Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 25, 2003 (2006). 287-310

Der Schleier der Schleiereule *Tyto alba:* Beobachtungen an Jungvögeln zur morphologischen Struktur des äußeren Ohres

Martin Schön und **Artur Gallmayer**

Observations on the facial ruff in young Barn Owls *Tyto alba:* on the morphology of the external ear. -

1 The facial ruff of owls is only the visible part of a complex of sound receiving structures of the external ear which are hidden in the plumage. In young owls with still growing plumage further details are distinguishable: - the veil of feathers of the facial disk arranged around the eye forming a funnel-shaped hollow (Fig.1); - the feathers of the facial ruff arranged like scales in dense rows, and marking the posterior outward margin of the owl face; on each side of the head, these feathers form an oval trough-shaped conch-like structure (conches of feather), oriented perpendicular to the optical axis (Fig.1, Fig.3); - the facial ruff receding at its posterior lateral margin, and projecting over the tied-up head plumage at its lateral margin (Fig.3); - the orientation of the feathers of the facial disk and ruff towards a center situated slightly below and behind the eye, i.e. the external ear opening (Fig.2, Fig.3), which is visible when the facial disk is moved slightly anteriorly (Fig.4); in the Barn Owl the ear opening is situated on the left side slightly above the level of the right side.

2. The feathers of the facial ruff grow on a postaureal skin fold; they possess a thick tightly closed vane and a shaft (rachis) which is S-shaped at its tip, and rather sound-reflecting properties. In contrast, the feathers of the facial disk grow dispersed over the face, as well as on a preaural skin fold or flap (operculum); they have a loose bulky and bristly structure without a closed vane, and rather properties of sound-transmission (Fig.6, Fig.7).

3. The conches of feathers of the facial ruff apparently form two paraboloid-shaped reflectors, with the ear opening situated in the focus (Fig. 6, Fig.7), thus considerably improving sound localization. The degree of development of the facial ruff in various species of owls is apparently correlated to habitat and circadian activity: - nocturnal owl species inhabiting denser (wooded) habitats, and/or species feeding on agile prey emmitting high-pitched sounds (e.g. small mammals), have a more prominent facial ruff, and rather make use of their acoustic sense when hunting; - crepuscular or diurnal owl species inhabiting more open habitats, and/or species feeding on smaller less agile and mute prey, have a less developped facial ruff, and rather hunt by sight.

In several owl species the external ears of the the left and right side are bilaterally asymmetrical. The asymmetry may be restrained to the membranous fleshy parts, or else may include the ossified parts of the outer ear in the skull. This bilateral asymmetry may improve sound localization in space, especially in vertical direction (elevation); and it may be advantageous for species that locate ground-dwelling prey acoustically, and hunt from elevated perches.
5. In which way the morphological structures cooperate for sound transmission, especially on the sub-microscopic level, is still largely unknown.

Key words: facial disk, facial ruff, external ear, parabolic reflector, sound localization, Barn Owl, *Tyto alba.*

Dr. Martin Schön, Mohlstrasse 54, D-72074 Tübingen
Artur Gallmayer, Wannweiler Str. 36, D-72138 Kirchentellinsfurt

1. Einleitung

Kennzeichnend für Eulen sind die nach vorne gerichteten Augen und der das Gesicht umfassende 'Schleier' (Burton 1984), der bei der Schleiereule in Ruhehaltung herzförmig zusammengefaltet ist (Bühler 1988). Mit der Ausbildung des 'Gesichtsschleiers' haben Eulen offenbar auch die Fähigkeit zu sehr genauem räumlichem Hören erlangt. Die Schleiereule ist eine der Nachtgreifvogel-Arten, die ihre Beute alleine mit dem Gehör aufspüren und ergreifen kann, ohne auf die Augen angewiesen zu sein (Payne & Drury 1958, Payne 1962, Konishi 1973, vgl. Dice 1945, 1947).
Der 'Schleier' wird durch dicht stehende, kranzförmig um das Gesicht angeordnete Federreihen gebildet. Diese Schleierfedern bilden eine Art von Reflektor, der den von vorne kommenden Schall offenbar gebündelt zum Ohr leitet (Payne 1971, Konishi 1973, Bühler 1988; vgl. Glutz von Blotzheim & Bauer 1980/1994, Bruce 1999, Marks et al. 1999). Dabei sind die schall-empfangenden Strukturen im Kopfgefieder weitgehend verborgen (vgl. Pumphrey 1948); erst nach Entfernung der vorderen Gesichtsfedern werden Einzelheiten sichtbar (vgl. Fotos in Payne 1971, Konishi 1973, Bühler 1988). Allerdings wurde bislang wenig beachtet, daß gerade bei Jungvögeln mit noch wachsendem Gefieder äußere Merkmale des Eulenohres auch ohne Eingriff leicht zu erkennen sind. Im Folgenden soll dies anhand von Fotos veranschaulicht und die ökologische Bedeutung der Sinnesleistungen des Eulengehörs erläutert werden.

2. Methodisches

Die Fotos zeigen Jungvögel aus zwei Bruten von freilebenden Schleiereulen der zentraleuropäischen Subspezies *Tyto alba guttata* (vgl. Glutz von Blotzheim & Bauer 1980/

1994). Das Alter der Jungen wurde anhand von Verhaltensbeobachtungen und Gefiederzustand abgeschätzt (vgl. BUSSMANN 1937, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980/1994). Die Fotos wurden zu Beginn der Aktivitätsphase in der Abenddämmerung, mit Blitzlicht und Makroobjektiv (100 mm) auf Diafilm (100 ASA), aufgenommen.

3. Ergebnisse

Beim fast flüggen Jungvogel im Alter von etwa 45 - 40 Tagen (Abb.1a, Abb.1b) sind die Merkmale des 'Gesichtsschleiers' der Schleiereule deutlich zu sehen:
(1) die flach-trichterförmige *Vertiefung* jeder Gesichtshälfte; mit den Augen an der tiefsten Stelle im scheinbaren Zentrum des Trichters; den auf dieses Zentrum hin strahlenförmig ausgerichteten, locker borstenartigen, zumeist hell-weißen Gesichtsfedern; und den demgegenüber erhabenen Rändern, vor allem zwischen den Augen oberhalb des Schnabels (Abb.1a);
(2) der von schuppenartig übereinanderliegenden Federn gebildete *Rand des 'Schleiers'* als Begrenzung des Eulengesichtes; mit den Federn, die in dichten, gegeneinander versetzten Reihen „auf Lücke" stehen und eine stumpf abgerundete Spitze der dichten Federfahne aufweisen (Abb.1a, Abb.1b);
(3) die Ausrichtung dieser Schleierfedern in jeder der beiden Gesichtshälften auf ein Zentrum in Nähe der Augen hin, leicht erkennbar vor allem am äußeren Rand des Schleiers (Abb.1a, Abb.1b).
Damit läßt sich auch erschließen, welche Gesamtgestalt durch diesen Federkranz entsteht: zwei (halb-)schüsselförmige „Federmuscheln", die annähernd senkrecht ausgerichtet sind zur Kopflängsachse („Hör- und Sehachse", BÜHLER 1988).

An Jungvögeln mit voll entwickeltem zweitem Dunenkleid (Mesoptil) im Alter von etwa 20 - 25 Tagen (Abb.2a, Abb.2b, Abb.2c) sind die Gesichtsfedern noch nicht entfaltet, ihre locker stehenden Kiele platzen eben erst an den Spitzen auf. Das nur mit wenigen Dunen bestandene Gesicht wirkt daher struppig-stachelig, die nackte rosafarbene Haut scheint durch (Abb.2a, Abb.2b). Die hintere Begrenzung des Gesichts wird durch den Flaummantel des Dunenkleides überdeckt (Abb.2a). Im Dunenflaum sind die Schleierfedern verborgen, von denen erst die in dichten Reihen sprießenden Kiele zu sehen sind (Abb.2c).

Nach Entfaltung der Schleierfedern, hier bei etwa 30 - 35 Tage alten Jungvögeln, wird die endgültige *Gestalt* des Schleier-Federwalles, der das Gesicht umgibt, sichtbar (Abb.3a - Abb.3d):
(1) Der ausgebreitete Schleier beider Gesichtshälften weist eine nahezu kreisrunde Form auf und umrandet Augen und Schnabel wie ein Schild; bei angelegtem Gefieder überragt er die Kopf- und Halsoberfläche seitlich und unten (überstehender 'Federschirm' Abb.3a, Abb.1b).

Abb.1 Gesichtsschleier bei einem fast flüggen Jungvogel der Schleiereule *Tyto alba,* etwa 45 - 50 Tage alt: strahlenförmig angeordnete, borstenartige Gesichtsfedern, mit dunklerer Färbung um das Auge und die dahinter verborgenen Reihen von wie Schuppen übereinanderliegenden Schleierfedern, deren Spitzen hervorstehen; Reste des dunigen Jugendkleides (Mesoptil) vor allem auf der Kopfoberseite. 1a. Kopf von schräg-vorne: trichterförmige Einsenkung der Gesichtsfedern. 1b. Kopf von vorne, leicht von oben: getrennte Federmuscheln der Gesichtshälften in der Kopfmitte aneinanderstoßend, deutliche Vertiefung zum Auge hin (linke Gesichtshälfte).

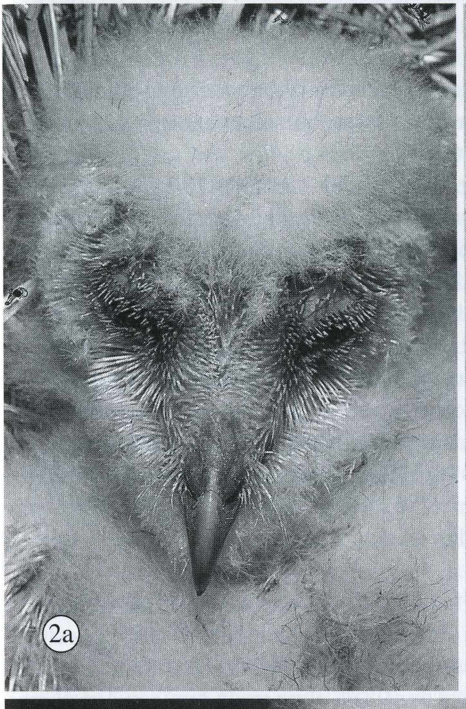
Fig.1 Facial ruff of a nearly fledged young of the Barn Owl *Tyto alba,* about 45 - 50 days old: bristly feathers of the facial disk arranged radially around the eye, and dense rows of feathers of the facial ruff arranged like scales, with only the tips being visible; rests of the downy juvenile plumage (mesoptile), especially on top of the head. 1a. Sligthly oblique front-view: funnel-shaped hollow of the facial disk. 1b. Front-view, sligthly from above: the two separated funnel-shaped conches of the facial ruff touching in the center of the face above the bill.

