

Über das Hochwerfen von Nahrung beim Wiedehopf *Upupa epops*, mit funktionellen und stammesgeschichtlichen Überlegungen und einem Vergleich mit dem Weidensperling *Passer hispaniolensis*

Martin Schön und Artur Gallmayer

On tossing back of food in the Hoopoe *Upupa epops*: functional and phylogenetic implications, and a comparison with the Spanish Sparrow *Passer hispaniolensis*.

1. The Hoopoe (*Upupa epops*) shows a peculiar behaviour during foraging: the „tossing back of prey“. Prey that has been seized with the bill-tip is tossed up and back with a jerk, caught up again nearer to the base of the bill, and then finally swallowed. This long-known behaviour is here documented photographically (Fig.2 - Fig.11), with caterpillars (moth *Autographa gamma*, Noctuidae) and with larvae of click-beetles (wireworms, Elateridae) as a prey. Preceding swallowing, larger and also soft prey, e.g. caterpillars, may be prepared by being squeezed and moved to and fro (Fig.2, Fig.7a, Fig.11b-11g). Directly before the „tossing back“ movement, the bill is mostly lowered (Fig.2, Fig.11i); then the bill is lifted up with a jerk for „tossing back“ the prey (Fig.11h-11j). While the freely flying prey approaches the base of the bill, the bill remains in a slightly raised position (Fig.3, Fig.4, Fig.11j), and the neck may be either retracted (Fig.3, Fig.4) or extended (Fig.2, Fig.11j, 11k). While swallowing, the chin and throat feathers respectively ear coverts and genal feathers are mostly slightly raised (Fig.5). During the entire process, the short tongue remains invisible. - By way of contrast, the Spanish Sparrow (*Passer hispaniolensis*) handles and swallows the same type of prey continuously using the tongue (Fig.14, Fig.15).

2. The behaviour of the Hoopoe when handling prey apparently has never been investigated more in detail, and thus is only known from accidental observations. It seems probable that the most detailed descriptions of the „tossing back“ behaviour may be traced back to

Bechstein (1795) and Naumann (1826), and apparently therefrom were included even in recent reviews (often without referring to these authors explicitly; cf. Appendix 1). The remarkable rapidity of the „tossing back“ movement (often < 1 s; cf. Fig. 11h-11k) may be one of the reasons for the finding that this behaviour has been largely neglected. Physically, the tossing back movement of prey may be classified as an ‘oblique throw’ towards the bird in at least two dimensions, with components of momentum in vertical (upwards) and horizontal direction (towards the bird). The „tossing back“ behaviour is usually explained as a consequence of the Hoopoe’s extremely short tongue which is unsuitable for helping to move the prey from the tip to the base of the bill. Yet, the Hoopoe’s short tongue has a complete hyoid skeleton, and may contribute to the swallowing of prey and to keep free the respiratory duct (cf. Appendix 2). - In contrast to hoopoes, sparrows (*Passer*) use their tongue to handle animal prey apparently in a similar way as when shelling grain of seed, with culmen and mandible acting like the abutments in a vice, and with the tongue moving the food (Fig. 15).

3. The Hoopoe’s bill which is solid, massive and laterally compressed is reinforced particularly in its distal parts towards the bill-tip and possesses a broad base on the front part of the skull (cf. Appendix 3). These morphological traits may be interpreted as adaptations to probing and gaping even in harder substrates. As a result of the structure of the bill being mechanically reinforced and resistant to bending, there is no room for a cavity that could hold a long large tongue. - By way of contrast, in wood-hoopoes (Phoeniculidae) that probe in softer substrates the bill-base is less reinforced; and in toucans (Ramphastidae) that pick fruits from trees with their bill-tip the bill is an extremely light-weight construction and the well-developed tongue is very long. - Furthermore, the Hoopoe’s feeding apparatus’ structure shows additional traits: the culmen (upper mandible) and the mandible (lower part of the bill) are moveable jointly as well as separately to open and close the bill, and the jaw musculature is reinforced. In this way, a high manoeuvrability of all parts of the bill is generated, and probing and gaping may be facilitated, as well as possibly the „tossing back of prey“. - When foraging, the Hoopoe is walking (Fig. 9a), or tripping (and not hopping). When probing, mostly with rather short strokes (mean duration of 1,3 s), the bill may be closed at first, or slightly opened slit-like (Fig. 9b, 9c, 9d), and the prey is seized with the bill-tip, after having been localized by optical, tactile, or acoustic stimuli. Probing behaviour is apparently innate. Larger prey animals are prepared before being tossed back, e.g. in order to remove projecting or hard parts (such as wings or legs of insects), to kill the prey, or to squeeze out specific contents (cf. Fig. 7a, Fig. 11a-11g).

4. The „tossing back of food“, from the bill-tip into the pharynx, is also known from long-billed relatives of the group of „hoopoe birds“ (Upupae), e.g. from hornbills (Bucerotidae) and toucans (Ramphastidae) (cf. Appendix 4). Taking into account the kinship relations of these groups, the evolution of this behaviour may be explained by two alternative hypotheses. Firstly, the „tossing back of food“ may have already been present in the common stem-species of the „hoopoe birds“ (Upupae, including Upupidae, Phoeniculidae, Bucerotidae), and thus would be a common derivative character (synapomorphy) of the Upupae. Then,

„tossing back“ would have been lost again in the Phoeniculidae, and evolved convergently in the Ramphastidae (belonging to the group of Pici). Secondly, the „tossing back“ behaviour could have been evolved already earlier in the common stem-species of Upupae and Pici, and then having been retained as a primitive character (symplesiomorphy) only in parts of the Upupae group (i.e. in Upupidae and Bucerotidae), and in toucans (of the Pici group). A behaviour comparable to the „tossing back of prey“ is not known from Coracii and Alcedini, which are more distant relatives of the Upupae and Pici, not even from long-billed, and short-tongued species. In order to favour one of these two hypotheses for substantial reasons, the occurrence of the „tossing back of food“, and the actions performed during swallowing prey in general, should be known in more detail in these groups, and additional morphological and ethological characters of the Upupae, Pici and Coracii would have to be taken into account. - A comparison with the „shaking movements“ of foraging long-billed waders (Limicolae) shows that in the „tossing back of prey“ of Hoopoes the prey moves detached from the bill in the rather wide-opened bill. Contrastingly, in the „shaking movements“ of waders, the prey is more or less pinched in the only slightly opened bill and is shifted towards the base of the bill through repeated detaching and re-grasping of the prey. The „shaking and hurling movements“ of curlews (*Numenius*) when taking up larger animal prey, as well as the tossing actions during swallowing of long-billed storks and ibisses (Ciconiiformes), are most similar to the „tossing back“ of Hoopoes.

5. Summing up, it may be concluded that even two centuries after the first more extensive descriptions - originating in the „pre-binocular age“ - even basic questions concerning foraging and handling of prey by the Hoopoe need further clarification. A broader knowledge on these topics could be beneficial for effective conservation conceptions for this species too.

Key words: bill, foraging, gaping, oblique throw, probing, synapomorphy, tongue, handling of food, Hoopoe, Spanish Sparrow, *Passer hispaniolensis*, *Upupa epops*.

Dr. Martin Schön, Brunsstraße 34, D-72074 Tübingen,
E-Mail: Lanexcu@t-online.de

Artur Gallmayer, Wannweiler Straße 36, D-72138 Kirchentellinsfurt,
E-Mail: Artur.Gallmayer@gmx.net

Inhalt - Contents

1. Einleitung - Introduction	58
2. Methodisches - Methods	60
3. Ergebnisse - Results	64
3.1 Beutebehandlung beim Wiedehopf - On handling of prey by the Hoopoe	64
3.2 Beutebehandlung beim Weidensperling - On handling of prey by the Spanish Sparrow	76
4. Diskussion - Discussion	77
4.1 Das Hochwerfen von Beute - The „tossing back“ of prey	77
4.2 Länge der Zunge und Hochwerfen von Nahrung - On the size of the tongue and the tossing back of food	85
4.3 Schnabel-Bau und -Beweglichkeit - Bill-morphology and jaw kinetics	86
4.4 Zur Nahrungssuche, -bearbeitung und Beute-Auswahl - On foraging, handling of prey, and prey choice	88
4.5 Zur Stammesgeschichte des „Hochwerfens“ - Phylogenetic implications on the „tossing back of food“	90
4.6 Altbekannt oder ungeklärt? - Long-known or still open?	93
5. Anhang - Appendices	94
6. Zusammenfassung	107
7. Literatur - References	111

1. Einleitung

Schon seit langem ist bekannt, dass der Wiedehopf *Upupa epops* bei der Nahrungsaufnahme ein ungewöhnliches Verhalten zeigt. Beute, die mit der Schnabelspitze ergriffen worden ist, wird ruckartig hochgeschleudert und wiederaufgefangen. Auf diese Weise gelangt die Beute - oftmals schrittweise - zum Schnabelgrund und wird verschluckt (z.B. BECHSTEIN 1795, NAUMANN 1826, 1901, HEINROTH & HEINROTH 1926, SKEAD 1950, MÜNCH 1952, SUTTER 1970, GLUTZ & BAUER 1980 / 1994, CRAMP 1985, KRÍŠTÍN 2001).

Während aber Einzelheiten der Brutbiologie durch Beobachtungen an verschiedenen Populationen recht genau bekannt sind (z.B. *U. e. epops*: ARLETTAZ 1984, ARLETTAZ et al. 2010, BUSSMANN 1950, DORNBUSCH 1968, DORNING 1930, 1932, FIDDUKE 1993, HIRSCHFELD & HIRSCHFELD 1973, JACOBS 1943, KOLBE 1976, KUBÍK 1960, MARTÍN-IVALDI et al. 1999, MÜNCH 1952, OEHLSCHLAEGER & RYSLAVY 2002, KRÍŠTÍN 1993, 1994, STIRNEMANN 1940, 1941, 1943, 1947, vgl. LÖHRL 1977; *U. e. ceylonensis*: GUPTA & AHMAD 1993, *U. e. longirostris*: EVERITT 1964, 1974, LINT 1964, MARTIN 1974, *U. e. major*: GREAVES 1936, *U. e. africanus*: SKEAD 1950), beruht die Kenntnis über das Verhalten bei der Nahrungssuche

zu einem großen Teil auf einzelnen Zufallsbeobachtungen im Freiland oder aus Gefangenschaftshaltung (Freiland: z.B. NAUMANN 1826, H. SCHULTHEISS in HIRSCHFELD & HIRSCHFELD 1973, A. LABHARDT in GLUTZ & BAUER 1980 / 1994; Gefangenschaft: z.B. GÜNTHER 1900, EVERITT 1964, LÖHRL 1977, COLES 1982; unkommentierte Filme, z.B. CLARKE 2011, SUGRANYES 2011). In dieser Arbeit werden dem weitere Zufallsbeobachtungen hinzugefügt, weil es hier gelungen ist, photographische Belege für einzelne Phasen des Beute-Hochwerfens an wildlebenden Wiedehopfen zu erlangen. Zudem ist hier ein Vergleich der Nahrungsaufnahme des selben Beutetyps bei Weidensperling *Passer hispaniolensis* und Wiedehopf möglich. Da Beobachtungen dieses Harlekins mit dem sanften Flügelschlag ebenfalls ein optischer Genuss sind, dürfte eine Mitteilung auch wissenschaftsästhetisch begründbar sein.



Abb.1. Wiedehopf (*Upupa epops*) auf Nahrungssuche beim Aufblicken (Sichern), in grünem Brachland mit Massenbefall durch Eulenfalter-Raupen - „der Harlekin im Raupen-Paradies“. Schnabel geschlossen, Haube angelegt, untere Ohrdecken leicht abstehehend. Hellbraune Säume der Schirmfedern (hier innere A7 und A8 sichtbar) deutlich abgesetzt gegenüber den übrigen schwarz-weiß gezeichneten Federn von Flügel (Armschwinger, Deckfedern) und Schwanz.

Fig. 1. Hoopoe (*Upupa epops*) on search for prey while looking up on vigilance, in green fallow land with a mass reproduction of larvae of a moth - „the harlequin in a caterpillars' paradise“. Bill closed, crest depressed, lower ear-coverts slightly raised. Light brown margins of the tertials (visible here are the inner secondaries S7 and S8) contrasting to the rest of larger feathers of wing (secondaries, coverts) and tail that show a black-and-white pattern.

2. Methodisches

Die Photos zeigen freilebende Wiedehopfe der Nominatform *Upupa e. epops* in zwei verschiedenen Jahren an drei verschiedenen Stellen, jeweils im Frühjahr. Die Vögel hielten sich auf Bracheacker-Flächen (Trockenfeldbau in mediterran-semiaridem Klima) auf, die seit längerem nicht mehr bebaut wurden und vor allem mit einjährigen Kräutern (Therophyten) und mit Hochstauden lückig bestanden waren (vorwiegend „Annuelle Ruderal- und Hackfruchtgesellschaften“). - Zum Vergleich des Verhaltens bei der Beutebearbeitung dienen Photos von freilebenden Weidensperlingen *Passer hispaniolensis*, die in der selben Fläche nach Nahrung suchten. - Die Vögel konnten teils über längere Zeit hinweg im selben eng umgrenzten Bereich bei der Nahrungssuche und fortlaufenden Nahrungsaufnahme beobachtet werden. Auf der grün bewachsenen Brache (Abb.1, Abb.13) hielten sich zwei Wiedehopfe und ein Schwarm Sperlinge (ca. 10 Ex.) auf, die nahezu unablässig Raupen erbeuteten. Offenbar wies dieses Feld einen Massenbefall von mutmaßlich Hunderten von Raupen (von *Autographa gamma*) auf. Als Nahrung ausgewählt wurden offensichtlich leicht erreichbare und zum jeweiligen Zeitpunkt (sehr) häufige Beutetiere. Die Abbildungen sind vorwiegend nach Phasen im Ablauf der Verhaltensweise des „Hochwerfens von Nahrung“, bzw. nach Details daraus, angeordnet. Die Photos umfassen mehrere Beobachtungsserien von Erbeuten und „Hochwerfen“, mit verschiedenen Beutetieren. - Die Beobachtungen wurden in weiteren Gebieten und Jahren ergänzt.

Zu Zeitangaben und zur Aufeinanderfolge der Photos in den Serien: Die Photos wurden aus etwa 6 - 15 m Entfernung mit Teleobjektiv aufgenommen (Digitalkamera, bis zu 6 Bilder/s). Die Reihenfolge der einzelnen Bilder lässt sich genau rekonstruieren, da aufgrund der digitalen Aufnahmetechnik zu jedem Bild Nummer und Zeitangabe (sekundengenau) vorliegen. Ein Teil der Photos (z.B. Abb.11a-l) ist - aus verschiedenen Gründen (aufgrund der Hitze, größerer Entfernung und kurzfristigen Reagierens) - unscharf; sie wurden hier aber trotzdem mitaufgenommen, um einen vollständigen Ablauf vom Erbeuten bis zum Verschlucken zu dokumentieren.

Einige Verhaltensabfolgen sind auch zeitlich vollständig erfasst worden. Für diesen kleineren Teil der Beobachtungen werden Mittel- und Extremwerte mitgeteilt.

Zu den Gefieder-Beschreibungen: Die Zählung der Hand- und Armschwingen erfolgt vom Handgelenk aus (innerste Handschwinge - H1, äußerste - H10, äußerste Armschwinge - A1; vgl. ECK et al. 2012). Die Bezeichnung der Federfluren folgt weitgehend LUCAS & STETTENHEIM (1972).

Zur Bestimmung der Beutetiere: Anhand der Photos ist eine Bestimmung bis zur Familie oder sogar Gattung bzw. Art möglich (Bestimmungsmerkmale u.a. nach: CARTER & HARGREAVES 1987, EBERT et al. 1997, 1998, HARDE & SEVERA 2009, BELLMANN & HONOMICHL 2007, KLAUSNITZER 1991-2001). Zusätzlich sind Lebensraum (Hackfrucht-Brachefelder in Halboffenlandschaften) und relative



Abb.2. Wiedehopf in grüner Brache unmittelbar vor dem Hochwerfen der Beute, mit der bereits bearbeiteten Beute (Raupe der Gammaeule *Autographa gamma*, Eulenfalter Noctuidae) in der Schnabelspitze (vgl. Abb.7). Schnabel noch leicht (um etwa 20°) gesenkt, Körper etwa waagrecht gehalten, Schwanz mutmaßlich nicht auf dem Boden aufliegend.

Fig.2. Hoopoe in green fallow, directly before the „tossing back“ movement, with the prey (a caterpillar of a moth, *Autographa gamma*) being already prepared for being swallowed, and held in the bill tip (cf. Fig.7). Bill still slightly lowered (with about 20°) below the horizontal level, body held nearly horizontally, tail supposedly not touching the ground.



Abb.3. Wiedehopf während des „Hochwerfens“, unmittelbar nach dem Loslassen der Beute (vgl. Abb.8a). Schnabel angehoben (Unterschnabel waagrecht 0° , Oberschnabel um 47° angehoben, daher Schnabel-Mittellinie um etwa 25° angehoben), Hals eingezogen, Haube auf dem Rücken aufliegend, Kehlfedern abstehend, Schwanz den Boden berührend.

Fig.3. Hoopoe during the movement of „tossing back“, directly after the detachment of the prey from the bill-tip (cf. Fig.8a). Bill raised (mandible held horizontally, culmen raised about 47° , thus the median line raised about 25° above horizontal), neck retracted, crest depressed and touching the back, chin and throat feathers (interramal and part of submalar tract) raised, tail touching the ground.



Abb.4. Wiedehopf in lückig bewachsener grüner Brache unmittelbar vor dem Wiederauffangen der Beute am Ende des „Hochwerfens“, fliegende Beute (Eulenfalter-Raupe, *Autographa gamma*) bereits nahe dem Schnabelwinkel (vgl. Abb.8b). Schnabel leicht angehoben (Unterschnabel um 5° abgesenkt, Oberschnabel um knapp 40° angehoben, daher Schnabel-Mittellinie um etwa 20° angehoben); Hals leicht eingezogen, Spitzen der Federhaube leicht gegen die Rückenfedern gedrückt, Keh- und Wangenfedern leicht abgestellt, Schwanz dem Boden aufliegend. Innerste Armschwingen (Schirmfedern A7 - A9 sichtbar) mit breiten hellbräunlichen Säumen, übrige Armschwingen mit mehrfacher schwarz-weißer Querbänderung, ähnlich wie die oberen Deckfedern (GOAD, MOAD, KOAD); Schwanzfedern mit basaler weißer Querbinde, unterhalb der Spitzen der längsten Handschwingen zu sehen. Längste Handschwingen (H6 - H8) mit ausgebleicht-aufgehellten und leicht abgenutzten Spitzen.

Fig.4. Hoopoe in sparsely vegetated green fallow land, directly before the recapture of the flying prey at the end of the „tossing back“ movement, with the flying prey (a caterpillar of *Autographa gamma*) near the „corner“ (rictus) of the bill (cf. Fig.8b). Bill slightly raised (mandible lowered about 5° below the horizontal level, culmen raised about 40° , thus the median line raised about 20° above horizontal); neck slightly retracted, tips of the feather crest slightly pressed against the feathers of the back, feathers of the throat (interramal and submalar tract) and ear coverts slightly raised, tail touching the ground. Innermost remiges (tertials S7 - S9 visible) with broad, light brownish margins; rest of the secondaries with several black and white cross-bars, similar to the pattern of the upper coverts; rectrices with basal white cross-bar visible below the tips of the longest primaries. Tips of the longest primaries (P6 - P8) bleached and slightly worn.



5a



5b



5c

Abb.5. Wiedehopf unmittelbar nach dem Wiederauffangen der Beute, beim Verschlucken, noch mit weit geöffnetem Schnabel, und danach. Bild zeitlich nach Abb.2 / Abb.7b. - Abb.5a. Schnabel (noch) leicht angehoben, Hals etwas gestreckt. - Abb.5b. Kehlfedern abgespreizt, vermutlich bedingt durch den Schluckvorgang; Ende der Beute (Eulenfalter-Raupe) möglicherweise als schwärzlicher Punkt im Schnabelwinkel noch sichtbar. - Abb.5c. Unmittelbar nach dem Schlucken: Schnabel wieder nahezu geschlossen, Kopf abgesenkt, Schabel waagrecht gehalten; Hals immer noch gestreckt, Kinn- und Kehlfedern noch wenig angehoben; Zustand 1 s nach Abb.5b.

Fig.5. Hoopoe directly after the recapture of the flying prey, during the process of swallowing, still with relatively wide-opened bill, and thereafter. Situation subsequently to Fig.2 / Fig.7b. - Fig.5a. Bill (still) slightly raised, neck slightly extended. - Fig.5b. Throat feathers raised, supposedly caused by the process of swallowing; end of prey (caterpillar of a moth) possibly still visible as a blackish dot in the „corner“ of the bill (near the rictus). - Fig.5c. Immediately after swallowing the prey: bill nearly completely closed again, head lowered, bill held horizontally; neck still extended, chin and throat feathers still slightly raised; situation 1 s after Fig.5b.

Häufigkeit und Aufenthalt der Beutetiere (hohe Dichte; ober-/unterirdisch) bekannt (s.o.). Es erfolgte keine Aufsammlung der Insekten, auch um jegliche zusätzliche Störung der Vögel zu vermeiden. Bei den *Schmetterlingsraupen* sind u.a. folgende Bestimmungsmerkmale zu erkennen (Abb.2, 3, 4, 6, 7, 8, 13, 14, 15; vgl. Legende zu Abb.13c): durchgehende breite hell-weißliche (Sub-) Stigmatalängsbinde (Abb.6, 13), zwei schwächere helle Längsbinden auf dem Rücken darüber (Abb.6b, 13, 15b), breite dunkel-bräunliche Seitenflecken oberhalb des (Sub-)Stigmatalbandes, die Stigmata (Tracheenöffnungen) umsäumend (Abb.13c); dunkel-schwärzlicher Kopf-Seitenstreif (Abb.3c, 6b, 7c, 8a, 8b); Reihe von wenigen abstehenden langen weißen Haaren auf jedem Segment nahe der Rückenmitte (Abb.13, 15); nur 3 Paar Afterfüße (Bauchbeine) am Hinterleib, davon zwei an den mittleren und eines abgesetzt am letzten Hinterleibssegment, daher Raupe „spannerähnlich“ (Abb.14b, 15b, 8a, 8b); (hell)grüne Grundfärbung, Oberseite bräunlich-grün abgedunkelt gegenüber hellerer Unterseite.

Demnach handelt es sich, auch unter Berücksichtigung von Lebensraum, Häufigkeit und Aufenthalt (Erbeuten durch „Ablesen“ von oberirdischen Pflanzen-Teilen), um Eulenfalter-Raupen (Noctuidae) der Gattung *Autographa* (*Phytometra*), wahrscheinlich *A. gamma* - Gammaeule.

Bei der *Käferlarve* sind u.a. folgende Bestimmungsmerkmale erkennbar: langgestreckter dünner Körper, ohne erkennbar abstehende Fortsätze, scheinbar „beinlos“ (lediglich sehr kurze Beine); am Vorderende (Kopf) stärker sklerotisierte Körper (dort orangebraun gefärbt, abgesetzt gegenüber dem übrigen weißlich-gelblichen Körper), glänzend glatt erscheinende Körperoberfläche; die auch nach mehrfachem Quetschen in der Schnabelspitze weitgehend unverändert erhaltene Körperform (relativ stabile, stark chitinisierte, aber elastische Körperhülle des „Drahtwurmes“).

Dies zeigt, in Verbindung mit Lebensraum, Häufigkeit und Aufenthalt (Erbeuten beim unterirdischen Stochern), dass es sich wahrscheinlich um Schnellkäfer-Larven (Elateridae), sog. „Drahtwürmer“ (wireworms), handelt, aus der Gruppe der unterirdisch an Pflanzenwurzeln fressenden (phytophagen) Arten, z.B. aus den Gattungen *Agriotes*, *Melanotus* (ähnliche Angabe bei MEADE-WALDO 1907: „... their natural food, ... the larvae of a beetle that is common in the roots of a certain plant ...“).

3. Ergebnisse

3.1 Beutebehandlung beim Wiedehopf

Die Phasen des „Hochwerfens“ : Die Abbildungen zeigen aufeinanderfolgende Phasen beim „Hochwerfen“ von Nahrung durch den Wiedehopf, zuerst einen Überblick (Abb.1 - Abb.5) und dann Einzelheiten der Verhaltensabfolge (Abb.6 - Abb.12): (1) ein Wiedehopf in lückiger grüner Pflanzendecke bei der Nahrungssuche, die von häufigem Aufblicken (Abb.1) unterbrochen ist, dabei mit gesenktem Schwanz den Boden fast berührend und mit leicht gestrecktem Hals und leicht abgesenktem Schnabel; (2) die bereits „schluckfertig“ bearbeitete Beute in der Schnabelspitze (Abb.2), im leicht geöffnetem Schnabel des Wiedehopfes; (3) die frei fliegende Beute unmittelbar nach dem eigentlichen Hochwerfen (Abb.3), der Wiedehopf hier mit eingezogenem Hals und angehobenem Schnabel; (4) die Beute unmittelbar vor dem Wiederauffangen nahe dem Schnabelwinkel (Abb.4), der Wiedehopf mit (immer noch) weit geöffnetem, weniger stark angehobenem Schnabel (vgl. mit Abb.3); (5) die Beute beim Verschwinden im Schlund (Abb.5), der Wiedehopf beim Schlucken hier mit leicht gestrecktem Hals und abgestellten Kehlfedern, bei nur leicht über die Waagerechte angehobenem, etwas weniger weit geöffnetem Schnabel.



