

Aus dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück, Arbeitsgruppe Öko-Ethologie

## Die morphologische Jugendentwicklung bei der Brandente (*Tadorna tadorna*)

Von Heinz Düttmann

Abstract: DÜTTMANN, H. (1993): Pattern changes in morphology during juvenile development in the Shelduck (*Tadorna tadorna*). – Vogelwarte 37: 96–110.

The morphological development in juvenile shelducks from hatching to the 300th day of life is described. 7 ♂ and 13 ♀ were reared in natural pens near Osnabrück (Lower Saxony, Germany). At hatching, no external sexual dimorphism is present. Due to higher growth rates ♀ become heavier and bigger than ♂ during the first 10 months. Tarsus and bill develop fastest, while primaries and colour differences develop more slowly. Body mass increases rapidly during the first weeks of life. Up to the 8th week of life, 90% of adult mass is reached. Thereafter growth rate decreases. A fleshy bill-knob occurs only in ♂. After the male's bill reaches nearly its full size by the 50th day of life, the bill-knob remains small for the rest of the first calendar year. It's development in ontogeny starts in the following spring.

Growth of primaries starts around the 26th and stops around the 70th day of life. Tail feathers develop earlier between the 16th and the 52nd day of life. During juvenile moult, some tail feathers (mostly the central ones) and the innermost secondaries are exchanged. – At hatching, bill and legs of shelducks are dark grey. During the first 90 days, leg colour changes to pink and bill colour to orange-red. The development of the bill-knob is paralleled by a colour change from orange-red to cherry-red. Also the colour of the bill nail changes from whitish to black in ♂ between the 50th and 230th day of life, whereas in ♀ nail colour remains whitish.

Key words: Shelduck (*Tadorna tadorna*), morphogenetic development, allometry, moult.

Address: Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Osnabrück, Postfach 4469, D (West)-4500 Osnabrück, Germany.

### 1. Einleitung

Während an die von HEINROTH (1911) und LORENZ (1941) betriebenen vergleichenden Verhaltensstudien an Anatinen zahlreiche Untersuchungen zur Verhaltensontogenese anschlossen (FABRICIUS 1951, WEIDMANN 1956, PLATZ 1974, ENGLÄNDER & BERGMANN 1990, ENGLÄNDER in Vorb.), liegt zur Morphogenese dieser Arten vergleichsweise wenig Material vor. Lediglich LERAY & YÉSOU (1989) geben eine umfassendere Darstellung zur morphologischen Entwicklung der Eiderente (*Somateria mollissima*). Alle anderen Studien beleuchten dagegen nur Teilaspekte (vgl. SCHJØLER 1925, DZUBIN 1959, ORING 1968, BROWN & FREDRICKSEN 1983, KEAR 1970, CORDONNIER & FOURNIER 1983).

Die Brandente, die nach RIEBESEHL-FEDROWITZ & BERGMANN (1984) den Anatinen weitaus näher steht als den Anserinen, zeichnet sich phänologisch durch einen geringen Geschlechtsdimorphismus aus. Sie bewohnt in Europa in erster Linie die Küstenregionen der Meere (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968/2. Aufl. 1990). Die Küken sind Nestflüchter, die bereits am ersten Lebenstag schwimmen, tauchen und weite Strecken zu Fuß zurücklegen können. Erst wesentlich später sind sie in der Lage, ihren Artgenossen auch fliegend zu folgen.

Ziel dieser Arbeit ist es, Massen-, Längen- und Farbveränderungen in der Jugendentwicklung der Brandente bis zum 10. Lebensmonat vergleichend zu erfassen. Dabei ist es von besonderem Interesse, zu welchem Zeitpunkt und über welche Phasen hin sich das Organsystem in Anpassung an die Bedürfnisse des Brandentenküken verändert.

## 2. Material und Methode

In den Jahren 1987–89 wurden insgesamt 20 Brandentenküken (7 ♂, 13 ♀) von Elterntieren aufgezogen. Sie wurden in großen Freianlagen mit Teich weit der Stadt Osnabrück gehalten. Alle Tiere waren durch Farbringe individuell markiert.

Beginnend mit dem Schlupftag wurde bis Mitte März des darauffolgenden Jahres wöchentlich einmal eine Reihe morphologischer Parameter bestimmt (Abb. 1). Für die Ermittlung der Körpermasse stand in den ersten beiden Lebensmonaten eine Digitalwaage (Meßgenauigkeit:  $\pm 0,1$  g) der Firma SARTORIUS zur Verfügung. Danach wurde eine Küchenwaage (Meßgenauigkeit:  $\pm 10$  g) verwendet.

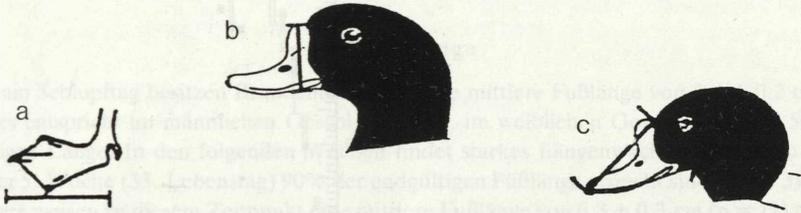


Abb. 1: Auswahl einiger untersuchter morphologischer Parameter: a = Fußlänge, b = Schnabel-Höckerhöhe, c = Schnabellänge (aus RATERMANN 1991). – Fig. 1: Pictures of some measured morphological patterns: a = tarsus length, b = bill-knob height, c = culmen length (after RATERMANN 1991).

Schnabellänge, Fußlänge und Schnabel-Höckerhöhe sind mittels Schieblehre (Meßgenauigkeit:  $\pm 1$  mm) bestimmt worden. Dabei wurde wie bei RATERMANN (1991) die Schnabel-Höckerhöhe als Distanz zwischen Schnabelgrund und dem höchsten Punkt des Höckers gewertet. Die Schnabellänge wurde als die Entfernung zwischen Schnabelspitze und dem Beginn der Stirnbefiederung definiert. Dieser Wert schließt damit die Schnabelhöhe und die Höhe des daraufsitzenen Höckers ein. Die „Fußlänge“ gibt die Distanz zwischen dem Tibiotarsalgelenk und dem distalen Ende der Mittelzehe wieder (Abb. 1).

Während der Jugendmauser wurde wöchentlich zweimal die Länge der längsten Handschwinge (H9) sowie der innersten Steuerfeder ermittelt, wobei mit einem flexiblen Maßband (Meßgenauigkeit:  $\pm 1$  mm) die Distanz zwischen der Spitze der wachsenden Feder und ihrer proximalen Endigung im Blutkiel vermessen wurde.

Schnabel- und Beinfärbung sind durch Vergleich mit den Farbtafeln von KÜPPERS (1984) bestimmt worden. Dabei gelten die Farbwerte der Schnabelfärbung für einen Bereich unterhalb des Nasenloches, die der Beinfärbung für die Mitte des Tibiotarsus. Die Bestimmung der Farbwerte erfolgte durch Ermittlung der prozentualen Sättigung im Gelb- und Rotbereich sowie der Ermittlung des Schwarzanteiles an der Farbgebung. Die Umfärbung des Nagels an der Spitze des Oberschnabels wurde flächenbezogen in % ermittelt.

Mit Ausnahme der Körpermassenentwicklung, die geschlechtsspezifisch ausgewertet wurde, wird die morphologische Entwicklung der Brandente ansonsten in individuellen Längsschnitten an mehreren Individuen beiderlei Geschlechts vorgestellt. Mittelwerte wurden jeweils mit ihrer Standardabweichung angegeben.

