

(Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstitutes und  
Museum A. Koenig, Bonn: Prof. Dr. G. Niethammer)

## Vergleichende Untersuchungen am flugfähigen Teichhuhn *Gallinula chl. chloropus* und an der flugunfähigen Inselralle *Gallinula nesiotis*<sup>1)</sup>

Von

GISELA EBER

### Inhalt

- A. Einleitung S. 248  
Flugunfähige Rallen (Abb. 1)  
Kurze Charakteristik von *Gallinula chloropus* und *Gallinula nesiotis* (Abb. 2)  
Zur Entdeckungsgeschichte der Inselralle
- B. Material S. 255
- C. Methode (Abb. 3) S. 255
- D. Kennzeichen von *Gallinula chloropus* und *G. nesiotis* S. 258
- I. Die Körperfärbung  
♂♂ und ♀♀ ad.  
Gefieder (Tafel I, Abb. 4—8)  
Schnabel (Tab. 1, Abb. 9)  
Lauf und Zehen  
Jugend- und Dunenkleid
  - II. Flügelmerkmale S. 264  
Schwingenanzahl, Flügelform (Tab. 2, Abb. 10)  
Mauser, Diastataxie  
Flügelänge, Bau der Schwungfedern (Abb. 11)
  - III. Der Bau des Skelettes (Tafel II—IV) S. 267  
Wirbelsäule, Symsacrum (Tab. 3)  
Sternum  
Flügel- und Beinskelett (Tab. 4)  
Schädel
  - IV. Biologie S. 275  
Fortpflanzung  
Stimme  
Nahrung  
Kampf
  - V. Zusammenfassung der Artkennzeichen S. 278
- E. Funktionelle Anatomie S. 280
- I. Die Bewegungsweisen der beiden Arten (Abb. 25—27)
  - II. Die Flugunfähigkeit und ihre morphologischen Begleiterscheinungen am Flügel der Inselralle S. 284
    - 1. Erhöhte Flächenbelastung als Kriterium der Flugunfähigkeit (Tab. 5; Abb. 28 und 29)
    - 2. Bedeutung der Handschwingenverkürzung (Abb. 30) S. 268  
Definition der „rückläufigen Transposition“

<sup>1)</sup> Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

3. Proportionsverschiebungen am Flügelskelett  
(Tab. 6; Abb. 31 und 32) S. 290
- III. Größen- und Proportionsunterschiede am Sternum von *Gallinula chl. chloropus* und *G. nesiotis* (Tab. 6; Abb. 33 und 34) S. 294
- IV. Die Länge und Proportionierung der Hinterextremität von *Gallinula chl. chloropus* und *G. nesiotis* (Abb. 35) S. 296
- V. Größen- und Proportionsunterschiede zwischen den Becken von *G. chl. chloropus* und *G. nesiotis* (Abb. 36 und 37) S. 299
- VI. Zusammenfassung von Kapitel E: Funktionelle Anatomie. S. 300  
Tab. 7: Das relative Größenverhältnis von *Gallinula chl. chloropus* und *Gallinula nesiotis* (Abb. 38)
- F. Schlußbetrachtung S. 304
- G. Ergebnisse S. 307
- H. Zusammenfassung — Summary S. 310
- Schrifttum

### A. Einleitung

Flugunfähige Arten kommen in zahlreichen Familien der Vögel und in den verschiedensten Gebieten der Welt vor. Keine Familie ist jedoch so reich an flugunfähigen Arten wie die Rallen (Rallidae). Zu dieser primitiven, weltweit verbreiteten Vogelgruppe gehören fast ebenso viele monotypische wie polytypische Gattungen, und bezeichnenderweise repräsentieren die ersteren meist flugunfähige Arten. Beispiele lebender flugunfähiger Rallen aus monotypischen Gattungen sind u. a.:

*Atlantisia rogersi*, die Atlantisralle von Inaccessible Island; eine der kleinsten Rallen, mit einer totalen Länge von ca. 130 mm und einer Flügel­länge von 55 — 56 mm (Lowe 1928; Greenway 1958).

*Notornis mantelli hochstetteri*, die Takahe von Neuseeland (s. Abb. 1); eine besonders große Ralle, die für ausgestorben gehalten, im November 1948 aber von G. B. Orbell wiederentdeckt wurde (Falla 1948; Stresemann 1949; Hagen 1952; Greenway 1958). Totale Länge 500 mm, Flügel­länge 230 mm (Reichenow 1913). Skelettmaße s. Parker (1882) und Gurr (1952).

*Habroptila wallacei*, der „Vogel Trommel“ von Halmahera; eine ebenfalls sehr große Ralle (Heinrich 1956). Totale Länge 500 mm, Flügel­länge 180 mm.

*Megacrex inepta*, die Stirnralle von Neu Guinea; Totale Länge 500 mm, Flügel­länge 180 mm.

Ausgestorbene flugunfähige Rallen aus monotypischen Gattungen sind u. a.: *Cabalus modestus* von Chatam Island, totale Länge 180 mm; *Porzanula palmeri* von Laysan Island, totale Länge 152 mm; *Pennula sandwicensis* von Hawaii, totale Länge 140 mm; *Amauroimnas concolor* von Jamaica, totale Länge 250 mm; und wahrscheinlich ausgestorben sind außerdem *Pareudiastes pacificus* von Samoa, totale Länge 250 mm, Flügel­länge 110 mm; sowie *Nesoclopeus poeciloptera* von den Fiji-Inseln, totale Länge 360 mm (Greenway 1958). Beispiele für fast oder ganz flugunfähige Rallen aus polytypischen Gattungen sind u. a.:

*Gallirallus australis*, die braunen Wekas von Neuseeland; ziemlich große Rallen, die noch in vier Rassen auf Neuseeland vorkommen (Bailey 1955). Totale Länge 500 mm.

*Tricholimnas lairesnayanus*, die Waldralle von Neukaledonien; sie wurde schon seit 50 Jahren nicht mehr gefunden. Totale Länge 400 mm, Flügellänge 185 mm.

*Tricholimnas sylvestris*, die Waldralle von Lord Howe Island; eine große, lebende, aber ziemlich seltene Ralle. Totale Länge 460 mm.



Abb. 1. Zahme Takahe (*Notornis mantelli*)<sup>1)</sup> im Distrikt Wairarapa der Nordinsel Neuseelands. Phot. G. E. A. Nikolaison.

<sup>1)</sup> Mr. H. T. Porter danke ich für die Photographie von *Notornis* nebst Begleittext.

Alle genannten flugunfähigen Rallen sind oder waren Inselbewohner. Die Besiedlung kleiner Meeresinseln, insbesondere solcher vulkanischen Ursprungs, ist in den meisten Fällen nicht anders zu erklären, als daß Vögel fliegend dorthin gelangten. Der Nachweis von Transozeanflügen verschiedener Vögel, die gewaltigen Flugleistungen mancher Zugvogelarten und die Feststellung, daß Vögel der Kontinente als Irrgäste auf kleinen Meeresinseln erschienen, haben zahlreiche Indizien dafür geliefert, daß alle lebenden oder in historischer Zeit ausgestorbenen flugunfähigen Vogelarten der Inseln von flugfähigen Vorfahren abstammen. Die Suche nach den flugfähigen Verwandten solcher flugunfähigen oder flugschwachen Arten ist daher von großem Interesse. Artenpaare, von denen ein Partner flugfähig und der andere flugunfähig ist, bieten sich jedoch selten zur Untersuchung an. (Eine Ausnahme bilden *Tachyeres brachyptera*, die flugunfähige Dampfschiffente, und *Tachyeres patachonicus*, ihre flugfähige Verwandte s. Lowe 1934). In keinem Falle sind bisher die flugfähigen Verwandten der einzelnen flugunfähigen Rallenarten bekannt, und so ist auch noch nicht geklärt, welches die nächsten flugfähigen Verwandten der Inselralle „*Porphyrionis*“ *nesiotis* sind. In Färbung und Zeichnung des Gefieders, im Farbmuster von Schnabel und Beinen und in der Größe ist „*Porphyrionis*“ dem Teichhuhn *Gallinula chloropus* aber so ähnlich, daß beide als ganz enge Verwandte gelten müssen. Kernstück dieser Arbeit ist daher der eingehende morphologische und biologische Vergleich beider Formen und die wichtigsten Fragen sind:

Ist die Inselralle nichts weiter als ein flugunfähig gewordenes Teichhuhn?

Welche Charakteristica der Inselralle erklären sich durch die ökologische Eigenart ihres Wohnraumes?

Lassen sich mit dem Flugverlust notwendig verbundene Begleiterscheinungen an der Inselralle erkennen, die von allgemeiner evolutiver Bedeutung sind?

#### Kurze Charakteristik von *Gallinula chloropus* und *G. nesiotis*

Das Teichhuhn *Gallinula chloropus* ist Kosmopolit, dessen australischer Repräsentant *Gallinula tenebrosa* allerdings als eigene Art betrachtet wird, obwohl sie mit gleich gutem Grund als geographische Rasse von *chloropus* bezeichnet werden kann. In Afrika lebt neben dem Teichhuhn eine weitere ihm sehr nahestehende kleine Art *Gallinula angulata*. Fossil ist *Gallinula chloropus* aus dem Oberen Pliocän Nordamerikas bekannt. Das Teichhuhn ist also offensichtlich eine sehr alte Art, der es gelungen ist, viele oder alle der ihr zusagenden Biotope zu besiedeln, denn sie kommt auf zahlreichen Inseln (s. Verbreitungskarte Abb. 2) und sogar an Wasserstellen mitten in der Wüste Sahara vor. Weite Isolierung solcher Areale und besondere Lebensbedingungen haben zur Aufgliederung in eine große Zahl geographischer Rassen geführt. Nach Peters (1934) werden — ohne die

3 *tenebrosa*-Formen von Australien — 15 Rassen unterschieden (s. Erläuterung zu Abb. 2).

Das Teichhuhn kann gut fliegen und ist in den nördlichen Gebieten Zugvogel. Es lebt im allgemeinen in den Uferzonen stehender und fließender Gewässer und hält sich mit Vorliebe zwischen den Wasserpflanzen der Randzone von Tümpeln und Seen oder unter den überhängenden Zweigen von Flüssen auf. Freie Wasserflächen überqueren Teichhühner fliegend oder schwimmend. Nicht selten sind sie auch auf offeneren Landflächen, wie auf Wiesen und Feldern oder in Gärten, bei der Nahrungssuche anzutreffen.

Die Inselralle ist auf die kleine Insel Gough im südlichen Atlantik beschränkt.

Gough Island liegt 40° 19' südl. Breite und 9° 44' westl. Länge, ungefähr 2500 km südwestlich vom Kap der Guten Hoffnung und mehr als 3000 km nordöstlich vom Kap Hoorn. Die nächstgelegene Inselgruppe ist Tristan da Cunha in 350 km Entfernung. Gough Island ist vulkanischen Ursprungs und wurde im 16. Jahrhundert von Portugiesen entdeckt. Die Insel mißt etwa 13 × 6 km; der höchste Berg soll sich 888 m über den Meeresspiegel erheben. Steile Grate und enge Täler mit reißenden Flüssen sowie der bis zu den Berggipfeln reichende üppige Pflanzenwuchs machen beträchtliche Teile der Insel unzugänglich. Sie wurde auch noch niemals dauernd von Menschen bewohnt (Brown 1905; Clark 1905; Mathews 1932; Murphy 1936; Hagen 1952).

Dem Zwergareal der Inselralle liegen die Großareale der Teichhuhnrasen *G. chl. galeata* (Südamerika) und *brachyptera* (West- und Südafrika) am nächsten.

#### Verbreitung und Rassengliederung von *Gallinula chloropus*

(Erläuterung zur Verbreitungskarte Abb. 2)

1. *G. chl. chloropus*: Europa und Teile Asiens; nördlich bis zum Trondheim-Fjord, Leningrad, Tomsk (56° 30'), südlich bis zum Mittelmeer, Nordafrika, Syrien, Palästina, (Mesopotamien?), Turkestan, Kasachstan, und etwa bis zum Westaltai (Johansen 1961).
2. *G. chl. indica*: Mesopotamien, Südarabien, Kaschmir, Südtibet, Süd-, Ostchina, Japan, Formosa, Hainan, Riu-Kiu-Inseln.
3. *G. chl. orientalis*: Malakka-Halbinsel, Sumatra, Java, Bali, Kangean-Inseln, Celebes (selten), Borneo.
4. *G. chl. lozanoi*: Luzon (Philippinen).
5. *G. chl. guami*: Marianen.
6. *G. chl. seychellarum*: Seychellen.
7. *G. chl. pyrrhorhoa*: Mauritius, Madagaskar-Réunion.
8. *G. chl. brachyptera*: Tropisches Afrika bis Kapprovinz, Inseln Sao Tomé und Annobóm.
9. *G. chl. galeata*: Uruguay, Paraguay, Nordargentinien, Ostbolivien, Brasilien, Guayana, Trinidad.
10. *G. chl. cachinnans*: Nord- bis Mittelamerika, Bermuda-, Bahama- und Galapagos-Inseln.

11. *G. chl. cerceris*: Große und Kleine Antillen (Sta. Lucia).
12. *G. chl. correiana*: Terceira und Fayal (Azoren).
13. *G. chl. pauxilla*: Westkolumbien, Westecuador, Nordwestperustrand.
14. *G. chl. garmani*: Bergseen des südlichen Peru, Westbolivien, Nordwest-Chile, Hochland über 3000 m.
15. *G. chl. sandwicensis*: Hawaii-Inseln.

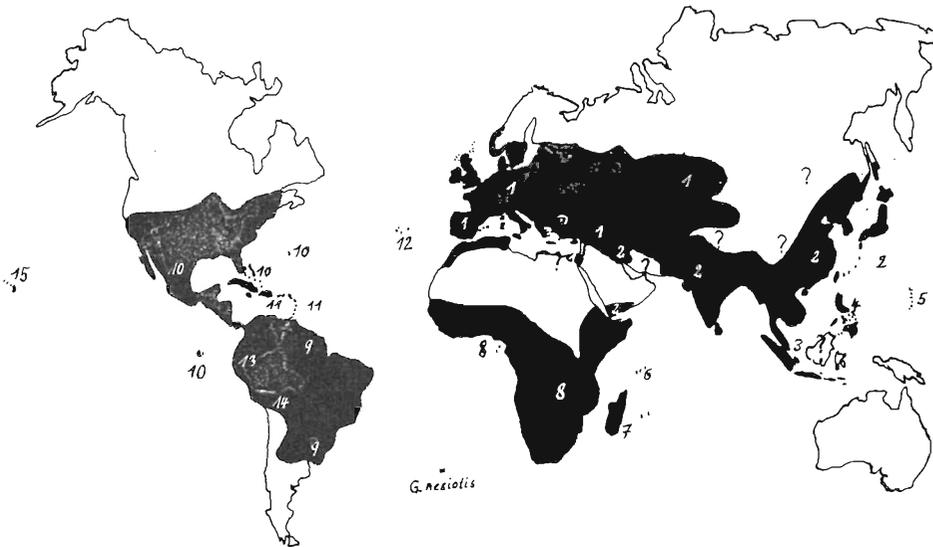


Abb. 2. Brutverbreitungsareal von *Gallinula chloropus* (n. Voous 1960). Die Zahlen weisen auf die Areale der *chloropus*-Rassen hin, die auf S. 251/52 unter diesen Zahlen aufgeführt sind.

Zur Entdeckungsgeschichte der Inselralle: Am 25. Mai 1861 sandte der Gouverneur der Kapkolonie dem Londoner Zoo einen lebenden Vogel einer neuen Teichhuhnart, die auf der Insel Tristan da Cunha vorkommen sollte. Sie wurde im gleichen Jahr von Sclater auf Grund dreier weiterer Stücke, die ebenfalls von Kapstadt nach London gelangt waren, als *Gallinula nesiotis* beschrieben. Neben verschiedenen Körpermaßen bringt Sclater Skizzen von Sternum und Symsacrum. Dieselben Exemplare (zwei Bälge und Teile eines Skelettes) erwähnt Sharpe 1894 in „Catalogue of Birds in the British Museum“. Auch er gibt einige Balgmaße an. Nach Mathews (1932) befinden sich außerdem im South African Museum zwei Bälge dieser Art, die 1907 — 1909 auf Tristan da Cunha gesammelt worden sein sollen. Bei späteren Expeditionen wurde *Gallinula nesiotis* nie auf Tristan da Cunha gefunden. Sie wird deshalb für ausgestorben gehalten (Peters 1934; Hagen 1952; Ripley 1954; Rand 1955; Greenway 1958); doch bezweifeln Broekhuysen & Macnae (1949), daß die Art überhaupt auf Tristan da Cunha existiert hat.

1892 beschrieb Allen von der Insel Gough ein Teichhuhn, das weitgehend mit *G. nesiotis* übereinstimmte, als neue Art *comeri* und trennte sie mit *nesiotis* generisch von *Gallinula* ab. In der Originalbeschreibung von „*Porphyriornis comeri* gen. et spec. nov.“ begründete Allen dies damit, daß bei *Porphyriornis comeri* die Färbung von *Gallinula*, der kurze dicke Schnabel und die ovalen Nasenöffnungen von *Ionornis* (= *Porphyryla*) und die starken Füße von *Porphyrio* vereinigt seien. Als neue Merkmale wären der stark reduzierte Flügel und die Flugunfähigkeit hinzugekommen. Als Unterschiede zwischen *comeri* und *nesiotis* nennt Allen die Schwanzlänge, die Intensität der Gefiederfärbung und die Ausprägung der weißen Flankenstreifen. Letzteres versichert auch Sharpe (1894) und erwähnt ferner, daß das Weiß an den Außenfahnen der äußersten Handschwinge bei *nesiotis* und *comeri* verschieden entwickelt sei.

Seither wurden *nesiotis* und *comeri* im allgemeinen als Arten der Gattung *Porphyriornis* betrachtet. Rand (1955) faßte beide als Rassen einer Art auf, und nach Ripley (1954) ist *Porphyriornis* nicht von *Gallinula* zu trennen.

