

Aus dem College of African Wildlife Management, Moshi, Tansania

Zur Mauser der äquatorialen Flughühner *Pterocles exustus* und *P. decoratus*

von

HERIBERT KALCHREUTER, Bonndorf-Glashütte

1. Einleitung

Untersuchungen an Flughühnern waren bisher hauptsächlich auf deren Verhalten, insbesondere die bemerkenswerten Trinkgewohnheiten (George 1969 und 1970, Maclean 1968 und 1970, Marchant 1962) oder ihre systematische Stellung (Maclean 1967 und 1969) ausgerichtet. Die Bauchfedern regten zu Studien an, da deren Struktur dem Vogel den Wassertransport ermöglicht (Joubert and Maclean 1973, Rijke 1972). Witherby (1940) und Dementjev (1951) beschrieben Mauserperiode und Gefiederstadien von *Syrhaptes paradoxus*, und Friedmann (1930) untersuchte die Mauser des Körpergefieders an *Pterocles senegalus*, *P. gutturalis* und *P. lichtensteini*. Stresemann (1966) bezog in seine Balgstudien an paläarktischen *P. alchata* auch die Mauserfolge von Handschwingen und Schwanz ein. Doch fehlten bisher genauere Untersuchungen zur Mauser tropischer *Pteroclididae*, zur Mauserfolge von Flughühnern, sowie die Beschreibung der Kleider der beiden behandelten Arten.

2. Material und Methodik

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden in der Ngasurai durchgeführt, dem Kerngebiet der „Longido Game controlled area“ (2°53'S; 36°52'E), zwischen Kilimandscharo und Meru in Nord-Tansania gelegen. Die weite Ebene (1150 m NN, ehemaliger Seeboden) hat infolge der erratischen Niederschläge den Charakter einer Halbwüste mit zerstreuter Kurzgras-Vegetation (*Sporobolus* und *Cynodon* spec.). Das einzige Gewässer ist der „Massai Furrow“, ein in der deutschen Kolonialzeit angelegter Graben, der Wasser vom Meru in das Trockengebiet leitet, zur Tränkung der Rinder der Massai. Hügeliges Grasland mit zerstreutem Gestrüpp und kleineren Bäumen (*Acacia*, *Lycium*, *Cadaba* spec.) umgibt die offene Steppe und ist teilweise Brutgebiet der Flughühner. Deren Populationsstärke und Einzugsgebiet ließ sich kaum ermitteln, da die Zahl der täglich zur Tränke anfliegenden Vögel je nach Wasserangebot durch Regenfälle in der weiteren Umgebung stark schwankte. Maximal wurden 2000 *P. exustus* und 1000 *P. decoratus* beobachtet (Januar 1975).

2.2 Bearbeitung und Materialumfang

Die Untersuchung war Teil eines umfassenden Flughuhn-Projekts des „College of African Wildlife Management“, Moshi, Tansania, durch das Daten zur Brutbiologie, Populationsdynamik, den Biotopansprüchen und, im Auftrag des Game Departments von Tansania, Möglichkeiten zu mehr geregelter jagdlicher Nutzung (Einführung einer Schonzeit) ermittelt werden sollten. Von Juli 1974 bis Juni 1975 wurden 173 *P. exustus* und 91 *P. decoratus* in monatlichen Intervallen gesammelt und Geschlecht, Alter, Gewicht und Stand des Mauser- und Brutzyklus ermittelt. Von Vögeln in typischen Alterskleidern wurden Bälge angefertigt (aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart.)

2.3 Danksagung

Mein besonderer Dank gilt dem Leiter des College, Dr. F. Nyahoza, der die Arbeiten stets gefördert hat und die Ausrüstung für die Exkursionen zur Verfügung stellte, ferner dem Game Department von Tansania, das in A. Mchome einen Mitarbeiter freistellte, sowie den Studenten, die mir bei der Auswertung halfen. Herzlichen Dank für die statistischen Berechnungen schulde ich den Herren Prof. Dr. M. Prodan, Universität Freiburg, und Prof. Dr. König, Arbeitskreis Wildbiologie, Universität Gießen.

2.4 Beschreibung der Arten

In der Literatur fand sich keine ausführliche Beschreibung, lediglich eine unvollständige (nur 1 Jugendkleid) der westafrikanischen Rasse von *P. exustus* (Bannerman 1931), keine von *P. decoratus*. Da die Vögel nur sehr spärlich im Gebiet brüteten, konnten wir keine pulli finden.

Pterocles exustus.

♂ ad.: Oberkopf, Nacken, Rücken und Oberschwanzdecken einfarbig olivgrau. Stirn, Wangen gelblich braun, Kehle heller mit rostigem Anflug. Vorderbrust graurosa, scharf begrenzt durch schwarzes, 3-4 mm breites Querband. Am Bauch allmählicher Übergang von graurosa zu dunkel kastanienbraun bis schwarz im Zentrum. Schenkel kastanienbraun, Tarsus oberseits weißlich, Unterseite und Zehen nackt, schwarzbraun. Unterschwanzdecken rahmgelb, gelegentlich mit spärlicher dunkler Zeichnung. Stark variierende Zahl und Färbung der Schwanzfedern: 61 % (N = 49) hatten 8, 16 % 7 und 1 % 9 Paare, 22 % dagegen asymmetrische Schwänze mit 7 bis 9 Federn in jeder Hälfte. Zentrales Paar olivgraubraun mit schmal auslaufender Spitze und um die Hälfte länger, bis fast doppelt so lang wie die übrigen Federn. Letztere entweder einfarbig olivgraubraun oder mehr oder weniger ausgedehnt dunkler und gelblich quergebändert. Spitze stets scharf abgesetzt oben gelblichweiß unten weiß. 10 Handschwingen (und ihre Deckfedern) schwarzbraun, äußere (H 5-10) an der Spitze grau bereift, innere mit gegen H 1 zunehmend breiterer weißer Endbinde auf der Innenfahne. 18 Armschwingen (selten 17 oder 19), äußere (A 1-9) schwarzbraun, innere als „Schirmfedern“ an der Basis grau, gegen die Spitze zunehmend hell sandfarben. Deckfedern sandgelb, die inneren großen, sowie alle mittleren und kleinen mit dunkel kastanienbraunem Endsäum. Übrige Federn des Mantels olivgrau, im äußeren Drittel heller.