Danksagung: Die Untersuchung wurde gefördert durch die Studienstiftung des Deutschen Volkes, Bonn. Für die Haltung und Versorgung der Tiere danke ich J. & J. RIEBESEHL-FEDROWITZ (Osnabrück). Die Vermessung der Tiere und die anschließende Auswertung des Materials wäre ohne die Hilfe folgender Personen nicht möglich gewesen: S. PRIESHOF (Emden), G. DÜTTMANN (Bockholte), A. KONDRATJEV (Magadan), A. ENDERS, E. ANSCHÜTZ, P. ROSSBERG, P. FOLKENS und G. ZIMMERMANN (alle Osnabrück). Ihnen allen sei herzlich gedankt. Ferner danke ich Herrn Prof. Dr. H.-H. BERGMANN (Osnabrück) für die kritische Durchsicht einer Manuskriptvorlage.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Körpermasse

Küken beiderlei Geschlechts wiegen am Schlupftag durchschnittlich  $49,3 \pm 3,77$  g ( $n = 20$ ). Dies entspricht bei ♀ ca. 5,3, bei ♂ ca. 4,2% des Erwachsenengewichts. In den folgenden 6 Wochen

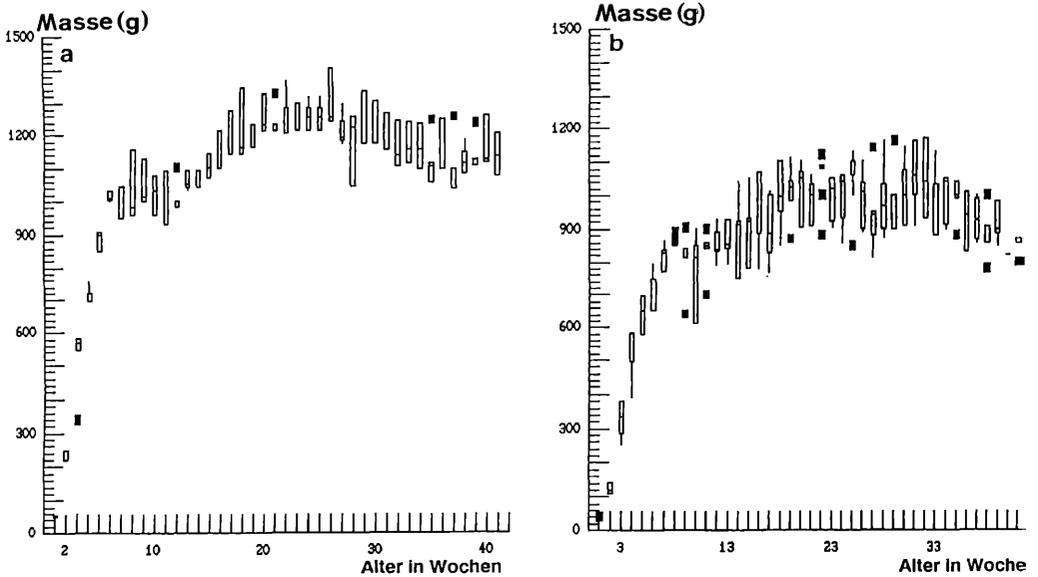


Abb. 2: Körpermassenentwicklung bei männlichen (a; n = 3) und weiblichen Brandenten (b; n = 7). Angegeben sind Mediane, Quartilbereiche und Extremwerte. – Fig. 2: Body-mass changes in 3 male (a) and 7 female (b) juvenile shelducks. Medians, quartiles, maxima and minima.

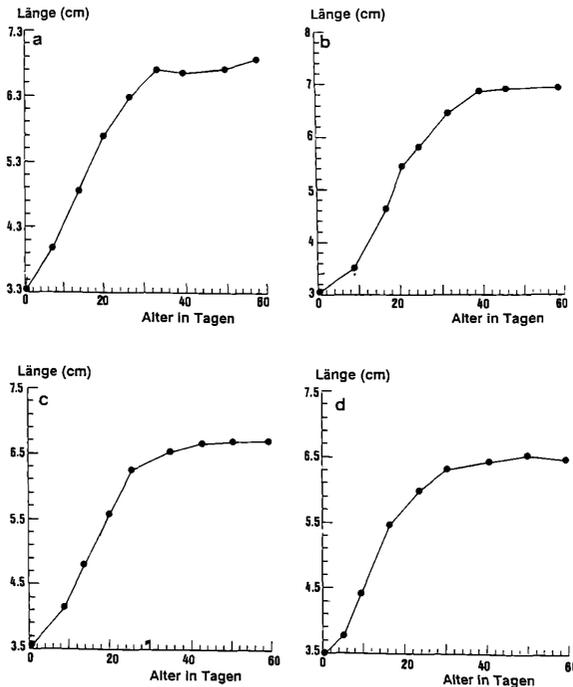


Abb. 3: Individuelle Wachstumskurven zur Entwicklung der Fußlänge bei zwei Branderpeln (a, b) und zwei Brandenten (c, d). – Fig. 3: Tarsal growth in juvenile shelducks. a, b = males, c, d = females.

läuft bei beiden Geschlechtern eine starke Massenzunahme ab. Dabei nehmen die ♂ stärker zu (Abb. 2): Bei ihnen beträgt die Massenzunahme zwischen der 2. und 5. Woche etwa 27 g pro Tag. Weibliche Tiere weisen im gleichen Zeitraum Zuwächse von 22 g pro Tag auf. Zu Beginn der 8. Lebenswoche sind bei beiden Geschlechtern ca. 90% der Adultmasse erreicht (♂:  $956 \pm 70,1$  g, ♀:  $821,7 \pm 46,7$  g). In der Folgezeit verlangsamt sich das Wachstum kontinuierlich und kommt schließlich in der 16. Lebenswoche ganz zum Stillstand (Abb. 2). Während weibliche Tiere nun Gewichte zwischen 800 und 1140 g aufweisen, schwankt das der Erpel zwischen 1050 und 1400 g. Diese Massen entsprechen bei beiden Geschlechtern denen adulter Tiere (PATTERSON 1982, RATERMANN 1991).

### 3.2. Fußlänge

Bereits am Schlupftag besitzen Brandentenküken eine mittlere Fußlänge von  $3,4 \pm 0,2$  cm ( $n = 18$ ). Dies entspricht im männlichen Geschlecht 47%, im weiblichen Geschlecht sogar 50% der endgültigen Länge. In den folgenden Wochen findet starkes Längenwachstum statt, so daß Mitte der 5. Woche (33. Lebenstag) 90% der endgültigen Fußlänge erreicht sind (Abb. 3). Weibliche Tiere weisen zu diesem Zeitpunkt eine mittlere Fußlänge von  $6,3 \pm 0,3$  cm ( $n = 11$ ) auf. Die Fußlänge der Erpel ist mit durchschnittlich  $6,6 \pm 0,2$  cm ( $n = 7$ ) nur unwesentlich höher (Abb. 3). Während der Zeit des stärksten Wachstums (3. und 4. Lebenswoche) beträgt die Längenzunahme bei beiden Geschlechtern zwischen 0,8 und 1,4 mm pro Tag. Ab dem 33. Lebenstag verlangsamt sich das Wachstum. Die endgültige Fußlänge wird am 40. Lebenstag erreicht. Sie beträgt bei ♂  $7,1 \pm 0,2$  cm ( $n = 7$ ) und bei ♀  $6,5 \pm 0,2$  cm ( $n = 11$ ) (Abb. 3).

### 3.3. Schnabellänge

Brandentenküken weisen schon beim Schlupf eine mittlere Schnabellänge von  $1,8 \pm 0,1$  cm ( $n = 18$ ) auf. Diese Werte entsprechen 35 bzw. 40% der endgültigen Schnabellänge bei ♂ und ♀. In den folgenden 30 Lebenstagen nimmt die Schnabellänge stark zu. Dabei werden Wachstumsgeschwindigkeiten zwischen 0,8 und 1,1 mm pro Tag erreicht. Am 30. Lebenstag weisen die Schnäbel der Erpel im Mittel eine Länge von  $4,5 \pm 0,2$  cm ( $n = 7$ ) auf (Abb. 4a, b). Die Schnäbel der ♀ sind mit durchschnittlich  $4,1 \pm 0,2$  cm ( $n = 11$ ) etwas kürzer (Abb. 4c, d). Obwohl das Schnabelwachstum bei beiden Geschlechtern noch bis zum 50. Lebenstag andauert, sind die nun folgenden Längenzunahmen nur noch gering. Im ausgewachsenen Zustand besitzen die Schnäbel der Erpel eine mittlere Länge von  $5,1 \pm 0,2$  cm ( $n = 7$ ). Die Schnabellänge der ♀ beträgt dagegen  $4,7 \pm 0,2$  cm ( $n = 13$ ).

