© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Ornithologische Ergebnisse der Expedition Schäfer 1938/39.

Vorläufige Mitteilung II.[1])

Zeitpunkt und Verlauf der Mauser bei einigen Entenarten.

Von **Erwin Stresemann.**

Inhalt.

Einleitung p. 288 — Benennung der Kleider p. 292 — Beschreibung des Mauserzustandes p. 292 — Schlußfolgerungen aus dem Mauserbefund p. 297 — Ergebnisse experimenteller Untersuchungen p. 300 — Genetische Geschlechtsmerkmale p. 308 — Die individuelle Variation p. 309 — Die Beziehungen zwischen Kleiderwechsel und Oekologie p. 314 — Das neutrale Kleid bei Enten und Webervögeln p. 325 — Zusammenfassung p. 330 — Literatur p. 331.

Einleitung.

Den Hochsommer 1938 benutzte Dr. Ernst Schäfer zu einem Vorstoß in die palaearktischen Hochsteppengebiete von Sikkim. Von Gayokong kommend erreichte er am 15. August 1938 den 4900 m hoch gelegenen See Gayamtashana. Dieses Süßwasserbecken trägt ganz das Gepräge tibetischer Seen; es ist ein sehr flaches Gewässer ohne Ufervegetation, dessen Durchmesser nur ungefähr 700 m betragen mag. Hier gab es palaearktische Enten, auf die am 16. August Jagd gemacht wurde. Die Strecke des Tages bestand in 9 Spießenten, 4 Pfeifenten, 3 Reiherenten, 2 Schnatterenten, 1 Stockente, die sämtlich gebalgt wurden. Diejenigen, die entkamen — es mögen 10 Stück gewesen sein — gehörten auch zu den genannten 5 Arten.

Das Brutgebiet aller dieser Enten beginnt erst viel weiter im Norden, jenseits des breiten tibetischen Hochlandes. Man wird daher fragen, worauf es zurückzuführen sei, daß sich 30 Stück davon schon Mitte August auf einem Steppensee Nord-Sikkims aufhielten. Es bestehen zwei Möglichkeiten: entweder sind es Vögel, die aus irgendwelchen Gründen im Ueberwinterungsgebiet zurückgeblieben waren, ohne für dieses Jahr Anstalten zu einer Brut zu machen, oder es sind Frühwanderer, die Tibet vor der Hauptwelle der Herbstzügler überflogen hatten. Weil die von Dr. Schäfer erbeuteten Stücke samt und sonders ihre sommerliche Mauser noch nicht beendet hatten und noch nicht im Vollbesitz ihrer Schwingen waren, soweit ihnen die Flügelmauser nicht überhaupt noch bevorstand, hielt ich sie anfänglich für Individuen, welche

1) Als Nr. I dieser Folge rechnet: E. Stresemann, Zwei neue Rassen aus Süd-Tibet und Nord-Sikkim; Orn. Mber. 1939, p. 176—179.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

den ganzen Frühling und Sommer ohne geschlechtliche Aktivität im tibetischen Raum verbrachten. Ich war nämlich bisher der Meinung, Enten pflegten erst dann ihren Herbstzug zu beginnen, wenn sie ihre Mauser ins Schlichtkleid (= Sommerkleid = Eklipsekleid) beendet hätten. Diese Ansicht hat jedoch keine allgemeine Gültigkeit. Herr Dr. Schüz machte mich rechtzeitig auf eine wichtige, vom russischen Centralbureau für Vogelberingung herausgegebene Artikelserie (Wuczeticz & Tugarinow 1937, 1939) aufmerksam, aus der klar hervorgeht, daß im Norden Europas und Asiens brütende Enten (Stock-, Schnatter-, Löffel-, Spieß-, Pfeif-Enten u. a.) während des Sommers massenhaft im Wolgadelta zusammenströmen, um dort zu rasten und währenddem ihre Mauser aus dem Prachtkleid ins Schlichtkleid durchzumachen. Zunächst sind es weit überwiegend Männchen, die sich gegen Mitte Juli einfinden. Später folgt ihnen das weibliche Geschlecht, wenn auch in bedeutend geringerer Zahl. Gegen Anfang oder Mitte August beginnen die Enten wieder eine nach der anderen abzuwandern und ihren Herbstzug nach verschiedenen Richtungen fortzusetzen (II, p. 37; III, p. 46, 81).

Wir werden sehen, daß die Entenversammlungen in Nord-Sikkim genau das gleiche Bild im Kleinen zeigen; auch hier eine Ueberzahl von Männchen (14 ♂♂, 5 ♀♀), und auch hier ein im allgemeinen spätes Einsetzen der Mauser, das es den darin am weitesten fortgeschrittenen Individuen erst in der zweiten Augusthälfte ermöglicht haben würde weiterzuziehen.

Ich habe dann schließlich auch noch sichere Anzeichen dafür gefunden, daß 3 von den erlegten 5 Weibchen im Sommer 1938 gebrütet hatten. Das geht daraus hervor, daß sie noch im (nahezu?) ungeschmälerten Besitz ihrer Nestdunen sind. Seit den Untersuchungen von Miß A. C. Jackson (1915, 1918) weiß man, daß bei den Weibchen der palaearktischen Schwimmenten gegen das Frühjahr, also kurz vor der Brutzeit, zwischen den blaß graulichen oder blaß bräunlich-grauen Pelzdunen (die beiden Geschlechtern gemeinsam sind) noch obendrein besondere Nestdunen hervorsprossen, die sich durch ihre viel dunklere, schwärzlich-braune Farbe auffällig von den Pelzdunen unterscheiden. Diese Nestdunen fallen aus in den Tagen, während welcher die Ente ihr Gelege vervollständigt, und auch noch während der Bebrütungszeit; sie dienen dann dazu, einen wärmenden Wall um das Gelege zu bilden, und werden auch zum Verdecken der Eier verwendet, wenn sich der Vogel vorübergehend entfernt. Bei Weibchen, welche gebrütet haben, findet man im Hochsommer von solchen Nestdunen nur noch wenige oder gar keine mehr im Gefieder. Sie werden erst im nächsten Frühjahr

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

durch neue ersetzt. Dieses Kennzeichen hat es mir ermöglicht festzustellen, daß eine der beiden Schnatterenten (Nr. 1054) und die einzige weibliche Pfeifente (Nr. 1043) tatsächlich 1938 gebrütet hatten, während die drei anderen weiblichen Enten (2 Spießenten, 1 Schnatterente) 1938 kein Gelege produziert hatten. Ich halte es für gewiß, daß weibliche Enten, die ihre sommerliche Mauser fern vom Brutplatz durchmachen, ihre Brut nicht hochgebracht haben.

Diese 19 Entenbälge haben mir nun die schon lange ersehnte Möglichkeit verschafft, den Verlauf der Mauser, insbesondere der Mauser ins Schlichtkleid, bei Anatiden genauer zu untersuchen. Seltsamerweise ist man darüber bisher nur in groben Zügen unterrichtet. Das ist umso erstaunlicher, als die Möglichkeit, hier Wissenslücken auszufüllen, in Europa allerorts besteht. Für diejenigen, die es versäumt haben sie wahrzunehmen, ist die Tatsache beschämend, daß es erst des Umwegs über Tibet bedurft hat, damit die Kenntnis der Mauser deutschen Jagdgeflügels erweitert werden konnte!

Wie sehr diese Kenntnis bisher im Argen lag, erhellt aus dem Umstand, daß man bis vor 30 Jahren allgemein vermeinte, die weiblichen Enten mauserten im Gegensatz zu den Männchen nur einmal im Jahre. Dieser Irrtum wurde erst 1908 durch Bonhote und dann 1915 durch Miß Annie C. Jackson (Mrs. Meinertzhagen) richtig gestellt. Zu den Tatsachen, die die Verfasserin in ihrem Artikel niedergelegt hat, sind in der Folge nicht viele hinzugefügt worden, was vor allem darin begründet sein mag, daß in die Museen nur selten Enten in voller Mauser aus dem Prachtkleid gelangt sind. Kürzlich haben jedoch zwei russische Forscher, Streich und Swetosarow (1937), die Sache energisch voranzutreiben getrachtet. Zu diesem Zweck untersuchten sie lebende Enten in einem Zoologischen Garten (der Stadt Swerdlowsk), und zwar beobachteten sie diese von Juni bis Oktober. Es standen ihnen zur Verfügung: *Anas platyrhynchos* 3 ♂♂, 2 ♀♀; *Anas acuta* 1 ♂, 1 ♀; *Nyroca fuligula* 1 ♂; *Netta rufina* 2♂♂, 2 ♀♀. Gewiß sieht es zunächst so aus, als besitze diese Methode manchen Vorzug vor dem Balgstudium. Aber der Wert dieser Vorzüge wird dadurch erheblich gemindert, daß Enten zu empfindlich sind, um ein häufiges Hantieren zu dulden, ohne sehr scheu und durch die sich wiederholenden psychischen Schockwirkungen in ihrem Hormonstoffwechsel gestört zu werden (vgl. hierzu auch Walton 1937, p. 444 und Bent 1923, p. 211), was dann zu erheblichen Störungen des normalen Mauserverlaufs führen kann. Die beiden genannten Autoren waren denn auch zu sehr schonender Behandlung der Tiere genötigt; sie

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

untersuchten daher z. B. die beiden Spießenten nur je einmal. Erschwerend kommt noch hinzu, daß man den lebenden Vogel nicht so leicht wie den Balg bis in alle Details seines Gefiederzustandes untersuchen und etwaige Fehler der Protokolle später nicht mehr richtigstellen kann.

Streich und Swetosarow haben ihre Befunde dazu benutzt, ein allgemeines Schema für den Wechsel der Steuerfedern und der anderen Federgruppen zu entwerfen, das nicht allein die chronologische Reihenfolge des Wechsels, sondern auch die Dauer der Mauser für jeden Gefiederbezirk ersichtlich machen soll. Sie unterscheiden dabei 9 Bezirke, nämlich: Steuerfedern; Brust und Bauch; unterer Halsteil und Kropf; Vorderrücken; Hinterrücken; Hals und Kopf; Flügel; Deckfedern des Schwanzes; Schulter- und Tragfedern. Dazu bemerken sie u. a.: „Die Dauer der Mauser der einzelnen Pterylien, mit dem Klein- und Mittelgefieder, beträgt, wenn sie auch in gewissen Grenzen schwankt, so doch weniger als 60 Tage. Somit wird die Zeit, die zur vollen Wiederherstellung des Federkleides nötig ist, zusammengesetzt aus der folgerichtigen Mauser der verschiedenen Federgruppen. Der Wechsel der Steuerfedern dehnt sich über die ganze Zeit aus, während derer der Vogel mausert. Charakteristisch ist, daß das Ausfallen jeder Steuerfeder mit einem bestimmten Moment der Mauser im Ganzen zusammenfällt. Bei den Enten z. B. mausert der Flügel in der Zeit zwischen dem Wechsel des 4. und 5. Paares Steuerfedern. Der Rücken mausert dann, wenn 2—3 Paare Steuerfedern gewechselt haben, die Schulter- und Tragfedern zur Zeit des Wechsels des 6.—7. Paares usw. Hieraus folgt der Schluß, daß die Mauser der Steuerfedern als Indikator für den Wechsel des gesamten Gefieders dient.“ [1])

Zu ebenso klaren Ergebnissen glauben die Verfasser bei ihren Forschungen nach der „spezifischen Chronologie“ der Mauser gelangt zu sein, d. h. nach dem Zeitpunkt, in dem der Gefiederwechsel dieser oder jener Art vor sich geht. „Früher als andere Arten beginnt das Stockentenmännchen mit der Mauser, um den 10. bis 20. 5. Die Mauser der Reiherente und der Kolbenente beginnt bedeutend später, Ende Juni Da die Vögel sich unter gleichen Haltungs- und Ernährungsverhältnissen befanden, müssen wir diese Unterschiede als Arteigenschaften betrachten.“

1) Eine derartige zeitliche Korrelation zwischen der Mauser des Körpergefieders und dem Wechsel bestimmter Schwingen und Steuerfedern habe ich schon vor Jahren beim Grünspecht (*Picus viridis*) und anderen Spechten gefunden (Stresemann, Avifauna Macedonica, München 1920, p. 199).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Bevor wir in eine Diskussion dieser Angaben eintreten, sei der Mauserzustand der 19 Enten vom See Gayamtashana beschrieben.

Frau Vesta Hauchecorne danke ich für ihre verständnisvolle und förderliche Mitwirkung sowohl bei der Feststellung der Mauserverhältnisse wie bei den anschließenden theoretischen Ueberlegungen, Herrn Dr. Konrad Lorenz für briefliche Auskunft.

Benennung der Kleider.

Erpel und Ente tragen eine Folge von Kleidern, deren Benennung in der deutschen Literatur noch immer schwankt. Aus den auf Seite 321 dargelegten Gründen erscheint es mir zweckmäßig, die Gefieder, zwischen denen die erwachsenen Vögel wechseln, mit geschlechtsgebundenen Namen zu belegen. Diese Namen müssen nach Möglichkeit so gewählt sein, daß sie sich bei allen Entenarten (außer den jährlich nur einmal mausernden) verwenden lassen, ohne ihren Sinn zu verlieren. Aus diesem Grunde vermeide ich Bezeichnungen wie „Winterkleid" und „Sommerkleid", und beim Erpel auch den Terminus „Ruhekleid", den ich durch Schlichtkleid ersetze. Irreführend ist es, wenn das weibliche Ruhekleid neuerdings bei uns als „Sommerkleid" bezeichnet wurde, denn es wird (außer bei der Eisente) nur im Herbst und (oder) Winter getragen.

Ich unterscheide im folgenden:

beim Männchen: Dunenkleid — Jugendkleid — [I.] Prachtkleid — [I.] Schlichtkleid — [ad.] Prachtkleid — [ad.] Schlichtkleid usw.

beim Weibchen: Dunenkleid — Jugendkleid — [I. Ruhekleid] — [I.] Brutkleid — [ad.] Ruhekleid — [ad.] Brutkleid — usw.

Synonymie: ♂ *Prachtkleid* = Winterkleid = Brutkleid
♂ *Schlichtkleid* = Sommerkleid = Eklipsekleid = Ruhekleid des ♂
♀ *Ruhekleid* = Sommerkleid (Niethammer 1938).

Beschreibung des Mauserzustandes.

Anas acuta L. — Spießente.

[Witherby 1939, p. 273: „Adult male. Eclipse. The body feathers are first moulted, followed by wings and tail June to August. — Adult female. Eclipse. This plumage is aquired by a complete moult in autumn."]

Material: 7 ♂♂ ad., 2 ♀♀ ad. — alle vom 16. August 1938.

1. *Nr. 1051 ♂ einjährig — Mauser aus dem Prachtkleid ins Schlichtkleid.*

Neu (= zum Schlichtkleid gehörig) sind: auf der *Oberseite* die meisten Federn (= F.) des Oberkopfes, einige F. der Kopfseiten, einige F. des Rückens (verstreut

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

stehend), [keine F. des Bürzels!], die meisten F. des Schulterfittichs, alle Oberschwanzdecken; auf der *Unterseite* fast alle F. der Brust, fast alle Tragfedern, über die Hälfte der F. des Bauches (besonders zahlreich in der hinteren Bauchregion) und etwa die Hälfte der Unterschwanzdecken. — *Alt* (und sehr stark abgenutzt und verblichen) ist der ganze Flügel mit allen seinen Deckfedern und den Axillaren. Die beiden mittleren Paare der Steuerfedern stecken im Blutkiel (das zentrale ist $^4/_5$ ausgewachsen, das nächste etwa zur Hälfte ausgewachsen). Die übrigen Steuerfedern sind alt und sehr stark zerschlissen. Am Bürzel noch eine ganze Anzahl einfarbig dunkelbrauner Federn des Jugendkleides (jetzt etwa ein Jahr alt).

2. *Nr. 1050 ♂ ad. — weiter fortgeschritten als Nr. 1051.*

Neu sind alle F. des Kopfes, des Schulterfittichs mit Ausnahme der untersten, die Tertiären mit Ausnahme der untersten, die Oberschwanzdecken; ferner sind neu alle F. des Kopfes, der Brust, des Bauches, die Tragfedern und die Unterschwanzdecken. — *Alt* sind alle F. des Vorderrückens, etwa $^1/_3$ der F. des Mittelrückens (Mantels), alle F. des Bürzels, sowie der ganze Flügel nebst Deckfedern und Axillaren. Im Schwanz sind die beiden mittleren Steuerfederpaare neu und voll ausgewachsen, die übrigen alt.

3. *Nr. 1053 ♂ ad. — etwas weiter fortgeschritten als Nr. 1050.*

Körpergefieder fast wie bei Nr. 1050, aber an der Kehle noch alte F. in reichlicher Menge. Auf der Oberseite ist die Mauser vom Mittelrücken aus etwas weiter nach vorn zu fortgeschritten. Alt ist der ganze Flügel nebst Deckfedern und Axillaren. Von den Steuerfedern sind die beiden mittleren Paare ausgewachsen, das dritte Paar (von innen) ist nahezu ausgewachsen, die übrigen sind alt.

4. *Nr. 1049 ♂ ad. — weiter fortgeschritten als Nr. 1053.*

Hat alle Schwungfedern soeben abgeworfen, einschließlich fast aller Axillaren. *Alt* sind nur noch einige F. an den Seiten des Bürzels, einzelne lange Tragfedern und alle Deckfedern des Flügels, soweit nicht ausgefallen. Das ganze übrige Gefieder ist *neu* (= zum Schlichtkleid gehörig). An Brust und Bauch wachsen zwischen abgenutzten F. des Schlichtkleides ebenso gezeichnete hier und dort nach. Die wenigen am Rücken nachwachsenden (erst halbwüchsigen) haben die typische Zeichnung des Schlichtkleides. Von den Steuerfedern sind das dritte und sechste Paar noch in den Blutkielen, das siebente und achte Paar fehlen, die übrigen sind neu und ausgewachsen.