♀ ad.: Oberseite rahmgelb, auf Oberkopf und Nacken dunkelbraun längsgestreift, auf Rücken, Bürzel und Oberschwanzdecken quergebändert. Kehle rahmgelb, gegen Kropf und Vorderbrust zunehmend kräftiger braun getupft und mit einem feinen Querband abschließend. Vorderbauch rahmgelb, Bauch schwarzbraun, in der Peripherie und auf den Schenkeln mit feiner gelblicher Bänderung. Tarsus, Zehen und Unterschwanzdecken wie ♂. 8 Paare

Schwanzfedern mit ähnlicher Streuung in Zahl und Symmetrie wie ♂, aber kürzer, schmaler und stets gebändert. Zentrales Paar die übrigen nur wenig überragend. Hand- und äußere Armschwingen wie ♂, aber innere Armschwingen, mittlere und kleine Armdecken, sowie übrige Federn des Mantels rahmgelb und kontrastreich dunkel quergebändert mit kastanienbraunem Endsaum.

Dunenkleid: nicht gefunden.

Die folgenden Federn werden nur sehr kurzfristig getragen, die Kleider gehen fließend ineinander über. Ein Vogel kann gleichzeitig Federn von bis zu 3 Generationen tragen.

1. Jugendkleid: Kein Geschlechtsunterschied, alle Federn von strahliger Textur. Oberseite gelblich mit rostrottem Anflug, mit sehr feiner, oft undeutlicher dunkler Strichelung und Bänderung. Kehle und Vorderbrust ähnlich, Federn mit schmalen Bändchen. Kein Brustband. Vorderbauch dunkel gebändert. Bauch ähnlich ad., aber an der Peripherie und an den Schenkeln rostrot gebändert. Unterschwanzdecken gelblich mit unregelmäßiger dunkler Fleckung, häufig mit Resten der Dunen an der Spitze. Schwanzfedern kürzer und schmaler als bei ad., mit rostroter Endbinde, zentrales Paar nicht länger als die übrigen. Hand- und äußere Armschwingen kürzer und schmaler, gegen die Spitze rostbraun und dunkel marmoriert. Innere Armschwingen, Deck- und Mantelfedern sandfarben, im Zentrum rostrot mit feiner dunkler Bänderung.

2. Jugendkleid, ♂: Oberseite olivgrau, Federn nur noch gegen die Spitze schwach dunkel gebändert und hell gefranst, auf Rücken und Mantel mit auffallender heller Endbinde und Armdecken lebhaft braun besäumt. Brust graurosa mit schwacher welliger Querbänderung, geht ohne trennendes Brustband in den Bauch über, dessen Federn sich kaum mehr von denen der ad. unterscheiden. Schirmfedern ähnlich 1. Kleid, aber mit etwas größerer Zeichnung und ohne rostrot. ♀: ähnlich ad. aber Federn daunig, oberseits ohne die auffallenden hellen Spitzen, auf der Brust mit hufeisenförmigen Flecken. Schirmfedern stärker gebändert als bei ♂. Hand- und äußere Armschwingen (beide Geschlechter) sind noch dieselben und außer H 10, die wesentlich später wuchs, stark abgenützt. Während ihrer Mauser in die ad.-Federn erscheinen auch die ersten ad.-Federn des Körpergefieders.

Pterocles decoratus.

♂ ad.: Oberseite oliv graubraun, auf Oberkopf und Nacken kräftig dunkel längs gestreift, sonst breit quergebändert. Stirn und Kehle schwarz mit kontrastreichem weißem Saum, der sich als Überaugenstreif in den Nacken fortsetzt. Weißlicher Ring um den Schnabel. Halsseiten ocker, Brust einfarbig olivgrau, durch 3-4 mm breites schwarzes Querband begrenzt. Vorderbauch weiß, Bauchfedern schwarz, dünn weißlich gesäumt. Schenkel weißlich, Tarsus oberseits ebenso, unterseits und Zehen nackt, schwärzlich. Unterschwanzdecken hell ocker mit schwarzen V-förmigen Querbinden. 7 Paare Schwanzfedern, selten asymmetrisch. Oberseits olivbraun, unterseits gelblich, breite schwarze Querbänderung und V-förmige Endbinde. Spitze oben gelblich, unten weiß. Handschwingen schwarzbraun, an der Basis heller und mit weißem Endsaum; Deckfedern schwarz. Äußere Armschwingen schwarzbraun, verdeckte Teile grau und undeutlich gefleckt. Spitze weiß besäumt. Innere Armschwingen, alle Armdecken und restliche Mantelfedern gelblich grau mit wenigen kräftigen welligen Querbändern, schwarz auf der Außen-, dunkelgrau auf der verdeckten Innenfahne.

♀ ad.: Oberseite wie ♂, aber ohne Gesichtszeichnung und Augenstreif, und Rückenfedern breiter schwarz gebändert. Kinn gelblich, Wangen und Halsseiten fein getupft. Brust graurosa, eng dunkelbraun gebändert, ohne Terminalband. Bauch, Schenkel, Füße, Unterschwanzdecken und Schwanz wie ♂. Hand- und äußere Armschwingen wie ♂, innere Armschwingen, alle Armdecken und übrige Mantelfedern rötlichgrau mit unregelmäßigen welligen Längs- und Querbändern.

Dunenkleid: nicht gefunden.

Federwechsel der folgenden Kleider wie bei *P. exustus*.

1. Jugendkleid (♂ und ♀): Ähnlich ♀ ad., aber Federn daunig, auf Oberseite, Mantel, inneren Armschwingen und Armdecken mit schmalerer dunkler Bänderung auf meist **rostr**o t e m Grund. Schwanz unregelmäßiger und gegen die Basis auch längsgebändert, Farben matter. Handschwingen mit rostroter, weißlich gesäumter Spitze.

2. Jugendkleid, ♂: Im Gegensatz zu *P. exustus* kein deutlicher Zeichnungsunterschied gegenüber ad. Federn, aber deutlich strahliger und vielfach mit weißlichen Fransen besäumt. Undeutliche Gesichtszeichnung, aber noch kein terminales Brustband. Innerste Armschwingen (A 16 - A 18) ähnlich den distal folgenden. ♀: auch hier liegt der Unterschied zu den ad. - Federn vor allem in der Textur. Die Handschwingen und Armschwingen von A 1 - A 15 sind die des 1. Jugendkleides. Abnutzung wie bei *P. exustus*.