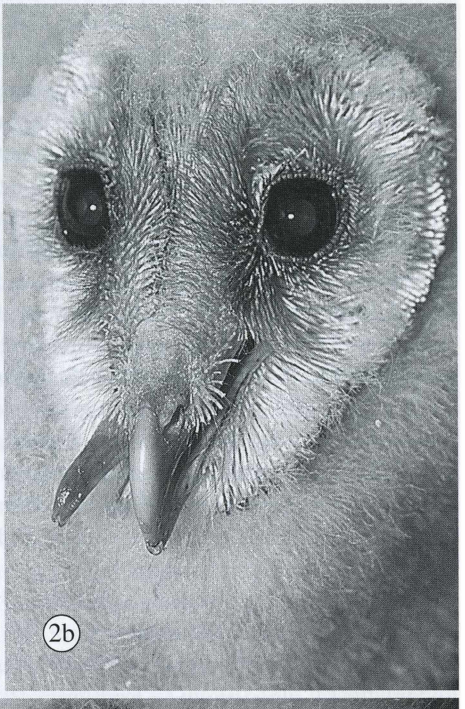
(2) Der Schleier ist auf den Kopfseiten nach hinten *ausgebuchtet,* wobei der am weitesten nach hinten reichende Randabschnitt auf Höhe der Augen und leicht darunter liegt (Abb.3b), und der Schleier in normaler Sitzhaltung der Eule im tiefsten bzw. höchsten Randpunkt (unterhalb des Schnabels bzw. oberhalb der Augen) am weitesten nach vorne zieht (Abb.3b).
(3) Die Randfedern des Schleiers sind nach innen ausgerichtet; die Federfahnen stehen am Schleier-Oberrand flach nach vorne-oben oder völlig waagrecht, am äußeren Hinterrand flach nach außen oder nahezu senkrecht (Abb.3c), am Unterrand schräg

nach vorne-unten und am Innenrand zwischen den Augen steil nach innen (Abb.3a, Abb.1a, Abb.1b). Nach Umriss des Federwalles und Ausrichtung der Federn als Flächenschwerpunkt geschätzt, liegt das *Zentrum* einer jeden der beiden Federmuscheln von vorne gesehen etwas unterhalb des Auges (Abb.3a, Abb.1b), von der Seite gesehen etwas unterhalb und hinter dem Auge (Abb.3b, Abb.3c, Abb.3d). Ähnlich lässt sich dies auch bei noch nicht entfalteten Schleierfedern abschätzen (Abb.2c: annähernd halbkreisförmige Umfassung des Gesichtshinterrandes). Demnach befindet sich die Augenöffnung offenbar etwas oberhalb und vor dem Zentrum der Federmuschel.
(4) Die Federmuscheln der beiden Gesichtshälften gehen unterhalb des Schnabels nahtlos ineinander über (Abb. 3a, Abb. 1a, Abb. 1b; vgl. NORBERG 1977).

Die *äußere Ohröffnung* ist verborgen hinter den lockeren, borstenartigen Gesichtsfedern; sie wird erst sichtbar, wenn die Gesichtsfedern und die davon verdeckte vordere Ohrfalte leicht nach vorne geschoben werden (Abb.4a, Abb.4b). Die äußere Ohröffnung weist eine rundlich-hochovale Form auf (Abb.4c, Abb.4a).
Auf der rechten Kopfseite sitzt die Ohröffnung ungefähr im Zentrum der Federmuschel, nämlich etwas unterhalb-hinter dem Auge (Abb.4a). Dagegen liegt die Ohröffnung auf der linken Seite etwas höher, ungefähr in Verlängerung der Lidschlitz-Achse etwas hinter dem Auge (Abb.4b, angedeutet in Abb.3c). Darin kommt die schwache *Asymmetrie* in der Lage der äußeren Ohröffnung bei der Schleiereule zum Ausdruck (COLLETT 1881, PAYNE & DRURY 1958, KONISHI 1973): das linke vordere Ohrläppchen (vordere Ohrfalte) sitzt um etwa 15° höher als das rechte (PAYNE 1971, vgl. BÜHLER 1988).

Abb.2. Nestling der Schleiereule *Tyto alba* im Alter von etwa 20 - 25 Tagen mit voll entwickeltem Dunenkleid (Mesoptil): Gesichtsfedern noch nicht entfaltet (Kiele aufplatzend) und sprießende Kiele der Schleierfedern (weitgehend im Flaum verborgen). 2a. Kopf von vorne: Grenze des Hornschnabels unterhalb der Nasenschlitze; verhornende Wachshaut um die Nasenöffnungen herum; spärlich befiederte obere Augenlider durchschimmernd (Rain Apterium des oberen Lides, LUCAS & STETTENHEIM 1972), bei Eulen wird beim Lidschlag die Lidspalte durch Herabziehen des oberen Lides verschlossen (STRESEMANN 1927-1934). 2b. Von vorne, Nestling wenige Tage älter: Umriss der praeauralen Ohrfalte (Ohrdeckel) an Federreihen-Grenze am äußeren Rand erkennbar (links vom linken Auge); große bis fast unter das Auge reichende Mundspalte, hornige Zunge mit gespaltener Spitze. 2c. Kopf von der Seite, Flaum vorsichtig zurückgeschoben: Kiele der Schleierfedern den Gesichtshinterrand annähernd halbkreisförmig umfassend.
Fig.2. Nestling of the Barn Owl *Tyto alba*, about 20 - 25 days old, in its downy juvenile plumage (mesoptile): feathers of the facial disk with still unfolded vanes, and feathers of the facial ruff still in growing quills, hidden in downy plumage. 2a. Head in front-view: margin of the horny sheath of the bill visible below nasal openings; horny cere covering the skin around the external nasal openings still developping; upper eye-lid rather naked (apterium, LUCAS & STETTENHEIM 1972), in owls the eye is closed by lowering the upper eye-lid (STRESEMANN 1927). 2b. Front-view, slightly older nestling: outline of preaural flap visible, lateral margin with a row of growing feathers (left of the left eye); large mouth slit reaching nearly to the eyes; horny tongue, split at its tip. 2c. Head in lateral view, downy plumage cautiously pushed back: pins of feathers of the facial ruff growing nearly in a semi-circle at the posterior margin of the owl's face.


2a


2b

2c

4. Diskussion

4.1 Aufbau des Schleiers

Der hintere äußere Rand des Eulengesichtes wird nur vordergründig durch die auslaufenden Spitzen der strahlenförmig angeordneten, borstenartigen Gesichtsfedern ('facial disk') bestimmt. Die Begrenzung nach hinten wird vor allem durch die Schleierfedern ('facial ruff'), deren Spitzen unter den Gesichtsfedern hervorragen, gebildet (NITZSCH 1840, NORBERG 1977). Der Federwall der Schleierfedern ist auch bei Jungvögeln anderer Eulen-Arten relativ leicht zu erkennen (eig.Beob.), kann aber aus der Nähe selbst bei Altvögeln bemerkt werden (Waldkauz *Strix aluco*: Abb.5a, Abb.5b; Rauhfußkauz *Aegolius funereus:* NORBERG 1978: pl.1, pl.2).
Bei zahlreichen Eulen-Arten sind die Spitzen dieser äußeren Schleierfedern dunkler gefärbt als die oberflächlichen Gesichtsfedern (KÜHNE & LEWIS 1985, für *T. alba:* BÜHLER 1988). Dadurch erscheint das Gesicht kontrastreich eingerahmt, was als Zeichnungsmuster innerartlich bedeutsam sein kann (für Gesichtszeichnung der Jungvögel, vgl. GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980/1994 Abb.68). Umgekehrt sind die tieferliegenden, verdeckten Schleierfedern oft heller gefärbt, z.B. weißlich bei der Schleiereule (Abb.3a, Abb.3b: innerste Federreihen des Schleiers).

Auch die Struktur der Schleierfedern ('facial ruff') unterscheidet sich stark von der der sie verdeckenden Gesichtsfedern. Die Federn des Schleier-Federwalles besitzen eine schmale, vor allem an der Spitze fest geschlossene Fahne mit dichtstehenden Federästen (*T. alba:* bis zu 12 Rami/mm, BÜHLER 1988), ohne einen dunigen Anteil, und einen relativ dicken Kiel mit auffallend fester Spule. Dabei ist die Fahne der längeren hinteren Schleierfedern spitzenwärts S-förmig nach oben gebogen, wodurch der „geschwungene" Rand der Schleier-Federmuscheln entsteht (NITZSCH 1840, p.100: „der Schleier ... besteht bei allen Eulen aus mehreren Reihen starker, ... sehr gekrümmter Konturfedern"). Die Schleierfedern der inneren vorderen Reihen sind oft kürzer und nur einfach gewölbt. Demgegenüber sind die Gesichtsfedern ('facial disk') lockersperrigästig und ohne geschlossene Fahnenfläche; die Federn borstenartig durch ihre geraden, starren Äste (Rami) (für Einzelarten: PAYNE 1971, BÜHLER 1988; NORBERG 1978; CLARK & STANLEY 1976, FREYE 1953, ILJITSCHEW 1974, vgl. NITZSCH 1840, STELLBOGEN 1930).