6a



6b

Abb.6. Wiedehopf unmittelbar nach dem Ergreifen der Beute in einem dichter grün bewachsenen Bereich der Brache. - Abb.6a. Beute an der Spitze des leicht geöffneten Schnabels eingeklemmt; Schnabel steil nach unten gerichtet (um 55° abgesenkt), Hals leicht gestreckt, Ohrdecken leicht abgestellt. - Abb.6b. Beute in der Schnabelspitze: Eulenfalter-Raupe, *Autographa gamma* (geschätzte Größe: 17-20 mm). Ausschnitt aus Abb.6a.

Fig.6. Hoopoe immediately after the seizing of the prey in a denser covered green area of the fallow land. - Fig.6a. Prey pinched in the tip of the slightly opened bill; bill steeply lowered (about 55° below the horizontal level), neck slightly extended, ear coverts slightly raised. - Fig.6b. Prey in the bill-tip: caterpillar of the moth *Autographa gamma* (estimated size: 17-20 mm). Section from Fig.6a.

Zum Einsatz des Schnabels: Weitere Einzelheiten zum Gebrauch des Schnabels sind in den folgenden Abbildungen (Abb.6 - Abb.8) zu erkennen. - Die Beute, eine Schmetterlingsraupe (Eule Noctuidae), wird mit der Schnabelspitze erfasst (Abb.6a), wobei der gesenkte Schnabel leicht geöffnet und die Beute so festgeklemmt ist (Abb.6b). - Unmittelbar vor dem Hochwerfen ist die bearbeitete Beute immer noch an der Spitze eingeklemmt (Abb.7b), aber deutlich (aus-)gequetscht und dadurch teilweise verformt; Reste des halbflüssigen (Darm-)Inhaltes der Raupe haften am Oberschnabel (Abb.7c). - Nach dem Hochwerfen bewegt sich die frei fliegende Beute von der Schnabelspitze weg (Abb.8a) auf den Schlund des Wiedehopfes zu (Abb.8b), wobei der relativ weit geöffnete Schnabel nur leicht angehoben ist.



7a



7b



7c

Abb.7. Beutebearbeitung vor dem „Hochwerfen“ durch den Wiedehopf. - Abb.7a. Ruckartiges Herausschleudern des zerquetschten, halbflüssigen Raupen-Inhaltes nach oben weg (Darmtrakt: in Verlängerung der schlauchförmigen Raupenhülle nach oben herausragend, noch an fadenartiger Verbindung hängend; geschätzte Größe des Raupenkörpers: 35-40 mm); Zustand 3 s vor Abb.7b. - Abb.7b. Unmittelbar vor dem Hochwerfen: Schnabel mit locker festgehaltener Beute deutlich geöffnet, Spalt bis in den Schnabelwinkel vor dem Auge reichend; Hals leicht gestreckt, Keh- und Wangenfedern bzw. Ohrdecken leicht abgespreizt, Haube angelegt. Ausschnitt aus Abb.2. - Abb.7c. Bereits bearbeitete, ausgequetschte Beute (schlauchförmige Körperhülle nach Entfernung des Darminhaltes) in der Schnabelspitze: Raupe des Eulenfalters *Autographa gamma* (geschätzte Größe: 21-25 mm); Vorderende der Raupe vermutlich zum Betrachter zeigend; Spuren des flüssigen Körperinhaltes der Raupe am Oberschnabel haftend. Spitze von Ober- und Unterschnabel über die Beute hinausragend. Ausschnitt aus Abb.7b.

Fig.7. Handling of prey before „tossing back“ by the Hoopoe. - Fig.7a. The squeezed, semi-liquid contents of the caterpillar are abruptly thrown out and in upward direction (gastrointestinal tract: extending from the hose-shaped „sheath“ of the caterpillar, still attached by a thread-like connecting structure; estimated size of the „sheath“: 35-40 mm); situation 3 s before Fig.7b. - Fig.7b. Directly before „tossing back“ the prey: bill distinctly opened, with loosely seized prey, slit reaching to the base of the bill in front of the eye; neck slightly extended; chin feathers and ear coverts slightly raised, crest depressed. Section from Fig.2. - Fig.7c. Prey, having been already handled and squeezed (hose-shaped body „sheath“, after extraction of the gastrointestinal tract), held in the bill-tip: a caterpillar of the moth *Autographa gamma* (estimated size: 21-25 mm); front end of the caterpillar supposedly directed towards the viewer; traces of the liquid body contents of the caterpillar adhering to the culmen. The tips of culmen and mandible projecting beyond the prey. Section from Fig.7b.



8a



8b

Abb.8. Die Beute im Flug beim „Hochwerfen“ durch den Wiedehopf. - Abb.8a. Die fliegende Beute (Eulenfalter-Raupe) in halber Höhe zwischen Ober- und Unterschnabel, etwa auf halber Strecke zwischen Schnabelspitze und -grund; Vorderende der Raupe wahrscheinlich zur Schnabelspitze hin gerichtet. Kinn- und Kehlfedern abstehend. Ausschnitt aus Abb.3. - Abb.8b. Die fliegende Beute (Eulenfalter-Raupe) dicht am Schnabelgrund, nahe dem Schnabelwinkel; Beute stark gekrümmt: Hinterende (vor dem Unterschnabel, am weitesten vorragend) und Vorderende (mit schwarzem Fleck) der Raupe beide zur Schnabelspitze hin zeigend. Bei hochstehender Sonne: Schattenwurf der Beute auch auf die rechte Außenseite des Unterschnabels. Ausschnitt aus Abb.4.

Fig.8. The prey in flight during the „tossing back“ movement of the Hoopoe. - Fig.8a. The flying prey (caterpillar of a moth) in half height between culmen and mandible (upper and lower part of the bill), and approximately half-way between tip and base of the bill; front end of the caterpillar probably directed towards the bill-tip. Feathers of chin and throat (interramal and submalar tract) raised. Section from Fig.3. - Fig.8b. The flying prey (caterpillar of a moth) close to the base of the bill, near the rictus; prey forming an arch, with the rear end (in front of mandible, extending farthest) and the front end (with black dot) both directed towards the bill-tip. Prey casting a shadow upon the right outer surface of the mandible, with the sun high up in the sky. Section from Fig.4.



9a



9b



9c



9d

Abb.9. (zu S. 68) Verhalten des Wiedehopfes bei der Nahrungssuche. - Abb.9a. Umherlaufender Wiedehopf: trippelnd, aber nicht hüpfend; rechter Lauf und Fuß (drei Zehen nach vorne, eine nach hinten zeigend) angehoben und vorgesetzt, linkes Bein als Standfuß (nicht sichtbar). Schwanz leicht angehoben, den Boden nicht berührend. Schnabel abgesenkt, Haube zusammengelegt. - Abb.9b. Stochern mit geöffnetem Schnabel, senkrecht bis zur Hälfte in den Boden eingeführt. Kinn- und Kehlfedern leicht abstehend, Hals gestreckt. Fläche mit Schnellkäfer-Larven (Drahtwürmer, Elateridae). - Abb.9c. Stochern mit tief und schräg in den Boden eingeführtem, leicht geöffnetem Schnabel; Kopf stark zur Seite geneigt, Körper nach vorne geneigt, rechter Fuß weit nach vorne gesetzt: zur Erweiterung des Einstichloches von der Seite her („Aufhebeln“). - Abb.9d. Stocherhacken mit geöffnetem Schnabel, senkrecht nach unten, mit auf dem Boden aufprallender Schnabelspitze; Hals eingezogen, Kopf zur linken Seite gewandt. Zustand 1 s vor Abb.10a.

Fig.9. (to p. 68) Foraging behaviour of the Hoopoe. - Fig.9a. Hoopoe walking and tripping - and not hopping - during search for food; right foot (three toes pointing forward, one toe pointing backward) raised and put forward, left foot serving as standing foot (not visible). Tail slightly raised, not touching the ground. Bill lowered, crest in resting position. - Fig.9b. Probing with opened bill, inserted vertically to half of its length into the soil; chin and throat feathers slightly raised, neck extended. Area with larvae of click-beetles (wireworms, Elateridae). - Fig.9c. Probing with obliquely held, slightly opened bill, deeply inserted into the soil; head inclined, body bowed downward and forward, right foot set far forward: to enlarge the probing hole laterally („levering up“ from the side). - Fig.9d. Probing and pecking with opened bill, vertically downward, with the bill-tip bouncing against the soil-surface; neck retracted, head turned to the left side. Situation 1 s before Fig.10a.

Die Abb.10 - Abb.11 dokumentieren das „Hochwerfen“ bei einem weiteren Beute-Typ, einer Käferlarve („Drahtwurm“, Elateridae), in Gelände mit vertrockneter Pflanzendecke. Bei der Nahrungssuche läuft der Wiedehopf und setzt abwechselnd einen Fuß vor den anderen (Abb.9a). Beim Stochern wird der meist geschlossene, oft aber auch spaltförmig geöffnete Schnabel in den Untergrund eingeführt (Abb.9b, 9c) oder die Bodenoberfläche mehr oder minder heftig behackt, selbst mit geöffnetem Schnabel (Abb.9d). Auch die Käferlarve wird mit der Schnabelspitze ergriffen (Abb.10a) und zwischen Unter- und Oberschnabelspitze eingeklemmt (Abb.10b).

Die dann folgende Serie von Abbildungen zeigt eine nahezu vollständige Abfolge der Beutebearbeitung und des „Hochwerfens“, von kurz nach dem Erbeuten der Käferlarve (Abb.11a) bis kurz nach dem Verschlucken derselben Larve (Abb.11i), innerhalb von 3,0 - 3,5 s. Der Wiedehopf bewegt die Larve in der Schnabelspitze zunächst mehrfach hin und her („durchnibbeln“, Abb.11b - Abb.11g). Schließlich nimmt der Vogel den Schnabel relativ rasch nach oben (Abb.11h - Abb.11i) und wirft sich die Beute in den Schlund (Abb.11j - Abb.11k). Durch die rasche Aufwärtsbewegung des Schnabels („Hochreißen“, Abb.11h - Abb.11j) erhält die Beute offensichtlich einen Schwung von der Spitze zum Grund des Schnabels hin, auf den Kopf (Gehirnschädel) des Vogels zu („Drall“, Impulskomponente in waagrechter Richtung auf den Vogel zu; s. 4.1).



10a



10b

Abb.10. Wiedehopf beim Aufnehmen von Beute in einer Brache mit verdorrem lückigem Bewuchs.
 - Abb.10a. Beute an der Spitze des leicht geöffneten Schnabels eingeklemmt; Schnabel sehr steil nach unten gerichtet (um 70° abgesenkt); Schwanz vermutlich den Boden berührend. - Abb.10b. Beute in der Schnabelspitze: Schnellkäfer-Larve („Drahtwurm“, Elateridae) (geschätzte Größe: 18-22 mm). Ausschnitt aus Abb.10a.

Fig.10. Hoopoe during the seizing of the prey in fallow land with dry, gappy vegetation. - Fig.10a. Prey pinched in the tip of the slightly opened bill; bill rather steeply lowered (about 70° below the horizontal level); tail supposedly touching the ground. - Fig.10b. Prey in the bill-tip: larva of an elaterid beetle (wireworm, Elateridae) (estimated size: 18-22 mm). Section from Fig.10a.

Zwischen den Phasen des Stocherns im Untergrund (Abb.10) blickt der Vogel immer wieder sichernd hoch (Abb.12a) und fixiert Auffälliges in der Umgebung (z.B. den Beobachter mit klickender Kamera, Abb.12b).

Die *Zun*ge bleibt während der gesamten Verhaltensabfolge von Beutebearbeitung und „Hochwerfen“ unsichtbar, d.h. zumindest äußerlich unbeteiligt.

Zur Körperhaltung beim Beute-Hochwerfen: Unmittelbar nach dem Erbeuten einer Raupe bzw. Larve steht der Wiedehopf meist mit abgesenktem Schnabel (Abb.6a, Abb.10a, Abb.11a) da, bei leicht gestrecktem (Abb.6a, Abb.11a) oder eingezogenem Hals (Abb.10a).

Unmittelbar vor dem Hochwerfen der Nahrung wird der Schnabel meist leicht abgesenkt (Abb.2, Abb.7b), oder stärker abgesenkt (Abb.11i), zum Boden hin gehalten; seltener wird der Schnabel über die Waagerechte angehoben. Der Vogel verharrt in dieser Position manchmal für kurze Zeit (eine bis wenige Sekunden lang, wie „nachdenkend“). Zum Hochwerfen der Beute wird der Schnabel dann ruckartig hochgenommen (vgl. Abb.11h-j).

Unmittelbar nach dem Hochwerfen, während sich die Beute in der Luft befindet, ist der geöffnete Schnabel leicht angehoben (Beispiel Abb.4 / Abb.8b: Unterschnabel gegenüber der Horizontalen um etwa 5° abgelenkt, Oberschnabel im Winkel von etwa 35° angehoben, daher: gedachte Mittellinie etwa 20° über der Waagerechten; ähnliches Beispiel: Abb.3 / Abb.8a; vgl. Abb.11j). Der Schnabel kann dabei mehr (Abb.3, Abb.4) oder weniger weit (Abb.11j) geöffnet werden.

Unmittelbar nach dem Wiederauffangen der Beute im Schnabelwinkel bzw. beim Schlucken ist der Schnabel nur leicht über die Waagerechte angehoben (Abb.5a).

Das „Hochwerfen“ der Beute kann sowohl mit eingezogenem wie mit gestrecktem Hals erfolgen. So ist der Hals vor dem bzw. beim „Hochwerfen“ z.T. deutlich eingezogen („Kauerstellung“: 2. Serie: Abb.3, Abb.8a; 3. Serie: Abb.4, Abb.8b), z.T. aber auch deutlich (vor-)gestreckt (1. Serie: Abb.2, Abb.7b; 4. Serie: Abb.11i, Abb.11j). Beim Schlucken ist der Hals unverändert gestreckt (1. Serie: Abb.5a, Abb.5c; 4. Serie: Abb.11k, Abb.11l) oder bleibt wahrscheinlich ebenfalls weitgehend unverändert eingezogen (3. Serie: Abb.4, Abb.8b, unmittelbar vor dem Auffangen der Beute im Schnabelwinkel).

Während des Schluckvorganges sind die Kinn- und Kehlfedern am Grund des Unterschnabels (*Pteryla interramalis*, *Pt. submalaris*, *Pt. malaris*) und die Wangenfedern und Ohrdecken (*Pteryla auricularis*, *Pt. genae*; unterhalb des Auges und dahinter) aufgestellt bzw. abgespreizt (Abb.5a, Abb.5b). Diese Federfluren können auch bereits vor dem Wiederauffangen der Beute bzw. vor dem eigentlichen Schluckvorgang abgespreizt werden (Abb.4, Abb.8b). Das Abspreizen der Federn dieser Fluren kann sowohl bei eingezogenem Hals (in „Kauerstellung“, Abb.3, Abb.4, Abb.8a, Abb.8b) als auch bei gestrecktem Hals erfolgen (Abb.5a, Abb.5c). In Ruhe sind die Federn an Kinn - Kehle und Wange - Ohr nur leicht (Abb.12b) oder gar nicht abgestellt (Abb.12a); auch im Flug sind die Kinn- und Kehlfedern glatt angelegt (Abb.17a, Abb.17b).

Das „Hochwerfen“ erfolgt oftmals erst nach mehrfachem Bearbeiten der Beute (z.B. 4. Serie: Abb.11a-h). Weichere Beute wird dabei teilweise zerdrückt, so die weichen Schmetterlingsraupen („zerdrückt“ in Abb.7c, Abb.8a, Abb.8b; „noch intakt“ in Abb.6b) und der halbverflüssigte Darminhalt kann so ausgepresst und herausgeschleudert werden (Abb.7a).

Einzelheiten zu den Serien: Die Photos umfassen mehrere Serien von Erbeuten und „Hochwerfen“ der Beute.

Zur ersten Serie (Abb.2, Abb.5, Abb.7): Die Beute ist hier eine Schmetterlingsraupe der Gattung *Autographa* (Eulen Noctuidae, wahrscheinlich *Gammaeule A. gamma*), von ungefähr 20 - 25 mm Größe (bis zu 35-40 mm Länge, extrem gestreckt in Abb.7a).

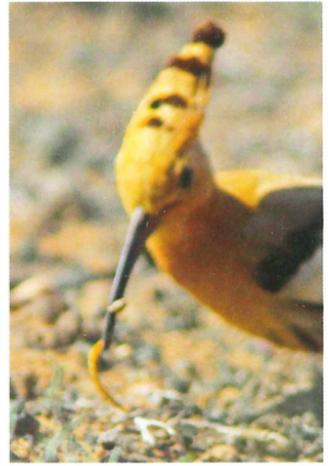
Das erste Bild der Serie zeigt den Wiedehopf beim Bearbeiten der Beute, dem ruckartigen Herausschleudern des zuvor zerquetschten Darmes (Abb.7a); das zweite Bild mit bereits bearbeiteter Schmetterlingsraupe in der Schnabelspitze (Abb.2, Abb.7b, Abb.7c). Im dritten Bild der Serie (Abb.5a, Abb.5b) ist die Raupe bereits verschwunden, es zeigt die Phase unmittelbar beim Verschlucken. Der dunkle Punkt im Schnabelwinkel im Innern der Mundhöhle (in Abb.5b) könnte das (Vorder-) Ende der Raupe (aus Abb.7c) sein. In beiden Bildern ist der Hals des Wiedehopfes gestreckt. Dauer: < 0,5 s (zeitlicher Abstand Abb.2-Abb.5a).



11a



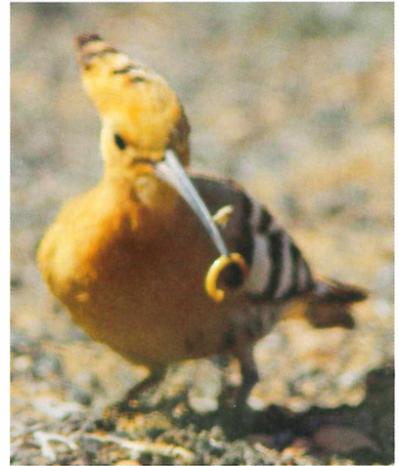
11b



11c

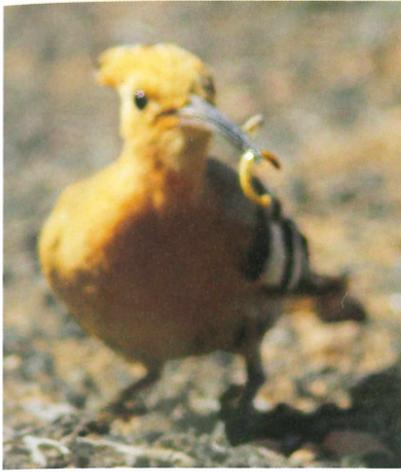


11d

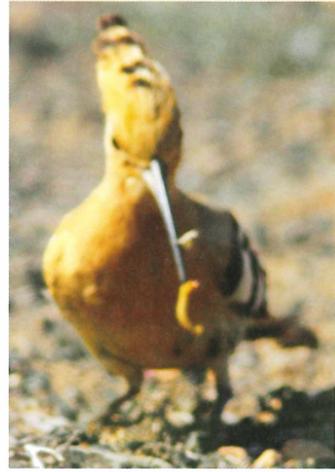


11e

Abb.11. Wiedehopf bei Bearbeitung und „Hochwerfen“ einer Schnellkäfer-Larve („Drahtwurm“, Elateridae), in einer Brache mit verdorrtem lückigem Bewuchs: nahezu vollständige Abfolge vom Aufnehmen bis zum Hochwerfen und Verschlucken der Beute. - a. unmittelbar nach dem Herausziehen der Beute, Schnabel leicht geöffnet. - a. - d. Schnabel wird leicht geöffnet (a. - b.) und wieder geschlossen (c.), dabei Larve im Kopf-Brust-Bereich ergriffen; Körperdrehung nach links (c. - e.). - e. Verschiebung der Beute quer zum Schnabel, Larve jetzt zwischen Brust und Hinterleib ergriffen. - e. - g. Hochnehmen (f.) und Wiederabsenken (g.) des Schnabels, Larve wieder näher am Kopf-Bereich ergriffen (g.). - h. - i. Umwenden der Larve auf die andere Schnabelseite (Vorderende der Larve: in g. rechts, in i. links vom Schnabel zu sehen). - h. - k. Eigentliches „Hochwerfen“ der Beute: aus Stellung mit stark abgesenktem Schnabel (h.) rasches Hochnehmen (i.), leicht über die Waagerechte (j.), und Öffnen des Schnabels (j.); dabei Beute frei in der Luft fliegend (j.); dann wieder leichtes Absenken des noch leicht geöffneten Schnabels bereits



11f



11g



11h



11i

Abb. 11. (*Forts.*) beim Schlucken (k.); die besonders große Unschärfe des Körperumrisses in i. - k. lässt auf rasche Bewegung des Vogels schließen. - l. Beobachtende Haltung, mit wieder völlig geschlossenem Schnabel. Dauer: Gesamt < 3s (Abb. 11a - 11l), davon „Hochwerfen“: < 1s (Abb. 11h - 11k).

Fig. 11. Hoopoe during handling and „tossing back“ of a larva of a click-beetle (wireworm, Elateridae), in fallow land with dry gappy vegetation: nearly complete sequence from taking up the prey until tossing back and swallowing the prey. - a. directly after extracting the prey from the ground, bill slightly opened. - a. - d. Bill is slightly opened (a. - b.) and closed again (c.), while the larva is seized in the head-thorax-region; rotation of the body to the left (c. - e.). - e. Prey is shifted transversally to the bill, therefore the larva is now seized between thorax and abdomen. - e. - g. Bill is lifted up (f.) and lowered again (g.), and the larva again seized closer to the head region (g.). - h. - i. The larva is turned to the other side of the bill (front end of larva visible: in g. to the right, in i. to the left of the bill). - h. - k. True phase of „tossing back“ prey: starting with a strongly lowered



11j



11k



11l

Fig. 11. (*continued*) bill (h.), that is rapidly lifted up (i.), slightly over the horizontal level (j.), and opened (j.); thus the prey is flying through the air (j.); followed by the bill being slightly lowered again while still slightly opened when the prey is swallowed (k.). The contour lines of the Hoopoe's body are rather strongly blurred in i. - k.; from this it may be inferred that the bird is moving rather rapidly. - l. Position on vigilance, the bill being completely closed again. Duration: Total series < 3s (Fig. 11a - 11l), part with „tossing back“ < 1 s (Fig. 11h - 11k).



12a



12b

Abb.12. Wiedehopf beim Aufblicken (Sichern) während der Nahrungssuche in einer Brache mit verdorrtem Bewuchs. - Abb.12a. Kopf leicht angehoben, Hals gestreckt; Schnabel nur leicht gesenkt und geschlossen; Federhaube leicht aufgerichtet, Schwanzspitze den Boden berührend. - Abb.12b. Hals stärker gestreckt, Schnabel etwas stärker abgesenkt; Haube angelegt, Kinn- und Kehlfedern leicht abgespreizt. Einige Pflanzenhalme im Vordergrund. Fig.12. Hoopoe looking up in vigilance, during search for prey in fallow land with dry vegetation. - Fig.12a. Head slightly raised, neck extended; bill only slightly lowered and closed; crest slightly raised, tip of the tail touching the ground. - Fig.12b. Neck slightly more extended, bill slightly more lowered; crest depressed,

feathers of chin and throat (interramal and submalar tract) slightly raised. Few stalks of plants in the foreground.

Zur zweiten Serie (Abb.3, Abb.6, Abb.8a): Hier ist die Beute ebenfalls eine Schmetterlingsraupe (Gattung *Autographa*, wahrscheinlich Gammaeule *A. gamma*), von ungefähr 20 - 25 mm Größe. Auf dem ersten Bild der Serie hat der Wiedehopf die Raupe frisch erbeutet (Abb.6a; noch intakte Raupe: Abb.6b). Im zweiten Bild ist die Raupe gerade „frei im Flug“ etwa in der Hälfte zwischen Schnabelspitze und -winkel (Abb.3, Abb.8a), der Wiedehopf hat den Hals eingezogen.

Zur dritten Serie (Abb.4, Abb.8b): Die dritte Serie zeigt eine Schmetterlingsraupe (Gattung *Autographa*, wahrscheinlich Gammaeule *A. gamma*), von ungefähr 25 - 30 mm Größe.

