frei in der Schnabelkammer liegenden Zunge; bei primitiven Arten macht er mehr als die Hälfte, bei der Mehrzahl der Spechte etwa drei Viertel, bei einigen fünf Sechstel, ja sechs Siebentel der Länge der freien Zunge aus. Bei den Picidae ist also die für das Vorstrecken notwendige Bildung des Zungenschlauches gleichzeitig mit der Verlängerung der Zunge selbst verknüpft worden, und der neugebildete Zungenschlauch, der beide Aufgaben erfüllt, liegt proximal von den Paraglossalia. Die Verlängerung der freien Zunge bei den Kolibris ist auf andere Weise bewerkstelligt, nämlich durch die in distaler Richtung erfolgte Anfügung eines besonderen Zungenteiles, der, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, mit dem primären Bildungsmaterial für die Zunge nichts zu tun hat. Mit dem Grad der Ausstülpung des Zungenschlauches hängt auch die Ausbildung einer Zungenscheide zusammen; bei den Kolibris ist sie eine kräftig ausgebildete Schleimhautduplikatur, die den Eintritt des Zungenschlauches in den Mundhöhlenboden allseitig umgibt und ein reibungsloses Ausstülpfen ermöglicht, während sie bei den Spechten nur eine kleine, unter der Zunge gelegene Hautfalte darstellt.

Die Längenentwicklung der Zungenbeinhörner und die Ausbildung von Zungenschlauch und Zungenscheide dürfen wir als Konvergenzbildungen auf morphologisch gleicher Grundlage auffassen. Anders verhält es sich mit der dritten und letzten Sonderbildung, die nur diesen beiden Familien zukommt, nämlich den extrem entwickelten Unterkieferdrüsen. Diejenigen der Kolibris scheinen sich, wie bereits auf S. 429 auseinandergesetzt wurde, von dem Komplex der Glandulae mandibulares herzuleiten, während die Drüsen der Spechte nach ANTONY (1) Neubildungen darstellen. Es ist sehr auffällig, daß wir nur bei diesen Vögeln Unterkieferdrüsen in so kräftiger Entwicklung antreffen, während sie den Meliphagiden und — wie ich auf Grund eigener Praeparationen angeben möchte — auch den Nektarinien fehlen. Man kann auf Grund dieses Befundes zu der Annahme kommen, daß die Ausbildung so großer Drüsen mit der Vorstreckbarkeit der Zunge im Zusammenhang steht; für das Aufnehmen des Blüten-

nektars, etwa zum Abdichten der Zungenrinnen, scheint dagegen das Drüsensekret ganz unnötig zu sein. Eine des öfteren weit vorgestreckte Zunge ist ja dem Austrocknen wesentlich mehr ausgesetzt als wenn sie nie die Schnabelkammer verlassen würde. Es ist also für Spechte und Kolibris zunächst stets notwendig, die Zunge feucht zu halten, um sie vor dem gewebserstörenden Austrocknen zu bewahren; weiterhin könnte man das schleimige Sekret als Schmiere ansehen, die ein reibungsloses Gleiten der langen Zungen, besonders beim Ausstülpen und Ausdehnen des Schlauches, ermöglicht. Darüber hinaus haben bei manchen Piciden, z. B. bei *Lynx torquilla* L., die großen Drüsen auch die Funktion, ein klebriges Sekret zu produzieren, das die Zunge zu einer Leimrute macht; vielleicht können auch die Kolibris unabhängig von der Nektaraufnahme mit Hilfe eines solchen Sekretes Insekten anleimen. Aber auch bei denjenigen Spechten, bei denen ein Anleimen der Beute nicht in Frage kommt (wie bei den Gattungen *Sphyrapicus*, *Leuconerpes*, *Dryobates* und den meisten anderen) sind die Unterkieferdrüsen stets gut entwickelt. Für unsere Annahme spricht auch die Tatsache, daß, wie LEIBER bereits festgestellt hat und wie ich auch für die von mir untersuchten Arten bestätigen kann, die Größenzunahme der Drüsen mit der Verlängerung des Zungenapparates stets Hand in Hand geht.

