

**Zeitschrift:** Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

**Herausgeber:** Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 117 (1936)

**Artikel:** Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem

**Autor:** Portmann, Adolf

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-90410>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 18.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem

Von

Prof. ADOLF PORTMANN, Basel

Die Entwicklung eines Vogels verläuft in zwei grossen Perioden, die so verschieden sind, dass ihre Erforschung nicht nur fast immer getrennt, sondern auch sehr ungleich gefördert worden ist. Der erste Lebensabschnitt, die Entwicklung im Ei, wurde fast ausschliesslich am leicht zugänglichen Keim des Huhns verfolgt und ist stets ein wesentlicher Teil der vergleichenden und experimentellen Embryologie der Wirbeltiere geblieben. Die zweite Phase, die Postembryonalzeit, ist dagegen von den Entwicklungsforschern viel seltener beachtet worden, dafür hat sich die Feldornithologie, von ganz anderen Zielen geleitet, dieses Gebietes angenommen und ein reiches Material zusammengetragen.

Infolge dieser Sonderung ist die Ontogenese der Vögel selten in ihrem gesamten Ablauf betrachtet worden und noch spärlicher sind die Versuche, sie im Zusammenhang mit der Evolution des Vogeltypus zu überblicken.

Wenn ich es heute wage, am Abschluss einer eindrucksvollen Tagung Ihre Aufmerksamkeit auf einen solchen Versuch zu lenken, so hege ich dabei die Hoffnung, dass schon die Vielgestaltigkeit des Stoffes dieses Beginnen rechtfertigen möge.

Aus der Fülle der Entwicklungserscheinungen treten zwei Zustände der Ausbildung des jungen Vogels und des Verhältnisses zu seinen Eltern so sehr hervor, dass bereits die älteren Versuche der Vogelsystematik die Jugendformen als Nestflüchter und Nesthocker unterschieden haben. Indessen traf die Absicht, diese beiden Entwicklungsarten schärfer zu kennzeichnen, auf so viele Schwierigkeiten und Widersprüche, dass FÜRBRINGER in seiner grundlegenden Arbeit von 1888 die Brauchbarkeit der ontogenetischen

Tatsachen für die systematische Gliederung der Vögel in grössere Einheiten nachdrücklich ablehnen musste.

Diese Ablehnung erfolgte in einer Zeit, wo Morphologie und Physiologie infolge der Sonderung ihrer Arbeitsart und Fragestellung sich von einander isolierten. Die neueren Untersuchungen über das Entwicklungsgeschehen bei Vögeln waren deshalb immer mehr von rein morphologischen oder ganz anderen physiologischen Gesichtspunkten geleitet, und die Ergebnisse dieser Arbeit mussten zwangsläufig zu einer zusammenhanglosen Häufung verschiedenartiger Einzelheiten führen. Jedes grössere ornithologische Werk, das es unternimmt, die Entwicklungsgeschichte darzustellen, ist ein Beweis für diesen chaotischen Zustand: solche Schilderungen sind reich an interessanten Einzelheiten, bieten eine Fülle des Seltsamen und Befremdenden, zeigen auch vereinzelt isolierte Gesetzmässigkeiten — sie sind aber nicht imstande, irgendwelche tieferen Zusammenhänge in der Vielheit der Phänomene aufzudecken.

Seit längerer Zeit beschäftigt mich der Versuch, die sich ständig häufenden Tatsachen von einem Standpunkte aus zu überblicken, der morphologische wie physiologische Beobachtungen gemeinsam umfasst. Einige Ergebnisse dieses Versuchs sind der Gegenstand dieses Vortrags.

\* \* \*

Es gibt einen Standpunkt, der morphologischer und physiologischer Arbeit gemeinsam sein sollte — obschon er es oft genug nicht ist — der Gesichtspunkt der Evolutionslehre. Wie sehr sich auch die Biologen entzweien mögen über dem Suchen nach Kräften und Ursachen oder nach den Wegen des Werdens der Organismen, daran, dass die Lebewesen als erdgeschichtlich geworden betrachtet werden müssen, zweifelt heute kein Forscher, der auch nur ein Teilgebiet der Biologie wirklich überblickt. Solange die Tatsachen, die der Evolutionslehre zugrunde liegen, nicht widerlegt sind, muss der Morphologe wie der Physiologe den Gegenstand seiner Forschung als ein Gebilde mit einer Vergangenheit und einer Zukunft betrachten.

Es gilt also zu prüfen, ob die Auffassung der Vogelentwicklung als Ergebnis eines Evolutionsvorganges das Chaos der Tatsachen zu ordnen vermag. Wenn bei dieser Betrachtung das Hauptgewicht auf dem Gebiet der postembryonalen Entwicklung liegt, so rührt

dies daher, dass gerade hier die Erscheinungen besonders vielfältig sind und so am stärksten zum Versuch der Ordnung reizten.

Die Aufgabe, die wir uns stellen, wäre längst gelöst, wenn die Morphologie ein System der Vögel bieten könnte, das die Abstammung der Vogelgruppen in den wichtigsten Zügen darstellte. Dies ist nicht der Fall. Weder die paläontologischen Dokumente, noch die vergleichende Formenkunde erlauben uns eine Ordnung, die auch nur annähernd die Sicherheit besäße, wie sie heute trotz aller Lücken dem System der Säugetiere zukommt.

So bleibt für unser Unternehmen nur ein Weg übrig. Zunächst gilt es, ein Bild der wahrscheinlichen Primitivverhältnisse der Vogelontogenese zu gewinnen, dann ein solches der am weitesten von den Ursprüngen entfernten Vogeltypen zu ermitteln und so schliesslich die Evolutionsvorgänge selber zu erfassen. Dabei können wir uns ab und zu auf einzelne gesicherte Ergebnisse der Morphologie und Paläontologie stützen.

Das wichtigste dieser Resultate sei gleich vorweggenommen, da es, allgemein bekannt, nur in Erinnerung gerufen werden muss: die Vögel sind Nachkommen primitiver Reptilien. Damit ist auch festgelegt, dass wir von der Ontogenese solcher Reptilien ausgehen müssen, wenn wir uns ein Bild von der Entwicklungsweise primitiver Vogeltypen machen wollen.