Das einzige Bild der Serie zeigt die Phase am Ende des „Hochwerfens“, unmittelbar vor dem Auffangen der Beute im Schnabelwinkel (Abb.4, Abb.8b), mit nur leicht angehobenem Schnabel und eingezogenem Hals. Die fliegende Raupe wirft einen Schatten auf die rechte Außenseite des Unterschnabels (Abb.8b); die Raupe befindet sich demnach teilweise außerhalb des Schnabelraumes und ist in Teilen quer zum Schnabel ausgerichtet. (Der Einfall des Sonnenlichtes ist nur wenig schräg; vgl. Abb.5a, Abb.8a). Dies könnte darauf hinweisen, dass der Wiedehopf beim „Hochwerfen“ kurz vor dem Wiederauffangen der Beute die Stellung des Kopfes noch verändert („Nachkorrektur“ zum Auffangen).

Zur vierten Serie (Abb.11a-l): Die Photoserie zeigt einen nahezu vollständigen Ablauf der Beutebearbeitung, von unmittelbar nach dem Erbeuten über das „Hochwerfen“ bis zum Verschlucken. Bei der Beute handelt es sich wahrscheinlich um eine Schnellkäfer-Larve (Elateridae, „Drahtwurm“) von ungefähr 30 - 40 mm Länge.

Zunächst wird die Beute mit nach unten gesenktem Schnabel bearbeitet (Abb.11a-d). Dann wird der Schnabel angehoben (Abb.11e-f), wobei die Beute quer zum Schnabel verschoben worden ist, und wieder abgesenkt (Abb.11g-h). Zum „Hochwerfen“ wird der Schnabel erneut angehoben (Abb.11i). Dabei ist der Schnabel bereits leicht geöffnet und die Beute hat ihre Position erneut verändert (Abb.11i: dunklerer Kopfbereich der Larve jetzt auf der rechten Seite des Schnabels, zuvor auf der linken Seite, vgl. Abb.11a-g). Das „Hochwerfen“ der Beute erfolgt hier mit gestrecktem Hals und wenig über die Waagerechte angehobenem Schnabel (Abb.11j). Beim Verschlucken wird der Schnabel wieder horizontal gehalten (Abb.11k) und danach wieder leicht abgesenkt (Abb.11l), der Hals bleibt unverändert gestreckt. Dauer: < 3 s (zeitlicher Abstand Abb.11a-Abb.11l), davon: „Hochwerfen“ < 1 s (zeitlicher Abstand Abb.11h-Abb.11k).

Gemeinsam mit der Beute ist zunächst ein nicht als Nahrung dienendes Teilchen (Pflanzenstück, Gespinnsthülle, mit Spinnweb ?) am Mittelteil des Schnabels lose angeheftet (Abb.11a-11h), das dann abfällt (Abb.11j-11l).

Zur Dauer der Phasen: Die gesamte Verhaltensabfolge vom Ergreifen über die Bearbeitung bis zum Hochwerfen der Beute kann sehr rasch, innerhalb einer bis weniger Sekunden, ablaufen (Mittel $x = 5,9$ s; $N=9$; minimal: < 1,0 s; maximal: 11,0 s). Das eigentliche „Hochwerfen“ der Beute (einschließlich des Verschluckens) dauert oft weniger als eine Sekunde (Mittel $x = 0,9$ s; minimal: 0,5 s; maximal: 1,3 s). - Auch das Stochern bei der Nahrungssuche, das aus sehr kurzen (Probe-) Stößen ebenso wie aus längerem „Wühlen“ mit dem Schnabel bestehen kann, dauert meist nur wenig mehr als eine Sekunde (Mittel $x = 1,3 \pm 0,9$ s; $N=49$; minimal: 0,2 s; maximal: 4,5 s).

3.2 Beutebehandlung beim Weidensperling

Die Bilder zeigen vor allem die Phasen der Beutebehandlung kurz vor dem Verschlucken der Beute. Dabei umfassen Abb.13 - Abb.16 eine fortlaufende Serie von hintereinander folgenden Aufnahmen an einem Vogel mit ein- und demselben Beutetier. Dauer: < 5 s (zeitlicher Abstand Abb.14a-Abb.16b).

Bei der vom Sperling frisch erbeuteten Schmetterlingsraupe (Abb.13) handelt es sich offensichtlich um die gleiche Art wie die vom Wiedehopf erbeuteten (Gattung *Autographa*, wahrscheinlich *Gammaeule A. gamma*; vgl. Abb.5b, Abb.6b), von vergleichbarer Größe (um 20 - 25 mm). Die Raupe wird längere Zeit bearbeitet, indem sie im Schnabelraum hin und hergeschoben wird (Abb.14a - Abb.14d). Dabei wird der flüssige Inhalt schließlich weitgehend ausgequetscht und manchmal dann herausgeschleudert (Abb.13d); es bleibt lediglich ein schlauchartiges, mehr oder minder schlaffes Gebilde übrig (z.B. Abb.14a, Abb.15a, Abb.15b). Spuren des flüssigen Raupen-Inhaltes sind nach dem Verschlucken der Beute am Schnabel und den Kinnfedern zu sehen (Abb.16a, Abb.16b). Die Beteiligung

der Zunge an der Bewegung der Beute ist deutlich zu erkennen, sowohl während der Bearbeitung (Abb.14b, Abb.15a, Abb.15b) als auch beim Schluckvorgang (Abb.15d, Abb.15e).

4. Diskussion

4.1 Das Hochwerfen von Beute

Zur Lageänderung der Beute. Die Verhaltensweise des „Hochwerfens“ der Beute, das vor allem bei größeren Beutetieren auffallend ist, wird schon seit langem beschrieben (BECHSTEIN 1795, NAUMANN 1826, 1901, BREHM 1885, ASTLEY 1907, HEINROTH & HEINROTH 1926, NIETHAMMER 1938, STIRNEMANN 1943, 1947, SKEAD 1950, BÄSECKE 1951, MÜNCH 1952, HIRSCHFELD & HIRSCHFELD 1973, GLUTZ & BAUER 1980 / 1994, CRAMP 1985, KRIŠTÍN 2001). Dabei dürften die meisten Beschreibungen des „Beutehochwerfens“ mehr oder minder direkt auf NAUMANN (1826) zurückgehen, wie sich aus den Formulierungen vermuten lässt (für Zitate, s. Anhang 1).

Bemerkenswert ist, dass sich in der neueren Literatur keine umfassenden Untersuchungen zum Verhalten bei Nahrungssuche und Beutebehandlung finden; die meisten Beschreibungen scheinen auf mehr oder minder zufälligen Einzelbeobachtungen zu beruhen. Demnach könnte selbst die neuere Zusammenfassung über das „Hochwerfen von Beute“ bei KRIŠTÍN (2001), wonach größere bewegliche Beute quer im Schnabel gehalten und vor dem Verschlucken hochgeworfen wird, „um sie längs nach der Zunge auszurichten“ (d.h. in Schnabel-Längsrichtung), weitgehend auf BECHSTEIN (1795) und NAUMANN (1826) fußen (s. Anhang 1, auch für Kritik; bei KRIŠTÍN 2001: beide Autoren nicht als Quelle angegeben).

Dieses „Hochwerfen der Beute“ wird zum Teil wiederholt, wenn die Beute sich mit jedem „Ruck“ von der Schnabelspitze her nur in kurzen Abschnitten zum Schnabelgrund hin verschiebt und nicht auf einmal im Schlund landet, oder auch wenn die Position der Beute - von der Quer- in die Längsrichtung - noch nicht optimal zum Verschlucken ist (Serie der Abb.11; vgl. BECHSTEIN 1795, NAUMANN 1826; s. Anhang 1). Offenbar kommt es durch das „Hochwerfen“ manchmal sogar zu einem Vor- und Zurückverschieben der Nahrung im Schnabel (NAUMANN 1826; s. Anhang 1).

Das „Hochwerfen“ kann demnach aus zwei voneinander unabhängigen räumlichen Lageänderungen der Beute bestehen: (1) dem Drehen der Beute von der Quer- in die Längsrichtung des Schnabels (Ausrichten); (2) der Verschiebung der Beute von der Schnabelspitze hin zum Schnabelgrund und Schlund. Daher ist schwer vorstellbar, wie Beute ohne Hochwerfen „direkt verschluckt“ werden kann (KRIŠTÍN 2001, s. Anhang 1), wenn sie zuvor mit der Schnabelspitze ergriffen wurde. Ob und wie Beute bereits bei der Nahrungsaufnahme an den Schnabelgrund gelangen kann, scheint bislang nicht beschrieben worden zu sein.



13a



13b

13c



13d



Die Stellung des Kopfes wird während des „Hochwerfens“ möglicherweise auch kurz vor dem Wiederauffangen der Beute noch verändert („Nachkorrektur“ zum Auffangen, s. 3.1, vgl. Abb.8b). Dabei dürften gezielte Lageveränderungen des Kopfes aber allenfalls bis zu einer Entfernung in der distalen Schnabelhälfte möglich sein, da das binokulare Gesichtsfeld des Wiedehopfes in unmittelbarer Nähe zum Schnabelwinkel aufgrund der relativ breiten Schnabelbasis stark eingeschränkt sein dürfte (BURTON 1984; vgl. Abb.8a; s.4.3).

Zur Schnelligkeit des „Hochwerfens“. Erstaunlich ist, mit welcher Geschwindigkeit die Verhaltensabfolge des „Beute-Hochwerfens“ ablaufen kann. Die Zeit zwischen Aufnahme der Beute mit der Schnabelspitze über das Hochwerfen bis zum Verschlucken der Beute beträgt manchmal nur eine bis wenige Sekunden (für Werte, s. 3.1; vgl. Abb.11), insbesondere wenn die Beute vor dem Verschlucken kaum bearbeitet wird. Dabei nimmt das eigentliche Hochwerfen und Wiederauffangen der Beute nur einen Bruchteil dieser Zeitspanne in Anspruch (minimal < 0,5 s; Beispiel Abb.11h - Abb.11k: 1,2 s; s. 3.1). Zudem wird kleinere Beute (und selbst bis zu 15 - 20 mm große Raupen) oftmals

Abb.13 - Abb.16. Fortlaufende Serie von Aufnahmen eines Vogels mit ein- und demselben Beutetier (einzelne Aufnahmen ausgelassen). Dauer: < 5 s (Abb. 14a - Abb. 16b).

Abb.13. (zu S. 78) Weibchen des Weidensperlings (*Passer hispaniolensis*) im selben grünen Brachefeld und mit demselben Beutetyp wie der Wiedehopf: Raupe des Eulenfalters *Autographa gamma*. - Abb.13a. Sperling mit frisch erbeuteter Raupe; Kopf leicht angehoben. Flügel-Querbinde durch hell-weißliche Säume an dunklen Spitzen der Mittleren Oberen Armdecken (MOAD), Rückenlängsstreif durch hell-weißliche Säume der inneren Schulterfedern; dunkle Strichelung auf Flanken und Bauch auf heller gräulicher Unterseite; kräftiger Schnabel (vgl. Abb.16); (Weibchen des Haussperlings *P. domesticus* unterschieden durch: mehr hell-bräunliche Säume der MOAD und inneren Schulterfedern und schwächere Strichelung auf düster bräunlich-grauer Unterseite.) - Abb.13b. (Ausschnitt aus Abb.13a). Kopf mit leicht geöffnetem Schnabel, Raupe mit dem vorderen Schnabel-Drittel erfasst. Hell gräulich-weißliche Ohrdecken und Unterseite, abgesetzt gegen bräunliche Oberseite (Rücken). Iris dunkel bräunlich. Oberschnabel-First leicht konvex gekrümmt. Dunkle Verfärbung im Schnabelwinkel auf Deckfedern und Schnabelborsten übergreifend (vgl. Abb.13c, Abb.15a, Abb.16a), möglicherweise durch Inhaltsstoffe der Nahrung bedingt. - Abb.13c. (Ausschnitt aus Abb.13b). Eingerollte Schmetterlingsraupe. Erkennbar sind: dunkel-schwärzlicher Kopf-Seitenstreif, wenige lange weiße Borsten nahe der Rückenmitte auf jedem Segment, durchgehende helle (Sub-) Stigmatallängsbinde, Stigmata (Tracheenöffnungen) in den dunkel-bräunlichen Seitenflecken, darüber zwei weitere helle Längsbinden, Ansatz zu einem (zwei) Bauchbein(en) am Hinterleib (auf Höhe des Kopfes), hellgrüne Grundfärbung, Oberseite bräunlich-grün abgedunkelt gegenüber hellerer Unterseite. - Abb.13d. Beutebearbeitung: ruckartiges Herausschleudern des zerquetschten, halbflüssigen Raupen-Inhaltes (Darmtrakt) nach vorne-unten weg; Beute in der Schnabelspitze eingeklemmt, Hals vorgestreckt.

Fig.13 - Fig.16. Sequence of photos of one bird with one and the same prey (few photos of the series being excluded). Duration: < 5s (Fig. 14a - Fig. 16b).

Fig.13. (to p. 78) Female Spanish Sparrow (*Passer hispaniolensis*) in the same green fallow field and with the same type of prey as the Hoopoe, a caterpillar of the noctuid moth *Autographa gamma*. - Fig.13a. Sparrow with only just captured caterpillar, and with head slightly raised. Median coverts and innermost scapulars edged light-whitish, forming a transversal wing-band, respectively a longitudinal stripe on the back; flanks and belly with dark streaks on a more light-greyish underside; strong bill (cf. Fig.16); (female House Sparrow *P. domesticus* distinguished by: median coverts and innermost scapulars edged more light-brownish, and a darkish-grey underside only faintly streaked.) - Fig.13b. (Section from Fig.13a). Head with slightly opened bill, caterpillar seized with the apical third of the bill. Ear coverts and underside light greyish-whitish, contrasting to brownish upperside (back). Iris dark brownish. Contour line of culmen slightly convex. Dark (dis-)colouration at the base of the bill, including the contour feathers and bristles (cf. Fig.13c, Fig.15a, Fig.16a), probably being caused by contents of the prey. - Fig.13c. (Section from Fig.13b). Caterpillar rolled up. Detectable characters are: dark-blackish lateral stripe at the head, few long white bristles near the center of the back on each of the segments, continuous light longitudinal (sub-)stigmatal band, stigmata (openings of the tracheae) in the center of the dark brownish lateral patches above this band, and two additional light longitudinal bands above these patches, base of one (two) abdominal foot (opposed to the head), basic colour light green, on the upperside darker brownish-green contrasting with lighter underside. - Fig.13d. Manipulation of prey: the squeezed, semi-liquid contents of the caterpillar (gastrointestinal tract) are abruptly thrown out and in downward-forward direction; prey seized with the bill-tip, neck extended.

sofort nach dem Ergreifen (bzw. dem Sichtbarwerden in der Schnabelspitze) hochgeworfen und - scheinbar unbearbeitet - verschluckt (eig. Beob.; vgl. filmische Dokumentation bei SUGRANYES 2011). Die „mit einem beständigen Schütteln oder schnellen Nicken“ (NAUMANN 1826) verbundene Nahrungssuche kann also aus zahlreichen Einzelbewegungen bestehen, mit teils außerordentlich rasch aufeinanderfolgenden Phasen des eigentlichen Hochwerfens von kurz nacheinander aufgenommenen Beutetieren. Für den menschlichen Beobachter sind solche Einzelbewegungen oftmals kaum mehr zeitlich aufzulösen, ähnlich wie bei Watvögeln, deren einzelne „Rüttelbewegungen“ in ein „Vibrieren“ von Kopf und Schnabel übergehen (HOERSCHELMANN 1972). Dies mag dazu beigetragen haben, dass das oft unauffällige „Beute-Hochwerfen“ des Wiedehopfes kaum eingehender untersucht wurde. Auch bei Sperlingen *Passer* läuft der eigentliche Fressvorgang oftmals sehr rasch ab; die vorbereitete Raupe wird innerhalb weniger Sekunden endgültig verschluckt (Abb.14a - Abb.16b: < 5s).

Fallenlassen oder Wurf mit Drall? Beim „Hochwerfen“ der Beute muss es sich, von Ausnahmen abgesehen, um eine Wurfbewegung handeln. Die *Richtung der Wurfbewegung* ergibt sich dabei aus der beobachteten Ortsveränderung der Beute von der Spitze zum Grund des Schnabels hin (physikalisch: ‘Schiefer Wurf’ auf den Vogel zu). Allerdings soll es sich nach Angaben von H.SCHULTHEISS (in HIRSCHFELD & HIRSCHFELD 1973; ähnlich übernommen in CRAMP 1985; s. Anhang 1) bei diesem „Hochwerfen“ keinesfalls um eine Wurfbewegung handeln, sondern lediglich um ruckartiges Hoch-, Herunter- und erneutes Hochziehen des Kopfes. Dieser Beschreibung steht entgegen, dass der Wiedehopf die Beute vor dem Hochwerfen oft im lediglich leicht schräg nach oben gerichteten Schnabel an der Schnabelspitze festhält (vgl. Zeichnung nach Photo von A.LABHARDT in: GLUTZ & BAUER 1980/1994), aber meist im abgesenkten, abwärts gerichteten Schnabel (NAUMANN 1826; hier: Abb.7a, Abb.11i: jeweils kurz vor dem Hochwerfen). Nur ausnahmsweise dürfte der Vogel den Schnabel so steil in die Höhe halten, dass eine reine Fallbewegung der Beute senkrecht nach unten ausreichend wäre, um die Beute zum Schlund hin zu befördern. Daher kann das Nahrungsteilchen bzw. die Beute, die sich in der Schnabelspitze befindet, in der Regel nicht einfach nur losgelassen, d.h. fallengelassen, werden, um durch rasches Zurückziehen und blitzschnelles Weitervorfahren des Kopfes „weiter unten“ - näher am Schnabelgrund - wieder aufgefangen zu werden. Demnach muss das Nahrungspartikel, zusätzlich zu der reinen Fallbewegung in der Senkrechten (Vertikalen), offensichtlich noch eine Bewegung in der Waagerechten (Horizontalen) auf den Vogel zu ausführen. Der Wiedehopf müsste ansonsten - bei schräg nach oben gehaltenem Schnabel - die gesamte Bewegung in der Waagerechten von der Schnabelspitze bis zum Schnabelgrund, d.h. über eine Strecke von bis zu 60 mm (Schnabellänge: 5-6 cm, KRISTÍN 2001), durch Vorstrecken des Halses („Ausfahren“) erzielen. Dann sollte der Wiedehopf eine „Kopfeinzieh-Stellung“ („Kauer-Stellung“) vor Beginn des Hochwerfens einnehmen, und eine „Stellung mit besonders weit ausgestrecktem Hals“ („Langhals-Stellung“) am Ende des Hochwerfens, wenn die Beute den Schnabelgrund erreicht hat. Dies lässt sich aber auf



14a



14b



14c



14d

Abb.14. Weibchen des Weidensperlings (*Passer hispaniolensis*) beim Bearbeiten der Beute, einer Schmetterlingsraupe (*Gammaeule Autographa gamma*). - Abb.14a. Raupe an einem Ende zusammengemisst in der Schnabelspitze gehalten, auf voller Länge herabhängend. - Abb.14b. Weitgehend ausgepresste Raupe in der Spitzenhälfte des geöffneten Schnabels liegend, Raupe in der Körpermitte erfasst; wird offenbar mit Hilfe der Zunge (gegenüber Abb.14a) nach links verschoben. - Abb.14c. Erneutes Zusammendrücken der Raupe im wieder geschlossenen Schnabel, dabei Raupe weiter zur Schnabel-Basis hin verschoben (vgl. Abb.14a). - Abb.14d. Erneutes Verschieben der gepressten Raupe zur Schnabelspitze hin, offenbar wiederum unter Einsatz der Zunge; die Raupe umgriffen von der leicht hakenförmigen, abwärts gerichteten Oberschnabelspitze.

Fig.14. Female Spanish Sparrow (*Passer hispaniolensis*) handling prey, a caterpillar of the noctuid moth *Autographa gamma*. - Fig.14a. Caterpillar held with the bill-tip and being squeezed at one end, hanging down at full length. - Fig.14b. Caterpillar already being largely squeezed out, and laying in the distal half of the opened bill, being seized at the half length of its body; caterpillar being shifted to the left (compared to Fig.14a), apparently with the aid of the sparrow's tongue. - Fig.14c. Caterpillar being compressed again in the anewly closed bill, and moved towards the base of the bill (cf. Fig.14a). - Fig.14d. Caterpillar being squeezed again and shifted anew towards the bill-tip, apparently again with the aid of the tongue; the tip of the culmen being slightly hooked and pointing downwards, and thus grasping the caterpillar.



15a



15b



15c



15d



15e

Abb.15. (zu S. 82) Der Einsatz der Zunge beim Bearbeiten der Beute, einer Schmetterlingsraupe (Gammaeule *Autographa gamma*), durch ein Weibchen des Weidensperlings (*Passer hispaniolensis*). - Abb.15a. Sperling mit auf der Zunge liegender Raupe nahe der Oberschnabelspitze; Schnabel weit geöffnet und Zunge stark angehoben, dadurch rechte Spange des Zungenbeinbogens sichtbar (Bereich des unpaaren Basihyale und des distalen Endes des rechten Ceratobranchiale); fleischiges, stärker durchblutetes Hinterende der Zunge sichtbar (am Ansatz der Zungenflügel); hakige Spitze des Oberschnabels. Raupe stark ausgepresst und etwas in sich verdreht. - Abb.15b. Raupe mit Hilfe der Zunge in Längsrichtung weiter nach links verschoben; Zunge etwas abgesenkt, rechtes Hinterende (Zungenflügel) sichtbar; Haut des Schnabelwinkels stark gedehnt. - Abb.15c. Beginn des Schluckvorganges (Zustand 0,5 s nach Abb.15b): Raupe bis fast an ihr Hinterende in den Schnabelraum eingezogen; Schnabel bis auf einen Spalt geschlossen, vor allem durch Absenken des Oberschnabels (vgl. Abb.15b). Oberes Augenlid etwas geschlossen, mit über dem Lidrand anschließendem federlosem Hautstreifen (Rain, Apterium ocularis superior). Kehle leicht vorgeschoben (durch die Beute?). - Abb.15d. Fortsetzung des Schluckvorganges: hintere Hälfte der Raupe mit der Zunge gegen den Gaumen gepresst; Schnabel weiter geschlossen, Haut im Schnabelwinkel entspannt; Schnabelborsten aus dem vorderen Zügelbereich über die Oberschnabelbasis abstehend. Oberschnabel-Rand hinter der Schnabelspitze leicht ausgebrochen-beschädigt. - Abb.15e. Fortsetzung des Schluckvorganges: Raupen-Hinterende bis vor die Mitte des Oberschnabels nach vorne geschoben, dabei Schnabel noch weiter geschlossen und Zunge weit vorgestreckt; löffelförmige Spitze der Zunge die Unterschnabelspitze überragend; Unterschnabel weit nach vorne geschoben, die Oberschnabelspitze leicht überragend; deutlicher Knick des oberen Randes des Unterschnabels (an der Grenze Dentale - Surangulare). Raupenkörper wahrscheinlich in den stachelartigen Papillen am Hinterrand der Zunge festgehakt.

Fig.15. (to p. 82) The use of the tongue in handling prey, a caterpillar of the noctuid moth *Autographa gamma*, by a female Spanish Sparrow (*Passer hispaniolensis*). - Fig.15a. Sparrow with the caterpillar laying on the tongue, and near the tip of the culmen; the bill being wide-opened, and the tongue being lifted up rather far, thus the right bar of the hyoid arch being visible (in the region of the single basihyal bone and the distal end of the right ceratobranchial bone); fleshy part of the rear end of the tongue (at the base of the „tongue wings“) visible, with rather strong circulation of blood; hooked tip of the culmen. Caterpillar being strongly squeezed, and its body slightly twisted. - Fig.15b. Caterpillar being shifted in lengthwise direction to the left, with the aid of the tongue; tongue being slightly more lowered, thus right rear end of tongue („winged“ pharyngeal part) being visible; skin of the rictus strongly extended. - Fig.15c. Beginning of the process of swallowing the prey (situation 0,5 s after Fig.15b): caterpillar being retracted nearly completely up to its rear end into the inner cavity of the bill; bill closed to a narrow slit, mainly by lowering of the culmen (cf. Fig.15b). Upper eyelid slightly lowered, with a featherless strip of skin above the margin of the eyelid (Apterium ocularis superior). Throat slightly bulged forward (by the prey?). - Fig.15d. Continuation of the process of swallowing: rear half of the caterpillar being pressed against the palate with the bird's tongue; rictus skin now relaxed; bristles of the loral tract projecting over the base of the culmen. Edge of the culmen (upper mandible) just proximal of the bill-tip partly broken off and damaged. - Fig.15e. Continuation of the process of swallowing the prey: rear end of the caterpillar being shifted distally up to the middle of the culmen, with the bill being slightly more closed, and the tongue being extended very far; the spoon-shaped tip of the tongue extending over the tip of the mandible; the mandible being moved forward rather far, reaching slightly beyond the tip of the culmen; prominent bend of the upper rim of the mandible (at the transition zone of dentary and surangular bone). Body of the caterpillar probably fixed to the spinous labial papillae on the rear end of the tongue.