Ich habe die von den genannten Autoren für *nesiotis* gegebenen Beschreibungen mit den von mir an Gough-Teichhühnern ermittelten Kennzeichen verglichen und habe keine Artunterschiede zwischen *nesiotis* und *comeri* feststellen können. Bei meinen 20 Exemplaren variierte der Rand der Außenfahne der äußersten Handschwinge zwischen weißlicher bis hell bräunlicher Färbung, die Anzahl weißgefleckter Flankenfedern schwankte zwischen eins und sechs, und am Flügelbug kamen immer einzelne weiße Federn vor. 1957 wurden die *nesiotis*-Bälge im British Museum, die als Grundlage der Artbeschreibung bei Sclater und Sharpe gedient hatten, freundlicherweise nochmals von Dr. Abs verglichen und nach meiner Meßmethode vermessen. Der Typus ist ein adultes Exemplar, und der andere Balg stammt von einem Tier im Jugendkleid, bei dem Schnabel, Beine und Füße grün wie bei jungen „*comeri*“ sind und bei dem noch keine breite rote Stirnplatte ausgebildet war. An dem Balg juv. waren vier oder fünf weiße Flankenfedern auf jeder Körperseite vorhanden, und die Körpermaße lagen innerhalb der Variationsbreiten, die ich bei jungen *comeri* feststellte: Flügellänge 141 mm, Tarsometatarsus 48 mm, Mittelzehe ohne Krallen 51 mm, Schnabelhöhe 15 mm, Schnabelbreite 9 mm, Schnabellänge mit Stirnschild 38,5 mm (vgl. Tab. 1, 2 u. 4). (Der Typus war in einer Tüte luftdicht verschlossen und konnte deshalb nicht vermessen werden.) Wenn die bei *comeri* gegebene Variationsbreite berücksichtigt wird, scheinen also zwischen „*nesiotis*“ und „*comeri*“ in den wesentlichen Körpermaßen sowie in der Färbung keine Artunterschiede zu bestehen. Ich glaube deshalb, daß sich die Diagnose von *comeri* auf Kriterien gründet, die weder artlich noch rassistisch, sondern individuell bedingt sind und nicht mehr stichhaltig für eine Trennung sein können, wenn man ein größeres Material untersuchen kann.

Daß sich aber auf zwei Inseln, die rund 300 km von einander entfernt liegen, die gleiche flugunfähige Vogelart entwickelt haben soll, ist ganz unwahrscheinlich. Viel wahrscheinlicher ist dagegen, daß die Inselralle, die zur Beschreibung von *nesiotis* dienten, gar nicht von Tristan da Cunha, sondern von Gough Island stammten. Wie schon erwähnt, gelangten diese Vögel auf dem Umweg über Kapstadt nach London. Sie waren von Seeleuten gebracht worden, die die ganze Inselgruppe Tristan da Cunha nannten. Spätere Expeditionen haben niemals in Tristan da Cunha eine Inselralle gefunden, und auch die ältesten Insulaner können sich ihrer nicht erinnern. Wenn auch der Beweis nicht mehr zu erbringen ist, daß der Typus von *nesiotis* von Gough Island stammt, so sprechen doch alle Tatsachen und Umstände für diese Annahme.

Die Inselralle muß daher *Gallinula nesiotis* Sclater 1861 heißen. *Terra typica* ist Gough Island, nicht Tristan da Cunha.

Ob die Gattung *Porphyriornis* berechtigt ist, wird der Vergleich der Inselralle mit dem Teichhuhn erweisen.

Die frühesten wissenschaftlichen Informationen über die Vogelwelt von Gough Island sammelte Captain Comer um 1890. Durch ihn erhalten wir den ersten Augenzeugenbericht von der Inselralle, die er „Mountain Cock“ nannte. Er fand die Tiere überall dort zahlreich auf der Insel, wo dichte Büsche wuchsen, und er berichtete, daß die Mountain Cocks nicht fliegen könnten, sondern ihre Flügel nur als Hilfe beim Laufen gebrauchten: „They could not get on a table three feet high“. Broekhuysen & Macnae (1949), Hagen (1952) und Elliott (1957) berichten, daß die Inselralle auch heute noch sehr zahlreich auf Gough Island sind, sich im dichten Gras und Farn entlang der Küste und an den Ufern der Bäche bis hinauf auf die Berge aufhalten und niemals fliegend beobachtet wurden. Da sie sich meist in der unübersichtlichen Vegetation versteckt halten, liegen keine Beobachtungen über die Lebensweise freilebender Inselralle vor.

In den letzten Jahren kamen aber mehrere Importe mit lebenden Inselralle nach Europa, so daß die Art jetzt in verschiedenen Zoologischen Gärten beobachtet werden kann. Soweit mir bekannt, wurden alle heute in westeuropäischen Zoos lebenden Inselralle von Herrn O. Gräber (Großtierfang, Im- und Export, Brake, Unterweser, Am Weserdeich 24) eingeführt. Von diesen Tieren leben heute einige in den folgenden Zoologischen Gärten:

- Amsterdam: 4 Ex. im Zoo, (1 Balg im Museum) lt. Mitteilung von Herrn Direktor Jacobi vom 15. November 1957.
- Basel: mehrere Ex., die dort auch brüteten.
- Berlin: einzelne Ex. evtl. noch lebend, (1 Balg im Museum der Humboldt-Universität).
- Bremerhaven: 4 Ex. in den „Tiergrotten“.
- Essen: 1 Ex. vorübergehend in der Vogelschutzwarte; gehört dem Museum A. Koenig, Bonn.
- Köln: 2 Ex. aus der Zucht Basel.
- München: Alle einst im Zoo lebenden Ex. sind offensichtlich gestorben; lt. Mitt. von Herrn Dr. Diesselhorst vom 28. November 1957.
- Stuttgart: 6 Ex. in der „Wilhelma“.
- Wuppertal: 2 Ex. wurden leihweise zur Beobachtung für diese Arbeit in Bonn gehalten u. 1958 nach W. zurückgegeben. Evtl. inzwischen gestorben.

## B. Material

17 Inselralle (*Gallinula nesiotis*), die gerade von Gough Island importiert worden waren, wurden im Zoo Wilhelma, Stuttgart, lebend vermessen und ihre Gefiederfärbung verglichen. Zwei junge Inselralle kaufte im Mai 1958 das Museum A. Koenig, Bonn; sie wurden in einer Voliere gehalten und von mir beobachtet. Die Bälge von 15 Teichhühnern (*Gallinula chl. chloropus*), 6 *G. chl. galeata* und 4 *G. chl. brachyptera* wurden in der ornithologischen Sammlung des Museums A. Koenig, Bonn, vermessen und ihre Gefiederfärbung verglichen.

Für anatomische Untersuchungen lagen drei Skelette der Inselralle und fünf Skelette des Teichhuhns vor, und zwar von *Gallinula nesiotis*:

- ♂ ad, Bo: Balg und Skelett eines am 3. 11. 1956 im Wuppertaler Zoo gestorbenen Ex.; Mus. A. Koenig, Bonn.
- ♂ ad, Be: Balg und in Alkohol konservierter Körper eines im Oktober 1956 im Berliner Zoo gestorbenen Ex.; Zool. Mus. Berlin.
- ♀ ad, Be: ein in toto in Alkohol konserviertes Ex., das im Januar 1958 im Berliner Zoo starb.

und von *Gallinula chl. chloropus*:

- ♂ ad, I: 30. 10. 1957 in Morenhoven bei Bonn erlegt.
- ♂ ad, II: 28. 12. 1957 in Rheindürkheim tot aufgefunden.
- ♀ ad, III: 9. 1. 1958 an der Insel Nackenheim tot aufgefunden.
- ♂ juv. IV: 24. 8. 1957 in Morenhoven bei Bonn erlegt.
- ♀ ad, V: ein Skelett aus d. Mus. A. Koenig, Bonn.

Herrn Prof. Dr. Niethammer danke ich herzlich für die vielseitige Beratung und Anleitung bei der Arbeit; ihm und Herrn Prof. Dr. Stresemann für die Anregung zu dem Thema und für die Bereitstellung des Skelett-, Balg- und Alkoholmaterials. Herrn Dr. Meunier bin ich für die Einweisung in die Problematik der Allometrie sowie für zahlreiche Beratungen und Vorschläge besonders dankbar.

Dem Museum A. Koenig, Bonn, bin ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und die Anschaffung lebender Inselralle zu Dank verpflichtet. Herrn Prof. Dr. Janke, Röntgeninstitut Bonn, danke ich für die freundliche Unterstützung bei der Anfertigung der Röntgenaufnahmen. Ich danke Herrn Direktor Schöchle vom Stuttgarter Zoo für die freundliche Genehmigung, lebende Inselralle im Zoo vermessen zu dürfen, Herrn OLR. Dr. Gasow, Leiter der Vogelschutzwarte Essen-Altenhündem, der mir freundlicherweise Volieren für Inselralle zur Verfügung stellte, und Herrn Gräber für seine Mitteilungen von neuen Importen lebender Inselralle.

## C. Methode

Die Anatomie der beiden Arten wird beschrieben und durch Röntgenaufnahmen veranschaulicht. Größen- und Proportionsunterschiede ihrer Skelette werden durch einen Vergleich der Knochenmaße unter funktionell-anatomischem Gesichtspunkt ermittelt, da sie mit der Flugunfähigkeit der Inselralle zusammenhängen oder morphologische Anpassungen an unterschiedliche Lebensbedingungen sein können. Bei der Bezeichnung der Knochen und Meßstrecken richtete ich mich vorwiegend nach Giebel (1855), Fürbringer (1888 u. 1902), Gadow (1899), Stresemann (1927—1934), Dinnendahl & Kramer (1957) und Verheyen (1957).

Unter *Flügelänge* wird das allgemein gebräuchliche Maß vom Flügelbug (Handgelenk) des zusammengelegten Flügels bis zur Spitze der längsten Handschwinge verstanden.

Die Handschwinge werden von außen nach innen gezählt und somit die äußerste Handschwinge als die erste bezeichnet.

Die Größe der Tragfläche (F) wurde nach der Methode von Meunier (1959) berechnet: Der Flügel wird so weit gestreckt, bis die äußerste Handschwinge mit dem Flügelvorderrand eine einigermaßen gerade Linie bildet. Der Umriß des so ausgebreiteten Flügels wird genau nachgezeichnet, wobei die durch die Federspreizung zwischen den Schwungfederspitzen entstehenden Lücken nicht in die Fläche einbezogen werden. Die Flügelflächenzeichnung wird planimetriert und der Flächeninhalt verdoppelt (2. Flügel).

Zur Berechnung der Flächenbelastung (B) wird die Tragflächengröße in m<sup>2</sup> und das Körpergewicht in kg angegeben.  $B = \text{kg/m}^2$ .

Am Flügelskelett wird entsprechend der funktionellen Bedeutung der drei wirksamen Hebelarme eine Dreiteilung in Humerus, Arm (= Ulna) und Hand (= Metacarpus + 1. Phal. + 2. Phal.) vorgenommen (n. Oehme 1959). Die Summe der Längen der fünf genannten Flügelknochen ist die Flügelskelettlänge oder Flügelsumme (n. Dinnendahl & Kramer 1957). Die Beinskelettlänge oder Beinsumme ist die Summe der Längen von Femur, Tibiotarsus und Tarsometatarsus.

Als Bezugsgröße wurde die Länge der Wirbelsäule oder „Atlas-Sacrum-Länge = A-S-Länge“ n. Meunier (1951 u. 1959) verwendet. Es ist die Länge vom Atlas bis zum Hinterrand des Beckens vor dem Dorsalfortsatz des ersten freien Caudalwirbels. Die A-S-Länge gibt innerartlich die individuelle Variation der Körpergröße an. Zwischenartlich kann sie ebenfalls Ausdruck der Körpergröße sein, wenn sich die Länge der Halswirbelsäule bei den zu vergleichenden Arten kaum unterscheidet. Bei *Gallinula chloropus* und *G. nesiotis* war der Anteil der Halswirbelsäule an der zugehörigen A-S-Länge gleich groß (s. Tab. 3); deshalb ist die Atlas-Sacrum-Länge hier inner- und zwischenartlich das geeignete Bezugsmaß zum Ausdruck der Körpergrößen. Wenn die A-S-Länge nicht festzustellen war, wurde stattdessen das Körpergewicht als Bezugsgröße verwendet. Bei uneinheitlichem Untersuchungsmaterial wie dem vorliegenden geben die Gewichte allerdings die Körpergrößenunterschiede nur undeutlich wieder. — Um Proportionsunterschiede deutlich zu machen, die bei gleicher Körpergröße der verglichenen Arten zwischen deren Skeletten bestehen würden, wird jeder körpergrößenbezogene Mittelwert von *Gallinula chloropus* = 1 gesetzt, also z. B. Femurlänge in % der A-S-Länge = 1. Der entsprechende relative Mittelwert von *G. nesiotis* wird dann auf 1 bezogen. Verhalten sich die relativen Mittelwerte von *chloropus* zu *nesiotis* wie 1:1, so stehen die betr. Skeletteile bei beiden Arten im gleichen Verhältnis zur zugehörigen Körpergröße. Diese Berechnungsmethode wurde auch für die Übersichtszeichnung verwendet (Abb. 38).

Allometrie: Bei verschiedener Körpergröße können bei den Individuen von zwei zu vergleichenden Arten körpergrößenabhängige Veränderungen von Skeletteilen oder Organen sowohl innerartlich wie von Art zu Art vorkommen. Diese werden mit Hilfe der Allometriegleichung  $y = b \cdot x^a$  definiert (Frick 1957; Meunier 1959; Röhrs 1958 u. 1959, sowie die dort zitierte Literatur). Wird die Allometriegleichung  $y = b \cdot x^a$  logarithmiert, so erhält man die Gleichung einer Geraden:  $\log y = a \cdot \log x + \log b$ . Wie in den oben zitierten Arbeiten wird auch in der hier vorliegenden mit der doppelt logarithmischen graphischen Darstellung gearbeitet (s. Abb. 28 — 37). In den Allometriegleichungen dieser Arbeit ist  $y$  das Maß für die Größe eines Körperteiles, und  $x$  ist das für die Körpergröße als repräsentativ angesehene Maß (hier also entweder die Atlas-Sacrum-Länge oder  $\sqrt[3]{\text{Körpergewicht}}$ ).

„Der Allometrieexponent  $a$  bestimmt den Steigungswinkel der Geraden und ist der Ausdruck für das Ausmaß der größenabhängigen Veränderung“ (Röhrs 1958). Zur Berechnung dieser Allometriekonstanten  $a$  wurde folgende Formel verwendet:

$$a = \sqrt{\frac{\sum (y_i - M_y)^2}{\sum (x_i - M_x)^2}}$$

(nach Kurten 1954; Wette 1959; Klemmt 1960; Seeliger 1960 und Class 1961).

Der Allometriefaktor  $b$  „beinhaltet die Faktoren, die z. B. unabhängig von der Körpergröße die Größe eines Körperteiles beeinflussen“ (Röhrs, 1958).

Zur Absicherung der Kurven wurde der Korrelationskoeffizient  $r$  berechnet:

$$r = \frac{\sum (x_i - M_x) \cdot (y_i - M_y)}{\sqrt{(\sum (x_i - M_x)^2) \cdot (\sum (y_i - M_y)^2)}}$$

<sup>1)</sup>  $x$  ist auch in anderen Allometriegleichungen immer die Bezugsgröße, braucht deshalb aber nicht stets ein Maß für die Körpergröße zu sein. So wird z. B. bei der Berechnung von Schädelallometrien die Schädelbasislänge als Bezugsgröße ( $x$ ) verwendet (s. Bohlken 1958 und Röhrs 1958 u. 1959).

Die Wahrscheinlichkeit einer Korrelation wurde mit Hilfe der Tab. VI, p. 54 aus R. A. Fisher and F. Yates (1953) geprüft.

Die Konstanten a, b, und r sowie log b sind für alle intra- und interspezifischen Allometriegleichungen in einer Tabelle zusammengestellt, die jederzeit im Archiv der ornithologischen Abteilung des Zool. Forschungsinstitutes u. Museums A. Koenig, Bonn, eingesehen werden können.

#### Erklärung der verwendeten Meßstrecken (s. Abb. 3)

- I. Meßstrecken am Schnabel (s. Tab. 1, S. 262)
  1. Schnabellänge: Unterer Rand des Oberschnabels vom Federansatz bis zur Schnabelspitze
  2. Länge vom oberen Stirnschildrand bis zur Schnabelspitze
  3. Ausdehnung des roten Belages auf dem Oberschnabel
  4. Größte Breite des Stirnschildes
  5. Schnabelbreite vor dem Federansatz  
Schnabelhöhe vor dem Federansatz
- II. Meßstrecke am Flügelskelett (s. Tab. 6, S. 291)
  1. Humerus: Länge vom Caput articulare humeri bis Trochlea ulnaris
  2. Ulna: Länge vom Proc. coranoideus uln. bis Condylus externus
  3. Metacarpus: Länge von Trochlea carpalis bis Articulatio Dig. III
  4. Phal. I des Dig. II
  5. Phal. II des Dig. II
- III. Meßstrecken am Sternum (s. Tab. 6)
  1. Länge der Crista sterni
  2. Höhe der Crista sterni
  3. Mediane Länge des Sternums von ventral gemessen
  4. Breite des Sternums hinter dem Ansatz der 5. Rippe
  5. Abstand zwischen den Trabeculae lateralis  
Sternalindex (n. Verheyen, 1957): Maß 1 : Maß 5
- IV. Meßstrecken am Beinskelett (s. Tab. 6)
  1. Femur: Länge vom Trochanter major bis Condylus externus
  2. Tibiotarsus: Länge von der Crista cnemialis internus bis Incisura intercondyl.
  3. Tarsometatarsus: Länge von Cavitas glenoidalis internus bis Trochlea Dig. III
- V. Meßstrecken am Symsacrum (s. Tab. 6)
  1. Breite, über den das hinterste Rippenpaar bedeckenden Fortsätzen des Ileums gemessen
  2. Breite an der schmalsten Stelle des Ileums
  3. Breite über den Processus pectinealis
  4. Breite über den Antitrochanter
  5. Breite über den Processus ilio-lateralis
  6. Abstand zwischen den Spinae iliocaudalis
  7. Beckenlänge: Vorderrand der Crista ilio-lumbalis dorsalis bis Vertebrae caudalis symsacr.
  8. Pubis-Länge
  9. Ischium-Länge: Vom Antitrochanter bis Angulus ischiadicus
  10. Vordere Beckenhöhe: Lateraler Ileumrand bis Crista ilio-lumbalis dorsalis
  11. Lateraler Ileumrand bis Linea iliiodorsalis
  12. Hintere Beckenhöhe = Ischiumhöhe: Von der Fenestra ischiopubica bis Dorsalfläche des Proc. ilio-lateralis
  13. Foramen obturatorium
  14. Foramen ischiadicum

#### D. Kennzeichen von *Gallinula chloropus* und *nesiotis*

##### I. Die Körperfärbung

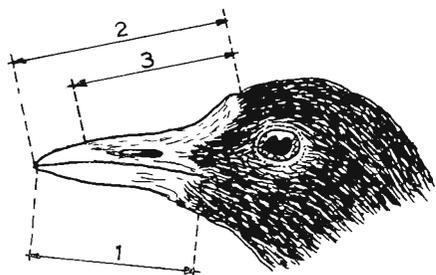
♂♂ und ♀♀ ad: Beide Arten haben ein dunkles Gefieder mit olivbrauner bis schwarzer Körperoberseite, eine rote Stirnplatte, rote Schnabelbasis, gelbe Schnabelspitze, gelblich-grüne Füße und Tarsometatarsen, einen roten Ring unter dem Federansatz am Tibiotarsus und eine rötliche Iris. Ebenfalls besitzen beide Arten das gleiche Schwanzmuster: 12 schwarze Steuerfedern, 16 weiße hintere und 16 schwarze vordere Unterschwanzdecken.