Mit der Aufzählung dieser drei gemeinsamen Sonderbildungen wollen wir den Vergleich zwischen Specht- und Kolibrizunge zunächst abschließen und nunmehr Honigfresser und Kolibris gegenüberstellen; die einen sind typische Oscines, während die anderen zur Ordnung der Macrochires gehören und unter den Seglern ihre nächsten Verwandten besitzen.

Diese Zungen stellen entweder in ihrer ganzen Länge (*Toxorhamphus*) oder wenigstens teilweise (andere Meliphagidae, Trochilidae) Rinnen oder Röhren dar, die als leitende Bahnen für den Nektar dienen. Obwohl die endgültige Gestalt dieses Organes bei den Kolibris und Honigfressern sehr verschieden ist, ist doch die prinzipielle Entstehungsart der Rinnen und Röhren dieselbe. In frühen Entwicklungsstadien sind diese Bildungen noch nicht ausgeprägt, und die Zungenwandung umgibt einen einheitlichen, gewebserfüllten Hohlraum. Durch ein Vorwachsen von Wandungspartien gliedert sich der einheitliche Innenraum jedoch sehr bald in einzelne von einander getrennte Zungenkammern (zwei bei den Trochilidae, vier bei den Meliphagidae), und im Verlauf der Wandungen zwischen den einzelnen Kammern spaltet sich spitzwärts die Zunge in zwei, resp. vier Teile auf. Gleichzeitig setzen

Degenerationserscheinungen ein, die zu einem Aufreißen der Hornwände und zu einem Absterben des lebenden Inhaltes der Zungenkammern führen; die aus diesem Prozeß resultierenden Rinnen und Röhren stellen lediglich Reste der Wände der ehemaligen Zungenkammern dar. Diese bei beiden Gruppen im Prinzip gleich verlaufenden Entwicklungsvorgänge spielen sich aber an sehr verschiedenem Ausgangsmaterial ab, nämlich bei den Meliphagiden an der eigentlichen Zunge und bei den Trochiliden an dem ihr distalwärts hinzugefügten Ansatz. Die ausgewachsene Zunge ist bei beiden Gruppen auch durch die Ausfransung ihrer distalen Partien charakterisiert, und diese Aufspaltung tritt auch bei den Nectariniidae auf. Ein weiteres gemeinsames Kennzeichen der Meliphagiden- und Trochilidenzunge ist die auffallend kräftige Binnenmuskulatur. Kleinere Muskeln, die innerhalb der Zunge vom Os entoglossum entspringen und an den Paraglossalia ansetzen oder spitzenwärts in die Zunge ausstrahlen, fehlen den Spechten vollständig. Die nektaraufnehmenden Vögel vermögen aber mit ihrer Hilfe den Spitzenteil der Zunge für sich allein zu bewegen, und diese Fähigkeit kommt ihnen bei der Nahrungsaufnahme sicherlich zugute. Die notwendige Elastizität ist dadurch gewährleistet, daß die Paraglossalia bei beiden Gruppen nicht bis zur Zungenspitze reichen und auch nicht zu einem einheitlichen, distal am Os entoglossum gelenkenden Knochen verschmolzen sind; sie bleiben vielmehr paarig und jedes von ihnen bildet eine eigene, laterale Gelenkfläche mit dem Zungenbeinkörper aus, die seitliche Ausbiegungen zuläßt, welche bei Piciden völlig ausgeschlossen sind. Auch ein negativer Befund verknüpft die beiden nektaraufnehmenden Zungen, nämlich der Mangel an spezialisierten Nervenendigungen. Viele Vogelzungen, vor allem die der Spechte, sind bekanntlich durch den Besitz von HERBSTschen Körperchen ausgezeichnet. Ihr Fehlen bei den Nektarzungen hängt offensichtlich damit zusammen, daß die Hauptnahrung nicht einzeln ertastet, sondern in größeren Mengen (also „schluckweise“) ohne nähere Prüfung in den Schnabel aufgenommen wird. Das Erbeuten von Insekten beim Aufnehmen des Nektars mag also in manchen Fällen ganz vom Zufall abhängen, aber auch sicherlich oft durch optische Orientierung erleichtert werden.