### 3.4. Schnabel-Höckerhöhe

Brandentenküken schlüpfen mit einer Schnabel-Höckerhöhe von  $1,0 \pm 0,1$  cm ( $n = 20$ ). Parallel zur Längenentwicklung nimmt auch die Höhe des Schnabels mit Höcker in den ersten 30 Lebenstagen stark zu (Abb. 5). ♀ weisen nach 30 Tagen eine mittlere Schnabel-Höckerhöhe von  $2,3 \pm 0,2$  cm ( $n = 11$ ) auf. Die Höckerhöhe der ♂ ist mit durchschnittlich  $2,4 \pm 0,1$  cm ( $n = 7$ ) etwas größer. Das Höckerwachstum zieht sich bei den meisten Individuen noch bis zum 50. Lebenstag hin. Danach weisen die Erpel Schnabel-Höckerhöhen von  $2,6 \pm 0,1$  cm auf. Die Höckerhöhen der ♀ liegen mit  $2,4 \pm 0,2$  cm etwas niedriger (Abb. 5). Während sich die Höckerhöhe bei den weiblichen Tieren nicht mehr ändert, nimmt sie bei den Erpeln ab dem 220. Lebenstag (Ende Januar des 2. Kalenderjahres) erneut zu (Abb. 5a, b). Dabei werden bis Ende März Schnabel-Höckerhöhen von bis zu 3,35 cm erreicht.

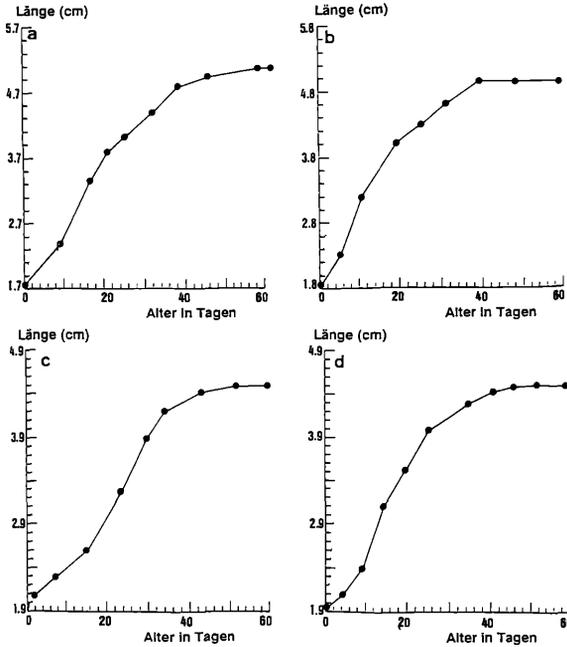


Abb. 4: Individuelle Wachstumskurven zur Entwicklung der Schnabellänge bei zwei Branderpeln (a, b) und zwei Brandenten (c, d). – Fig. 4: Culmen growth in juvenile shelducks. a, b = males, c, d = females.

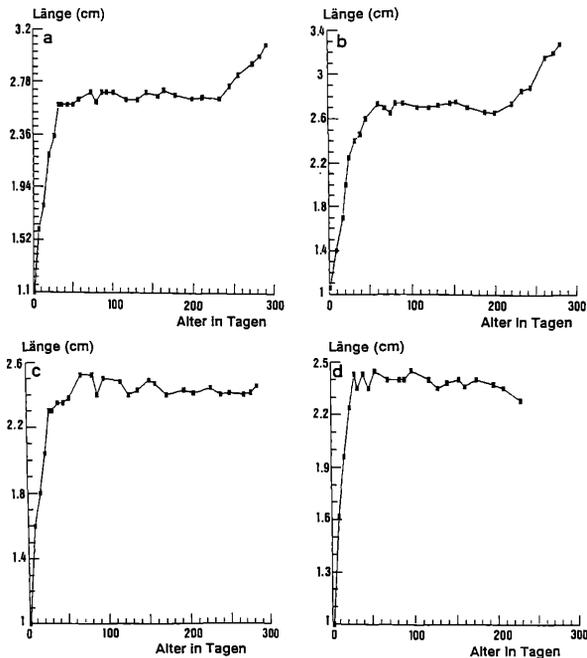


Abb. 5: Individuelles Wachstum der Schnabel-Höckerhöhe bei zwei Branderpeln (a, b) und zwei Brandenten (c, d). – Fig. 5: Bill-knob height growth in juvenile shelducks. a, b = males, c, d = females.

## 3.5. Handschwinge H9

Das Wachstum der längsten Handschwinge (H9) setzt bei den meisten Brandentenküken um den 26. Lebenstag ein. Auf eine erste Phase geringeren Längenwachstums folgt zwischen dem 39. und 56. Lebenstag die Phase der stärksten Längenzunahme (Abb. 6). In dieser Zeit wächst H9 bei beiden Geschlechtern zwischen 0,56 und 0,7 cm pro Tag. Gleiche Werte wurden auch von HOOGERHEIDE & HOOGERHEIDE (1958) ermittelt. Am Ende dieser Wachstumsphase weisen die Handschwinge der Erpel eine Länge von  $18,3 \pm 0,8$  cm ( $n = 7$ ) auf. Die Federn der ♀ sind mit  $17,0 \pm 1,0$  cm ( $n = 8$ ) nur unwesentlich kürzer (Abb. 6). Flugfähigkeit wird bereits zu einem früheren Zeitpunkt bei Federlängen von ca. 13 cm erlangt. Zwischen dem 56. und 70. Lebenstag nimmt das Wachstum der Handschwinge stark ab und wird schließlich ganz eingestellt. 44 Tage nach Beginn des Wachstumsprozesses ist H9 bei ♂  $21,1 \pm 0,7$  cm, und bei ♀  $19,7 \pm 0,8$  cm lang.

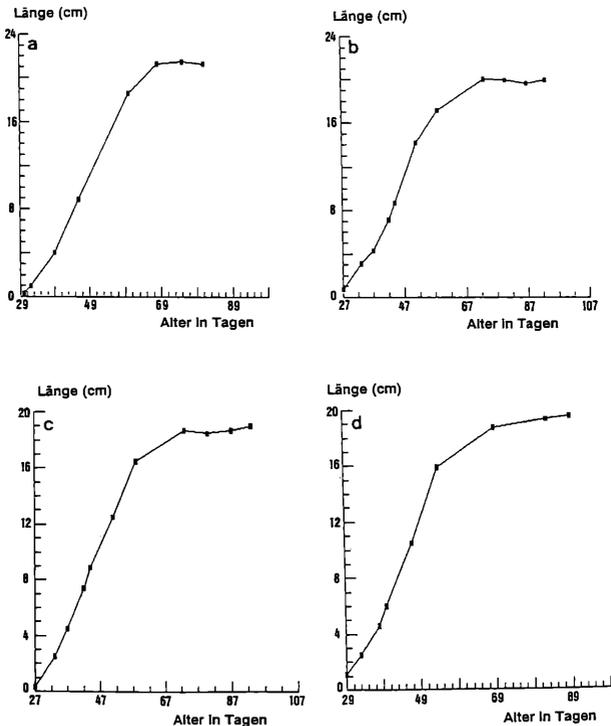


Abb. 6: Individuelle Entwicklung der 9. Handschwinge bei zwei Branderpeln (a, b) und zwei Brandenten (c, d). – Fig. 6: Growth of the ninth, longest primary in juvenile shelducks. a, b = males, c, d = females.