5. *Nr. 1048 ♂ ad. — etwas weiter fortgeschritten als Nr. 1049.*

Die neuen Schwingen schauen knapp aus der Spitze ihrer Hornscheide, die etwa 40 mm lang ist. (Am linken Flügel ist als Anomalie die alte dritte Handschwinge (von außen) nebst ihrer Deckfeder stehen geblieben). — *Alt* (= zum Prachtkleid gehörig) sind nur noch einige F. des Kinnes, einzelne F. am Vorderrücken und an der Wurzel des Flügels, alle F. des Bürzels mit Ausnahme der hintersten. Brust und Bauch sind nur mit Schlichtkleidfedern bestanden, die stark zerschlissen sind und leicht ausfallen; keine nachwachsenden F. dazwischen. Alt ist noch die unterste Feder des Schulterfittichs. Deckfedern des Flügels größtenteils ausgefallen oder in jungen Blutkielen, und nur zu einem geringen Teil noch alt. Alle Axillaren in jungen Blutkielen. Von den Steuerfedern ist das erste und zweite Paar neu und ausgewachsen, das dritte und fünfte Paar im Blutkiel und noch ganz kurz, das vierte und sechste noch alt (so rechts; links 4., 5., und 6. noch alt, 3. ganz kurz), 7. und 8. Paar fehlen.

6. *Nr. 1047 ♂ ad. — weiter fortgeschritten als Nr. 1048.*

Längste neue Schwungfedern schon 137 mm lang („Flügellänge" 210 mm). Alle Deckfedern des Flügels neu und völlig oder nahezu ausgewachsen, Axillaren halb ausgewachsen. Noch einige alte Prachtkleid-F. an den Seiten des Bürzels,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

im übrigen reines Schlichtkleid. An den Brustseiten (rostral vom Flügelansatz) nachwachsende neue F. haben die Zeichnung des Prachtkleides, ebenso eine noch ganz kurze Tragfeder. Hier beginnt also schon die Mauser ins Prachtkleid! Die 1., 2., 4., 6. und 7. Steuerfeder sind neu und ausgewachsen, die 3. hat $^2/_3$, die 5. $^1/_2$ ihrer Endlänge erreicht, die 8. ist noch ganz kurz. Schwanzmauser streng symmetrisch.

7. *Nr. 1052 ♂ ad. — fast wie Nr. 1047.*

Längste neue Schwungfedern schon 150 mm lang („Flügellänge" 213 mm). Zustand des Körpergefieders genau wie bei Nr. 1047. F. von Brust und Bauch nicht abgenutzt. Axillaren halb ausgewachsen. An den Brustseiten (rostral vom Flügelansatz) neu nachwachsende Federn und ebenso einige wachsende Tragfedern haben die Zeichnung des Prachtkleides, sind aber ein wenig gröber gezeichnet und haben etwas kräftiger isabellfarbene Spitzen. Von den Steuerfedern sind die 1., 2., 3., 6., 8. neu und ausgewachsen, die 4. halbwüchsig, die 5. und 7. noch ganz kurz.

8. *Nr. 1056 ♀ ad. — vor dem Abwurf der Schwingen.*

Körperfedern zum größten Teil erneuert. *Alt* (= zum Brutkleid gehörig) sind noch einige F. des Vorderrückens und etwa die Hälfte der F. des Bürzels, sowie die untersten Tertiären und der ganze Flügel nebst seinen Deckfedern und den Axillaren (aber die beiden innersten Armschwingen sind, entgegen der Regel, vor dem übrigen Flügel erneuert worden und bereits ausgewachsen!). Alle F. von Brust und Bauch sind ausgewachsen und größtenteils nicht abgenutzt, also wohl neu; aber das Gefieder der ganzen Unterseite ist durchsetzt mit dicht stehenden, schwarzbraunen Nestdunen! Die beiden mittleren Steuerfedern sind neu und ausgewachsen, die übrigen alt.

9. *Nr. 1057 ♀ ad. — nach dem Abwurf der Schwingen.*

Hat die alten Schwingen und zugleich auch die langen Axillaren abgeworfen. Die neuen Schwingen sind in etwa 10 mm langen Hornscheiden eingeschlossen. Deckfedern und kurze Axillaren alt oder abgeworfen. Am Körper keine nachwachsenden Federn mehr (außer ganz wenigen am Bürzel). Alte Körperfedern nur noch an den Seiten des Bürzels, aber in ganz geringer Zahl. Nestdunen genau wie bei Nr. 1056. Steuerfedern: Neu und ausgewachsen sind das 1., 2. und und 4. Paar; ganz kurz das 3. Paar; die übrigen fehlen.

Anmerkung: Noch Hartert (1920, p. 1326) und Niethammer (1938, p. 453) geben über das Aussehen des Schlichtkleides beim Spießerpel nichts anderes an, als daß es bis auf den Flügelspiegel „dem Weibchen gleich" sei, was jedoch durchaus nicht zutrifft! Sorgsam und ausführlich beschrieben wurde es inzwischen bei Witherby (1939, p. 273).

Anas penelope L. — Pfeifente.

[Witherby 1939, p. 264: „Adult male. Eclipse. The body feathers are first moulted followed by wings and tail June to September. — Adult female. Eclipse. This plumage is acquired by complete moult July to September."]

Material: 3 ♂♂ ad., 1 ♀ ad. — alle vom 16. August 1938.

1. *Nr. 1044 ♂ ad. (mit großem weißen Schulterfeld). — Beginn der Mauser ins Schlichtkleid.*

Neu (= zum Schlichtkleid gehörig) sind auf der *Oberseite* die meisten F. des Kopfes (außer denen des Vorderkopfs und der Zügelgegend, zwischen welchen viele neue keimen), einige F. des Vorderrückens, ein Teil der F. des Schulterfittichs,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

die mittleren Oberschwanzdecken; auf der *Unterseite* etwa die Hälfte der Brustfedern, die meisten Tragfedern (diese teilweise noch wachsend), ein (geringer?) Teil der weißen Bauchfedern (viele wachsend), die meisten Unterschwanzdecken; neu ist ferner das centrale Paar der Steuerfedern, das noch im Wachstum begriffen ist. Alle übrigen F. gehören noch dem Prachtkleid an. Flügel nebst Deckfedern und Axillaren noch alt, die Handschwingen stark verblichen und abgenutzt, das weiße Flügelfeld fast völlig (bis auf die Federschäfte!) abgerieben.

2. *Nr. 1046 ♂ ad. (wie Nr. 1044) — Mauserstadium genau wie bei vorigem.*

Auch hier ist das mittlere Paar der Steuerfedern schon erneuert, während alle übrigen Steuerfedern noch alt sind.

3. *Nr. 1045 ♂ ad. (wie Nr. 1044) — Weiter fortgeschritten als die vorigen.*

Völlig vermausert sind Kopf, ganze Unterseite, Tragfedern und Oberschwanzdecken. *Alt* sind noch fast alle F. des Hinterrückens und Bürzels, etwa die Hälfte der F. des Vorderrückens, sowie die untersten Federn des Schulterfittichs und der Tertiären. Flügel nebst Decken und Axillaren noch alt. Steuerfedern: centrales Paar neu und ausgewachsen, rechts die zweite Steuerfeder noch ganz kurz, alle übrigen alt.

4. *Nr. 1043 ♀ ad. — Beginn der Mauser ins Ruhekleid.*

Lebhafte Mauser an Vorderhals, Brustseiten, Tragfedern, Schulterfittich — wo überall noch einige alte neben vielen neuen F. stehen. Neu sind ferner einige Rückenfedern (besonders am Mittelrücken) und die meisten langen Oberschwanzdecken. (Noch?) keine Mauser am Bauch. Keine Nestdunen auf der Unterseite! Flügel nebst Decken und Axillaren und alle Steuerfedern noch alt.

Anmerkung: HARTERT (1920, p. 1323) hat das Brutkleid der weiblichen Pfeifente mit keinem Wort erwähnt. Genau beschrieben finden wir es bei WITHERBY (1939, p. 265). — Das uns vorliegende ♀ ersetzt auf dem Vorderrücken die mit 2 hellen, durchlaufenden Querbinden gezeichneten Federn des Brutkleides durch solche, bei denen diese Binden nur schwach angedeutet sind; besonders die distale von beiden fehlt oft gänzlich. Auch die neuen Federn des Schulterfittichs tragen (im Gegensatz zu ihren Vorgängerinnen) eine nur undeutliche Querbänderung. Die längsten von ihnen sind fast einfarbig schwarz-braun, breit rostfarben gesäumt. Die Tragfedern und Brustfedern des Ruhekleides sind viel kräftiger mit Kastanienbraun pigmentiert als die des Brutkleides.

Anas strepera L. — Schnatterente.

[WITHERBY 1939, p. 243: Adult female. Eclipse. Keine Angaben über Verlauf und Zeit.]

Material: 2 ♀♀ vom 16. August 1938.

1. *Nr. 1054 ♀ ad. — vor dem Abwurf der Schwingen.*

Lebhafte Körpermauser. Auf dem Vorderrücken und an der Brust sind die alten F. in der Ueberzahl, auf dem Mittelrücken ist es umgekehrt. *Alt* sind ferner die meisten Kopffedern und viele Bürzelfedern, *neu* (= zum Ruhekleid gehörig) dagegen sind die meisten Tragfedern und alle Ober- und Unterschwanzdecken. Von den ungefleckten weißen F. des Bauches scheint die Hälfte neu zu sein, viele davon stecken noch im Blutkiel. Auf der ganzen Unterseite keine Nestdunen! Alt sind die Schwingen nebst Decken und Axillaren und alle Steuerfedern außer der mittleren links, die im Blutkiel steckt und noch ganz kurz ist.

2. *Nr. 1055 ♀ ad. — etwas weiter fortgeschritten als vorige.*

Alt (= zum Brutkleid gehörig) sind nur noch die meisten F. des Vorderkopfes, ein Teil der F. des Vorderrückens, einige seitliche F. des Bürzels, wenige

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

F. der Brust und (anscheinend) einige ungefleckte weiße F. des Bauches. Viele Bauchfedern im Blutkiel. Ganze Unterseite dicht mit schwarzen Nestdunen besetzt. — Alt ferner: Schwingen nebst Deckfedern und Axillaren und alle Steuerfedern außer dem mittleren Paar, das schon erneuert und ausgewachsen ist.

Anas platyrhynchos L. — Stockente.

[Witherby 1939, p. 237: Adult male. Eclipse. The body feathers and two central pairs of curled tailfeathers are first moulted and later rest of wing- and tail-feathers. Moult commences June or July, exceptionally May].

Nr. 1029 ♂ ad., 16. August 1938.

Handschwingen kürzlich abgeworfen. Die neue Generation ist nur als kleine Höcker angedeutet. Erstes und zweites Paar der Steuerfedern neu und ausgewachsen, 4. und 5. im Blutkiel, die übrigen alt. Alle Körperfedern gehören zum Schlichtkleid. Keine Wachstumsspuren mehr.

Nyroca fuligula L. — Reiherente.

[Witherby 1939, p. 300: „Adult male. Eclipse. The body feathers (? innermost secondaries) are first moulted followed by tail and wing July and August . . Crest is apparently shed only once and is renewed during post eclipse moult.“]

Material: 3 ♂♂ ad., alle vom 16. August 1938.

1. *Nr. 1041 ♂ ad. — noch beinahe vollständiges Prachtkleid.*

Es beginnt die Mauser des Kleingefieders. Neu oder im Wachstum sind viele F. des Schulterfittichs, die Tragfedern und 2 mittlere Oberschwanzdecken. Im weißen Bauchfeld wachsen viele junge F., besonders in dem an die Tragfedern anschließenden Bezirk. Im schwarzen Brustfeld einzelne noch kurze neue F., desgleichen an Halsseiten und Oberkopf. Die langen Schopffedern des Prachtkleides sind noch erhalten. Noch kein Beginn der Schwanzmauser.

2. *Nr. 1042 ♂ ad. — Sehr viel weiter fortgeschritten als vorige.*

Flügel (mit den Axillaren) bereits erneuert, „Flügellänge“ aber erst 181 mm. An der Brust hat die Mauser ins Prachtkleid begonnen: bei den neuen Federn ist die schwarze Zone breiter und zugleich auch dichter pigmentiert als bei ihren dem Schutzkleid zugehörigen Nachbarn. Auch am Vorderrücken, besonders rostral vom Flügelansatz, wachsen neue Federn, diese sind ebenso gefärbt wie ihre Nachbarn, könnten aber trotzdem schon zum Prachtkleid gehören. Im hinteren Bereich der Tragfederflur wachsen Federn von echter Schlichtkleidfärbung nach! Nur schwache Mauser am Bauch. Die Schopffedern gehören dem Schutzkleid an, sie sind ausgewachsen und nur 31 mm lang gegenüber 70 beim Prachtkleid. Schwanzmauser eigenartig.

rechts: 1. fehlt; 2. fertig; 3. $^3/_4$; 4. fertig; 5. $^1/_3$; 6. $^2/_3$; 7. fertig.
links: 1. $^1/_2$; 2. fertig; 3. $^3/_4$; 4. fertig; 5. $^1/_3$; 6. $^2/_3$; 7. fertig.

3. *Nr. 1040 ♂ ad. — etwas weiter als Nr. 1042.*

„Flügellänge“ erst 183 mm. Im weißen Bauchfeld fallen stark abgenutzte F büschelweise aus, es sind aber nur wenige nachwachsende Federn zu finden. An der Brust wachsen viele neue Prachtkleid-Federn nach; im hinteren Bereich der Tragfederflur dagegen keimen Federn mit der Zeichnung von Schlichtkleidfedern (oder Uebergangsfedern?)! Die Schopffedern des Schlichtkleides nur 27 mm lang (ausgewachsen). Steuerfedern neu und ausgewachsen bis auf das 5. Paar (von insgesamt 7), das sein Wachstum beinahe beendet hat.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Schlußfolgerungen aus dem Mauserbefund.

Die Schlußfolgerungen, welche die Untersuchung dieser 19 Bälge zuläßt, stehen zum Teil in schroffem Gegensatz zu den Verallgemeinerungen von STREICH und SWETOSAROW (1937).

1. Zeitraum der Mauser ins Schlichtkleid. Die von den genannten Autoren vertretene Annahme, es mauserten alle Individuen der gleichen Entenart annähernd zur selben Zeit ins Schlichtkleid, läßt sich mit dem hohen Betrag der individuellen Variabilität in unserer Serie nicht vereinbaren. Die Reiherenten 1042 und 1040 haben schätzungsweise 6 Wochen früher zu mausern begonnen als die Reiherente 1041. Fast ebenso groß ist der zeitliche Mauserabstand zwischen den Spießenten 1048 und 1052. Ich lege dieser Berechnung die Angabe von SREICH und SWETOSAROW zugrunde, wonach vom Ausfall der centralen Steuerfedern bis zum Ersatz aller übrigen Steuerfedern etwa 2 Monate vergehen. — Wir wollen zwar dem obigen Satz eine gewisse Gültigkeit nicht absprechen, können sie aber nur für das männliche Geschlecht und auch da nur für Angehörige von Populationen anerkennen, die sich unter etwa den gleichen klimatischen Bedingungen fortpflanzen (HEINROTH 1910 p. 112—113, u. mündl. Mitteilg.). Innerhalb einer Entenart, deren Wohngebiet eine große Ausdehnung in nord-südlicher Richtung hat, wird die geschlechtliche Erregung bei den Erpeln hoch im Norden viel später abklingen als bei denen tief im Süden. Unter diesem Gesichtspunkt betrachtet gewinnt die zeitliche Diskrepanz der Mauserstadien innerhalb der Sikkim-Serie ein erhöhtes Interesse; leiht sie doch der Annahme eine kräftige Stütze, daß sich Spießenten und Reiherenten aus weit von einander abgelegenen Brutplätzen zum Zweck der Mauser auf dem Gayamtashana zusammengefunden haben.

2. Reihenfolge des Federwechsels bei der Mauser ins Schlichtkleid. Die Reihenfolge, in welcher das Körpergefieder gewechselt wird, scheint (bei Berücksichtigung einer gewissen individuellen Variabilität) durchschnittlich die folgende zu sein: Noch bevor das mittlere Steuerfederpaar ausfällt, beginnen gleichzeitig zu mausern die Tragfedern und der Schulterfittich (Reiherente ♂ 1041, Pfeifente ♀ 1043). Es sind dies diejenigen Federgruppen, die in neuer Vollkommenheit und mit der sommerlichen (kryptischen) Färbung versehen den Schutz des Flügels zu übernehmen haben, wenn dieser (etwa 3 bis 4 Wochen nach Mauserbeginn) alle Schwingen und Deckfedern abgeworfen hat und kurz danach mit empfindlichen Federkeimen dicht besetzt ist.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Zusammen mit den Tragfedern und langen Schulterfedern beginnt die Mauser der Oberschwanzdecken mit ihrem längsten, centralen Paar. Dadurch wird ein rechtzeitiger Schutz des unter allen Steuerfedern zuerst mausernden mittleren Paares erreicht (Reiherente 1041, Pfeifente 1043). Bald danach, und noch bevor die Mehrzahl der alten Steuerfedern ausgefallen ist, sind die neuen Ober- und Unterschwanzdecken völlig ausgebildet (Spießente 1050, 1053; Pfeifente 1044, 1045; Schnatterente 1054, usw.).

Wenn das mittlere Paar der Steuerfedern erneuert und nahezu ausgewachsen ist, pflegt der Wechsel erfaßt zu haben: auf der *Unterseite* fast alle Tragfedern, viele Federn der Brust und des Bauches, sowie die meisten Unterschwanzdecken; — auf der *Oberseite* alle Federn des Oberkopfes, viele Federn der Kopfseiten, etwa die Hälfte der seitlichen Halsfedern, viele Federn des Schulterfittichs, viele Federn der mittleren Zone des Rückens und die meisten Oberschwanzdecken. Weit zurückgeblieben sind der Vorderrücken und vor allem der Bürzel, wo fast gar keine neuen Federn keimen (Spießente 1051, Pfeifente 1044). Am Kopf wird dessen Ventralseite am spätesten vermausert, zuletzt die Kinngegend (Spießente 1051). Es folgen also als letzte diejenigen Bezirke des Körpers, die durch ihre Lage am besten geschützt sind (der Bürzel durch den Schulterfittich bei zusammengelegtem Flügel).