16a



16b

Abb. 16. Weibchen des Weidensperlings (*Passer hispaniolensis*) beim Verschlucken der Beute, einer Schmetterlingsraupe (*Gammariaule Autographa gamma*). - Abb. 16a. Während des Schluckvorganges (Zustand 0,5 s nach Abb. 15d): Beute vollständig im Schnabel bzw. Schlund, Schnabel nunmehr fast vollständig geschlossen; Kinn- und Kehlfedern leicht abgestellt, Kehle leicht nach außen vorgewölbt (durch Beute ?); Kopf und Schnabel leicht über die Waagerechte angehoben. Grünliche Reste des flüssigen Raupen-Inhaltes an Ober- und Unterschnabel sowie im Schnabelwinkel. - Abb. 16b. Beendeter Schluckvorgang (Zustand 0,5 s nach Abb. 16a): Schnabel und Kopf waagrecht in entspannter Haltung, Kehlfedern angelegt; Schnabel etwas weiter geöffnet als in Abb. 16a.

Fig. 16. Female Spanish Sparrow (*Passer hispaniolensis*) swallowing prey, a caterpillar of the noctuid moth *Autographa gamma*. - Fig. 16a. During the process of swallowing (situation 0,5 s after Fig. 15d): the prey being completely inside the bill respectively pharyngeal cavity, with the bill now being nearly completely closed; chin and throat feathers (of the interramal and submalar tracts) slightly raised, and throat slightly bulged outward (caused by the prey ?); head and bill slightly raised. Greenish remains of the fluid contents of the caterpillar adhering to the culmen and mandible, and to the rictus feathers (mandibular tract). - Fig. 16b. Process of swallowing completed (situation 0,5 s after Fig. 15d): Bill and head held horizontally in a relaxed position, with the throat feathers depressed; bill opened slightly more than in Fig. 16a.

den Fotos höchstens ansatzweise erkennen. Denn beim Eintritt der Beute in den Mundraum kann der Hals offensichtlich sowohl (vor-)gestreckt sein (Abb. 5), als auch eingezogen sein (Abb. 3, Abb. 8a, Abb. 8b; vgl. Abb. 11k: unmittelbar beim Schlucken). Auch in der Literatur wird ein solcher Wechsel von einer extremen „Kauer-“ in eine „Langhals-Stellung“ nicht erwähnt, obwohl dies auffällig sein sollte.

Auch aus der Bezeichnung im Englischen für diese Verhaltensweise des Beute-Hochwerfens, nämlich 'tossing back' (d.i. „Zurückwerfen“; vgl. SKEAD 1950, BURTON 1984, CRAMP 1985), geht hervor, dass es sich nicht bloß um ein einfaches Hochwerfen bzw. Fallenlassen der Beute handelt. Der Beute wird beim Hochwerfen offenbar ein „Schwung“ oder „Drall“ mitgegeben, der sowohl eine Impuls-Komponente nach oben (über den Vogel hinauf) enthält, als auch eine Impuls-Komponente auf den

Vogel zu (zum Vogel hin). Dadurch bleibt dem Vogel Zeit, den Kopf so auszurichten, dass die Beute näher am Schnabelgrund wieder aufgefangen werden kann. Ähnliches gilt auch für andere langschnäbelige Vögel wie die Tukane (Ramphastidae), die ihre Frucht-Nahrung mit einem Aufwärtssruck des Kopfes von der Schnabelspitze hoch- und rückwärts in den Schlund werfen (SKUTCH 1970, s. Anhang 4).

4.2 Länge der Zunge und Hochwerfen von Nahrung

„*Zungenlosigkeit*“? Auch die Erklärung für das ruckartige Hochschleudern der Beute ist ebenso alt wie die Beobachtungen dieses Verhaltens: die äußerst kurze Zunge des Wiedehopfes. Diese auffallend kurze Zunge kann nicht dazu eingesetzt werden, die mit der Schnabelspitze erfasste Beute zum Schlund hin zu schieben; der Schnabel ist viel zu lang, die Zunge viel zu kurz (erstmalig bei: BECHSTEIN 1795, J.F. NAUMANN 1826; vgl. BUFFON 1779/1794, BECHSTEIN 1791, J.A. NAUMANN 1797, HEINROTH & HEINROTH 1926, NIETHAMMER 1938, NITZSCH 1858, STRESEMANN 1927-1934; s. Anhang 2).

Kommt die Nahrung unmittelbar weit hinten im Schlund zu liegen, ist ein Hochwerfen natürlich überflüssig. So wird bei Balzfütterungen des Weibchens durch das Männchen, ebenso wie bei Fütterungen von kleinen Jungen durch die Altvögel, die in der Schnabelsitze herantransportierte Nahrung vom fütternden Vogel jeweils tief in den Schlund des gefütterten Vogels verbracht, wozu der gefütterte Vogel den Schnabel weit öffnet und oft den Kopf zur Seite neigt bzw. in der Längsachse gegenüber dem fütternden Vogel dreht (z.B. STIRNEMANN 1947, BUSSMANN 1934, 1950, LÖHRL 1977; photographischer Beleg, z.B. KOLBE 1976: p.423, G. BORTOLATO in: KRISTÍN 2001: p.406, VAN NOSTRAND in LINT 1964: p.121; für Futter-Transport in der Schnabelspitze, z.B. MEADE-WALDO 1907, eig. Beob.).

Dabei scheint kaum eingehender geklärt zu sein, was die mittelbare Ursache (ultimate cause) für die Beibehaltung einer kurzen Zunge beim Wiedehopf ist. Welchen Vorteil bietet eine solch kurze Zunge? Denn es sollte nicht übersehen werden, dass auch die äußerst kurze Zunge des Wiedehopfes ein vollständig ausgebildetes Zungenskelett aufweist (NITZSCH 1858, BURTON 1984; zum Nachteil einer längeren Zunge, s. 4.3). Nach älteren Vorstellungen dürfte die kurze Wiedehopf-Zunge nur noch beim Schlucken der Beute („Hinunterschieben“) und beim Freihalten des Atemweges beteiligt sein (LUCAS 1897, GARDNER 1926, STRESEMANN 1927-1934, s. Anhang 2). Möglicherweise unterstützend wirken dabei an die Zungenverschiebung gekoppelte Bewegungen des Kehlkopfes (Larynx), der ebenfalls mit dem Zungenskelett (Hyoidbogen) verbunden ist (vgl. HOMBERGER 1999). Auch die spitzen Papillen („Zähne“) auf der Rück- und Oberseite der kurzen Wiedehopf-Zunge (NITZSCH 1858), ebenso wie der Schleim der Parotis- und Gulardrüsen (NITZSCH 1857), könnten das Verschieben der Beute während des Schluckens erleichtern.

Zungengebrauch bei Passer. Wie die Abbildungen (Abb.13 - Abb.16) belegen, ist bei der Beutebearbeitung durch *Passer* die Zunge fortlaufend beteiligt (Abb.15). Offenbar wird beim Bearbeiten von tierischer Nahrung die Zunge vom Weidensperling *P.*

hispaniolensis auf ähnliche Weise eingesetzt wie beim Enthülsen von Samen. Beim Aufquetschen von Samen durch *Passer* („Quetschschnabel“ der Passerinae, ZISWILER 1965) arbeiten Ober- und Unterschnabel gegeneinander, wobei eine längsverlaufende Leiste auf dem hörnern Gaumen (der Oberschnabel-Unterseite) und die Oberschnabel-Außenkante eine Rille bilden, in welche die scharfen Ränder des Unterschnabels eingreifen bzw. hineingepresst werden können (vgl. ZWEERS 1999). Durch die Zunge wird die Nahrung dabei jeweils in die zum Öffnen günstigste Position gebracht (ZISWILER 1965: p.23, 34f.). Die weiche Schmetterlingsraupe wird, ähnlich wie ein hartes Samenkorn beim Enthülsen, offenbar ebenfalls mit der Zunge hin- und hergeschoben (Abb.15a - Abb.15b), mit den Schnabelrändern jeweils eingeklemmt, und dann beim wiederholten Schließen des Schnabels schließlich zerquetscht und ausgepresst, wobei der Darm austritt. Endlich wird die Raupe wiederum mit der Zunge in den Schlund geschoben (Abb.15d - Abb.15e), wobei die Raupe wahrscheinlich in die borstenartigen Papillen an der Rückseite der Zunge „verhakt“ ist (vgl. GARDNER 1926).

Darüberhinaus sind auf den Fotos Einzelheiten des Zungenbaues zu erkennen. Die pfeilförmige, verhornte Zungenspitze ist oberseits schwach löffelförmig eingesenkt und nach vorne verschmälert (Abb.15b, Abb.15e). Dabei ist die Zunge vor allem auf der Unterseite und ganz an der Spitze von verhorntem Deckgewebe überzogen. Der hintere, zweispartige Teil der Zunge ist insbesondere auf der Oberseite fleischig und dort kaum oder unverhornt (rötliche, stark durchblutete Teile in Abb.15a) und bei *Passer* auffallend lang ausgezogen („Zungenflügel“; vgl. NITZSCH 1858, GARDNER 1926, STRESEMANN 1927-1934, LUCAS & STETTENHEIM 1972).

4.3 Schnabel-Bau und -Beweglichkeit

Massiver Schnabel. Auf den festen, innen massiven Bau des Wiedehopfschnabels (genauer: der Schnabelspitzenhälfte) wird bereits in der ältesten Literatur hingewiesen (J.A. NAUMANN 1797, J.F. NAUMANN 1826; s. Anhang 3); daher kann der Schnabel auch spechtartig zum „Hacken“ in der Erde eingesetzt werden (NAUMANN 1826; vgl. filmische Dokumentation bei SUGRANYES 2011; vgl. hier: Abb.9d). Zur Stabilität könnte beitragen, dass der Schnabel seitlich zusammengedrückt und daher mehr stabförmig (und nicht bandförmig) ist (s. Anhang 3). Dabei ist der basale, schädelnahe Teil des Schnabels innen hohl, - wie bei Spechten (Picidae); und Spongiosa nur ganz basal vorhanden (HESSE 1907). Wie bei Spechten (Picidae) ist die Hornscheide (Ramphotheca) an der Schnabelspitze besonders verstärkt (HESSE 1907). Die massive, stabförmige (und nicht hohlrohrartige) Bauweise der Schnabelspitze, mit bis zur Spitze reichender knöcherner Ausfüllung, wird selbst bei Schnabel-Mißbildungen deutlich (HEINROTH & HEINROTH 1926; s. Anhang 3). - Dabei ist die Spitze des Schnabels (immer?, durch Abnutzung?) eher stumpf und der Oberschnabel (meist?) etwas länger als der Unterschnabel (BECHSTEIN 1791, BUFFON 1779 / 1794, BLYTH 1838; s. Anhang 3; eigene photographische Belege an wildlebenden Vögeln:

3 Ex. mit deutlich längerem, 3 Ex. mit nur wenig längerem Oberschnabel, 3 Ex. mit gleich langem Ober- und Unterschnabel, vgl. Abb.7c). Dies könnte das Eindringen in den Boden erleichtern („Bohrkopf“) und ein Auseinanderklaffen des Schnabels verhindern (durch überstehende Oberschnabelspitze), ähnlich wie bei Schnepfen- und Brachvögeln (HOERSCHELMANN 1970). - Auffallend ist auch die relativ breite Basis des Schnabels beim Übergang in den Stirnschädel (BURTON 1984, vgl. MURIE 1873, PÉCZELY 1963), die ebenfalls als Anpassung an das Stochern (probing) und Zirkeln (gaping) in härterem Substrat verstanden werden kann (BURTON 1984: p.427; für Schnabel-Spaltung, vgl. MEADE-WALDO 1907; s.u.). Im Vergleich dazu weisen die Baumhopfe (Phoeniculidae), die in weicheren Morschholz-Substraten, unter loser Rinde und in Spalten stochern und dort Kleintiere mit dem Pinzettenschnabel ergreifen (BURTON 1984, LIGON 2001), eine starke Verengung des Schädels vor den Augen auf. Dadurch wird bei Baumhopfen zwar die Schnabelbasis weniger belastbar gegen Querkräfte, aber gleichzeitig das binokulare Blickfeld zum Schnabel hin vergrößert (BURTON 1984), ähnlich wie bei Staren (LORENZ 1949: „Hohlkehle“ vor den Augen).

Darüberhinaus besteht wahrscheinlich ein mechanisch bedingter Zusammenhang zwischen Schnabel-Stabilität und Zungenlänge (-größe): ein mechanisch besonders biegeester Schnabel bietet für eine lange Zunge kaum Platz (BURTON 1984). Bei Wiedehopfen weist so der relativ massige und stabile lange Schnabel (über den größten Teil seiner Länge) keinen Hohlraum auf, in dem sich eine lange Zunge bewegen könnte; Ober- und Unterschnabel sind verstärkt. Die Verkleinerung der Zunge lässt sich damit - ähnlich wie bei Brachvögeln *Numenius* - als zwangsweise Folge der Anpassung an das Stochern in relativ hartem Untergrund verstehen (BURTON 1984: p.428, BURTON 1974: p.92f.). - Im Gegensatz dazu zeigt der sehr große und lange Schnabel der Tukane (Ramphastidae) extreme Leichtbauweise (BÜHLER 1993, 1995) und Tukane besitzen zumeist eine sehr lange Zunge. Es sind zu einem großen Teil Früchtefresser, die ihre Nahrung von Bäumen pflücken (BURTON 1984, BÜHLER 1996, SKUTCH 1970, SHORT & HORNE 2002).

Schädelkinetik. Auch im übrigen Bau des Schnabel-Apparates weist der Wiedehopf Besonderheiten auf. Bei Wiedehopfen (Upupidae), Baumhopfen (Phoeniculidae) und Nashornvögeln (Bucerotidae) ist der Unterschnabel sowohl zusammen mit dem Oberschnabel bewegbar (gekoppelte Kinetik über das Ligamentum postorbitale), als auch unabhängig vom Oberschnabel getrennt nach unten bewegbar (BURTON 1984). Dadurch dürfte das Ergreifen und Hin- und Herbewegen („Zurechtdrehen“) von lebender Beute bzw. von Nahrungsteilchen mit der Schnabelspitze erleichtert und verbessert werden („manipulation of food objects“, BURTON 1984: p.427). Dies erscheint beim Wiedehopf besonders wichtig, da der Zungenstummel dabei nicht helfen kann.

Zudem ist der Wiedehopf dazu fähig, den in das Substrat eingeführten geschlossenen Schnabel im Substrat zu öffnen, so beim Zirkeln (gaping; vgl. Abb.9b, Abb.9c). Dafür sprechen zahlreiche Einzelbeobachtungen von unter der Bodenoberfläche ergriffener Beute (z.B. BUSSMANN 1950, LÖHRL 1957, 1977; GLUTZ & BAUER 1980 / 1994, CRAMP 1985; für

Einzelnachweise, s. Anhang 5). Weitere morphologische Besonderheiten sind Wiedehopfen (Upupidae) und Baumhopfen (Phoeniculidae) gemeinsam, so ein vergrößerter langer Processus retroarticularis, ein besonderer Muskel, der Musculus retractor palatini (abgeleitet vom Musc. pterygoideus dorsalis medialis), und ein großer massiger Musculus depressor mandibulae und Musc. protractor. Auch diese Merkmale können als Anpassung an das Schnabelöffnen im Substrat (gaping) gedeutet werden (BURTON 1984; ähnlich für *Upupa* bereits NITZSCH 1857, p.237: „Der Schnabelöffner ... ein sehr auffallend starker Muskel“). Dabei muss es sich beim Öffnen des Oberschnabels während des Stocherns, mit im Boden eingeführten Schnabel, nicht immer um ein Zirkeln im eigentlichen Sinne handeln, da der Wiedehopf den Oberschnabel bzw. die Schnabelspitze mehrfach kurz öffnet und schließt (und nicht nur einmal weit öffnet) und die Bewegungen offenbar durch Berührungsreize (und nicht optisch) ausgelöst werden (LÖHRL 1977: p.46; ähnliche eig. Beob. des Schnabelöffnens und -schließens im Boden).

Möglicherweise erleichtern diese Anpassungen, die zunächst eine verfeinerte Handhabung von Nahrungsteilchen mit der Schnabelspitze bzw. das leichtere Schnabelöffnen im Substrat ermöglichen, auch das gezielte „Hochwerfen mit Schwung“ von Beute in der Schnabelspitze. So könnte, durch separates Absenken des Unterschnabels, mittels schnellem Öffnen und raschem Wiederschließen des Schnabels der Nahrungsmasse eine größere Beschleunigung nach oben mitgegeben werden. Ähnlich könnte das getrennte Absenken des Unterschnabels ein etwas späteres Loslassen der Nahrungsmasse in der Schnabelspitze beim Hochschwingen des Kopfes möglich machen, als dies bei gleichzeitigem Öffnen von Unter- und Oberschnabel der Fall wäre. Das etwas längere Festhalten mit dem Schnabel könnte wiederum dazu beitragen, der Nahrungsmasse eine etwas größere Beschleunigung mitzugeben, sodass eine geringere Kopfbewegung für das gezielte Hochwerfen nach schräg-oben ausreichend wäre. Zudem erhöht der verlängerte Schnabel des Wiedehopfes über Hebelwirkung, durch den verlängerten Wirk-Hebelarm, die Kraft- bzw. Impulsübertragung auf das beschleunigte Nahrungsteilchen in der Schnabelspitze.

Die Angabe von MÜNCH (1952, p.8), wonach der Wiedehopf imstande sei, den Schnabel auch lediglich an der Spitze durch Anheben der Oberschnabelspitze zu öffnen, bleibt unbestätigt. Denn die besonderen beweglichen Knochenspannen im Oberschnabel, wie sie bei Watvögeln vorhanden sein können, fehlen dem Wiedehopf; die Innenseite (Ventralseite) des Oberschnabels ist als kompakte Platte ausgebildet (Abb. in MURIE 1873, PÉCZELY 1963, BURTON 1984).

4.4 Zur Nahrungssuche, -bearbeitung und Beute-Auswahl

Bei der Nahrungssuche am Boden hüpft der Wiedehopf nicht, sondern *läuft* wie andere Bodenvögel, indem er einen Fuß nach dem anderen aufsetzt (Abb.9a; z.B. J.A. NAUMANN 1797, BUSSMANN 1934, 1950: „trippeln“), oftmals auch rennend (z.B. J.F. NAUMANN 1826: „Erdläufer“; WITHERBY et al. 1943; für Einzelnachweise, s. Anhang 5). Dabei wird die Schnabelspitze tastend in kurzen Abständen immer wieder gegen die Bodenoberfläche geführt bzw. gestoßen und seltener in den Boden eingestochen (z.B. NAUMANN 1826: „eine

Menge kleiner Löcher“; BUSSMANN 1950, LÖHRL 1977, E. BEZZEL in GLUTZ & BAUER 1980 / 1994), wodurch auch der Eindruck von „Verbeugungen“ entstehen kann (BECHSTEIN 1791; für Einzelnachweise, s. Anhang 5; vgl. unkommentierte filmische Dokumentation für *U. e. saturata*(?): SUGRANYES 2011, für *U.[e.] marginata*: CLARKE 2011). Die Beute kann gesehen und von der Oberfläche abgelesen („Aufpicken“) oder beim *Stochern* („Sondieren“) in oberflächennahen Bodenschichten mit der Schnabelspitze ertastet und ergriffen werden (z.B. NAUMANN 1826, BAKER 1927, GREAVES 1936, BUSSMANN 1950, SKEAD 1950, HIRSCHFELD & HIRSCHFELD 1973, LÖHRL 1977), wobei der Schnabel bis zum Schnabelgrund im Boden verschwinden kann (vgl. Abb.9b, Abb.9c; NAUMANN 1826, BUSSMANN 1950; s. Anhang 5) und die Beute oft mit großer Kraft herausgezogen wird (z.B. LÖHRL 1957, vgl. BLYTH 1838; s. Anhang 5). Dies geschieht zumeist in relativ kurzen Stocherstößen (Mittel $x = 1,3$ s; s. 3.1). Bei der Nahrungssuche nimmt der Wiedehopf öfter auch eine Körperhaltung ein, die an „Horchen“ denken lässt: mit steil nach unten gerichtetem Schnabel und leicht abgestellten Ohrdecken aufmerksam zum Boden blickend (zahlreiche photographische Belege). Der Wiedehopf kann die Beute also auf größere Entfernung sehen, sie bei Kontakt ertasten und möglicherweise in der Nähe hören (optische, taktile und akustische Beute-Lokalisation), aber nicht riechen (HEINROTH & HEINROTH 1926, LÖHRL 1977; zusammenfassend: GLUTZ & BAUER 1980 / 1994, ähnlich: CRAMP 1985, KRIŠTÍN 2001). Inwieweit die Schnabelspitze für ein solches Ertasten auch sensorisch ausgerüstet ist (z.B. mit besonderen Sinnesorganen für Druck, wie bei Watvögeln, vgl. PIERSMA et al. 1998, ZWEERS 1999), erscheint weiterhin nur ungenügend geklärt (vgl. GLUTZ & BAUER 1980 / 1994, KRIŠTÍN 2001); jedenfalls ist der Schnabel bis zur Spitze hin stark durchblutet (HEINROTH & HEINROTH 1926; s. Anhang 3). Offenbar sind der Drang zu Stochern und die Stocherbewegungen *angeboren*; geeignete Unterlagen (Substrate), Spalten, Ritzen lösen das Stochersuchen aus (HEINROTH & HEINROTH 1926, vgl. COLES 1982; für Einzelnachweise, s. Anhang 5). Um an größere, im Boden ergriffene Beute zu gelangen, kann der zunächst nur schnabeldünne Stocher-“Einstichkanal“ durch Herumlaufen im Kreis erweitert und dann die Beute unter Abstemmen der Beine gegen den Boden herausgezogen werden („Kreislaufen“: LÖHRL 1957, möglicherweise angeboren: LÖHRL 1977; vgl. SKEAD 1950; s. Anhang 5). Zudem können *größere Gegenstände*, die mögliche Beuteverstecke abdecken, z.B. Steine, mit dem Schnabel weggehoben werden, indem der daruntergestoßene (Ober-)Schnabel geöffnet wird (LÖHRL 1977, GLUTZ & BAUER 1980 / 1994, KRIŠTÍN 2001, vgl. MEADE-WALDO 1907, SKEAD 1950; s. Anhang 5).

Vor dem Hochwerfen und Verschlucken können größere *Beutetiere bearbeitet* werden, wobei harte und/oder abstehende Teile (z.B. Flügeldecken, Beine von Insekten) entfernt und die Beute oft noch zerkleinert wird. Dies geschieht durch Beklopfen oder Aufschlagen auf eine harte Unterlage (BECHSTEIN 1795, NAUMANN 1826, SKEAD 1950, BUSSMANN 1950, BÄSECKE 1951, HIRSCHFELD & HIRSCHFELD 1973, LÖHRL 1977, GLUTZ & BAUER 1980 / 1994, CRAMP 1985, KRIŠTÍN 2001; s. Anhang 5). Zunächst kann die Beute durch mehrfaches Einklemmen und Verschieben in der Schnabelspitze auch abgetötet werden und schwer genießbare Inhaltsstoffe können ausgepresst werden (vgl. Abb.7a, Abb.11a-11g). Möglicherweise

mitbedingt durch die starke Beanspruchung kann es auch zu Schnabel-Missbildungen kommen (gespaltener Schnabel, auch bei freilebenden Vögeln, vgl. MEADE-WALDO 1907). Nach KRIŠTÍN (2001) werden Adulttiere (Imagines von Insekten) „im allgemeinen“ durch Hochwerfen in eine für das Schlucken geeignete Position gebracht, während Larven und Puppen „direkt verschluckt werden können“ (s. Anhang 1). Wie die Beobachtungen hier zeigen, bei denen Larven „hochgeworfen“ werden, dürfte vor allem die Größe der Beute ausschlaggebend sein.

Bei der Mehrzahl der hier dokumentierten Beobachtungen erbeutete der Wiedehopf vor allem die Raupen von Schmetterlingen. Solche Raupen werden auch zur Jungenaufzucht bevorzugt (z.B. FOURNIER & ARLETTAZ 2001). Puppen von Schmetterlingen werden offenbar nur dann gehäuft erbeutet, wenn sie an eng umgrenzten Stellen gehäuft („geklumpt“) und oberflächennah im Boden vorkommen (z.B. an Verpuppungsplätzen von in Massen auftretenden Arten, wie Kiefernprozessionsspinner *Thaumetopoea pityocampa*, BATTISTI 1986, BATTISTI et al. 2000, BARBARO et al. 2009).

4.5 Zur Stammesgeschichte des „Hochwerfens“

Vorkommen. Das Hochwerfen von in der Schnabelspitze festgehaltener Nahrung kommt in mehreren Gruppen aus der näheren Verwandtschaft der eigentlichen Wiedehopfe (Upupidae) vor.