Die Körperunterseite, Kopf und Hals sind bei der Inselralle schwarz und beim Teichhuhn grauschwarz, weil bei ihm die Federn des Kleingefieders weiß gesäumt sind (Abb. 4). Die Außenfahne der 1. Handschwinge hat bei *chloropus* immer einen weißen Rand, während dieser bei *nesiotis* nur manchmal sichtbar, schmaler und bräunlich-weiß ist. Am Vorderrand des Flügels befinden sich bei beiden Arten mehrere Federn mit weißen Flecken. Dem Daumenknochen sitzt der für Rallen charakteristische kleine Hornnagel auf; er hat bei InselralLEN eine Länge von 11 mm.

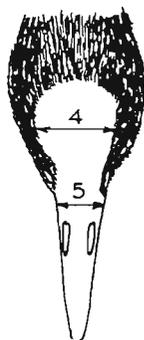
Kennzeichnend für *Gallinula chloropus* sind die zahlreichen Flankenfedern mit weißen Flecken und Streifen (Abb. 5). An allen untersuchten Bälgen von *chloropus*, *galeata* und *brachyptera* waren mindestens 7 solcher Flankenfedern an jeder Körperseite vorhanden, oft jedoch mehr als 12. InselralLEN haben dagegen auf jeder Körperseite 1 bis 6 weißgefleckte Flankenfedern. Sie sind von dem angelegten Flügel meist verdeckt (Abb. 5 u. 7), und ihre Anzahl und Lage ist selten auf beiden Körperseiten eines Individuums die gleiche. Gelegentlich kommen bei der Inselralle auch am Kopf oder Hals einzelne weiße oder weißgefleckte Federn vor.

Der Schnabel (s. Tab. 1) ist bei der Inselralle ebenso lang wie bei *chloropus*, kürzer als bei *galeata* und länger als bei *brachyptera*. Die rote Stirnplatte reicht aber bei *nesiotis* weiter auf den Kopf hinauf als bei allen drei *chloropus*-Rassen; ebenfalls erreichen InselralLEN auch größere Stirnschildbreiten (20 mm) als *galeata* (14 mm) und *chloropus* (10,3 mm). Bei beiden Arten ist kein sicherer Geschlechtsunterschied in der Ausprägung der roten Stirnplatte festzustellen.

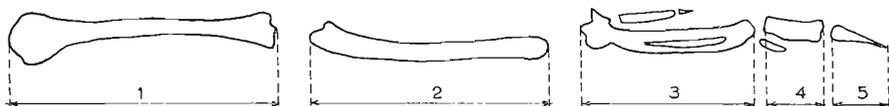
In der Variation der Schnabelbreiten bestehen Übergänge von *chloropus* (5,6—8 mm) und *brachyptera* (6,8—7,3 mm) über *galeata* (7,6—10 mm) zu *nesiotis* (8,5—11 mm), und außerdem ist auch die Schnabelhöhe bei *nesiotis* mit 13,5—16 mm beträchtlicher als bei *chloropus* mit 10—12,5 mm. Somit besitzt die Inselralle einen gleichlangen, aber kräftiger gestalteten Schnabel als das Teichhuhn. Die gelbe Schnabelspitze ist im Verhältnis zur Länge des roten Oberschnabelbelages bei den *chloropus*-Rassen und bei *nesiotis* etwa gleich weit ausgedehnt.



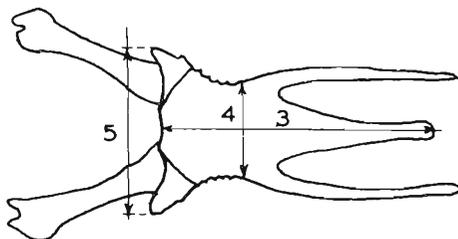
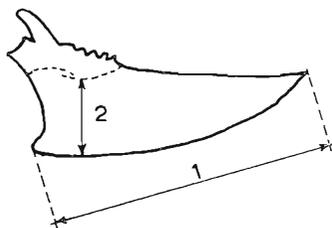
I



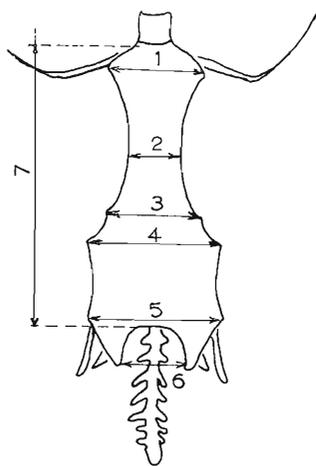
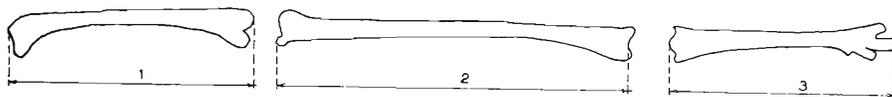
II



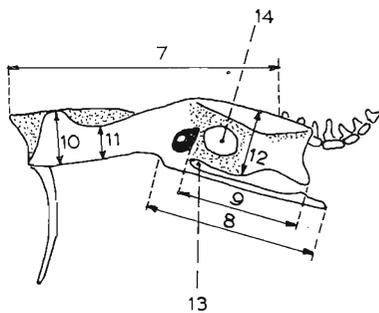
III



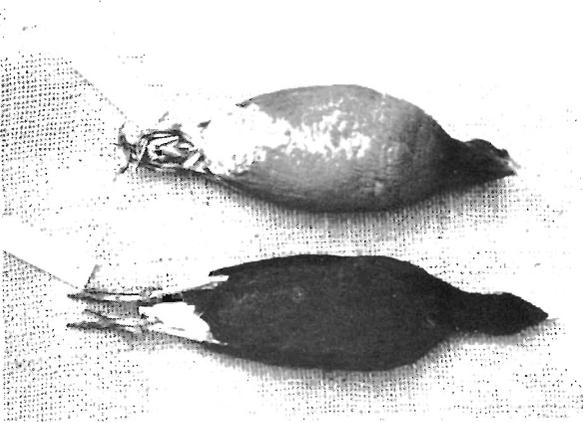
IV



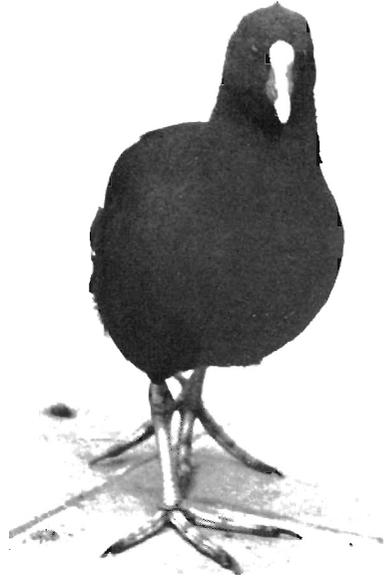
V



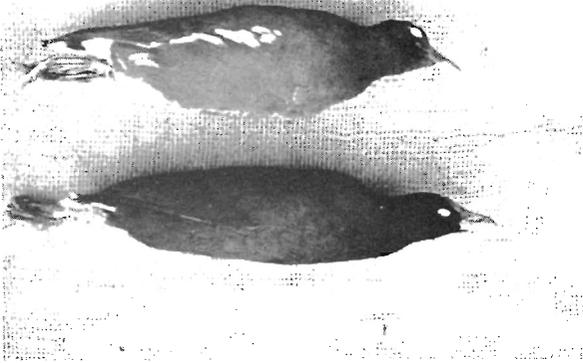
TAFEL I



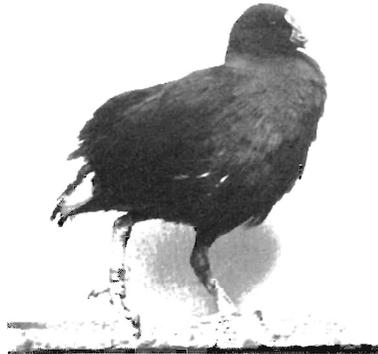
4



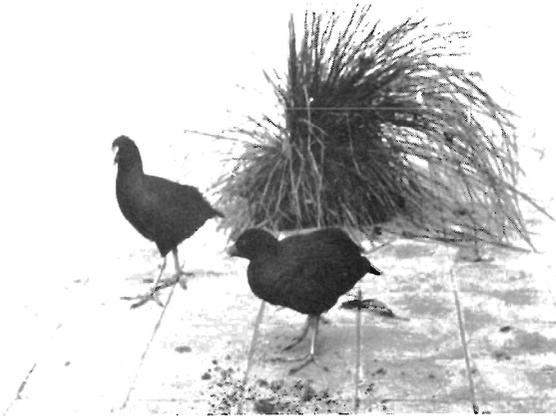
6



5



7



8a



8b

Die Nasenöffnungen haben bei *nesiotis* eine ovalere Gestalt als bei den Teichhuhnrassen. Dies beruht darauf, daß der Inselrallenschnabel höher ist und die Öffnungen dadurch in vertikaler Richtung weiter ausgedehnt sind. Die Länge der Nasenöffnungen ist nämlich im Verhältnis zur Schnabellänge bei beiden Arten gleich (s. Abb. 9).

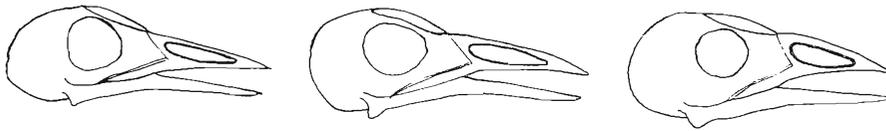


Abb. 9. Form der Nasenöffnungen von *Gallinula chl. chloropus* (links), *G. chl. galeata* (Mitte) und *G. nesiotis* (rechts).

Die Tarsometatarsen und Zehen sind beim Teichhuhn gelblichgrün; unterhalb des Federansatzes am Tibiotarsus wird das Bein von einem roten Ring umgeben. Inselralen haben gelbe Tarsometatarsen und Zehen, und das Rot verteilt sich, von dem breiten roten Ring am Tibiotarsus ausgehend, in verschiedenen Streifen und Flecken über die Podotheca des Laufes bis hinab auf die Zehen. Die Intensität der Rotfärbung schwankt bei Inselralen individuell und jahreszeitlich.<sup>1)</sup>

Die Podotheca besteht aus Schildtafeln und Schildchen, die bei beiden Arten in gleicher Weise angeordnet sind. Die Vorderseite des Tarsometatarsus wird von 12 großen, halbringförmigen Schildtafeln bedeckt, an die sich über den Gelenken schmalere und auf den Zehengliedern wieder breitere anschließen. Auf der Rückseite des Tarsus sind kleinere Schildchen

#### Tafel I

Abb. 4. Unterschiedliche Färbung der Körperunterseite; bei *Gallinula chloropus* (oben) grauschwarz, bei *Gallinula nesiotis* (unten) schwarz.

Abb. 5. Zahlreiche weiße Flecken und Streifen an den Flankenfedern bewirken bei *Gallinula chloropus* (oben) eine auffällige weiße Flankenstreifung. *G. nesiotis* (unten) ist in Seitenansicht einheitlich schwarz.

Abb. 6. *Gallinula nesiotis* ad. Das breite rote Stirnschild reicht bis in Augenhöhe auf die Stirn hinauf. An den Zehen sind die schmalen, beschilderten Hautsäume zu erkennen.

Abb. 7. *Gallinula nesiotis* ad. In dieser aufgeplusterten Stellung werden die wenigen Reste einer weißen Flankenstreifung sichtbar, die sonst von dem angelegten Flügel verdeckt sind. Am Schnabel sind die Ausdehnung des roten Belages, die gelbe Spitze und die ovalen Nasenöffnungen zu erkennen.

Abb. 8 a. Zwei zahme Inselralen (*G. nesiotis*)

Abb. 8 b. Zwei zahme Inselralen (*G. nesiotis*) laufen in einem Parkgelände

<sup>1)</sup> Kleinschmidt (1931) bildete ein Teichhuhn ab, das außer dem Ring am Tibiotarsus auch an den Außen- und Innenseiten des Tarsometatarsus noch rote Streifen besaß. Diese offensichtlich nur sehr selten auftretende Farbvariation der Beine hat auffallende Ähnlichkeit mit der Beinfärbung der Inselralen.

Tab. 1. Maße am Schnabel in mm

Untersuchtes Material	1. Schnabellänge v. Federansatz bis Spitze		2. Ob. Stirnschildrand bis Schnabelspitze		3. Ausdehnung der Rotfärbung in % von 2.		4. Größte Breite d. Stirnschildes		5. Schnabelbreite vor d. Federansatz	
	Variation	Mittel	Variation	Mittel	Mittel	Variation	Mittel	Variation	Mittel	
<i>Gallinula nesiotis</i>										
14 Ex. ad. lebend	21,5—28,6	25,6	40,0—48,0	42,2	32,4	76,8 <sup>0/10</sup>	10,0—20,0	13,6	9,5—11,0	10,35
4 Ex. juv. lebend	26,0—27,5	26,6	38,1—41,4	39,6	—	—	8,0—11,7	9,7	9,2—10,0	9,5
3 ♂ ad., Bälge	28,5—29,0	28,8	45,0—47,5	46,5	35,7	76,8 <sup>0/10</sup>	13,0—15,0	13,6	8,5—9,5	9,0
		26,3								10,0
<i>Gallinula chl. chloropus</i>										
4 ♀ juv., Bälge	24,6—28,0	25,7	30,0—35,0	31,9	—	—	5,4—9,0	6,58	5,8—7,5	6,6
5 ♀ ad., Bälge	25,0—27,6	25,9	31,0—35,0	33,4	25,0	75,0 <sup>0/10</sup>	—	—	5,6—7,0	6,2
3 ♂ juv., Bälge	25,5—27,3	26,4	32,3—34,7	33,7	—	—	—	—	6,0—7,0	6,6
4 ♂ ad., Bälge	26,4—27,7	26,9	39,0—40,0	39,4	29,8	75,5 <sup>0/10</sup>	9,0—10,3	9,5	7,0—8,0	7,6
		26,2								6,7
<i>Gallinula chl. galeata</i>										
2 ♂ ad., Bälge	28,7—30,0	29,3	47,0—48,6	47,8	38,8	81,0 <sup>0/10</sup>	14,0—14,0	14,0	7,6—10,0	8,8
4 ♀ ad., Bälge	26,0—28,0	27,0	41,0—43,5	42,3	33,6	79,5 <sup>0/10</sup>	10,5—13,0	12,2	7,8—9,0	8,3
		27,8								8,55
<i>Gallinula chl. brachyptera</i>										
3 ♂ und 1 ♀ ad., Bälge	23,6—28,2	25,5	38,0—44,4	40,6	32,4	79,5 <sup>0/10</sup>	10,2—12,0	10,9	6,8—7,3	7,0

G. Eber

schuppenartig angeordnet, und die Hornhaut der weichen, platten Sohlen ist gekörnelt. Die Zehen sind durch keine Spannhaut miteinander verbunden, und die Sohlen bilden keine seitlichen Lappen wie bei *Fulica* aus. Kennzeichnend für beide Arten ist eine schmale Hautfalte entlang der Zehen, die jeweils mit einer Reihe kleiner Schildchen bedeckt ist.

Jugendkleid: Entsprechend der einheitlich schwarzen Gefiederfärbung adulter Inselralen und der verwaschen grau-schwarzen adulter Teichhühner, sind junge Inselralen einheitlich braun und junge Teichhühner schmutzig weiß-braun gefärbt. Schnabel, Lauf und Zehen sind bei beiden Arten grünlich-schwarz, die Iris ist braun und eine Stirnplatte ist noch nicht ausgebildet.

Dunenkleid: Nach Wilson (1958), der eine Gefangenschaftsbrut der Inselralle beobachten konnte, scheinen sich auch die Kücken der beiden Arten in der Färbung nicht wesentlich voneinander zu unterscheiden. Kopf- und Körperdunen sind schwarz, der Schnabel ist rot und trägt einen weißen Höcker an der Spitze. Die Beine und Füße sind schwarz. Einige lange „Haare“ — silbrig-seiden beim Inselralen- und orangefarben beim Teichhuhnkücken — bilden einen Kranz unter dem Schnabel.

## II. Flügelmerkmale

Die Schwingenanzahl ist bei *Gallinula chloropus* und *G. nesiotis* die gleiche: 10 (+ 1) Handschwingen und 12 Armschwingen.