Im Augenblick des Abwurfs der Schwungfedern sind mindestens die beiden mittleren Steuerfederpaare schon erneuert und völlig ausgewachsen (Spießente 1048, Stockente 1029), oder dazu noch ein weiteres Paar (Spießente 1057), oder insgesamt 4 Paare (Spießente 1049). Die Mauser des Körpergefieders ins Schlichtkleid ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht ganz beendet bei den Spießenten ♂♂ 1049, 1048; so gut wie beendet bei Spießente ♀ 1057; gänzlich beendet bei Stockente ♂ 1029. Wenn zu diesem Zeitpunkt noch Federn nachwachsen, dann haben sie die Zeichnung von Schlichtkleidfedern (Spießenten ♂♂ 1049, 1048: Rücken, Brust, Bauch).

Wenn die neuen Schwungfedern noch nicht ganz $^3/_4$ ihrer Endlänge erreicht haben (zur vollen Ausbildung der Handschwingen werden etwa 30—35 Tage benötigt, Heinroth 1906), dann hat die Mauser des Körpergefieders ins Schlichtkleid bei der Spießente (1047, 1052) anscheinend regelmäßig völlig aufgehört. Schon zu diesem Zeitpunkt kann die Mauser des Spießerpels ins Prachtkleid beginnen. Die ersten erneuerten Federn befinden sich rostral vom Ansatz des Flügels an den Brustseiten und in der Flur der Tragfedern. Alle von nun an und schon einige Tage zuvor erneuerten Federn besitzen die Zeichnung

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

des Prachtkleides. In diesem Stadium sind alle alten Steuerfedern schon vermausert; von der neuen (d. h. zum Schlichtkleid gehörigen) Generation können aber 2 oder 3 Paare noch im Wachstum begriffen sein.

Die beiden im Stadium der fast schon wiedererlangten Flugfähigkeit untersuchten Reiherenten (1042, 1040) weichen von den Spießenten auffälligerweise dadurch ab, daß bei ihnen die nachwachsenden Tragfedern noch immer die Zeichnung des Schlichtkleides und noch nicht diejenige des Prachtkleides haben!

3. Wechsel der Axillaren. Genau gleichzeitig mit den Schwungfedern werden nicht nur alle Deckfedern des Flügels (außer den Tertiären), sondern auch die langen Axillaren gewechselt. Diese mausern (im Gegensatz zu allen Körperfedern, auch im Gegensatz zu den Steuerfedern und Tertiären) jährlich nur einmal.

4. Die Mauser des Schulterfittichs erfolgt in der Weise daß zuerst eine Gruppe zu oberst (proximal) gelegener Federn erneuert wird, welche den Schutz der übrigen, später gewechselten übernehmen. Ebenso verhält es sich mit der Mauser der Tertiären, deren Wechsel etwas später einsetzt als beim Schulterfittich.

5. Wechsel der Steuerfedern. Heinroth (1898) hat wohl als erster bei Entenvögeln die alternierende Schwanzmauser festgestellt, ohne indessen Einzelheiten anzugeben. Streich und Swetosarow (1937) schweigen sich über diesen Punkt aus, scheinen aber durch ihr Schema Abb. 2 zum Ausdruck bringen zu wollen, daß zunächst das centrale (1.) Paar und gleichzeitig das 3. Paar gewechselt wird, und daß der Prozeß vom 2. Paar aus über das 4. und 5. Paar regelmäßig nach außen fortschreitet.

Bei der Spießente ist es nach unserem Material nicht so. Stets beginnt hier die Schwanzmauser mit dem mittleren Paar, auf das unmittelbar das zweite folgt. Erst wenn diese beiden ausgewachsen sind, pflegt das 4., 6. und 7. Paar an der Reihe zu sein, danach das 3., 5. und 8. Es können also statt einzelner Federn auch gewisse benachbarte Federpaare bei der Mauser alternieren. Die Reihenfolge des Wechsels wird bei den 3 oder 4 äußeren Paaren (von insgesamt 8) anscheinend oft abgeändert.

Der Beginn der Schwanzmauser fällt zwar annähernd mit dem Beginn der Körpermauser zusammen, aber doch nicht völlig, denn der Körper fängt schon einige Tage zuvor an mehreren Stellen mit dem Federwechsel an. Die Annahme von Jackson-Witherby (1939), die

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

auch von Niethammer (1938) übernommen worden ist, es mauserten die Enten zunächst den Körper und dann erst Schwanz und Flügel, trifft für den Schwanz bei Stock-, Spieß-, Pfeif- und Schnatterente nicht zu.

Infolge des successiven Wechsels der Steuerfedern dehnt sich die Schwanzmauser über einen langen Zeitraum aus; sie pflegt ihr Ende anscheinend erst zu erreichen, wenn der Vogel seine Flugfähigkeit beinahe wiedererlangt hat.

Die Reiherente 1042 läßt die Vermutung aufkommen, daß sich hier an die erste sommerliche Schwanzmauser, bei der die Federn des Prachtkleides abgelegt werden, die zweite, zur Ablage der Schwanzfedern des Schlichtkleides führende, unmittelbar anschließt, ja daß sie sogar mit ihr verschränkt ist. Wir halten es wenigstens für möglich, daß die bei diesem Individuum nachwachsenden centralen Steuerfedern schon zum Prachtkleid gehören.

6. Teilweise Ueberspringung des Schlichtkleides. Die männliche Spießente wechselt bei der Mauser ins Schlichtkleid nicht immer alle Körperfedern. Am Bürzel kann eine mehr oder minder große Anzahl fein schwarz und hellgrau gebänderter Prachtkleidfedern stehen bleiben (manchmal sind es nahezu alle, manchmal nur einige unter den seitlichsten), die wahrscheinlich im Herbst unmittelbar gegen ebenso gefärbte Prachtkleidfedern eingetauscht werden (vgl. hierzu auch Henke 1939, p. 471). Es ist dies die gleiche Körperregion, in welcher bei jungen Erpeln sehr häufig die schlicht gefärbten Jugendkleidfedern bis in den Sommer erhalten bleiben, um dann durch Schlichtkleidfedern ersetzt zu werden.

7. Die Mauser der Weibchen ins Ruhekleid nimmt nach unserem Material den gleichen Verlauf wie bei den Männchen die Mauser ins Schlichtkleid.

Ergebnisse experimenteller Untersuchungen.

Eine genaue Kenntnis des normalen Verlaufs der Entenmauser, wozu die vorstehenden Ausführungen nur in bescheidenem Umfange beizutragen vermögen, kann besonders dann bedeutsam werden, wenn die Frage nach den Faktoren verfolgt wird, welche den Federwechsel und vor allem auch den Färbungswechsel vom Prachtkleid ins Schlichtkleid und vom Schlichtkleid wieder ins Prachtkleid herbeiführen.

Im folgenden Abschnitt seien die bisherigen Ergebnisse experimenteller Arbeit und ihre noch immer nicht einheitlichen Deutungen kurz

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

zusammengestellt. Als Versuchsobjekt diente bisher ausschließlich die Stockente (*Anas platyrhynchos*) und die aus ihr gezüchtete Hausente, vor allem eine Zuchtrasse, die die Färbung der Wildform nahezu unverändert beibehalten hat: die Rouen-Ente.

Wir geben zunächst (mit geringen eigenen Erweiterungen) die Darstellung von Cavazza (1938) wieder, die sich auf langjährige Erfahrungen stützt.

Das Prachtkleid der Stockente gehört zu denjenigen Merkmalen, die dem Soma beider Geschlechter gemeinsam sind. Kastrierte Männchen legen eine ununterbrochene Folge von Prachtkleidern an; das Federkleid kastrierter Weibchen gleicht dem männlichen Prachtkleid und wird nicht wieder gegen ein andersfarbiges Kleid vertauscht. Daraus folgt, daß sowohl die Ausbildung des Gefieders des normalen Weibchens, wie die Ausbildung des Schlichtkleides des Männchens von der Anwesenheit der Keimdrüsen abhängig ist, und daß Färbung und Zeichnung dieser Kleider unter der Einwirkung von Hormonen zustande kommen. Das weibliche Geschlechtshormon übt dauernd einen hemmenden Einfluß aus, durch dessen Dazwischenkunft die Färbung und Zeichnung auf einem Stadium festgehalten wird, das demjenigen des Jugendkleides nahekommt. Beim Männchen liegen die Dinge anders. Zwar sondert auch die männliche Gonade ein Hormon ab, das die Färbungsentwicklung hemmt, aber dieses Hormon kann sich am Gefieder nur zu gewissen Zeiten des Jahres auswirken (bei der Stockente und den meisten übrigen palaearktischen Enten etwa zwischen Juni und August)[1]. Zur Erklärung dieser Tatsache kann man die Annahme machen, daß die Schwelle für die Wirksamkeit des Hormons vorübergehend herabgesetzt ist. Der Beginn dieser Sensibilitätsperiode geht dem Beginn der Mauser ins Schlichtkleid kurz voraus; ihr Ende scheint sie mir, nach meinen Befunden bei der Spießente, kurz nach dem Abwurf der Schwungfedern zu erreichen.

Die Wirksamkeit des Hormons, das die Gefiederfärbung beeinflußt, ist nicht abhängig vom Grad der Aktivität des spermabildenden Gewebes; pflegt doch bei den meisten Enten das Hormon seine Aktion erst dann zu entfalten, wenn die Hoden beginnen, in den Zustand der Ruhe

1) Bei der Eisente (*Clangula hyemalis*) beginnt das Männchen schon im März oder April ins Schlichtkleid zu mausern; es beendet diesen Prozeß erst im Juli oder August, zur Zeit des Schwingenabwurfs. Siehe darüber Lönnberg (1913 b und Sutton (1932). Die Darstellung von Schiöler (1926), der an der Schulter und anderen Stellen drei Gefiedergenerationen glaubt unterscheiden zu können, hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich, verdient aber eine sorgfältige Nachprüfung.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

zurückzukehren [1]), während für die Eisente genau das Umgekehrte zutrifft. Bei kastrierten Stockerpeln genügt nach Cavazza die Anwesenheit eines Hodenregenerats von 8 × 3 mm, um in den üblichen Sommermonaten ein Schlichtkleid entstehen zu lassen.

Entfernt man bei der weiblichen Stockente das Ovar, dann legt sie von der nächsten Mauser ab, infolge Fortfalls der hormonalen Hemmungen, eine ununterbrochene Reihe „neutraler" Prachtkleider an; dies jedoch nur für den Fall, daß sich die rechte Keimdrüse nicht entwickelt. Geschieht das aber (was nach den Erfahrungen von Cavazza sehr häufig der Fall ist), dann mausert die Ente im Sommer (von Juni ab) in ein Kleid von weiblichem Färbungstypus.[2]) In solchem Falle ergab die histologische Untersuchung die Anwesenheit einer kompensatorischen rechten Gonade von echtem Hodencharakter mit mehr oder minder weit fortgeschrittener Spermienbildung. Um ihre volle Wirksamkeit auf das Gefieder des Weibchens zu entfalten, genügte eine rechte Keimdrüse von sehr geringem Volumen (in einem Falle waren es zwei Körperchen von nur 2 × 1 mm). Aus diesen und anderen Befunden ergibt sich nach Cavazza, daß das weibliche Soma empfindlicher auf das Hodenhormon reagiert als das männliche Soma, denn Erpel, die ein gleich kleines Hodenregenerat enthielten, mauserten nicht ins Schlichtkleid.

Cavazza folgert weiterhin aus seinen Versuchsergebnissen, daß, in Hinsicht auf das Gefieder, das Soma des Männchens und dasjenige des Weibchens nicht allein in qualitativ ähnlicher Weise auf den

---

1) Vergl. dazu Heinroth (1911, p. 698) und besonders Seligmann und Shattock (1914). Bei der Stockente haben die Hoden ihre Maximalgröße Ende März bis April. Ende Mai sind sie von Taubeneigröße auf Bohnengröße zurückgegangen. Sie werden bis zum August noch kleiner und sind dann völlig inaktiv. In diesem Zustand verharren sie im September, also während der Zeit, in der der Erpel beginnt, sein Prachtkleid wieder anzulegen; ihr Volumen steigt an Oktober-November; die Spermatogenese setzt erst im Dezember ein, wobei die Hoden zunächst noch relativ klein sind. An Größe nehmen sie vor allem in der zweiten Hälfte Februar und im März stark zu. Dies ist das durchschnittliche Verhalten bei erheblichem Betrag der individuellen Variation.

2) Graf Cavazza hat mir auf briefliche Anfrage (in litt. 23. Febr. 1940) dazu noch folgende wichtige Ergänzung gegeben: „Wenn invertierte Weibchen aus dem neutralen Gefieder (Prachtkleid) ins Sommerkleid mausern, dann erhalten sie ein Kleid von weiblichem Typus, das demjenigen des männlichen Eklipsekleides viel näher steht als dem Normalkleid der intakten Weibchen. Die Färbung des Kopfes (ausgenommen die Wangen) ist dunkler, etwa wie Tabakfarbe, und die Bänderung der Schulterfedern und des Bürzels ist sehr viel ähnlicher derjenigen des männlichen Eklipsekleides."

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

gleichen hormonalen Reiz antworten, sondern daß sie auch in qualitativ ähnlicher Weise auf Sexualhormone reagieren, mögen diese nun vom Ovar oder vom Hoden produziert sein. Die Frage, ob es sich in beiden Fällen um das gleiche Hormon handelt, muß nach Cavazza noch offen bleiben; es sei dabei immer zu bedenken, daß die spezifische Individualität des Organismus kein einfaches chemisches Reagens ist, und daß seine Antwort auf einen Reiz weit mehr bestimmt wird durch seine gesamte genetische Konstitution als durch die Qualität des Reizes. Die periodische Herabsetzung der hormonalen Reizschwelle wird nach Cavazza vielleicht herbeigeführt durch das Zusammenwirken der verschiedenen endokrinen Drüsen und auch durch äußere Faktoren.

V. Tallent (1937) bemühte sich festzustellen, welcher Anteil am Zustandekommen des Schlichtkleides den einzelnen Hormonen zukäme. Auch sie arbeitete mit Stockenten. Die Aufgabe bestand darin, zu untersuchen, ob und in welchem Umfange es gelänge, die Erpel in der Zeit zwischen Oktober und April durch Hormondosen aus der Disposition zur Bildung von Prachtkleidfedern in die Disposition zur Bildung von Schlichtkleidfedern hinüberzuführen. Verfütterung von Schilddrüsensubstanz hatte den einzigen Effekt, daß der Rhythmus der Bänderung an den nachwachsenden Bauchfedern eine Aenderung erfuhr. Im nächsten Versuch wurde eine Suspension von Hypophysen-Vorderlappenhormon in Salzlösung subcutan injiziert. „The growing feathers in all plucked areas showed modifications in pattern and colour. Except in the breast feathers of two drakes, these modifications approximated to the normal eclipse plumage exhibited later by each drake.“ Weiterhin wurde anderen Erpeln auf die gleiche Weise Hypophysen-Hinterlappenhormon injiziert. Das Ergebnis unterschied sich von dem vorigen; es bestand wesentlich in einer Aenderung des Bänderungsrhythmus und der Intensität der Pigmentablagerung.

Daß ein von der Hypophyse periodisch geliefertes Hormon am Zustandekommen des Schlichtkleides wesentlich beteiligt sei, wurde durch folgende Versuche noch wahrscheinlicher gemacht. Benoit (1935, 1938) zeigte an Erpeln in einer Reihe von Versuchen, daß die Hypophyse zu stark vermehrter Ausschüttung des gonadotropen Hormons durch Setzung eines Lichtreizes angeregt werden kann, sowohl dann, wenn er sie unmittelbar trifft, als auch dann, wenn er ihr vom Auge oder von der Orbita her zugeleitet wird. Walton (1937) vermochte die Mauser ins Schlichtkleid bei der Stockente durch zusätzliche Belichtung schon im Februar und März herbeizuführen, und zwar bei beiden Geschlechtern, nach einer Wirkungsdauer von nur 8 Wochen. Der Versuch begann

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

am 15. Dezember. Schon am 16. Mai fingen die Vögel wieder damit an, aus dem Schlichtkleid ins Prachtkleid bezw. aus dem Ruhekleid ins Brutkleid zu mausern (die Kontrollerpel dagegen erst im September).— Nach Swetosarow & Streich (1938) unterbleibt bei dauernd im Finstern gehaltenen Erpeln der Rouen-Ente die Vergrößerung der Testikel. Solche Vögel bilden nach Rupfen dauernd nur Prachtkleidfedern aus; zu einer spontanen Mauser kommt es bei ihnen nicht mehr.

Trotz dieser Ergebnisse ist die Bedeutung, welche man der natürlichen Periodizität der Tageslänge für die Auslösung des Gefiederwechsels und der anderen biologischen, hormonal gesteuerten Funktionen beimessen darf, noch sehr umstritten, und man wird Witschi (1938) gern beipflichten, wenn er aus seinen Versuchen folgert „that basically there exists an intrinsic year cycle of hypophyseal activity, which by external factors, such as light, can be modified but not entirely offset", und wenn er weiterhin unter Hinweis auf die Tatsache, daß die Hypophysentätigkeit durch psychische Reize beeinflußbar ist, vermutet „that the behavioristic factors ordinarily involved in the nesting and mating activities are in some way very essential for the final hypophyseal stimulation" (Riley und Witschi, 1938).

Koch (1939) injicierte je 2 Stockerpel kurz nach dem Anlegen des Schlichtkleides (im Juli) mit einem männlichen Sexualhormon-Präparat (Testosteron, Schering) und Hypophysenvorderlappen-Hormon (Preloban, Schering), und zwar während 20 Tagen. In beiden Gruppen „reagierten die Erpel völlig gleichmäßig, und die regenerierten Federn unterschieden sich an Kopf, Flanken und Bürzel nicht von denen des Ruhekleides. Die nachwachsenden Brustfedern jedoch entsprachen dem Typus des Prachtkleides." Da die beiden Kontrolltiere sich genau so verhielten wie die Versuchstiere, so geht daraus die völlige Wirkungslosigkeit dieser Hormonzufuhr während der Tragdauer des Schlichtkleides hervor. Das „Auffärben" weiblicher Stockenten durch Hormonpräparate gelang nicht. Wie Koch aus solch negativen Ergebnissen den Schluß ziehen konnte, „daß auch bei Stockenten das gonadotrope Hormon des Hypophysenvorderlappens als direkte Ursache des männlichen Prachtkleides zu betrachten ist", ist mir völlig unverständlich geblieben.