## 3.6. Mittlere Steuerfeder

Die Steuerfedern beginnen etwa 10 Tage früher zu wachsen als die Handschwinge (16. Lebenstag). Bereits am 21. Lebenstag weist die mittlere Steuerfeder bei beiden Geschlechtern eine Länge von  $0,8 \pm 0,4$  cm ( $n = 12$ ) auf (Abb. 7). Anschließend nimmt ihre Länge täglich zwischen 0,25 und 0,31 cm zu. Ab dem 45. Lebenstag werden die Längen zunahmen deutlich geringer. Zwischen dem 50. und dem 53. Lebenstag erreicht die jugendliche Steuerfeder schließlich ihre endgültige Länge (♂:  $9,5 \pm 0,5$  cm, ♀:  $8,3 \pm 0,5$  cm) (Abb. 7).

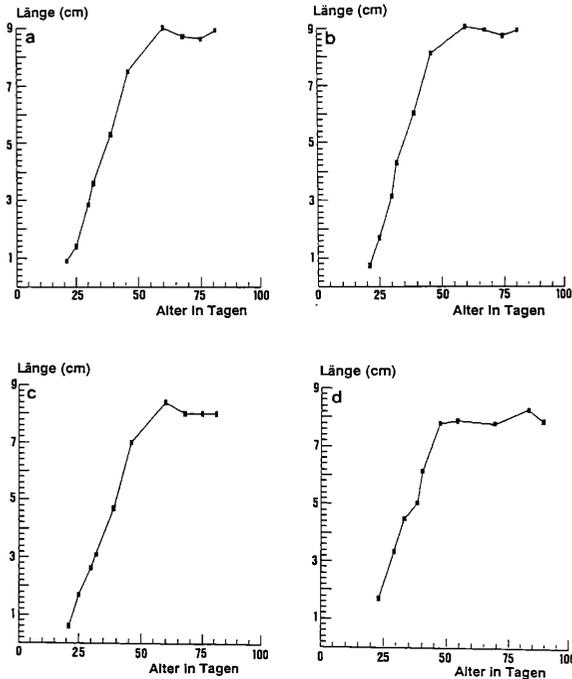


Abb. 7: Individuelle Entwicklung der mittleren Steuerfeder bei zwei Branderpelns (a, b) und zwei Brandenten (c, d). – Fig. 7: Growth of the central tail feathers in juvenile shelducks. a, b = males, c, d = females.

Die Steuerfedern juveniler Tiere unterscheiden sich in Muster und Färbung von denen adulter und subadulter Individuen. Sie sind bei beiden Geschlechtern reinweiß und besitzen am distalen Ende eine graue Subterminalbinde, die wiederum seitlich als auch distal weiß umsäumt ist. Die dunkle Endbinde der Steuerfedern setzt sich nur bei den Altvögeln scharf gegen die übrige Federfahne ab, nicht aber bei den Jungen. Hier zieht sie sich vielmehr proximal verjüngend noch mehrere cm am Schaft entlang fort, so daß als Muster eine „umgekehrte Pfeilspitze“ erscheint.

Juvenile Brandenten wechseln einen Teil der Steuerfedern bereits nach wenigen Monaten. Dies gilt zumindest für das mittlere Steuerfederpaar. Keines der 20 untersuchten Individuen behielt diese Federn bis zur nächsten Großgefiedermauser im darauffolgenden Jahr. Erste gemauserte Steuerfedern finden sich bereits nach 150 Lebenstagen (Anfang November) im Gehege. Der Großteil der mittleren Steuerfedern wird jedoch erst im Februar und März des 2. Kalenderjahres gewechselt. Außer den mittleren können weitere Steuerfedern von der Teilmauser betroffen sein. So vermauserte ein juveniler Branderpel zwischen Mitte November und Mitte März sämtliche Schwanzfedern. Die erneuerten Schwanzfedern entsprechen im Färbungsmuster denen subadulter und adulter Tiere.

### 3.7. Armschwingen A13–A15 (Schirmfedern)

Das Wachstum der Armschwingen verläuft parallel dem der Handschwingen. Die drei innersten Armschwingen (A13–A15) unterscheiden sich in Muster und Färbung von denen adulter Tiere. So ist die Innenfahne der Armschwinge A14 nicht weiß sondern grau gefärbt. Nur unwesentlich

dunkler wirkt der auf der Außenfahne angrenzende Streifen. Weniger intensiv gefärbt als bei adulten Tieren ist auch das anschließende bräunliche Feld der restlichen Fahnenfläche. Neben diesen Farbunterschieden fehlen den Federn juveniler Tiere die scharfen Abgrenzungen zwischen den einzelnen Farbfeldern. Die Übergänge sind eher fließend. Die Schirmfedern juveniler Brandenten zeichnen sich ferner durch einen weißen Saum am distalen Ende der Federfahne aus. Dieser Saum ist bei adulten Tieren nicht mehr vorhanden.

Während Brandenten die meisten Armschwingen jährlich einmal während der Großgefiedermauser wechseln, trifft dies auf die Armschwingen A13–A15 nicht zu. Bereits nach ca. 160 Lebenstagen (Mitte November) setzt bei den ersten Individuen die Mauser dieser Federn ein. Bis Ende März des 2. Kalenderjahres haben alle juvenilen Brandenten ihre Schirmfedern erneuert. Ähnlich den Steuerfedern entsprechen die neuen Schirmfedern im Färbungsmuster denjenigen subadulter und adulter Tiere. Während der Großgefiedermauser im Juli/August des 2. Kalenderjahres werden die Schirmfedern dann ein zweites Mal gewechselt. Dieses Mauserschema setzt sich bei subadulten und adulten Brandenten fort (KRÖNING 1988, PRIESHOF 1990).

### 3.8. Schnabelfarbe

Die ontogenetischen Veränderungen am Schnabel (Schnabellänge, Schnabel-Höckerhöhe) sind mit charakteristischen Farbveränderungen verknüpft. Am Schlupftag ist der Küikenschnabel dunkelgrau: Der Schwarzanteil beträgt ca. 90%, der Gelbanteil etwa 40% seiner Sättigung, Rot fehlt (Abb. 8). In den ersten drei Lebenswochen hellt sich der Schnabel allmählich zu hellgrau auf, wobei der Schwarzanteil auf ca. 50% absinkt. Gleichzeitig fällt der Gelbanteil auf Werte zwischen 0 und 10%. Diese Entwicklung verläuft in beiden Geschlechtern gleich. Auch bis zum 60. Lebenstag treten in der Schnabelfärbung keine geschlechtsspezifischen Unterschiede auf: Der Schwarzanteil sinkt weiter ab und erreicht schließlich Werte um 30%. Gleichzeitig steigen die Gelb- und Rotanteile auf 40 bis 50% ihrer jeweiligen Sättigungswerte (Abb. 8). Die Schnabelfarbe wechselt in diesem Zeitraum von hellgrau über blaßrosa zu orangerot. Ab dem

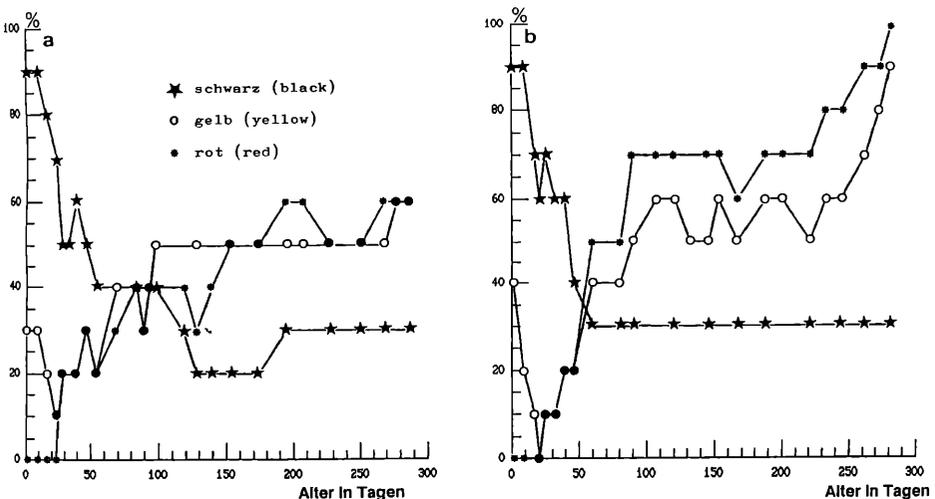


Abb. 8: Ontogenetische Veränderung der Schnabelfarbe bei einem Branderpel (b) und einer Brandente (a). Dargestellt sind die prozentualen Veränderungen der Sättigung im Schwarz-, Gelb- und Rotbereich. – Fig. 8: Bill-colour changes in juvenile shelducks presented as percentages of black, yellow and red saturation. a = female, b = male.