Schon ein oberflächlicher Vergleich der Kriechtiere mit den Vögeln stellt uns vor eine Frage: Brüteten die Urvögel? Das Bild des brütenden Vogels ist so sehr mit unserer Vorstellung von diesem Tiertypus verwoben, dass die Frage vielleicht überflüssig erscheinen mag. Und doch muss sie gestellt werden.

Die Reptilien brüten ja nicht. Obschon dieser Tierstamm seit der Permzeit mannigfache Höherentwicklungen durchgemacht hat, ist nur bei einer einzigen heute lebenden Gattung, bei Riesenschlangen des Genus Python, das Bebrüten der Eier verbunden mit vorübergehender Steigerung der Körperwärme entwickelt worden. Diese Ausnahmestellung eines brütenden Reptils deutet bereits darauf hin, dass Bebrüten der Eier wohl kaum zu den Instinktgewohnheiten der ersten Reptilien gehört hat und kein einfacher Evolutionsschritt ist. In der Tat setzt Brüten komplizierte Instinkte voraus, die ein fein abgestuftes, präzises Arbeiten der nervösen und hormonalen Mechanismen erfordern, es verlangt Steigerung der Körpertemperatur, besondere periodische Differenzierungen des

Bauchgefieders sowie Umbildungen der Blutgefäße in dieser Region der sogenannten Brutflecke. Solche Differenzierungen im Dienste der Brutpflege beobachten wir im allgemeinen erst im Laufe beträchtlicher evolutiver Verwandlung eines Tiertypus. Vergleichende Untersuchungen über die Entstehung komplexer Ontogenesen machen es wahrscheinlich, dass sich die Urvögel noch nicht weit vom Entwicklungsmodus der Reptilien entfernten.

Die statistischen Erhebungen über die Entwicklungsart der Kriechtiere bieten ein so einheitliches Bild, dass wir es auch auf die ersten echten Vögel übertragen dürfen. Dies führt uns zur Annahme, dass solche Urvögel ihre Eier in Sand oder Humus eingruben, dass ein Gelege mindestens 10 Eier, wohl kaum viel mehr umfasst habe und dass die Embryonalentwicklung, durch Sonnenwärme gefördert, im Minimum in etwa 40 Tagen ablaufen konnte.

Besonders bedeutsam für unsere Vorstellungen von der post-embryonalen Entwicklung ist das Bild, das wir uns vom schlüpfenden Jungvogel machen müssen. Viele Morphologen sahen im Dunenkleid, wie es so manche Vogeljunge zeigen, das primitive Federkleid der Ahnen. Sie nahmen an, dass das Gefieder sich zunächst in Dunenform entwickelt habe und dass das Jugendkleid eine Wiederholung dieser stammesgeschichtlichen Frühphase darstelle. Man sah also im Erscheinen der Jugendtracht eine Bestätigung des biogenetischen Grundgesetzes der älteren evolutionistischen Morphologie.

Dieser Auffassung steht heute eine andere gegenüber, welche, wie uns scheint, die Tatsachen richtiger deutet und die hier in gedrängter Kürze zusammengefasst werden muss:

1. Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Vogelfeder erfolgte in engem Zusammenhang mit dem Entstehen des Flugvermögens, als Konturfeder, nicht als wärmendes Dunenkleid.

2. Einfach gebaute Konturfedern differenzierten sich später in zwei Richtungen: als ganze Federn, indem sie sich ausser als Konturfedern auch als Dunen entwickeln konnten, oder aber, indem an ein und derselben Feder ein Teil als Dune, ein anderer als Konturfeder gebildet wurde. Die letztere Differenzierung erfolgt bei den Federn der heutigen Vögel sowohl in der Art, dass die zuletzt sich bildende Federbasis dunig wird, oder aber so, dass die zuerst austretende Spitze dunig geformt ist. Durch diesen letzteren Prozess entstand das dunige Jugendkleid, bei dem ja die Dunen die umgebildeten Spitzen der Federanlagen darstellen.

Das Dunenkleid wird also von dieser Auffassung nicht als ursprünglicher Gefiedertypus, sondern als spätere Differenzierung einer primitiveren Art von Konturfedern bewertet.

Junge Reptilien verlassen das Ei in einem Zustand, der sich nur in der Grösse und in Einzelheiten der Färbung von dem der Erwachsenen unterscheidet. Ähnlich müssen auch primitive Vögel beim Verlassen der Eischalen in Gestalt und Gefieder dem alten Urvogel ähnlich gewesen sein, trugen also ein Kleid von einfachen Konturfedern und besaßen Flügel, die bereits gebraucht werden konnten, um kurze Strecken weit zu flattern oder aufzubäumen. Solche primitive Jungvögel waren wohl auch in ihren Instinkten selbständig wie Jungreptilien und imstande, ihre Nahrung selber zu suchen.

Unser Versuch, das Bild der Ontogenese eines Urvogels aufzubauen, muss notwendigerweise theoretischen Charakter haben und von allgemeinen Erwägungen der vergleichend-morphologischen Forschung und der Entwicklungsgeschichte ausgehen. Wir dürfen nicht in den Fehler verfallen, eine uns altertümlich anmutende Vogelgruppe von vornherein als Primitivtyp zu nehmen, und ihre Ontogenese als die ursprüngliche zu erklären, sondern wir müssen zunächst die evolutive Wertigkeit der einzelnen ontogenetischen Merkmale vergleichend-biologisch bestimmen.