Die Flügelform der beiden Arten ist aber verschieden (s. Abb. 10): Am zusammengelegten Flügel des Teichhuhns ist die 2. Handschwinge am längsten, und die nach innen folgenden 3. bis 10. Handschwingen nehmen stufenweise in ihrer Länge ab. Dagegen sind bei der Inselralle die 2. und 3. Handschwinge gleich lang und nicht wesentlich länger als die 4. und 5. Dadurch ist der Handflügel bei der Inselralle runder als beim Teichhuhn. Außerdem ist der Abstand zwischen der Flügelspitze und dem Ende der Armschwingen bei der Inselralle viel geringer als beim Teichhuhn. Die Armschwingenlänge in % der Länge der 2. Handschwinge beträgt im Durchschnitt für die drei *chloropus*-Rassen 75%, für *nesiotis* aber 90% (s. Tab. 2). Der Inselralenflügel wirkt dadurch sehr gedrungen und entspricht durchaus der Flügelform eines extremen Standvogels oder eines Dickichtvogels (Kipp, 1936; Niethammer, 1937). Damit besitzt die Inselralle in ihrer Flügelform ein Merkmal, das auch für andere flugunfähige Vögel charakteristisch ist (Stresemann, 1932).

Die 1. Handschwinge ist bei der Inselralle und beim Teichhuhn kürzer als die 2. Handschwinge. Die Längendifferenz zwischen der 2. und 1. Handschwinge beträgt im Mittel:

für <i>Gallinula nesiotis</i>	(17 Ex.) : 18,4 mm
für <i>Gallinula chl. chloropus</i>	(18 Ex.) : 21,0 mm
für <i>Gallinula chl. galeata</i>	( 5 Ex.) : 24,8 mm
für <i>Gallinula chl. brachyptera</i>	( 4 Ex.) : 20,4 mm

An der Länge der 2. Handschwinge hat die 1. jeweils einen Anteil von 83 % bei *nesiotis*, 83,5 % bei *chloropus*, 81,5 % bei *galeata* und 82,5 % bei *brachyptera*. In diesem Merkmal bestehen demnach keine Abweichungen zwischen den verglichenen Arten.

Die Mauser verläuft beim Teichhuhn und bei der Inselralle offensichtlich ebenfalls in gleicher Weise. Witherby (1952) gibt für *Gallinula chloropus* Juli bis Oktober als Zeit der Jahres-Vollmauser an; „all wing-feathers, wing coverts, and tail-feathers are moulted simultaneously though occasionally a feather here and there is retained until the others are partially grown.“ Die gekäfigten Inselralen mauserten die Schwungfedern

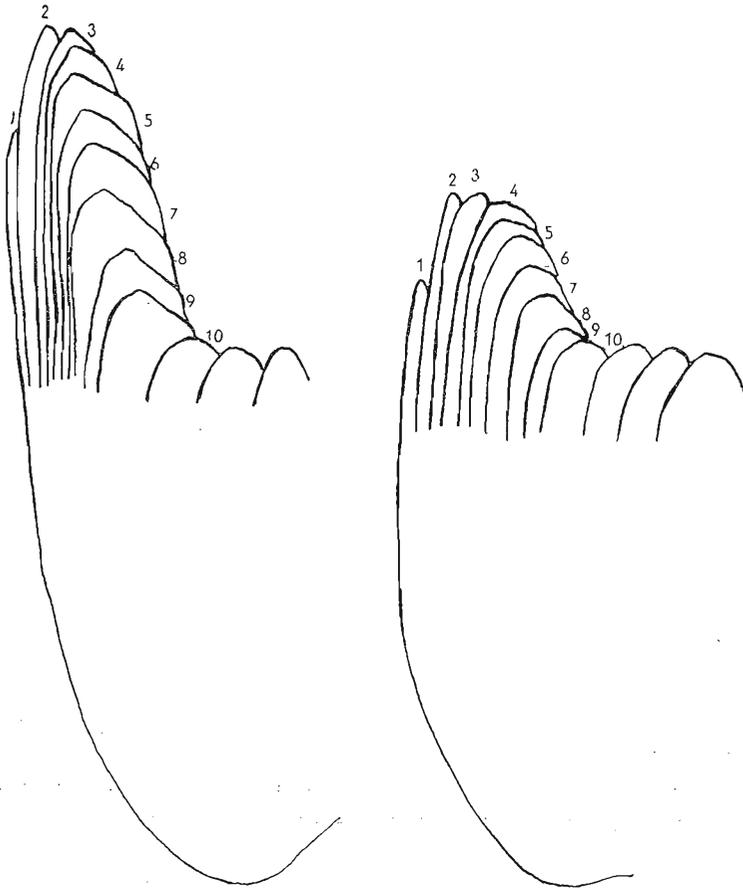


Abb. 10. Die Form des zusammengelegten Flügels von *Gallinula chloropus* (links) und *G. nesiotis* (rechts).  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.

Tab. 2. Flügel- und Schwungfederlängen in mm

Untersuchtes Material	Flügellänge		Länge der 2. Handschwinge		Länge der Armschwinge		Armschwinge in % der Länge d. 2. Handschw.
	Variation	Mittel	Variation	Mittel	Variation	Mittel	
<i>Gallinula chl. chloroptus</i>							
7 Bälge, juv.	159 — 169	164,4	114 — 126	120	85 — 92	89	74 %
4 Bälge, ad., ♀	174 — 175	174,5	113 — 128	120,8	90 — 97	92,8	76,8%
4 Bälge, ad., ♂	167 — 175	170,3	122 — 125	123,8	88 — 101	96,3	78 %
4 tote Ex. ad. ♂ u. ♀	167 — 175	170,2	129 — 139	134	95 — 100	98	73 %
<i>Gallinula chl. galeata</i>							
4 Bälge, ad., ♀	170 — 178	173	130 — 135	132,7	98 — 100	99,3	75 %
2 Bälge ad., ♂	175 — 181	178	135 — 140	137,5	100 — 103	101,5	73,7%
<i>Gallinula chl. brachyptera</i>							
4 Bälge ad., (3 ♂, 1 ♀)	155 — 165	159,8	113 — 117	114,8	84 — 91	86,9	75,7%
<i>Gallinula nesiotis</i>							
14 leb. Ex., ad. ♂ u. ♀	143 — 149	145,9	93 — 108,6	102,8	86 — 100	92,6	90 %
6 leb. Ex., juv.	143 — 151	147,7	98,5 — 109	103,6	88 — 99	92,4	89 %
6 Bälge ad. ♂, London	139 — 145	141					
5 Bälge ad. ♀, London	131 — 142	137,3					

ebenfalls im Juli und August. Bei einer Inselralle waren am 25. Juli am rechten Flügel alle Handschwinge neu geschoben. Sie besaßen lange blaue Federkiele, und die 2. Handschwinge war nur 57 mm lang. Die Handdecken waren ebenfalls erneuert, während die Armdecken noch nicht vermausert und länger als die frisch geschobenen Armschwinge waren. Lediglich die innerste Handschwinge (11.) und die 1. Armschwinge waren noch nicht ausgefallen. Am linken Flügel war nur noch die innerste Handschwinge des alten Gefieders erhalten; alle anderen Schwungfedern waren neu geschoben.

Der Flügel beider Arten ist diastataxisch, d. h., „daß am Unterarm die 5. große obere Deckfeder ausgebildet ist, die zugehörige Armschwinge dagegen scheinbar fehlt“ (Stresemann 1927—1934, n. Steiner 1917). Die Diastataxie stellt den Typus der Federanordnung bei primitiven Vogelgruppen dar. Zu Ausnahmen kann es (n. Steiner 1956) kommen, „wenn infolge einer besonderen Lebensweise die Ausbildung eines hubkräftigen Flügels eintrat“. So sollen einige aberrante Rallenformen eutaxisch geworden sein. Auch die heute flugunfähige Ralle *Atlantisia rogersi* hat einen eutaxischen Flügel (Lowe 1928; Verheyen 1957). Für die flugunfähige Inselralle und das flugfähige Teichhuhn ist die Übereinstimmung der Federanordnung sowie die diastataxische Lücke am Flügel auf Taf. III, Abb. 16 und 17 dargestellt.

Die Flügellänge von *Gallinula chl. chloropus* beträgt im Mittel 170 mm; die ♂♂ haben durchschnittlich etwas längere Flügel als die ♀♀ (s. Tab. 2). *G. chl. galeata* hat längere (176 mm) und *brachyptera* kürzere Flügel (160 mm) als *chloropus*, aber die Flügel von *G. nesiotis* sind mit nur 146 mm ganz beträchtlich kürzer als die Flügel aller drei *chloropus*-Rassen. Über einen Geschlechtsunterschied in der Flügellänge wird für *G. nesiotis* in der Literatur nichts vermerkt; lediglich die Messungen an 11 *nesiotis*-Bälgen (Tab. 2) im British Museum durch Dr. Abs ergaben für ♀♀ im Durchschnitt geringere Werte der Flügellänge (137,3 mm) als für ♂♂ (141 mm). Bemerkenswert ist, daß von den lebenden Inselralen junge Exemplare die längsten Flügel (s. Tab. 5) und auch im Durchschnitt längere Flügel als adulte Tiere hatten (6 juv. = 147,7 mm; 14 ad. = 145,9 mm). Bei zwei Inselralen, die vom Jugendkleid ins Alterskleid mauserten (juv. 149 mm — ad. 148 mm; juv. 150 mm — ad. 149 mm; jeweils im Abstand von einem Jahr gemessen), war der Flügellängenunterschied aber zu gering, um den erwähnten Altersunterschied am Flügel für *nesiotis* sicher zu bestätigen.

Die Länge der Armschwinge von *G. nesiotis* (86 — 100 mm) stimmt in ihrer Variation ungefähr mit der von *G. chl. chloropus* (85 — 101 mm) überein, ist aber im Mittel etwas kürzer (s. Tab. 2). *G. chl. galeata* hat längere und *brachyptera* kürzere Armschwinge als *chloropus* und *nesiotis*. — Der Armflügel von Teichhuhn und Inselralle ist flächenmäßig also ungefähr gleich groß, während der Handflügel bei der Inselralle kleiner als beim Teichhuhn ist.

Im Bau der Schwungfedern unterscheidet sich die Inselralle auffällig vom Teichhuhn: Ihre Handschwingen sind nicht nur kürzer, sondern auch schmaler. Weiterhin sind die Außenfahnen der äußeren Handschwingen etwa ein Drittel so breit wie die Innenfahnen, während sie beim Teichhuhn nur ein Sechstel so breit sind. Sie nehmen bei der Inselralle zur Federspitze hin kaum an Breite ab; beim Teichhuhn liegt dagegen das Ende des Federschafes fast am Außenrand der Feder (vgl. Abb. 11). Die Federschäfte (Rhachis) aller Schwungfedern sind bei der Inselralle dünner und schwächer, ihre Krümmung in distaler Richtung ist geringer, und die Äste (Rami) der Innenfahnen der Handschwingen bilden mit dem Schaft einen spitzeren Winkel. Der Zusammenhalt der Rami untereinander ist schwächer, so daß die Schwungfedern lockerer und weicher sind. Vor allem an den Federspitzen der Handschwingen fällt der geringe Zusammenhalt der Rami auf. (Über die Feinstruktur der Vogelfeder s. Sick 1937.)

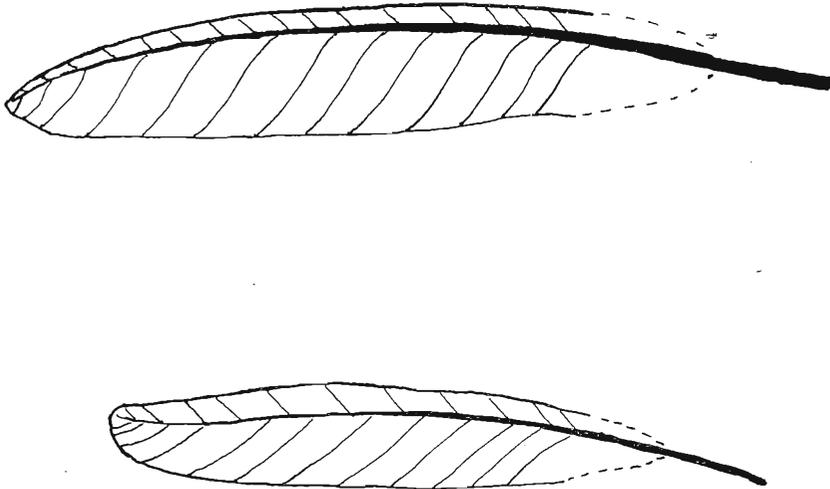


Abb. 11. Zweite Handschwinge  $\frac{3}{4}$  nat. Größe von *Gallinula chl. chloropus* (oben) und *Gallinula nesiotis* (unten).

Bei der Inselralle sind Hand- und Armschwingen in Bau und Festigkeit kaum voneinander unterschieden, während sich beim Teichhuhn und bei jedem flugfähigen Vogel der Handflügel vom Armflügel immer sehr deutlich durch seine größere Festigkeit, den stark asymmetrischen Federbau und die längeren und spitzeren Schwingen unterscheidet. Die Ähnlichkeit von Hand- und Armflügel ist bei anderen flugunfähigen Rallen teilweise noch deutlicher als bei der Inselralle und ist n. Stresemann (1932) ein typisches Merkmal für beginnende oder vollständige Flugunfähigkeit.

### III. Der Bau des Skelettes

An der Wirbelsäule (s. Tafel II) folgen bei beiden Arten auf Atlas und Epistropheus 12 Halswirbel, von denen die beiden caudalen je einen

freien Dornfortsatz (Proc. spinosus) tragen. Am letzten Halswirbel setzt außerdem ein Paar kurzer, freier Rippen an. Ein (Thorakal)-Wirbel, der die Halswirbel mit dem Thorakalabschnitt verbindet, besitzt ein Paar langer freier Rippen, die folgenden 6 Wirbel des Thorakalabschnittes tragen je 2 Rippen, deren Enden das Sternum erreichen. Alle 7 Wirbel haben breite Dornfortsätze, die jeweils durch ein Ligament mit dem nächsten Wirbel fest verbunden sind. Zwischen den Thorakalwirbeln und dem Synsacrum liegt ein synsacro-thorakaler Wirbel mit einem Paar langer freier Rippen. In Ausnahmefällen kommt ein weiteres Paar kurzer freier Rippen am folgenden Wirbel vor (s. Abb. 13. u. 15 a). Die 6—8 freien Caudalwirbel tragen je einen hohen Dornfortsatz, eine Hämapophyse und zwei lange Querfortsätze.

Der einzige Artunterschied an der Wirbelsäule besteht darin, daß die Wirbel der Inselralle breiter, höher und länger sind als die des Teichhuhns. Hals-, Brust- und Beckenabschnitt stehen aber bei beiden Arten untereinander in gleichen Längenverhältnissen (s. Tab. 3). Die Atlas-Sacrum-Länge des Teichhuhns beträgt im Mittel 193,3 mm und die der Inselralle 218,2 mm; in der Körpergröße verhält sich *chloropus* zu *nesiotis* demnach wie 1 : 1,13 :

Die Inselralle ist um 13% größer als das Teichhuhn (*G. chl. chloropus*).

Tab. 3. Die Länge der Wirbelsäule (Mittelwerte)

	<i>Gallinula chl. chloropus</i>	<i>Gallinula nesiotis</i>
	n = 5	n = 3
Länge der Halswirbelsäule in mm	98,2	110,5
Länge des Thorakalabschnittes in mm	47,8	53,8
Länge des Synsacrums in mm	47,3	53,9
Atlas-Sacrum-Länge in mm	193,3	218,2
<b>Größenverhältnis der Arten</b>	<b>1</b>	<b>1,13</b>
Halswirbelsäule in % der A-S-Länge	50,8	50,7
Thorakalabschnitt in % der A-S-Länge	24,8	24,6
Synsacrum in % der A-S-Länge	24,4	24,7

Tafel II (<sup>3</sup>/<sub>4</sub> nat. Gr.)

Abb. 12. *Gallinula nesiotis*; Wirbelsäule vom 6. Halswirbel bis zum Pygostyl in Seitenansicht.

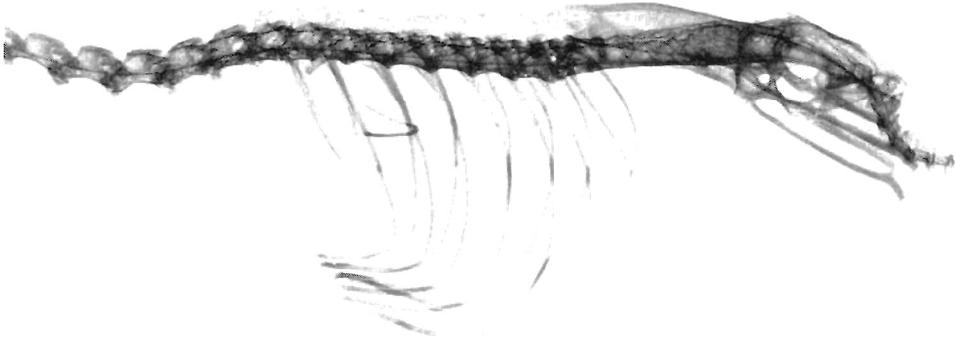
Abb. 13. *Gallinula chl. chloropus*; Wirbelsäule vom 5. Halswirbel bis zum Pygostyl. Der schwarze Schatten innerhalb der Halswirbelsäule rührt von einem Draht her, auf den die Wirbel aufgeschoben waren.

Abb. 14. *Gallinula nesiotis*; a: Thorakalabschnitt in Ventralansicht. Die Coracoide (links) werden vom Schatten der Scapula und Clavicula überlagert. Der dunkle Strich parallel zur Brustwirbelsäule ist der Schatten der Crista sterni. — b: Synsacrum in Ventralansicht.

Abb. 15. *Gallinula chl. chloropus*; a und b wie in Abb. 14. Die Rippen laden nur auf Grund eines Präparationsunterschiedes weiter seitlich aus.

Alle Abbildungen sind Kontaktabzüge von Röntgenaufnahmen.