Champy (1935) hat außer bei Hühnervögeln auch bei Enten, und zwar bei der als Rouen-Ente bekannten Zuchtrasse der Stockente, viele Versuchsanordnungen getroffen. In Ergänzung der Ergebnisse von Cavazza hat er gefunden, daß es gelingt, kastrierte Erpel durch Injektion schwacher Dosen von Follikulin ins männliche Schlichtkleid, durch starke Dosen ins weibliche Kleid zu treiben (dies anscheinend

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

festgestellt nach Rupfung einzelner Federn.). Auch normale Erpel regenerieren, zufolge CHAMPY, im Winter nach schwachen Follikulin-Dosen vorübergehend Schlichtkleidfedern, während es zu völliger Feminisierung der Feder starker Dosen bedarf. Um beim Kastraten das gleiche Resultat zu erzielen, sind viel größere Hormongaben erforderlich als beim normalen Erpel. Dasselbe Ergebnis liefert die Implantierung von Ovarien: es genügen beim Erpel schon geringe Mengen unreifen Ovars, um sein Gefieder vorübergehend zu feminisieren.

Auf Grund dieser und weiterer Feststellungen hat CHAMPY die Hypothese aufgestellt, daß die Keimdrüse beider Geschlechter das gleiche hemmende Agens, das „Chalon", hervorbringe. Die Produktion dieses Stoffes sei größer im Ovar als im Hoden, größer auch während des Ruhezustandes der Keimdrüsen als während ihrer generativen Periode. Diese Hypothese vermag nach Meinung ihres Urhebers alle in Rede stehenden Erscheinungen auf einfache Weise zu erklären: „S'il y a, comme chez les canards, deux mues, dont l'une à la période où le testicule est mûr où en croissance (mue d'automne), une autre à celle où il est en aspermatogénèse ou en régression de la spermatogénèse, il y aura alternance de plumage de type male et de type femelle". — Daß eine solche Annahme nicht zutreffen kann, läßt sich auch ohne das Experiment leicht zeigen. Der Stockerpel und die Männchen vieler anderer Entenarten beginnen ihr Prachtkleid bereits wieder anzulegen, ehe die Hoden das Stadium ihrer tiefsten Depression verlassen haben (vergl. p. 302 Anm. 1.), diese pflegen dann also noch nicht „en croissance" zu sein. Umgekehrt beginnt der Eiserpel (*Clangula hyemalis*) mit der Mauser ins Schlichtkleid, bevor er am Brutplatz eintrifft (vgl. p. 301 Anm.), also noch bevor die Hoden zur vollsten Aktivität herangereift sind.

CHAMPY ist noch weiter gegangen und hat sogar das Zustandekommen des Jugendkleides der Enten auf die Produktion von „Chalon" zurückgeführt, die beim jungen Vogel größer sei als beim geschlechtsreifen. Die „chalonische" Wirksamkeit des jungen Hodens entspreche derjenigen des reifen Ovars: daher denn auch die Aehnlichkeit des männlichen und weiblichen Jugendkleides mit dem Gefieder des geschlechtsreifen Weibchens. — Um die Richtigkeit dieser Behauptung zu prüfen, hat CAVAZZA (1938) männliche und weibliche Stockenten-Kücken im Alter von 38—40 Tagen, also noch ehe sie befiedert waren, kastriert. Die männlichen Kastraten legten wie die Kontrollen ein normales Jugendkleid an und ersetzten gerupfte Federn durch ebenso gefärbte bis Anfang Oktober; erst dann mauserten sie wie die anderen

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

ins normale Prachtkleid. Der weibliche Kastrat verhielt sich entsprechend. Bei ihm wiederholten die Nachfolgerinnen gerupfter Federn den Jugendkleid-Typus bis Ende Dezember; erst im Januar erschienen statt dessen Federn vom neutralen Typus. Daraus geht seiner Meinung nach einwandfrei hervor, daß die Färbung des Jugendgefieders bei den Enten nicht durch Sexualhormone bestimmt wird; denn wäre die Hypothese von Champy richtig, so hätte bei den Kastraten auf das Dunenkleid unmittelbar (oder wenigstens sehr bald) die Disposition zur Anlage des neutralen Prachtkleides folgen müssen.

Der Flügel der Enten nimmt im Gefieder eine bedeutsame Sonderstellung ein; alle seine Federn werden jährlich nur einmal gemausert, nicht zweimal wie die Körperfedern (mit dem Schwanz). Das führt zu der Frage, ob die Befiederung des Flügels gleich dem übrigen Federkleid unter dem Einfluß von Hormonen stehe, oder ob sie auch in dieser Hinsicht ihre Selbständigkeit bekunde. Mit diesem Problem scheinen sich als erste Caridroit und Régnier (1932) befaßt zu haben.

Die palaearktischen Enten lassen sich für eine solche Betrachtung, wenn auch nur mit einem gewissen Zwang, in 2 Gruppen einteilen. Die erste Gruppe wird gebildet von denjenigen Spezies, bei denen in der Färbung des Flügels nur ein unauffälliger Geschlechtsunterschied besteht (wie groß auch am übrigen Gefieder der Färbungsdimorphismus sein mag, der die Geschlechter außerhalb der sexuellen Ruhezeit kennzeichnet). Hierzu gehören die Stockente (*Anas platyrhynchos*) und die Krickente (*Anas crecca*): der Spiegel (also Armschwingen und große Deckfedern) sind bei beiden Geschlechtern ganz gleich gefärbt; verschieden gefärbt sind nur die mittleren und kleinen Deckfedern (Stockente ♂ einfarbig grau; ♀ braun und fleckig).

Bei der zweiten Gruppe ist der Unterschied der Geschlechter am Flügel viel besser ausgeprägt, vor allem in Hinsicht auf die Färbung der oberen Deckfedern und der zum „Spiegel" zusammenwirkenden Armschwingen[1]). Recht auffällig ist ein solcher Unterschied bei der Eiderente (*Somateria mollissima*), der Pfeifente (*Anas penelope*), der Spießente (*Anas acuta*), der Schellente (*Bucephala clangula*) und den Sägern (*Mergus*)[2]). Hier hat man den Eindruck, daß die Flügel-

1) Dies gilt nur für Individuen, die mehr als 1 Jahr alt sind, nicht aber für solche, die noch ihren Jugendflügel tragen. Die Färbung des Jugendflügels ist auch bei der zweiten Gruppe in beiden Geschlechtern nahezu die gleiche.

2) Gut veranschaulicht bei Witherby, 1939, Tafel 82, und vor allem bei Heinroth, 1928, Tafel CXV und 254 a.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

zeichnung des Männchens zum neutralen Gefieder gehört, die des Weibchens dagegen zu dem durch Ovarialhormone gehemmten weiblichen Gefieder. Wenn dem so ist, dann wird das kastrierte Weibchen dieser Arten einen Flügel vom männlichen Typus anlegen. Hier wird künftig das Experiment einzusetzen haben. Ihm ist bisher nur ein Vertreter der ersten Gruppe unterzogen worden.

Caridroit und Régnier verfolgten nämlich umgekehrt die Frage, wie es kommt, daß sich die hormonale Hemmung am Flügel der weiblichen Stockente in so geringer Weise auswirkt. Sie rupften daher solchen Vögeln in den Monaten März bis Mai, also während der Periode hoher Aktivität des Eierstockes, einzelne Armschwingen aus und erhielten danach Federn, die sich stark von den normalen unterschieden. Der Spiegel und der weiße Streifen am distalen Ende der Feder war verschwunden; sie waren braun, und die Federfahne hatte eine symmetrische Form mit abgerundetem distalen Ende. (Kontrollrupfungen, beim Männchen ausgeführt, ergaben keinerlei Veränderungen im Typus der Armschwingen). Solche Veränderungen entstanden aber nur in einer bestimmten Periode; nach der Mauser ins Ruhekleid bis Oktober entwickelten sich normale Federn vom neutralen Typus; von Oktober bis Januar zunehmend gemischte Färbung und Form; von Januar bis zum Beginn der Mauser ins Brutkleid Federn vom weiblichen Typus. Die Verfasser zogen schließlich auch Armschwingen einige Zeit vor dem normalen Abwurf aus; sie waren schon 40 mm lang, als die Flügelmauser erfolgte, und wurden daher in diesen Vorgang nicht mit einbezogen. Ihr bereits gebildetes distales Ende war „weibchenfarbig", das ganze später nachwachsende basale Ende dagegen „männchenfarbig" mit blauem Spiegel; beide Zonen trennte eine scharfe transversale Scheidelinie.

Swetosarow und Streich (1937) folgern aus diesem (von ihnen mit Erfolg wiederholten) Versuch, daß die Federpapillen des Flügels bei der weiblichen Stockente eine höhere Reizschwelle für die Einwirkung des Ovarialhormons haben als die Federpapillen des Körpers. Es könne dieses Hormon die Keime der Flügelfeder nur während der höchsten Aktivität des Eierstockes beeinflussen, und da zu dieser Zeit normalerweise keine Flügelmauser stattfindet, so unterbleibe die Realisierung dieser Möglichkeit. Es bedürfe der vorzeitigen Rupfung, um sie in Erscheinung treten zu lassen. Sollte diese Deutung zutreffen, dann würde daraus zu folgern sein, daß die Wirkungsschwelle für das Ovarialhormon bei den Arten unserer zweiten Gruppe am Flügel tiefer liegt als bei der Stockente (und den anderen Mitgliedern ihrer Gruppe).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

In beiden Gruppen aber würde dann der männliche Flügel zum neutralen oder Prachtgefieder gehören.

Genetische Geschlechtsmerkmale.

Die Darstellungen der Experimentalphysiologen können die Ansicht aufkommen lassen, daß die geschlechtlichen Unterschiede im Federkleid der Enten samt und sonders hormonal verursacht seien, und daß es daher dem Physiologen gelingen könne, ein genetisches Weibchen restlos in das Kleid des Männchens und ein genetisches Männchen restlos in das Kleid des Weibchens überzuführen Diese Meinung ist noch nicht hinreichend begründet.

Weder Cavazza noch Champy und ihre Vorgänger setzen sich mit der Tatsache auseinander, daß die Geschlechter der Stockente, und wohl aller Schwimm- und Tauchenten, im Jugendkleide nicht ganz gleich gefärbt sind. Geschlechtsunterschiede des Jugendkleides hat, nach J. F. Naumann (1842), besonders Schiöler (1925, 1926) sorgfältig beschrieben und teilweise auch abgebildet, z. B. für die Stockente, wo ein solcher Dimorphismus am Flügel deutlich und konstant ist (Fortsetzung der hinteren weißen Einfassung des Flügelspiegels proximalwärts über den Bereich des Spiegels hinaus nur beim Weibchen: p. 306 Textfigur 101). Besonders auffällig ist der Unterschied bei der Spießente, wo nicht nur der Flügelspiegel (Glanz, Einfassung) das Geschlecht des jungen Vogels erkennen läßt, sondern auch der Umstand, daß, nach Schiöler, die Federn zwischen den Schultern in der Regel beim Männchen mehr quergestreift sind und die für das junge Weibchen charakteristischen hufeisenförmigen Zeichnungen bei ihm nicht so häufig vorkommen. Heinroth (1928 p. 204) drückt das Gleiche mit folgenden Worten aus: „Man kann die Geschlechter schon von weitem dadurch unterscheiden, daß die Schwestern oberseits mehr lerchenfarbig gestreift sind, die Brüder aber eine Andeutung von Querbändrung zeigen“ (l. c. Tafel CXI).

Diese Beispiele können leicht vermehrt werden. Sie lassen, bevor die experimentelle Analyse erfolgt ist, zwei Deutungen zu: *Entweder* ist das Jugendkleid, ebenso wie das Prachtkleid, an sich neutral, d. h. in seiner Färbung genetisch bedingt, und ein Geschlechtshormon bereits am Jugendkleid des Weibchens wirksam, wenn auch in ganz geringem Grade; dann müßte es schon im Alter von knapp 40 Tagen in Aktion treten. *Oder* die Entwicklung der Färbung des Jugendkleides entsteht, wie Cavazza bewiesen zu haben glaubt, ganz ohne Mitwirkung von Geschlechtshormonen; dann würde daraus die Existenz eines geschlechts-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

gebundenen somatischen Faktors hervorgehen, der beim Zustandekommen der Gefiederfärbung mitwirkt. Hier wird die Hauttransplantation, nach dem Vorbild von DANFORTH und seiner Schule vorgenommen, weiterführen können, und es ist leicht möglich, daß man dann einige Ueberraschungen erleben wird, die zu einer leichten Modifizierung der bisherigen Ansichten zwingen werden, wenn auch die Paripotentialität der Haut bei Erpel und Ente im wesentlichen schon als bewiesen gelten kann.

Als streng geschlechtsgebundene, von den Hormonen der Keimdrüsen völlig unabhängige körperliche Merkmale („somatosexuelle oder genetisch-sexuelle Merkmale") sind bei der Stockente bisher im Experiment nur festgestellt worden (nach CAVAZZA 1938 u. A.):

1. die absolute Körpergröße und die relativen Proportionen der einzelnen Teile des Körpers, besonders der Knochen.
2. die Knochentrommel (bulla ossea) an der Syrinx des Männchens.
3. die Gestalt des Schnabels.
4. die Färbung des Schnabels, sowohl beim Männchen wie beim Weibchen (gelbgrün beim ♂ ad., orangegelb mit schwarzen Flecken beim ♀ ad.) [1]).

Alle diese Geschlechtsmerkmale stellen sich in unveränderter Weise auch dann ein, wenn die Tiere jung kastriert worden sind. CAVAZZA hält es für möglich, daß nicht die Keimdrüsen, sondern andere inkretorische Drüsen auf sie einen Einfluß haben, und daß diese bei den beiden Geschlechtern verschiedene Eigenschaften besitzen.

Die individuelle Variation.

Wer jemals eine größere Anzahl von Enten in gleichem Gefiederzustand mit einander verglichen hat, wird mit der Tatsache vertraut sein, daß der Betrag der individuellen Variation erheblich sein kann. Das gilt nicht für alle Arten und nicht für alle Kleider in gleichem Maße. Variabel ist vor allem das Schlichtkleid des Männchens jener Anatiden, die ein kompliziert gezeichnetes Prachtkleid haben, wie Pfeifente und Spießente, und das erste Prachtkleid, falls es sich vom endgültigen Prachtkleid deutlich unterscheidet; nicht so groß ist die Variabilität in den anderen Kleidern.

Wenn man davon ausgeht, daß Jugendkleid und Prachtkleid die beiden einzigen genetisch bedingten Fixpunkte der Gefiederentwicklung sind und ihre Zwischenstufen nur durch Hormonwirkung realisiert werden können, dann vermag man zwar die meisten Variationen befriedigend

1) Bei der Brautente (*Aix sponsa*) scheint noch die Färbung von Iris und Augenlid hinzuzukommen (FINN 1916).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

zu erklären, aber doch nicht alle. Im Experiment läßt sich zeigen, daß die Hormone alle diejenigen intermediären Federtypen hervorbringen können, welche uns in der Natur bei normalen Tieren begegnen, und obendrein noch viele andere. Man kann durch abgestufte Dosierung des hemmenden Hormons (unvollständige Abtragung des Eierstockes, Injektion steigender Dosen von Follikulin beim kastrierten Alttiere usw.) mannigfaltige Gefiederfärbungen erzwingen, das erzielte Vielerlei zu einer fortlaufenden Reihe anordnen und mit ihr die natürliche Lücke zwischen Prachtkleid und Schlichtkleid oder Ruhekleid nahezu vollständig ausfüllen (Champy 1935 u. A.).

Diese Feststellung genügt aber noch nicht, um die Tatsache zu erklären, daß sich die Färbung des Prachtkleides und des Schlichtkleides einiger, vielleicht sogar der meisten, Entenarten mit zunehmendem Lebensalter verändert. Aufgefallen ist mir das zuerst bei der Spießente. Ihr Schlichtkleid ist recht variabel, besonders in Hinsicht auf die Zeichnung der Rückenfedern, die (wie schon von Schiöler 1925 erwähnt und von Witherby 1939 genau beschrieben) meist mit zwei oder drei schmalen blaß crèmefarbenen Binden auf schwärzlich-braunem Grunde versehen (mithin weibchenähnlich), zuweilen jedoch mit vielen dichtstehenden weißen Zickzackbinden besetzt sind, die teilweise zu weißen Punktreihen aufgelöst erscheinen, also ein echtes „Rieselmuster" ergeben. Im zweiten Falle sind die Federn des Schlichtkleides ihren Entsprechungen im Prachtkleide sehr ähnlich. Witherby bemerkt hierzu: „Every intermediate phase occurs between these two types". Auf die Vermutung, daß diese Variabilität keine eigentlich individuelle sei, sondern Altersunterschiede zum Ausdruck bringe, brachte mich zunächst ein Balg des Berliner Zool. Museums. Dieser Erpel, der im Zool. Garten Berlin ein Alter von 9 Jahren erreicht hatte, trägt ein Schlichtkleid, das auf dem Rücken nahezu wie das Prachtkleid aussieht, nur etwas gröber „gerieselt" ist. Die langen Axillaren sind bei ihm mit Ausnahme des Schaftes und seiner nächsten Umgebung nahezu rein weiß. Keines unserer Männchen aus Sikkim kommt diesem Typ nahe; auch sind ihre langen Axillaren noch ebenso stark mit dunklem Pigment marmoriert wie bei jungen Männchen vor der ersten Schwingenmauser, obwohl sie mir mit einer Ausnahme sämtlich älter als zwei Jahre zu sein scheinen.

Es war zunächst Herr Dr. Heinroth, der mich (mündlich) in meiner Deutung dieser „individuellen" Unterschiede bestärkte; denn seine Erfahrungen bei der Haltung und jahrelangen Beobachtung von Spießenten wiesen in die gleiche Richtung (Heinroth 1928 p. 204).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Bald danach schrieb mir Herr Dr. Konrad Lorenz zu dieser Frage: „Es gibt beim Sommerkleid-Erpel von *Anas acuta* alle nur denkbaren Uebergänge von 'fast weibchenfarbig' (d. h. starkes Ueberwiegen der Längs- über die Querstreifung des Kleingefieders) bis zu so fein gestreiften Federn, daß man fast von Wässerung zu sprechen versucht ist. Das haben vor allem sehr alte Erpel, die sich offenbar in ihrer gesamten Hormonlage am weitesten vom Jugend- und Weibchenkleid entfernt haben. Bei solch alten Tieren sieht man dann auch oft schattenhaft angedeutet die dunkle Gesichtsmaske auch im Sommerkleid. Aber auch die Weibchen werden im Laufe ihres Lebens immer quergestreifter; meine älteste, freifliegende, ei-aufgezogene Ente sieht fast wie ein Sommerkleid-Erpel aus (bis auf den Flügel natürlich), so stark quergestreift ist sie." Ein so gezeichnetes Weibchen hat Schiöler (1925) auf Seite 291 beschrieben und auf Tafel LX abgebildet.