2.4 Altersbestimmung.

Eine genaue Altersbestimmung war wegen der sich lang hinziehenden Brutzeit kaum möglich, doch ließen sich die Vögel auf Grund der geschilderten Kleider bzw. Resten derselben, fast immer einer Altersstufe zuordnen. Schwierig war dies nach der Mauser ins Adultkleid. Zwar haben die Vögel dann noch juvenile äußere Handschwingen, doch sind deren Spitzen bereits so abgenützt, daß sie kaum mehr von Adultfedern zu unterscheiden sind. Lediglich H 10, da jünger, zeigt oft noch die typische Jugendform mit schmalerer Spitze. Später ist die „Bursa Fabricii“ noch ein zuverlässiges Merkmal. Bis zum Beginn des Gonaden-Wachstums ist sie, zuletzt als linsenförmiges Anhängsel, an der Kloake des Jungvogels erkennbar. Danach erlaubt der unterschiedliche Mausermodus der äußeren Armschwingen eine Altersansprache, auch während der Mauserruhe: die kontinuierlich gemauserten Federn der Jungvögel zeigen gleichmäßigen Bleichungsgrad, während bei älteren Vögeln meist unregelmäßig stark gebleichte Federn eingestreut sind.

Sehr unzuverlässig, selbst bei jüngeren Vögeln, ist der Grad der Schädelpneumatisation, wie dies McNeil & Burton (1972) auch für *Charadriidae* beschrieben haben.

3. Ergebnisse.

Hinsichtlich der Nomenklatur der Federn und Mauservorgänge werden im folgenden die von Stresemann (1966) definierten Begriffe verwendet (Abb. 1).

3.1 Mauserfolge (Sequenz)

3.1.1 Handschwingen.

Sie werden in langsamer **descender**ter Folge und streng symmetrisch gewechselt. Gewöhnlich fällt eine Feder erst, wenn die vorhergehende schon fast fertig ist, außer im Zentrum des Handflügels, wo die Mauser etwas beschleunigt wird.

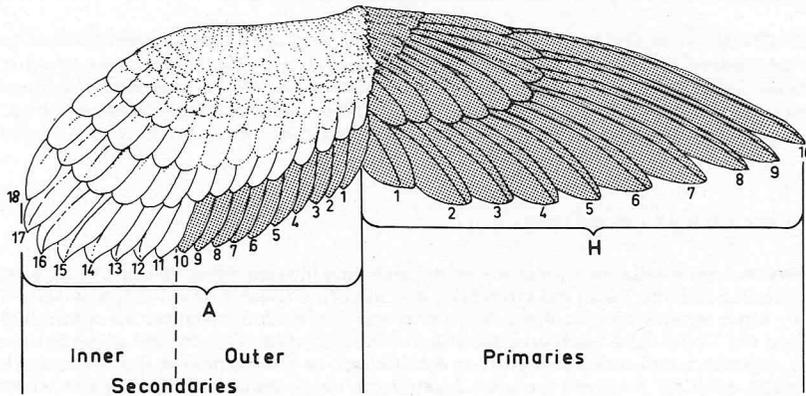


Abb. 1: Nomenklatur der Handschwinge (H) und äußeren und inneren Armschwinge (A) am rechten Flügel von *Pterocles exustus*.

Nomenclature of the wingfeathers on the right wing of the Chestnutbellied Sandgrouse.

Wenn die juvenile H 10 (a-Generation) ausgewachsen ist, sind H 2 und 3 bereits in die ersten Adultfedern (b- Generation) gemausert. Der Wechsel der Deckfedern verläuft synchron mit den zugehörigen Handschwinge.

3.1.2 Armschwinge.

Da sich die Mauerperiode wegen individueller Streuung über einen langen Zeitraum hinzieht, läßt sich die Sequenz der Armschwinge viel deutlicher über der Handschwinge mauser, als über der Zeit darstellen. (Abb. 2). Aus dem Diagramm wird ersichtlich, daß die inneren Armschwinge (A 11 - A 18) eine Mauerereinheit bilden und zweimal während einer Periode gewechselt werden, als Schirmfedern vermutlich in enger Korrelation mit der Mauser des Körpergefieders.