In der engeren Verwandtschaftsgruppe der Hopfvögel (Upupae) werfen auch die langschnäbeligen *Nashornvögel* (*Bucerotidae*) Nahrung (Früchte oder tierische Beute) von der Spitze des langen Schnabels geschickt und zielgenau mit einem Ruck nach hinten in den Schlund (BURTON 1984, SUTTER 1970, KEMP 2001; s. Anhang 4). Ihre Zunge ist gut entwickelt, jedoch relativ kurz (GARDNER 1926, BURTON 1984, KEMP 2001), aber deutlich größer als die des Wiedehopfes. - Bei den *Baumhopfen* (*Phoeniculidae*) mit ihren im Vergleich zu den Upupidae etwas kürzeren Schnäbeln scheint dieses Verhalten nicht vorzukommen (vgl. LIGON 2001). - Auch die langschnäbeligen und langzüngigen *Tukane* (*Ramphastidae*), die zur Verwandtschaftsgruppe der Spechtvögel (Pici) und damit in die weitere Verwandtschaft der Hopfvögel (Upupae) gehören (s.u.), wenden eine ähnliche Technik des Hochwerfens an, um Früchte von der Schnabelspitze in den Schlund zu befördern (BÜHLER 1993, 1995, 1996, BURTON 1984, SKUTCH 1970; s. Anhang 4; eigene Beobachtung an *Ramphastos toco* - Riesentukan). Dabei besitzen Tukane eine außergewöhnlich lange „Bürsten“-Zunge (BURTON 1984, SKUTCH 1970, SHORT & HORNE 2002; bis zu 15 cm lang, SKUTCH 1970, BÜHLER 1996; photographischer Beleg: C. DRESNER in SHORT & HORNE 2002: p.223). In der Handhabung von Früchten sind Tukane so geschickt, dass bei in Gruppen lebenden Arten zwei Tukane sich eine Frucht auch gezielt zuwerfen und dann spielerisch mehrfach hin- und herwerfen können (SKUTCH 1970, SHORT & HORNE 2002, s. Anhang 4;

ähnlich: spielerisches Hochwerfen und Auffangen bei Nashornvögeln, FOGDEN 1969, s. Anhang 4).

Abgeleitetes Merkmal? In der Verwandtschaftsgruppe der Hopfvögel (Upupae = Bucerotidae + Upupidae + Phoeniculidae), mit überwiegend langschnäbeligen Formen, könnte das „Hochwerfen von Nahrung“ demnach als ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal (Synapomorphie sensu HENNIG 1982) gewertet werden, das bei den Phoeniculidae, mutmaßlich der Schwestergruppe der Upupidae, wieder verloren ging. Dann wäre im weiteren Verwandtschaftskreis der Racken- (Coracii), Hopf- (Upupae) und Spechtvögel (Pici) das „Hochwerfen von Nahrung“ bei den langschnäbeligen Formen der Tukane (Ramphastidae) unabhängig parallel entstanden (zu Verwandtschaftsverhältnissen, vgl. KEMP 2001: p.436). - Eine Alternativ-Hypothese wäre, dass dieses Verhaltensmerkmal bereits bei der gemeinsamen Stammart von Hopfvögeln (Upupae) und Spechtvögeln (Pici) entstanden ist (als Synapomorphie von Hopfvögeln und Spechtvögeln), und dass dieses Merkmal in der weiteren Stammesentwicklung dann lediglich bei einem Teil der Hopfvögel und bei Tukanen (Ramphastidae, zu den Pici) als ursprüngliches Merkmal erhalten bleibt (Symplesiomorphie sensu HENNIG 1982), während es bei den übrigen Gruppen der Spechtvögel wieder verloren ging. Dies würde voraussetzen, dass Hopfvögel (Upupae) und Spechtvögel (Pici) in einem Schwestergruppen-Verhältnis stehen und dass innerhalb der Spechtvögel wiederum Tukane (Ramphastidae) und die übrigen Spechtvögel in einem Schwestergruppen-Verhältnis stehen. Bei den kürzerschnäbeligen Bartvögeln (Capitonidae), die als ursprünglichste Gruppe der Spechtvögel (Pici) und als Schwestergruppe der Tukane gelten dürfen bzw. aus denen heraus sich die Tukane entwickelt haben könnten (BURTON 1984: p.432f.), fehlt das „Hochwerfen von Nahrung“ allerdings. Dies würde wiederum für die erste Hypothese sprechen.

Bei Formen mit stark abweichendem Zungenbau wie den eigentlichen Spechten (Picidae), mit weit vorstreckbarer Zunge aufgrund des verlängerten Zungengrundes (vgl. SCHÖN & GALLMAYER 2010), ist das „Hochwerfen von Nahrung“ nicht mehr notwendig und konnte sich zurückbilden.

Eine nähere Verwandtschaft von Hopfen zu Spechten, insbesondere zu 'Erdspechten', wird schon von NAUMANN (1826) angenommen. Zur Begründung wird das „Hacken“ des Wiedehopfes in der Erde angeführt (Abb.9d; vgl. BLYTH 1838, s. Anhang 5.2), wofür der relativ starke Schnabel besonders geeignet erscheint (s. Anhang 3; vgl. Abschnitt 4.3). Innerhalb der Spechtvögel (Pici) dürften die 'Erdspechte' (*Picus*, *Colaptes*) ursprünglicher als die 'Kletter-Hackspechte' (*Picoides*, *Dryocopus*) sein (vgl. SCHÖN & GALLMAYER 2010).

In der Verwandtschaftsgruppe der *Rackenvögel* (Coracii) und *Eisvogelartigen* (Alcedini), die wiederum mit Hopfvögeln (Upupae) und Spechtvögeln (Pici) näher verwandt sind (für gemeinsame Merkmale, vgl. KEMP 2001), scheint eine vergleichbare Verhaltensweise des „Hochwerfens von Beute“ auch bei langschnäbeligen Formen nicht vorzukommen (BURTON 1984, FRY et al. 1992, WOODALL 2001), obwohl die längerschnäbeligen Eisvögel (Alcedinidae) ebenfalls eine verkürzte Zunge besitzen (BURTON 1984: p.383; vgl. NITZSCH

1858, GARDNER 1926). Diese Befunde stützen die Vermutung, dass dieses Verhaltensmerkmal eine Neuentwicklung innerhalb der Gruppe der Hopfvögel (und Spechtvögel) sein dürfte. Um nun einer der beiden Alternativ-Hypothesen begründet den Vorzug geben zu können, müssten sowohl das Verhalten bei der Beutebearbeitung und die Vorgänge beim Schlucken der Nahrung in diesen Gruppen noch eingehender im Hinblick auf das „Hochwerfen von Nahrung“ untersucht werden, als auch weitere morphologische und ethologische Merkmale dieser Gruppen in die Betrachtung einbezogen werden.

Schlucken bei Wat- und Schreitvögeln. Der Vergleich mit Gruppen, die teilweise ähnliche Baumerkmale aufweisen, aber nicht näher verwandt sind, kann für das Verständnis der Evolution einer Verhaltensweise hilfreich sein. - So wird bei *Watvögeln* (*Limicolae* i.e.S.), mit zahlreichen langschnäbeligen Arten, die mit der Schnabelspitze ergriffene Beute, bei meist steil abwärts gerichtetem Schnabel, durch sehr rasche „Rüttelbewegungen“ aufwärts zum Schlund hin befördert. Die Rüttelbewegungen sind zusammengesetzt aus einem ruckhaften Vorschnellen des Kopfes mit leicht geöffnetem Schnabel und einem Zurückziehen des Kopfes mit geschlossenem Schnabel. Durch solche rasch aufeinanderfolgenden Bewegungen, die für das menschliche Auge oft nur als „Vibrieren“ erkennbar sind, wird die Nahrung schrittweise aufwärts zum Schlund hin befördert (HOERSCHELMANN 1972, ähnlich: BURTON 1974: p.17-18). Dabei hilft die mit Längsleisten versehene Innenseite (Gaumenseite) des Oberschnabels, die mit rachenwärts gerichteten Papillen besetzt ist und gegen welche die Zunge als Gegenform gedrückt wird (HOERSCHELMANN 1972). Brachvögel (*Numenius*), die einen Schnabel besonders hoher Festigkeit - und ebenfalls eine verkürzte Zunge - besitzen und so auch größere, kräftigere Beute fangen können (HOERSCHELMANN 1970, BURTON 1974), „schleudern die Nahrung [durch Rüttelbewegungen] mit verhältnismäßig weit geöffnetem Schnabel ein- oder mehrfach nachfassend in den Schlund“ (HOERSCHELMANN 1972: p.118; vgl. BURTON 1974: p.9f.). Der Beutetransport bei Watvögeln unterscheidet sich vom „Hochwerfen der Nahrung“ bei Hopfvögeln (Upupae) also dadurch, dass sich bei Hopfvögeln die Nahrung zumeist bei weit geöffnetem Schnabel losgelöst vom Schnabel auf einer zum Schlund hin gekrümmten Flugbahn bewegt (Abb.8a) und sich dabei auch zeitweise außerhalb (und z.T. oberhalb) des Schnabels befinden kann, während es sich bei den Rüttelbewegungen der Watvögel (*Limicolae*) eher um ein „Nachfassen“ bei nur wenig geöffnetem Schnabel handelt. - Auch bei (allen?) langschnäbeligen, kurzzüngigen *Schreitvögeln* (*Ciconiae*, *Ciconiiformes* i.e.S.) wird mit der Schnabelspitze aufgenommene Beute mit einer raschen Rückwärtsbewegung des Kopfes in den Schlund geworfen (für Wurfbewegungen beim Abschlucken: bei Störchen *Ciconiidae*, z.B. BERG 1924 / 1935, KAHL 1978 / 1981, ELLIOTT 1992, LAKEBERG 1995, photographischer Beleg: STRUWE & THOMSEN 1991; bei Ibissen *Threskiornithidae*: AHARONI 1929, HIRSCH 1979, MATHEU & DEL HOYO 1992, PEGORARO 1996, photographischer Beleg: MAUMARY 2013; bei Schuhschnäbeln *Balaenicipitidae*: BERG 1920 / 1927; für verkürzte Zunge von Störchen und Ibissen: NITZSCH 1858, GARDNER 1926; für Einzelnachweise, s. Anhang 4.4). - Es ist leicht vorstellbar, dass sich aus einer ähnlichen (Rüttel-)

Schleuderbewegung wie bei Brachvögeln (Laro-Limicolae) oder bei Schreitvögeln (Ciconiae) eine verstärkte (Hoch-) Schleuderbewegung wie bei Hopfvögeln entwickeln könnte. - Damit wäre die Annahme möglich, dass das „Hochwerfen von Nahrung“ bei Hopfvögeln (Upupae) und Tukanen (Pici), die „Rüttel-Schleuderbewegungen“ bei Brachvögeln (Limicolae) und die „Abschluck-Wurfbewegungen“ bei Schreitvögeln (Ciconiae) als homolog gewertet werden dürfen. Dann könnte das „Hochwerfen von Nahrung“ zum Verschlucken ein weiter verbreitetes, ursprüngliches Merkmal von kurzzügigen Formen in einer Teilgruppe der Neognathae sein (z.B. von Steganopodes + Larolimicolae + Upupae + Pici; für Verwandtschaftsbeziehungen der Schreitvögel, vgl. MICKOLEIT 2004; s. Anhang 4.4); dieses „Hochwerfen“ wäre dann bei langzügigen Formen zu feineren Schluckbewegungen abgewandelt geworden. (Diese Annahme würde die zweite Hypothese stützen.) - Auch bei *Sperlingsvögeln* (Passeres) kann ein „Hochwerfen“ der Nahrung zumindest gelegentlich vorkommen. So verschlucken eher kurzschnäblige-langzügige beerenfressende Singvögel (Oscines) ihre Beeren-Nahrung mit „nachfassender“ Kopfbewegung und können die Beeren dabei kurz hochwerfen (Seidenschwanz *Bombycilla garrulus*: GLUTZ & BAUER 1985, photographischer Beleg: A. Kretschel in VSO 2009; s. Anhang 4; eig. Beob. an Drosseln *Turdus merula*, *T. pilaris*, *T. viscivorus*). Ob es sich dabei um regelmäßig auftretendes und echtes „Hochwerfen“ handelt, scheint nicht näher bekannt zu sein. - Darüberhinaus dürfte das kleinschrittige „Nachfassen“ beim Schluckvorgang, mit kurzzeitigem Lockerlassen der Beute und ruckartigem Verschieben der wenig mehr geöffneten Kiefer - und zunächst ohne Unterstützung durch die Zunge -, stammesgeschichtlich noch bedeutend älter sein und schon von ursprünglichen Landwirbeltieren (in der Stammgruppe der Sauropsida) übernommen worden sein.

- Insgesamt lässt sich damit erkennen, dass diese Zusammenhänge, - auch bei Wat- und Schreitvögeln, ebenso wie bei Sperlingsvögeln -, offenbar immer noch unzureichend abgeklärt sind.

4.6 Altbekannt oder ungeklärt ?

Abschließend bleibt festzustellen, dass beim Wiedehopf, - ähnlich wie bei vielen anderen, als gut erforscht geltenden Vogel-Arten -, in Zusammenhang mit Nahrungssuche und Beutebehandlung auch grundlegende Fragen weiterer Klärung bedürfen. Welche Beute bietet welche Vorteile und hat welche Nachteile bei der Beutebehandlung, zur Eigen- oder zur Jungen-Versorgung ? Wird sämtliche oder nur große Beute vom Wiedehopf „hochgeworfen“ ? Damit ließen sich allgemeinere Fragestellungen zur Nahrung näher angehen: Wie gelangt der Wiedehopf am leichtesten an welchen Beutetyp ? Wie groß ist das Beuteangebot in unterschiedlichen Lebensraum-Typen ? Welcher Beutetyp wird, unter welchen Umweltbedingungen, ausgewählt, - bei Brutten zwischen (sub-)tropischer Savanne

(vgl. GUPTA & AHMAD 1993, SKEAD 1950) und Schneegrenze (im Himalaya „practically up to the snow-line“, BAKER 1927: p.309) ? Wie haben sich Beute-Angebot und -Auswahl historisch verändert ? So ist auffallend, dass die Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa*), die in den verbliebenen Populationen Zentraleuropas heute den Hauptteil der Beute ausmacht (z.B. ARLETTAZ et al. 2010), früher offenbar nur beiläufig als Beute vorkam (J.F. NAUMANN 1826, p.450: „nährt sich von allerlei Käfern, ... vorzüglich aber Insektenlarven, ... selbst Maulwurfsgryllen ...“; bei J.A. NAUMANN 1797: Maulwurfsgrille nicht eigens aufgeführt; ebensowenig bei WITHERBY et al. 1943; ähnlich dagegen im NE-Niltal: *Gryllotalpa* als Hauptbeute von *U. epops major*, GREAVES 1936).

Auch vor dem Hintergrund des dramatischen Bestandsrückganges des Wiedehopfes und zahlreicher weiterer ehemals verbreiteter „Feldvogel-Arten“ in Zentraleuropa und daher dringend gebotener, tatsächlich wirksamer Naturschutz-Maßnahmen (vgl. ARLETTAZ et al. 2010, BARBARO et al. 2009, OEHLISCHLAEGER & RYSLAVY 2002, REHSTEINER 1996) ist eine tiefere Erforschung selbst von eher ungewöhnlichen Verhaltensweisen, wie des scheinbaren unaufhörlichen „Kopfschüttelns“ und „-nicken“ beim Wiedehopf, unverändert notwendig. Denn offenbar sind auch (mehr als oder fast) zwei Jahrhunderte danach die klassischen Beschreibungen aus der „Vor-Fernglaszeit“ von BECHSTEIN (1795) oder NAUMANN (1826) oftmals noch die genauesten, biologisch wertvollsten - und können verdeckt (englischsprachig aktualisiert) weiterhin auftauchen, ohne entscheidend verfeinert und erweitert worden zu sein.

5. Anhang

Anhang 1. Beschreibungen des „Beutehochwerfens“ beim Wiedehopf *Upupa epops* in der Literatur. - Appendix 1. Descriptions in literature of the tossing back of prey by the Hoopoe *Upupa epops*.

[] = Ergänzungen bzw. Anmerkungen des Autors M.S.

BECHSTEIN (1795), p.841, überwiegend nach Angaben von v. SCHAUROTH (in lit.): „[Die Jungen] brauchten aber fast sechs Wochen Zeit, ehe sie allein fraßen. Um dieses zu thun, müssen sie alles Futter in die Höhe werfen, den Schnabel öffnen, und mit dem Schlund auffangen, da sie mit der Zunge gar nichts aufnehmen können.“ - l.c. p.841-842: „Käfer ..., welche sie mit ihren spitzigen Schnabel so lang zerstechen, bis ... alles weich wird, dann werfen sie dieselben in die Höhe, und müssen sie fangen, daß sie der Länge nach in den Schlund fallen, kommen sie der Queere, so müssen sie wieder von vorne anfangen.“ - NAUMANN (1826): p.451: „Er ... wirft ihn [den Käfer] dann ... in den Schlund hinab, um ihn verschlucken zu können. Die kurze Zunge mag ihm wol beim Verschlingen der Nahrungsmittel wenig Dienste leisten, daher wirft er überhaupt Alles, was er genießen will und mit der Schnabelspitze aufgenommen hat, selbst die kleinste Made, so in den Schnabel in die Höhe (wenn nämlich die Schnabelspitze, wie gewöhnlich, gegen den Erdboden gesenkt ist), und da dies auf einen

Stoß selten gelingt, so ist sein Fressen, da die Stöße schnell folgen, mit einem beständigen Schütteln oder schnellen Nicken vergesellschaftet. Die großen Käfer machen ihm auch dann noch, wenn er sie bereits [durch Abschlagen der harten Teile] verschluckbar gemacht hat, noch viel zu schaffen; denn er verschlingt keinen, wenn er ihm quer in den Schlund kommt, sondern wirft ihn so lange im Schnabel vor und zurück, bis er in passender Lage, der Länge nach, in die Speiseröhre hinableiten kann.“ [identisch: *NAUMANN (1901)*]. - *BREHM (1885)*, p.582: „Der Schnabel ist gut zum Ergreifen; um aber die erfaßte Beute hinab zu würgen, ist es unbedingt nöthig, sie vorher in die Höhe zu schleudern und sie dann aufzufangen. Junge Wiedehopfe, welche man heranziehen will, muß man stopfen; im entgegengesetzten Falle verhungern sie, weil sie buchstäblich nicht im Stande sind, das mit dem Schnabel erfaßte auch zu verschlingen. Letzteres lernen sie erst mit der Zeit.“ - *ASTLEY (1907)*, p.281: „my Hoopoes [Volière] certainly threw down their throats the so-called «ant' eggs» ...“ [„Ameiseneier“ = -Puppen, d.h. „Hochwerfen“ auch von Kleinstbeute]. - *HEINROTH & HEINROTH (1926)*, p.293-294: „... fast zungenlos und wirft sich deshalb den mit der Schnabelspitze ergriffenen Nahrungsbrocken mit einem Ruck, während er den Schnabel weit öffnet, nach hinten in den Rachen. Die Vorstellung, daß diese Bewegung von den Jungen erst mühsam erlernt werden müsse, ist falsch, denn wir beobachteten sogar schon an Nestvögeln, daß sie beim Füttern danebengefallne Ameisenpuppen in dieser Weise mit viel Geschick fraßen.“ - *DORNING (1932)*, p.108: über einen handaufgezogenen Jungvogel: „Als es bereits allein frass, nahm es die gereichten Insekten erst mit der Spitze des Schnabels auf, dann wendete es mit einem Ruck den Kopf nach links, wobei der Bissen in den Schlund gelangte.“ [Anmerkung: Das Zitat stammt aus der deutschen Zusammenfassung; ob auch im ungarischen Originaltext von einem „Ruck ... nach links“, statt nach oben, die Rede ist, konnte nicht abgeklärt werden.] - *NIETHAMMER (1938)*, p.53: „Da der Wiedehopf - wie die Nashornvögel - nur eine ganz kurze Zunge hat, vermag er die Beute nicht hinunterzuschlucken, ohne sie zuvor hochzuwerfen und mit dem weit geöffneten Schnabel so aufzufangen, daß sie tief in den Rachen fällt.“ - *STIRNEMANN 1943*, p.195: „Alte Wiedehopfe konnten auf nahe Distanz bei der Futtersuche in einem Garten ... beobachtet werden. Herr Merki und seine Frau bestätigen, daß die Wiedehopfe das Futter aufwerfen und mit dem offenen Schnabel wieder auffangen.“ - *STIRNEMANN 1947*, p.192: „Einmal bekam ein Junges das Futter vorne in den Schnabel hinein [d.h. in die Schnabelspitze] und mußte es dann mit vielen ruckartigen Bewegungen in den Schlund hineinschnellen.“ - „Interessant war, daß die «Werren» [Maulwurfgrillen] den Jungen ganz gefüttert wurden, also ohne Entfernung der harten Chitinteile. Sie erhielten diese Werren quer in den Schnabel und mußten deshalb gehörig ruckartige Bewegungen machen, bis die großen Brocken verschluckt waren.“ - *SKEAD (1950)*, p.454: „Any luckless morsel is held at the beak-tip for a second before being tossed back into the mouth with a short, sharp jerk of the head.“ - *BÄSECKE (1951)*, p.181: „Mehrere Male stieß und schlug der Wiedehopf die Eidechse [Zauneidechse *Lacerta agilis*] gegen den Erdboden, warf den abgebrochenen Schwanz in die Höhe und verschluckte ihn ...“ - *Sutter (1970)*, p.44-45: „Der winzige Zungenstummel des Wiedehopfs ist ungeeignet, den mit der Schnabelspitze ergriffenen Bissen nach hinten

zu befördern; deshalb schnell er die Beute gewandt hoch und fängt sie mit weitgeöffnetem Mund auf ...“ - H. SCHULTHEISS (briefl.) in: HIRSCHFELD & HIRSCHFELD (1973), p.127: „Der Vogel nimmt den Schnabel ruckartig hoch; im höchsten Punkt öffnet er den Schnabel, geht mit dem Kopf etwas herunter und sofort wieder hoch. Der geöffnete Schnabel geht also dem eben frei fallenden Brocken entgegen. Da die Beute festgehalten von der Schnabelspitze an ihren höchsten Punkt kommt und lediglich dadurch einen Moment über der Schnabelspitze liegt, daß der Kopf eingezogen wird, kann von Werfen keine Rede sein. Diese Bewegung habe ich aus nächster Nähe oftmals bei einem Wiedehopfpaar gesehen, das ich 1942 auf den Ausläufern des Flämings hinter Magedeburg eingehend beobachten konnte.“ - EVERITT (1964), p.164: „... taking all their food, mainly insects, by probing with their long bill, grasping it, and flicking it back into their mouth.“ - GLUTZ & BAUER (1980/1994), p.869, Abb.155 Legende zur Zeichnung nach Photo von A. LABHARDT: „Zum Schlucken wird der Schnabel mit dem Beutetier zwischen den Spitzenhälften ruckartig hochgenommen, dann kurz geöffnet und die Beute anschließend durch kurzes Heruntergehen und sofortiges Hochschnellen des Kopfes in den Schlund befördert.“ [Anmerkung: Möglicherweise stützt sich die Beschreibung in der Legende zu Abb.155 in GLUTZ & BAUER *l.c.* weitgehend auf die Angaben von H. SCHULTHEISS (in HIRSCHFELD & HIRSCHFELD 1973), da nur dort von einem solchen reinen Zurück- und Hochschnellen des Kopfes berichtet wird.] - COLES (1982), p.228: „Hoopoes throw their food back so items other than live food must be of a suitable size and texture to allow for this.“ - M.G. WILSON in CRAMP (1985), p.790 (mit Bezug auf HIRSCHFELD & HIRSCHFELD 1973 und GLUTZ & BAUER 1980): „Prey (held in bill-tip) normally swallowed by jerking bill up and opening it, while slightly lowering then immediately raising head“. - KRISTIN (2001), p.403: „While larvae and pupae may be taken lengthwise into the bill and swallowed direct, mobile adult prey items are generally held transversely in the bill tip, and are normally consumed with a quick upward jerk of the open bill to align them with the tongue. Prey are carried in a similar crosswise position during courtship, and for transportation to the nestlings.“ [Anmerkungen: (1) Im Quellenverzeichnis zu KRISTIN (2001) findet sich kein ausdrücklicher Nachweis für diese verallgemeinernde Beschreibung der Beutebehandlung. Die ausführlichste Beschreibung des Drehens der Beute in die Schnabel-Längsrichtung durch das Hochwerfen findet sich bei BECHSTEIN (1795) und NAUMANN (1826). (2) Die Formulierung „prey items ... are ... consumed with a ... jerk ... to align them with the tongue“ ist ungenau bzw. falsch, da die Zunge eine dreieckige Gestalt hat (s. Anhang 2); gemeint sein dürfte die Ausrichtung in Längsrichtung des Schnabels.]

Anhang 2. Zur Größe und Gestalt der Zunge beim Wiedehopf. - Appendix 2. On the size and shape of the tongue of the Hoopoe.

[] = Ergänzungen bzw. Anmerkungen des Autors M.S.