Umso bedeutungsvoller wird dann die Tatsache, dass unter den heute lebenden Vogelgruppen eine kleine Familie existiert, welche in auffälligem Masse die Züge der eben abgeleiteten primitiven Ontogenese in ihrem Entwicklungsgang vereinigt. Dies sind die Grossfusshühner oder Megapodiden, Hühner der australisch-malaysischen Region, die den Naturforschern längst bekannt sind als einzige Vögel, die ihre Eier nicht bebrüten, sondern in Sand oder Humus vergraben. Einzelne Arten haben eine besonders einfache Form der Eiablage bewahrt, so *Megapodius wallacei* von den Molukken und *Megacephalum maleo* auf Celebes. Sie legen ihre Eier in tiefe selbstgehöhlte Gruben im Küstensande ab und die Sonnenwärme liefert die zur Entwicklung nötige erhöhte Temperatur. Wie die Vetter Sarasin gezeigt haben, findet der Maleo im Innern von Celebes die Umgebung warmer Quellen und nützt hier, wo im Walde oft die Bodentemperatur ungenügend wäre, diese terrestrische Wärmequellen aus.

Die Jungvögel arbeiten sich allein aus dem Boden heraus, sind von Anfang an ganz selbständig und flattern bereits nach dem Verlassen des Sandes. Die Gestaltung ihres Körpergefieders wird

verschieden gedeutet, sicher tragen die jungen Megapodiden kein echtes Dunenkleid und ihr Fluggefieder besteht aus normalen Konturfedern. Dass die Brutzeit eine reptilienartig lange ist, darf uns nicht wundern: die verschiedenen Beobachter geben für die erwähnten Arten bei Bodentemperaturen von 29—32° C etwa 42 Tage an.

Es erscheint mir von Bedeutung, dass nach den Untersuchungen STEINERS der Flügelbau bei Megacephalum und den meisten Arten von Megapodius dem ursprünglicheren Plane folgt, während die Gattungen Cathetus und Leipoa einen höheren Bauplan zeigen. Dieser evolutive Unterschied äussert sich nämlich auch in einer Komplikation der Bruttechnik bei den zuletzt genannten Gattungen. Leipoa sowohl als Cathetus nützen die Gärungswärme von in Zersetzung begriffenen Vegetabilien und bauen eigentliche Brutöfen, wodurch sie von der Sonnenwärme weitgehend unabhängig werden.

Die Tatsache, dass eine Gruppe flugfähiger, echter Vögel von altertümlichem Gepräge heute noch in geradezu erstaunlicher Vollständigkeit die theoretisch geforderten Züge einer Ahnenontogenese aufweist, ist von grosser Tragweite. Stützt sie doch den verschiedenen Erwägungen entsprungenen Schluss, dass während der ersten Phasen des Werdens der Vogelgestalt die Ontogenese nicht in auffälligem Masse über die für Reptilien charakteristischen Verhältnisse hinaus verändert worden ist.

\* \* \*

Nach dem Versuch, den Primitivtypus der Vogelontogenese festzustellen, muss das Auffinden des gegenwärtigen Endzustandes der Evolution unsere nächste Aufgabe sein.

Die vergleichende Untersuchung der Vogelorganisation leitet uns dabei und zeigt uns, dass die Sperlingsvögel (Passeres) zur Zeit die am weitesten vom ursprünglichen Typus entfernte, also die evoluierteste unter den lebenden Vogelgruppen darstellen. Diese Feststellung stützt sich auf sehr viele gestaltliche Einzelheiten, z. B. auf die hohe Gehirnentwicklung, auf die Ausbildung des Stimmapparates und der damit zusammenhängenden Instinkte, aber auch auf Anpassungsfähigkeit, Formenreichtum und geographische Verbreitung. Dass die Vögel in mehreren Evolutionslinien Höhepunkte der Spezialisierung erreicht haben, so um nur flugfähige Formen zu erwähnen, in den Gestalten der Reiher, der Sturmvögel oder der Falken, muss nebenbei erwähnt werden, damit kein Zweifel

darüber besteht, dass die Sperlingsvögel nur eine, freilich die gegenwärtig auffälligste Höchstleistung des Vogeltypus verkörpern.

Wie verläuft die Ontogenese dieser Sperlingsvögel? Manche ihrer Eigenarten sind jedem Naturfreund bekannt: der kunstvolle Nestbau, die Brutpflege der Alten, der hilflose Zustand des Jungen sind allen vertraute Bilder heimischen Tierlebens. Wenn wir aber mit Mass und Zahl tiefer in diesen Entwicklungsgang eindringen, so löst sich eine zunächst unauffällige Tatsache immer stärker aus der Fülle der Erscheinungen heraus. Der junge Sperlingsvogel erreicht nach dem Verlassen des Eies in zwei bis drei Wochen die endgültige

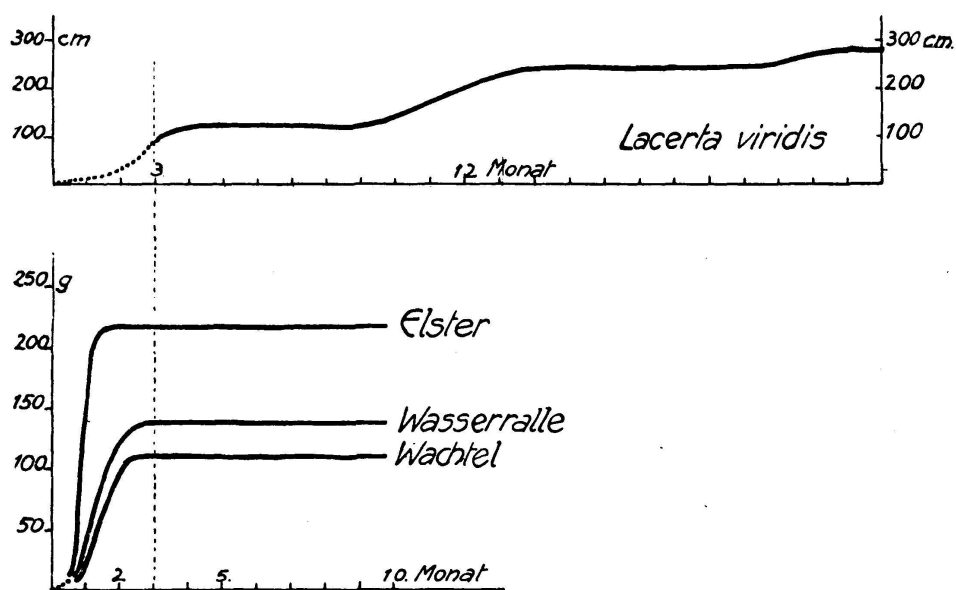


Abb. 1

Grösse und seine volle Befiederung. Das Einzigartige dieses Entwicklungsganges, der sich so oft in unserer nächsten Umgebung abspielt, ist selten voll erfasst worden, und doch ist es eine ganz besondere Leistung eines Wirbeltiers von kompliziertem Bau, in so wenigen Tagen den Körper des fertigen Tiers völlig aufzubauen und damit die für Jahre des individuellen Daseins typische Gestalt zu erreichen. Eine Kindheit, die nach Tagen zählt, das ist für Wirbeltiere kein gewöhnlicher Entwicklungsgang.