Die Schleierfedern sitzen auf einer Hautfalte hinter der äußeren Ohröffnung (postaurale Falte), die sich ein wenig hinter der Augenhöhle im Bereich der breitesten Stelle des Schädels befindet (Abb.6) und einen wulstartig verdickten Rand besitzt. Die postaurale Hautfalte setzt sich nach oben und unten fort und „umrundet" die Augenhöhle in einigem Abstand (Abb.7, vgl. Abb.6). Dagegen stehen die borstenartigen Gesichtsfedern verteilt über das Gesicht (Abb.2) als auch auf einer Hautfalte vor der äußeren Ohröffnung, dem 'Ohrdeckel' (praeaurale Falte oder praeaurales Läppchen, Abb.2b). Zwischen beiden Hautfalten liegt, abgedeckt von der

praeauralen Falte, die äußere Ohröffnung (Abb.6, Abb.7). Bei deutlich ausgeprägtem Schleier sind die postaurale Hautfalte und zumeist auch die praeaurale Hautfalte stärker ausgebildet als bei weniger auffälligem Schleier. So weist die Schleiereule mit deutlichem Schleier eine deutliche postaurale Falte und ein großes praeaurales Läppchen auf; der Steinkauz *Athene noctua* mit undeutlichem Schleier lediglich einen die Ohröffnung umgebenden Randwulst (zusammenfassend nach: COLLETT 1881, FREYE 1952/53, KELSO 1940, KONISHI 1973, NITZSCH 1840, NORBERG 1977, 1978, PYCRAFT 1898, 1903a, 1903b, SCHÖNN et al. 1991, SHUFELDT 1901, STELLBOGEN 1930, TIEDEMANN 1810, VOOUS 1964).
Bei deutlich entwickeltem Schleier gehen die Federmuscheln der beiden Gesichtshälften unterhalb des Schnabels nahtlos ineinander über und stoßen zwischen den Augen unmittelbar aneinander (z.B. bei der Schleiereule: Abb.1, Abb.3, Abb.7); bei nur schwach entwickeltem Schleier sind die Federmuscheln beider Kopfseiten durch eine breite Stirn- bzw. Kinnbefiederung oberhalb bzw. unterhalb des Schnabels voneinander getrennt (NORBERG 1977).
Beim lebenden Vogel sind die Hautfalten mitsamt der äußeren Ohröffnung in der Haut gegenüber der Schädeloberfläche leicht vor- und zurückschiebbar und können offenbar von der Eule durch Muskeln bewegt werden; bei der aufmerksamen Eule sind die Ohrfalten nach vorne gezogen (NORBERG 1978, vgl. STELLBOGEN 1930). Die praeaurale Hautfalte kann dann im hinteren Bereich der Augenhöhle über dem Skleroticalring des Augapfels zu liegen kommen (vor den Processus postorbitalis; bei *Strix aluco.* STELLBOGEN 1930, *Bubo virginianus.* LUCAS & STETTENHEIM 1972, *Aegolius funereus.* NORBERG 1978). Eine Auf- oder Abwärtsverschiebung der Hautfalten scheint nicht vorzukommen (vgl. BÜHLER 1988). Im Unterschied dazu ist die äußere Ohröffnung am Schädel ortsfest. Dieses äußere Ende des Gehörganges am Schädel liegt im Bereich zwischen dem Hinteraugenfortsatz (Processus postorbitalis) und den hinteren seitlichen Schädel-Vorwölbungen (Squamoso-Occipital-Flügel = Processus paroccipitalis = Cartilago metotica; vgl. STELLBOGEN 1930, NORBERG 1978; hier Abb.7).

4.2 Zur Funktion des Schleiers

Die Schleierfedern einer Eule bilden in ihrer Gesamtheit zwei seitlich weit abstehende hohlwannenförmige, nach vorne gerichtete „Federmuscheln", mit der Ohröffnung als Zentrum in jeder Gesichtshälfte (z.B. STELLBOGEN 1930, NORBERG 1977, BÜHLER 1988, besonders auffällig bei *T. alba:* „feathers ... form a hollow around the ear", PYCRAFT 1898, vgl. Abb. 6). Die empfindlichen Schallempfänger-Strukturen sind aber im Kopf-Hals-Gefieder verborgen, wodurch sie besser vor Beschädigung oder Verschmutzung geschützt sind und der Luftwiderstand beim fliegenden Vogel verringert ist (SCHWARTZKOPFF 1955, BÜHLER 1988). So hält die lockere Schicht der borstenartigen Gesichtsfedern Schmutz vor den dahinterliegenden Federmuscheln ab und kann gleichzeitig beim Flug entstehende, störende Eigengeräusche verringern helfen (PUMPHREY 1948).

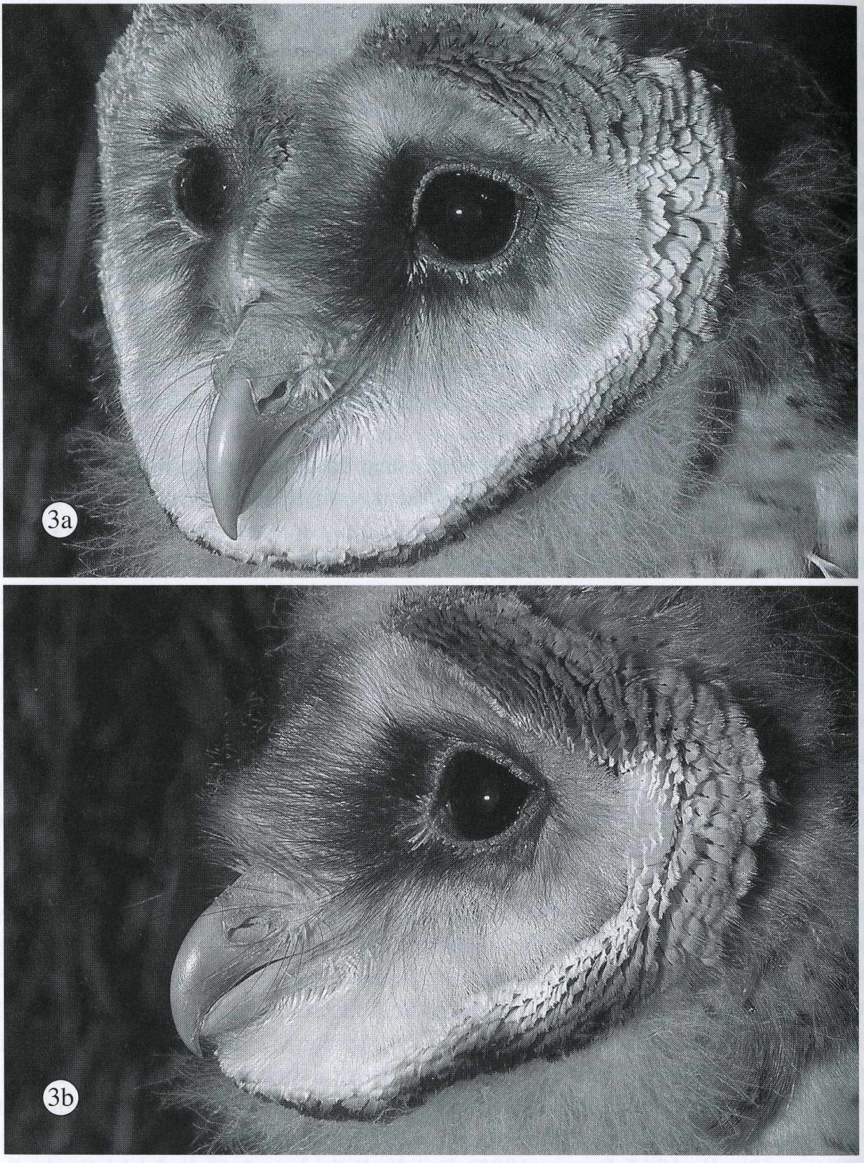


Abb.3. Junge Schleiereule *Tyto alba* im Alter von etwa 32 - 35 Tagen mit aufgestelltem Schleier am Hinterrand des Gesichtes: Fahnen der Schleierfedern voll entfaltet, in mehreren Reihen wie Schuppen übereinander stehend. Für weitere sichtbare Einzelheiten, s. Text bei Abb.1, Abb.2. Abb.3a, 3b, 3c: gleicher Nestling, Abb.3d: anderer. 3a. Kopf von schräg-vorne. 3b. Kopf von der Seite, etwas von vorne. 3c. Kopf genau von der rechten Seite. 3d. Kopf genau von der linken Seite.