BUFFON (1779 / 1794), p.177f.: „die Zunge sehr kurz, beynahe in der Kehle verloren; sie bildet eine Art von gleichseitigem Dreyeck, dessen Seiten nicht drey Linien lang sind; ...“ [10 Linien = 1 Zoll = 2,6 cm; 3 Linien = 7,8 mm]. - *BECHSTEIN (1791)*, p.544: „Die Zunge ist stumpf, dreyeckig, sehr kurz, ganz ohne Einschnitte.“ - *BECHSTEIN (1795)*, p.841: „Die Jungen ... [haben] ... eine herzförmige Zunge von der Größe einer halben Linse ...“ *l.c.*, p.841: „..., da sie mit der Zunge gar nichts aufnehmen können.“ - *J.A. Naumann (1797)*, p.186: „Seine Zunge ist sehr kurz.“ - *C.L. NITZSCH in: J.F. NAUMANN (1826)*, p.435: „Die bekanntlich sehr kleine gleichsam nur im Rudiment vorhandene Zunge ist von dreieckiger Gestalt, hinten so breit als lang, nur mit weicher Haut überzogen, vorn abgerundet und ganz, am hinteren Rande und den hintern Ecken sehr fein gezähnt. ... Der Gaumen ist ohne vordere Querleiste, und überall auf der Fläche und am hintern Rande mit feinen spitzen Papillen besetzt.“ - *NITZSCH (1857)*, p.242: „Der Zungenkern [= Skelett] besteht aus zwei gegen einander beweglichen Hälften, welche vorn knorpelig und auch hier nicht einmal vereinigt sind.“ - *NITZSCH (1858)*, p.27: „absonderlich ... die [Zunge] des Wiedehopfs, ganz kurz, so breit wie lang, weich, fleischfarben, hinten gezähnt, mit wenigen Seitenzähnen, auch oben gezähnt ...“ - *BLYTH (1838)*, p.589: „both the hornbills and hoopoes ... resemble in the very short, heart-shaped form of the tongue“. - *HEINROTH & HEINROTH (1926)*, p. 293: „Wie die Nashornvögel, die Pelikane und auch die Störche ist der Wiedehopf fast zungenlos ...“ - *STRESEMANN (1927-1934)*, p.155: „in manchen Gruppen, die sich durch einen langen Schnabel auszeichnen, ist sie [die Zunge] stark verkümmert. Hierher die Bucerotidae und Upupidae ... Für alle mit der Nahrungsaufnahme verbundenen Funktionen kann die verkümmerte Zunge ... nicht unmittelbar in Frage kommen; sie besitzt lediglich noch Bedeutung für den Abschluß des Luftweges, indem sie sich mit ihrer Spitze dem Orbitalspalt anlegt und es so dem Vogel ermöglicht, trotz der etwa zwischen den Schnabelrändern gehaltenen Beute die Nase als Atemweg zu benutzen.“ - *NIETHAMMER (1938)*, p.53: „Da der Wiedehopf - wie die Nashornvögel - nur eine ganz kurze Zunge hat, ...“ - *EVERITT (1964)*, p. 164: „They have an extremely short tongue ...“ - *SUTTER (1970)*, p.44-45: „Der winzige Zungenstummel des Wiedehopfs ...“ - *BURTON (1984)*, p.334: „The tongue is much reduced in the Alcedinidae, Upupidae, Phoeniculidae and Bucerotidae.“

Anhang 3. Einzelbeschreibungen zum Schnabelbau des Wiedehopfs *Upupa epops* in der Literatur. - Appendix 3. Descriptions in the literature of the morphology of the bill of the Hoopoe *Upupa epops*. [] = Ergänzungen bzw. Anmerkungen des Autors M.S.

BUFFON (1779 / 1794), p.177: „der Schnabel ... ist ein wenig gebogen; die Spitze des obern Schnabels etwas länger, als die am untern, beyde sind ziemlich stumpf; ...“ - *BECHSTEIN*

(1791), p.544: „Der Schnabel ist erhaben gebogen, etwas zusammengedrückt, stumpf und dünne.“ - J.A. NAUMANN (1797), p.186: „... hat einen bogenförmig gekrümmten, schmalen und runden, schwarzhornfarbigen Schnabel, welcher ... weder unten noch oben inwendig hohl sondern ganz gleich ist.“ - J.F. NAUMANN (1826), p.450: [Der Schnabel] „scheint recht eigentlich dazu geschaffen, die Maden und Käfer, selbst ein paar Zoll tief, aus ihren Löchern im Erdboden ... hervorzuziehen, weil er [der Schnabel] nicht allein bedeutend lang, an der Spitze hart, besonders aber vorn an seinem längsten Theil nicht hohl ist, und so, ohne Schaden zu leiden, mit ziemlicher Gewalt in den Boden gestoßen werden kann. Ich habe ihn dabei oft wie einen Specht zu Werke gehen sehen, so daß er erst nach vielen anstrengenden Schnabelhieben seine Beute aus der Erde hervorzuziehen vermochte.“ - BLYTH (1838), p.594: „Their bill is of peculiar form, very long, slender, a little incurved, unemarginate, and obtusely terminated; ... the upper a little exceeding the under one in length.“ - HESSE (1907), p.225: „Volumen [= von den Intermaxillaria umschlossener Hohlraum] infolge der sehr geringen Ausdehnung der Nasenhöhle sehr stark entwickelt; ... Spongiosa nur ganz gering ... entwickelt ...; der übrige Teil des Volumens [= des Oberschnabels vor der Nasenhöhle] hohl, und nur in der Medianebene vereinzelt ... Kalkfäden ... Hornhaut nur an der Spitze stärker ausgebildet, diese um ca. 5 mm überragend.“ - HEINROTH & HEINROTH (1926), p.296: Bei Wiedehopf-Schnäbeln, die infolge ungenügender Abnutzung überlang werden, wachsen offenbar Hornscheide und blutführendes Knochengewebe gleichermaßen in die Länge. Dies zeigt sich daran, dass beim Zurückschneiden (Stutzen) des Schnabels auf die artübliche Länge immer eine Blutung auftritt. „Es ist eigentümlich, daß beim Beschneiden eines zu lang gewachsenen Schnabels die Blutung auch dann eintritt, wenn man die Spitze bis auf das richtige, der Art zukommende Maß verkürzt, d.h. es wuchert also nicht nur das Schnabelhorn, sondern auch das darin enthaltene blutführende Gewebe.“ - GLUTZ & BAUER (1980 / 1994), p.856: „Schnabel schwach und gleichmäßig nach unten gebogen, mit Ausnahme der Basis deutlich seitlich zusammengedrückt und in feiner Spitze endend.“

Anhang 4. Beschreibungen des „Nahrungshochwerfens“ bei anderen Vogel-Gruppen in der Literatur. - Appendix 4. Descriptions in literature of the tossing back of food by other groups of birds. [] = Ergänzungen bzw. Anmerkungen des Autors M.S.

(4.1) *Nashornvögel, Hornvögel (Bucerotidae)*: „Musculus stylohyoideus, the main tongue retractor, is lost in the Bucerotidae, which rely largely on head jerking to propel food items backward to the oesophagus.“ (BURTON 1984: p.334). - „[Der Wiedehopf] ... schnellst ... die Beute gewandt hoch und fängt sie mit weitgeöffnetem Mund auf - genau wie es die ebenso fast zungenlosen Nashornvögel tun.“ (SUTTER 1970, p.45). - „Compared with the toucans, however, hornbills have only a short tongue, and so they pick up food in the bill tip and then toss it backwards into the throat to swallow, always with great control and agility.“ (KEMP 2001: p.466); dabei Schnabelspitze als „Pinzette“ eingesetzt: „On the bucerotid bill, the

tips of the mandibles always meet precisely, as with a good-quality pair of forceps. They can be used delicately, ..." (KEMP 2001: p.466). - *Anthracoceros malayanus* - Black Hornbill (Bucerotidae): „Objects to be swallowed, whether fruit or animal, are swallowed by tossing them into the air with the bill tip, then shifting the head and open bill to catch them at the rear of the buccal cavity.“ (BURTON 1984: p.343, zusammenfassend u.a. nach: FOGDEN 1969). - Spielerisches „Hochwerfen“: „Free-flying, tame individuals of ... *Buceros rhinoceros*, ... *Aceros leuocephalus*, and Black Hornbill ... spent much time 'playing' with twigs and leaves, tossing them up in the air, catching them, and passing them backwards and forwards in their bill.“ (FOGDEN 1969: p.1570). - *Buceros bicornis* - Great Hornbill: „Hornbills manipulate their food with great dexterity [= Gewandtheit] and, invariably, each item is tossed into the air before being swallowed in such a way that it falls back directly into the gullet.“ (FOGDEN 1969: p.1571). - *Bucorvus leadbeateri*: „On detection, the food item is picked up swiftly, ... and tossed into the air to manoeuvre it before swallowing.“ (KEMP 2001: p.467; dort auch fotografischer Beleg von G. ZIESLER).

(4.2) *Tukane (Ramphastidae)*: „Fruits are plucked with the mandible tips, then tossed back with an upward jerk of the head.“ (BURTON 1984, p.346, zusammenfassend nach Skutch 1967, 1969, 1972). - „Es ist eine recht schwierige Aufgabe, eine kleine Beere von der Spitze des riesigen Schnabels in die Kehle zu befördern; aber der Tukan löst sie, indem er die Frucht mit einem Aufwärtsruck des Kopfes rückwärts zwischen seine geöffneten Schnabelhälften wirft.“ (SKUTCH 1970, p.80). - *Pteroglossus aracari*, *P. viridis*, *Ramphastos tucanus*, *Selenidera culik*: „Wenn ein Tukan eine Palmfrucht von dem Fruchtstand abgelöst hat, wirft er sich die Frucht in einem eleganten Bogen in den eigenen Rachen und verschlingt sie.“ (BÜHLER 1993, p.94). - „Die Frucht wird in elegantem Bogen in den Rachen geworfen ...“ (BÜHLER 1995, p.189).

(4.3) Zum spielerischen „Hoch-“ und „Zuwerfen“ von Beeren bei *Tukanen (Ramphastidae)*: - „... sind Tukane sozusagen die »Possenreißer« der amerikanischen Tropenwälder. ... Öfter necken sie sich gegenseitig ... Eine ... Form des »Spiels« besteht darin, eine Beere hochzuwerfen, die ein Artgenosse dann auffängt.“ (SKUTCH 1970, p.80). - „... group-members sometimes »play« at throwing a fruit from one to another ...“ (SHORT & HORNE 2002, p.232). [Anmerkung: Diese Schilderung bei SHORT & HORNE geht möglicherweise auf SKUTCH (1970) zurück.]

(4.4) *Schreitvögel (Ciconiidae, Ciconiiformes i.e.S.)*: Bei Störchen (Ciconiidae): - Milch-Waldstorch *Mycteria cinerea*: „When a mudskipper [Schlammpringer *Periophthalmus*, Grundeln Gobioidei] is caught, it is hauled out [= herauszerren], tossed up in the air until in the head first position and then swallowed alive.“ (ELLIOTT 1992, p.442). - Klaffschnäbel *Anastomus oscitans*, *A. lamelligerus*: „Ist die Unterschnabelspitze in die Schale [der „Apfelschnecke“ *Pila*] eingedrungen, schneidet der Storch die Ansatzstelle der Muskeln durch, ..., schüttelt Schale und Deckel weg und verschlingt nun den Weichkörper mit einer raschen Rückwärtsbewegung des Kopfes.“ (KAHL 1978/1981, p.43f.). - Weißstorch

Ciconia ciconia: „Bei der Sammeljagd schreitet der Weißstorch die Nahrungsfläche systematisch ab. Dabei erspähte Beutetiere werden von der Oberfläche aufgenommen und zum Abschlucken in die Luft geworfen.“ (STRUWE & THOMSEN 1991, p.222). - „Gut wahrnehmbar ist die Abschluckbewegung (das mit der Schnabelspitze ergriffene Tier [vor allem: Regenwürmer, Arthropoden, Egel] wird nach hinten, in den Schlund, geworfen); bei guten Beobachtungsbedingungen ist auch ein kleiner (fliegender) Punkt zu erkennen ...“ (LAKEBERG 1995, p.37). Photographischer Beleg: STRUWE & THOMSEN (1991: p.222 unten). - Marabu (*Leptoptilus crumeniferus*): „... nahm den Geiern «das Brot aus dem Mund». ... Da stellte der Marabu sich nur über ihn und blinzelte ihn ruhig mit seinen braunen Augen an; er sah ganz unschuldig aus, bis auf einmal der unerhörte Schnabel wie ein Donnerkeil zwischen die Klauen des Geiers fuhr und nach dem Fleischstück hackte, das der Marabu darauf mit einer Nackenbewegung in die Luft schleuderte und mit einem einzigen Schluck in dem Sack seines nackten Kropfes verschwinden ließ.“ (BERG 1924 /1935, p.170, mit fotografisch-filmischem Beleg). - Jabiru *Jabiru mycteria*, Großstörche *Ephippiorhynchus senegalensis*, *E. asiaticus*: „Sie pflegen in flachem Wasser senkrechte Stöße mit leicht geöffnetem Schnabel auszuführen. Berühren sie dabei einen Fisch, so wird er sofort geschnappt und nach mehrfachen Beißbewegungen verschlungen, indem der Kopf zurückgeworfen wird.“ (KAHL 1978 /1981, p.40).

Bei Bissen (Threskiornithidae): - Bisse (Threskiornithinae, ohne Löffler Plataleinae): „Small prey items are normally swallowed immediately after capture, either by tossing the prey up in the air and catching it, or else by releasing it and moving the mouth forward to engulf it.“ (MATHEU & DEL HOYO 1992, p.479). - Waldrapp *Geronticus eremita*: „Eine weitere Eigentümlichkeit der schon zur Selbständigkeit gelangten Jungen und der Alten ist das wiederholte Fahrenlassen der durch mächtiges Picken und Hin- und Herzerren betäubten, aber sich noch - wenn auch sehr wenig - regenden Beute (seien es Eidechsen oder kleine Wüstenmäuse), die sie dann immerfort von neuem bearbeiten, schließlich total töten, in die Höhe werfen und verschlucken.“ (AHARONI 1929, p.18). - „The prey is usually transferred into the gullet by a quick lift of the beak.“ (HIRSCH 1979, p.323). - „Größere Tiere werden manchmal unter ruckartigen, schleudernden seitlichen Kopfbewegungen ... unbeweglich gemacht ... Zwischen den einzelnen Kopfbewegungen läßt der Vogel die Beute immer wieder fallen. Anschließend packt er sie mit der Schnabelspitze, wirft den Kopf in den Nacken, öffnet den Schnabel und stößt ihn zugleich etwas nach vorne. Dadurch rutscht die Nahrung tiefer in den Schlund. Größere Beute wird stets mit dem Kopf zuerst verschluckt ...“ (PEGORARO 1996, p.52-53). Photographischer Beleg: MAUMARY (2013).

Bei Schuhschnäbeln (Balaenicipitidae): *Balaeniceps rex*: „Die Beute war groß und schwer. ... Dann ging der Kopf mit einer Wurfbewegung in die Höhe, ein ellenlanger Fisch oder eine Amphibienart wurde mit gewaltsamem Ruck hochgeschleudert und verschwand unter vergeblichen Versuchen, loszukommen, im Abgrundschlund des Riesenvogels.“ (BERG 1920 /1927: p.74).

Bei Reiher (Ardeidae): - Graureiher *Ardea cinerea*: „Säuger werden, wenn nicht beim Fang getötet, ohne weiteres lebend verschluckt; größere (z.B. Maulwurf) werden dabei u.

U. mehrmals ausgewürgt, im Fallen ergriffen und erneut in den Rachen geworfen, bis sie genügend eingespeichelt sind (K. Bauer).“ (BAUER & GLUTZ 1966 / 1987, p.316). [unter Beteiligung der Zunge ?]

[Anmerkung zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Schreitvögel (Ciconiiformes): Die kurzzüngigen Ibis (Threskiornithidae), bei denen „Abschluck-Wurfbewegungen“ vorkommen, und die langzüngigen Reiher (Ardeidae), die keine solche „Abschluckbewegungen“ zeigen, sind möglicherweise nicht zu den Ciconiiformes, sondern in die nähere Verwandtschaft der Watvögel i.w.S. (Charadriiformes) zu stellen; die Schuhschnäbel (Balaenicipitidae) in die Gruppe der Ruderfüßer (Steganopodes) (vgl. MICKOLEIT 2004: p.379ff.; für Zungen-Längen, z.B. NITZSCH 1858, GARDNER 1926).]

(4.5) *Seidenschwänze (Bombycillidae)*: Beim holarktischen Seidenschwanz *Bombycilla garrulus*: „Härtere Früchte von Hagebuttengröße werden der Länge nach in den Schnabel genommen, etwas zerquetscht und unter ruckartigen In-den-Nacken-Werfen des Kopfes verschluckt.“ (GLUTZ & BAUER 1985: p.945f.). Photographischer Beleg: A. Kretschel in VSO (2009).

Anhang 5. Beschreibungen des Verhaltens des Wiedehopfes bei der Nahrungssuche. - Appendix 5. Descriptions in literature of the foraging behaviour of the Hoopoe.

[] = Ergänzungen bzw. Anmerkungen des Autors M.S.

(5.1) *Fortbewegung am Boden - Moving on the ground*: BECHSTEIN (1791), p.546: „Er läuft sehr hurtig, läßt dabey die Flügel fast auf die Erde sinken ...“ - BUFFON (1779 / 1794), p.156: „... er hatte alle Freyheit im Hause herum zu laufen ...“ - J.A. NAUMANN (1797), p.187: „er läuft, wie diese [Stare, Bachstelzen], Schrittweise auf den Ängern, Wiesen und Viehtriften herum ...“ - J.F. NAUMANN (1826), p.434: „... man könnte sie ... Erdläufer nennen. ... Ihr Gang auf dem Erdboden ist schrittweis und ziemlich behend ...“ - l.c. p.446: „Sein Gang auf dem Erdboden ist sehr behend, schrittweis, wobei er den Schnabel meist etwas senkt, und bei jedem Tritte mit dem Kopfe nickt, was recht nett aussieht.“ - BLYTH (1838), p.594 (nach Beobachtungen an Volièrenvögeln): „They ... run about with exactly the same gait as a lark“; mit relativ langer Hinterzehen-Kralle, l.c., p.594: „the strength and stoutness of that [claw] on the hinder toe“ (vgl. MURIE 1873: pl.VII Fig.78, Fig.78), wie bei anderen laufenden Bodenvögeln (ähnlich: „Lerchensporn“, SCHÖN unveröff.). - BREHM (1885), p.581: „Sein Gang auf dem Boden ist gut, schrittweise, nicht hüpfend ...“ - GÜNTHER (1900), p.101: „provided that ... it is allowed an occasional run in the room or out of doors, ... it is perfectly happy in captivity ...“ - „As soon as they are large enough to move about, they should be allowed to run in a room, or still better, in an out-of-door aviary ...“ - WITHERBY et al. 1943, p.266: „Feeds mainly on the ground, walking with ease (and even running) with accompanying movement of the head.“ - BUSSMANN 1934, p.19: „Der Altvogel ... begibt sich ... trippelnd vor den Eingang zum Nest.“ - BUSSMANN 1950, p.144: „Am

liebsten trippeln sie mit ihren kurzen Beinen auf gemähten Wiesen, in Pflanzgärten oder zwischen den Kartoffelfurchen herum. Beim Futtersuchen wird der Kopf leicht zur Seite geneigt.“ - *HIRSCHFELD & HIRSCHFELD (1973)*, p.127: „Dabei [bei der Nahrungssuche] schritt der Wiedehopf kopfnickend wie ein Star vorwärts.“ - *E. BEZZEL* in *GLUTZ & BAUER (1980 / 1994)*, p.870: „Während intensiver Nahrungssuche rennen die Vögel 1 - 2 m und führen dann 3 - 5 Stocherbewegungen aus.“ - *FRY et al. (1988)*, p.371: „Walks strongly.“ - *l.c.* p.373: „... walking easily on lawns and bare ground.“

(5.2) *Stochern nach Beute - Probing for prey:* *BECHSTEIN (1791)*, p.546: „Er ... macht häufige Verbeugungen, wo er jederzeit mit seinem Schnabel den Boden berührt ...“ - *NAUMANN (1826)*, p.434: „Ihre Nahrung sind Insekten, meistens aber Insektenlarven und allerlei Maden, hauptsächlich solche, die sie auf dem Erdboden, besonders auf den Triften und Waideplätzen des Viehes finden, und mit ihrem langen spitzigen Schnabel auch aus der Erde hacken.“ - *l.c.* p.450: „Insektenlarven, die er vom Erdboden aufliest oder mit seinem langen spitzen Schnabel hier aus ihren Löchern hervorzieht ...“ - „... die Maden und Käfer, selbst ein paar Zoll tief, aus ihren Löchern im Erdboden oder unter den Haufen von Thierexcrementen hervorzuziehen ...“ - *l.c.* p.451: „Wo er den Mist der Heerden und des Wildes durchsucht hat, oder wo er sonst eine Zeitlang den Maikäferlarven nachgegangen ist, sieht man daher eine Menge kleiner Löcher, die er mit seinem Schnabel in den weichen Boden gebohrt hat.“ [identisch: *NAUMANN (1901)*]. - *BLYTH (1838)*, p.594: „in the manner of a woodpecker ..., possessing the capability of striking rapidly with the bill“ [schnelles „Stocherhacken“]; *l.c.*, p.595 (nach Beobachtungen an Voliërvögeln): „Certainly, I never saw birds ... pull with such determined force and energy ...“ - *BREHM (1885)*, p.581: „Kerbthiere mancherlei Art, welche der Wiedehopf vom Erdboden aufliest oder mit seinem langen Schnabel aus Löchern hervorzieht und bezüglich herausbohrt ... Seine Beute zieht er mit viel Geschicklichkeit aus den verborgenen Schlupfwinkeln hervor und erschließt sich solche oft mit großer Anstrengung, indem er wie ein Specht hämmert und meiselt.“ - *NAUMANN (1901)*, p.384: „... [Stochern] ... in der weichen Erde oder in Tierexcrementen und faulenden Stoffen, - bisweilen bis an die Wurzel des Schnabels ...“ - *POSNER* in *l.c.*, p.384: „... warum der Vogel beim Umherlaufen auf dem Boden fortwährend Bücklinge macht, indem er mit dem Schnabel, ohne etwas aufzupicken, an die Erde schlage.“ - *J.G. KEULEMANS* in *ANONYMUS (1902)*, p.38: „a sandpit on the outskirts of a pine wood, ... and some of the roots of the pines were exposed, hanging loosely over the sandhill. Here he observed some hoopoes moving about, working away and boring with their long bills in the loose sand underneath the roots.“ [to bore = bohren, schürfen]. - *HEINROTH & HEINROTH (1926)*, p.296: „Jung aufgezogene Wiedehopfe sind ungemein anhänglich, sie folgen ihrem Pfleger auf Schritt und Tritt, setzen sich gern auf ihn und bestochern ihn überall. Dabei muß man seine Trommelfelle in acht nehmen, denn den auf der Schulter sitzenden Hopf reizen natürlich die menschlichen Ohrlöcher sehr zu seinen Schnabelübungen.“ - *BAKER (1927)*, p.310 für *U.e. epops* in N-Indien: „They are very active, cheerful and lively birds, sometimes stalking slowly along and probing here and there with their long bills for food; at other times making