Die Differenzierungen, welche diese Zungen im Lauf der Ontogenese erfahren, setzten in recht verschiedenen Zeitpunkten der Entwicklung ein. Die Kolibrizunge, welche uns als die vollkommenere der beiden Apparate erscheint, weist bereits in der Mitte der Embryonalentwicklung deutliche Differenzierungen auf, die sie als Trochilidenzunge kennzeichnen, während bei der Meliphagidenzunge erst kurz vor dem

Ausschlüpfen die charakteristischen Formen sich auszubilden beginnen.

Die völlige Unabhängigkeit der hier geschilderten Zungen in morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht wird besonders deutlich beim Studium der Rückziehmuskeln des Zungenapparates.

Bei den Kolibris ist der *Musc. hyomandibularis lateralis* (= *Musc. stylo-hyoideus* Gadow), welcher vom Hinterhaupt entspringt, zum Rückzieher der Zunge geworden, und er hat aus diesem Grund eine auffallende Verlängerung erfahren. Bei den Meliphagiden sucht man vergeblich nach ihm. Bei dieser Gruppe ist er — wie bereits GADOW für *Prothemadera* konstatierte — völlig rückgebildet, und als Rückzieher fungieren Muskeln, die vom Brustschultergürtel zum Zungenbein ziehen, also Angehörige des Systems der *Mm. sterno-tracheales*. Ganz das gleiche gilt für die Spechte. Daß die Picidenzunge bei ihrer Entwicklung völlig eigene Wege eingeschlagen hat, braucht nicht erst bewiesen zu werden; aber man könnte doch mit Rücksicht auf die Ausbildung der sterno-trachealen Rückziehmuskulatur verleitet werden, darauf hinzuweisen, daß die Beziehungen der Spechte zu den Meliphagiden (als Angehörige der Pico-Passerres) enger sind als zu den Trochiliden, wenn nicht auch die Passerinenfamilie der Nectariniidae einen wohl entwickelten *Musc. hyoman-dibularis lateralis* besäße (nach GADOW)! Die Ausbildung der Rückziehmuskulatur ist also nicht nur ein Beweis dafür, daß die Trochilidae und Meliphagidae völlig unabhängig voneinander die Zunge zur Nektaraufnahme umgebildet haben, sondern sie zeigt auch, daß innerhalb der Passerres an verschiedenen und voneinander unabhängigen Punkten des Systems zur Ausbildung solcher Zungen geschritten worden ist. Honigfresser und Nektarinien dürfen schon allein auf Grund ihrer Rückziehmuskeln sicherlich nicht als nahe verwandte Familien innerhalb der Ordnung der Passerres angesehen werden.

Zusammenfassung.

1. Die Zunge der Trochilidae.

Die Zunge der Trochilidae ist weit vorstreckbar und besitzt daher stark vergrößerte Zungenbeinhörner, verlängerte Vor- und Rückziehmuskeln, einen Zungenschlauch, eine Zungenscheide und kräftig entwickelte Drüsen im Mundhöhlenboden.

Die freie Zunge ist spitzenwärts zwiefach gespalten und besteht in diesem Abschnitt aus röhren- oder rinnenförmig gestalteten Hornlamellen. Weiter basalwärts weist sie einen hochdifferenzierten histo-

logischen Bau auf, der demjenigen anderer Vögel ähnelt, aber durch einige Sonderbildungen ausgezeichnet ist. Sie ist durch eine mediane vertikale Wand in zwei Zungenkammern gegliedert; zwei kräftige, der Wandungszone entstammende häutige Stäbe stützen als Fortsetzung der kurzen Paraglossalia den vorderen Abschnitt der Zunge und wirken gleichzeitig als Puffer, die beim Ausstülpen des Zungenschlauches ein weiteres Vordringen der Paraglossalia in die Zunge verhindern. Bemerkenswert ist am proximalen Ende eine von einem Häutchen überdeckte verhornende Gewebszone, die ein Dauerwachstum der sich im vorderen Teil der Zunge abnützenden Hornlamellen zu ermöglichen scheint.