Einige Kurven mögen dieses Besondere drastischer hervortreten lassen, als das Wort allein es vermag. Die Abb. 1 zeigt am Fall der Smaragdeidechse das charakteristisch langsame Wachstum eines Reptils im Vergleich mit der raschen Entwicklung der Vögel. Diese ist durch drei Beispiele illustriert; zwei relativ langsam wachsende

Vögel, Wasserralle und Wachtel, sind neben der Elster, welche die Sperlingsvögel vertritt, dargestellt. Der Gegensatz der zwei Vogel-extreme zeigt deutlich das auffällig beschleunigte Wachstum, das selbst die langsame Vogelentwicklung kennzeichnet. In einer Zeitspanne, in der das Reptil die Embryonalentwicklung noch nicht abgeschlossen hat, sind beim Vogel bereits die Wachstumsvorgänge und die Gefiederbildung beendet und das definitive Gewicht ist erreicht worden.

Die beiden Kurven der Abb. 2 illustrieren die Einheitlichkeit des postembryonalen Wachstums bei Sperlingsvögeln. Eine 11 g

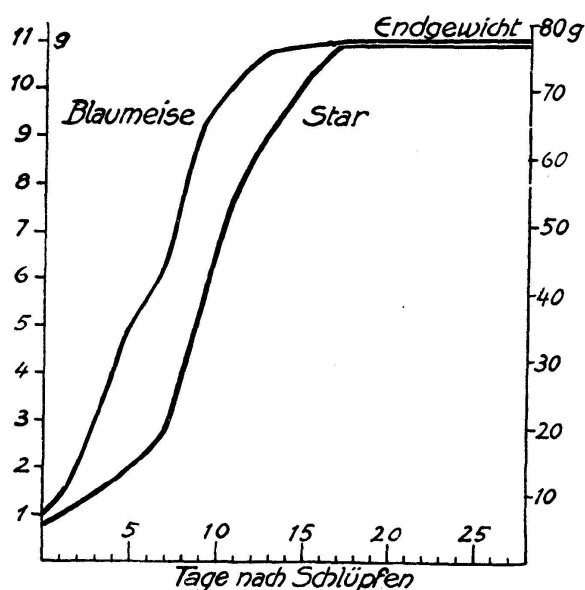


Abb. 2

schwere Blaumeise und der im Mittel etwa 75—80 g schwere Star entwickeln sich in übereinstimmender Art. Wohl wird diese Entwicklungsart innerhalb einer Vogelgruppe von der Eiggröße, der Größe des Endzustandes und der Ernährungsart modifiziert, doch der Plan des Entwicklungsablaufs ist Erbgut des Typus und wird von modifizierenden Einflüssen nicht in seiner Grundgestalt verändert.

Abb. 3 soll die Evolution der Wachstumsvorgänge innerhalb des Vogeltypus darstellen. Es wurden fünf Vögel von ähnlichem mittleren Endgewicht gewählt und deren Wachstum im Laufe von 12 Wochen eingetragen. Huhn und Birkhuhn repräsentieren primitives Verhalten, die Wildente einen intermediären Fall, Milan und Kolkrabe dagegen demonstrieren das Wachstum zweier sehr verschiedener evoluerter Gruppen. Da wir die evolutive Wertigkeit

der gewählten Vogeltypen kennen, so ergibt der Vergleich der fünf Kurven den Evolutionsvorgang, der sich in bezug auf die Wachstumsart bei der Entstehung hochspezialisierter Vogelgestalten vollzogen hat: die auffällige Sonderung einer eigentlichen, scharf abgegrenzten Entwicklungsperiode, einer Postembryonalperiode, die den primitiven Vögeln in dieser Geschlossenheit ebenso fehlt wie den Kriechtieren.

Mit der Änderung der Wachstumsprozesse verschiebt sich auch die Entstehung des Flugvermögens. Bei Hühnern wächst mit dem Körper auch der Flügel langsam zur vollen Grösse heran, ein Umstand,