TAFEL II



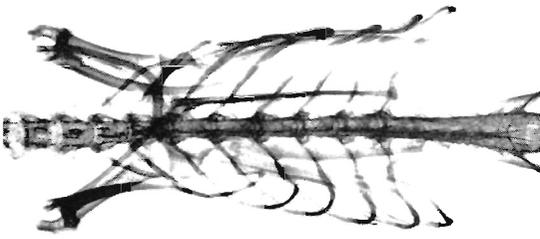
12



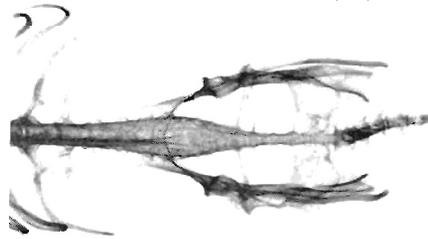
13



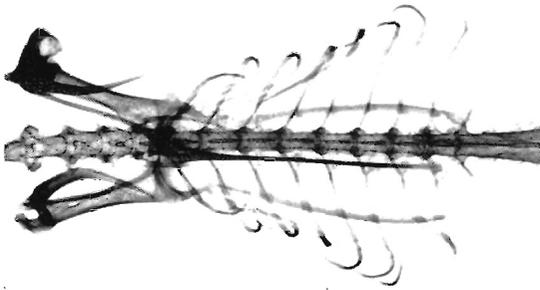
14a



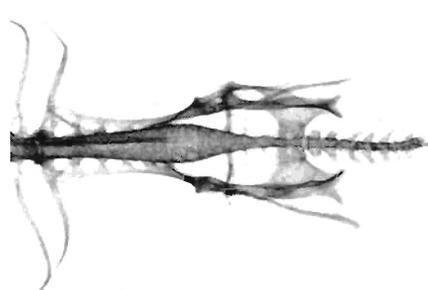
14b



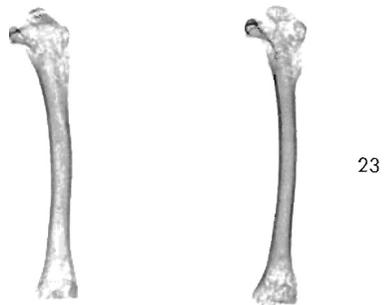
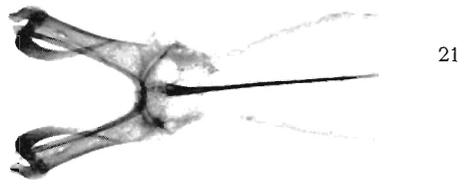
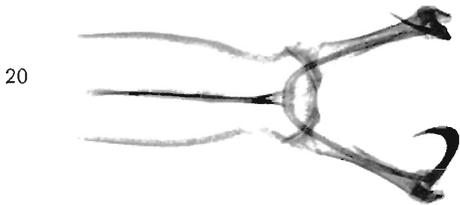
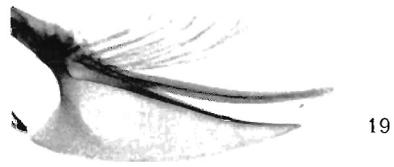
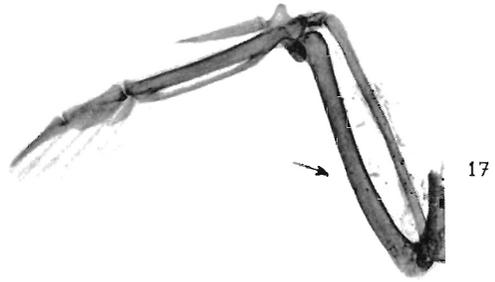
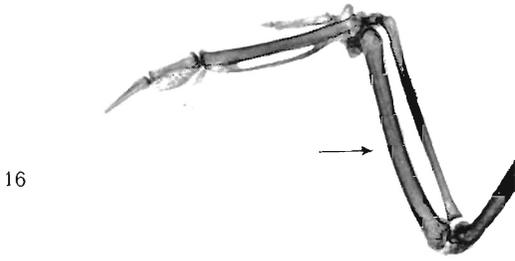
15a



15b



TAFEL III



Das Synsacrum von *Gallinula chloropus* und *nesiotis* hat die gleiche Konstruktion (s. Tafel II und Abb. 2, V): Das Praeacetabulum ist schmal und hoch. Das paarige Ileum nähert sich in seinem vorderen Teil der Crista ilio-lumbalis, legt sich ihr von beiden Seiten an, reicht an schmaler Stelle bis zum Dorsalrand der Crista und verwächst hier mit dieser. Diese Nahtstelle zeichnet sich im Röntgenbild der Abb. 12 u. 13 als dreieckiger, dunkler Schatten auf dem Kamm ab. Cranial endet das Ileum in einem seitlichen Fortsatz, der über die freie Rippe reicht (s. Abb. 14 b und 15 b). Der laterale Ileumrand verläuft von hier aus in einer zur Wirbelsäule hin gekrümmten Linie caudalwärts. Das Beckenschild ist groß und breit ausgebildet. Es überdacht die Antitrochanter jedoch nicht, sondern erreicht seine größte Breite in dem Abstand der beiden Processus iliolateralis. Der vor dem Antitrochanter gelegene seitliche Fortsatz, der Processus pectinealis, ist nur schwach ausgebildet wie bei den meisten Rallen (Verheyen 1957). Das Pubis nähert sich dem Ischium so stark, daß zwischen dem Foramen obturatorium und der Fenestra ischio-pubica nur eine schmale Verbindung besteht. Das Postpubis ist kurz und überragt den Angulus ischiadicus nur um wenige Millimeter. Das Foramen ischiadicum ist rundoval, und die Spinae iliocaudales sind zur Wirbelsäule hin einwärts gebogen.

Ein deutlicher Artunterschied besteht darin, daß das Becken der Inselralle stärker caudalwärts „geknickt“ ist als das des Teichhuhns: die Dorsalfläche des Proc. ilio-lateralis ist bei *nesiotis* gewölbter.

Eine unterschiedlich starke Abknickung des Beckens postal vom Acetabulum stellten auch Fisher (1946) bei Raubvögeln und Rüggeberg (1960) bei Passeres fest. Ersterer sieht darin eine Anpassung mancher Raubvogelarten an die stärkere Beanspruchung der Hinterextremität beim Beutefang und beim Festhalten der Nahrung. Rüggeberg stellte die stärkste Synsa-

---

Tafel III (<sup>2</sup>/<sub>3</sub> nat. Gr.)

Abb. 16. *Gallinula nesiotis*; Arm- und Handflügel. Die Schäfte der Schwungfedern sind als schwache Schatten zu erkennen. Der schwarze Pfeil weist auf die diastataxische Lücke mit dem Schaft der 5. großen Deckfeder hin.

Abb. 17. *Gallinula chl. chloropus*; wie Abb. 16.

Abb. 18. *Gallinula nesiotis*; Sternum seitlich. Auf der stark reduzierten Crista sterni zeichnet sich die Linea interpectoralis deutlich ab.

Abb. 19. *Gallinula chl. chloropus*; Sternum seitlich. Hohe Crista sterni mit schwach zu erkennender Linea interpectoralis.

Abb. 20. *Gallinula nesiotis*; Sternum von ventral, mit Coracoid, Clavicula und Scapula. Die schwarze Linie in der Mitte des Sternums ist der Schatten der Crista sterni.

Abb. 21. *Gallinula chl. chloropus*; wie in Abb. 20.

Abb. 22. Femur von *Gallinula nesiotis* (links) und *Gallinula chl. chloropus* (rechts). Auffälliger Längenunterschied, kein Konstruktionsunterschied.

Abb. 23. Humerus von *Gallinula nesiotis* (rechts) und von *Gallinula chl. chloropus* (links).

Alle Abbildungen sind Kontaktabzüge von Röntgenaufnahmen.

crum-Knickung bei den besonders gewandten Baumvögeln innerhalb der Gruppe der Passeres fest. Vielleicht hängt auch die im Vergleich zum Teichhuhn stärkere Beckenknicung der Inselralle mit einer größeren Beanspruchung der Hinterextremität zusammen. Aus solchen funktionellen Formbildungen lassen sich jedoch keine Aussagen über verwandtschaftliche Beziehungen machen.

Am Sternum von Inselralle und Teichhuhn setzen 6 Paar Rippen an. Hinter der Ansatzstelle des letzten caudalen Rippenpaares zweigt jederseits ein Processus lateralis posterior von der Brustbeinplatte ab, der die caudale Sternumspitze nur um wenige mm überragt (s. Tafel III, Abb. 20 u. 21). Dorsal von den Gelenkflächen mit den Coracoiden bildet das Brustbein den Rippenfortsatz (Proc. sternocoracoideus n. Fürbringer 1888, oder Proc. lateralis anterior n. Stresemann 1927—1934, oder Trabecula lateralis n. Verheyen 1957). Die Vorderkante der Crista sterni verläuft in einem leichten Bogen, und der Kamm endet auf der caudalen Spitze der Brustbeinplatte. In den meisten Fällen ist die Linea interpectoralis, die die Grenze zwischen den Ansatzflächen der beiden Flugmuskeln darstellt, auf der Crista sterni deutlich sichtbar (s. Abb. 18 u. 19).

Die Crista sterni der Inselralle ist auffallend kleiner und ihre Außenkante bis zur Linea interpectoralis dicker als beim Teichhuhn. In einem Röntgenbild entsteht an ihrer Stelle ein stärkerer Schatten (vgl. Abb. 18 u. 19). Der Flächeninhalt des Brustbeinkammes beträgt bei *Gallinula chloropus* auf jeder Seite rund 4 cm<sup>2</sup> und bei *G. nesiotis* nur rund 2 cm<sup>2</sup>. Somit bietet die Crista sterni der Inselralle 4 cm<sup>2</sup> weniger Ansatzfläche für die Flugmuskulatur als die des Teichhuhns.

Bei vielen flugunfähigen oder flugschwachen Vogelarten ist die Crista sterni mehr oder weniger stark reduziert, und den Ratiten fehlt sie sogar ganz. Es scheint eine typische Begleiterscheinung beginnenden oder vollständigen Flugverlustes zu sein, daß eine Reduktion dieses Knochenkammes eintritt (Stresemann 1927—1934 u. a.). Form und Größe des Brustbeinkammes sind deshalb bei Inselralle und Teichhuhn funktionell zu erklären; sie sind kein Maß für die Verwandtschaft der beiden Formen.

Die Flügel- und Beinskelette von Inselralle und Teichhuhn unterscheiden sich in Länge und Proportion. Diese werden im funktionell anatomischen Teil analysiert. Abgesehen von solchen Unterschieden ist der Bau des Flügel- und Beinskelettes bei beiden Arten weitgehend gleich. Dies gilt für die Gelenkköpfe von Humerus und Femur, für die Krümmung der Ulna, für die Gestalt, Anzahl und relative Größe der Handwurzelknochen und für die Form der Zehengelenke und -glieder. Bei beiden Arten trägt die Ulna 12 Armschwinger, der Carpometacarpus 6 Handschwinger (und zwar die 5. bis 10., von denen die 6. bis 9. über die Fissura intermetacarpalis hinüberreichen, s. Abb. 16 u. 17), die Phalanx I des 3. Fingers die 4. Handschwinge, die Phalanx I des 2. Fingers die 3. und 2. Handschwinge

und die Phalanx II des 2. Fingers die 1. Handschwinge. Der Umriß der Fissura intermetacarpalis variiert individuell, doch scheint er durchschnittlich bei der Inselralle etwas kürzer und breiter zu sein als beim Teichhuhn.

Der Tibiotarsus der Inselralle weicht durch seine distale Verbreiterung deutlich von dem des Teichhuhns ab. Er bildet einen breiten distalen Gelenkkopf aus. Entsprechend ist der Tarsometatarsus der Inselralle vor allem in seinem proximalen Teil verbreitert und hat einen viel kompakteren proximalen Gelenkkopf als beim Teichhuhn. Die Unterschiede

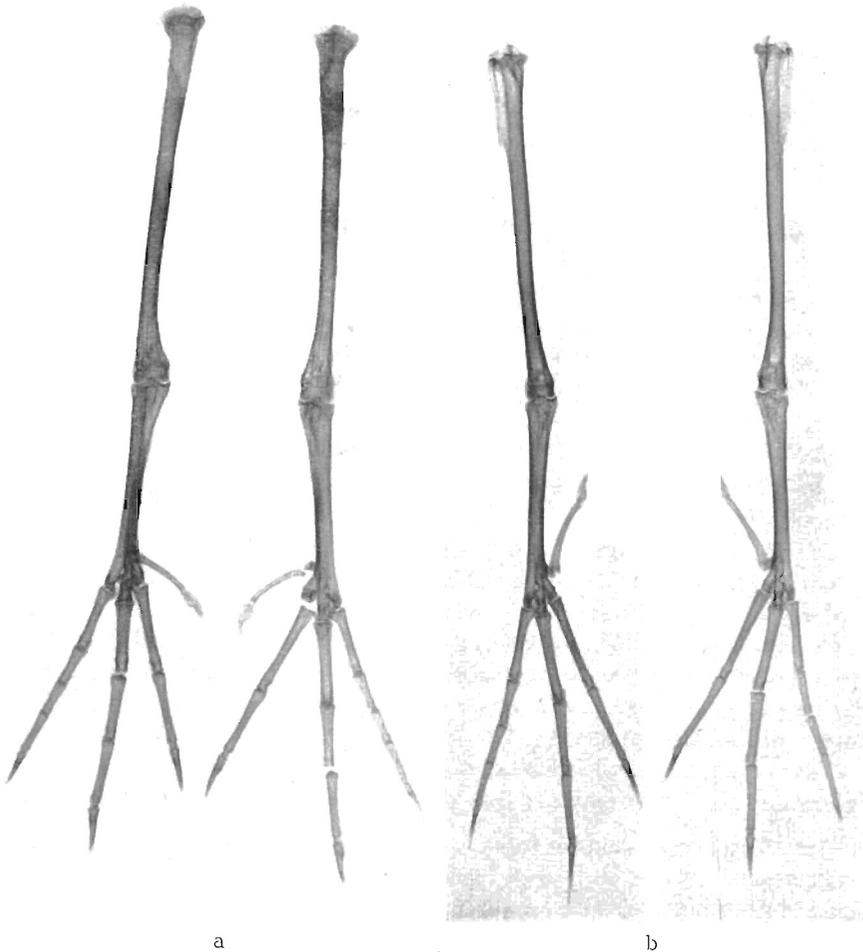


Abb. 24 a. *Gallinula nesiotis*; rechte und linke Hinterextremität ohne Femur von vorne. Die Fibula fehlt nur auf dieser Aufnahme, ist normalerweise aber wie bei *G. chl. chloropus* ausgeprägt. Das breite Intertarsalgelenk und die kräftigere Mittelzehe fallen im Vergleich zu Abb. 24 b auf.

Abb. 24 b: *Gallinula chl. chloropus*; rechte und linke Hinterextremität ohne Femur von vorne (beide 0,6 nat. Gr.).

dieser beiden Beinknochen wirken sich vor allem auf die Breite des Intertarsalgelenkes aus und lassen sich an diesem am besten messen. Die Breite des Intertarsalgelenkes konnte an allen lebenden Inselralen und an allen Bälgen festgestellt werden, so daß sich gute Mittelwerte für dieses Maß ergaben (s. Tab. 4). Gleichzeitig wurde die Höhe des Tarsometatarsus in seinem distalen Abschnitt bei allen Exemplaren gemessen; sie wird hier kurz als „Laufhöhe“ bezeichnet.

Im Mittel beträgt die Breite des Intertarsalgelenkes bei *nesiotis* (21 Ex.) 9,96 mm, bei *galeata* (6 Ex.) 8,8 mm und bei *chloropus* (20 Ex.) 7,61 mm. Das Verhältnis von Tarsometatarsuslänge : Breite des Intertarsalgelenkes ist bei *nesiotis* 5,1, bei *galeata* 6,4 und bei *chloropus* 6,3. Obwohl der Tarsometatarsus von *galeata* (56,4 mm) länger als der von *chloropus* (48,2 mm) und von *nesiotis* (51,1 mm) ist, hat sich bei ihr das Intertarsalgelenk im Vergleich zu *chloropus* nur proportional verbreitert, während es bei *nesiotis* überproportional breiter ist. Die „Laufhöhe“ beträgt bei *nesiotis* und *galeata* 8,8 mm und bei *chloropus* 8,4 mm. Die Mittelzehe ohne Krallen ist bei allen 3 untersuchten Teichhuhnrasen und bei der Inselralle länger als der Tarsometatarsus, und zwar ist sie bei *nesiotis* um 4,5 mm = 8,8%, bei *galeata* um 10,4 mm = 18,5%, bei *chloropus* um 8,8 mm = 18,2% und bei *brachyptera* um 7 mm = 14,2% länger als der Tarsometatarsus. Wieder liegen die Indices von *galeata* und *chloropus* nahe beieinander, während der Index der Inselralle ausdrückt, daß bei ihr die Mittelzehe im Vergleich zu den beiden *chloropus*-Rassen nur unterproportional länger als der Tarsometatarsus ist. Die einzelnen Glieder der Mittelzehe wirken bei der Inselralle etwas kompakter als beim Teichhuhn, doch ist dies nicht exakt zu messen.

Die Artunterschiede am Beinskelett von Inselralle und Teichhuhn — relativ breiteres Intertarsalgelenk, höherer Lauf, relativ kürzere dickere Mittelzehe der Inselralle — drücken übereinstimmend aus, daß das Teichhuhn schlankere und gestrecktere Beine besitzt als die Inselralle. Daß diese Merkmale jedoch kein Grund zur Abtrennung der Inselralle in eine eigene Gattung sind, deutet die Variation der Merkmale zwischen den *chloropus*-Rassen an. Es scheint sich bei *nesiotis* vielmehr um funktionelle Umbildungen der Hinterextremität zu handeln, die möglicherweise mit den besonderen Lebensbedingungen der Inselralle auf Gough Island zusammenhängen.