Die freie Zunge ist mit derjenigen der anderen Vögel nicht vollkommen identisch, da ihr distaler Abschnitt, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, als sekundäre Anfügung an die eigentliche Zunge aufzufassen ist; dies soll durch den für sie verwendeten besonderen Namen „Vorderstück“ angedeutet werden.

Die Ausbildung der rinnen- und röhrenförmigen Teile an der Spitze wird im Lauf der Ontogenese dadurch erzielt, daß der lebende Inhalt der zunächst gebildeten Zungenkammern abstirbt. Durch Degenerationsprozesse reißen die hornigen Wandungen dieser Kammern auf, bleiben allein übrig und formen sich zu Rinnen oder Röhren um.

2. Die Zunge der Meliphagidae.

Sie ist nicht weit vorstreckbar; die Zungenbeinhörner sind nur wenig am Schädel hochgekrümmt. Zungenschlauch, Zungenscheide und Drüsen fehlen.

Die freie Zunge ist an der Spitze in vier Teile gespalten; die beiden mittleren sind rinnenförmig ausgebildet, die beiden seitlichen stellen flache und breitere Flügel dar, alle vier sind seitlich stark ausgefranst. Im mittleren Teil (bei *Toxorhamphus* fast in ihrer ganzen Länge) ist die Zunge durch Hochwölben ihrer Ränder zu einer Rinne oder fast geschlossenen Röhre umgebildet. Der mittlere Abschnitt ist weiterhin histologisch charakterisiert durch das Vorhandensein von vier Zungenkammern, die durch häutige Wände voneinander getrennt sind; weiter basalwärts gleicht die Zunge in ihrer äußeren Gestaltung und in ihrem histologischen Aufbau durchaus den üblichen, wenig differenzierten Zungen der Oscines.

Die Ausbildung des vorderen Abschnittes verläuft während der Ontogenese in ähnlicher Weise wie bei den Trochilidae durch Aus-

bildung von Zungenkammern und durch Degeneration ihres Inhaltes; die vier vorderen Zungenteile sind auch hier die Reste von den Wandungen ehemaliger Zungenkammern.

3. Die Zunge der Picidae.

Sie ist weit vorstreckbar und besitzt bekanntlich stark vergrößerte Zungenbeinhörner, verlängerte Vor- und Rückziehmuskeln, einen Zungenschlauch, eine (wenig entwickelte) Zungenscheide, sowie sehr starke Drüsen im Mundhöhlenboden. Die verhornte Zungenspitze variiert in ihrer Ausbildung und in ihrer Länge bei den einzelnen Arten beträchtlich. Nach diesen Gesichtspunkten wurden die Zungen von 21 außereuropäischen Arten untersucht und beschrieben.

Hinsichtlich der Lagerung und Länge der Zungenbeinhörner schließen sich die untersuchten Spechte völlig dem Verhalten der bisher bekannten Spezies an. Die Rückziehmuskeln haben sich durch eine Umwicklung der Trachea seitens ihrer Fibrillen verlängert — der einzige Fall in der Tierwelt, wo eine solche Verlängerung ohne wesentliche Aenderung des linearen Abstandes zwischen Ursprungs- und Ansatzfläche vor sich geht! Nur bei den primitivsten Spechtgattungen (*Sphyrapicus*, *Leuconerpes*) gleichen sie an Länge etwa denjenigen mancher *Passeres*; von diesen Ausgangstypen kann die Entwicklung der rückziehenden Muskeln bis zu den kompliziertesten, teilweise bisher unbekannten Lagerungen Schritt für Schritt an Hand des Entwicklungsgrades der Muskulatur bei den einzelnen Arten verfolgt werden. Eine einfache Ueberlagerung der beiden Rückziehmuskeln während der Umwicklung der Trachea scheint nur den Gattungen *Picus* und *Chrysophlegma* zuzukommen; bei allen anderen Gattungen durchflechten sich gleichzeitig die Muskeln der beiden Seiten in oft sehr komplizierter Weise.