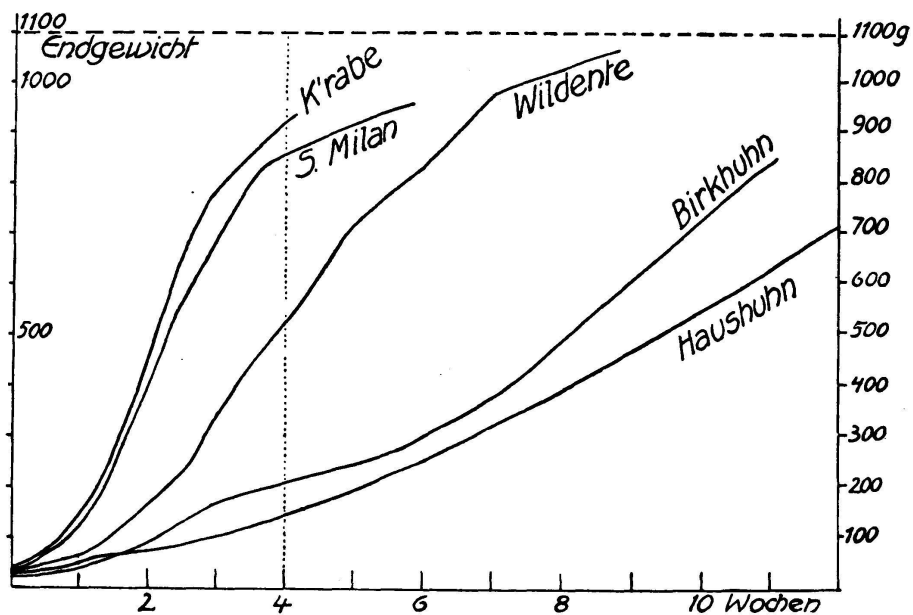


Abb. 3

der diese Vogelgruppe von allen andern unterscheidet. Megapodius-junge und solche der Satyrhühner flattern schon am ersten Tag nach dem Verlassen des Eies. Beim Sperlingsvogel, ob Zaunkönig oder Berggrabe, ist der Flügel erst gebrauchsfertig, wenn das junge Wesen in intensivem Bildungsprozess das volle Körpergewicht erreicht hat. Erst dann sind alle inneren Änderungen abgelaufen, welche das Fluginstrument verwendbar machen; ohne Lernprozess, nach einiger Übung rasch erstarkend, tut eines Tages plötzlich der Flügel seinen Dienst.

Der Endzustand, der in so rascher Entwicklung erreicht wird, ist beim Sperlingsvogel für Lebensverhältnisse gebaut, denen ein Jungvogel beim Schlüpfen nicht gewachsen sein kann, da sie vollendeten Gebrauch der Flügel, starke Flügelmuskeln und komplizierte

Instinkte fordern, also eine volle Entwicklung der nervösen und endokrinen Verbindungssysteme erheischen. Es genügt, sich der Bewegungspräzision zu erinnern, welche der Nahrungsflug einer Schwalbe erfordert, um die Unmöglichkeit einzusehen, dass dieser Nahrungserwerb etwa langsam durch Versuche erlernt werden könnte.

So steht die Kompliziertheit des Endzustandes mit der raschen Entwicklung in engem Zusammenhang. Die Intensität der Entwicklungsvorgänge aber verlangt eine Reihe tiefgreifender Korrelationen in der Organ Ausbildung. Während der Embryo eines Huhnes 21 Tage lang sich auf dem Wege des Dotterkreislaufes ernährt, muss das Junge des Singvogels nach einer kurzen Embryonalperiode von 12—14 Tagen schon einen verdauungstüchtigen Darm besitzen, der sogleich vom ersten Tag an grosse Nahrungsmengen verarbeiten kann. Bewältigt doch ein Jungstar am Schlüpftag bereits die Hälfte, auf späteren Stadien etwa  $\frac{6}{7}$  seines jeweiligen Gewichtes. Die auffällige Verkürzung der Embryonalzeit im Verein mit der beschleunigten Entwicklung einzelner Organe schafft ein Wesen, das, verglichen mit dem Artbild, disharmonisch gestaltet ist: der Nesthocker des Sperlingsvogels ist ein Mosaik aus funktionierenden fertigen und embryonal gebliebenen Teilen, sowohl in seiner äusseren Gestalt als in der Ausbildung der nervösen Einrichtungen. Dieser halbembryonale Jungvogel ist unselbständig und die Zufuhr der erwähnten bedeutenden Nährstoffmengen muss von den Altvögeln durchgeführt werden. Damit tritt eine jener Tatsachen in unsern Gesichtskreis, die, weil sie allgemein vertraut sind, selten in ihrer vollen Bedeutung gewürdigt worden sind: die Elternvögel übernehmen im Gegensatz zum primitiven Vogeltypus eine wichtige, obligatorische Rolle in der postembryonalen Entwicklungsphase des Jungvogels. Die Leistungen der Altvögel sind erstaunlich und die Rührung, die wir ob der treuen Besorgtheit dieser Vogeleltern empfinden, mischt sich mit Staunen und Respekt, wenn wir ihre Leistungen zahlenmässig präzisieren. Der sog. „Terragraph“, den der bekannte Ornithologe J. BUSSMANN in Hitzkirch so sinnreich anzuwenden versteht, registriert Fütterungszahlen, welche nur die stets erneute Bestätigung glaubhaft macht.

Die nachfolgende Übersicht, die ich den neuesten Beobachtungen von J. BUSSMANN mit seiner freundlichen Erlaubnis entnehmen darf, stellt solche Fütterungszahlen für Blaumeisen zusammen.

Datum	Alter der Jungen	Zahl der Fütterungen
4/5. Mai 1936	3 Tage	300—320
5/6. Mai 1936	4 Tage	400—410
16/17. Mai 1936	15 Tage	600—650
17/18. Mai 1936	16 Tage	550—570

Der Ernährungseifer der Altvögel ist durch eine erstaunliche Einrichtung gesichert: der Jungvogel „sperrt“, wie der Vogelfreund schon lange weiss; er öffnet auf bestimmte einfache Reize, wie Erschütterung, Laute, Schatten oder Licht, seinen Schnabel weit und reckt, oft mit zitternder Halsbewegung, den Kopf steil auf. Der Schnabel aber ist durch starke weisse oder hellgelbe Randwülste zu einem grossen Trichter erweitert und sein Inneres prangt in leuchtend gelben oder roten, oft auch in schwarzen oder bunten Farben, in Farben also, die auf den Vogel einen besonders intensiven Reiz ausüben und nicht umsonst auch die von Vögeln verbreiteten Beeren und Früchte oder die sog. Vogelblumen zieren. Diese grell gefärbten Sperrachen sind starke Reizmittel für den Altvogel, ein geringfügiger Anstoss löst das Sperren aus und dem ankommenden Altvogel leuchtet im Nestgrund ein wahres kleines Blumenbeet von Schnäbeln entgegen, das erregend auf seinen Fütterungstrieb wirkt. Die Ausbildung dieses besonderen Jugendorgans erfolgt relativ spät im embryonalen Leben, sie wird fortgesetzt bis zu einem post-embryonalen Höhepunkt, und erst beim selbständig gewordenen Jungen verschwindet der Schnabelwulst und verblasst die Rachenfarbe.