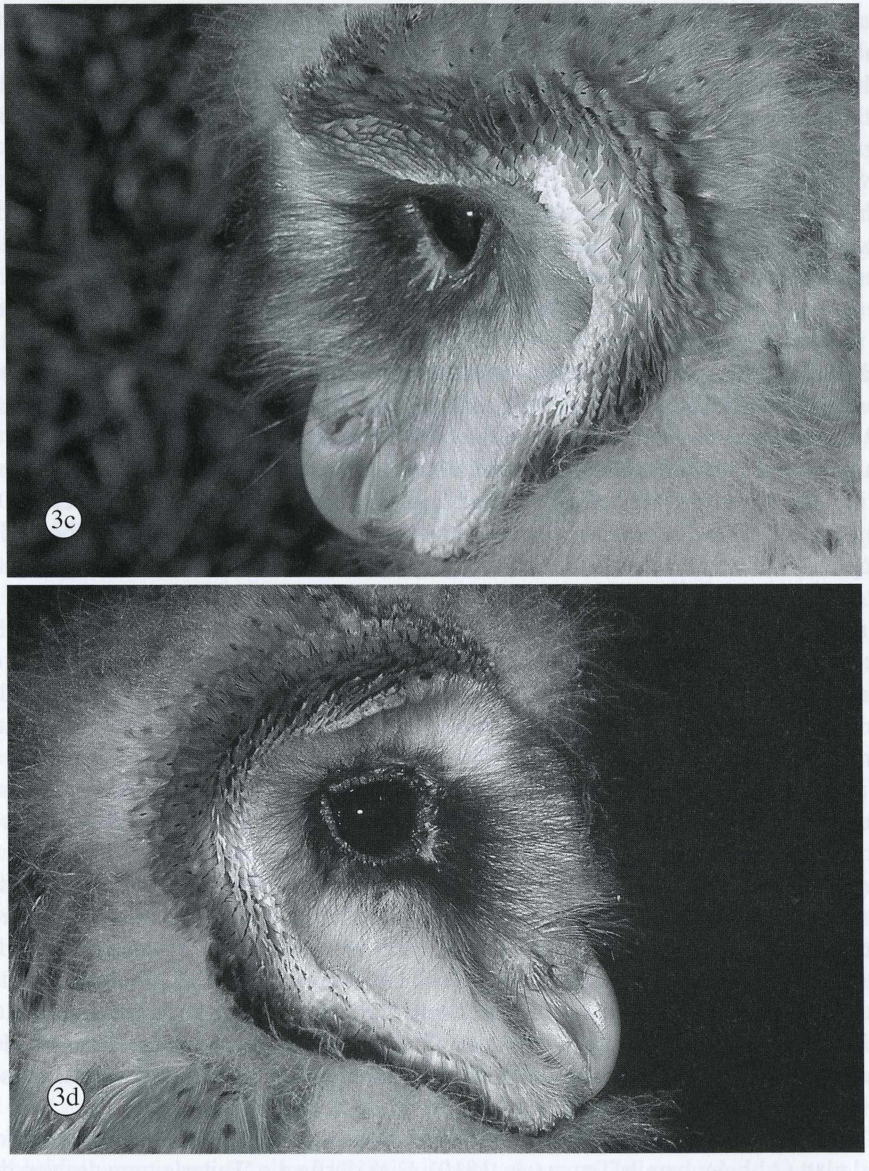


Fig.3. Nestling of the Barn Owl *Tyto alba,* about 32 - 35 days old, with the facial ruff at the posterior margin of the owl's face: vanes now fully spread, feathers arranged in several staggered rows. For further discernible details, see text to Fig.1, Fig.2. Same nestling in Fig.3a, 3b, 3c; different one in Fig.3d. 3a. Oblique front-view. 3b. Slightly oblique lateral view. 3c. Strictly lateral view of the left side. 3d. Strictly lateral view of the right side.

Nach älterer Auffassung sollen Ohrdeckel und Federmuscheln den von vorne auftreffenden Schall nach Art eines Trichters oder „Hörrohres" sammeln und zur äußeren Ohröffnung hinleiten (z.B TIEDEMANN 1810 „offenbar zum Auffangen der Schallstrahlen"; HENNICKE 1889, PYCRAFT 1898, STRESEMANN 1927, STELLBOGEN 1930, BOAS 1934, BÖKER 1937, FREYE 1952/53, SCHWARTZKOPFF 1955, ILYICHEV 1960, ILYICHEV & IZVEKOVA 1961).

Eine genauere Betrachtung zeigt weitere besondere Merkmale des Schleiers, so die konkave Hohlform und eine relativ glatte, dichte Oberfläche der dicht stehenden Federreihen („hexagonal dichteste Packung" der Spulen, PAYNE 1971). Deshalb wird neuerdings vermutet, dass die Schleier-Federmuscheln akustische Reflektoren mit Paraboloidform darstellen, in deren Brennpunkt - vor der schallreflektierenden gekrümmten Fläche und zu ihr hin nach "hinten" gewandt - die äußere Ohröffnung mit dem praeauralen Läppchen sitzt (für *T. alba:* PAYNE 1971, BÜHLER 1988; ähnlich: KONISHI 1973, KÜHNE & LEWIS 1985, allgemein: „fokussierender Schallreflektor", GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980/1994). Technische Entsprechungen sind der Radarschirm mit Mikrophon oder die Parabolantenne zum Fernsehempfang („Satellitenschüssel"). Die beiden Reflektor-Federmuscheln stehen dabei etwa senkrecht zur Mittelebene des Kopfes und sind damit beide in Blickrichtung (optische Achse) nach vorne ausgerichtet (PAYNE 1971, BÜHLER 1988; NORBERG 1978).

Eine schallverstärkende Wirkung der Federmuscheln ist abhängig von der Größe der Reflektoren sowie der Schallfrequenz und daher vor allem für höhere Töne zu erwarten (Schallwellenlänge so groß oder kleiner wie der Schleier-Durchmesser). Von der Schleiereule werden so Töne über 4 kHz lauter wahrgenommen, wobei eine Verstärkung um bis zu 10 dB erzielt werden kann (KONISHI 1973, KNUDSEN 1980).

Wiederum ergibt eine genauere Betrachtung beim Blick von der Seite, dass dieser Parabol-Reflektor am äußeren Rand des Kopfes nach hinten ausgebuchtet ist (*Tyto:* Abb.3c, Abb.3d, Abb.4, vgl. BÜHLER 1988: Abb.2; *Aegolius.* NORBERG 1978: pl.1, pl.2; angedeutet bei *Strix:* Abb.5b). Die Paraboloidhohlform scheint daher jeweils auf der Außenseite unvollständig zu sein. Die reine Paraboloidform ist offenbar abgewandelt: die hochovale Form der Federmuscheln wie die Ausbuchtung an der Seite verletzen die Rotationssymmetrie. Die Ausbuchtung des Federschirmes am Außenrand könnte das Auffangen von Schall, der von der Seite auftrifft, erleichtern und damit den Winkelbereich, aus dem Schall ohne zusätzliche Kopfdrehung wahrgenommen werden kann, erweitern. Denn durch die Vorwärtsausrichtung der Reflektoren ist dieser Winkelbereich stark eingeengt.

Die praeaurale Hautfalte ist auf ihrer der Ohröffnung zugewandten Rückseite unbefiedert und glatt (Abb.4c; bereits TIEDEMANN 1810). Dies dürfte die Weiterleitung des von der dahinterliegenden Federmuschel nach vorne reflektierten Schalles zur Ohröffnung hin erleichtern.

Im Modell des Schleiers als Reflektor werden auch die Unterschiede in der Feinstruktur der Federn verständlich. Die Federn vor dem Ohr, die Gesichtsfedern ('facial disk'), sind lockerästig und ohne geschlossene Fahne und damit möglichst schalldurchlässig gebaut ('Gitterfeder'). Dagegen weisen die Federn hinter dem Ohr, die dichtstehenden Schleierfedern ('facial ruff'), eine glatte feste Fahne und damit eher schallreflektierende Eigenschaften auf ('Reflektorfeder', BÜHLER 1988; vgl. PAYNE 1971, NORBERG 1978, s. 4 1). Ähnliche Unterschiede zwischen den vor bzw. hinter der Ohröffnung stehenden Federn finden sich - in zumeist schwächerer Ausprägung - auch bei anderen Vogel-Gruppen (TIEDEMANN 1810, STRESEMANN 1927-1934, SCHWARTZKOPFF 1955, 1973, ILYICHEV 1960, DEMENTIEW & ILJITSCHEW 1963, KÜHNE & LEWIS 1985).

Durch die Federmuscheln des Gesichtsschleiers von Eulen wird demnach eine Verbesserung des R i c h t u n g s h ö r e n s , d.h. der akustischen Ortung einer Schallquelle, erreicht. Beim Hören mit beiden Ohren (binaurales Hören) kann durch Vergleich der beiden empfangenen Signale die Ortungsgenauigkeit noch erhöht werden. Eulen können so zwei leise Schallsignale, die Richtungsunterschiede von nur (1°-) 2° - 4° (-5°) aufweisen, noch getrennt wahrnehmen (Nachweise für 5 Arten der Gattungen *Aegolius, Asio, Bubo, Tyto,* NORBERG 1968, zusammenfassend KLUMP 2000). Dabei kann sich der Vergleich eines in beiden Ohren getrennt empfangenen Schallsignales beziehen auf Unterschiede: in der Ankunftszeit, der Intensität, in der Phase und im Frequenzspektrum des Schallsignales (vgl. KÜHNE & LEWIS 1985). So dürfte die Schleiereule für die Ortung in der Waagrechten vor allem Zeit- und Phasenunterschiede und in der Senkrechten vor allem Intensitätsunterschiede im Frequenzspektrum zwischen beiden Ohren nutzen, die Ortung wird genauer bei Signalen mit breitem Frequenzspektrum (z.B. Raschelgeräusche 5 - 9 kHz; KONISHI 1973, 1992, KNUDSEN & KONISHI 1979, KNUDSEN 1980). Die Schleiereule ist noch empfindlich für Zeitunterschiede von nur 0,02 ms (MOISEFF & KONISHI 1981).
Von Bedeutung für das Richtungshören ist auch die direkte schalleitende Verbindung zwischen beiden Ohren über Hohlräume in den Schädelknochen (akustische Kopplung der Ohren durch den „interaural pathway"). Durch Überlagerung des direkt empfangenen Schallsignales mit dem vom anderen Ohr über die Knochen verzögert-gedämpft ankommenden Signal kann hier ein Vergleich im Innenohr erfolgen (Druckunterschiedsmessung; DOOLING 1982, KÜHNE & LEWIS 1985). Damit dürfte in Zusammenhang stehen, daß eine Eule mit einseitig verstopfter Ohröffnung offenbar weiterhin zur Ortung in der Lage ist und nur eine gerichtete Abweichung beim Richtungshören zeigt, die mit der Asymmetrie der Ohren (s.u.) erklärbar ist (KNUDSEN & KONISHI 1979). Die Schlußfolgerung von BÜHLER (1988) erscheint daher nicht zwingend, wonach bei einseitig verstopftem Ohr der Ortungsfehler in allen Richtungen gleichmäßig zunehmen sollte. Denn ein beidohriges Hören müsste in beschränktem Maße selbst dann noch möglich sein, da der Schall auch über den Schädel von innen her zum von außen verstopften Ohr gelangen kann.