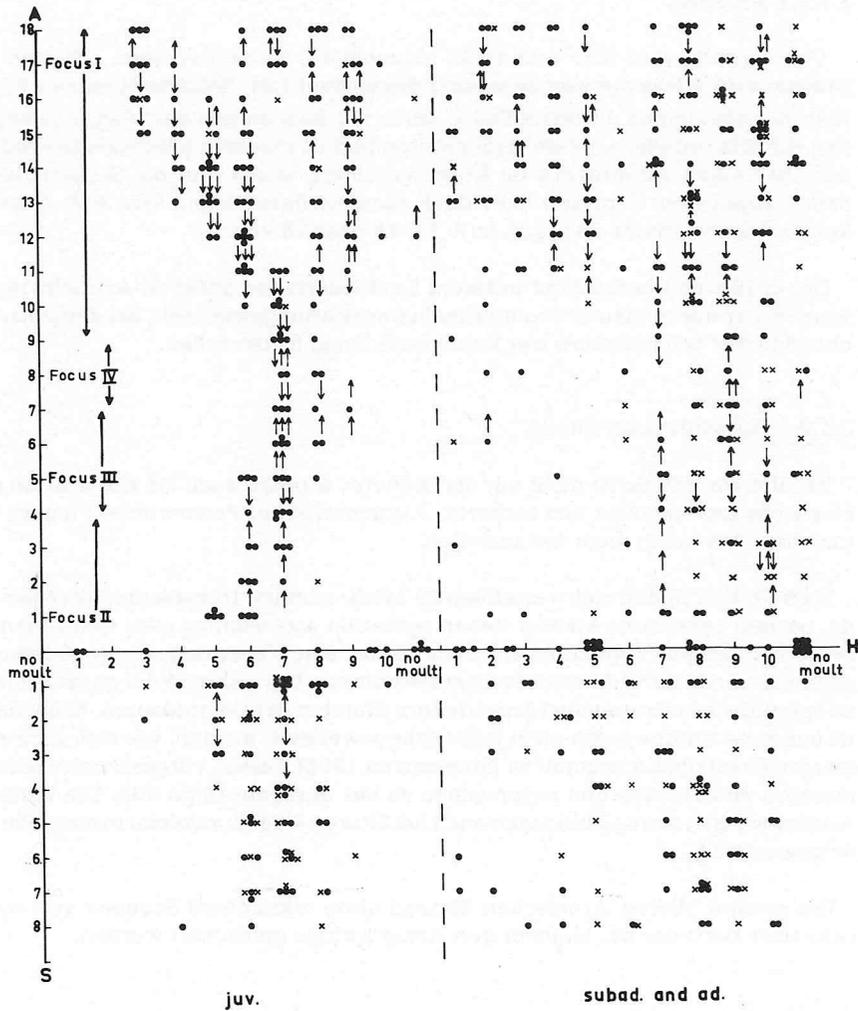


Abb. 2: Verlauf der Mauser von Armschwingen (A) und Schwanz (S) in Relation zur Handschwingenmauser (H) bei *P. exustus*. Jeder Punkt stellt eine ausgefallene oder wachsende Feder dar, eingezeichnet über der gleichzeitig mausernden Handschwinge. Kreuze bedeuten asymmetrische Mauser, Pfeile die Mauserfolge, soweit diese am Federwachstum erkennbar war.

Moult sequence of secondaries (A) and tail (S), plotted against primary moult (H) of the Chestnutbellied Sandgrouse. Dots represent fallen or growing feathers, drawn in over the primary moulting at the same time. Ceosses signify asymmetric platens and arrows point out sequence of the moult, where recognizable by feather growth.

3.1.2.1 Juvenes.

Die Sequenz wird hier sehr strikt eingehalten; zeitlich versetzt schreitet die Mauser von 4 *Foci* aus ascendent und descendent fort, beginnend mit A 17. A 7 fällt im allgemeinen als letzte Feder. Doch vor Beendigung des Vorgangs beginnen die Schirmfedern bereits zum zweiten Mal zu mausern (gleichzeitig erscheinen die ersten Adultfedern im Körpergefieder), wobei nun die Sequenz nicht mehr eingehalten wird und individuell stark variieren kann. Wie Abb. 2 zeigt, kommen auch andere *Foci*, z.B. in A 14, 16 oder 18 vor.

Die größeren oberen (und unteren) Deckfedern der äußeren Armschwingen werden vor deren Mauserbeginn ziemlich synchron gewechselt. Bei den entsprechenden der Schirmfedern war keine feste Folge festzustellen.

3.1.2.2 Subadulte und Adulte

Bei älteren Vögeln ist nicht nur die Sequenz, sondern auch die Korrelation zur Handschwingenmauser viel lockerer. Asymmetrischer Federwechsel nimmt zu, und *Foci* sind kaum mehr festzustellen.

Statt dessen finden sich verschiedene Modi, nämlich transiliente, alternierende, partiell synchrone Mauser neben weiterhin ascendenter oder descendenter Folge bei einigen Vögeln. Abb. 2 zeigt ferner eine Verschiebung der A-Mauser gegen das Ende der H-Mauser und darüber hinaus. Die während der ganzen Periode sporadisch auftretenden Mauserfedern könnten darauf hindeuten, daß einzelne äußere Armschwingen nicht jedes Jahr gewechselt werden, wie dies auch von einigen Greifvögeln bekannt ist (Stresemann 1966). Diese „vergessenen“ Federn mausern später nach und verursachen so das unregelmäßige Bild. Die inneren Armschwingen werden hingegen auch bei älteren Vögeln zweimal in einer Periode gewechselt.

Die großen oberen Armdecken können ohne erkennbare Sequenz vor, während oder nach der der zugehörigen Armschwinge gemausert werden.

3.1.3 Schwanz

Die Bezifferung der Steuerfedern erfolgt zentrifugal von der Schwanzmitte aus.

3.1.3.1 Juvenes

Auch die Schwanzmauser ist mit der der Handschwingen korreliert, wenn auch wesentlich lockerer, mit Schwerpunkt um H 6 und 7. Einige Vögel zeigten einen *Focus* in S 2, und es scheint eine zentrifugale Mausertendenz zu bestehen, bei partiell synchronem Modus. Asymmetrische Mauser herrscht vor.

3.1.3.2 Subadulte und Adulte.

Der Verlauf ist hier noch unregelmäßiger, und der Schwerpunkt wie bei den Armschwingen gegen das Ende der H-Mauser verschoben. Die untere Gruppierung unter H 1 bis 6 (Abb. 2) könnte auf einen Rest der Jugendmauser hindeuten, vielleicht aber auch auf einen zweimaligen Wechsel pro Periode, wie bei den Schirmfedern.

3.1.4 Körpergefieder.

3.1.4.1 Juvenes

Wie bereits erwähnt werden die beiden Jugendkleider nicht komplett getragen. Vermutlich wird das Dunenkleid sehr rasch durch das 1. Jugendkleid ersetzt, was auch Witherby (1940) für *Syrhaptes paradoxus* annimmt.

Während der Mauser von H 3 ist es bereits zum größten Teil durch das 2. Jugendkleid ersetzt. Mit der Mauser von H 6 ist dieses wiederum bis auf geringe Reste gegen das Adultkleid ausgetauscht.

3.1.4.2 Subadulte und Adulte

Hier zieht sich die Körpermauser über die ganze H-Mauser hin und vielfach darüber hinaus, ähnlich wie bei den Schirmfedern. Es ist anzunehmen, daß die Körperfedern wie diese zweimal pro Periode gewechselt werden, was im Gegensatz zu Dementjev (1951) stehen würde, der zweimaligen Wechsel nur für *P. alchata* annahm.

Die Mauser verläuft in unterschiedlicher Intensität — am stärksten zu Beginn der Periode — und ohne erkennbares Muster. Vögel in völliger Mauserruhe wurden nur von April bis Juni, also unmittelbar vor und zu Beginn der Brutzeit beobachtet.