Die Beteiligung der Zungenspitze am Aufbau der freien Zunge ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden; bei primitiven Spechtarten ist sie im Verhältnis zur Länge des Zungenschlauches größer als bei denjenigen Spezies, die ihre Zunge besonders weit vorstrecken können. Bei der Mehrzahl der Picidae ist sie mit Widerhaken versehen, deren Ausbildung und Zahl außerordentlich wechselt; zwei echte Spechtarten haben glatte Zungenspitzen (was bisher nur von den *Iynginae* bekannt war). Auffallend ist die Ausbildung eines besonderen Futterales für die Zungenspitze bei *Campothera maculosa*. —

Die Unterfamilie der *Picumninae* schließt sich, nach den Ergebnissen bei einer von mir untersuchten *Picumnus*-Spezies zu urteilen, in der Ausbildung des Zungenapparates durchaus den *Picinae* an.

Literaturverzeichnis.

1. ANTONY, MATHILDE. Ueber die Speicheldrüsen der Vögel. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 41, 1920, p. 547—654.
2. BODINE, MARGARET L. Holidays with Humming Birds. Nation. Geog. Mag. L. III, 1928, p. 731—742.
3. GADOW, HANS. On the Suctorial Apparatus of the Tenuirostres. London, Proc. Zool. Soc. 1883, p. 62—69.
4. JOHOW, FRIEDRICH. Zur Bestäubungsbiologie chilenischer Blüten. Santiago, Verh. Verein Chile IV, 1. Abh. 1900, p. 232—253.
5. KALLIUS, ERNST. Beiträge zur Entwicklung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Anat. Hefte Bd 16, 1901, p. 533—758.
6. — Beiträge zur Entwicklung der Zunge. II. Teil. Vögel. Ebenda Bd. 28, 1905, p. 311—579.
7. LEIBER, ADOLF. Vergleichende Anatomie der Spechtzunge. Zoologica Heft 51, 1907.
8. LUCAS, F. A. On the Structure of the Tongue of Humming Birds. Proc. U. S. Nation. Mus. 1891, p. 169—172.
9. LUDWIG FERDINAND, Prinz von Bayern. Zur Anatomie der Zunge. München 1884.
10. MÖLLER, WALTER. Schnabel- und Zungenmechanik blütenbesuchender Vögel I, Biologia generalis VI, 1930, p. 651—726. II. Ebenda VII. 1931, p. 99—154.
11. PICKENS, ANDREW L. Unique Method of Pollination by the Ruby-throat. Auk 1927, p. 24—27.
12. — Bird Pollination Problems in California. Condor 1929, p. 229—232.
13. SCHARNKE, HANS. Ueber den Bau der Kolibrizunge. Ornith. Monatsber. 1930, p. 150—151.
14. — Die Nektaraufnahme mit der Kolibrizunge. Ornith. Monatsber. 1931, p. 22—23.
15. SHERMAN, ALTHEA R. Experiments in Feeding Hummingbirds during seven Summers. Wilson Bull. 1913, p. 153—160.
16. SHUFELDT, R. W. On the Osteology of the Woodpeckers. Proc. American Philos. Society Vol. XXXIX, Nr. 164, 1900, p. 578—622.

Die Vögel der Kurilen.

Von Y. Yamashina.

(Mit einer Karte auf Tafel XX.)

Einleitung.

Die erste Schrift über die Vögel der Kurilen ist die „Zoographia Rosso-Asiatica“ von PALLAS. Er hat darin über 41 Arten berichtet. Danach ist eine ganze Reihe von Arbeiten über die Vögel der Kurilen veröffentlicht worden, von denen die wichtigsten, 48 an Zahl, im Literaturverzeichnis aufgeführt sind. Unter ihnen halte ich „The Birds of the

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Journal für Ornithologie](#)

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [79 1931](#)

Autor(en)/Author(s): Scharnke Hans

Artikel/Article: [Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zunge der Trochilidae, Meliphagidae und Picidae 425-491](#)