constant little runs in between each capture. ... I have seen them running over dead fallen trees and searching the rotten wood for beetles and their larvae.“ - GREAVES (1936), p.37-38 für *U.e. major*: „... its usual method is to drive its beak by repeated energetic blows into turf or soil from which it extracts a variety of larvae and even full grown mole-crickets.“ - NIETHAMMER (1938), p.52: „Kerbtiere vieler Arten, besonders auch deren Larven, die vom Boden aufgelesen bzw. aus Dungfladen, Kothaufen, aus Ritzen und Spalten, unter Steinen und Gestrüpp hervorgestochert werden (langer Schnabel, der dauernd erhebliche Abnutzung erleidet). ... Zum Aufsuchen der Beute dient der Gesichts- und Tastsinn, nicht etwa der Geruchssinn.“ - WITHERBY *et al.* 1943, p.266: „Fond of feeding on lawns and paths, ... probing for larvae, etc.“ - SKEAD (1950), p.454 für *U.e. africanus*: „... the hoopoes, probing assiduously [assiduous = emsig, beharrlich], as they do all day long, with the tips of the long beak very slightly opened but not usually penetrating the soil to any great depth in and around the grass-stools. In soft soil, however, provided the inducement is present, the beak may be inserted full-length.“ - „I once watched a male digging busily at one spot for five minutes. Soil flew out on all sides as he excavated a hole so deep that his forehead disappeared from my view. Every now and then he would grip his quarry and ... shake himself vigorously from side to side straining to dislodge the prey. Each time the task proved too great so he had to release his hold and excavate still deeper until success was ultimately achieved.“ - BUSSMANN 1950, p.144: „Beim Futtersuchen ... Bald erfolgt ein Schnabelhieb rechts, bald links. Der amüsante Spaziergang geht weiter. Jetzt sticht der lange Schnabel tiefer in den Boden. Die angepackte Beute leistet offenbar Widerstand, denn der Vogel stemmt sich kräftig gegen den Boden. Der Kopf schwingt hin und her. Der Fang ist gelungen. In der Schnabelspitze pendelt eine Maulwurfsgrille. Ob sie der Suchende mit der Schnabelspitze ertastet, ob er sie zuerst gesehen oder gar gehört hat?“ - LÖHRL (1957), p.165: „Die Schwierigkeit, die der Wiedehopf bei der Erbeutung von Maulwurfsgrillen und Engerlingen zu überwinden hat, besteht ... darin, daß er zunächst nur mit seiner Schnabelspitze die Grasnarbe durchstoßen hat ... Das Loch hat jedoch nur den Durchmesser des Wiedehopfschnabels, keineswegs aber den eines Engerlings oder einer Maulwurfsgrille. Jetzt muß der Wiedehopf, ohne die Beute loszulassen, eine Öffnung schaffen, die ihm das Herausziehen ermöglicht. ... Er stemmt sich tatsächlich gegen den Boden und bemüht sich, die Beute herauszuziehen, indem er bei seinen Bemühungen oft mehrmals im Kreise herumläuft, dauernd zufassend und nachfassend, wobei er aber die Beutestücke nicht losläßt. Durch das Herumläufen im Kreis um die Achse, die der Schnabel bildet, wird das Loch allmählich trichterförmig ausgeweitet und dann erst gelingt es dem Vogel endlich, oft nach mehreren Minuten, die Nahrung heraus zu bekommen. Betrachtet man nachher den Boden, so findet man dort leicht das Loch, in dem sich strahlenförmig nach allen Seiten der Schnabel des Wiedehopfs abgedrückt hat.“ - Ähnliches „Kreislaufen“ bei LÖHRL (1977), p.53: „Bemerkenswerterweise ließ auch einer der Jungvögel in der Voliere dieses Verhalten in allen Einzelheiten erkennen: Er bohrte ein Loch in den Boden, ließ den Schnabel darin stecken und lief dann im Kreis um den Schnabel herum. Auf diese Weise wird das Loch ausgeweitet, so daß dann der Engerling bzw. die Maulwurfsgrille herausgezogen werden

kann. Dieses Verhalten scheint also weitgehend angeboren zu sein, denn in dem gebohrten Loch des jungen Wiedehopfs befand sich nichts ...“ - LÖHRL (1977), p.46 [über Vögel in der Volière, bei der Suche nach eingegrabenen Mehlwürmern]: „Einen großen Teil der Beutetiere findet der Wiedehopf... durch Stochern im Boden. ... Sie bearbeiteten unentwegt den Boden, indem sie den Schnabel durchstießen und dann durchschnäbelten, also den Schnabel kurz öffneten und wieder schlossen. Auf diese Weise fanden sie immer wieder Mehlwürmer, die sie ertastet hatten. Man kann dabei nicht eigentlich von „Zirkeln“ reden, da der Schnabel im Boden rasch auf- und wieder zubewegt wird, ganz anders als es der Star macht, der den Schnabel in den Boden stößt und mit einer einzigen Zirkelbewegung öffnet.“ - HIRSCHFELD & HIRSCHFELD (1973), p.127: „Seine Nahrung ... liest der Wiedehopf vom Erdboden auf oder zieht sie mit seinem langen gebogenen Schnabel aus dem Boden oder aus Grashorsten ... Mitunter stochert er sie aus Spalten und Ritzen, unter Steinen und Geröll hervor.“ - „H. Schultheiss (briefl.) beobachtete, wie der Wiedehopf Erdruppen aus einem leichten Flugsandboden herausholte. Dabei machte der Wiedehopf ein Paar Trippelschritte hin und her und hielt den Kopf schief.“ - GLUTZ & BAUER (1980 / 1994), p.870: „Beutelokalisation optisch durch Aufscheuchen und Hinterherlaufen, taktil beim Bodenstochern, möglicherweise auch akustisch (Schräghalten des Kopfes dicht über dem Boden).“ - „Beim Stochern wird der Schnabel in den Boden gestoßen, rasch geöffnet und wieder geschlossen.“ - M.G. WILSON in CRAMP (1985), p.789f. (mit Bezug auf LÖHRL 1977 und u.a. GLUTZ & BAUER 1980): „Probing in ground frequently employed. Bill inserted, then rapidly opened and closed again ... Sometimes delivers blows at ground ..., excavating large hole ...“ - FRY et al. (1988), p.373: „Feeds on ground by walking and probing. ... Feeds by walking easily on lawns and bare ground, often under or near large trees, busily probing into soft earth, leaf litter ... Digs vigorously, making soil fly.“ - KRISTIN (2001), p.403: „Hoopoes walk about, testing the ground with constant short jabs [jab = Stich, Stoß] of the bill at varying angles. From time to time they pause to insert the full length of the bill into soft or hard substrates, opening and closing it to assess and, if appropriate, to seize objects that are sensed, presumably, with the bill tip. It appears that they detect the holes of mole-crickets (*Gryllotalpa*) and cockchafer larvae (*Melolontha*) by sight. When they dig vigorously, ... it is probably in pursuit of prey that are capable of burrowing or retreating backwards. The pressure of the bill combined with movement by the bird creates a wider funnel-shaped hole, facilitating prey extraction.“

Hinweise auf angeborenes Stocher-Verhalten - Records on innate probing behaviour: - HEINROTH & HEINROTH (1926), p.295: „Natürlich ist ihnen auch das Stochern angeboren, und sie tun es mit großer Ausdauer; man kann sich dabei bald überzeugen, daß die Tiere ihre Beute nicht etwa durch Geruch wahrnehmen. Läßt man z.B. eine bestimmte Anzahl Mehlwürmer sich im lockern Torfe verkriechen, so findet man, daß der Hopf auf gut Glück den Schnabel überall einsticht und selbst dann nicht aufhört, wenn alle verzehrt sind.“ - HIRSCHFELD & HIRSCHFELD (1973), p.118f.: über ausfliegende Jungvögel [Alter: 23 - 25 Tage]: „Jetzt stochern beide Jungvögel vor der Niststätte.“ - LÖHRL (1977), p.46 [über Vögel in

der Volière]: „Dieses Stochern nach Mehlwürmern, die sich eingegraben hatten, führten die Wiedehopfe auch dann aus, wenn daneben das Futtergefäß mit Mehlwürmern gefüllt stand.“ - *l.c.* p.48 [über Jungvögel in der Volière]: „Dabei zeigte es sich, daß die Wiedehopfe sofort nach dem Verlassen des Nestes ... ausgiebige Sandbäder nahmen, wobei sie auch mit dem Schnabel im Sand stocherten und ihn auflockerten.“ - *COLES (1982)*, p.226 [über in Gefangenschaft erbrütete Vögel]: „A large percentage of this species' time is spent foraging on the ground, ... with areas of turf, soil, leaf litter, small stones and rotten wood all providing an irresistible temptation to search and turn debris for items of food.“ - *l.c.* p.227: „Hoopoes are inquisitive by nature and will probe in the nests of other species if accessible.“

(5.3) *Umdrehen von Steinen, u.ä. - Turning around stones, etc.:* - *MEADE-WALDO (1907)*, p.281: „... they [große Junge] would follow us for food ... down into a barranco (dry water-course) ..., where they would hunt for and obtain their natural food, viz. cricket-larvae, from under stones.“ - *SKEAD (1950)*, p.454: „They flick dry cow-pats over with deft sideways sweeps of the beak or else tip them over backwards. The wonder is that they do not use this technique more often because there is an abundance of insect life beneath these cowpats ... it would seem to be a far easier method of finding food than the arduous ground-probing.“ - *SÖDING 1961*, p.66f.: „(Brut in einem Kalksteinhaufen) ... Die beiden Jungen saßen meist am Eingang und ließen die Alten beim Füttern nicht mehr Fuß fassen, so daß diese vor dem Einflugsloch flatternd, die Beute überreichen mußten. Als ich dann dieses mit einem Steinbruchstück von etwa 10 x 4 x 3 cm Ausmaß und 170 g Gewicht verkeilte, um den Altvögeln den Fütterungsakt zu erleichtern, zog das Männchen den Stein, der sein Eigengewicht sicherlich 2mal übertraf, mit dem Schnabel heraus und ließ den Fremdkörper außerhalb der Bruthöhle zu Boden fallen.“ - *LÖHRL (1977)*, p.46 [über Vögel in der Volière]: „Trotzdem können Wiedehopfe auch richtiggehend zirkeln, z.B. wenn sie Steine wegschieben. Dabei stoßen sie mit geschlossenem Schnabel unter den Stein, öffnen den Schnabel dann, so daß der Stein mit dem Oberschnabel weggewälzt wird. In gleicher Weise wird auch Laub u.ä. beseitigt. Gerade beim Laub fällt auf, daß Wiedehopfe es niemals mit dem Schnabel ergreifen und weglegen - nach Art vieler Singvögel -, sondern daß sie alle Hindernisse in der beschriebenen Weise durch einmaliges Öffnen des Schnabels wegschieben.“ - *KRISTIN (2001)*, p.403: „... Hoopoes also probe into and flick over leaf litter and dry animal droppings. ... The bill is also utilized as a lever to displace stones and heavy objects.“

(5.4) *Bearbeitung von größerer Beute - Handling of larger prey:* *BECHSTEIN (1795)*, p.841: „... Käfer (May- und Roßkäfer ...) , welche sie mit ihren spitzigen Schnabel so lang zerstechen, bis Füße und Flügeldecken abspringen und alles weich wird ...“ - *NAUMANN (1826)*, p.451: „Aber er [der Schnabel] dient ihm auch zum Töden der größern Käfer und zum Abstoßen der harten Theile dieser, der Flügeldecken, Füße, Köpfe und Brustschilder, die er z.B. bei einem *Scarabaeus [Geotrupes] stercorarius* und andern dieser Größe nicht mit verschluckt. Er stößt einen solchen Käfer so lange mit dem Schnabel gegen den Boden

Abb.17. (zu S. 107) Wiedehopf (*Upupa epops*) im Flug. - Abb.17a. Unterseite des angehobenen Flügels während des Entfaltens: Handflügel weitgehend, Armflügel noch wenig entfaltet; mit 6 freien Spitzen der äußeren Handschwingen (zerschlitzte Flügelspitze des Rundflügels, zur Stabilisation bei Wendungen); Haube angelegt. Zeichnungsmuster des Handflügels: weiße Subapikalbinde der Handschwingen von der innersten H1 (schmal) zu H5 - H8 (am breitesten) bis zu H9 (wieder schmaler) laufend, fehlend auf äußerster H10; weiße Binde auf der Innenfahne der inneren Handschwingen stärker ausgebildet (H1 - H3), bei den mittleren Handschwingen auch auf die Außenfahne übergreifend (H4 - H8) und dann auf der Außenfahne wieder verschmälert (H9); Muster des Armflügels: auf den übereinanderliegenden sechs äußeren Armschwingen zwei weiße Querbinden deutlich abgesetzt, schwarze Begrenzung der dritten Binde durch Unterflügeldecken verborgen; schwarze Bereiche der Schwingen durch hell-weißliche Unterflügeldecken (KUHD, MUHD, GUAD) begrenzt. - Abb.17b. Unterseite des fliegenden Vogels mit vollständig entfaltetem Flügeln, während des Abschlages: mit 6 freien Spitzen der äußeren Handschwingen, abgestellter verkürzter H10 (bis knapp zur weißen Querbinde reichend) und abgestelltem Daumenfittich (Alula, an der Basis von H10); Schwanz nur leicht gespreizt; Haube angelegt, Füße angewinkelt. Zeichnungsmuster des Flügels: durchgehende weiße Subapikalquerbinde (von H9 außen bis zu A6 innen), die auf den inneren Hand- (H3, H2, H1) und äußeren Armschwingen (A1, A2) verschmälert ist und dort in getrennte weiße Flecke aufgelöst ist; drei weiße, schwarz gesäumte Querbinden auf dem voll entfaltetem Armflügel sichtbar (nur zwei auf dem geschlossenen, vgl. Abb.17a); auf dem Schwanz weiße Querbinde auf halber Länge der Schwanzfedern (auf Höhe der Spitze der weißlichen Unterschwanzdecken).

Fig.17. (to p. 107) Hoopoe (*Upupa epops*) in flight. - Fig.17a. Underside of raised wing while being unfolded and stretched: hand part of the wing nearly completely extended, forearm part still only slightly unfolded; with six free tips of the outer primaries (slotted tip of the rounded wing, aiding in stabilizing flight in narrow turning manoeuvres); crest depressed. Signal pattern of the hand part of the wing: white subterminal (subapical) band across the primaries, reaching from the innermost P1 (narrow) to P5 - P8 (broadest), and to P9 (narrower again), absent on the outermost P10; white band being more prominent on the inner vane of the innermost primaries (P1 - P3), broadening to include the outer vane too on the central primaries (on P4 - P8), and then narrowing on the outer vane again (on P9); pattern of the forearm part of the wing: two white transversal bands prominent on the „piled up“ six outer secondaries, black delimitation of the third band by underwing coverts hidden; black parts of the remiges being delimited by light-whitish underwing coverts (small and median lower primary coverts, greater coverts). - Fig.17b. Underside of the flying bird with completely extended wings, during the downstroke: with 6 free tips of the outer primaries, outspread shortened outermost primary P10 (just reaching the white transversal band), and outspread alula (at the base of P10); tail only slightly spread; crest depressed, feet retracted. Signal pattern of the extended wing: continuous white subterminal (subapical) transversal band (from outermost P9 to innermost S6), being narrower on the inner primaries (P3, P2, P1) and on the outer secondaries (S1, S2), and there being dissolved in separate white patches; three white transversal bands framed with black now visible on the forearm part of the wing (compared to only two bands on the folded forearm part, cf. Fig.17a); on the tail a white transversal band on the half length of the rectrices (situated at the tip of the whitish undertail coverts).



17a



17b

bis jene Theile abspringen, und wirft ihn dann so zu bereitet in den Schlund hinab ...“ - NIETHAMMER (1938), p.53: „Die Beute wird mit dem Schnabel gepackt und durch heftiges Aufschlagen gegen eine Unterlage getötet, z.T. auch von harten Chitinteilen befreit.“ - SKEAD (1950), p.454 über frisch gefangene Beute: „But the morsel was far too large to be tossed back into the mouth at one gulp and had to be pounded heavily on the ground into fragments of convenient size.“ [to pound = zerstoßen]. - BUSSMANN (1950), p.144f.: „... Maulwurfsgrille ... Das Insekt wird im Flug auf den nächsten Weg getragen und hier auf der harten Unterlage so lange hin- und hergeschlagen, bis die Hartteile vom Hinterleib getrennt sind. Die festen Chitinteile werden liegen gelassen, der weiche Teil entweder verschluckt oder den Jungen gebracht. ... ein Karrwegstück ..., das einen wahren Maulwurfsgrillenfriedhof darstellte. Dutzende von Köpfen, Brustpanzern und Grabfüßen der Maulwurfsgrille lagen im Wege herum.“ - BÄSECKE (1951), p.181: „Mehrere stieß und schlug der Wiedehopf die Eidechse [Zauneidechse *Lacerta agilis*] gegen den Erdboden ... [was zum Abbrechen des Schwanzes führte]“ - HIRSCHFELD & HIRSCHFELD (1973), p.127: „Größere Beute wird vor dem Verschlucken durch heftiges Aufschlagen gegen eine harte Unterlage betäubt oder getötet, wobei z.B. Chitinteile abgeschlagen werden.“ - A. REINSCH (briefl.) in l.c. p.127: „stellte der Maikäfer die Hauptbeute der Hopfe dar ... auf dem Boden schlugen sie die harten Flügeldecken ab und verfütterten die Maikäfer.“ - LÖHRL (1977), p.45f. [über Vögel in der Volière]: „Grillen ... bearbeiteten sie ... durch rasches Beklopfen, wobei allerdings die Grillen nicht - wie es bei Singvögeln geschieht - durch Anschlagen auf die Unterlage geklopft wurden, sondern der Wiedehopf legte die Grille ab und hämmerte mit der Schnabelspitze senkrecht von oben darauf ein. Gelegentlich wurden auch die Sprungbeine entfernt, indem der Vogel die Grille am Sprungbein packte und nach unten schlug. ... [Nacht-] Falter (z.B. eine Hausmutter *Triphaena pronuba* [Noctuidae]) wurden fast immer umständlich entflügelt. Vielleicht ist dies der Grund, weshalb sie unbeliebter waren als die Grillen, welche stets vorgezogen wurden.“ - M.G. WILSON in CRAMP (1985), p.790 (weitgehend nach GLUTZ & BAUER 1980): „Larger prey items usually hammered, or seized and beaten against hard surface (traditional site may be used ...). Elytra, wings, and legs of insects usually removed ...“ - FRY *et al.* (1988), p.373: „Beats large prey on ground.“ - KRISTIN (2001), p.403: „The Hoopoe is well adapted also for feeding on hard sclerotized insects ... Larger adult prey are beaten on the ground, the birds sometimes flying with them to a particular favoured site to hammer and process the prey, which normally involves removing the indigestible legs, elytra and wings.“

Danksagung. Für die Anregung und Hinweise zu diesem Versuch danken wir J. Hölzinger, ohne dessen Geduld und Großzügigkeit die Arbeit in dieser Form nicht hätte entstehen können; für das Zugänglichmachen einiger älterer und neuester Quellen ebenso J. Hölzinger, sowie M. Schneller, MPH Tübingen; W. Schmid für die mühsame Übertragung in den Druck-Zustand und U. Rall für die sorgfältige Endbearbeitung.

6. Zusammenfassung

1. Der Wiedehopf (*Upupa epops*) zeigt bei der Nahrungsaufnahme eine besondere Verhaltensweise: das „Hochwerfen“ von Beute. Mit der Schnabelspitze ergriffene Beute wird ruckartig hoch- und zurückgeschleudert, näher am Schnabelgrund wieder aufgefangen und dann verschluckt. Dieses seit langem bekannte Verhalten wird hier photographisch dokumentiert (Abb.2 - Abb.11), mit Schmetterlingsraupen (Eulenfalter *Autographa gamma*, Noctuidae) und Käferlarven („Drahtwürmer“, Elateridae) als Beute. Größere und auch weiche Beute, wie Schmetterlingsraupen, können zuvor bearbeitet, d.h. ausgequetscht und hin- und hergeschoben werden (Abb.2, Abb.7a, Abb.11b-11g). Der Schnabel ist unmittelbar vor dem „Hochwerfen“ meist abgesenkt (Abb.2, Abb.11i). Zum „Hochwerfen“ der Beute wird der Schnabel ruckartig hochgenommen (Abb.11h-11j). Während sich die Beute frei fliegend dem Schnabelgrund nähert, bleibt der Schnabel leicht angehoben (Abb.3, Abb.4, Abb.11j), wobei der Hals eingezogen (Abb.3, Abb.4) oder gestreckt sein kann (Abb.2, Abb.11j, 11k). In dieser Position wird die Beute auch wieder aufgefangen und verschluckt (Abb.5, Abb.11k). Während des Verschluckens sind die Federn an Kinn und Kehle bzw. Wangen und Ohr meist leicht abgespreizt (Abb.5). Die kurze Zunge bleibt während des gesamten Ablaufs unsichtbar. - Im Unterschied dazu bearbeitet und verschluckt der Weidensperling (*Passer hispaniolensis*) den selben Beutetyp (hier: eine Eulenfalter-Raupe) unter fortlaufender Beteiligung der Zunge (Abb.14, Abb.15).

2. Das Verhalten des Wiedehopfes bei der Beutebehandlung scheint kaum jemals genauer untersucht worden zu sein und ist daher lediglich aus Einzelbeobachtungen bekannt. Genauere Beschreibungen des „Beute-Hochwerfens“ gehen wahrscheinlich bereits auf Bechstein (1795) und Naumann (1826) zurück und wurden von da offenbar auch in neuere Zusammenfassungen übernommen (oft ohne Quellenangabe; vgl. Anhang 1). - Erstaunlich ist die Schnelligkeit, mit der das „Beute-Hochwerfen“ ablaufen kann (oft < 1 s; vgl. Abb.11h-11k). Dies mag dazu beigetragen haben, dass dieses Verhalten eher unbeachtet blieb. Beim „Hochwerfen“ von Beute handelt es sich um einen zumindest zweidimensionalen ‘Schiefen Wurf’ auf den Vogel zu, mit Impuls-Komponenten in senkrechter (nach oben) und waagerechter Richtung (auf den Vogel zu). - Das „Beute-Hochwerfen“ wird damit erklärt, dass Wiedehopfe nur eine äußerst kurze Zunge besitzen, welche nicht dabei behilflich sein kann, die Beute von der Spitze zum Grund des Schnabels zu verschieben. Die kurze Wiedehopf-Zunge besitzt ein vollständiges Zungenskelett und dürfte beim Schlucken der Beute („Hinunterschieben“) und Freihalten des Atemweges beteiligt sein (vgl. Anhang 2). - Im Vergleich dazu setzen Sperlinge (*Passer*) die Zunge bei der Bearbeitung von tierischer Beute offenbar ähnlich ein wie beim Enthüllen von Samen, wobei Ober- und Unterschnabel gegeneinander arbeiten und die Zunge die Nahrung verschiebt (Abb.15).

3. Der feste, massive und seitlich zusammengedrückte Wiedehopf-Schnabel ist zur Schnabelspitze hin besonders verstärkt und weist eine breite Basis am Stirnschädel auf (s. Anhang 3). Dies dürften Anpassungen an das Stochern und Zirkeln auch in härteren Substraten sein. In einem auf diese Weise mechanisch verstärkten, biegefesten Schnabel

kann kein Hohlraum für eine lange, große Zunge ausgebildet werden. - Im Unterschied dazu weisen Baumhopfe (Phoeniculidae), die in weicheren Substraten stochern, eine weniger verstärkte Schnabelbasis auf; und Tukane (Ramphastidae), die mit ihrem Schnabel Früchte von Bäumen pflücken, besitzen einen extrem leicht gebauten Schnabel und eine gut ausgebildete, sehr lange Zunge. - Auch der übrige Schnabel-Apparat des Wiedehopfes weist Besonderheiten auf. So sind Ober- und Unterschnabel sowohl gemeinsam als auch getrennt voneinander bewegbar, und die Kiefer-Muskulatur ist verstärkt. Dadurch wird eine größere Beweglichkeit der Schnabel-Hälften ermöglicht und so das Stochern bzw. Zirkeln erleichtert, ebenso wie möglicherweise das „Hochwerfen von Beute“. - Bei der Nahrungssuche läuft (Abb.9a) bzw. trippelt der Wiedehopf (und hüpf aber nicht). Das Stochern im Boden, zumeist aus relativ kurzen Stoßphasen (mittlere Dauer von 1,3 s), erfolgt mit zunächst geschlossenem oder spaltförmig geöffnetem Schnabel (Abb.9b, 9c, 9d). Die Beute wird mit der Schnabelspitze ergriffen, nachdem sie optisch, taktil oder akustisch wahrgenommen wurde. Das Stochern ist offenbar angeboren. Größere Beutetiere werden vor dem „Hochwerfen“ bearbeitet, z.B. um abstehende oder harte Teile (Flügel, Beine von Insekten) zu entfernen, um die Beute zu töten oder um Inhaltsstoffe auszupressen (vgl. Abb.7a, Abb.11a-11g).

4. Das „Hochwerfen von Nahrung“, aus der Schnabelspitze in den Schlund, ist auch von anderen langschnäbeligen Formen in der engeren und weiteren Verwandtschaft der Hopfvögel (Upupae) bekannt, so von Hornvögeln (Bucerotidae) und Tukanen (Ramphastidae; s. Anhang 4). - Unter Berücksichtigung der Verwandtschaftsverhältnisse ergeben sich zwei alternative Hypothesen für die Entstehung dieser Verhaltensweise in der Stammesgeschichte. Zum einen könnte das „Hochwerfen von Nahrung“ bereits bei der gemeinsamen Stammart der Hopfvögel (Upupae: Upupidae + Phoeniculidae + Bucerotidae) vorhanden gewesen sein und wäre so ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal (Synapomorphie) der Upupae. Dann wäre dieses Merkmal bei den Phoeniculidae wieder verloren gegangen und bei den Ramphastidae (innerhalb der Spechtvögel Pici) parallel entstanden. Zum anderen könnte das „Hochwerfen“ bereits früher bei der gemeinsamen Stammart von Hopf- (Upupae) und Spechtvögeln (Pici) entstanden sein und dann als ursprüngliches Merkmal (Symplesiomorphie) nur bei einem Teil der Upupae und bei Tukanen (Ramphastidae) erhalten geblieben sein. In der weiteren Verwandtschaft der Hopf- und Spechtvögel fehlt eine vergleichbare Verhaltensweise wie das „Hochwerfen von Beute“ offenbar, so auch bei langschnäbeligen und kurzzungigen Formen der Rackenvögel (Coracii) und Eisvögel (Alcedini). Eine Entscheidung zugunsten einer der Hypothesen erscheint aber erst sinnvoll mit genaueren Kenntnissen über das Vorkommen des „Hochwerfens von Nahrung“ und über die Schluckbewegungen bei den Upupae, Pici, Coracii und Alcedini und unter Zuhilfenahme von weiteren morphologischen und ethologischen Merkmalen in diesen Gruppen. - Ein Vergleich mit den „Rüttelbewegungen“ von langschnäbeligen Watvögeln (Limicolae) bei der Nahrungssuche zeigt, dass beim „Hochwerfen“ der Hopfvögel sich die Beute losgelöst im eher weit geöffneten Schnabel bewegt, während bei den „Rüttelbewegungen“ der Watvögel die eher festgeklemmte Beute durch „Nachfassen“ im

nur wenig geöffneten Schnabel zum Schlund hin verschoben wird. Dabei sind die „Rüttel-Schleuderbewegungen“ von ebenfalls kurzzügigen Brachvögeln (*Numenius*) bei der Aufnahme großer Beutetiere und die „Abschluckwurfbewegungen“ von langschnäbeligen, kurzzügigen Schreitvögeln (Ciconiae) dem „Hochwerfen“ der Wiedehopfe am ähnlichsten.