Wie bei allen Flughühnern (mit Ausnahme von *P. alchata*, Stresemann 1966) blieb auch bei diesen beiden Arten das Aussehen das ganze Jahr hindurch unverändert. Lediglich die während der Gonadenreifung noch wachsenden Körperfedern waren etwas leuchtender gefärbt.

3.2 Zeitlicher Verlauf der Mauser.

Wie aus Abb. 3 und 4 ersichtlich zieht sich die Handschwingenmauser, und damit fast die gesamte Mauserperiode von September bis Mai, also über einen Zeitraum von 8 Monaten hin. Diese Spanne mag auch in etwa für das Individuum gelten. Die graphische Ausgleicheung zeigt für beide Arten einen mehr oder weniger

S-förmigen Verlauf, was auf unterschiedliche Geschwindigkeit im Verlauf der Mauser schließen läßt. Bei beiden Arten zeigen die ♀ eine geringere Streuung um die Mittelwertskurve als die ♂.

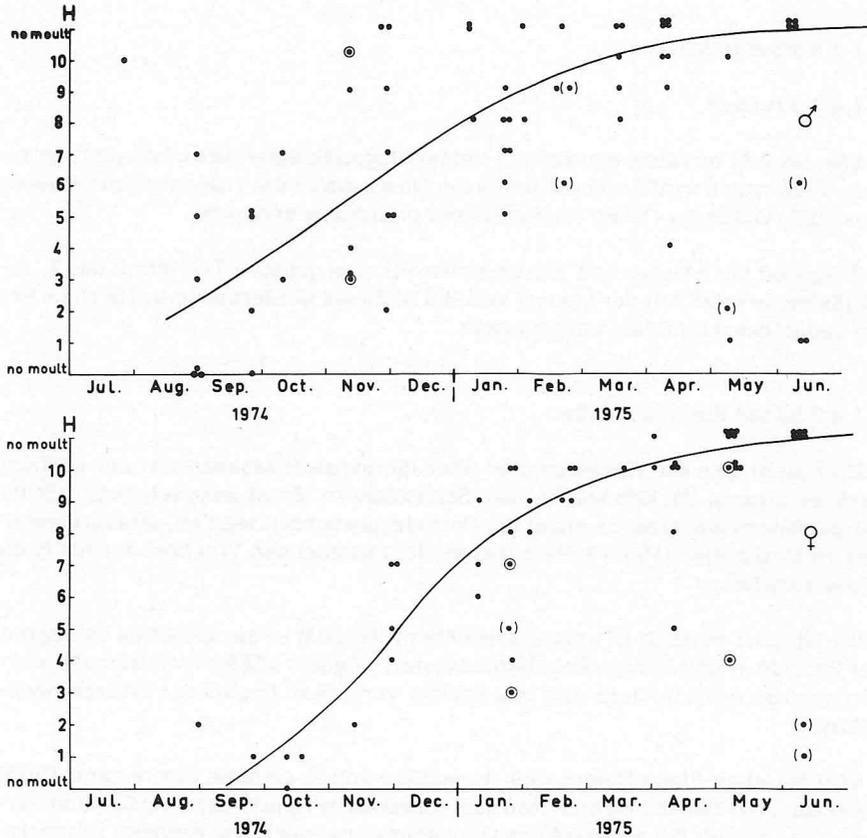


Abb. 3: Zeitlicher Verlauf der Handschwingenmauser bei ad. ♂ und ♀ von *Pterocles exustus*. Jeder Punkt stellt einen Vogel mit der gerade mausernden H-Feder dar. Punkte in Klammern bedeuten Mauserunterbrechung (erkennbar am unterschiedlichen Bleichungsgrad der Federn), solche in Kreisen Fortsetzung der Mauser als Staffelmäuser (s.Text), die Linien die graphische Ausgleichung.

Primary moult of ad. ♂ and ♀ Chestnutbellied Sandgrouse, plotted against time. Dots represent birds with their moultng primary (H), those in parenthesis moult stop (recognizable by different degree of bleaching of the feathers), those in circles mean continuation by step moult, the lines graphic compensation.

Regressionsfunktion mit der besten Anpassung ist bei *P. decoratus* eine Gerade (φ : $y = 0.567x - 2.172$), bei *P. exustus* ein quadratisches Polynom (φ : $y = -0.031x^2 + 1.498x - 7.187$). Der Mauterverlauf aller 4 Gruppen ist hochsignifikant mit der Jahreszeit korreliert (r_{12} : σ dec. +.893, φ dec. +.968, σ ex. +.782, φ ex. +.876). Es besteht ferner ein systematischer Unterschied in der Eindeutigkeit des Mauterverlaufs, d.h. der Enge des Zusammenhangs zwischen Mauter und Zeit, sowohl zwischen *decoratus* und *exustus*, wie zwischen σ und φ beider Arten. (Teststatistik der 4 Gruppen untereinander über *tangens hyperbolicus r* ergab Werte von Z:4.96, $P < .0001$ für φ dec./ σ ex. bis Z:0.35, P :.36 für σ dec./ φ ex).

Die engste Korrelation besteht also bei φ *decoratus*, die geringste bei σ *exustus*. Bei letzteren können fast alle Mauterstadien zu jeder Zeit vorkommen, selbst völlige Ruhe in der Zeit sonst größter Mauteraktivität (Dezember, Januar). Andere begannen im Mai und Juni mit der Mauter, wenn die Masse diese gerade beendet hatte.