Die Ausbildung des Gefieders ist beim jugendlichen Sperlingsvogel verzögert, er trägt beim Schlüpfen nur vereinzelte Dunen, oft ist er auch ganz nackt. Auch sind die komplexen Apparaturen des Nervensystems und der hormonalen Drüsen, welche die erhöhte Körpertemperatur sichern und regulieren, noch nicht entwickelt: der junge Singvogel ist wechselwarm und erreicht erst gegen das Ende der postembryonalen Zeit den Zustand der Homiothermie. Dieser Umstand steht aber im Widerspruch zu den Forderungen, welche die intensiven Wachstumsvorgänge stellen, denn diese verlangen einen Stoffwechsel, der nur bei erhöhter Temperatur möglich ist. Dieser Widerspruch wird durch das Instinktverhalten der Eltern aufgehoben: die Altvögel sichern nicht allein die Ernährung, sie schaffen auch die erhöhte Temperatur für die rasche Entwicklung der Jungen. Dies geschieht einerseits durch den kunstvollen Nest-

bau mit isolierenden Stoffen, der das Junge vor Wärmeverlust schützt, andererseits durch kontinuierliches Bedecken der Jungen, besonders in der ersten Hälfte der postembryonalen Periode. Die Instinkte sind besonders beim weiblichen Vogel so raffiniert auf die Bedürfnisse des Jungen abgestimmt, dass das Zudecken und Wärmen gerade dann nachlässt, wenn das sprossende Federkleid und die entstehenden Mechanismen der Wärmeregulation im Kinde die erhöhte Temperatur zu sichern beginnen.

Das kunstvolle Nest kann aber seine Bestimmung als Wärmeschutz für die Brut nur erfüllen, wenn es peinlich sauber gehalten wird. So entsteht für den Sperlingsvogel das neue Problem der Nesthygiene, das bei den Vögeln mit einfacheren Nestbauten nicht existiert oder jedenfalls eine geringere Rolle spielt. Es ist um so wichtiger, als der intensive Stoffwechsel der Brut grosse Harn- und Kotmengen schafft und die Tiefe der Nestmulden sehr oft dem Jungen die Entleerung über den Nestrand verunmöglicht.

Auch dieser neuen Situation ist der Altvogel durch besondere Instinkte eingepasst, indem er selbst die Nesthygiene übernimmt. Es ist vielen Freunden des gefiederten Volkes bekannt, dass Sperlingsvögel den Kot der Jungen aus dem Nest wegtragen (auch bei anderen Gruppen kommt dies vor). Besondere Erwähnung aber verdient der Umstand, dass der Kot zu diesem Zweck besonders gestaltet ist. Der Enddarm sondert reichlich Schleim ab, der den Kot mit einer ziemlich festen Gallerthülle umgibt, die so appetitlich ist, dass die Alten den Kot sehr oft verzehren. Aber die Einrichtungen zur Sicherung der Nestreinheit sind noch komplizierter: Die Fütterung löst beim Jungtier die Entleerung reflektorisch aus, das Junge wendet sich sogleich nach dem Schlucken, hebt die Kloake hoch und das weisse Kotbonbon tritt aus. Der Altvogel, der in instinktiver Weisheit von dieser Koppelung Bescheid hat, wartet aufmerksam auf das Erscheinen des Kots, um ihn sofort wegzutragen. Der Kot verliert seine Gallerthülle, sobald die Jungen das Nest verlassen: die besondere Bedeutung dieser Schleimbildung wird durch diese zeitliche Begrenzung klar hervorgehoben.

Die Ontogenese der Sperlingsvögel ist, wie wir sehen, ganz besonders durch die starke Beanspruchung der Altvögel gekennzeichnet. Die Beziehungen der Jungen zur Umgebung sind auf wenige Reizbeantwortungen reduziert, diese sind so abgestimmt, dass sie alle notwendigen Verbindungen mit den Eltern herstellen. Erst wenn

das Junge die arttypische Grösse, die volle Flugfähigkeit erlangt hat, löst sich langsam der Bann, der Alte und Junge zu einem überindividuellen Gefüge verbindet.

\* \* \*

Der Vergleich der Merkmale der Primitivontogenese mit denen der Entwicklung evolvierter Vögel ergibt den Ausgangszustand und das gegenwärtige Endstadium der Evolution, welche der Werdegang des einzelnen Vogels im Laufe der Umgestaltung des Vogeltypus allmählich erfahren hat.

Wir sind nun auch imstande, die Frage nach den Etappen dieses Weges zu stellen und einzelne Evolutionsvorgänge zu ermitteln, welche aus dem reptilienartig selbständigen Jungvogel der Frühzeit die abhängige larvenartige Jugendform des Sperlingstypus geformt haben. Zugleich gilt es, zu prüfen, ob die Mannigfaltigkeit der Entwicklungsphänome bei den heute lebenden Vögeln Zeugnisse dieses Evolutionsweges einschliesst. Freilich kann es sich nicht darum handeln, alle vergleichend-embryologische und morphologische Daten anzuführen, welche zu der nachfolgenden Darstellung geführt haben. Wir müssen uns darauf beschränken, einige Linien des Bildes anzudeuten, die uns besonders wesentlich erscheinen. Dabei muss der Eindruck vermieden werden, die zu erwähnenden Zustände seien etwa Etappen auf einer einzigen Evolutionslinie. Die Resultate der Formenkunde zwingen uns vielmehr zur Annahme verschiedener, weitgehend unabhängiger Entwicklungslinien, die parallele Änderungen zeigen. So ist z. B. die Jugendform des völlig abhängigen Nesthockers von den noch heute existierenden Vogelarten in wenigstens neun verschiedenen Evolutionsreihen erreicht worden.