Am Schädel beider Arten sind keine konstruktiven Unterschiede festzustellen. Weder der Vergleich von Röntgenaufnahmen noch die Untersuchung am Schädel skelett ergaben gestaltliche Abweichungen, die sich nicht aus dem Größenunterschied erklären. Die Inselralle besitzt einen in allen Dimensionen um wenige mm größeren Schädel als das Teichhuhn. Nur das Praemaxillare ist nicht länger. Denkt man sich die Schädel beider Arten in Seitenansicht geröntgt und die äußere Kontur als Umriß gezeichnet, so umschließt der Schädel der Inselralle den des Teichhuhns im Abstand von knapp 1 mm. Würde man dasselbe in Ventralansicht der Schädel durch-

führen, so umschließt der Schädelumriß der Inselralle den des Teichhuhns im Abstand von ca. 1,5 mm. Das bedeutet, daß der Inselrallenschädel im Vergleich zum Teichhuhn in der Breite stärker als in der Höhe und Länge zunahm.

Tab. 4. Tarsometatarsus und Phalangen

Untersuchtes Material	Länge d. Tarsometatarsus in mm		Länge d. Mittelzehe ohne Krallen in mm	
	Variation	Mittel	Variation	Mittel
<i>Gallinula nesiotis</i> (21 Exemplare)	47,6 — 54,4	51,1	50,5 — 59,3	55,6
<i>Gallinula chl. galeata</i> (6 Exemplare)	51,7 — 58	56,4	59,2 — 73,5	66,8
<i>Gallinula chl. chloropus</i> (20 Exemplare)	43 — 53	48,2	51,7 — 60,6	57,0
<i>Gallinula chl. brachyptera</i> (4 Exemplare)	46,7 — 52,8	49,1	52 — 61	56,1

Untersuchtes Material (Exemplare wie oben)	Breite d. Intertarsalgelenkes in mm		Laufhöhe in mm	
	Variation	Mittel	Variation	Mittel
<i>Gallinula nesiotis</i>	9,2 — 11,2	9,96	7,4 — 10	8,8
<i>Gallinula chl. galeata</i>	8,5 — 9,0	8,8	8,5 — 9	8,8
<i>Gallinula chl. chloropus</i>	7,0 — 8,3	7,61	7,5 — 9	8,4
<i>Gallinula chl. brachyptera</i>	7,0 — 7,4	7,25	7,0 — 8,6	7,9

#### IV. Biologie

Zur Fortpflanzung des Teichhuhns vergleiche Steinbacher (1939), Niethammer (1942) und die dort zitierte Literatur. Die Brutzeit von *Gallinula chl. chloropus* beginnt Mitte bis Ende April, das Gelege besteht aus 6 bis 8 und gelegentlich 10 oder 11 Eiern, und die Brutdauer beträgt 19 bis 22 Tage. Als Balzhandlung ist vor allem das von Steinbacher (1939) beschriebene Scheinnisten zu erwähnen: „Es vollzieht sich in der Form, daß der balzende Vogel mit den Beinen einknickt, die Brust bis dicht über dem Boden herabsenkt, dabei die weißen Unterschwanzdecken abstellt und dadurch mehr Weiß zeigt als sonst. Hierbei vollführt der Vogel mitunter drehende Bewegungen, die so wirken, als ob er eine Nestmulde formen wollte.“ Die Paarung leitet das ♂ dadurch ein, daß es eine Zeitlang das ♀ treibt und es leicht in das Gefieder des Kopfes, des Halses und des Rückens pickt.

An zwei gekäfigten Inselralen beobachtete ich ebenfalls im April Balz und Nestbau, nachdem die Ruffreudigkeit der Tiere im Februar und März ständig zugenommen hatte. Zu einer Brut kam es jedoch nicht. Mehrfach traf ich die Tiere bei gegenseitigem Picken im Kopfgefieder an, wobei das eine Tier seinen Kopf dem anderen zuneigte und zeitweise die Augen

schloß. Einige Male lief ein Partner zu einem Platz, an dem etwas Stroh und Halme zusammengetragen waren, setzte sich auf die leicht angedeutete Nestmulde und drehte sich, als ob er Eier hudere. Leises Rufen begleitete dies Verhalten. Das richtige Nest hatten die Tiere aber unter einer in der Voliere stehenden großen Kiste aus Reisig, Laub, Grashalmen und Schilf aufgeschichtet. Saß ein Partner auf diesem Nest, so war sein leiser Ruf häufig zu hören und lockte gelegentlich das andere Tier herbei, worauf sich beide gegenseitig das Kopfgefieder pickten. In der Nähe seines Partners senkte das „♀“ manchmal den Kopf zum Boden, knickte im Intertarsalgelenk leicht ein, stellte den Schwanz empor und zeigte die weitgespreizten, weißen Unterschwanzdecken. Einmal bestieg daraufhin der Partner das „♀“, zupfte es im Kopfgefieder, aber zu einer Begattung kam es nicht.

Wilson (1958) beschrieb eine Gefangenschaftsbrut der Inselralle, die im April gelang. Danach vollzog sich die Paarung der Inselralle sehr ähnlich wie beim Teichhuhn: Beide Partner lockten leise, gingen nebeneinander her, und das ♂ rieb seinen Körper am Gefieder des ♀. Dann forderte das ♀ zur Paarung auf, indem es die weißen Unterschwanzdecken zeigte und leise rief, sich dann vom ♂ abwandte und die Schnabelspitze auf den Boden legte. Daraufhin stieg das ♂ mit ausgebreiteten Flügeln auf das ♀ und vollzog die Paarung. Das Gelege bestand aus zwei Eiern, die in Form und Farbe denen von *Gallinula chloropus* ähneln sollen, und die Inselralle brüteten 21 Tage. — Über Brutzeit und Brutverhalten der Inselralle auf Gough Island liegen keine Beobachtungen vor. Die spärlichen Gefangenschaftsbeobachtungen deuten jedoch auf eine auffällige Ähnlichkeit des Brutverhaltens von *chloropus* und *nesiotis* hin. Der Unterschied in der Gelegegröße beider Arten ist gewiß auf die verschiedenen Lebensbedingungen zurückzuführen. Kleine Gelege scheinen für die endemischen Landvögel von Tristan da Cunha typisch zu sein (Hagen 1952). Auch die Ralle *Atlantisia rogersi* legt normalerweise nur 2 Eier, und Hagen vermutet, daß diese Reduktion der Eizahl möglicherweise bei Inselvögeln weit verbreitet ist.

Die Stimme der Inselralle ist metallischer und lauter als die des Teichhuhns. Der Stimmführung dienen einzelne oder gereihte leise Lockrufe; sie sind sehr häufig zu vernehmen. Bei Erregung wird die Lautstärke und die Länge der Rufreihe gesteigert. Beim Anblick oder Verfolgen eines Rivalen und bei Kämpfen kommt es zu eindringlichem Schreien, das eine rasche Folge lauter „Gück“-Rufe ist. Einzelne Gückrufe in längeren Abständen und abfallender Lautstärke beenden den Kampf. Während der Balzzeit locken sich die Partner sehr häufig mit leisen einzelnen oder gereihten Rufen. Gelegentlich trägt der auf dem Nest sitzende Partner eine sehr lange, im Ton und in der Lautstärke gleichbleibende Rufreihe leise vor. Daraufhin kommt der Partner dann manchmal plötzlich unter lautem, fast kreischendem „Gück“-Rufen zum Nest gelaufen. Es folgt jedoch kein Kampf, sondern Begrüßung und Gefiederpicken. Auch das *chloropus*-♂ kann bei

der Weibchensuche seine Rufreihen plötzlich zu kreischendem „irrai“ steigern (Niethammer 1942), während sich sonst die Teichhuhnpartner ebenfalls durch leise Rufreihen locken und diese Rufe bei Erregung in der Lautstärke steigern und in rascherer Folge vortragen.

Über die Nahrung der Inselralle auf Gough Island ist nichts bekannt. In Gefangenschaft sind Inselrallen leicht mit Körnern, Grün, Weichfutter, Fleisch und Fischen zu füttern. Eine Vorliebe zeigen sie für Regenwürmer, lebende Insekten und Salat. Nach jedem Fressen, auch wenn sie nur wenig aufgenommen haben, eilen Inselrallen sofort zum Wasser, um zu trinken. (Zur Nahrung des Teichhuhns vergleiche Naumann 1905, Collinge 1918 — 1924, Gill 1928, Reh 1932, Niethammer 1942 u. a.) Inselrallen schwimmen gern, um auf der Wasseroberfläche treibende Nahrung aufzunehmen. Gelegentlich tauchen sie während des Schwimmens den Kopf unter Wasser, um Nahrung heraufzuholen, aber nur selten tauchen sie ganz unter Wasser. Von einem festen Standort aus beobachten sie die Wasserfläche, ziehen größere Wasserpflanzen mit dem Schnabel heran, halten sie mit den Füßen fest und reißen dann stückweise Blätter oder Stengelteile mit dem Schnabel ab. Das Teichhuhn nimmt seine Nahrung vorwiegend im Schwimmen auf; bei Nahrungsmangel wandert es auch auf Felder, um Körner zu fressen, oder in Gärten, um Obst, Tomaten u. a. anzupicken.

Die Inselralle verwendet bei der Nahrungsaufnahme stets ihre Füße zum Umwenden und Durchsuchen des Futters, oder zum Festtreten großer Blätter, von denen sie dann mit dem Schnabel Stücke abreißt. Jede in die Voliere gelegte Grassode wird zunächst von der Inselralle mit Füßen und Schnabel umgedreht und die Erde nach lebenden Tieren abgesucht. Die Inselralle gebraucht ihre Füße bei der Nahrungsaufnahme jedoch nie in derselben Weise wie *Porphyrio*, das Purpurhuhn. Dieses hebt nämlich die Nahrung (z. B. Blätter oder Halme) mit einem Fuß vom Boden auf, klemmt sie zwischen den Zehen ein und führt den Fuß so zum Schnabel, um nun stückweise Blatteile abzureißen und zu fressen.

Inselrallen scheinen wie Teichhühner omnivor zu sein. Für *Gallinula chl. chloropus* gibt Collinge (1918 — 1924) an, daß sich ihre Nahrung durchschnittlich aus 75 % Vegetabilien und 25 % animalischer Kost zusammensetzt. Im Magen der amerikanischen *Gallinula chl. cachinnans* wurden zu 96,75 % Pflanzenreste gefunden.

Kampf der Artgenossen untereinander kommt bei Inselrallen, insbesondere wenn viele zusammen in einer Voliere gehalten werden, häufig vor. Dabei versuchen die Kämpfenden stets auf ihren Feind hinaufzuspringen, um ihn mit Füßen und Flügeln zu schlagen und mit dem Schnabel zu hacken. Gegen das Teichhuhn erweisen sich Inselrallen so aggressiv, daß beide nicht gemeinsam in einer Voliere gehalten werden können. Sobald sich nämlich ein Teichhuhn zeigt, wird es von der Inselralle mit lautem Gegacker verfolgt und bis zur Erschöpfung gejagt. Im Kampf packt die

Inselralle das Teichhuhn mit Schnabel und Füßen, und wenn sie schließlich auf dem Rücken des Teichhuhns steht, hackt sie ihm den Kopf ein und tötet es so. Immer sind Inselralen die Angreifer und Sieger. Teichhühner setzen sich kaum zur Wehr, sondern versuchen nur zu flüchten. Unentschieden bleibt der Kampf, wenn es den Teichhühnern gelingt, fliegend auf einen hohen Sitzplatz zu flüchten. Suchen die Teichhühner dagegen zu ebener Erde Unterschlupf, werden sie von den Inselralen herausgezerrt und erneut gejagt. Inselralen führten den Kampf nicht nur dann bis zur Vernichtung, wenn Teichhühner in ihre Voliere gesetzt wurden, sondern auch dann, wenn sie selbst in eine Voliere kamen, in der die Teichhühner schon lange heimisch waren. Deshalb scheint es sich nicht um Revierverteidigung, sondern um eine spezifische Aggressivität gegen das Teichhuhn zu handeln. In einer großen Voliere eines Vogelparkes, in der zahlreiche Arten lebten, von denen mehrere kleiner und schwächer als Inselralen waren, richtete sich die Angriffslust von zwei Inselralen nie gegen die Nicht-Rallen, sondern nur gegen Teichhühner, von denen sie in zwei Tagen 6 töteten.

Nach diesen Beobachtungen scheint es unmöglich, daß Inselralen und Teichhühner sympatrisch leben könnten. Diese Unduldsamkeit der Inselralle darf gewiß zu jenen isolierenden Mechanismen (Sibley 1957) gezählt werden, die unter nahe verwandten Arten eine Vermischung wirksam verhindern.

## V. Zusammenfassung der Artkennzeichen

1. Das Gefieder adulter Inselralen ist intensiv schwarz und das der Teichhühner grau-schwarz. Der Inselralle fehlt die weiße Flankenstreifung des Teichhuhns, aber das Farbmuster von Schnabel, Stirnplatte und Beinen ist auffallender als beim Teichhuhn. Stärkere Melanisierung kann mit der hohen Luftfeuchtigkeit auf Inseln zusammenhängen, und leuchtendere Färbung ist bei Inseltieren, die kaum Feinde haben, weit verbreitet (Hesse 1924). Außerdem wurde oben schon erwähnt, daß auch bei *Gallinula chl. chloropus* gelegentlich die Beine auffallender gefärbt sind. Die geringen Unterschiede in der Färbung berechtigen daher nicht dazu, beide Arten generisch zu trennen.

2. Die Inselralle hat einen runden, gedrunenen und kurzen Flügel, das Teichhuhn dagegen einen spitzeren, gestreckten und längeren Flügel. Außerdem sind die Schwungfedern der Inselralle weicher und schwächer, und die Federfahnen haben einen geringeren Zusammenhalt untereinander. Zahl und Anordnung der Schwungfedern stimmen aber bei beiden Arten überein.

Alle vom flugfähigen Teichhuhn abweichenden Schwungfedermerkmale der Inselralle sind auch bei anderen Rallen als typische Begleiterscheinungen der Flugunfähigkeit zu finden (Stresemann 1932). Sie sind funktionell bedingte Formbildungen und liefern keine Handhabe zur Abspaltung der Inselralle in eine eigene Gattung.

3. Lauf und Zehen von *chloropus* und *nesiotis* sind annähernd gleich lang, aber das Intertarsalgelenk ist bei *nesiotis* sichtbar breiter. Dadurch wirken die Beine des Teichhuhns schlanker und gestreckter als die der Inselralle.

Schmale Hautfalten entlang den Zehen und die Art der Beinbeschilderung sind für beide Arten in gleicher Weise kennzeichnend.

4. Der Schnabel der Inselralle ist ebenso lang aber deutlich breiter und höher als der Teichhuhnschnabel. Der Längen-Breiten-Index des Schnabels variiert aber auch zwischen den *chloropus*-Rassen: *chloropus* 3,9; *brachyptera* 3,6; *galeata* 3,2. An diese Reihe schließt sich *Gallinula nesiotis* mit 2,6 an.

Die Gestalt des Vogelschnabels kann ganz von der Ernährungsweise abhängen, und innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe gibt es oft Arten mit recht verschiedenen Schnäbeln (Lack 1947; Eber 1956; Abs 1960). Der verschiedene Schnabelindex von *chloropus* und *nesiotis* ist die Folge funktionell bedingter Formbildung und kein Ausdruck eines Konstruktionsunterschiedes, der eine generische Sonderung rechtfertigen würde.

5. Die Nasenlöcher der Inselralle sind mehr oval als die des Teichhuhns; dies ist durch den höheren Schnabel der Inselralle bedingt (s. S. 261 und Abb. 9).

6. Die Inselralle ist gemessen an der Länge der Wirbelsäule die um 13% größere Art. Das Verhältnis der Längen der drei Wirbelsäulenabschnitte ist bei beiden Arten gleich (s. Tab. 3 u. S. 268).

7. Der Schädel der größeren Inselralle ist ein in allen Dimensionen etwas vergrößerter Teichhuhnschädel, und zwar in der Breite ein wenig mehr als in der Höhe und Länge. Nur das Praemaxillare ist gar nicht länger. Die Unterschiede der Schädel sind jedoch außerordentlich gering und konnten nicht exakt gemessen werden (s. S. 274).

8. Das Skelett von Extremitäten und Sternum ist konstruktiv zwischen Teichhuhn und Inselralle nicht unterschieden. Es bestehen aber Größen- und Proportionsunterschiede, die weiter unten analysiert werden.

9. Auch in der Konstruktion des Beckens bestehen keine Gattungsunterschiede. Ein wesentlicher gestaltlicher Unterschied ist jedoch die verschiedene Synsacrum-Knickung: Die Dorsalfäche des Proc. ilio-lateralis ist bei der Inselralle stärker gewölbt.

10. Die von Allen (1892) vorgebrachten Argumente für eine eigene Gattung (*Porphyriornis*) der Inselralle kann ich nicht anerkennen. Es trifft nicht zu, daß der Schnabel der Inselralle dem von *Porphyryula* und ihre Beine denen von *Porphyrio* gleichen bzw. ähnlicher sind als denen des Teichhuhns.

Während die Schnabelfärbung bei *Gallinula chloropus* und *nesiotis* vollständig übereinstimmt, weicht sie bei *Porphyryula*, mindestens durch die Farbe des Stirnschildes, von diesen beiden Arten ab. Die von Hagen (1952) für *Porphyryula martinica* angegebenen Schnabelmaße ergeben Indices für

die Schnabelform, die nicht mit den für *nesiotis* berechneten übereinstimmen. Außerdem ist die Gefiederfärbung, die Länge und Proportionierung der Beine bei *Porphyryla* anders als bei *nesiotis*. Daß *Porphyryla* und *nesiotis* übereinstimmend rund-ovale Nasenöffnungen besitzen, wogegen sie bei *chloropus* lang und schmal sind, kann deshalb kein Beweis dafür sein, daß zwischen *Porphyryla* und der Inselralle ebenso enge verwandtschaftliche Beziehungen bestehen wie zwischen dieser und dem Teichhuhn.