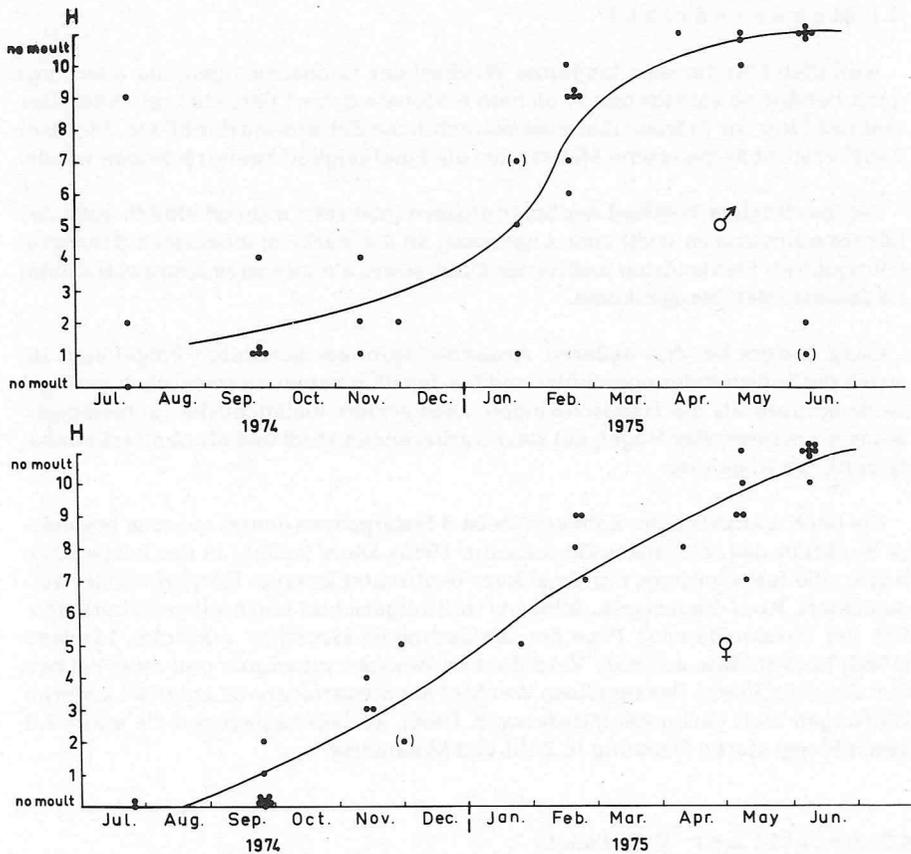


Abb. 4: Zeitlicher Verlauf der Handschwingenmauser bei ad. σ und φ von *Pterocles decoratus*. Erklärung s. unter Abb. 3.

Primary moult of ad. σ and φ Blackfaced Sandgrouse plotted against time. For explanation see Fig. 3.

Mauserunterbrechungen kamen gelegentlich bei beiden Geschlechtern vor, erkennbar am stark unterschiedlichen Abnützungs- bzw. Bleichungsgrad innerhalb des Handflügels. In 3 Fällen (Abb. 3) wurde Staffeltauser beobachtet, bedingt durch Fortsetzung der Mauser am Ort der Unterbrechung und gleichzeitigem Beginn einer neuen Welle in H 1.

♀ ad. *P. exustus*, coll. 24.1.75: Ovar inaktiv, einige Oozyten 1 mm. Mauser: H 1 + 2 neu, H 3 3/4, H 4 - 5 mäßig gebleicht. H 6 neu, H 7 3/4, H 8 - 10 stark abgenutzt. A 1 1/3, A 8 3/4, A 17 1/4. S 1 (l. + r.) 1/2, S 8 l. und S 3 r. 1/2.

4. Diskussion

4.1 Mauserverlauf

Auffallend ist der sehr langsame Wechsel der Handschwingen, der allerdings auch bei der paläarktischen *P. alchata* 6 Monate dauert (Stresemann 1966). Der tägliche Flug zur Tränke über eine beträchtliche Entfernung (bis 80 km, Maclean 1968) erlaubt keine rasche Mauser, die die Flugfähigkeit beeinträchtigen würde.

Der zweimalige Wechsel der Schirmfedern (und sehr wahrscheinlich auch des Körpergefieders) ist wohl eine Anpassung an die starke mechanische Beanspruchung durch Staubstürme und hartes Gras, sowie die intensive Sonnenstrahlung im äquatorialen Steppenklima.

Ganz anders bei den äußeren Armschwingen: am gefalteten Flügel sind sie durch die Schirmfedern geschützt und für den Flug haben sie wesentlich geringere Bedeutung als die Handschwingen. Dies erklärt vielleicht die „schlampige“ Mauser postjuvener Vögel, mit stark variierenden Modi und oft ohne erkennbare zeitliche Regelung.

Die bei *P. exustus* hohe Zahl von meist 8 Federpaaren deutet auf eine besondere Funktion des Schwanzes (Stresemann 1966). Diese scheint in der Balzpose zu liegen, die ich allerdings nur 2mal kurz beobachtet konnte: Körpergefieder aufgeplustert, Kopf eingezogen, Schwanz steil aufgerichtet und breit gefächert, ähnlich der entsprechenden Pose der Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*). Maclean (1968) beobachtete dasselbe Verhalten an *Pterocles namaqua*, und zwar bei beiden Geschlechtern. Der regellose Wechsel der Steuerfedern ist auch bei anderen Gattungen weit verbreitet (Stresemann 1966), auffallend dagegen die unter 2.3 geschilderte starke Streuung in Zahl und Symmetrie.

4.2 Zeitlicher Verlauf.

Bei der paläarktischen *P. alchata* sind Mauser und Brutperiode durch ungünstiges Winterwetter oder Zug in die kurze Zeit von 6 Monaten gedrängt und fallen daher zwangsläufig zusammen (Stresemann 1966). Die beiden untersuchten tropischen Arten können es sich dagegen leisten, zuerst zu brüten und dann zu mau-

sern: Abb. 5 zeigt den ungefähren Verlauf der Brutperiode, entsprechend dem Oozytenwachstum (die Kurve gibt den Durchschnitt aller postjuveniler Altersklassen wieder; für Adulte wäre sie etwas linkssteiler). Dieses beginnt unmittelbar nach der Regenzeit im März/April (Kalchreuter, im Druck), nachdem vorher die Mauser ziemlich rasch beendet bzw. abgebrochen wurde. Mauserunterbrechungen und, als Folge davon, Staffelmäuser deuten darauf hin, daß der Mauserprozeß dem Brutgeschehen untergeordnet ist. Dafür würde auch die zeitliche Verschiebung der Arm- und Schwanzmauser der postjuvenilen Vögel gegen das Ende der Mauserperiode sprechen (Abb. 2). Brut- und Mauserzyklus scheinen jeweils zeitlich ähnlich straff korreliert zu sein: die geringste Streuung um die Mittelwertskurve — auch beim Oozytenwachstum (im Druck) — hatten die ♀, besonders bei *P. decoratus*, die größte die ♂ von *P. exustus*. Darin kommt wohl die größere energetische Beanspruchung der ♀ durch das Brutgeschäft zum Ausdruck, die einen Aufschub der Mauser fordert, während Mauser und Gonadenreife bei ♂ offensichtlich eher endogen gesteuert werden, wobei die große Streuung wohl Folge des sehr unterschiedlichen Alters ist.