Die erste, entscheidende Umgestaltung der reptilienhaften Ontogenese der Urvögel war der Übergang zum Bebrüten der Eier. Dieser Evolutionsschritt sicherte dem Ei eine hohe und konstante Entwicklungstemperatur und ermöglichte die Verkürzung der Embryonalperiode. Zugleich entstand dadurch, dass der Elternkörper die Wärmequelle für die Eier wurde, eine beträchtliche Freiheit in der Wahl des Nestortes. Das Brüten bot die Möglichkeit der Ausbreitung in Regionen, wo Reptilien nur selten ihre Entwicklungsbedingungen finden oder völlig fehlen, so konnten die fischreichsten

Gründe des Ozeans, die Polarmeere besiedelt werden, die gerade während der Fortpflanzungszeit die riesigen Nährmengen liefern, welche das rasche Wachstum der evoluierten Vogeljungen fordert. Das Wunder der Vogelberge des Nordens oder der antarktischen Pinguinscharen ist sicher wesentlich mitbedingt durch die neuen Möglichkeiten der Ontogenese.

In die Epoche der Entstehung des Brütens fällt aller Wahrscheinlichkeit nach ein zweiter wichtiger Evolutionsschritt der Vogelontogenese, der Verzicht auf die frühe Flugfähigkeit des Jungvogels, im Zusammenhang mit der Beschleunigung des Wachstums, also mit einer Verkürzung der postembryonalen Periode. Zwei Prozesse sind mit dieser Verschiebung der Federausbildung zu einer Einheit verbunden, einerseits die Ausbildung eines wärmenden Dunenkleids durch Umbildung der Federspitzen, andererseits die Entstehung des Führungsinstinktes bei den Altvögeln, welche die gesteigerte Unselbständigkeit des Jungvogels kompensiert. Mit diesen Neuerungen ist die Stufe der typischen Nestflüchter erreicht. Es gehören ihr sehr viele Vogelgruppen an, die von den Ornithologen als relativ ursprüngliche Formen gewertet worden sind, Gänse und Enten, Taucher, Regenpfeifer, Kraniche und Rallen, um nur die grossen Einheiten aufzuzählen. Die eigentlichen Hühner, wenn wir also von den Megapodiden absehen, sind dem ursprünglichen Zustand der Entwicklung näher geblieben und zeigen den Übergang vom Reptilientyp zur Entwicklungsart der Nestflüchter.

Ein neuer grosser Schritt der Vogelontogenese schafft die Gestalt des Nesthockers, aber jener merkwürdigen Nesthocker, die mit offenen Augen zur Welt kommen, ein volles Dunenkleid ausbilden und mit ihrem munteren aufgeweckten Wesen sich nie so recht mit dem Bilde des jungen Sperlingsvogels vereinen lassen wollten. Der Unterschied gegenüber den früher erwähnten Nestflüchtern beruht auf einer Steigerung der bereits erkannten Evolutionsvorgänge: späte Entstehung des Fluggefieders und zunehmender Anteil der Eltern an der Entwicklung der Jungen. Der Altvogel übernimmt jetzt die Ernährung bis zur völligen Flugfähigkeit der Brut — die Jungen erleichtern diese Aufgabe, indem ihre Instinkte sie an den Nestort binden. Das Nest gewinnt so trotz seines einfachen Baus eine gesteigerte Bedeutung. Raubvögel, Störche und Reiher, sowie die Ziegenmelker sind charakteristische Vertreter dieser Entwicklungsstufe.

Die weiterschreitende Evolution schafft Jungvögel, die bei früher Funktionsfähigkeit des Verdauungssystems eine relativ späte Ausgestaltung des Zentralnervensystems und der Sinnesorgane zeigen, das Gehirn ist beim Schlüpfen noch embryonal, die Augen sind in Grösse und Ausgestaltung gering entwickelt und ihre Lider geschlossen, auch das wärmende Dunenkleid tritt nur dürftig auf oder wird gar nicht mehr ausgebildet. Die Bindung an den Nestort ist sehr stark. Der Altvogel muss auch hier die volle Ernährung sichern und dazu durch komplizierteren Nestbau die Brut schützen, wobei sehr oft das Aufsuchen von natürlichen Höhlen oder das Graben von solchen an die Stelle des eigentlichen Bauens eines einfachen Horstes tritt. Die Tauben, Papageien, Raken, Eisevögel und Spechte sind Repräsentanten dieser Stufe, welche bereits den Zustand eines hochevoluierten Nesthockers erreicht.

Nur noch ein Schritt führt über diese Entwicklungsstufe des Jugendlebens hinaus: der Jungvogel erfährt die Umgestaltungen, die zum Sperren führen und damit die Präzision der Beziehungen zwischen Eltern und Brut zum gegenwärtigen Maximum steigern. Diese Neubildung ist nicht allein den Sperlingsvögeln verliehen worden, auch die Kuckucke, die Wiedehopfe und ihre Verwandten, sowie die kleine afrikanische Gruppe der Mausvögel sind auf unabhängigen Wegen dieser Einrichtung teilhaftig geworden.

\* \* \*

Blicken wir zurück auf das Bild vom Werdegang der Vogelontogenese, das in den Hauptzügen skizziert worden ist, so treten bei der zusammenfassenden Betrachtung drei Vorgänge als besonders kennzeichnend hervor.

Der eine dieser Prozesse ist die allmähliche Konzentration des gesamten Wachstums und der Organdifferenzierung in eine kurze, scharf begrenzte Postembryonalzeit, die in auffälligem Gegensatz zum langsamen Erwachsenwerden eines Reptils steht. Diese Verkürzung ist auch für solche Vögel deutlich, deren Wachstum gemessen an den Daten der Sperlingsvögel sehr langsam verläuft.

Der zweite wichtige Vorgang ist die zunehmende gestaltliche und psychische Sonderung des Jungvogels, der sich immer weiter vom Artbilde entfernt und in den letzten Etappen des Evolutionsprozesses zu einer besonderen „Larvenform“ umgestaltet erscheint.

Ein dritter wesentlicher Vorgang ist die Steigerung der elterlichen Leistung für die Entwicklung des Jungtiers; über Bewachung, Führung und Anleitung zur Nahrungssuche vermehrt sich die Elternarbeit zur völligen Ernährung der Brut während der Postembryonalzeit und umfasst in den letzten Stufen ausser dem komplizierten Nestbau, intensives Erwärmen der Brut und Nesthygiene. Es ist besonders wichtig, diese steigende Beteiligung der Altvögel an wesentlichen Entwicklungsfunktionen der Jungen hervorzuheben, weil diese Tatsache zeigt, dass die Evolution der Ontogenese nicht nur das Jungtier, sondern über das Individuum hinaus die ganze Art betrifft.