Die Beine von *Porphyrio* sind leuchtend scharlachrot; sie sind viel länger und breiter, anders proportioniert und anders beschil­dert als bei der Inselralle. An den Zehen von *Porphyrio* fehlen die für *Gallinula chloropus* und *nesiotis* kennzeichnenden Hautsäume. Außerdem verwendet *Porphyrio* die Füße bei der Nahrungsaufnahme in einer ganz charakteristischen Weise, die weder beim Teichhuhn noch bei der Inselralle jemals vorkommt. Die Beine der Inselralle unterscheiden sich also ganz auffällig von den Beinen von *Porphyrio*.

11. Die Ähnlichkeit bei der Balz von Inselralle und Teichhuhn (z. B. Scheinnisten, Zeigen der weißen Unterschwanzdecken, gegenseitiges Gefiederpicken, Lautäußerungen usw.) ist eine weitere Stütze meiner Ansicht, *Gallinula chloropus* und *nesiotis* seien unter allen lebenden Rallenarten am nächsten miteinander verwandt. Das aggressive Verhalten der Inselralle gegen das Teichhuhn spricht weiterhin dafür, daß auch die ökologischen Ansprüche beider Arten sehr ähnlich sein müssen, und daß die Inselralle offensichtlich im Teichhuhn ihren Konkurrenten erkennt und bekämpft.

## E. Funktionelle Anatomie

### I. Die Bewegungsweisen der beiden Arten

Das Teichhuhn ist ein guter und als Zugvogel auch ausdauernder Flieger, während die Inselralle nicht vom Boden auf­fliegen kann. Um einen erhöhten Sitzplatz zu erreichen, springen Inselral­len flatternd empor oder klettern flügelschlagend auf ihn hinauf. Durch wiederholtes Abspringen und Flattern gelingt es den Inselral­len manchmal, sich bis zu 1 m vom Boden abzuheben. Dieses Emporspringen erfolgt, z. B. bei Erregung und nach dem Baden, gelegentlich tanzartig 10 — 20 mal in rascher Folge, wobei die Inselralle die Flügel weit ausbreitet und alle Zehen gespreizt steif von sich streckt. Von einem 50 cm hohen Sitzplatz aus vermag die Inselralle nach kräftigem Abstoß und Sprung eine 2 — 3 m lange Bodenstrecke flatternd zu überwinden. Die Intentionsbewegung vor dem Start

---

Abb. 25 (Tafel IV). Inselral­len (*Gallinula nesiotis*) im Flatterflug. Um Zwischenräume zwischen zwei erhöhten Sitzplätzen zu überwinden, läßt sich die Inselralle entweder von dem höheren Platz herabfallen (a) oder sie springt mit ausgebreiteten Flügeln empor (b, f) und flattert zu dem anderen Sitzplatz hinüber. Dabei zieht sie die vom Sprunge nach hinten gerichteten Beine (c) auf halbem Wege unter den Körper (d) und landet dann mit vorgestreckten Beinen und gespreizten Zehen (e).

TAFEL IV



a



b



c



d

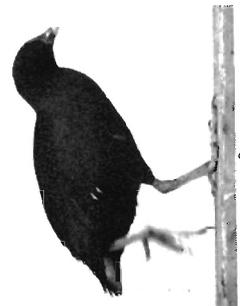
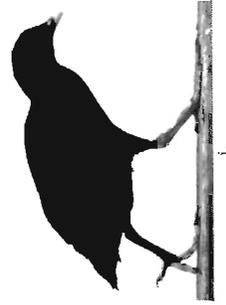
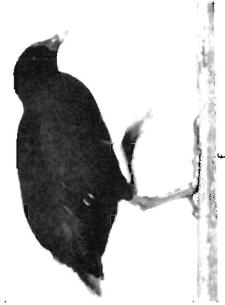
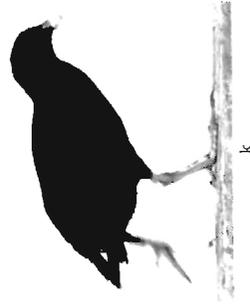
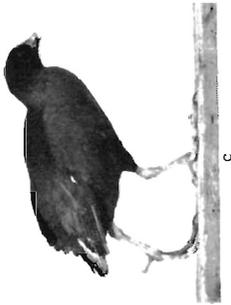
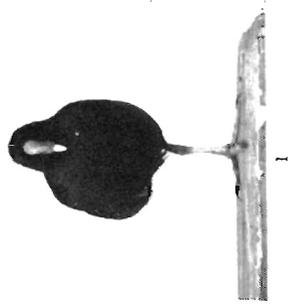


e



f

TAFEL V



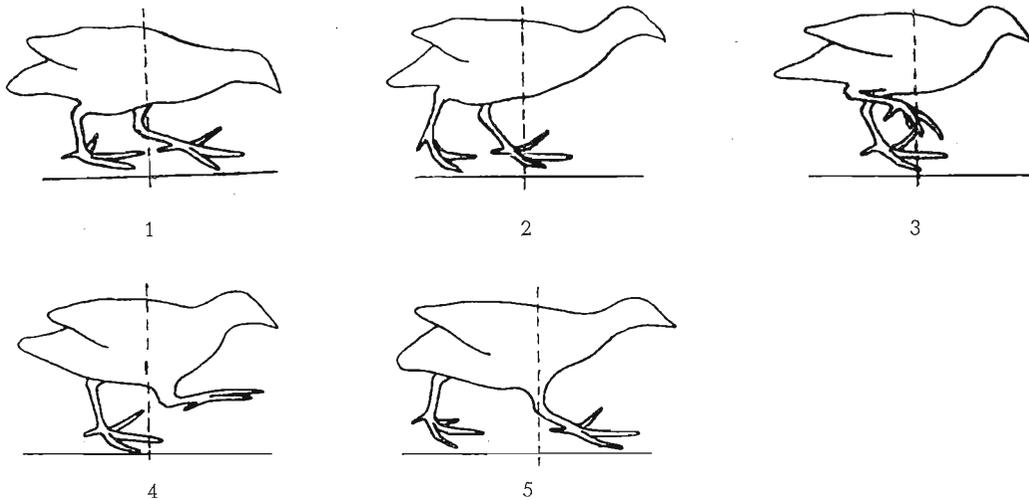


Abb. 26. Die fünf Schrittphasen eines laufenden Teichhuhns (*Gallinula chl. chloropus*). Nach Sigmund (1959, Fig. 4) angefertigte Photokopien, seitenverkehrt und vergrößert.

Abb. 27. (Tafel V) Die Schrittphasen einer laufenden Inselralle (*Gallinula nesiotis*).

a und b:

Sie steht auf breit gespreizten Zehen beider Füße (entspricht Phase 1 in Abb. 26).

c, d, e:

Sie setzt zum Schritt mit dem rechten Bein an, rollt die drei Zehen vom Boden ab, schiebt dadurch den Lauf schräg nach vorn oben, wodurch der Unterschenkel in eine zur Körperlängsachse und zum Boden parallele Lage gerät und der Körper etwas vorangeschoben wird (c entspricht Phase 2 in Abb. 26). Schließlich berühren nur noch das letzte Glied und die Krallen der Mittelzehe den Boden, während die II. und IV. Zehe bereits abgehoben sind (d und e).

f:

Die Zehen des nach hinten vom Boden abgehobenen Fußes werden aneinandergelegt und der Lauf an den Körper herangezogen. Im Intertarsalgelenk entsteht ein spitzer Winkel zwischen Lauf und Unterschenkel. Der Unterschenkel wird schräg nach vorn und oben verschoben (entspricht Phase 3 in Abb. 26).

g:

Der angewinkelte Lauf wird in Höhe des Intertarsalgelenkes am Standbein vorbei mit zusammengelegten Zehen nach vorne geführt. Dabei befindet sich der Lauf parallel zur Körperlängsachse und zum Boden, während der Unterschenkel, der zunächst schräg zur Körperlängsachse gerichtet war, nun senkrecht gestellt wird (entspricht Phase 4 in Abb. 26).

h und i:

Die Inselralle schiebt den Lauf weit nach vorn, führt ihn allmählich abwärts und spreizt die Zehen wieder. Dabei wird das distale Ende des Unterschenkels nach vorn gezogen (h entspricht Phase 5 in Abb. 26). Im Endstadium dieser Phase ist das Bein fast langgestreckt mit nur ganz geringer Winkelung im Intertarsalgelenk (i).

j und k:

Der 2. Schritt beginnt; der rechte Fuß ist wieder auf dem Boden aufgesetzt, und der linke wird jetzt abgerollt.

besteht dabei meist aus mehrmaligem Einknicken im Intertarsalgelenk ohne Flügelschlägen. Mit Vorliebe klettern Inselralen flatternd auf Äste, Büsche und Mauern und balancieren auf freien Geländern selbst in beträchtlicher Höhe, indem sie ihre Zehen um die Unterlage klammern. In welcher Weise Inselralen von einem Sitzplatz über Zwischenräume hin zu einem anderen gelangen, ist in Abb. 25 dargestellt und beschrieben. Wird eine Inselralle auf erhöhtem Sitzplatz bedrängt, flattert sie hinunter. Zwei Inselralen flogen sogar mehr oder weniger freiwillig mehrmals von einem 3,50 m hohen Balkon hinab. Dabei stellten sie sich zunächst ganz an den Rand der Außenmauer, knickten die Beine so weit wie möglich ein und sprangen schräg nach unten gerichtet ab. In der Luft flatterten sie dann mit schnellen Flügelschlägen und landeten recht sanft auf dem steinigen Boden.

Die Bewegungsphasen des laufenden Teichhuhns wurden von Sigmund (1959) untersucht. Er teilte einen Schritt, d. h. die Bewegung eines Beines vom Abheben bis zum Wiederaufsetzen des Fußes, in 5 Phasen ein und fertigte nach Filmaufnahmen Zeichnungen dieser Schrittphasen an (s. Abb. 26). Da es nun denkbar ist, daß der Verlust des Flugvermögens zu — gegenüber dem flugfähigen Teichhuhn — verändertem Laufen der Inselralle geführt haben kann, wurden auch die Schrittphasen der Inselralle photographiert (s. Abb. 27). Die verschiedenen Beinstellungen während eines Schrittes sind im Abbildungstext beschrieben.

Der Vergleich der laufenden Inselralle mit dem laufenden Teichhuhn (s. Abb. 27 u. 26) zeigt, daß sich ein Schritt bei beiden Arten aus den gleichen Phasen zusammensetzt. Auch die Schrittweite ist bei *nesiotis* und *chloropus* gleich, und das von Sigmund (1959) für das Teichhuhn über die Maximalexcursion der Tibia nach vorn und hinten und über die Beugelagen des Laufes Gesagte, scheint für die Inselralle ebenso zuzutreffen. Trotz ihrer Flugunfähigkeit bewegt sich die Inselralle also am Boden nicht anders fort als das Teichhuhn. Das ist deshalb bemerkenswert, weil andere flugunfähige Vögel sich am Boden z. B. hüpfend-springend rascher fortbewegen können als ihre flugfähigen Verwandten oder zu besonders guten Läufern wurden, wie z. B. die Rätiten.

Das Schwanzzucken und Kopfrucken beim Gehen ist für *Gallinula chloropus* und *nesiotis* übereinstimmend kennzeichnend. Ein geringfügiger Artunterschied besteht nur darin, daß die Inselralle ihren Kopf beim Gehen etwas aufgerichteter trägt als das Teichhuhn. Beide Arten können eine steil aufgerichtete Haltung einnehmen, die der Umschau und Sicherung dient; nur kommt diese Haltung bei der Inselralle häufiger als beim Teichhuhn vor.

## II. Die Flugunfähigkeit und ihre morphologischen Begleiterscheinungen am Flügel der Inselralle

### 1. Erhöhte Flächenbelastung als Kriterium der Flugunfähigkeit

Die Flugleistung einer Vogelart hängt von zahlreichen aerodynamisch wichtigen Faktoren ab, z. B. von der Flügelform, dem Flugtypus, der Rey-

nolds'schen Zahl u. a.; für jeden dieser Faktoren spielt die Flächenbelastung eine Rolle. Daher muß jede Vogelgruppe für gleiche Flugleistung eine andere günstigste Belastung haben. Vogelarten mit gleicher Flächenbelastung können also sehr unterschiedlich gute Flieger sein; da die Flächenbelastung körpergrößenabhängig ist, kann sie auch zwischen Arten, die hinsichtlich der genannten Faktoren vergleichbar sind, noch variieren (Meunier 1951 u. 1959; Saville 1957; Dinnendahl und Kramer 1957; Oehme 1959). Es ist stets die Frage, ob die tatsächlich vorhandene Belastungszunahme von kleinen zu großen Individuen bzw. Arten dem aerodynamisch geforderten Maß entspricht.

Kann nun — unter der Annahme, daß Teichhuhn und Inselralle i. o. a. Sinne vergleichbar sind, — in einem Belastungsunterschied zwischen diesen beiden Arten nach dem Grund für die Flugunfähigkeit der Inselralle gesucht werden?

Hier muß die von Meunier (1951 u. 1959) dargelegte Gesetzmäßigkeit negativer Flügelallometrie berücksichtigt werden. Danach ist bei verschiedenen großen erwachsenen Individuen einer Vogelart (oder bei verschiedenen großen Arten einer vergleichbaren Artengruppe) der Flügel der größeren Individuen (bzw. Arten) nur unterproportional länger als der Flügel der kleineren Formen. Das hat zur Folge, daß die Tragfläche bei den größeren Individuen ebenfalls nur unterproportional größer, die Flächenbelastung aber höher ist als bei den kleinen Tieren.

Die Inselralle als die größere Art (s. S. 268) müßte also etwas höher belastet sein als das kleinere Teichhuhn. Sie hat mit einer Tragfläche von durchschnittlich 340 cm<sup>2</sup> (s. Tab. 5) und einem Durchschnittsgewicht von 400 g<sup>1)</sup> aber eine beträchtlich höhere Flächenbelastung ( $B = 11,7 \text{ kg/m}^2$ ) als das Teichhuhn ( $7,9 \text{ kg/m}^2$ ).

Wir fragen daher: Welche Belastung hätte ein Teichhuhn von Inselrallegröße, wenn sich seine Tragfläche nach Maßgabe seiner innerartlichen Allometrie vergrößern würde?

Dazu ist in Abb. 28 die Flügelflächenallometrie für Teichhuhn und Inselralle dargestellt (die Gleichung der Allometriegeraden ist:  $\log \sqrt{\text{Tragfläche}} = a \cdot \log \sqrt[3]{\text{Körpergewicht}} + \log b$ ). Innerartlich ergibt sich beim Teichhuhn eine negativ allometrische, bei der Inselralle eine isometrische Tragflächenvergrößerung von kleinen zu großen Individuen. Bei dem geringen Teichhuhnmaterial variierte die Tragflächengröße wenig, das Gewicht aber sehr stark, so daß der sehr niedrige a-Wert ( $a = 0,124$ ) der Kurve sicher nicht signifikant ist. Der a-Wert liegt auch wirklich höher, wenn die Flügelflächen der gleichen Exemplare und ihre A-S-Längen durch die Allometriegleichung in Beziehung gesetzt werden (s. Abb. 29). Eine isometrische Tragflächenvergrößerung besteht bei der Inselralle auf Grund

1) 400 g ist das Durchschnittsgewicht der Exemplare, von denen die Flächenbelastung berechnet wurde.

des errechneten Korrelationskoeffizienten  $r$  mit 90% Wahrscheinlichkeit. Das ist zu wenig, um die Isometrie als gesichert anzusehen. Verschiedener Ernährungszustand und unterschiedliches Alter der Exemplare täuschen die Isometrie vielleicht nur vor. Auch kann die Isometrie dadurch bedingt sein, daß bei den untersuchten Insekrallen die Armschwingenlängen und die  $\sqrt[3]{\text{Gewicht}}$  keine allometrische Beziehung ergaben, die Armschwingen aber einen größeren Anteil an der Flügelfläche haben als die Handschwingen. Das Übergewicht des von der Körpergröße unbeeinflussten Armflügels könnte also eine evtl. vorhandene Körpergrößenabhängigkeit der Flügelfläche verwischt haben.

Eine eindeutig bewiesene isometrische Tragflächenvergrößerung hätte besondere theoretische Bedeutung, weil sie bei flugfähigen Vögeln nie festgestellt wurde und sehr wahrscheinlich bei diesen nicht auftritt. Eine Isometrie würde andeuten, daß sich die Flügelfläche jener Einflußsphäre der Körpergröße entzogen hat, die bei flugfähigen Arten die negativ allometrische Tragflächenvergrößerung bewirkt.