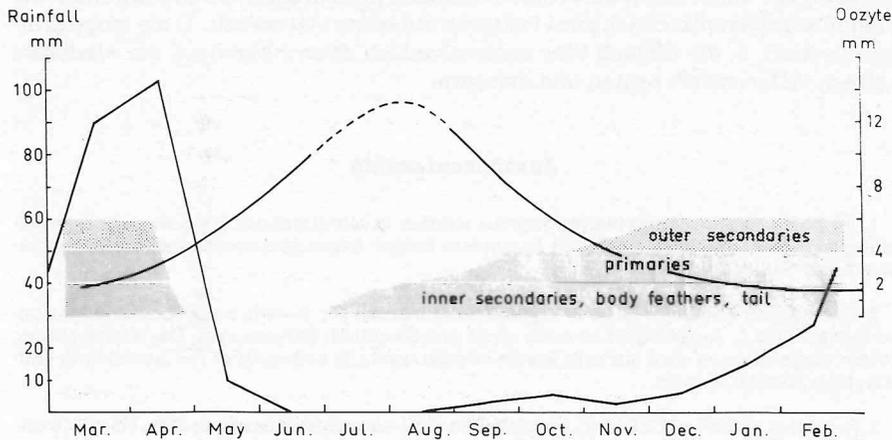


Abb. 5: Zeitlicher Verlauf von Niederschlag (linke Ordinate) Brutaktivität (dargestellt durch durchschnittliche Oozytengröße postjuveniler Vögel, rechts) und Mauser (schraffiert, oben: äußere Armschwingen, mitte: Handschwingen, unten: innere Armschwingen, Körpergefieder und Schwanz).

Timing of rainfall (left), breeding activity (expressed by average size of biggest oocyte of postjuvenile birds, right) and moult process (hatched).

Trotz dieser zeitlichen Differenzierung zeigt sich jedoch eine beträchtliche Überlappung, denn bereits vor dem Kulminationspunkt der Gonadenaktivität setzt die Mauser wieder ein. Dies gilt nicht nur auf Populationsbasis, sondern auch bei einigen Individuen fielen Mauser — und Gonadenaktivität zusammen, wie das folgende Protokoll zeigt:

♀ ad. *P. exustus*, coll. 30. 11. 1974: 3 zerrissene Follikelhäutchen im Ovar, 1 fertiges Ei im Ovidukt. Mauser: H 1 - 3 neu, H 4 2/3, H 5-10 stark gebleicht und abgenützt. A 1-4 alt,

A 5 1/2, A 6 - 10 alt. A 11 1/2, A 12 ausgefallen, A 13 1/2, A 14 - 18 und ihre oberen Deckfedern ausgefallen oder wachsend. S 2 (l. + r.) 1/2, S 6 (l.) 1/4, Rest alt. Körpergefieder stark in Mauser, kahle Stellen am Rücken.

Foster (1974) erklärt die bei tropischen Arten verbreitete, vom Energiehaushalt her ungünstige Brut/Mauser-Überlappung als Anpassung an den Nesträuberdruck; denn die lange Brutbereitschaft erlaubt Nachgelege, oftmals mehrere (Marchant 1961). Nach Nestverlusten (entsprechend ist wohl auch obiger Befund zu deuten). Von letzteren sind alle *Pteroclididae* sehr häufig betroffen (Maclean 1968, George 1970). Das begrenzte Angebot an proteinreicher Nahrung erlaubt nur geringe Gelegegrößen (Foster 1974) — 2 bis 3 Eier bei den beiden behandelten Arten — doch ist das Material zu gering, um eine eventuelle geringere Eizahl gegen Ende der Brutzeit, wenn die Vögel bereits wieder stark mausern, anzudeuten.

Beide Arten brüten und mausern also zyklisch, wobei die Mauserperiode offensichtlich durch die Zeit höchster Fortpflanzungsaktivität terminiert wird, letztere dagegen vor allem durch klimatische Einflüsse (Kalchreuter, im Druck). Somit bedingen wohl hauptsächlich zwei Faktoren die lange Mauserzeit: 1. die lange Brutbereitschaft, 2. die folglich sehr unterschiedlich alten Jungvögel, die wiederum zeitlich differenziert brüten und mausern.

Zusammenfassung

1. Im Rahmen eines Flughuhnprogramms wurden in Nordtansania über ein Jahr in regelmäßigen Abständen zusammen 264 Exemplare beider Arten gesammelt und auf Mauserzustand und Gonadenreife untersucht.

2. Die Kleider (Adult-, 1. und 2. Jugendkleid) werden für jeweils beide Geschlechter beschrieben. Das 1. Jugendkleid ist noch nicht geschlechtlich differenziert. Das Kleingefieder beider Generationen wird nur sehr kurzfristig getragen, so daß es nicht zur Ausbildung vollständiger Kleider kommt.

3. Reste des juvenilen Gefieders ermöglichen eine Altersbestimmung. Später, bis zur Gonadenreife, ist die „Bursa Fabricii“ ein sicheres Merkmal hierfür, danach nur der auf Grund verschiedenartigen Mauserverlaufs unterschiedliche Bleichungsgrad der äußeren Armschwingen.

4. Die Handschwingenmauser zieht sich in sehr langsamer descendenter Folge über die ganze Periode hin. Sie bietet sich daher als Basis zur Beschreibung der Mauserfolge des übrigen Gefieders an.

5. Die inneren Armschwingen bilden als „Schirmfedern“ eine Einheit, die zweimal pro Periode gemausert wird.

6. Nur die Jugendmauser der Armschwingen verläuft in streng eingehaltener Sequenz von 4 Foci aus. Später werden diese Federn nach sehr verschiedenartigen Modi gewechselt, und die Korrelation zur Handschwingenmauser ist viel lockerer. Asymmetrie nimmt zu, und offensichtlich werden einzelne äußere Armfedern gelegentlich 2 Jahre lang getragen.