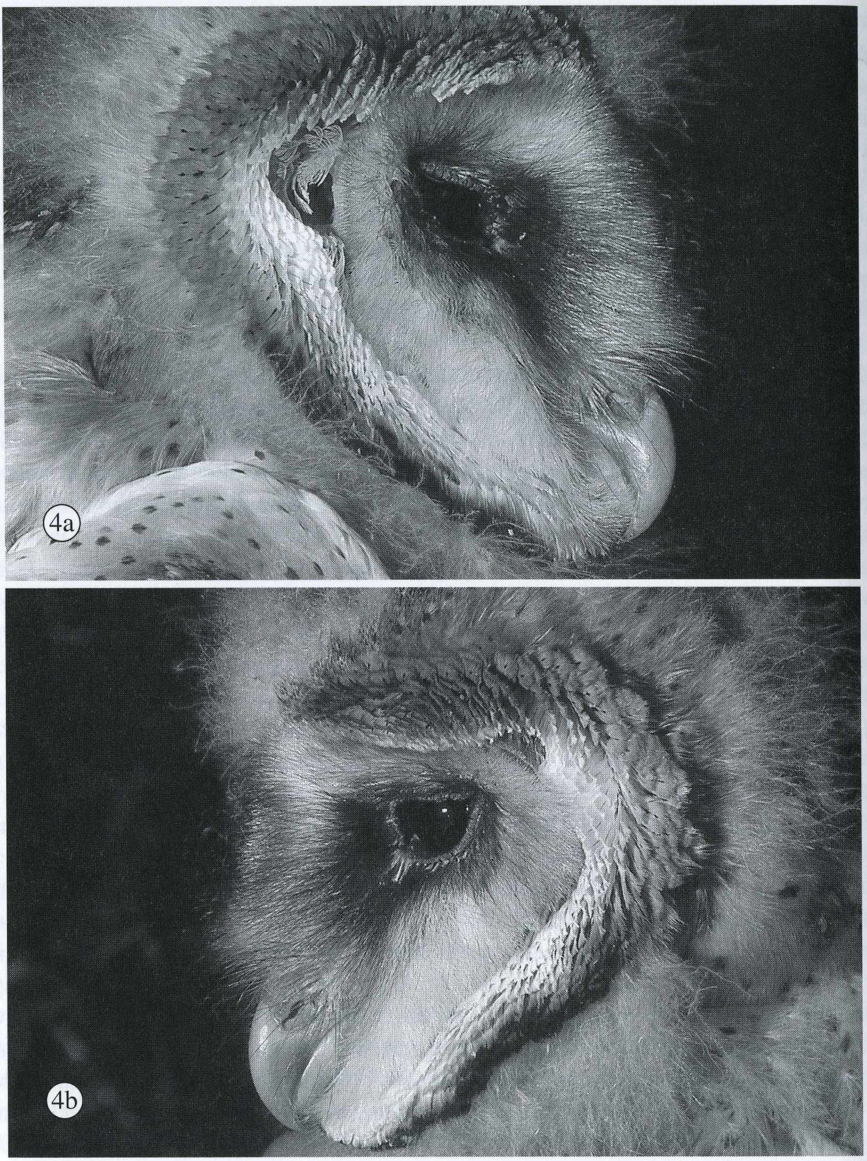


Abb.4 Äußere Ohröffnung bei jungen, etwa 32 - 35 Tage alten Schleiereulen *Tyto alba,* Gesichtsfedern und vordere praeaurale Ohrfalte leicht nach vorne geschoben. 4a. Rechte Gesichtshälfte von der Seite, gleiche Position wie Abb.3d. 4b. Linke Gesichtshälfte von der Seite, gleiche Position wie Abb.3c: Ohröffnung im Bereich des „Federloches" hinter-oberhalb des Auges, Rand der vorderen Ohrfalte sichtbar. 4c. Ausschnitt von der rechten Seite: Rückseite der vorderen Ohrfalte unbefiedert; um die äußere Ohröffnung nur wenige schirmförmige, wenigästige Federchen stehend.

Fig.4 External ear opening of nestlings of the Barn Owl *Tyto alba,* about 32 - 35 days old, with feathers of the facial disk and preaural flap slightly moved anteriorly. 4a. Lateral view of the right side, same position as in Fig.3d. 4b. Lateral view of the left side, same position as in Fig.3c. 4c. Detail in lateral view posterior side of the preaural flap without feathers; few umbrella-shaped feathers with few rami each surrounding the ear opening.

Vergleicht man die unterschiedliche Ausbildung des Schleiers und der äußeren Gehörstrukturen bei verschiedenen Eulenarten läßt sich ein Zusammenhang zwischen Morphologie und Ökologie ableiten: die Bedeutung von Hör- bzw. Sehsinn beim Nahrungserwerb steht offenbar in Beziehung zu Lebensraum und Hauptaktivitätszeit. Bei Arten, die in dunkleren, dichteren (Wald-) Lebensräumen vorkommen und/oder nacht- bzw. dunkelaktiv sind, sind Schleier und äußere Gehörstrukturen meist deutlicher ausgebildet (z.B. große Käuze *Strix*); Arten in helleren, offeneren Lebensräumen und/oder vorwiegend dämmerungs- oder tagaktive Arten, besitzen meist einen weniger ausgeprägten Schleier und schwächer ausgebildete äußere Gehörstrukturen (z.B. Sperlingskäuze *Glaucidium*). Eulenarten, die sich vor allem von rasch beweglichen Beutetieren ernähren, welche häufig hohe Laute ausstoßen oder raschelnde Geräusche verursachen (wie Mäuse und andere Kleinsäuger), weisen meist deutlich ausgeprägte Schleier-Strukturen auf und jagen ihre Beute vorwiegend nach Gehör, z.B. die oft im Flug jagende Schleiereule; Arten, die vor allem kleine, sich eher langsam fortbewegende (und zumeist stumme ?) Beutetiere (wie Insekten oder Wirbellose) aufnehmen, besitzen

einen schwächer ausgebildeten Schleier und jagen ihre Beute vorwiegend nach Sicht, z.B. der häufig zu Fuß jagende Steinkauz. (Zusammenfassend nach: BRUCE 1999, MARKS et al. 1999, VOOUS 1964, BURTON 1984, FREYE 1952/53, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980/1994, KAUP 1862, NITZSCH 1840, PYCRAFT 1898, SCHÖNN 1978, SCHÖNN et al. 1991, SHUFELDT 1889, STELLBOGEN 1930). Auch für die wenigen Arten von Taggreifvögeln mit einem solchen 'Gesichtsschleier', - Weihen *Circus* und Waldfalken *Micrastur* - dürfte ein ähnlicher Zusammenhang gelten. Weihen erbeuten Kleinsäuger und Kleinvögel in bodennahem Bewuchs und nehmen dabei das Gehör zuhilfe. Weihen besitzen „Federmuscheln" und Strukturen des äußeren Ohres, die dem Schleier und äußeren Ohr von Eulen ähneln (CHANDLER 1914, DEMENTIEW & ILJITSCHEW 1963, ILJITSCHEW 1974, CLARK & STANLEY 1976, RICE 1982). Waldfalken jagen offenbar in der Dämmerung in bodennahen Schichten von meist tropischen Wäldern (FRIEDMANN 1950, BROWN 1976/1979, MEYER DE SCHAUENSEE & PHELPS 1978).

Eine bei Wirbeltieren außergewöhnliche Besonderheit stellt die Links-Rechts-Asymmetrie des äußeren Ohres bei manchen Eulenarten dar, mit unterschiedlicher Größe, Form und Lage der äußeren Ohröffnungen auf linker und rechter Seite (vgl. Abb.4a, Abb.4b). Die Asymmetrie kann sich auf die häutigen fleischigen Teile des äußeren Ohres beschränken (Schleiereulen *Tyto, Phodilus,* Ohreulen *Asio, Pseudoscops,* Uhus *Bubo,* meiste große Käuze *Strix*, *Ciccaba*) oder selbst die knöchernen Bereiche des äußeren Ohres am Schädel miteinschließen (Squamoso-Occipital-Flügel = Processus paroccipitalis; bei Rauhfuß- *Aegolius funereus,* Sägekauz *A. acadicus,* Habichts- *Strix uralensis,* Bartkauz *S. nebulosa*) (zusammenfassend nach: NORBERG 1977, 1978; COLLETT 1871, 1881, FREYE 1953, KAUP 1862, KONISHI 1973, PAYNE 1971, PYCRAFT 1903b, SHUFELDT 1901, VOOUS 1964; vgl. SCHWARTZKOPFF 1973, KÜHNE & LEWIS 1985). Auch bei diesen Arten mit asymmetrischem äußerem Ohr sind allerdings Mittel- und Innenohr ebenso wie der Schleier-Umriss immer symmetrisch ausgebildet (COLLETT 1881, NORBERG 1978). Diese Asymmetrie des äußeren Ohres dürfte zur Verbesserung des Richtungshörens im dreidimensionalen Raum, insbesondere in der Senkrechten (Vertikale, elevation), beitragen (STRESEMANN 1927, PUMPHREY 1948). Denn bei den bilateralsymmetrischen Wirbeltieren gibt es zwar ein linkes und ein rechtes Ohr, aber kein oberes und unteres. Daher können beim Hören zwar geringe Richtungsunterschiede nach der Seite hin in waagrechter Ebene (Horizontale, Azimut) wahrgenommen werden, aber eine entsprechende Feinortung von Richtungsunterschieden in der Höhe (Senkrechte) ist so nicht möglich. Eine Ausnahme hierbei stellen die Eulen-Arten mit asymmetrischen äußerem Ohr dar (z.B. Schleiereule: linke Ohröffnung höher als rechte; s. 3). Bei genau bilateralsymmetrischer Anordnung der schallempfangenden Strukturen ist für eine Eule, die von einer erhöhten Warte aus ein Beutetier am Boden im Blickfeld schräg vor sich auszumachen versucht, bei der Ortung eines Punktes am Boden der *Schätzfehler* nach links und rechts in der Waagrechten gleich groß, allerdings von einem Punkt aus auf die Eule zu kleiner als von ihr weg, d.h. in einer senkrechten Ebene