Wie ist es zu verstehen, daß ein unter Hormonwirkung gebildetes Gefieder sich mit zunehmendem Alter des Vogels verändert, und zwar in der Richtung auf das Prachtkleid, also auf das neutrale Kleid? Mir scheint, daß uns die Variabilität des Prachtkleides die Antwort darauf gibt. Auch der Typus des Prachtkleides der Erpel ist in seiner Zeichnungsweise nicht unverrückbar festgelegt, sondern er ändert ab, wenn auch nur in engen Grenzen. Bei solchen Arten, in deren Gefieder Federn mit Rieselmuster vorkommen (wie Krick-, Stock-, Schnatter-, Pfeif-, Spieß-, Tafel-, Berg-Ente) gibt es gröber und feiner gerieselte Erpel, und man kennt Anzeichen dafür, daß die Rieselung mit zunehmendem Alter feiner wird (Schiöler 1925, 1926). Das Entsprechende gilt für die Länge von Schmuckfedern (z. B. für die Schulterfedern des Krickerpels, Schiöler 1925, p. 278).[1])

Bei allen bisher angeführten Entenarten ist die Ontogenese der Gefiederentwicklung auf einen kurzen Zeitraum zusammengedrängt. Schon im ersten Lebenswinter, also im Alter von 6—7 Monaten, sehen die Erpel (fast) so aus wie diejenigen ihrer Geschlechtsgenossen, die um ein oder mehr Jahre älter sind, und schon im anschließenden Frühjahr pflanzen sie sich fort. Das trifft auf alle Angehörigen der großen Sammelgattungen *Anas* und *Nyroca* zu. Es gibt aber auch Anatiden,

1) Das möge nicht so verstanden werden, als sei die Feinheit der Rieselung, die relative Länge von Schmuckfedern usw. ein sicherer Gradmesser für das Lebensalter. Es gibt nämlich neben der Altersvariation noch eine rein individuelle Variation, die sich mit jener überschneidet. Mit anderen Worten: manche Erpel erreichen etwas rascher als die anderen das höhere Entwicklungsstadium des somatischen Arttypus (vgl. z. B. die Eidererpel von Heinroth 1933, p. 69).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

deren Gefiederentwicklung einen längeren Zeitraum erfordert, und diese sind es, die uns hier besonders interessieren. Die Eisente, die Schellente und die Säger brauchen ein ganzes Jahr mehr als die *Anas*-Arten, um in volle Pracht zu kommen. Aus dem Jugendkleid mausern die Erpel in ein erstes Prachtkleid, das bei Schellente und Mittelsäger sehr variabel ist. Es sieht am Körper aus wie eine der Zwischenstufen zwischen dem Prachtkleid des alten Erpels und dessen Schlichtkleid, also etwa so, wie ein durch Follikulin-Injektion gehemmter alter Erpel aussehen könnte (Heinroth 1933, Tafel XXV, zu vergleichen mit Schiöler 1926, Tafel LXXXIV!). Der Eidererpel (*Somateria mollissima*) ist sogar nach der Darstellung von Schiöler (1926) schon fast 2 $^1/_2$ Jahre alt, wenn er sich zum ersten Male völlig ausfärbt. Sein sehr variables zweites Prachtkleid, das im Alter von etwa 16 Monaten angelegt und erst im Alter von 24 Monaten gegen das zweite Schlichtkleid vertauscht wird, ist zwar schon ein wesentlicher Fortschritt gegenüber dem ersten Prachtkleid, kann sich aber noch sehr deutlich durch breite schwärzliche Spitzen der später ganz weißen, sichelförmigen Tertiären und durch schwärzliche Säume an den weißen Rücken- und Nackenfedern sowie durch weniger kräftige Färbung aller pigmentierten Bezirke von ihm unterscheiden (Schiöler 1926, Tafeln LIII und LIV). Erst im dritten Prachtkleid, also mit etwa 28 Monaten, steht der Erpel für gewöhnlich in voller Schönheit, aber das darauf folgende vierte Prachtkleid ist nach Schiöler (p. 194) noch schöner. Nach den Erfahrungen von Heinroth (1933, p. 69) ist es allerdings nicht sicher, ob solche Zerlegung der Balgserien in Altersstufen immer zutrifft. Bei ihm mauserte einer von 3 gleichzeitig aus dem Ei aufgezogenen Eidererpeln schon im zweiten Lebensjahr ins volle Prachtkleid, mit ganz weißen Tertiären. [1]) „Bei einem anderen waren die verlängerten Ellbogenfedern noch nicht so weiß und bei dem dritten recht dunkel. Auch der weiße Längsstrich, der über den Oberkopf zieht, wies noch dunkle Flecken auf. Der Unterschied in der Reinheit des Weiß der Ellbogenfedern ist auch im dritten Prachtkleid so geblieben!“

Es bestehen nun lehrreiche Beziehungen zwischen der Entwicklungsgeschwindigkeit von Prachtkleid und Geschlechtsreife. Die Geschlechtsreife wird von den Erpeln nicht eher erreicht, als bis sie voll aus-

1) Unter Gefangenschaftsbedingungen aufgezogene Anatiden reifen vielleicht rascher als freilebende. Auch Heinroths Mittelsäger legte ein ungewöhnlich weit fortgeschrittenes I. Prachtkleid an! Entsprechende Feststellungen hat man bei Rehböcken gemacht, die vom Menschen aufgezogen wurden (abnorm rasche Entwicklung des Gehörnes).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

gefärbt sind;[1]) bis dahin verharren die Hoden im Zustande völliger (oder nahezu völliger?) Ruhe (Aspermatogenese). Damit ist also gesagt, daß die Erpel von *Anas* und *Nyroca* etwa 10, von Eisente, Trauerente, Schellente, Säger etwa 22, von *Somateria* 22, wenn nicht gar 34 Monate alt sind, ehe sie sich zum ersten Male fortpflanzen, was ihrem 1., 2., 3. Lebensfrühjahr entspricht.[2]) Das könnte auf die Vermutung bringen, daß das Tempo der Gefiederentwicklung von der männlichen Keimdrüse aus geregelt wird. Dies wäre aber ganz gewiß ein Trugschluß, denn das Prachtkleid entwickelt sich einige Monate *vor* dem Einsetzen der Spermatogenese (oben p. 301). Das ist ein biologisches Erfordernis; das Prachtkleid ist ja mit dazu da, seinen Träger als voll geschlechtsreif auszuweisen, und das hat zu geschehen, ehe die wirksamen Kopulationen beginnen. Beide Organe, sowohl das federbildende Hautgewebe wie die Keimdrüsen, reifen zwar mit fast gleicher Geschwindigkeit, aber sie sind dabei nicht unmittelbar an einander gekoppelt, sondern verhalten sich lediglich wie Teile des gleichen Organismus, der im ganzen mit erblich geregelter Geschwindigkeit reift.[3])

So sehr auch die intermediären Prachtkleider unreifer Erpel (von Schellente, Säger, Eiderente usw). einem hormonal gehemmten Prachtkleid dieser Arten ähneln mögen, so kommen sie doch aller Wahrscheinlichkeit nach genau wie das definitive Prachtkleid ohne irgendwelche hormonale Einwirkung zustande; ich deute sie als ein Zwischenstadium der Reifung des peripheren Gewebes, das bei einer Mauser dann manifest wird, wenn der gesamte Organismus mehr als 6—9 Monate zu seiner Reifung beansprucht, während dieses Zwischenstadium

---

1) Der Pfeiferpel (*Anas penelope*) und der Schnattererpel (*Anas strepera*) machen insofern eine Ausnahme, als sie schon geschlechtsreif sind, wenn sie noch ihren verräterischen Jugendflügel tragen, den sie freilich im Schwimmen unter ihren Tragfedern verbergen können.

2) Zwei von Heinroths drei Eidererpeln, und zwar gerade die noch nicht gänzlich ausgefärbten, pflanzten sich in Gefangenschaft schon in ihrem 2. Lebensfrühjahr fort (Heinroth 1933 p. 71). — Die Weibchen schließen sich, soweit wir unterrichtet sind, bei allen Entenarten dem Entwicklungstempo der Männchen an.

3) Ob eine unmittelbare Einwirkung spezifischer Hodenhormone auf die äußere Erscheinung bei Anatiden vorkommt, wissen wir noch nicht; wenn das der Fall sein sollte, dann wird sie sich lediglich in vorübergehender Umfärbung unbedeckter Bezirke (Fuß, Schnabel, nackte Kopfhaut, Iris und dergl.) auswirken. Eine andere Möglichkeit, den momentanen Reifungsgrad der Keimdrüsen durch Farbeffekte zu signalisieren, gibt es bei Vögeln gewöhnlich nicht, weil sie mit Federn bedeckt sind und solche Signale nicht hinterdreinhinken dürfen. Das Gefieder reagiert daher zur Brutzeit in keiner Weise allein auf Hodenhormone (außer bei *Larus ridibundus* und *Philomachus*?)

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

bei den sich rasch entwickelnden Arten schon vor der ersten Mauser, der aus dem Jugendkleid ins Prachtkleid, durchlaufen worden ist und nur nach vorzeitiger Federrupfung sichtbar werden würde.

Wir haben also gesehen, daß der Reifungsprozeß des federbildenden Gewebes mit der erstmaligen Erreichung des Prachtkleidstadiums seinen Abschluß noch nicht gefunden hat, sondern sich auch weiterhin fortsetzt, wenn auch fortab sehr langsam und bei den meisten Arten so unauffällig, daß eine über Jahre ausgedehnte Prüfung des gleichen Vogels zu seinem Nachweis erforderlich ist. Kürzer ausgedrückt: Das neutrale Gefieder behält die Tendenz bei, mit dem Alter immer „prächtiger" zu werden, was schon J. F. Naumann (1842) wußte, was aber seither vielfach bezweifelt worden ist.

Wenn nun das periphere Gewebe unter die Einwirkung eines Hemmungshormons gerät, dann wird die Reaktion vom Reifungsgrad des Gewebes beeinflußt werden. Mit zunehmendem Lebensalter wird bei gleichbleibender Hormonlage eine Verschiebung des Federtypus eintreten, und diese Verschiebung kann nur nach der oberen Stufe des Arttypus hin gerichtet sein. So erkläre ich mir die Erscheinung, daß das Schlichtkleid und das weibliche Gefieder dem männlichen Prachtkleid umso näher rücken, je älter der Vogel wird. Die Hormonlage bleibt dabei konstant; variabel (und zwar gerichtet-variabel) ist die somatische Grundlage, die auf die Hormone anspricht.[1])

Die Beziehungen zwischen Kleiderwechsel und Oekologie.

Die Mauser der Erpel ins Schlichtkleid ist, wie wir gesehen haben, kein Prozeß, der sich zwangsläufig aus einem bestimmten Regressionszustand der Hoden ergibt. Ihr Zeitpunkt ist überhaupt nicht mit einem der Entwicklungsstadien der Keimdrüsen unmittelbar korreliert; er wird vielmehr von einem anderen Zentrum aus bestimmt, wahrscheinlich von der Hypophyse aus. Einen Anteil am Zustandekommen der typischen Färbung des Schlichtkleides haben die Keimdrüsen nur insofern, als ihre Anwesenheit (und damit die Anwesenheit eines von ihnen produzierten Hormons) hierfür unerläßlich ist; denn wenn sie *gänzlich* fehlen, bleibt ein vermutlich in anderen Teilen des endokrinen Systems bereitetes Hormon unwirksam, das die Ausfärbung ins Prachtkleid hemmt. Dieses Hormon tritt am Körpergefieder des Weibchens

1) Aus dem umgekehrten Verhältnis (verschiedene Hormonlage bei gleicher somatischer Grundlage) dürfte sich die individuelle Variation im engsten Sinne, also die zwischen gleichaltrigen Stücken in den „Hormonkleidern" zu beobachtende Färbungsverschiedenheit, wenigstens teilweise erklären lassen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

das ganze Jahr über, freilich mit jahreszeitlichen Schwankungen seiner Wirksamkeit, beim Männchen dagegen nur während einiger Monate (meist der Sommermonate Juni bis August) in Aktion.

Eine bezeichnende Eigenschaft des Schlichtkleides ist seine Aehnlichkeit mit dem Gefieder des Weibchens und damit auch dem Jugendkleid, was die Vermutung aufkommen läßt, es repräsentiere das Schlichtkleid eine Tracht, die der Erpel auf einem früheren Stadium der Stammesgeschichte ohne Hormonwirkung das ganze Jahr über getragen hat. Es sei darum zunächst erörtert, welcher biologische Anlaß dazu bestanden haben mag, daß es überhaupt bei den holarktischen Anatiden zu einem Wechsel zwischen einem auffälligen und einem weniger auffälligen Kleid gekommen ist, und welcher Vorteil mit diesem Wechsel verbunden sein könnte. Er muß so bedeutend sein, daß er den Vorteil, ständig in eine unauffällige, also in eine Schutztracht gehüllt zu sein, überwiegt.

Wahrscheinlich darf man die auffälligen Farbmerkmale des Prachtkleides in ihrer Eigenschaft als Bedeutungsträger dem Imponiergehaben gleichsetzen, das bei allen, auch bei den das ganze Jahr hindurch schlichtgefärbten Entenarten zur Zeit der Paarbildung stark differenziert ist Die Farbsignale entstanden als Imponierzeichen, die durch Instinkthandlungen wirksam hervorgehoben werden (K. Lorenz). Sie werden durch Mauser dann wieder zurückgezogen, wenn das zu ihnen gehörige Imponiergehaben infolge psychischer Umstellung wieder abklingt, und erscheinen abermals kurz vor dem Aufleben der damit korrelierten Handlungen. Unter diesem Gesichtspunkt betrachtet stehen die Entenarten, welche zwischen Pracht- und Schlichtkleid wechseln (wie *Anas platyrhynchos*), auf einer höheren Stufe der phylogenetischen Folge als diejenigen, die ein unscheinbares Jahreskleid tragen (wie *Anas rubripes*). An dem fortschreitenden Differenzierungsprozeß nahm das Soma des Weibchens zwangsläufig teil. Da dieser Prozeß aber nur für das Männchen von Vorteil, für das bei der Werbung äußerlich indifferente Weibchen aber während der Ausübung seiner Brutpflege von Nachteil war, wurde die sichtbare Auswirkung des Fortschritts bei den Weibchen durch Hormonwirkung gehemmt oder ganz unterbunden.[1])

Von dieser primären, „epigamischen" (Huxley) Funktion des Prachtkleides, derjenigen also, die Zusammenführung der Geschlechter

1) Es gibt davon mindestens eine Ausnahme: Bei der Chilenischen Pfeifente (*Anas sibilatrix*) sind beide Geschlechter in gleicher Weise so bunt gefärbt, daß man ihre Tracht als Prachtkleid bezeichnen könnte. Hier beteiligt sich — unter den Schwimmenten ein ganz einzigartiges Verhalten — auch das Männchen an der Führung der Jungen (Heinroth 1911, p. 683).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

zu erleichtern, hat sich eine andere abgezweigt; die lebhafte Färbung so geschmückter Erpel ist nämlich sekundär in die Kategorie der „sozialparasematischen" Merkmale gerückt und erfüllt nun auch die Aufgabe, die Artfeinde während der Fortpflanzungsperiode auf das Männchen und fort vom Weibchen zu lenken, das den biologisch wertvolleren Teil verkörpert, da auf ihm alle Fürsorge für Brut und Junge ruht (Huxley, J. f. Orn. 1939, p. 252). Mit dieser Theorie steht das Verhalten von Erpeln mancher Anatiden bei Annäherung von Nestfeinden in gutem Einklang (L. Schuster, Beitr. Fortpfl. Biol. 1928 p. 103).

Die Einschaltung des Schlichtkleides in die Gefiederfolge bedeutet also unserer Ansicht nach primär nur ein Zurückweichen der Färbung auf einen phyletisch ursprünglicheren Zustand, ein Zurückweichen, das wie beim Weibchen durch Hormone erzwungen wird. Die Hormone vermögen dabei nichts grundsätzlich Neues zu schaffen, sondern sie wirken im wesentlichen in den erprobten Bahnen des ontogenetischen und damit auch des phylogenetischen Aufstiegs, im Spielraum zwischen Jugendkleid und Prachtkleid. Auch diese vorübergehende Umkehr der Entwicklung hat gewiß, da sie mit einem Aufwand an Wirkstoffen zustandegebracht wird, in der Regel eine wichtige biologische Aufgabe zu erfüllen; die Termine, zu denen das Schlichtkleid angelegt und wieder abgelegt wird, werden ausschließlich vom biologischen Vorteil bestimmt.[1]) Dort, wo sich die Geschlechter durch die Färbung stark unterscheiden, hat es die Funktion, den während der übrigen Monate des Jahres auffällig gefärbten Erpel für kurze Zeit weniger auffällig zu machen, und zwar für die Dauer seiner Flugunfähigkeit.[2]) Aus diesem Grunde wird das Schlichtkleid ziemlich rasch, nämlich in der Regel binnen 3—5 Wochen, unter Einbeziehung sämtlicher Körperfedern angelegt (außer etwa den Bürzelfedern, die ja ohnehin meist verdeckt sind). Im allgemeinen sind die Federn, die es zusammensetzen, weniger kompakt gebaut als die des Prachtkleides, weil es sich angesichts ihrer kurzen Tragdauer nicht verlohnt, viel Material darauf zu verwenden (Stone 1900, Sutton 1932). Sobald die Fertigstellung des Schlichtkleides (praktisch) zum Abschluß gelangt ist, und nicht vorher, werden alle Flügelfedern gleichzeitig abgeworfen (vgl. auch Stone 1900). Von diesem Augenblick an, oder doch sehr bald danach, erfährt der Organismus eine physiologische Umstimmung von der Art, daß alle fortab wachsenden

1) Vgl. hierzu auch die gut durchdachten Ausführungen von Sutton (1932) zur Erklärung der ins Frühjahr vorverlegten Mauser des Eiserpels.