7. Die Schwanzmauser verläuft auch bei Juvenes ziemlich regellos. Bei postjuvenilen Vögeln ist sie, wie auch die Mauser der Armschwingen, gegen das Ende der Mauserperiode verlagert. Beachtliche Streuung der Zahl der Steuerfedern, besonders bei *P. exustus*.

8. Die Mauser des Körpergefieders zieht sich über die ganze Periode hin, es wird in dieser Zeit vermutlich zweimal gewechselt, ähnlich wie die Schirmfedern, jedoch ohne saisonale Unterschiede im Aussehen.

9. Die gesamte Mauser, dargestellt am Verlauf derjenigen der Handschwingen, dauert von September bis Mai. Sie ist bei *P. decoratus* signifikant enger mit der Jahreszeit korreliert als bei *P. exustus*, und bei den ♀ jeweils enger als bei den ♂.

10. Die Mauser wird kurz vor Beginn der Fortpflanzungsaktivität im Mai beendet oder abgebrochen, beginnt aber wieder lange vor deren Beendigung im Dezember. Diese Überlappung ist die Folge der durch Nachgelege und individuell unterschiedliche Brutreife stark verlängerten Brutzeit.

Summary

On the moult of the equatorial Chestnutbellied Sandgrouse (*Pterocles exustus*) and Blackfaced Sandgrouse (*P. decoratus*).

1. This study was part of a Sandgrouse project of the „College of African Wildlife Management“, Moshi. The study area is situated in the „Longido Game controlled area“ between Mt. Kilimanjaro and Mt. Meru, Northern Tanzania. Moulting stage and brood cycle, expressed by gonad growth, was recorded of 264 birds collected in monthly intervals from July 1974 to June 1975.

2. The feather tracts of both species are described: The 1st juvenile plumage is not sexually differentiated, as the 2nd is. In *P. decoratus* the latter is very similar to the adult feathers, except the structure, which is still downy. The body feathers of both juvenile plumages are worn very shortly and therefore never form a complete tract.

3. Rests of these plumages in the adult tract allow age determination. Later on, till gonads maturation, the Bursa Fabricii still is a reliable criterion of the young bird. After it has disappeared the distribution of bleached outer secondaries is characteristic: Subadult birds show a uniform wear and tear, while adults, because of their varying moulting sequences, show a very irregular pattern. Pneumatisation of skull does not provide useful criterions for age determination.

4. Moulting of primaries drags on slowly and very regularly over the whole period; so ability to fly is not impaired. As the moulting process is individually scattered over a long period, not the time, but the primary moult served as a base to describe the sequence of the rest of the feathers.

5. The inner secondaries form a unit, which is moulted twice per period, as exposed to hard mechanical and solar wear and tear.

6. Only during the juvenile moult the secondaries follow a strict sequence, starting from 4 foci. Later on all kinds of moulting sequence are found, asymmetric patterns become more common, and obviously some outer secondaries may not be changed every year.

7. The tail always moults irregularly, though more scattered in the adults. In those moulting of tail and outer secondaries is delayed towards the end of the moulting period. There is a considerable variance in number and symmetry of the tail feathers, especially of *P. exustus*.

8. The time of moulting the body feathers even exceeds that of the primaries. It is assumed, that they moult twice per period in correlation with the inner secondaries. There are no seasonal differences in plumage.

9. The whole moulting period, demonstrated by the course of primary moult, lasts from September to May, on population base and probably similar in the individual. The moult of *P. de-*

coratus is significantly closer correlated with time than that of *P. exustus*, and in both species it is closer in the ♀ than in the ♂.

10. The moult process is terminated or interrupted by the breeding activity starting in May, but gradually begins or is continued long before the latter ends in December. This overlap also can occur in the individual. It is caused by the protracted breeding season, which is considered a result of renestings after predation, and the different age and consequently breeding maturity of the offspring.

Literatur

- Bannerman, D. A. (1931): The Birds of Tropical West Africa. Vol. II. London.
- Dementjew, G. P. (1951) in: The Birds of the Soviet Union. Vol. II. Moskau.
- Foster, M. S. (1974): A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution* 28: 182-190.
- Friedmann, H. (1930): Birds of Ethiopia and Kenia Colony. Part I. Washington.
- George, U. (1969): Über das Tränken der Jungen und andere Lebensäußerungen des Senegal-Flughuhns, *Pterocles senegallus*, in Marokko. *J. Orn.* 110: 181-191.
- (1970): Beobachtungen an *Pterocles senegallus* und *P. coronatus* in der Nordwest-Sahara. *J. Orn.* 111: 175-188.
- Joubert, C. S. W., and G. L. Maclean (1973): The structure of the water-holding feathers of the Namaqua Sandgrouse. *Zool. afr.* 8: 141-152.
- Kalchreuter, H. (im Druck): The breeding season of *Pterocles exustus* and *P. decoratus* in Northern Tanzania and its relation to rainfall. *Proc. Panafr. Orn. Congr.* 1976.
- Maclean, G. L. (1967): Die systematische Stellung der Flughühner (*Pteroclididae*). *J. Orn.* 108: 203-217.
- (1968): Field studies on the sandgrouse of the Kalahari Desert. *Living Bird* 7: 209-235.
- (1969): The sandgrouse — doves or plovers? *J. Orn.* 110: 104-107.
- (1970): Desert adaptations of sandgrouse. *Afr. Wildl.* 24: 7-15.
- Marchant, S. (1961): Observations on the breeding of the sandgrouse *Pterocles alchata* and *senegallus*. *Bull. Brit. Orn. Club* 81: 134-141.
- (1962): Watering of young in *Pterocles alchata*. *Bull. Brit. Orn. Club* 82: 123-124.
- McNeil, R., and J. Burton (1972): Cranial pneumatization patterns and Bursa of Fabricius in North American shorebirds. *Wils. Bull.* 84: 329-339.
- Rijke, A. M. (1972): The water-holding mechanism of sandgrouse feathers. *J. exp. Biol.* 56: 195-200.
- Stresemann, E., und V. Stresemann (1966): Die Mauser der Vögel. *J. Orn.* 107, Sonderheft.
- Witherby, H. F. (1940): The Handbook of British Birds. Vol. IV. London.
- Anschrift des Verfassers: H. Kalchreuter, 7823 Bonndorf-Glashütte.