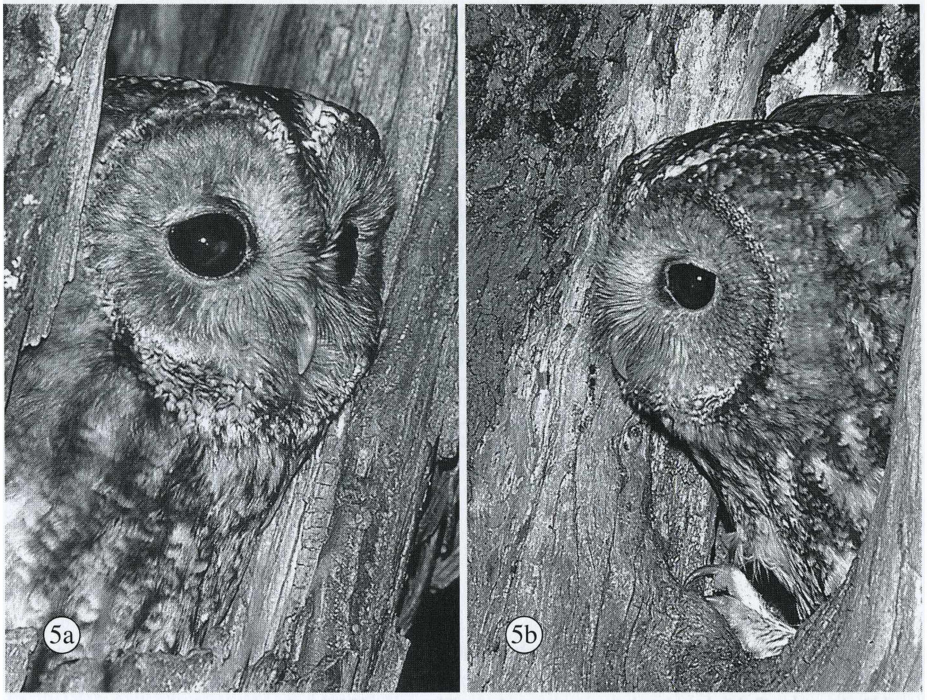


Abb.5. Gesichtsschleier beim Waldkauz *Strix aluco.* 5a. Altvogel: mehrere Reihen von Schleierfedern am unteren Rand der Gesichtsmaske sichtbar. 5b. Altvogel: „gekräuselter" Hinterrand der Gesichtsmaske aus Schleierfedern bestehend.
Fig.5. Facial ruff of the Tawny Owl *Strix aluco.* 5a. Adult bird: several rows of feathers of the facial ruff visible at lower margin of facial mask. 5b. Adult bird: feathers of the facial ruff forming the apparently „ruffled" posterior margin of the facial mask.

des Blickfeldes nach unten kleiner als nach oben (NORBERG 1977). Durch die Asymmetrie in der Höhe sind linkes und rechtes Ohr für Schall, der von einem Punkt genau in Mitte des Gesichtsfeldes ausgeht, auch in der Senkrechten unterschiedlich empfindlich (Nachweise für *Aegolius.* NORBERG 1968, 1978; *Tyto:* PAYNE 1971, KONISHI 1973, *Asio.* SCHWARTZKOPFF 1962, ILJITSCHEW 1974); die Eule kann dies zur genaueren Abschätzung der Entfernung von Punkten „schräg vor sich" nutzen (vgl. KNUDSEN 1980). Auch durch die vor allem von Jungeulen bekannten drehend-pendelnden Peilbewegungen des Kopfes (*T. alba*: "bei scheibenförmig vorgespreiztem Schleier ... seitliche Pendelbewegungen", W SCHERZINGER in: GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980/1994 259) werden Augen wie Ohren in der Senkrechten in unterschiedlicher Höhe ausgerichtet.

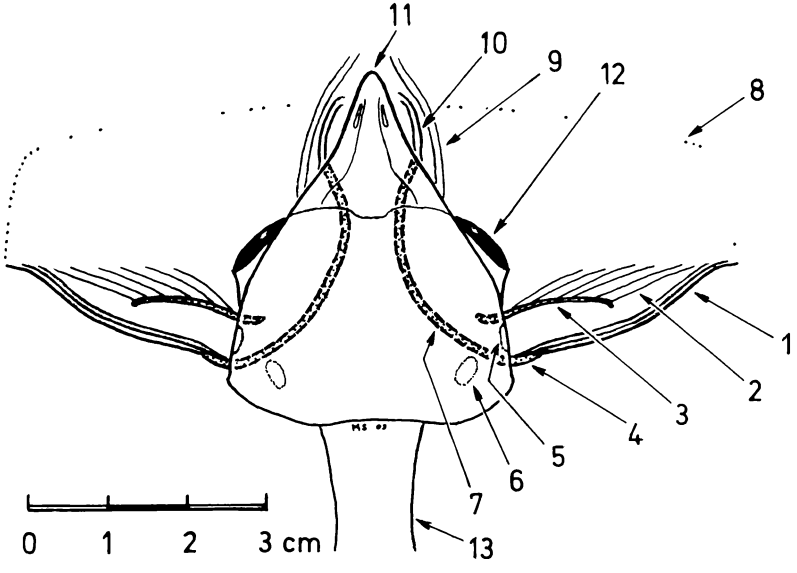


Abb.6. Halbschematischer Blick von oben auf den Kopf einer Schleiereule mit Schleier und Schädel in natürlicher Haltung der aufrecht sitzenden Eule; zusätzlich eingezeichnet: Hautfalten und Federn des Schleiers in einer waagerechten Ebene auf Höhe der Augen.
1 Schleierfedern (äußerer Teil), 2 äußere Gesichtsfedern, 3 vordere praeaurale Hautfalte (Ohrdeckel), 4 hintere postaurale Hautfalte, 5 äußere Ohröffnung, 6 Trommelfell (im Schädelinnern), 7 Fortsetzung der postauralen Hautfalte (Ansatzstelle) auf der Schädeloberseite (gestrichelt), 8 Umriss des Gesichtsschleiers (Spitzen der längsten Schleierfedern) nach unten und unterhalb des Schnabels (punktiert), 9 innere Gesichtsfedern (Zügelbefiederung), 10 innere Schleierfedern, 11 Oberschnabel, 12 Augapfel mit Ring aus knöchernen Plättchen (Sklerotikalring), 13 Hals (Umriss mit Muskeln und Haut). Kombiniert nach DEMENTIEW & ILJITSCHEW 1963 Abb.5, D. MEINERTZHAGEN in PYCRAFT 1898: pl.29, NITZSCH 1840: Tf.II/10, SCHWARTZKOPFF 1962: Abb.5, sowie nach Photos und Präparaten.
Fig.6. Schematic top-view of the head of a Barn Owl, with the facial ruff and the skull, approximately in natural position of the owl sitting in an up-right stance; with skin folds (flaps) and feathers of the facial ruff drawn in a horizontal plane at the level of the eyes.
1 feathers of the facial ruff (outer part), 2 feathers of the outer part of the facial disk, 3 preaural flap (operculum), 4 postaural fold, 5 external ear opening (external acoustic opening), 6 eardrum (tympanic membrane), 7 continuation of the postaural fold on top of the skull (base of fold) (dashed line), 8 outline of the facial ruff (tips of the longest feathers) below the bill (dotted line), 9 feathers of the inner part of the facial disk (lore feathers), 10 feathers of the inner part of the facial ruff, 11 upper bill (upper maxilla), 12 eye-ball with ossified sclerotical ring, 13 neck (outline with muscles and skin). Combined after drawings in DEMENTIEW & ILJITSCHEW 1963, D. MEINERTZHAGEN in PYCRAFT 1898, NITZSCH 1840, SCHWARTZKOPFF 1962, and after photos and museum specimen.

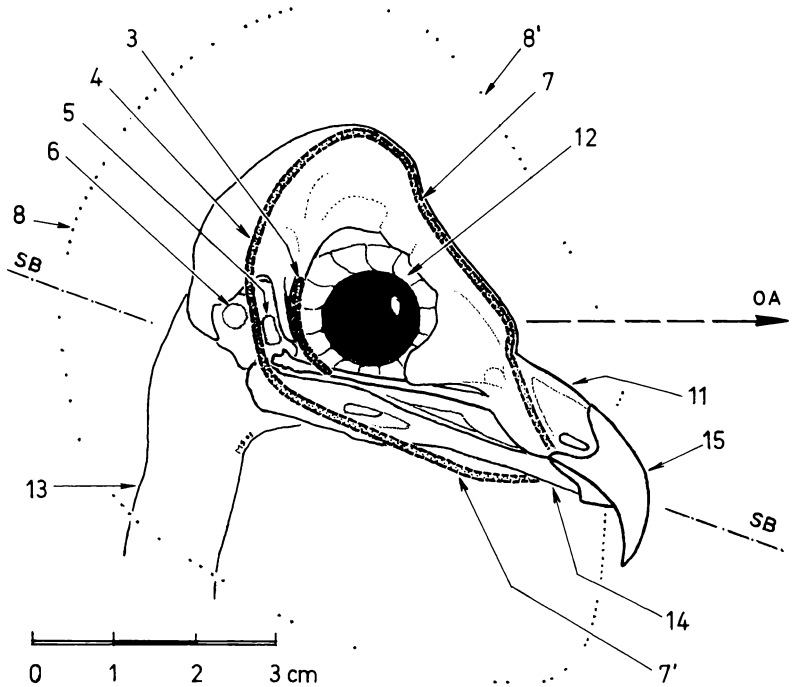


Abb.7 Halbschematische Seitenansicht einer Schleiereule: Kopfbereich mit Schleier und Schädel in natürlicher Haltung der aufrecht sitzenden Eule; zusätzlich eingezeichnet: Hautfalten und Schleier. Kopf etwas weniger nach vorne geneigt wie in Abb.6.
OA Seh- und Hörachse (optische Achse), SB Ebene von Schädelbasis und Gaumendach; 3 praeaurale Hautfalte: Ansatzstelle auf dem Schädel, 4 postaurale Hautfalte: Ansatzstelle auf dem Schädel, 7' Fortsetzung der postauralen Hautfalte (Ansatzstelle) nach unten hin auf Unterkiefer und Kehle (gestrichelt), 8 Umriss des Gesichtsschleiers: voll ausgebreitet nach der Seite, 8' Umriss des Schleiers in der Gesichtsmitte zwischen den Augen, 14 Unterschnabel, 15 Hornschnabel-Scheide; übrige Bezeichnungen wie Abb.6. Kombiniert nach NORBERG 1978: Fig.29-31, PAYNE & DRURY 1958, D. MEINERTZHAGEN in PYCRAFT 1898: pl.29, PYCRAFT 1903 pl.28/4, pl.29/2, sowie nach Photos und Präparaten.