2) Bei der Eisente (*Clangula hyemalis*) wird ihm seine „kryptische" Aufgabe schon zu Beginn der Brutzeit zugewiesen (Sutton 1932).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Federn nicht mehr von hemmendem Hormon beeinflußt werden. Gleichzeitig wirkt ein neuer Mauserreiz nach und nach auf die Papillen sämtlicher Körperfedern, mit dem Ergebnis, daß der wieder flugfähige Erpel erneut sein Prachtkleid anlegt, für dessen Fertigstellung er sich im allgemeinen mehr Zeit läßt, als für das Schlichtkleid.[1]) Eine lange Gefiederruhe wird jedoch nicht eingeschaltet, weil schon im Spätherbst oder Winter die zur Verlobung führende Balz einsetzen muß.[2]) Trotzdem kann der Wechsel des gesamten Gefieders über einen Zeitraum mehrerer Monate verteilt werden und erst im Januar ganz zu Ende sein, dies namentlich bei solchen Arten, die, sobald sie wieder fliegen können, noch eine weite Wanderung ausführen, wie Spieß-, Pfeif-, Knäck- und Löffelente.

1) Der Ausfall der alten Feder, der von der Bildung ihrer Nachfolgerin veranlaßt zu sein scheint, pflegt erst dann zu erfolgen, wenn der hormonale Reiz so abgestimmt ist, daß fortab eine *reine* Schlichtkleidfeder bezw. *reine* Prachtkleidfeder entsteht. Die Disposition zur Bildung von Federn des künftig anzulegenden Kleides ist schon einige Zeit (etwa 2—4 Wochen) vor dem Beginn der Mauser vorhanden, wie Rupfversuche bei der Stockente gezeigt haben, die schon Ende April Schlichtkleidfedern auslösten (Swetosarow & Streich 1938; Henke 1939, p. 474). Obwohl, wie wir oben (p. 297) gesehen haben, die einzelnen Federfluren nicht durchweg zur gleichen Zeit mit der Mauser beginnen, vielmehr dieser Vorgang in gewissen Pterylen früher als in anderen einsetzt, halte ich es dennoch für unwahrscheinlich, daß die Reizschwelle zur gleichen Zeit eine regional verschiedene Lage einnimmt (Ausnahme: der Flügel relativ zum Körper). Sobald also an der Brust reine Schlichtkleidfedern sprießen, würde auch die Bürzelhaut, wenn sie durch vorzeitiges Ausrupfen von Federn dazu angeregt würde, Schlichtkleidfedern von ortsgemäßer Musterung und Färbung liefern. Freilich ist diese Annahme bisher durch planmäßige Versuche noch nicht gesichert.

Koch (1939) stellte allerdings bei seinen Rupfversuchen fest, daß das Brustgefieder des Stockerpels früher die Prachtkleidfärbung annimmt als das übrige Körpergefieder (sowohl bei der Mauser aus dem Jugendkleid wie bei der Mauser aus dem Schlichtkleid). Wenn sich das bestätigen sollte, dann wäre daraus zu folgern: 1.) daß das Gewebe im Bereich der Brustfedern früher reift als das übrige Hautgewebe (Jugendmauser); 2.) daß die Schwelle für die Hormonwirkung im Bereich der Brustfedern gegen Ende der Schlichtkleidmauser höher liegt als sonstwo. Nach der wunderlichen Meinung von Koch aber spricht das Ergebnis dafür, daß das Prachtkleid der Enten hormonal verursacht sei, „denn würde man das Hochzeitskleid als ein somatisch neutrales Merkmal betrachten, dann wäre die Fähigkeit einer für einzelne Körperpartien zeitlich unterschiedlichen Ausbildung dieses Prachtkleides nicht recht einzusehen" (!)

Wenn man Federn vor der Zeit, nämlich während der physiologischen Umstellung des Organismus, rupft, dann erzielt man „Umschlagfedern", d. h. solche Federn, die zwischen dem Typus der Schlichtkleidfeder und der Prachtkleidfeder vermitteln (Kuhn 1930, Henke 1939).

2) Ausnahme: *Oxyura jamaicensis* (s. p. 318, Anm. 1).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Wichtig erscheint es mir, als eines der Ergebnisse dieser Betrachtungen hervorzuheben, daß der Flügel bei den Erpeln der bisher behandelten Arten zum Prachtkleid gehört und sein Federwechsel nicht etwa das Ende der Mauser ins Schlichtkleid, sondern den Beginn der Mauser ins Prachtkleid anzeigt.[1])

Bei extremem Saisondimorphismus kann an einer kryptischen Funktion des Schlichtkleides nicht gezweifelt werden. Es gibt aber auch Beipiele für einen nur geringfügigen Unterschied zwischen Prachtkleid und Schlichtkleid. In solchem Falle der Erscheinung des Kleiderwechsels die gleiche funktionelle Deutung aufzwingen zu wollen, wäre abwegig. Wenn man diese Beispiele sammelt (*Casarca ferruginea*, *Tadorna tadorna*, *Nettapus coromandelianus*, *Nyroca nyroca*, *Nyroca baeri* usw.), dann erhält man eine Vereinigung von Arten, die auch noch in einer anderen Hinsicht mit einander übereinstimmen: nicht nur der Saisondimorphismus ist bei ihnen sehr schwach ausgeprägt, sondern zugleich auch der Alters- und der Geschlechtsdimorphismus, mit anderen Worten: der Abstand zwischen Jugendkleid und Prachtkleid ist bei ihnen sehr gering. So haben die Hormone nur einen ganz schmalen Spielraum: der Ersatz eines schwarzen Zügels durch einen rostbraunen bei *Nyroca baeri*, schwärzliche Wellung des im Prachtkleid rein weißen Mantels bei *Tadorna*, Weglassen eines schwarzen Ringes um die Hals-

1) Es trifft zwar in der Regel zu, daß das Körpergefieder der Erpel unmittelbar oder doch wenige Wochen nach dem Abwurf der Schwingen wieder ins Prachtkleid vermausert wird, aber davon gibt es doch mehrere Ausnahmen. Eine davon bildet die nordamerikanische Ruderente, *Oxyura* (*Erismatura*) *jamaicensis*. Bei dieser wird das unscheinbarere Gefieder, also nach unserer Terminologie das Schlichtkleid (♂) bzw. Ruhekleid (♀), von beiden Geschlechtern zwischen August und September angelegt und nicht nur vom Weibchen, sondern auch vom Männchen bis zum April oder Mai beibehalten, um erst dann, nämlich nach der Rückkehr aus dem Winterquartier, durch eine Körper- und Schwanzmauser gegen das Prachtkleid (♂) bzw. Brutkleid (♀) vertauscht zu werden. Das Männchen beteiligt sich nach dem Schlüpfen an der Führung der Dunenjungen im Gegensatz zu den meisten anderen Anatiden (Bent 1926, p. 157; Phillips 1926, p. 160). Der Flügel dieser Spezies ist bei beiden Geschlechtern gleich gefärbt und zwar unscheinbar, ohne Spiegel. Es mag also sein, daß er hier auch beim Männchen unter hormonalem Einfluß zustande kommt. — Aller Wahrscheinlichkeit nach hat die eurasiatische Art, *Oxyura leucocephala*, den gleichen jahreszeitlichen Rhythmus des Gefiederwechsels wie die nordamerikanische. Dann wäre das im Winter und Frühjahr getragene Kleid nicht, wie bisher allgemein angenommen, das Prachtkleid, sondern das Schlichtkleid. Als Prachtkleid des Männchens wäre vielmehr das während weniger Sommermonate, von Mai oder Juni ab, getragene, durch schwarze Flecken im Bereich von Kopf und Hals ausgezeichnete Gefieder zu bezeichnen. Diese Frage sei einem Sonderstudium dringend empfohlen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

wurzel bei *Casarca* und *Nettapus* ist im wesentlichen alles, was den Hormonen noch zu tun übrig bleibt, um die Geschlechtsunterschiede (und Altersunterschiede) zu verwischen, und was sie denn auch tun. Das Schlichtkleid dieser Arten verdient nicht den Namen „Schutzkleid", denn es kann nicht die Rede davon sein, daß sie es anlegen, um während der Flugunfähigkeit einen besseren Färbungsschutz zu genießen, und daß es nicht das temporäre Bedürfnis nach kryptischer Färbung ist, was dem Kleiderwechsel hier zugrunde liegt, gelangt bei *Casarca* und *Nettapus* auch noch dadurch zum Ausdruck, daß das Schlichtkleid sehr lange, nämlich von Herbst bis Frühjahr getragen wird und somit zu einem echten „Winterkleid" geworden ist (ähnlich wie *Oxyura*). Alle Spekulationen darüber, warum denn überhaupt in solchen Fällen ein Färbungswechsel noch herbeigeführt wird, sind müßig, solange man die Tatsachen nicht in den Rahmen der Ethologie der betreffenden Arten einfügen kann. Man hat den Eindruck, daß die periodische Einwirkung von Hemmungshormonen auf das Erpelgefieder mit stammesgeschichtlich recht alten physiologischen Eigenschaften der Anatidengruppe zusammenhängt, an denen auch dann noch festgehalten wird, wenn sie biologisch bedeutungslos geworden sind. Bei den echten Gänsen (*Anser*, *Branta*) freilich ist davon keine Spur (mehr?) zu entdecken. Das steht vielleicht im Zusammenhang damit, daß es bei den echten Gänsen keinen Geschlechtsdimorphismus der Färbung gibt.

Wie ist es nun mit denjenigen Enten der nördlichen temperierten Zone bestellt, die (wie *Anas rubripes*, *A. poecilorhyncha zonorhyncha*, *A. angustirostris*) in beiden Geschlechtern das ganze Jahr über die gleiche kryptische Färbung tragen und dadurch zu erkennen geben, daß sie über das primitive Stadium des Jugendkleides der Schwimmenten nicht recht hinausgekommen sind? Verhalten diese sich wie die Gänse, oder befolgen sie den Mauserrhythmus ihrer holarktischen Verwandten, obwohl sich dieser bei ihnen nicht in einem Färbungswechsel äußern kann? Hier steckt der Schlüssel zu einem Problem. Wenn *Anas rubripes* (*tristis*) trotz der nördlichen Lage ihrer Brutgebiete [1]) nur einmal mausert, dann wird man daraus schließen können, daß die Doppelmauser eine Erwerbung des Anatidenstammes ist, welche sich erst als Folge des zunehmenden Geschlechtsdimorphismus einstellte (Bedürfnis nach temporärer Schutzfärbung). Mausert diese Art dagegen zweimal, obwohl dies zu keinem Färbungswechsel führt, dann ist es wahrscheinlicher, daß das Bedürfnis nach häufigerem Ersatz der ab-

1) Nordöstlicher Teil von Nordamerika, nordwärts bis zur Westküste der Hudsonbay.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

genutzten Körperfedern die primäre Ursache gewesen ist. Bedauerlicherweise liegen darüber noch keine sicheren Angaben vor. Phillips (1923, p. 19) sagt zwar für alle Enten verallgemeinernd: „The species in which the sexes have similar and dull colouring do not, of course, have an eclipse, but they do have a double moult", aber er belegt diese Behauptung an keiner Stelle seines Werkes. Im Gegensatz dazu bemerkt Bent (1923, p. 56) über *Anas rubripes*: „It begins to molt very early in the summer and is in more or less continual molt for three months or more but, as there is no necessity of an eclipse plumage for concealment I doubt if there is an actual double molt". Es ist also wahrscheinlich, aber noch nicht sicher, daß diejenigen Arten unter den holarktischen Schwimmenten, deren Männchen schon während der Paarungszeit unscheinbar gefärbt und von ihren Weibchen nicht zu unterscheiden sind, nur eine einzige, an die Brutzeit anschließende Mauser haben.

Die Gattung *Oidemia* führt uns den Uebergang zwischen jahreszeitlichem Färbungswechsel und seinem Gegensatz vor. Die alten Männchen aller *Oidemia*-Arten scheinen zwar im Frühjahr eine partielle Mauser des Körpergefieders durchzumachen, aber diese führt zu keinem Farbwechsel und hat bei *Oidemia nigra* nur noch einen sehr beschränkten Umfang. (Die alten Weibchen verhalten sich verschieden: bei *Oidemia nigra* trotz doppelter Mauser kein Färbungswechsel, bei *Oidemia fusca* ein deutlicher Wechsel zwischen Ruhekleid und Brutkleid, bewirkt durch eine Mauser zu Beginn des Frühjahrs, die vor allem Kopf und Unterseite befällt, also diejenigen Gefiederpartien, die „gesehen werden wollen" bezw. in der Brutzeit besonders beansprucht werden.) Bei den Männchen von *Oidemia nigra* scheint demzufolge auch die Schwingenmauser, wie bei den Gänsen, mitten in die sommerliche Mauser verlegt zu sein, so daß das Körpergefieder zum Teil vor, zum Teil aber erst nach dem Abwurf der Schwingen erneuert wird. Diese Mauser findet im August—September oder noch später, häufig sogar erst im Winterquartier, statt. (Dwight 1914; Bent 1926; Schiöler 1926).

Für alle tropischen Enten [1]) scheint es festzustehen, daß sie nur ein einziges Mal mausern, auch dann, wenn (wie bei *Metopiana peposaca* und *Anas castanea*) der Geschlechtsdimorphismus der Färbung bei ihnen bedeutend ist (Finn 1906 und Heinroth 1911, p. 681), und wie die tropischen Arten verhalten sich auch alle auf der Südhalbkugel bis weit in die gemäßigte Zone hinein (Südafrika, Argentinien, Patagonien, Tasmanien, Neuseeland) brütenden Arten — gleich als ob die Gruppe der Enten sich dorthin ausgebreitet hätte, nachdem sie beim Durchgang durch die Tropen der in der Holarktis erworbenen

1) Eine Ausnahme macht *Nettapus coromandelianus*, eine kleine gänseartige Ente Südasiens und Ostaustraliens, deren ♂ außerhalb der Brutzeit weibchenartig gefärbt ist (Finn 1906; Phillips 1923, p. 103).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Anlage, einen doppelten Gefiederwechsel herbeizuführen, verlustig gegangen wäre.[1])

Bei den Weibchen liegen die Dinge anders als bei den Männchen. Wenn auch sie ihr Körpergefieder zweimal im Jahre mausern (und das ist unseres Wissens bei allen Arten der Fall, deren Männchen sich so verhalten), dann kann dem in keinem Falle das Bedürfnis zugrunde liegen, während der Zeit der Schwingenmauser besser als zuvor durch die Färbung geschützt zu sein, denn beide Kleider sind nahezu gleich gefärbt. Man könnte vermuten, daß der physiologische Rhythmus, dessen Vorteile für das männliche Geschlecht in den meisten Fällen auf der Hand liegen, zu einer Arteigenschaft geworden und damit auch auf die Weibchen übertragen worden ist. Sehr wahrscheinlich trifft eine solche Deutung zu. Dann hat diese „Arteigenschaft" jedoch beim Weibchen im Bedarfsfalle eine zweckmäßige geschlechtsgebundene Abwandlung erfahren, denn das Weibchen mausert die Körperfedern zwar wie das Männchen vor Beginn der Flügelmauser, trägt das neue Kleid (Ruhekleid) aber bei den meisten europäischen Arten[2]) bis zum Beginn der Brutzeit (Februar—Mai). Damit wird erreicht, daß das Gefieder der weiblichen Ente, die ja das ganze Geschäft der Brutpflege allein zu besorgen hat[3]), vor Beginn dieses wichtigen Zeitabschnittes in neuer Vollkommenheit (als Brutkleid) wiederhergestellt ist. Um solchen chronologischen Unterschied zwischen den Geschlechtern, der freilich bei *Oxyura*, *Casarca ferruginea* und *Nettapus coromandelianus* nicht und bei *Clangula hyemalis* kaum besteht, zu betonen, spreche ich beim Weibchen von einem Wechsel zwischen Brutkleid und Ruhekleid, beim Männchen dagegen von einem Wechsel zwischen Prachtkleid und Schlichtkleid (oben p. 292).

Bei den meisten, vielleicht bei allen palaearktischen Entenarten ist das Brutkleid nicht eine genaue Wiederholung des Ruhekleides, sondern weicht von ihm vor allem in der Zeichnungsweise der Federn

---

1) „Man macht immer die Erfahrung, daß Mischlinge zwischen solchen Entenformen, von denen die eine ein Jahresprachtkleid hat, die andere aber ein Gefieder besitzt, das nach der Brutzeit mit einem unscheinbaren Gewande vertauscht wird, Sommerkleider anlegen" (Heinroth 1911, p. 692). Beispiele: *Metopiana peposaca* × *Netta rufina*; *Cairina moschata* × *Anas platyrhynchos* (Finn 1906).

2) Nur bei *Anas platyrhynchos* und *Bucephala clangula*, sowie den *Mergus*-Arten wird das Brutkleid des alten Weibchens schon zeitiger, zuweilen schon von Anfang Oktober ab, angelegt (Schiöler 1926).

3) Ueber die südamerikanische *Anas* (*Mareca*) *sibilatrix* als Ausnahme vgl. Heinroth 1911, p. 683. Auch bei *Oxyura* beteiligen sich beide Partner an der Führung der Jungen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

etwas ab, und zwar in Richtung auf den männlichen Typus. Die Entsprechungen neutraler Federn mit Rieselmuster sind beim Weibchen im Ruhekleid häufiger einfarbig (mit hellem Rand), im Brutkleid häufiger breit isabell quergebändert. Bei der Schellente (*Bucephala clangula*) zeigt das Brutkleid außer anderen Besonderheiten einen breiten weißen Halsring, der dem Ruhekleid fehlt, aber genau so beim unreifen Männchen auftritt. Das Brutkleid des mittleren Sägers (*Mergus serrator*), das spätestens im Dezember voll angelegt ist, unterscheidet sich vom Ruhekleid oft durch das Auftreten tiefschwarzer Federn in der Augenumgebung oder dazu noch an Stirn und Zügel und in der Kehlgegend, ganz als habe die Wirkung eines Hormons hier nicht ausgereicht, um die Entstehung neutral gefärbter Federn in diesen Bezirken zu unterbinden (Schiöler 1926, p. 307 und Tafeln LXXXII und LXXXIII). Entsprechendes gilt für den Zwergsäger (Schiöler 1926, Tafel LXXII). Mit fast allgemeiner Gültigkeit [1]) kann gesagt werden, daß das Brutkleid der weiblichen Enten der hormonalen Hemmung in etwas geringerem Grade unterworfen ist als das Ruhekleid.[2]) Da einige Arten schon im Winter, zuweilen wohl noch früher, andere aber erst kurz vor der Eiablage ihre Mauser ins Brutkleid beenden, kann bei den „Weibchen der Enten" ebenso wenig von einer direkten Beziehung der Umfärbung zu einem bestimmten Entwicklungsgrad der Keimdrüsen die Rede sein, wie bei den Männchen.