5. Zusammenfassend lässt sich folgern, dass auch zwei Jahrhunderte nach den ersten genaueren Schilderungen aus der „Vor-Fernglaszeit“ selbst grundlegende Fragen zu Nahrungssuche und Beutebearbeitung beim Wiedehopf weiterer Klärung bedürfen. Eingehendere Kenntnisse darüber dürften auch für wirksamen Naturschutz bedeutsam sein.

7. Literatur

- AHARONI, J. (1929): Zur Brutbiologie von *Comatibis comata* Bp. (*Geronticus eremita* L.). Beitr. Fortpfl.biol. Vögel 5: 17-19. – ANONYMUS (1902): Habits of the Hoopoe. Field 100: 38. – ARLETTAZ, R. (1984): Ecologie d'une population de Huppes, *Upupa e. epops*, en Valais: répartition spatiale, biotopes et sites de nidification. Nos Oiseaux 37: 197-222. – ARLETTAZ, R., SCHAAD, M., REICHLIN, T.S. & M. SCHAUB (2010): Impact of weather and climate variation on Hoopoe reproductive ecology and population growth. J.Ornithol. 151: 889-899. – ASTLEY, H. D. (1907): Hoopoes in captivity. (In: Correspondence, Notes, etc.). Avicultural Magazine 5: 280-281.
- BÄSECKE, K. (1951): Einige Beobachtungen über den Wiedehopf in Nordwestdeutschland. Vogelwelt 72: 180-183. – BAKER, E.C.S. (1927): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Birds. Vol.IV. 2nd edit. London (Taylor and Francis), 471 pp. – BARBARO, L., COUZI, L., BRETAGNOLLE, V., NEZAN, J. & F. VETILLARD (2009): Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the Eurasian Hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. Pp.149-163 in: Bockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P., Sayer, J. & D.L. Hawksworth (eds.): Plantation Forests and Biodiversity - Oxymoron or Opportunity? Series: Topics in Biodiversity and Conservation, Vol.9. Dordrecht (Springer Netherlands). – BATTISTI, A. (1986): Osservazioni sull'attività predatoria del'Upupa *Upupa epops* a carico della Processionaria del Pino *Thaumetopoea pityocampa*. Avocetta 10: 119-121. – BATTISTI, A., BERNARDI, M. & C. GHIRALDO (2000): Predation by the hoopoe (*Upupa epops*) on pupae of *Thaumetopoea pityocampa* and the likely influence on other natural enemies. BioControl 45: 311-323. – BAUER, K.M. & U.N. GLUTZ VON BLOTZHEIM, Bearb. (1966 / 1987): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd.1 Gaviiformes - Phoenicopteriformes. 2. Aufl. (1987). Wiesbaden (Aula), 483pp. – BECHSTEIN, J. M. (1791): Gemeinnützige Naturgeschichte Deutschlands nach allen drey Reichen. Ein Handbuch zur deutlichem und vollständigem Selbstbelehrung besonders für Forstmänner, Jugendlehrer und Oekonomen. 2. Band. Die vierzehnte Gattung. Der Wiedehopf. *Upupa*. Leipzig (S.L. Crusius), 840 pp. – BECHSTEIN, J. M. (1795): Gemeinnützige Naturgeschichte Deutschlands nach allen drey Reichen. Ein Handbuch zur deutlichem und vollständigem Selbstbelehrung besonders für Forstmänner, Jugendlehrer und Oekonomen. 4. Band. Darin: Zweyter Anhang: Zusätze zu den vorhergehenden Vögeln. Leipzig (S.L. Crusius), 946 pp. – BELLMANN, H. & K. HONOMICHL (2007): Biologie und Ökologie der Insekten. (Fortführung von: Jacobs, W. & M. Renner: Taschenlexikon zur Biologie der Insekten.) 4. Aufl. Heidelberg (Spektrum Akademischer Verlag), 756 pp. – BERG, B. (1920 / 1927): Abu Markúb. Mit der Filmkamera unter Elefanten und Riesenstörchen. 3.Aufl. Berlin (D. Reimer, E. Vohsen), 200pp. – BERG, B. (1924 / 1935): Mit den Zugvögeln nach Afrika. 111.-120. Tausend. Berlin (D. Reimer, Andrews & Steiner), 180pp. – BLYTH, E. (1838): Analytic Descriptions of the Groups of Birds composing the Order Strepitores. No.3. Buceroides, or the

- Hornbill and Hoopoe Tribes. Mag. Nat. Hist. (Charlesworth's). New series 2: 589-601. – BREHM, A. E. (1885): Brehms Thierleben. Allgemeine Kunde des Thierreichs. Zweite Abtheilung - Vögel. Zweiter Band: Raubvögel, Sperlingsvögel und Girtvögel. 2. Aufl. Leipzig (Verlag des Bibliographischen Instituts), 699 pp. – BÜHLER, P. (1993): Interaktionen zwischen Tukanen (Ramphastidae, Aves) und fruchtenden Palmen (*Oenocarpus bacaba*, Arecoidae). Pp.89-102 in: Barthlott, W., Schmidt-Loske, C.M. & K.L. Schuchmann (eds.): Animal-Plant Interactions in Tropical Environments. Bonn (Mus. A. Koenig), 227pp. – BÜHLER, P. (1995): Größe, Form und Färbung des Tukanschnabels - Grundlage für den evolutiven Erfolg der Ramphastiden? J. Ornithol. 136: 187-193. – BÜHLER, P. (1996): Die neotropischen Tukane (Ramphastidae) als Modell einer ökomorphologischen Evolutionsanalyse. Ökol. Vögel 18: 127-162. – BUFFON, G. L. (1779 / 1794): Herrn von Buffons Naturgeschichte der Vögel. Bd.21. Pp.146-181: Die Wiedehopfen, Promeropen und Bienenfresser. Berlin (Pauli). (Deutsche Übersetzung durch B.C. Otto von: G.L. Comte de Buffon: Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du cabinet du roi. T.21, 1779). – BURTON, P.J.K. (1974): Feeding and the feeding apparatus in waders: a study of anatomy and adaptations in the Charadrii. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Publication no.719. London (Trustees Brit. Mus. Nat. Hist.), 150pp. – BURTON, P.J.K. (1984): Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 47 (6): 331-443. – BUSSMANN, J. (1934): Der Wiedehopf im Brutreservat Baldegg-Nord. Studie am Nest. Orn. Beob. 32: 17-24. – BUSSMANN, J. (1950): Zur Brutbiologie des Wiedehopfes (*Upupa epops*). Orn. Beob. 47: 141-151.
- CARTER, D.J. & B. HARGREAVES (1987): Raupen und Schmetterlinge Europas und ihre Futterpflanzen. Hamburg und Berlin (Verlag P. Parey), 292pp. – CLARKE, P. (2011): Hoopoe (*Upupa epops*) - A madagascar Hoopoe foraging on the ground. Video (0:26). In: - The Internet Bird Collection. Handbook of the Birds of the World - Alive. Unter: <http://ibc.lynxeds.com/video/hoopoe-upupa-epops/madagascar-hoopoe-foraging-ground> (eingesehen: 25.08.2013). – COLES, D. (1982): Captive management of the Hoopoe. Avicultural Magazine 88 (4): 226-234. – CRAMP, S. (ed.): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol.IV. Terns to Woodpeckers. Oxford, New York (Oxford University Press), 960pp.
- DORNBUSCH, M. (1968): Der Wiedehopf, *Upupa epops* L., in den Steckbyer Forsten. Beitr. Vogelkunde 14: 122-134. – DORNING, H. (1930): A Búbosbanka (*Upupa epops* L.) Kőltése. (Zum Brutgeschäft des Wiedehopfes (*Upupa epops* L.)). Kócsag 3/4: 11-16. – DORNING, H. (1932): Újabb megfigyelésem a Búbosbánkáról. (Beobachtungen über den Wiedehopf in den Jahren 1931 und 1932). Kócsag 5: 102-109.
- EBERT, G. (Hrsg.), STEINER, A. u.a. (1997, 1998): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd.5, 6, 7: Nachtfalter III, IV, V. Stuttgart (E. Ulmer), 575pp., 622pp., 582pp. – ECK, S., FIEBIG, J., FIEDLER, W., HEYNEN, I., NICOLAI, B., TÖPFER, T., VAN DEN ELZEN, R., WINKLER, R. & F. WOOG (2012): Measuring birds - Vögel vermessen. Wilhelmshaven (Deutsche Ornithologen-Gesellschaft), 118pp. – ELLIOTT, A. (1992): Family Ciconiidae (Storks). Pp.436-465 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. eds. Handbook of the Birds of the World. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Barcelona (Lynx Edicions), 696pp. – EVERITT, C. (1964): Breeding the Hoopoe. Avicultural Magazine 70: 163-166. – EVERITT, C. (1974): Wir züchteten den Wiedehopf. Gefiederte Welt 98 (2): 29-31.
- FIDDUKE, M. (1993): Beobachtungen zum Brutzyklus des Wiedehopfs, *Upupa epops*. Falke 40: 51-53. – FOGDEN, M.P.L. (1969): Family Hornbills Bucerotidae. Darin: Black Hornbill *Anthracoceros malayanus*, Great Hornbill *Buceros bicornis*. Pp.1564-1574 in: Gooders, J. (ed.): Birds of the World. Vol.5 No.49-60. London (IPC Magazines). – FOURNIER, J. & R. ARLETTAZ (2001): Food provision to nestlings in the Hoopoe *Upupa epops*: implications for the conservation of a small endangered population in the Swiss Alps. Ibis 143: 2-10. – FRY, C.H., FRY, K. & A. HARRIS (1992): Kingfishers,

- Bee-eaters and Rollers. A Handbook. London (C. Helm and A. & C. Black), 324 pp. – FRY, C.H., KEITH, S. & E.K. URBAN, eds. (1988): The Birds of Africa. Vol.III. London (Academic Press), 611pp.
- GARDNER, L.L. (1926): The adaptive modifications and the taxonomic value of the tongue in birds. Proc. U.S. Nat. Mus. 67 (1926): 1-49. – GLUTZ v. BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1980 / 1994): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd.9 Columbiformes - Piciformes. 2. Aufl. (1994). Wiesbaden (Aula), 1148pp. – GLUTZ v. BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 10 Passeriformes (1. Teil). Wiesbaden (Aula), 1184 pp. – GREAVES, R.H. (1936): Notes on Egyptian Hoopoes and their nests. Ool. Rec. 16: 37-40. – GÜNTHER, A. (1900): The Hoopoe in Captivity. Field 95: 101. – GUPTA, R.C. & I. AHMAD (1993): On the clutch size, egg laying schedule, hatching patterns and stay of nestlings of Indian Hoopoe (*Upupa epops*). Geobios (Univ. of Jodhpur) 20: 148-150.
- HARDE, K.W. & F. SEVERA (2009): Der Kosmos-Käferführer. Die mitteleuropäischen Käfer. 3. Aufl. Stuttgart (Kosmos Franckh'sche Verlagshandlung), 352pp. – HEINROTH, O. & M. HEINROTH (1926): Die Vögel Mitteleuropas, in allen Lebens- und Entwicklungsstufen photographisch aufgenommen und in ihrem Seelenleben bei der Aufzucht vom Ei ab beobachtet. Bd.I Sperlingsvögel, Rackenvögel, Kuckuck, Spechte. Berlin-Lichterfelde (H. Bermühler), 339 pp. – HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. Berlin und Hamburg (Parey), 246 pp. – HESSE, E. (1907): Über den inneren knöchernen Bau des Vogelschnabels. J. Ornithol. 55: 185-248. – HIRSCH, U. (1979): Studies of west Palearctic birds. No.183 Bald Ibis. Brit. Birds 72: 313-325. – HIRSCHFELD, H. & K. HIRSCHFELD (1973): Zur Brut- und Ernährungsbiologie des Wiedehopfes, *Upupa epops* L., unter Berücksichtigung seiner Verhaltensweisen. Beitr. Vogelkd. 19: 81-152. – HOERSCHELMANN, H. (1970): Schnabelform und Nahrungserwerb bei Schnepfenvögeln (Charadriidae und Scolopacidae). Zool. Anz. 184: 302-327. – HOERSCHELMANN, H. (1972): Strukturen der Schnabelkammer bei Schnepfenvögeln (Charadriidae und Scolopacidae). Z. wiss. Zool. 185: 104-121. – HOMBERGER, D.G. (1999): The avian tongue and larynx: Multiple functions in nutrition and vocalisation. Pp.94-113 in: Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds.): Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg (BirdLife South Africa).
- JACOBS, J. (1943): Quelques observations faites auprès d'un nid de Huppe fasciée *Upupa epops* L. en campine anversoise. Gerfaut 33: 37-55.
- KAHL, M. P. (1978 / 1981): Welt der Störche. (Übersetzung von: Wonders of Storks, 1978). Hamburg und Berlin (Verlag P. Parey), 96pp. – KEMP, A. C. (2001): Family Bucerotidae (Hornbills). Pp.436-523 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. eds. Handbook of the Birds of the World. Vol. 6. Mousebirds to Hornbills. Barcelona (Lynx Edicions). – KLAUSNITZER, B. (1991-2001): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. Bd.1-6. Darin insbesondere: Bd.2, 1994 Larven 2, Bd.4, 1997 Larven 4. In: Freude, H., Harde, K.W., Lohse, G.A., Klausnitzer, B. (Hrsg.): Die Käfer Mitteleuropas. Krefeld (Goecke & Evers), Jena (G. Fischer Verlag), Heidelberg (Spektrum Akademischer Verlag). – KOLBE, H. (1976): Beobachtungen zum Brutverhalten des Wiedehopfes. Falke 23: 421-423. – KRISTÍN, A. (1993): K ekológii a Rozšíreniu dudka chochlatého (*Upupa epops*) - (Contribution to ecology and distribution of Hoopoe (*Upupa epops*)). Tichodroma 6: 175-186. – KRISTÍN, A. (1994): Zum Wachstum und zur Ernährung der Wiedehopfnestlinge, *Upupa epops*. Falke 41: 268-274. – KRISTÍN, A. (2001): Family Upupidae (Hoopoe). Pp. 396-411 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. eds. Handbook of the Birds of the World. Vol. 6. Mousebirds to Hornbills. Barcelona (Lynx Edicions). – KUBÍK, V. (1960): Príspevky k hnízdní bionómii dudka chochlatého - (Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie des Wiedehopfes (*Upupa epops*)). Zool. Listy 9: 97-110.
- LAKEBERG, H. (1995): Zur Nahrungsökologie des Weißstorks *Ciconia ciconia* in Oberschwaben (S-Deutschland): Raum-Zeit-Nutzungsmuster, Nestlingsentwicklung und Territorialverhalten. Ökol. Vögel 17, Sonderheft: 1-87. – LIGON, J. D. (2001): Family Phoeniculidae (Woodhoopoes). Pp. 412-

- 434 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. eds. Handbook of the Birds of the World. Vol. 6. Mousebirds to Hornbills. Barcelona (Lynx Edicions). – LINT, K.C. (1964): Breeding of the Thailand Hoopoe *Upupa epops longirostris* Jerdon. Avicultural Magazine 70 (4): 119-122. – LÖHRL, H. (1957): Zum Nahrungserwerb des Wiedehopfs. Vogelwelt 78: 164-165. – LÖHRL, H. (1977): Zum Brutverhalten des Wiedehopfs *Upupa epops*. Vogelwelt 98: 41-58. – LORENZ, K. (1949): Über die Beziehungen zwischen Kopfform und Zirkelbewegung bei Sturniden und Ikeriden. Pp.153-157 in: Mayr, E. & E. Schüz (Hrsg.): Ornithologie als biologische Wissenschaft. Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann. Heidelberg (C. Winter Universitätsverlag). – LUCAS, F.A. (1897): The tongues of birds. Report U.S. Nat.Mus. (Smiths.Inst.) for 1895: 1001-1020 + 2 pl. – LUCAS, A.M. & P.R. STETTENHEIM (1972): Avian Anatomy: Integument. 2 vols. Washington (U.S. Government Printing Office: Agriculture Handbook 362), 750pp.
- MARTIN, R. M. (1974): Observations on breeding the hoopoe *Upupa epops* in captivity. Int. Zoo Yearbook 14: 99-102. – MARTÍN-VIVALDI, M., PALOMINO, J.J., SOLER, M. & J.J. SOLER (1999): Determinants of reproductive success in the Hoopoe *Upupa epops*, a hole-nesting non-passerine bird with asynchronous hatching. Bird Study 46: 205-216. – MATHEU, E. & DEL HOYO, J. (1992): Family Threskiornithidae (Ibises and Spoonbills). Pp.472-507 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. eds. Handbook of the Birds of the World. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Barcelona (Lynx Edicions), 696pp. – MAUMARY, L. (2013): L'Ibis chauve *Geronticus eremita* „Shorty“, le 11 novembre 2012 à Collombey VS, en plein festin. P.162 in: B. Posse: Chronique ornithologique romande: automne 2012 et hiver 2012-1013. Nos Oiseaux 60: 157-178. – MEADE-WALDO, E. G. B. (1907): Hoopoes in captivity (In: Correspondence, Notes, etc.). Avicultural Magazine 5: 281-282. – MICKOLEIT, G. (2004): Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere. München (Verlag F. Pfeil), 671pp. – MÜNCH, H. (1952): Der Wiedehopf. Neue Brehm Bücherei Nr.90. Leipzig (Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig), 68pp. – MURIE, J. (1873): On the Upupidae and their Relationships. Ibis 15: 181-211 (+ pl.V, VI, VII).
- NAUMANN, J. A. (1797): Naturgeschichte der Land- und Wasser-Vögel des nördlichen Deutschlands und angränzender Länder, nach eigenen Erfahrungen entworfen, und nach dem Leben gezeichnet. Bd.1. XI. Classe. Darin: Pp.186-188 Der Wiedehopf. Köthen (Selbstverlag und J.A. Aue), 286 pp. – NAUMANN, J. F. (1826): Johann Andreas Naumann's Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, nach eigenen Erfahrungen entworfen. 5. Theil. Leipzig (E. Fleischer), 504 pp. – NAUMANN, J. F. (1901): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Neubearbeitung, C.R. Hennicke (Hrsg.). Bd.4 (Stärlinge, Stare, Pirole, ..., Racken, Hopfe, Kuckucke.) Gera-Untermhaus (Köhler), 432 pp. – NIETHAMMER, G. (1938): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd.II Pici, Macrochires, Upupae, ..., Anseres. Leipzig (Akademische Verlagsgesellschaft). – NITZSCH, C. L. (1857): Zur Anatomie des Wiedehopfs, *Upupa epops*, nach Chr. L. Nitzsch's Untersuchungen mitgeteilt von C. Giebel. Z. ges. Naturwiss. 10: 236-257. – NITZSCH, C. L. (1858): Die Zunge der Vögel und ihr Gerüst, mitgeteilt von C. Giebel. (Aus C.L. Nitzsch's Collectaneen). Z. ges. Naturwiss. 11: 19-51 + 8 Tf.
- OEHLSCHLAEGER, S. & T. RYSLAVY (2002): Brutbiologie des Wiedehopfes *Upupa epops* auf den ehemaligen Truppenübungsplätzen bei Jüterbog, Brandenburg. Vogelwelt 123: 171-188.
- PÉCZELY, P. (1963): Adatok a búbosbanka (*Upupa e. epops* L.) vázrendszerének ismeretéhe. (Beiträge zur Kenntnis des Skeletts des Wiedehopfes (*Upupa e. epops* L.)) Vertebrata Hungarica Musei Hist.-Nat. Hungarici 5 (1-2): 123-157. – PEGORARO, K. (1996): Der Waldrapp. Vom Ibis, den man für einen Raben hielt. Sammlung Vogelkunde. Wiesbaden (Aula-Verlag), 144pp. – PIERSMA, T., VAN AELST, R., KURK, K., BERKHOUDT, H. & L.R.M. MAAS (1998): A new pressure sensory mechanism for prey detection in birds: the use of principles of seabed dynamics? Proc. Royal Soc., London B 265: 1377-1383.

- REHSTEINER, U. (1996): Siedlungsdichte und Habitatansprüche des Wiedehopfs *Upupa epops* in Extremadura (Spanien). *Orn.Beob.* 93: 277-287.
- SCHÖN, M. & A. GALLMAYER (2010): Züngeln beim jungen Wendehals *Jynx torquilla*: über Zungenbau und Lebensweise von 'Erdspechten'. *Ökol. Vögel* 27, 2005: 245-270. – SHORT, L. L. & J.F.M. HORNE (2002): Family Ramphastidae (Toucans). Pp.220-272 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. eds. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 7. Jacamars to Woodpeckers.* Barcelona (Lynx Edicions). – SKEAD, C.J. (1950): A study of the African Hoopoe. *Ibis* 92: 434-463. – SKUTCH, A. F. (1970): Familie Tukane (Ramphastidae). Pp.77-86 in: Grzimek, B., Meise, W., Niethammer, G. & J. Steinbacher (Hrsg.): *Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreiches. Bd.IX. Vögel 3.* Zürich (Kindler Verlag), 640 pp. – SÖDING, K. (1961): Beitrag zur Brutbiologie und zum Rückgang der Wiedehopf-Population des Lavesumer Bruches und der Sythener Mark. *Natur und Heimat (Münster)* 21: 65-69. – STIRNEMANN, F. (1940): Der Wiedehopf als Hausbrüter. *Vögel der Heimat* 11: 2-6. – STIRNEMANN, F. (1941): Aus dem Leben des Wiedehopfs. *Vögel der Heimat* 12: 2-3. – STIRNEMANN, F. (1943): Altes und Neues zur Biologie des Wiedehopfes. *Vögel der Heimat* 13: 194-199. – STIRNEMANN, F. (1947): Ein weiterer Beitrag zur Biologie des Wiedehopfes. *Vögel der Heimat* 18: 191-193. – STRESEMANN, E. (1927-1934): *Sauropsida: Aves.* In: W. Kükenenthal & T. Krumbach, Hrsg.: *Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Bd.VII 2.Hälfte.* Berlin u. Leipzig (W. De Gruyter), 899pp. – STRUWE, B. & K.M. THOMSEN (1991): Untersuchungen zur Nahrungsökologie des Weisstorches (*Ciconia ciconia*, L. 1758) in Bergenhusen 1989. *Corax* 14: 210-238. – SUGRANYES, P. (2011): Eurasian Hoopoe (*Upupa epops*) (*U.e. saturata?*) - Foraging. Video (1:42). BBC Natural History Unit, in: ARKive. Wildscreen charity. Unter: <http://www.arkive.org/eurasian-hoopoe/upupa-epops/video-00.html> (eingesehen: 25.08.2013). – SUTTER, E. (1970): Familie Hopfe (Upupidae). Pp.44-46 in: Grzimek, B., Meise, W., Niethammer, G. & J. Steinbacher (Hrsg.): *Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreiches. Bd.IX. Vögel 3.* Zürich (Kindler Verlag), 640 pp.
- VSO - Verein Sächsischer Ornithologen (2009): Rundschreiben Nr.31: 10 (darin: Foto von A. Kretschel).
- WITHERBY, H. F., JOURDAIN, F. C. R., TICEHURST, N. F. & B. W. TUCKER (1943): *The Handbook of British Birds. Vol.II. Family Upupidae.* 2nd impr. London (H.F. & G. Witherby), 352 pp. – WOODALL, P. F. (2001): Family Alcedinidae (Kingfishers). Pp. 130-219 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. eds. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 6. Mousebirds to Hornbills.* Barcelona (Lynx Edicions).
- ZISWILER, V. (1965): Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernen Gaumens bei kömerfressenden Oscines. *J. Ornithol.* 106: 1-48. – ZWEERS, G.A. (1999): Cranial kinesis in birds: Consequences for the evolution of the jaw apparatus. Pp.82-93 in: Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds.): *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg (BirdLife South Africa).*