60. Lebenstag zeigen ♂ und ♀ divergierende Schnabelfärbungen. Bedingt durch einen höheren Rotanteil sind die Schnäbel der ♂ intensiver orangefarbt. Während der Rotanteil im weiblichen Geschlecht zwischen 40 und 50% liegt, beträgt er im männlichen Geschlecht durchschnittlich 70% der Rotsättigung (Abb. 8). Die Schwarz- und Gelbanteile ändern sich in beiden Geschlechtern bis zum Winter nicht mehr. Sie erreichen 30 bzw. 50% ihrer Sättigung.

Annähernd parallel zum Höckerwachstum setzt bei juvenilen Branderpeln ab dem 200. Lebenstag (Mitte Januar des 2. Kalenderjahres) ein erneuter Umfärbungsprozeß ein. Dabei wechselt die Schnabelfarbe kontinuierlich von orangefarbt zu kirschrot. Ende März (ca. 280. Lebenstag) ist diese Entwicklung abgeschlossen. Rot und Gelb liegen dann bei fast 100% ihrer Farbsättigung, während der Schwarzanteil nach wie vor nur 30% ausmacht (Abb. 8). Im weiblichen Geschlecht treten diese Farbveränderungen nicht auf. Hier wirken die Schnäbel, bedingt durch geringere Gelb- und Rotanteile, weiterhin orangefarbt. Der Schwarzanteil liegt bei ihnen mit 30% in der gleichen Größenordnung wie bei den ♂ (Abb. 8).

### 3.9. Beinfarbe

Die Veränderung der Beinfarbe verläuft in der frühen Ontogenese in beiden Geschlechtern gleich (Abb. 9). Am Schlupftag sind die Beine der Küken nur unwesentlich heller als der Schnabel: Schwarz liegt bei ca. 80%, Gelb bei etwa 40% seiner Sättigung, Rot fehlt. Bis zum 80. Lebenstag wechselt die Beinfarbe von dunkelgrau nach hellgrau. Dabei nimmt der Schwarzanteil kontinuierlich auf 30% ab. Gleichzeitig sinkt Gelb auf ca. 10% seiner Farbsättigung. Zwischen dem 75. und 90. Lebenstag erhalten die Beine eine blaßrosa Färbung: Der Rotanteil steigt von 0 auf 10% seiner Sättigung, die Gelb- und Schwarzanteile ändern sich dagegen nicht (Abb. 9). Vom 90. Lebenstag bis zum März des darauffolgenden Jahres treten keine weiteren Veränderungen in der Beinfarbe auf.

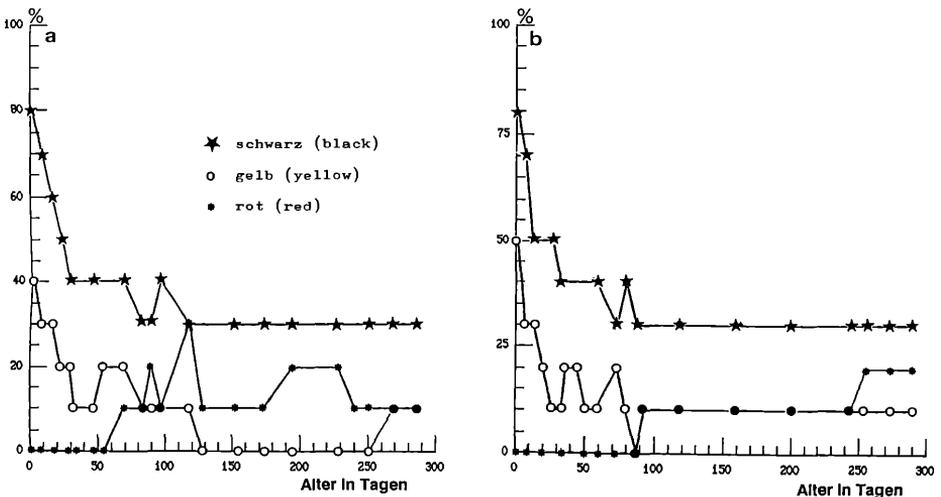


Abb. 9: Ontogenetische Veränderung der Beinfarbe bei einem Branderpel (a) und einer Brandente (b). Dargestellt sind die prozentualen Veränderungen der Sättigung im Schwarz-, Gelb- und Rotbereich. — Fig. 9: Leg-colour changes in juvenile shelducks presented as percentages of black, yellow and red saturation. a = male, b = female.

### 3.10. Nagelfarbe

Der Nagel des Kükenschnabels ist am Schlupftag grau. In den folgenden Wochen hellt er sich auf, bis er fast weiß erscheint. Individuell unterschiedlich setzt im männlichen Geschlecht zwischen dem 45. und 75. Lebenstag die Einwanderung schwarzer Pigmente in den Nagel ein (Abb. 10). Dieser zunächst langsame Prozeß geht zwischen dem 120. und 150. Lebenstag in eine intensive Phase über. Diese endet zwischen dem 190. und 220. Lebenstag (Abb. 10). Spätestens am 230. Lebenstag (Ende Januar des 2. Kalenderjahres) ist die Umfärbung des Nagels bei allen ♂ abgeschlossen. Die gesamte Nagelfläche erscheint jetzt tiefschwarz. Im Gegensatz zu den Branderpeln ist die Nagelfläche der ♀ auch nach 300 Lebenstagen noch unpigmentiert.

Die Einlagerung der Pigmente beginnt an der Nagelbasis und setzt sich zur Spitze hin fort. Vorübergehend sind dunkle Längsstreifen erkennbar, die mit zunehmender Pigmentierung wieder verschwinden.

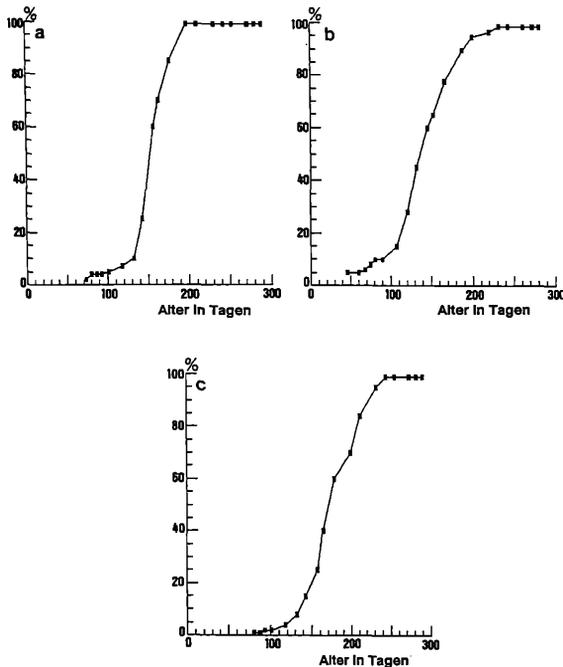


Abb. 10: Einlagerung schwarzer Pigmente in den Nagel dreier juveniler Branderpel (a-c). Dargestellt ist der geschätzte prozentuale Anteil der schwarz gefärbten Nagelfläche. – Fig. 10: Nail-colour changes in 3 juvenile sheldrakes (a-c). The estimated percentages of the black-coloured area on the nails are shown.