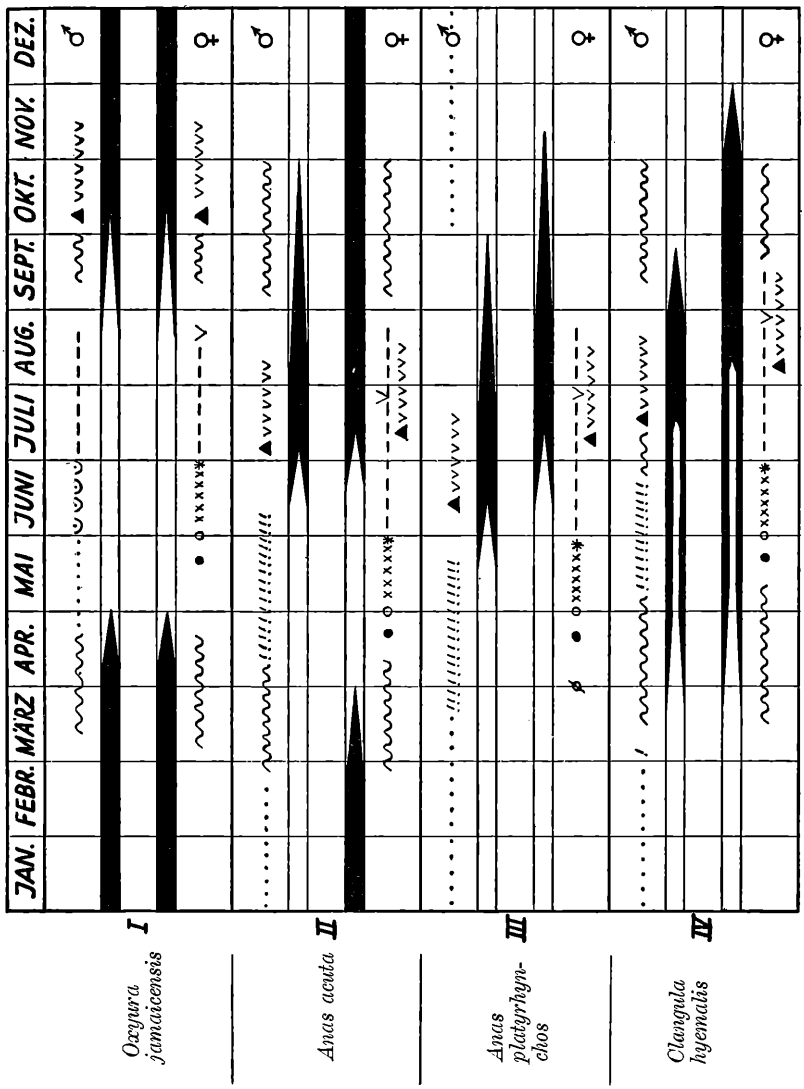
Wir wollen uns in einer Folge von Diagrammen noch einmal eine Auswahl aus der Vielzahl von Beispielen für doppelten Gefiederwechsel vor Augen führen. Als einfachsten (aber darum nicht etwa primitivsten) Fall betrachten wir zunächst das Verhalten bei *Oxyura jamaicensis:* In beiden Geschlechtern ein doppelter Kleiderwechsel, dessen Termine noch genau mit dem Beginn und dem Ende der eigentlichen Fortpflanzungsperiode übereinstimmen. Dabei wird das garnicht (♂) bezw. weniger (♀) gehemmte Kleid in der Brutzeit getragen. Die Balz (nur Schwimmbalz, keine Flugbalz (Reihen)) beginnt hier erst nach dem Eintreffen am Brutplatz; das Männchen beteiligt sich an der Führung der Jungen [I]. — Alle weiteren Zustände können der Anschaulichkeit

1) Ausnahme anscheinend: *Oidemia fusca.*

2) Es ist aber nicht etwa so, daß das Brutkleid der weiblichen Ente in allen Fällen eines der Stadien verkörpere, die vom federbildenden Gewebe des Männchens auf der Strecke zwischen Jugendkleid und Prachtkleid durchlaufen werden. Das hemmende Hormon vermag zwar nichts hervorzubringen, was nicht schon somatisch vorgebildet wäre, aber es kann doch Kombinationen herbeiführen, die typisch weiblich und den männlichen Zwischenstadien fremd sind, wie bei der Eiderente.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Die Gefiederfolge von 4 Entenarten, im Rahmen des biologischen Geschehens dargestellt.



© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

zuliebe aus diesem als Ergebnisse fortschreitender Differenzierung abgeleitet werden, sowohl morphologisch wie ethologisch. Vorverlegung der Balz und Anpaarung (Verlobung) in die Wintermonate war beim Männchen begleitet von einer Vorverlegung der Mauser ins Prachtkleid, während sich das Weibchen an solcher Verschiebung des Mauserbeginns nicht beteiligte (Spieß-, Schnatter-, Krick-, Knäckente usw.). Da der Erpel sich nicht mehr um Schutz und Führung der Jungen bekümmert, mausert er nun früher als das Weibchen ins Schlichtkleid und kann somit auch wieder früher ins Prachtgefieder kommen, das ihn konkurrenzfähig macht [II]. — Schließlich kürzt auch das Weibchen die Tragdauer des (dem männlichen Schlichtkleid entsprechenden) Ruhekleides ab (winterharte Arten wie Stockente, Schellente, Säger usw.) [III]. — Das ist auch im Falle der Eisente geschehen, wo sich die Anpaarung wie bei den beiden vorgenannten Gruppen im Winterquartier vollzieht und die Balz schon im Herbst einsetzen kann. Ökologische Besonderheiten haben aber hier dazu gedrängt, das Schlichtkleid größtenteils entstehen zu lassen, noch bevor die Paare das Brutgebiet wieder erreicht haben, nämlich bevor sie, wie Sutton 1932 bemerkt, ihre Tätigkeit „from the icefilled bays and inlets to the rockrimmed inland ponds“ verlegen. „Though the handsome courting plumage is desirable at this time, there is an even deeper, more urgent need for a coloration which will be suitable in the nesting environment into which he suddenly must fly; and to meet this need the courting bird, while still courting, molts into the eclipse, in early anticipation of the decided change in environment.“ Das Weibchen macht hier die Vorverlegung der Mauser mit und brütet daher im (partiellen) Ruhekleid, nicht im Brutkleid! [IV]

Erläuterungen zum Diagramm (p. 323).

Dieser Versuch, an erdachten Beispielen den Jahrescyclus von geschlechtsreifen Enten-Individuen zur Anschauung zu bringen, ist noch mit manchen Unsicherheiten behaftet, da nicht einmal für die Stockente planmäßige Durchbeobachtungen, an einzelnen Stücken vorgenommen, veröffentlicht worden sind. Doch habe ich mich der Beratung durch Herrn Dr. Heinroth erfreuen dürfen.

Die Beispiele sind so gewählt, daß sie das durchschnittliche Verhalten der Individuen einer Population vorführen sollen, und zwar bei *Anas acuta* einer ostdeutschen, bei *Anas platyrhynchos* einer westdeutschen, bei letzterer eines ♀ nach Verlust des ersten Geleges. — Wenn unsere Zeiteinteilung ungefähr zutreffen sollte, dann könnte daraus gefolgert werden, daß diejenigen unter den in Sikkim erlegten Erpeln der Spießente, die am 16. August ihre Schwingen noch nicht abgeworfen hatten, zu einer hochnordischen Population gehörten, deren Gelege erst um den 1. Juni vollständig sind. Im einzelnen sei noch bemerkt

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Zu *Oxyura jamaicensis:* Ich habe in der Literatur keine Angaben darüber gefunden, wo der Schwingenwechsel erfolgt, ob im Brutgebiet oder erst nach der Herbstwanderung, vermute aber das letztere.

Zu *Anas acuta:* Es mag sein, daß die Männchen in der Regel eine kürzere oder längere Wanderung einzuschalten pflegen, ehe sie die Schwingen abwerfen.

Zu *Clangula hyemalis:* Die Wanderung des Männchens vor Abwurf der Schwingen führt aus dem Binnenland hinaus auf Fjorde und Meer. — Bei beiden Geschlechtern wird das sommerliche Kleid (Männchen: Schlichtkleid, Weibchen: Ruhekleid) erst unmittelbar vor dem Verlust der Schwingen vervollständigt durch einen Wechsel der bisher hellblaugrauen Tragfedern gegen dunkel graubraune.

Das neutrale Kleid bei Enten und Webervögeln.

Wir wollen uns, die Ergebnisse der bisherigen physiologischen Versuche noch einmal überschauend, zum Schluß ein harmonisches Bild von den Faktoren zu machen suchen, welche den Färbungswechsel der Enten ermöglichen, und stellen dabei fest:

Die holarktischen Enten zeichnen sich mit gewissen Ausnahmen durch einen erheblichen Geschlechtsdimorphismus der Färbung aus. Die Erpel aller dieser geschlechtsdimorphen Arten vertauschen vor dem Schwingenabwurf ihr auffälliges Prachtkleid gegen ein weniger auffälliges, im Bereich des Körpers ganz oder nahezu ganz weibchenfarbiges Schlichtkleid. Dieses weibchenfarbige Schlichtkleid steht dem Jugendkleid nahe. Die Federn sowohl des Jugendkleides wie des männlichen Prachtkleides (und des etwaigen „intermediären" Prachtkleides) nehmen ihre Färbung und Form ohne nachweisliche Mitwirkung von Hormonen an. Das Weibchen hat in Hinsicht auf das Gefieder genau die gleiche Konstitution wie das Männchen.[1]) Sowohl um die Färbung und Form der typisch weiblichen Federn (und damit die färberische Differenzierung der Geschlechter), wie auch um den temporären Austausch des männlichen Prachtkleides gegen ein Schlichtkleid (und beim Weibchen des Brutkleides gegen ein Ruhekleid) herbeizuführen, ist die Mitwirkung eines Hormons erforderlich, das von der Keimdrüse abgegeben wird und sich mit einem anderen periodisch auftretenden Hormon verbindet. Die Wirksamkeit dieser Hormone beschränkt sich darauf, die Form der Federn zu vereinfachen, ihre Färbung zu verdüstern, ihre Musterung zu

1) Dies ist durch Kastration bisher nur für die Stockente bewiesen; durch Funde partiell „hahnenfedriger" Weibchen aber auch schon für einige andere Spezies, z. B. für die Pfeifente (Schiöler 1925, Tafel LX), die Krickente (ibid. Tafel XVII), die beiden Eiderentenarten (Schiöler 1926, Tafel LXV), die Trauerente (ibid. Tafel XXVII), die Eisente (ibid. Tafel XXX, XXXII) und die Brautente (Finn 1916).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

vergröbern; und zwar geschieht dies in Richtung auf den rein genetisch bedingten Typus des Jugendkleides, in dem man das phylogenetisch ursprünglichste Kleid erblicken darf. Alle komplizierten und stark differenzierten Gestaltungen, Färbungen und Zeichnungen des Erpelgefieders kommen nicht durch Hormonwirkung zustande, sondern haben eine genetische Grundlage. Der Unterschied zwischen Jugendkleid und Prachtkleid wird durch einen Reifungsvorgang des federbildenden Gewebes herbeigeführt. Eine Auswahl unter den Gestaltungs- und Färbungsmöglichkeiten zu realisieren, die zwischen diesen beiden genetisch festgelegten Punkten ausgespart blieben, wird dem Spiel der Hormone übertragen. Der Experimentator, der in dieses ziemlich streng geregelte Spiel willkürlich eingreift, kann die ganze Skala der Zwischenstufen zum Erscheinen bringen. Ein starker Effekt in dieser Richtung wird sowohl durch Follikulin wie durch Vorderlappenhormon, ein schwacher durch Thyroxin und Hinterlappenhormon hervorgerufen. Es bleibt zu untersuchen, in wieweit der Effekt von der Wahl eines bestimmten Hormons abhängt, und in wieweit er lediglich darauf beruht, daß durch die übermäßige Darreichung irgendeines dieser Stoffe das normale Zusammenwirken der Hormone empfindlich gestört wird.

Es sei zum Schluß die Frage geprüft, ob die dargelegten Verhältnisse nur für die Anatiden ihre Gültigkeit haben, oder ob sich unsere Schlußfolgerungen auch auf andere Gruppen der Vögel anwenden lassen. Als gut untersucht können, dank den langjährigen und planvollen Bemühungen von Witschi (1935, 1936, 1938), einige Vertreter der Webervögel (*Ploceidae*) gelten, die genau so wie die palaearktischen Enten im männlichen Geschlecht zweimal im Jahre mausern. Sie wechseln zwischen einem Schlichtkleid (= Ruhekleid) und einem meist lebhaft gefärbten, oft obendrein noch durch eine besondere Federgestaltung (vor allem des Schwanzes) ausgezeichneten Prachtkleid (= Brutkleid). Das Schlichtkleid des Männchens der Webervögel entspricht dem Schlichtkleid der Erpel in sofern, als es mit dem Gewand, das vom Weibchen das ganze Jahr über getragen wird, und damit zugleich auch mit dem Jugendkleid fast völlig übereinstimmt. Witschi ist durch die Ergebnisse seiner mannigfach abgewandelten Versuche zu dem Schluß geführt worden, daß bei den Webern nicht das Prachtkleid, sondern das Schlichtkleid das erblich fixierte Gefieder sei, denn er konnte zeigen, daß das Prachtkleid nur bei starker Zufuhr einer bestimmten Fraktion des gonadotropen Hormons der Hypophyse entsteht. Die Dinge lägen also genau umgekehrt wie bei den Enten. Das erscheint von vornherein unwahrscheinlich. Prüft man Witschis Argumente, dann

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

findet man, daß sich seine Befunde auch in anderem Sinne deuten lassen.

Die Tatsachen sind kurz folgende. Kastrierte Männchen legen zur normalen Jahreszeit ein Prachtkleid an und schlagen danach (im Gegensatz zu vollständig kastrierten Erpeln) wieder ins Schlichtkleid um. Der Gefiederrhythmus ist also unabhängig von der Anwesenheit der männlichen Keimdrüsen und wird wahrscheinlich allein von der Hypophyse aus gesteuert. — Rupft man kastrierten Weibchen zur Brutzeit Federn aus, dann unterbleibt ihr Ersatz entweder oder er erfolgt doch, und in diesem Falle gleichen die nachwachsenden Federn den männlichen Prachtkleidfedern (wie bei den Enten); zur geschlechtlichen Ruhezeit dagegen legen auch die weiblichen Kastraten erneut ein weibliches Gefieder an (im Gegensatz zu den Enten).

Injiziert man normalen und kastrierten Männchen und Weibchen außerhalb der Brutzeit bestimmte Extrakte aus pulverisierten Hypophysen, dann wachsen allen Männchen und den kastrierten Weibchen an Stelle der bisher getragenen Federn des Schlichtkleides solche vom Typus des männlichen Prachtkleides. Anders verhalten sich nur die normalen Weibchen, denn diese bleiben dadurch unbeeinflußt, weil die Hemmwirkung des weiblichen Geschlechtshormons stärker ist als die entgegengesetzte Wirkung des gonadotropen Hormons. — Injiziert man dagegen den Männchen im Prachtkleid das weibliche Geschlechtshormon (Follikulin, Oestrin), dann regenerieren sie sogleich Federn vom Typus des Schlichtkleides, aus der gleichen Ursache.

Die Verhältnisse lassen sich durch eine Tabelle (p. 328) verdeutlichen.

Der Unterschied von den Enten ist erheblich. Während es bei den Männchen der Weber der periodischen Einwirkung eines Hormons bedarf, um das Prachtkleid in Erscheinung treten zu lassen (nämlich des gonadotropen Hormons des Hypophysen-Vorderlappens, von dessen Fraktionen lediglich die luteinisierende Fraktion wirksam ist, Witschi 1938), verhält es sich bei den Enten umgekehrt. Sie bilden das Prachtkleid aus, solange dies nicht durch die Aktion eines periodisch wirksamen Hormons verhindert wird. Ebenso steht es mit den Weibchen; bei den Enten legen die weiblichen Kastraten ständig ein Prachtkleid an, bei den Webern aber nur, wenn sie durch ein Hormon dazu stimuliert werden.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

R = Reagierendes Gewebe — S = weibliches Geschlechtshormon (Ovarialhormon) — s = männliches Geschlechtshormon — G = Luteinisierende Fraktion des gonadotropen Hormons — > Reaktion — < keine Reaktion.

Geschl.	Hormonaler Zustand		Effekt	Beispiel
♀	S	< R	Ruhe	Normales ♀ zur Ruhezeit
	S + G	< R	Ruhe	Normales ♀ zur Brutzeit und mit G zur Ruhezeit injiziertes normales ♀
	$\boxed{S}$	< R	Ruhe	Kastriertes ♀ zur Ruhezeit
	$\boxed{S}$ + G	> R	Aufstieg	Kastriertes ♀ zur Brutzeit (ohne und mit Injektion von G)
♂	s	< R	Ruhe	Normales ♂ zur Ruhezeit
	s + G	> R	Aufstieg	Normales ♂ zur Brutzeit und mit G zur Ruhezeit injiziertes ♂
	$\boxed{s}$	< R	Ruhe	Kastriertes ♂ zur Ruhezeit
	$\boxed{s}$ + G	> R	Aufstieg	Kastriertes ♂ zur Brutzeit
	S + s + G	< R	Ruhe	Normales ♂, zur Brutzeit mit S injiziert
	S $\boxed{+ s}$ + G	< R	Ruhe	Kastriertes ♂, zur Brutzeit mit S injiziert

Anders ausgedrückt:

Enten: Zur Einnahme der Schlichtkleid-Lage bedarf es einer Hormon-Bremse, ohne die das Gefieder auf das Niveau des Prachtkleides aufsteigt.