Fig.7 Schematic lateral view of the head of a Barn Owl, with the facial ruff and the skull, approximately in natural position of the owl sitting in an up-right stance; with skin folds (flaps) and facial ruff. Head slightly less inclined than in Fig.6.
OA optical and acoustical axis, SB plane of base of skull and palate; 3 preaural flap: base on the skull, 4 postaural fold: base on the skull, 7' continuation of the postaural fold to the bottom on lower bill (mandible) and throat (dashed line), 8 outline of the facial ruff at the lateral margin, fully spread to the side (dotted line), 8' outline of the facial ruff on the median side between the eyes (dotted line), 14 lower bill (mandible), 15 horny sheath of bill; further notation as in Fig.6. Combined after drawings in NORBERG 1978, PAYNE & DRURY 1958, D. MEINERTZHAGEN in PYCRAFT 1898: pl.29, PYCRAFT 1903, and after photos and museum specimen.

Eine starke Ausbildung des Schleiers in Verbindung mit einer ausgeprägten Asymmetrie des äußeren Ohres könnte demnach eine vorteilhafte Anpassung sein bei überwiegend nachtaktiven Eulenarten, die in eher dunklen dichten Lebensräumen vorkommen und vorwiegend versteckt bodenlebende Beutetiere von erhöhten Warten aus aufspüren, z.B. dem Rauhfußkauz (vgl. NORBERG 1977).
Die Genauigkeit des Richtungshörens hängt auch von der Lautstärke-Empfindlichkeit des Gehörs ab. Diese Empfindlichkeit wird wiederum nicht nur physiologisch, sondern ebenso ökologisch durch die geringste Lautstärke der dauernd vorhandenen Umweltgeräusche („Hintergrundrauschen") begrenzt: die Entwicklung eines noch empfindlicheren Sinnesorgans brächte keine zusätzlichen Vorteile (MARTIN 1986, 1990). Zu diesem störenden Geräuschhintergrund gehören auch die beim Fliegen von der Eule selbst erzeugten Geräusche. Die Flugeigengeräusche der Schleiereule sind im Tonhöhenbereich, in dem ihre Beutetiere Laute von sich geben (über 1 kHz), deutlich verringert (KONISHI 1973 Fig.10), durch Besonderheiten der Feder-Feinstruktur (z.B. „eulenweiches Gefieder", vgl. NEUHAUS et al. 1973).

Auf neurophysiologischer Ebene wird inzwischen die Arbeitsweise der einzelnen Hör- und Nervenzellen entschlüsselt (vgl. KLUMP 2000, GLEICH & MANLEY 2000). Gleichzeitig ist die Feststellung von BÜHLER (1988) unverändert gültig, daß „ein rein akustisches Problem ... noch ungelöst" sei, nämlich „wie ... die Schallreflexion an der mehrschichtigen Packung der Reflektorfedern" des Schleiers erfolgt. Dabei dürften Feinstruktur und räumliche Anordnung der Federn des Schleiers und von der Eule bewirkte Änderungen in der Stellung der Ohr-Strukturen von entscheidender Bedeutung sein, was seit langem erkannt ist (vgl. STRESEMANN 1927-1934, SCHWARTZKOPFF 1962, NORBERG 1978, KÜHNE & LEWIS 1985). Weitgehend unbekannt ist aber, wie diese morphologischen Strukturen bei der Schall-Weiterleitung genau zusammenwirken - insbesondere auf der submikroskopischen nanophysikalischen Ebene.

Danksagung. J. Hölzinger schuf großzügig Druckraum für diesen Versuch. W Schmid geleitete den Text über PC-Grenzen hinweg bis zum Enddruck. Ihnen gilt unserer besonderer Dank - ebenso wie den gefiederten Königskindern der Nacht, die würdevoll Nachsicht gegenüber unserem Eindringen zeigten.

5. Zusammenfassung

1. Der für Eulen typische Gesichtsschleier ist nur der sichtbare Teil der im Gefieder verborgenen schallempfangenden Strukturen des äußeren Ohres. Bei Jungvögeln mit noch wachsendem Gefieder sind weitere Einzelheiten erkennbar: - die Gesichtsfedern, die strahlenförmig um das Auge herum als trichterförmige Vertiefung angeordnet sind (Abb.1); - die eigentlichen Schleierfedern, die wie Schuppen in dichten Reihen übereinander liegen und das Eulengesicht nach hinten-außen begrenzen; die

Schleierfedern bilden in jeder Gesichtshälfte eine hohlwannenförmige, hochovale „Federmuschel", welche etwa senkrecht zur Sehachse steht (Abb.1, Abb.3); - der an den Seiten nach hinten ausgebuchtete Schleier, der das angelegte Kopfgefieder seitlich überragt (Abb.3); - die Ausrichtung der Gesichts- und Schleierfedern auf ein Zentrum etwas unterhalb-hinter dem Auge: nämlich auf die äußere Ohröffnung hin (Abb.2, Abb.3), welche nach Vorschieben der Gesichtsfedern sichtbar wird (Abb.4) und bei der Schleiereule links etwas höher als rechts liegt.

2. Die Schleierfedern stehen auf einer das Gesicht umrandenden Hautfalte *hinter* der äußeren Ohröffnung (postaurale Falte); sie besitzen feste, dicht geschlossene Fahnen und einen spitzenwärts S-förmig gebogenen Schaft und damit eher schallreflektierende Eigenschaften. Die Gesichtsfedern sitzen verteilt über das Gesicht und auf einer Hautfalte *vor* der Ohröffnung (praeaurale Falte, Ohrdeckel); es sind sperrig-lockerästige, borstenartige Federn ohne geschlossene Fahne und damit eher schalldurchlässig (Abb.6, Abb.7).

3. Die beiden Schleier-Federmuscheln bilden offenbar Paraboloid-Schallreflektoren, mit der Ohröffnung im Brennpunkt (Abb.6, Abb.7), welche eine genauere Ortung von Schallquellen erlauben (Richtungshören). Zwischen der Ausbildung des Schleiers, Lebensraum und Aktivitätszeit läßt sich ein Zusammenhang ableiten: - nachtaktive Eulenarten in dichten (Wald-) Lebensräumen und/oder Arten, die sich von rasch beweglicher, hohe Laute ausstoßender Beute (Kleinsäuger) ernähren, besitzen einen stärker ausgebildeten Schleier und jagen eher nach Gehör; - eher dämmerungs- oder tagaktive Eulenarten in offeneren Lebensräumen und/oder Arten, die von kleiner, sich langsam bewegender, stummer Beute leben, besitzen einen wenig ausgeprägten Schleier und jagen vor allem nach Sicht.

4. Das äußere Ohr weist bei einigen Eulenarten eine Links-Rechts-Asymmetrie auf, die sich auf die häutig-fleischigen Teile beschränken oder die knöchernen Schädel-Vorwölbungen des Ohres mitumfassen kann. Diese Asymmetrie hilft, die Ortungsgenauigkeit im Raum, vor allem in der Senkrechten (Vertikale), zu verbessern. Sie ist damit vorteilhaft für Arten, die von erhöhten Warten aus bodenlebende Beute nach Gehör jagen.

5. Es ist noch weitgehend unbekannt, wie die morphologischen Strukturen bei der Schall-Weiterleitung - insbesondere auf submikroskopischer Ebene - zusammenwirken.

6. Literatur

BOAS, J.E.V (1934): Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Organs. c) Äußeres Ohr. Pp.1433-1444 in: L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS & W LUBOSCH, Hrsg.. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd.2,2. Kap.III Höhere Sinnesorgane. Berlin (Urban & Schwarzenberg), 1444 pp. – BÖKER, H. (1937): Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd.2 Biologische Anatomie der Ernährung. Jena (G.Fischer), 258 pp. – BROWN, L. (1976/1979): Die Greifvögel. Ihre Biologie und Ökologie. (Dt. Übersetzung von

Birds of Prey, 1976). Hamburg (Parey), 256 pp. – BRUCE, M.D. (1999): Order Strigiformes. Family Tytonidae (Barn-owls). Pp.34-65 in: J. DEL HOYO, A. ELLIOTT & J. SARGATAL (eds.): Handbook of the Birds of the World. Vol.5 Barn-owls *to* Hummingbirds. Barcelona (Lynx Edicions). – BÜHLER, P (1988): Anpassung des Kopf-Hals-Gefieders der Schleiereule *(Tyto alba)* an die akustische Ortung. Pp.49-55 in: VAN DEN ELZEN, R., SCHUCHMANN, K.L. & K. SCHMIDT-KOENIG (eds.): Current Topics in Avian Biology. Proc.Int. 100. DO-G Meeting, Bonn 1988. J.Ornithol. Sonderh., 403 pp. – BURTON, J.A. ed. (1984): Owls of the World, their evolution, structure and ecology. London (P.Lowe, Eurobook), 208 pp. – BUSSMANN, J.(1937):Biologische Beobachtungen über die Entwicklung der Schleiereule. Schweiz.Arch.Ornithol. 1 (9): 377-390. CHANDLER, A. C. (1914): Modifications and adaptations to function in the feathers of *Circus hudsonius*. Univ.Calif.Publ.Zool. 11 329-376. – CLARK, R. & B. L. STANLEY (1976): Facial feathering of the Marsh Hawk (*Circus cyaneus hudsonius*), Long-eared (*Asio otus*) and Short-eared Owl (*Asio flammeus*) compared. Proc.Pennsylvania Acad.Sci. 50: 86-88. – COLLETT, R. (1871): On the Asymmetry of the Skull in *Strix tengmalmi*. Proc.Zool.Soc. London (1871): 739-743. – COLLETT, R. (1881): Craniets og Øreaabningernes Bygning hos de nordeuropæiske Arter af Familien Strigidae. Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania 1881 No.3 1-38 + 3 pl. DEMENTIEW, G.P & W.D. ILJITSCHEW (1963): Das äußere Ohr der Greifvögel. Falke 10: 123-125, 158-164, 187-191 – DICE, L.R. (1945): Minimum intensities of illumination under which owls can find dead prey by sight. Am.Nat.79· 385-416. – DICE, L.R. (1947): Effectiveness of selection by owls of deer-mice (*Peromyscus maniculatus*) which contrast in color with their background. Contr.Lab.Vertebr.Biol.Univ.Michigan No.34 1-20. – DOOLING, R.J. (1982): Auditory Perception in Birds. Pp.95-130 in: KROODSMA, D.E. & E.H. MILLER (eds.): Acoustic Communication in Birds. Vol.1 Production, Perception, and Design Features of Sounds. New York, London (Academic Press).