## 4. Diskussion

### 4.1. Vergleichende Betrachtungen zur Morphogenese der untersuchten Strukturen

Mit Ausnahme einiger Umfärbungsprozesse können alle untersuchten morphologischen Entwicklungsabläufe der Brandente auf logistische Wachstumsfunktionen zurückgeführt werden: Nach einem langsamen Beginn nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit stark zu. Anschließend ver-

ringert sie sich und das Wachstum wird ganz eingestellt. Die Maxima der absoluten Zuwachsraten liegen in allen Fällen bei etwa 50% der jeweiligen Asymptotenwerte (vgl. RICKLEFS 1983, O'CONNOR 1984). Derartige mehrphasige Entwicklungsverläufe sind für die Ausbildung zahlreicher morphologischer Strukturen kennzeichnend (LARINOV 1935, VESELOVSKY 1953, GOETHE 1955, v. FRISCH 1967, RATERMANN 1986, LERAY & YESOU 1989, FISCHER 1990). Im Falle der ontogenetischen Umfärbungsprozesse an Beinen und Schnabel zeigen die wechselnden Häufigkeiten der Gelb-, Rot- und Schwarzanteile kompliziertere Entwicklungsverläufe an. Über die cyto- und histologischen Prozesse, die diesen Umfärbungen sicherlich zugrunde liegen, können keine Angaben gemacht werden.

Aus den vorliegenden Ergebnissen wird deutlich, daß sich bei der Brandente die einzelnen morphologischen Strukturen nicht simultan entwickeln. Vielmehr treten im Laufe der Morphogenese, wie bei allen Tierarten (vgl. SCHMIDT-NIELSEN 1984), großkorrelierte Proportionsänderungen (Allometrien) auf, die durch unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten und -strategien erzeugt werden. Die schnellste Entwicklung nimmt dabei der Fuß. KRAMER (1959) weist darauf hin, daß bei nestflüchtenden Arten positiv allometrisches Wachstum der Laufextremitäten schon vor dem Schlupf einsetzt. Deswegen wirken die Beine zur Schlupfzeit überproportional groß. Dagegen erfolgt das Hauptwachstum der Flügel und die Entwicklung der Schwungfedern wesentlich später. Dieses phasenverschobene Wachstum von Flügel und Beinen liefert im Falle der Brandente die Voraussetzungen für Adaptationen im Bereich des Nahrungserwerbs. So nehmen Brandentenküken ihre Nahrung in den ersten 4 Lebenswochen überwiegend tauchend auf (FÜLLHAAS 1991, DÜTTMANN 1992). Dabei bewegen sie sich unter Wasser ausschließlich mit Hilfe der Füße (DÜTTMANN 1992). Nach Einsetzen des Großgefiederwachstums nimmt das Nahrungstauchen allmählich ab und wird in der 6. Lebenswoche ganz eingestellt (DÜTTMANN 1992). KONDRATJEV (mdl. Mitt.) vermutet, daß mit der Ausbildung der Schwungfedern eine Erhöhung der Auftriebskräfte einhergeht, so daß das Nahrungstauchen aus energetischen Gründen allmählich unrentabel wird. Auch KRAMER (1959) deutet die phasenverschobenen Wachstumsperioden von Bein und Flügel funktionell. Sie entsprächen der Sukzession der Fortbewegungsweisen Schreiten und Fliegen. Im Falle der Brandente muß diese Erklärung auf das Schwimmen und Tauchen ausgedehnt werden. Auch diese Lokomotionstypen sind weit früher vorhanden als das Fliegen.

Im Vergleich zum Fuß entwickelt sich der Schnabel der Brandente nur unwesentlich langsamer. Dabei verläuft das Wachstum von Schnabellänge und Schnabel-Höckerhöhe bis zum 50. Lebenstag parallel. Dies verwundert nicht, da bei fast allen Vogelarten Längen-, Tiefen- und Breitenänderungen am Schnabel miteinander korrelieren (BOAG 1984). Gegenüber nesthockenden Arten verläuft die Schnabelentwicklung bei Nestflüchtern schneller (v. FRISCH 1959, BOAG 1984, RATERMANN 1986). Auch hier ist eine funktionelle Interpretation der Unterschiede sinnvoll: Im Gegensatz zu nesthockenden Arten müssen die meisten Nestflüchter vom ersten Lebenstag an ihre Nahrung selbst suchen und aufnehmen. Daher ist es für sie notwendig, schon zum Schlupfzeitpunkt einen voll funktionstüchtigen Schnabel zu besitzen.

Der Schnabelhöcker adulter Branderpel unterliegt jahresperiodischen Veränderungen. Dabei kommt es zur Fortpflanzungszeit im Frühjahr zu einer Proliferation, die zu Schnabel-Höckerhöhen bis zu 4,5 cm führt (RATERMANN 1991). Ab Mai setzt eine Regression ein: Die Höckerhöhen fallen auf ihre Ausgangswerte zurück. Auch bei juvenilen Eperln kommt es im Frühjahr des 2. Kalenderjahres zur Ausbildung eines Schnabelhöckers. Dies zeigt, daß bei der Brandente die Jugendentwicklung direkt in die Jahresperiodik adulter Tiere übergeht. Die ausgebildeten Schnabelhöcker der noch nicht geschlechtsreifen Jungerpel sind jedoch deutlich kleiner als diejenigen adulter Tiere.

Die bei der Brandente festgestellten ontogenetischen Farbveränderungen sind für viele Anseriformes typisch. Auf eine Aufhellungsphase folgt die Einwanderung von Farbpigmenten

(BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968, 2. Aufl. 1990). Eine ähnliche Entwicklung beschreiben BURLEY & COOPERSMITH (1986) auch für die Schnabelfarbe des Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*). Neben der Ausbildung des Schnabelhöckers nehmen die Umfärbungsprozesse in der morphologischen Entwicklung der Brandente den längsten Zeitraum ein. Nach Ansicht zahlreicher Autoren können Farbunterschiede zwischen juvenilen und adulten Tieren wichtige Aufgaben erfüllen. So werden als mögliche Funktionen Angaben zum Alter, Hinweise auf Kondition und Geschlechtsreife der Tiere sowie die Festlegung des Sozialstatus in der Gruppe diskutiert (IMMELMANN 1959, TRIVERS 1972, PARSONS & BAPTISTA 1980). Welche Funktionen den Farbunterschieden zwischen juvenilen und adulten Brandenten zukommt, müssen zukünftige experimentelle Untersuchungen zeigen.

Nach RATERMANN (1991) unterliegen Schnabel-Höckerhöhe und Schnabelfarbe bei adulten Branderpeln den gleichen jahresperiodischen Schwankungen. Gleiches deutet sich bereits bei Jungerpeln im Frühjahr des 2. Kalenderjahres an. Auch hier wechselt parallel zur Ausbildung des Höckers die Schnabelfarbe von orangerot zu kirschrot. Zum Sommer hin nehmen Schnabel und Höcker dann wieder eine orangerote Färbung an (RATERMANN 1991). Sowohl die Ausbildung des Schnabelhöckers als auch die Änderung der Schnabelfarbe im Frühjahr dürften auf den Signalwert dieser Strukturen gerichtet sein. Dafür spricht auch ihre jahresperiodische Steuerung durch Androgene (RATERMANN 1991).

Im Signalwert des Schnabelhöckers und der Schnabelfärbung dürften ihre langen Entwicklungszeiten in der Ontogenese begründet sein. Derartige lange Entwicklungszeiträume sind besonders bei solchen Signalstrukturen und Ausdrucksbewegungen zu finden, wo diese aufgrund ihrer Funktion zu offener Aggression oder Beschädigung der Jungtiere führen können (GROOTHUIS 1989). Beregnungsexperimente bei auf engem Raum gehaltenen adulten Brandenten zeigen, daß ranghöhere Individuen die Ausführung der Ausdrucksbewegung der „Verbeugung“ bei rangniederen Tieren hemmen. Gerade in der sich in der Ontogenese nur langsam entwickelnden Verbeugung kommen jedoch Schnabelhöcker und Schnabelfärbung besonders zur Geltung (DÜTTMANN in Vorb.).