Weber: Zur Einnahme der Prachtkleid-Lage bedarf es einer Hormon-Peitsche, ohne die das Gefieder auf das Niveau des Schlichtkleides absinkt.

Es ist also durchaus verständlich, daß Witschi, der nur die von ihm analysierten Verhältnisse bei den Webern berücksichtigte, zu der Ansicht gelangte, das Prachtkleid dieser Vögel sei „hormon-conditioned", und nur das Schlichtkleid sei genetisch vorgebildet. Geht man jedoch von den Enten aus, dann gewinnt man die Einsicht, daß die Dinge bei den Webern im Grundsätzlichen genau so liegen wie bei jenen: den genetisch fixierten Endzustand verkörpert hier wie dort das Prachtkleid. Während aber bei den Enten die Begriffe „neutrales Kleid" und „somatisches Reifestadium" zusammenfallen, decken sie sich bei den Webern nicht. Bei diesen ist vielmehr der Zustand eingetreten, daß das neutrale Kleid auf einem Niveau eingeklinkt bleibt, das tief unter

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

dem Niveau des somatischen Reifestadiums liegt. Dieser Zustand ist gewiß nicht primär; er muß vielmehr aus einem anderen Stadium abgeleitet werden, zu welchem, wie bei allen Vögeln ohne Saisondimorphismus, das somatische Reifestadium ohne Hormon-Peitsche erreicht wurde.

Bei der Beurteilung des Geschlechtsdimorphismus der Vögel ist ein grundsätzlicher Unterschied zwischen zwei Kategorien zu machen. *Entweder* werden die Erbanlagen für die Ausbildung des Gefieders mit dem Satz der Autosomen ganz gleichmäßig auf beide Geschlechter übertragen, *oder* diese Erbfaktoren liegen nicht nur in den Autosomen, sondern zum Teil auch im weiblichen Geschlechtschromosom (Heterochromosom).

Der *erste Fall* scheint bei Vögeln sehr viel häufiger zu sein als der zweite. Wo er verwirklicht ist, verkörpert das höher entwickelte (vom Jugendkleid weiter abstehende) Kleid das genetisch festgelegte (gegenwärtige) Endstadium in der Entwicklung der Artmerkmale. Es wird in der Regel vom alten Männchen getragen, vielleicht ausnahmsweise vom alten Weibchen (? *Turnix*, *Rostratula*, *Phalaropus*). Um Abweichungen von diesem Endkleid der Art zu erzielen, muß sich der Organismus in die Abhängigkeit von Hormonen begeben. Solche Abweichung ist stets ein Rückschritt in Richtung auf das Stadium des Jugendkleides, niemals dagegen ein orthogenetischer Fortschritt. Damit entfällt jede Veranlassung, darüber zu spekulieren, ob die Hormone einen Einfluß auf die Mutation von Genen gewinnen können (Witschi 1936b). Es ist, soweit ich die Dinge zu überschauen vermag, noch niemals gelungen, durch Hormongaben die Entwicklung eines Prachtkleides über die normale Grenze vorzutreiben. Diese Grenze bleibt, weil erblich festgelegt, für den Experimentator unverrückbar. Nur im Prachtkleid bezieht die Spezies ihre biologische (vor allem die intraspezifische) Kampffront; es wird zu einer Jahreszeit getragen, in der die arteigenen Funktionen auf der höchsten Stufe ihrer Entfaltung stehen. Die anderen Kleider der Spezies dagegen sind rückwärtigen Stellungen zu vergleichen, in welche sich die Truppe zurückzieht, um dem Kampf auszuweichen. Am Prachtkleid, und nicht am Schlichtkleid, arbeiten die Faktoren, deren Tätigkeit zur Rassenbildung und Artumwandlung führt (durch Selektion von mutierten Genen usw.), und daher kommt es, daß sich die geographischen Rassen einer Spezies mit Saisondimorphismus meist nur im Prachtkleid, nicht aber im Schlichtkleid an der Färbung unterscheiden lassen, ja daß sogar die Spezies-Unterschiede vielfach nur im Prachtkleid deutlich werden. Ganz besonders gilt dies für die Webervögel.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Im *zweiten Falle* gibt es ein genetisches Männchenkleid und ein genetisches Weibchenkleid, und es gelingt dann durch keinerlei Kunstgriffe, die Färbung des einen Geschlechtes in die des anderen umzuwandeln. Beispiele hierfür sind der Haussperling (Keck 1934) und alle diejenigen Spezies, bei denen gelegentlich Halbseitenzwitter (Gynander) auftreten. Sie gehören meist zu den Fringilliden (vergl. Stresemann, Aves, p. 316). Wahrscheinlich ist dieser Typ viel weiter verbreitet, als man bisher weiß.

Zusammenfassung.

Ein kleiner See an der Grenze von Tibet und Sikkim wird von palaearktischen Enten auf dem Herbstzug als Mauserplatz besucht. Sie haben bis dorthin eine weite Wanderung von ihren Brutplätzen her durchzuführen. 19 dort am 16. August gesammelte Enten, zu 5 Arten gehörend, befinden sich sämtlich im Federwechsel. Zum Teil stehen sie noch vor der Flügelmauser, zum anderen Teil haben sie nach dem Schwingenabwurf ihre Flugfähigkeit noch nicht wieder erlangt. Der Vergleich ihres Mauserzustandes ermöglicht einige Feststellungen, die sich auf die normale Reihenfolge des Federwechsels beziehen (p. 297); er gibt ferner Veranlassung, Untersuchungen darüber anzustellen, welches Stadium der Mauser mit dem zur Anlage des Prachtkleides führenden Wechsel der Hormonlage zusammenfällt (p. 298). Als logischer Gegensatz zum Terminus Prachtkleid wird die Bezeichnung Schlichtkleid eingeführt (p. 292), anstelle von „Sommerkleid“ oder „Ruhekleid“.

Die Untersuchungen der Experimentalphysiologen, unter denen diejenigen von Cavazza an oberster Stelle stehen, haben uns bei der Stockente mit der Tatsache vertraut gemacht, daß das Prachtkleid des Erpels als das „neutrale“ Kleid der Spezies zu gelten hat, da es nach völliger Kastration von beiden Geschlechtern dauernd getragen wird (p. 301). In Anlehnung an Cavazza wird der Standpunkt begründet, daß auch das Jugendkleid der Enten neutral ist, daß es also nicht unter hormonalem Einfluß steht, sondern rein genetisch bedingt ist (p. 304). Ebenso wenig wirken die Hormone auf die Ausbildung der Gefiederstadien ein, die zwischen Jugend- und Prachtkleid eingeschaltet sein können und während der Ontogenese durchlaufen werden. Unterschiede dieser Art sind lediglich ein Ausdruck von Differenzen im Reifungsgrad des peripheren Gewebes (p. 313). Die Reifung nimmt nach erstmaliger Erreichung des Prachtkleides, wenn auch von nun an sehr langsam, ihren Fortgang, was sich darin äußert, daß die Männchen umso prächtiger werden, je älter sie sind. Diese Tatsache wirkt auch auf die unter Hormonwirkung stehenden Kleider, also auf die Kleider der Ente und das Schlichtkleid des Erpels, zurück; diese nähern sich mit zunehmendem Alter des Vogels mehr und mehr dem Prachtkleid des Erpels, besonders bei der Spießente (p. 310).

Das Schlichtkleid der Erpel wird unter der Wirkung von Hormonen gebildet. Diese drücken Färbung, Zeichnung und Gestalt der Federn auf ein Stadium zurück, das während der Reifung des peripheren Gewebes bereits einmal durchlaufen worden war, sie wirken also stets nur innerhalb der erprobten Bahnen des ontogenetischen Aufstiegs, im Spielraum zwischen Jugendkleid und Prachtkleid (p. 316). Die chemische Beschaffenheit dieser hemmenden Hormone ist noch

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

nicht hinreichend bekannt. Es sind ihrer mindestens zwei an der Wirkung beteiligt. Bei Anwesenheit nur eines dieser Hormone unterbleibt der Effekt. Unentbehrlich, und schon in sehr geringen Mengen wirksam, ist ein vom Hoden geliefertes Hormon. Zu seiner Ergänzung vereinigt sich mit ihm wahrscheinlich ein periodisch ausgeschüttetes Hormon des Hypophysenvorderlappens (p. 314). Weder der Zeitpunkt, zu welchem das Schlichtkleid angelegt wird, noch der Beginn der Disposition des Gewebes, Schlichtkleidfedern zu bilden, stehen in unmittelbarer Beziehung zu einem bestimmten Entwicklungszustand der Hoden. Der Rhythmus wird vielmehr von einem anderen Zentrum aus geregelt, wahrscheinlich von der Hypophyse aus, und dabei ausschließlich nach dem biologischen Vorteil ausgerichtet (p. 316). Das Schlichtkleid wird demzufolge dann angelegt, wenn die Spezies von dieser Tracht profitiert, und wird nur so lange beibehalten, wie das Bedürfnis nach diesem zeitweiligen Nutzen anhält. Im Einklang mit den oft beträchtlichen interspezifischen Unterschieden biologischer Art verhalten sich die einzelnen Spezies auch hinsichtlich der Jahreszeit, zu welcher sie das Schlichtkleid tragen, recht verschieden. Dies wird durch das Diagramm (p. 323) veranschaulicht.

Wie bei den Erpeln, so ist auch bei den männlichen Webervögeln die Färbung des Gefieders einem jahreszeitlichen Wechsel unterworfen; auch sie haben ein Prachtkleid und ein Schlichtkleid. Die Untersuchungen von Witschi haben die Tatsache aufgedeckt, daß der Färbungswechsel bei den Webern in ganz anderer Weise herbeigeführt wird. Zur Einnahme der Prachtkleidlage bedarf es bei ihnen einer Hormon-Peitsche, ohne die das Gefieder auf das Niveau des Schlichtkleides absinkt (p. 327). Witschi hat daraus gefolgert, daß bei den Webervögeln nur das Schlichtkleid genetisch unterbaut und neutral, das Prachtkleid dagegen durch Hormone verursacht sei. Dieser Auffassung wird widersprochen und ausgeführt, daß das Prachtkleid bei allen Vögeln als das genetische Reifungsstadium der Art zu gelten habe (p. 329), wobei noch unterschieden werden könne zwischen solchen Arten, bei denen beide Geschlechter im Besitz der Erbanlagen für Gefiederfärbung übereinstimmen, und solchen, bei denen die Erbanlagen für weibliche Färbung zum Teil im Heterochromosom liegen. Nur in letzterem Falle gibt es ein genetisches Männchenkleid und ein genetisches Weibchenkleid (p. 330); in allen anderen Fällen wird die Aufgabe, einen Geschlechtsdimorphismus herbeizuführen, ausschließlich den Hormonen übertragen, die diese Aufgabe vielleicht gerade so auf unterschiedliche Weise lösen, wie die andere, den Saisondimorphismus zu erzwingen. Dabei können sie aber die Färbung niemals über das genetisch bedingte Endstadium der Art hinaus in orthogenetischem Sinne steigern — so wenig wie sie dasselbe unter das Niveau des Jugendkleides hinunterzudrücken vermögen, mag dessen Abstand vom Alterskleid auch noch so gering sein.

Literatur.

Benoit, J. (1938). Action de divers éclairements localisés dans la région orbitaire sur la gonadostimulation chez le Canard male impubère. Croissance testiculaire provoquée par l'éclairement direct de la région hypophysaire; C. R. Soc. Biol. Paris 127, p. 909—914.

Bent, A. C. (1923; 1926). Life Histories of North American Wild Fowl. Order *Anseres*. Part I und Part II; U. S. Nat. Mus. Bull. 126.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Bonhote, J. L. (1908). Remarks an the moult of a female Wigeon (*Mareca penelope*); Bull. Brit. Orn. Club XXIII, p. 23.

Caridroit, F., & V. Regnier. (1932). Conditionnement de la forme et de la pigmentation des rémiges secondaires de la Cane de Rouen; C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 109, p. 1347—1349.

Cavazza, F. (1938). Ricerche sperimentali sui caratteri sessuali secondari ed il dimorfismo stagionale di *Anas boscas* L.; Arch. Zool. Exper. et Génér. 79, p. 409—461.

Champy, Ch. (1935). Recherches sur l'action des glandes génitales sur le plumage des Oiseaux; Arch. d'anat. microsc. 31, p. 145—270.

Dwight, J. (1914). The moults and plumages of the Scoters, Genus *Oidemia*; The Auk XXXI, p. 295—308.

Finn, F. (1906). Eclipse plumage and flightlessness; Avicultural Magazine (n. s.) IV, p. 259—263.

—, — (1916) Female Carolina Duck in Male Plumage; Zoologist (4) XX, p. 78.

Hartert, E. (1920). Die Vögel der palaearktischen Fauna. Band II, Berlin.

Heinroth, O. (1898). Ueber den Verlauf der Schwingen- und Schwanzmauser der Vögel; Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1898, S. 114.

—, — (1906). Beobachtungen über die Schnelligkeit des Federwachstums; Orn. Mber. XIV, p. 111—115.

—, — (1910). Beobachtungen bei einem Einbürgerungsversuch mit der Brautente (*Lampronessa sponsa*); J. f. Orn. 58, p. 101—156.

—, — (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden; Verh. V. Internat. Orn. Kongreß Berlin 1910. Berlin (p. 589—702).

—, O. u. M. (1928). Die Vögel Mitteleuropas. III. Band.

—, — (1933). Die Vögel Mitteleuropas. IV. Band (Nachtrag).

Henke, K. (1939). Die rhythmischen Musterbildungen und die Bedingungen des Saisondimorphismus bei der Flankenfeder der männlichen Stockente; Biol. Zentralbl. 59, p. 459—489.

Homeyer, E. F. von. (1849). Ueber den Federwechsel, namentlich der Wasservögel; Rhea, 2. Heft, p. 159—165.

Jackson, A. C. (1915). Notes on the moults and sequence of plumages in some British ducks; Brit. Birds IX, p. 34—42.

—, — (1918). The nest down of some British ducks; Brit. Birds XII, p. 98—100.

Keck, W. N. (1934) The control of secondary sex characters in the English sparrow, *Passer domesticus* (Linnaeus); J. Exp. Zool. 67, p. 315—347.

Koch, E. L. (1939). Zur Frage der Beeinflußbarkeit der Gefiederfarben der Vögel; Zeitschr. wiss. Zool. (Abt. A) 152, p. 27—82.

Kuhn, O. (1930). Die entwicklungsphysiologischen Grundlagen für die Gefiedertypen bei Erpel und Ente; Arch. für Geflügelkunde 4, p. 296—308.

Lönnberg, E. (1913 a). Några ord om andfåglarnas olika dräkter och ruggning; Fauna och Flora 8, p. 75—80.

—, — (1913 b). Alfågelns dräktombyten; Fauna och Flora 8, p. 120—122.

Naumann, J. F. (1842). Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. XI. Theil. Leipzig.

Niethammer, G. (1938). Handbuch der deutschen Vogelkunde Bd. II. Leipzig.

Phillips, J. C. (1923; 1926). A Natural History of the Ducks. Vol. I, IV. London.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Regnier, V. & F. Caridroit. (1930). Changement de forme et de pigmentation des rémiges secondaires de la Cane de Rouen; C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 105, p. 612—615.

Riley, G. M. & E. Witschi. (1938). Comparative effects of light stimulation and administration of gonadotropic hormones on female sparrows; Endocrinology 23, p. 618—624.

Schiöler, E. L. (1921). A short description of the sequence of plumages in some palaearctic surface-feeding ducks; Brit. Birds XV, p. 130—138.

—, — (1925; 1926). Danmarks Fugle. Bd. I, II. Kopenhagen.

Seligmann, C. G. and S. G. Shattock. (1914). Observations made to ascertain whether any relation exists between the seasonal assumption of the eclipse plumage in the Mallard (*Anas boscas*) and the function of the testicle; Proc. Zool. Soc. London 1914, p. 23—43.

Smalley, F. W (1915). Further notes on the moults and sequence of plumages in some British ducks; Brit. Birds IX, p. 137—141.

Stone. W (1900). The molting plumage of certain ducks; Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia for 1899, p. 467—472.

Streich, G. & E. Swetosarow. (1937). Die natürliche Mauser einiger Arten Entenvögel; Zool. Jahrb. (Syst.) 69, Heft 4, p. 319—336.

Sutton, G. M. (1932). Notes on the molts and sequence of plumages in the Old-Squaw; The Auk XLIX, p. 42—51.

Swetosarow, E. & G. Streich. (1937). Die experimentelle Analyse des Geschlechts- und Saisondimorphismus im Gefieder der Enten; Zool. Jahrb. (Allg. Zool.) 58, p. 225—240.

—, — (1938). Light and the periodicity of form-building processes in birds; C. R. Acad. Sci. USSR, (n. s.) 20, p. 327—331.

Tallent, V. K. (1931). Eclipse plumage in the Mallard; Nature (London) Vol. 128, p. 672—673.

Walton, A. (1937). On the eclipse plumage of the Mallard (*Anas platyrhynchos*); J. exper. Biol. 14, p. 440—447.

Witherby, H. F. (u. A.). (1939). The Handbook of British Birds. Vol. III. London.

Witschi, E. (1935) Seasonal sex characters in birds and their hormonal control; Wilson Bulletin 47, p. 177—188.

—, — (1936 a) Effects of gonadotropic and estrogenic hormones on regenerating feathers of Weaver finches (*Pyromelana franciscana*)); Proc. Soc. Exper. Biol. Med. 35, p. 484—489.

—, — (1936 b) Secondary sex characters in birds and their bearing on the theory of evolution; Scientia Nov. 1936.

—, — (1938). Hormonal control of seasonal phenomena in birds; C. R. IX e Congr. Ornith. Internat. Rouen, p. 431—435.

Wuczeticz, W. & A. Tugarinow. (1937; 1939). Seasonal distribution and migration of ducks (subfam. Anatinae) on the base of Bird ringing in the USSR. — Presidium of All-Russian Central Executive Committee. Committee for Game Preserves. Central Bureau for Bird Ringing. Moskau. (I.) The Mallard (1937); (II.) The Pintail (1937); (III.) The Gadwall, The Shoveler, The Wigeon (1939).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Journal für Ornithologie

Jahr/Year: 1940

Band/Volume: 88_1940

Autor(en)/Author(s): Stresemann Erwin

Artikel/Article: Zeitpunkt und Verlauf der Mauser bei einigen Entenarten 288-333