FREYE, H.A. (1952/53): Das Gehörorgan der Vögel. Wiss.Zeitschr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg 2(5), math.-nat.R. Nr.3. 267-297 – FREYE, H.A. (1953): Die Asymmetrie des Ohres der Waldohreule (*Asio otus* L.). Beitr.Vogelk.3 231-234 – FRIEDMANN, H. (1950): The Birds of North and Middle America. Part XI. U.S.Nat.Mus.Bull. 50: 1-793.

GLEICH, O. & G.A. MANLEY (2000): The Hearing Organ of Birds and Crocodilia. Pp.70-138 in: DOOLING, R.J., FAY, R.R. & A.N. POPPER (eds.): Comparative Hearing: Birds and Reptiles. Springer handbook of auditory research Vol.13. New York (Springer). – GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K.M. BAUER (1980/1994): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd.9 Columbiformes - Piciformes. 2. durchges. Aufl. 1994. Wiesbaden (Aula), 1148 pp.

HENNICKE, C.R. (1889): Das Gehörorgan der Vögel. Monatsschr.Deutsch.Ver.z.Schutze Vogelwelt 14 538-547

ILJITSCHEW, W D. (1974): Adaptionsökologische Parallelismen - mosaikartige Evolution. Das Hörsystem der Vögel als Objekt der funktionellen Morphologie. Biol.Zbl. 93. 165-180. – ILYICHEV, V.D. (1960): Naružniji otdel zluchovogo analizatora ptič. Zoobsčenie 1 Obsčaia morfologija i funktionalinjie ozobennozti. (Russ.) (External part of auditory analizer in birds. I. General morphology and functional peculiarities). Zool.Ż.39· 1871-1878. – ILYICHEV, V.D. & L.M. IZVEKOVA (1961): Nekotorjie ozobennozti funktionirovanjia naručnogo otdela zluchovogo analizatora ptič. (Russ.) (Some peculiarities of the function of the external portion of auditory analizer in birds). Zool.Ż.40: 1704-1714.

KAUP, J.J. (1862): Monograph of the *Strigidæ*. Trans.Zool.Soc. London 4 201-260 + 2 pl. – KELSO, L. (1940): Variation of the external ear-opening in the Strigidae. Wilson Bull. 52: 24-29. – KLUMP, G.M. (2000): Sound Localization in Birds. Pp.249-307 in: DOOLING, R.J., FAY, R.R. &

A.N. POPPER (eds.): Comparative Hearing: Birds and Reptiles. Springer handbook of auditory research Vol.13. New York (Springer). – KNUDSEN, E.I. (1980): Sound Localization in Birds. Pp.289-322 in: POPPER, A.N. & R.R. FAY (eds.): Comparative Studies of Hearing in Vertebrates. New York, Heidelberg (Springer). – KNUDSEN, E.I. & M. KONISHI (1979): Mechanisms of Sound Localization in the Barn Owl *(Tyto alba)* J.Comp.Physiol.133 13-21 – KONISHI, M. (1973): How the Owl Tracks its Prey. Am.Scient.61 414-424 – KONISHI, M. (1992): The neural algorithm for sound localization in the owl. The Harvey Lectures Ser. 86: 47-64. – KÜHNE, R. & B. LEWIS (1985): External and middle ears. Pp.227-271 in: KING, A.S. & J. MCLELLAND (eds.): Form and Function in Birds. Vol.3. London (Academic Press).

LUCAS, A.M. & P.R. STETTENHEIM (1972): Avian Anatomy· Integument. 2 vols. Washington (U.S. Government Printing Office: Agriculture Handbook 362), 750 pp.

MARKS, J.S., CANNINGS, R.J. & H. MIKKOLA (1999): Order Strigiformes. Family Strigidae (Typical Owls). Pp.76-151 in: J. DEL HOYO, A. ELLIOTT & J. SARGATAL (eds.): Handbook of the Birds of the World. Vol.5 Barn-owls *to* Hummingbirds. Barcelona (Lynx Edicions). – MARTIN, G.R. (1986): Sensory capacities and the nocturnal habit of owls (Strigiformes). Ibis 128: 266-277 – MARTIN, G.R. (1990): Birds by night. London (Poyser), 227 pp. – MEYER DE SCHAUENSEE, R., PHELPS, W.H. JR. & G. TUDOR (1978): A Guide to the Birds of Venezuela. Princeton NJ (Princeton Univ.Press), 424 pp. – MOISEFF, A. & M. KONISHI (1981): Neuronal and behavioral sensitivity to binaural time differences in the owl. J.Neurosci.1 40-48.

NEUHAUS, W., BRETTING, H. & B. SCHWEIZER (1973): Morphologische und funktionelle Untersuchungen über den „lautlosen" Flug der Eulen *(Strix aluco)* im Vergleich zum Flug der Enten *(Anas platyrhynchos)*. Biol.Zbl.92: 495-512. – NITZSCH, C.L. (1840): System der Pterylographie. Nach seinen handschriftlich aufbewahrten Untersuchungen verfasst von H. Burmeister. Halle (E. Anton), 228 pp. + 10 Tf. – NORBERG, Å. (1968): Physical factors in directional hearing in *Aegolius funereus* (Linné) (Strigiformes), with special reference to the significance of the asymmetry of the external ears. Ark.Zool.20: 181-204. – NORBERG, R.Å. (1977): Occurence and independent evolution of bilateral ear asymmetry in owls and implications on owl taxonomy. Phil.Trans.R.Soc. London B 280: 375-408. – NORBERG, R.Å. (1978): Skull asymmetry, ear structure and function, and auditory localization in Tengmalm's Owl, *Aegolius funereus* (Linné). Phil.Trans.R.Soc. London B 282: 325-410.

PAYNE, R.S. (1962): How the barn owl locates prey by hearing. Living Bird 1 151-159. – PAYNE, R.S. (1971): Acoustic location of prey by Barn Owls *Tyto alba*. J.Exp.Biol.54 535-573 + 5 pl. – PAYNE, R.S. & W.H. DRURY (1958): Marksman of the darkness. Part II. Experiment shows how *Tyto alba* can locate its quarry in the night. Nat.Hist. N.Y. 67· 316-323. – PUMPHREY, R.J. (1948): The sense organs of birds. Ibis 90: 171-199 – PYCRAFT, W.P (1898): A Contribution towards our Knowledge of the Morphology of the Owls. Part I. Pterylography. Trans.Linn.Soc. London 2nd ser. Zool.7· 223-275 + 6 pl. – PYCRAFT, W.P (1903a): A Contribution towards our Knowledge of the Morphology of the Owls. Part II. Osteology. Trans.Linn.Soc. London 2nd ser. Zool.9· 1-46 + 2 pl. – PYCRAFT, W.P (1903b): On the Pterylography of *Photodilus*. Ibis 45 36-48.

RICE, W R. (1982): Acoustical location of prey by the Marsh Hawk: adaptation to concealed prey. Auk 99· 403-413.

SCHÖNN, S. (1978): Der Sperlingskauz *Glaucidium passerinum passerinum*. Neue Brehm Bücherei Nr.513. Wittenberg Lutherstadt (Ziemsen), 123 pp. – SCHÖNN, S., SCHERZINGER, W., EXO, K.M. & R. ILLE (1991): Der Steinkauz *Athene noctua*. Neue Brehm Bücherei Nr.606. Wittenberg Lutherstadt (Ziemsen), 237 pp. – SCHWARTZKOPFF, J. (1955): Schallsinnesorgane, ihre Funktion

und biologische Bedeutung bei Vögeln. Acta XI. Congr.Int.Orn. Basel 1954 (Experientia Suppl.): 189-208. Basel, Stuttgart. – SCHWARTZKOPFF, J (1962): Zur Frage des Richtungshörens von Eulen *(Striges).* Z.vergl.Phys.45 570-580. – SCHWARTZKOPFF, J. (1973): Mechanoreception. Pp.417-477 in: FARNER, D.S. & J.R. KING (eds.): Avian Biology Vol.III. New York, London (Academic Press). – SHUFELDT, R.W (1889): Notes on the anatomy of *Speotyto cunicularia hypogæa.* J.Morph.3 115-125 + 1 pl. – SHUFELDT, R.W (1901): Professor Collett on the morphology of the cranium and the auricular openings in the north-european species of the family Strigidae. J.Morph.17· 119-177 – STELLBOGEN, E. (1930): Über das äussere und mittlere Ohr des Waldkauzes (*Syrnium aluco* L.). Z.Morph.Ökol.Tiere 19· 686-731 – STRESEMANN, E. (1927-1934): Sauropsida: Aves. In KÜKENTHAL, W & T. KRUMBACH (Hrsg.): Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Bd.VII/2. Berlin, Leipzig (W de Gruyter), 899 pp.
TIEDEMANN, F (1810): Zoologie. Zu seinen Vorlesungen entworfen. Bd.2 1 Teil Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg (Mohr u. Zimmer), 734 pp.
VOOUS, K.H. (1964): Wood owls of the genera *Strix* and *Ciccaba.* Zool.Meded.39· 471-478.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Schön Martin, Gallmayer Artur

Artikel/Article: Der Schleier der Schleiereule Tyto alba: Beobachtungen an Jungvögeln zur morphologischen Struktur des äußeren Ohres 287-310