Vergleicht man die Morphogenese der einzelnen Strukturen bei der Brandente, so wird deutlich, daß die Körpermassen in der Ontogenese am stärksten streuen. Deshalb stellt dieser Parameter sicherlich das individuellste Maß des gesamten Wachstumsprozesses dar. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangt auch SCHRÖPFER (1977) in seinen Untersuchungen an der Kleinwühlmaus (*Pitymys subterraneus*).

#### 4.2. Entwicklung des Jugendkleides

Nach Untersuchungen von RATERMANN (1986) zieht sich die Jugendmauser der Brandente bis zum 120. Lebenstag hin. Stockenten (*Anas platyrhynchos*) beenden den gleichen Vorgang bereits nach 70 Tagen (RUTSCHKE et al. 1989). Vergleicht man die Entwicklung des Großgefieders zwischen beiden Arten, so treten weitere Unterschiede auf: Obwohl das Steuerfederwachstum bei der Stockente bereits am 13. Lebenstag einsetzt, dauert es durchschnittlich 10 Tage länger als bei der Brandente. Unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten sind die primäre Ursache dieser Entwicklungsunterschiede. Die rasche Ausbildung der Steuerfedern in der Ontogenese hat bei der Brandente vermutlich funktionelle Gründe. So kommt ihnen nicht nur flugtechnische Bedeutung zu, sie sorgen auch für das Gleichgewicht bei der Ausführung bestimmter Komfortbewegungen (DÜTTMANN in Vorb.). Ferner spricht der im Vergleich zu anderen Anseriformes ungewöhnliche Mausermodus für eine zusätzliche Signalfunktion dieser Federn bei der Brandente (s. u.).

Unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten in der Ausbildung von Federstrukturen sind bei in der Körpergröße differierenden verwandten Arten charakteristisch. Dabei weisen die größeren Arten auch die höheren Wachstumsgeschwindigkeiten auf. So ist etwa das Handschwingenwachstum der Krickente (*Anas crecca*) deutlich geringer als das der größeren Stockente (SjöBERG

1988, RUTSCHKE et al. 1989). Die Brandente fällt in diesem Vergleich aus dem Rahmen. Obwohl größer als die Stockente unterscheiden sich beide in der Wachstumsgeschwindigkeit der Handschwingen nicht. Ausgeglichen wird dieses vergleichsweise „langsame Wachstum“ durch einen früheren Beginn des Morphogeneseprozesses. So setzt das Handschwingenwachstum bei der Brandente etwa eine Woche früher ein als bei der Stockente (RUTSCHKE et al. 1989).

Der teilweise oder sogar vollständige Wechsel der Steuerfedern in der Jugendmauser ist für viele Anseriformes typisch. Dagegen wird die im Jahresverlauf einmal erfolgende Steuerfedermauser adulter Brandenten nur noch bei Tauchenten der Gattung *Aythya* gefunden (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1969/2. Aufl. 1991). Da die Steuerfedern der Brandente besonders durch ihre Zeichnung auffallen, ist nicht auszuschließen, daß sie auch eine Signalfunktion besitzen. Für eine solche Bedeutung spricht, daß Schwanzschüttelbewegungen integrale Bestandteile von Ausdrucksbewegungen darstellen (DÜTTMANN in Vorb.). Ein zweimal jährlich erfolgender Wechsel zur Zeit der Kleingefiedermauser, wie sie für viele Anseriformes typisch ist (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968 u. 1969, EICHHOLZ 1988, RUTSCHKE et al. 1989), würde der Signalfunktion dieser Federn entgegenwirken. Sie würde zeitgleich zur herbstlichen „Balz“ der Tiere erfolgen.

Der Wechsel der Schirmfedern in der Jugendmauser tritt nach Angaben von BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM (1968/2. Aufl. 1990) nicht nur bei der Brandente, sondern auch bei vielen Anserinae auf. Dagegen ist die anschließende zweimalige Mauser dieser Federn im Jahresverlauf außer bei der Brandente nur noch bei der Schnatterente (*Anas strepera*) und dem Mandarinenerpel (*Aix galericulata*) zu finden (BRINCKMANN 1958). Während der Mandarinenerpel die Schirmfedern zusammen mit dem Kleingefieder erneuert, wechseln Brand- und Schnatterente sie zunächst mit dem Großgefieder. Die zweite Mauser fällt bei der Schnatterente mit dem Beginn, bei der Brandente mit dem Ende der herbstlichen Kleingefiedermauser zusammen (BRINCKMANN 1958, KRÖNING 1988, PRIESHOF 1990). Ähnlich wie beim Mandarinenerpel dürften die Schirmfedern auch bei der Brandente Signalcharakter besitzen. So kommt ihre auffällige Zeichnung besonders in der Ausdrucksbewegung des Scheinputzens zur Geltung. Dem Signalwert dieser Feder trägt auch der Mausermodus Rechnung. Durch Ankoppelung an die Großgefiedermauser und an das Ende der herbstlichen Kleingefiedermauser fällt die Erneuerung der Schirmfedern in nichtreproduktive Jahresphasen.

## 5. Zusammenfassung

In den Jahren 1987–1989 wurde bei 20 in menschlicher Obhut aufgezogenen Brandentenküken die morphologische Entwicklung dokumentiert. Unter allen untersuchten Strukturen entwickelt sich die Fußlänge am schnellsten. Nur unwesentlich langsamer ist die Morphogenese des Schnabels. Dabei korrelieren die Veränderungen in der Länge mit denen der Höhe. Nach Beendigung des Schnabelwachstums macht der Schnabelhöcker in beiden Geschlechtern nur einen geringen Prozentsatz der gemessenen Schnabel-Höckerhöhe aus. Die Ausbildung eines auffallenden Schnabelhöckers erfolgt nur bei den ♂ und ist erstmals im Frühjahr des 2. Kalenderjahres zu beobachten.

Die Körpermassenentwicklung nimmt bei der Brandente ca. 15 Wochen in Anspruch. Zu Beginn der 8. Lebenswoche sind jedoch in beiden Geschlechtern bereits ca. 90% der Adultmasse erreicht. – Das Wachstum der Steuerfedern setzt um den 16., das der Handschwingen um den 26. Lebenstag ein. Beide Prozesse enden am 52. (Steuerfedern) bzw. 70. Lebenstag (Handschwingen). In der Jugendmauser wechseln Brandenten beiderlei Geschlechts neben einigen Steuerfedern auch sämtliche Schirmfedern. Die neu heranwachsenden Federn unterscheiden sich nicht mehr von denen adulter Tiere.

Unter allen morphogenetischen Abläufen nehmen die Umfärbungsprozesse die längste Zeit in Anspruch. Brandentenküken besitzen am Schlupftag dunkelgraue Schnäbel und Läufe. Beide Strukturen hellen dann zunächst auf. Anschließend wechselt die Beifarbe von hellgrau nach blaßrosa und die Schnabelfarbe von hellgrau nach orangerot. Parallel zur Ausbildung des Schnabelhöckers färben sich im Frühjahr des 2. Kalenderjahres die

Schnäbel und Höcker der männlichen Tiere kirschrot. Die Umfärbung des Nagels an der Spitze des Oberschnabels von hell nach schwarz ist in den ersten 300 Lebenstagen auf die ♂ beschränkt. Sie beginnt um den 50. und endet um den 230. Lebenstag.

Die Brandente ist eine geschlechtsdimorphe Entenart. Bedingt durch höhere Zuwachsraten sind die Erpel nach Beendigung der Wachstumsprozesse deutlich schwerer und in allen morphometrischen Strukturen größer.