Zur Verdeutlichung sprachen wir von drei Vorgängen, aber dieser Darstellungszwang darf nicht die Tatsache verhüllen, dass die drei herausgehobenen Prozesse eine innere Einheit bilden und nicht voneinander gesondert werden können. Wesentliche evolutive Zusammenhänge sind bisher gerade dadurch verborgen geblieben, dass die Ontogenese der Vögel meist nur in einzelnen Ausschnitten eine stammesgeschichtliche Deutung erfahren hat, indem z. B. Brutpflege oder Nestbau, das Dunenkleid, die Zeichnung oder etwa Eigrösse und Eizahl für sich allein betrachtet worden sind. Nur bei der zusammenfassenden Prüfung aller Einzelzüge, die gemeinsam das Phänomen einer Ontogenese darstellen, kann das Charakteristische ihrer Evolution sichtbar werden. Der unbekannte Vorgang, der den Tiertypus als Ganzes zu immer neuen Endformen umgestaltet, erfasst auch die Ontogenese in allen ihren Teilphänomenen. Trotz der Selbstverständlichkeit dieser Feststellung ist sie doch oft genug unbeachtet geblieben. Nur so konnte der entmutigende Eindruck die Ornithologen befallen, die Entwicklung der verschiedenen Vögel sei ein undurchdringliches Gewirr von verschiedenen Erscheinungen und deshalb besser ausser Betracht zu lassen, wenn es die Zusammenhänge der Vogeltypen zu erforschen gelte. Das stammesgeschichtliche Werden der Ontogenese ist ein überindividuelles Geschehen und verlangt als solches Methoden der Erforschung, welche nicht allein den Wissenschaften entnommen werden können, deren Forschungsobjekt das einzelne Individuum ist.

Lässt man sich von der Einsicht leiten, dass nicht etwa der Jungvogel allein evoluiert, sondern ein überindividuelles Gefüge, eben der Ontogenesetypus der betreffenden Vogelgruppe, dann be-

ginnt sich das Chaos zu entwirren und die verborgenen Gesetze lassen sich in einzelnen Zügen ahnen. Doch gelingt die Entwirrung nur dann, wenn nicht allein morphologische, sondern auch physiologische Gesichtspunkte zu einer einheitlichen Betrachtungsart verwoben werden, wenn wir nicht nur die gestaltlichen Umbildungen am Keim verfolgen, sondern zugleich seine Wachstumsnorm, seine Wärmeregulation, die Nestbauinstinkte der Eltern und deren Brutpflegetaktik in die Beobachtung einbeziehen. Nur diesem zusammenfassenden Überblick erschliessen sich die verborgeneren Prozesse des organischen Werdens. Die Erforschung der Evolution der Lebewesen ist nicht ein besonderes Problem der Morphologie, als das sie öfters bezeichnet worden ist, sie ist eine der allgemeinsten biologischen Aufgaben, und wenn sich für die Ergründung der Einzelheiten die Arbeitsarten auch trennen müssen, so muss doch auch wieder der Zusammenschluss gesucht werden, um aus der stets wachsenden Menge der Einzeltatsachen das Mosaik des Werdens der organischen Formen zusammenzufügen.

Die Ergebnisse der vergleichend-biologischen Untersuchungen gehen nicht nur den Entwicklungsforscher etwas an, sondern sie können auch Arbeiten ganz anderer biologischer Gebiete befruchten. Ob es sich um ökologische, tierpsychologische oder systematische Fragestellungen handle, oder ob experimentell-genetisch gearbeitet werden soll — in jedem Fall kann die Arbeit nur an Tiefe gewinnen, wenn die evolutive Wertigkeit der Objekte von vornherein in Betracht gezogen wird. Ganz besonders bedeutsam erscheint mir die Berücksichtigung einer Tatsachengruppe, die im vorliegenden Versuch stark hervorgehoben wurde: der Verschränkung von Merkmalen des Alt- und Jungvogels zu Systemen überindividueller Art. Die Phänogenetik, welche sich bemüht, die verborgene Kette des Geschehens vom Erbfaktor bis zur Verwirklichung einer Eigenschaft zu ermitteln, muss von einer genauen Erfassung der zu analysierenden Eigenschaften ausgehen. Diese Voraufgabe ist aber erst erfüllt, wenn man auch die obligatorischen Korrelationen kennt, durch die ein Merkmal mit andern verbunden ist. Der Biologe, der versucht, Evolutionsprozesse auf Änderungen des Erbgutes einer Art zurückzuführen, muss wissen, dass mit steigender Evolutionshöhe einer Gruppe überindividuelle Merkmalsverschränkungen in zunehmendem Masse auftreten. Der Entwicklungsforscher wird so dem Genetiker helfen, diese funktionellen Beziehungen möglichst

genau zu erfassen und so grössere biologische Einheiten, nicht nur deren Teilstücke zur Analyse herauszulösen.

Noch sind wir weit davon entfernt, auch nur beschreibend alle die einzelnen Evolutionsschritte der Vogelontogenese darstellen zu können, geschweige denn, die tieferen Zusammenhänge dieser allmählichen Wandlung und Steigerung zu schildern. Der Versuch, von dem ich Ihnen heute berichten durfte, soll ja gerade dazu helfen, die weiteren Aufgaben zu erkennen und die neuen Fragen an unseren Gegenstand schärfer zu fassen. Und vielleicht ist es bei diesem Beginnen auch gelungen, altvertraute Züge unseres reichen heimischen Vogellebens auf dem dunklen Hintergrund des Evolutionsgeschehens in einem ungewohnten Lichte zu zeigen, und dadurch unsere Liebe zum Leben der Heimat zu bereichern, der wir alle immer wieder neue Schaffensimpulse verdanken.