## 6. Literatur

- Bauer, K. M., & U. N. Glutz v. Blotzheim (1968/2. Aufl. 1990): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 2, Anseriformes (1. Teil). Frankfurt a. Main. \* Dies. (1969/2. Aufl. 1991): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 3, Anseriformes (2. Teil). Frankfurt a. Main. \* Boag, P. T. (1984): Growth and allometry of external morphology in Darwin's finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos. *J. Zool., Lond.* 204: 413–441. \* Brinckmann, A. (1958): Die Morphologie der Schmuckfeder von *Aix galericulata* L. *Rev. Suisse de Zool.* 65: 485–608. \* Brown, P. W., & L. H. Fredrickson (1983): Growth and moult progression of White-winged Scoter ducklings. *Wildfowl* 34: 115–119. \* Burley, N., & C. B. Coopersmith (1987): Bill color preferences of Zebra Finches. *Ethology* 76: 133–151. \* Cordonnier, P., & J. Y. Fournier (1983): Développement du poussin de Canard Colvert, *Anas platyrhynchos*, et détermination de l'âge dans la nature. *Le Bièvre* 5: 79–89. \* Düttmann, H. (1992): Ontogenetische Verhaltensänderungen bei der Brandente (*Tadorna tadorna*): Schlafen, Tauchen. Nahrungserwerb. *J. Orn.* 133: 365–380. \* Dzubin, A. (1959): Growth and plumage development of wild-trapped juvenile Canvasback (*Aythya valisneria*). *J. Wildl. Manag.* 23: 279–290. \* Engländer, W. (in Vorb.): Ontogenese der Bindungsmechanismen bei der Brandente (*Tadorna tadorna*). Dissertation, Universität Salzburg. \* Engländer, W., & H.-H. Bergmann (1990): Geschlechtsspezifische Stimmentwicklung bei der Brandente (*Tadorna tadorna*). *J. Orn.* 131: 174–176. \* Fabricius, E. (1951): Zur Ethologie junger Anatiden. *Acta Zool. Fenn.* 68: 1–178. \* Fischer, G. (1990): Modellierung von Wachstumsfunktionen aus der Sicht der Dynamik und der Systemtheorie. *Zool. Jb. Anat.* 120: 1–25. \* Frisch, O. v. (1959): Zur Jugendentwicklung, Brutbiologie und vergleichenden Ethologie der Limicolen. *Z. Tierpsychol.* 16: 545–583. \* Frisch, O., & H. v. Frisch (1967): Beobachtungen zur Brutbiologie und Jugendentwicklung des Häherkuckucks (*Clamator glandarius*). *Z. Tierpsychol.* 24: 129–136. \* Füllhaas, U. (1991): Territorialität der Brandente (*Tadorna tadorna*) in einem tidenunabhängigen Gewässer. Diplomarbeit, Universität Osnabrück. \* Goethe, F. (1955): Beobachtungen bei der Aufzucht junger Silbermöwen. *Z. Tierpsychol.* 12: 402–433. \* Groothuis, T. (1989): On the ontogeny of displays behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). Dissertation, Universität Groningen. \* Heinroth, O. (1911): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verh. 5. Internat. Orn. Kongr. Berlin, 1910*: 589–702. \* Hoogerheide, J., & C. Hoogerheide (1958): Slagenrui van de Bergeend. *Tadorna tadorna* L. in *Artis. Ardea* 46: 149–158. \* Immelmann, K. (1959): Experimentelle Untersuchungen über die biologische Bedeutung artspezifischer Merkmale beim Zebrafink (*Taeniopygia castanotis* Gould). *Zool. Jahrb.* 86: 437–592. \* Kear, J. (1970): Studies on the development of young Tufted Ducks. *Wildfowl* 21: 123–132. \* Kramer, G. (1959): Die funktionelle Beurteilung von Vorgängen relativen Wachstums. *Zool. Anz.* 162: 243–255. \* Kröning, A. (1988): Mauserstudien an adulten Brandenten (*Tadorna tadorna*). Staatsexamensarbeit, Universität Osnabrück. \* Küppers, H. (1984): DuMont's Farbenatlas. DuMont, Köln. \* Larinov, W. (1935): Über die Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit der Feder während der Mauser. *Zool. Anz.* 111: 212–219. \* Leray, G., & P. Yesou (1989): Premières données sur la croissance du jeune Eider à duvet *Somateria mollissima*. *L'Oiseau et R.F.O.*, V 59: 215–219. \* Lorenz, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden. *J. Orn.* 79: Sonderheft. \* O'Connor, R. J. (1984): The growth and development of bixids. Chichester, New York. \* Oring, L. W. (1968): Growth, moults and plumages of the Gadwall. *Auk* 85: 355–380. \* Parsons, J., & L. F. Baptista (1980): Crown color and dominance in the White-Crowned Sparrow. *Auk* 97: 807–815. \* Patterson, I. J.: The Shelduck. A study in behavioural ecology. Cambridge. \* Platz, F. (1974): Untersuchungen über die Ontogenese von Ausdrucksbewegungen und Lautäußerungen bei der Kolbenente (*Netta rufina* Pallas) mit einem Beitrag zur Anatomie des Stimmapparates. *Z. Tierpsychol.* 36: 293–428. \* Prieshof, S. (1990): Mauserstudien an subadulten Brandenten. Staatsexamensarbeit, Universität Osnabrück. \* Ratermann, M. (1986): Steroidhormone in der Jugendentwicklung der Brandente (*Tadorna tadorna*). Diplomarbeit, Universität Osnabrück. \* Dies. (1991): Jahreszeitliche Veränderungen von Gestaltmerkmalen und Verhalten vor dem Hintergrund hormonaler Faktoren bei der Brandente (*Tadorna tadorna* L.). Dissertation, Osnabrück. \* Ratermann, M., H. Düttmann, & H.-H. Bergmann (1990): Jahresperiodik bei der Brandente (*Tadorna tadorna*): Morphologie und Verhalten. *Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol., Bonn 1988*: 397–403. \* Ricklefs, R. E. (1983): Avian postnatal development. In:

Farner, D. S., J. R. King & K. C. Parkes (eds.): Avian Biology VII: 1–83. \* Riebesehl-Fedrowitz, J., & H.-H. Bergmann (1984): Das Lautinventar der Brandente (*Tadorna tadorna*) in seiner Bedeutung für die systematische Stellung der Art. Bonn. Zool. Beitr. 35: 307–326. \* Rutschke, E., B. Endler, & B. Rahmig (1989): Über die Mauser der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.) und ihre Regulation durch Sexualhormone. Mitt. Zool. Mus. Berl. 65, Suppl.: Ann. Orn. 13: 103–138. \* Schiøler, E. L. (1925): Danmarks Fugle. Band 1, Gyldendal, Kopenhagen. \* Schmidt-Nielsen, K. (1984): Scaling. Why is animal size so important? Cambridge University Press, Cambridge. \* Schröpfer, R. (1977): Die postnatale Entwicklung der Kleinwühlmaus *Pitymys subterraneus* De Selys-Longchamps, 1836 (Rodentia, Cricetidae). Bonn. zool. Beitr. 28: 249–268. \* Sjöberg, K. (1988): The flightless period of free-living male Teal (*Anas crecca*) in northern Sweden. Ibis 130: 164–171. \* Stein, F. (1966): Vergleichende morphologische und ethologische Untersuchungen zur Jugendentwicklung von Fluß- und Sandregenpfeifer (*Charadrius dubius* und *Charadrius hiaticula*). Beitr. Vogelkde 11: 221–246. \* Trivers, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.): Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971. Aldine, Chicago: 136–179. \* Veselovsky, Z. (1953): Postembryonalni vyvoj nasich divokych kachen. Sylvia 14: 36–73. \* Weidmann, U. (1956): Verhaltensstudien an der Stockente. I. Das Aktionssystem. Z. Tierpsychol. 13: 208–271.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [37\\_1993](#)

Autor(en)/Author(s): Düttmann Heinz

Artikel/Article: [Die morphologische Jugendentwicklung bei der Brandente \(\*Tadorna tadorna\*\) 96-110](#)