Tab. 5. Flügellänge und Flächenbelastung

Material Nr.		Flügellänge in mm	Tragfläche (F) in cm <sup>2</sup>	Gewicht (G) in g	Belastung (G/F) in kg/m <sup>2</sup>
<i>Gallinula nesiotis</i>					
I	juv.	144,5	331	470	14,2
II	ad.	144,0	348	360	10,4
III	ad.	143,0	311	320	10,3
IV	ad.	143,0	308	345	11,3
V	ad.	146,0	—	325	—
VI	ad.	146,0	339	450	13,3
VII	juv.	151,0	345	440	12,7
VIII	ad.	147,5	373	455	12,2
IX	ad.	145,0	356	400	11,2
X	ad.	144,0	325	400	12,3
XI	ad.	147,0	331	395	11,9
XII	juv.	149,0	345	365	10,6
XIII	juv.	150,0	392	415	10,6
XIV	ad.	—	353	400	11,3
XV	ad.	—	298	380	12,8
XVII	ad.	149,0	—	429	—
XVIII	ad.	148,0	—	367	—
XVII	juv.	148,5	—	307	—
XVIII	juv.	143,0	—	302	—
Durchschnitt		146,4	340	385,5	11,7
<i>Gallinula chloropus</i>					
I	ad.	175,0	419	410	9,8
II	ad.	167,0	408	268	6,5
III	ad.	168,0	404	288	7,1
IV	juv.	171,0	—	356	—
Durchschnitt		170,25	410	330,5	7,9

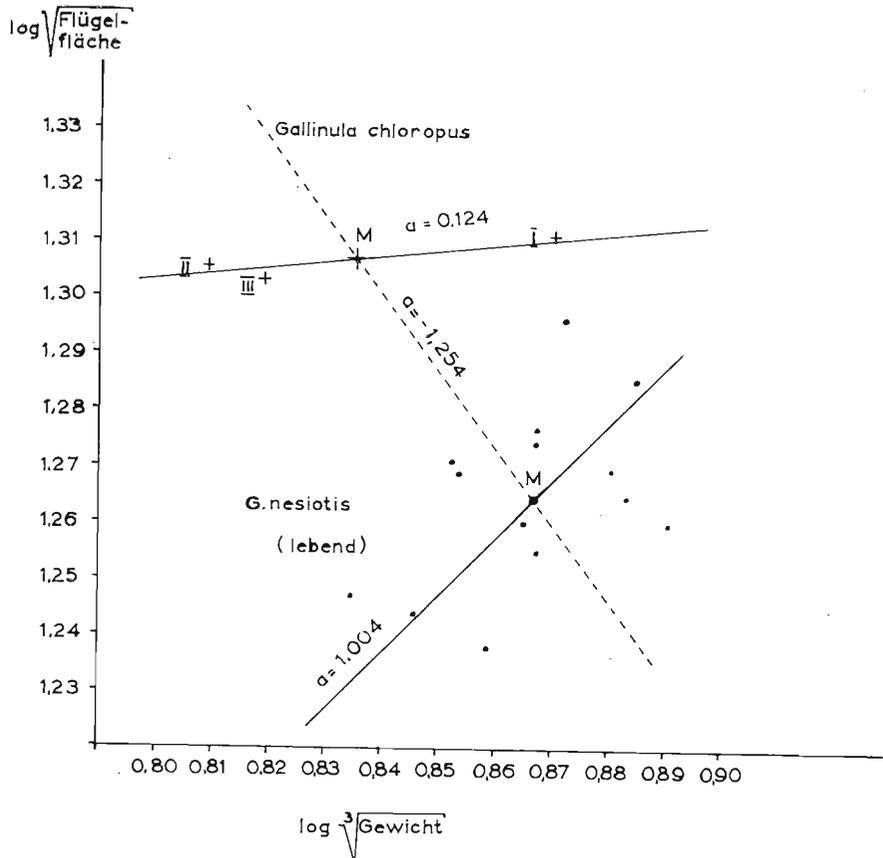


Abb.28. ——— Intraspezifische Allometrie geraden  $\sqrt{\text{Flügel-fläche}}$  zu  $\sqrt[3]{\text{Gewicht}}$ , für *Gallinula chl. chloropus* (Einzelwerte +) und *Gallinula nesiotis* (Einzelwerte ·). ——— Transpositionsgerade. M = Mittelwerte der intraspezifischen Allometrie. Doppelt-logarithmische Darstellung. Interspezifisch besteht rückläufige Transposition.

Die Tragfläche der Inselralle hat sich gegenüber der des Teichhuhns unabhängig von einem Körpergrößeneinfluß stark verkleinert. Dies geben die unterschiedlichen b-Werte der innerartlichen Flügelflächenkurven von *chloropus* und *nesiotis* an (s. Abb. 28). Die Mittelpunkte der beiden Kurven werden durch eine fallende Gerade ( $a = -1,254$ ) verbunden.

Aus den Berechnungen folgt, daß Teichhühner von Inselallengröße, wenn sich ihre Tragflächen nach Maßgabe der innerartlichen Allometrie vergrößerten, eine größere Tragfläche hätten als Inselralle sie besitzen. Entsprechend dem reziproken Charakter der Flächenbelastung wären inselallengroße Teichhühner niedriger belastet als es Inselralle tatsächlich sind. Es ist anzunehmen, daß die Flugfähigkeit der Teichhühner bei dieser Belastung noch nicht erloschen wäre.

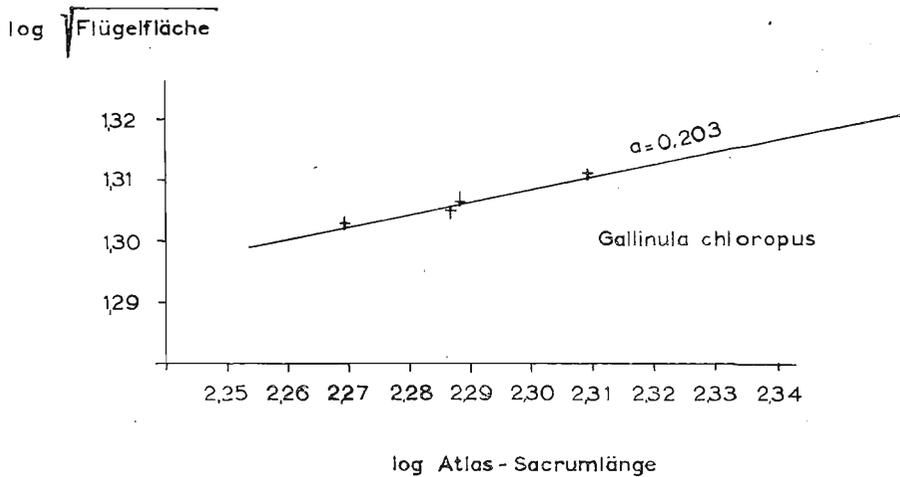


Abb. 29. Intraspezifische Allometrie Gerade  $\sqrt{\text{Flügelfläche}}$  zur A-S-Länge für *Gallinula chl. chloropus*.

Die höhere Belastung der Inselralle gegenüber der nahe verwandten kleineren Art ist nicht wie bei Arten mit Riesenwuchs die Folge überproportionaler Gewichtszunahme, sondern beruht auf der Reduktion ihrer Tragfläche. Die Flügelflächenreduktion und damit die erhöhte Flächenbelastung führten zur Flugunfähigkeit der Inselralle.

## 2. Bedeutung der Handschwingenverkürzung

Die Reduktion der Tragfläche von *Gallinula nesiotis* beruht vor allem auf der Verkleinerung des Handflügels, denn die Armschwingen sind bei *chloropus* und *nesiotis* etwa gleich lang (s. Tab. 2). Für die Handschwingenlänge ist das Maß der Flügellänge<sup>1)</sup> repräsentativ; das Ausmaß der Handflügelverkürzung kann deshalb durch die Flügellängenallometrie bezeichnet werden (s. Abb. 30):

Innerartlich nimmt die Flügellänge bei *chloropus* ( $a=0,324$ ) und auch bei *nesiotis* ( $a=0,376$ ) negativ allometrisch zu. Das bedeutet, daß sich also auch auf den Handflügel der flugunfähigen Inselralle, — obwohl die starke Reduktion der Handschwingen die funktionelle Bedeutung ihres Flügels einschneidend veränderte —, der Körpergrößeneinfluß in der Weise auswirkt, wie er gesetzmäßig bei flugfähigen Arten auftritt. Die negative Flügellängenallometrie scheint offensichtlich ein recht konstantes Merkmal der Vögel zu sein. Sie tritt bei der Betrachtung der Tragflächenallometrie der Inselralle nur nicht sichtbar in Erscheinung, weil ihre Armschwingen in keiner allometrischen Beziehung zur Körpergröße stehen, aber den größten Anteil an der Flügelfläche haben.

<sup>1)</sup> Vergl. Methode S. 255

Der b-Wert der Kurven liegt für die Inselralle viel niedriger als für das Teichhuhn. Die Mittelpunkte der innerartlichen Kurven werden wieder durch eine fallende Gerade ( $a = -2,865$ ) verbunden. Das bedeutet, daß die Handschwingen der Inselralle unabhängig von einem Körpergrößeneinfluß beträchtlich kürzer als beim Teichhuhn sind.

Definition

Die Flügelflächen- und Flügelängenkurven von Inselralle und Teichhuhn sind im Koordinatensystem jeweils gegeneinander versetzt. Die Art dieser Kurvenversetzung läßt sich als rückläufige Transposition

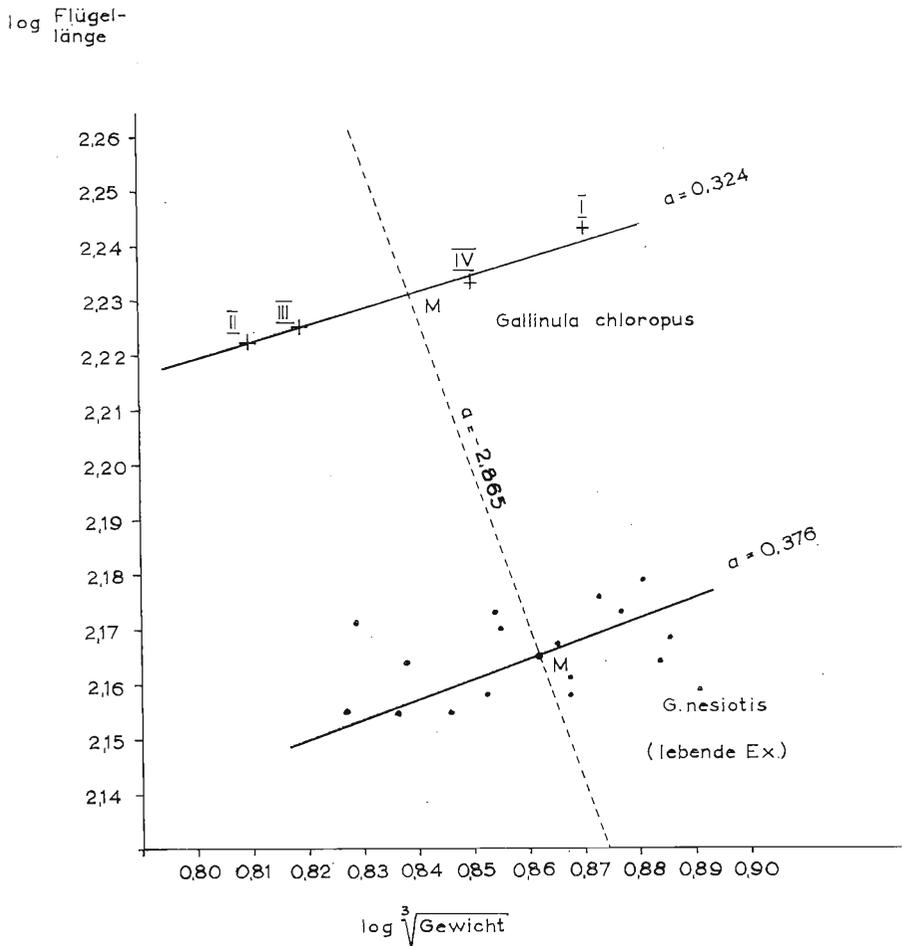


Abb. 30. ——— Intraspezifische Allometrieggeraden Flügelänge zu  $\sqrt[3]{\text{Gewicht}}$  für *Gallinula chl. chloropus* (Einzelwerte +) und *Gallinula nesiotis* (Einzelwerte .). — — — — Transpositionsgerade. Doppel-logarithmische Darstellung. Interspezifisch besteht stark rückläufige Transposition.

tion bezeichnen. „Transposition.“ nennt Meunier (1959 a, b) Kurvenversetzungen zwischen AllometrieKurven flugfähiger, verschieden großer Arten einer vergleichbaren Artengruppe, deren innerartliche AllometrieKurven mehr oder weniger parallel zueinander verlaufen und bei denen die Mittelpunkte der Kurven durch eine steigende Gerade verbunden werden. (Positive Transposition = Steigung der Mittelpunktsgeraden  $> 1$ ; negative Transposition = Steigung der Mittelpunktsgeraden zwischen 0 und 1.) Durch solche Transpositionen der Flügelallometrie wird erreicht, daß die größere Art niedriger belastet ist als es die auf ihre Größe gebrachte kleinere Art wäre. In diesen Fällen handelt es sich um größen-abhängige Transpositionen, die zugleich kompensierend sind, d. h. „sie bedeuten biologisch eine Umkonstruktion derart, daß auf einer neuen Größenstufe der gleiche Leistungstyp erreicht wird“ (Meunier 1959 b, p. 347). Transpositionen treten beim Vergleich kleiner und großer Arten vergleichbarer Tiergruppen häufig auf, aber Meunier (1959 b) zeigte bereits, daß nicht alle kompensierend wirken; z. B. wird durch die „Bauplan-Transposition“ ein neuer Typus hervorgebracht.

Bei der rückläufigen Transposition werden die Mittelpunkte der innerartlichen AllometrieKurven durch eine fallende Gerade (Steigung  $< 0$ ) verbunden, und sie drückt das Gegenteil einer Transposition aus. Durch rückläufige Transposition der Flügelflächenkurven wird nämlich z. B. erreicht, daß die Flächenbelastung der größeren Art höher ist als die Belastung der auf ihre Größe gebrachten kleineren Art. Die Tragfläche der größeren Art ist nicht unterproportional größer, sondern absolut kleiner als bei der kleineren Art. In unserem Falle bedeutet das, daß die Flügelfläche der Inselralle gegenüber der des Teichhuhns reduziert ist. Die rückläufige Transposition der AllometrieKurven ist der Ausdruck für diese Reduktion.

Sobald zwei innerartliche AllometrieKurven rückläufig gegeneinander transponiert sind, ihre Mittelpunktsgerade also eine Steigung  $< 0$  hat, muß das verglichene Organ (bzw. Skeletteil oder Einzelknochen) bei der größeren Art kleiner, also reduziert sein. Dagegen spreche ich noch nicht von einer Reduktion, wenn die absoluten Mittelwerte der verglichenen Organgröße bei der kleinen und großen Art übereinstimmen. In solchem Falle hat das Organ zwar an der Körpergrößenzunahme der größeren Art nicht teilgenommen, wurde aber auch noch nicht kleiner als bei der vermutlichen Ausgangsform (der kleineren Art). Das Organ hat sich in solchen Fällen offensichtlich dem Körpergrößeneinfluß entzogen, wodurch seine Funktionswandlung schon angedeutet wird. Endgültig zum Ausdruck kommt diese dann durch die Reduktion bzw. durch die rückläufige Transposition der entsprechenden AllometrieKurve.

### 3. Proportionsverschiebungen am Flügelskelett

Die Flügelskettlänge beträgt beim Teichhuhn im Mittel 147,35 mm und bei der Inselralle nur 142,74 mm. Alle Knochen, die Schwungfedern tragen,

Tab. 6. Maße an den Skeletten von *Gallinula chl. chloropus* und *Gallinula nesiotis* (in mm)

Untersuchte Exempl.	<i>Gallinula chl. chloropus</i>				<i>Gallinula nesiotis</i>					
	♂ I, ad.	♂ II, ad.	♂ IV, juv.	♀ III, ad	♀ V, ad.	Mittel	♂ Bo, ad.	♂ Be, ad.	♀ Be, ad.	
Atlas-Sacrum-Länge	204	193,8	188	186	194,6	193,3	218,2	222,7	224	208
Flügelänge	175	167	171	168	169	170	146,6	144,5	146,5	149
Maße am Flügelskelett:										
Humerus	53,1	49	52,6	50	51	51,14	52,7	54	53	51
Ulna	44	41	43	41	42,5	42,3	41,27	41,8	42	40
Metacarpus	31	30,1	31,8	31	30,5	30,88	29,3	29,2	29,8	29
1. Glied des Dig. II	11,8	11	10,5	12	11,5	11,36	9,47	10	9,2	9,2
2. Glied des Dig. II	12,5	11	11	11,8	12	11,67	10	10	10	10
Flügelsumme	152,4	142,1	148,9	145,8	147,35	147,35	142,74	145	144	139,2
Maße am Sternum:										
Länge der Crista sterni	49	48	43,5	46,6	47	46,8	38	38	40	36
Höhe der Crista sterni	14	13	14	14	13,5	13,7	7,5	8	8	6,5
Med. Länge d. Sternums	48	48	45	46	47	46,8	41,5	41	42,5	41
Breite des Sternums	13	12,5	13	12,6	13	12,8	15,3	15	16	15
Trabeculae-Abstand	22,1	22	23	22,2	22	22,3	26	26	28	24
Sternalindex <sup>1)</sup>	2,2	2,2	1,9	2,1	2,1	2,1	1,5	1,5	1,4	1,5
Maße am Beinskelett:										
Femur	52	50,1	50,7	49,3	50,3	50,5	58,6	59,3	60	56,5
Tibiotarsus	84,5	80,2	84	82	80	82,1	86,8	87,2	87,2	86
Tarsometatarsus	51	49	53	49,2	51	50,6	52,8	54,5	54	50
Beinsumme	187,5	179,3	187,7	180,5	181,3	183,2	198,2	201	201,2	192,5
Maße am Becken:										
Beckenbreite über Anitrochanter	24	21,8	21,6	22	21	22,08	27	27	27	27
Beckenlänge	49	47,8	46	45	48,6	47,3	53,9	55,7	55	51
Vordere Beckenhöhe	9,3	10	9,3	10	8,4	9,4	12	12	12	12
Hinterere Beckenhöhe	10	11	10,5	11	11	10,7	11,97	12	12,1	11,8
Beckenindex : Beckenbreite/Beckenlänge	0,49	0,46	0,47	0,51	0,43	0,47	0,49	0,47	0,49	0,51

<sup>1)</sup> Sternalindex =  $\frac{\text{Länge Crista sterni}}{\text{Trabeculae-Abstand}}$  (n. Verheyen, 1957)

sind bei der Inselralle absolut kürzer, und der Humerus ist absolut etwas länger als beim Teichhuhn (s. Tab. 6). Die körpergrößenbezogenen Längen der Flügelknochen von *Gallinula chl. chloropus* verhalten sich zu denen von *Gallinula nesiotis* wie folgt:

2. Fingerglied	: 1 : 0,76
1. Fingerglied	: 1 : 0,74
Metacarpus	: 1 : 0,85
Ulna	: 1 : 0,87
Humerus	: 1 : 0,92

Der Humerus ist also in bezug auf die Körpergröße auch kürzer als beim Teichhuhn. Die nach distal zunehmende Verkürzung der Flügelknochen bei *G. nesiotis* entspricht den Verhältnissen an ihren Schwungfedern: dort waren nur die distal liegenden Handschwingen reduziert.

Die Längen der drei wirksamen Hebelarme des Flügels bilden bei den beiden Arten unterschiedliche Proportionen:

Flügelskelettlänge = 100 %	Humerus	Ulna	Hand
<i>Gallinula chl. chloropus</i>	34,7 %	28,7 %	36,6 %
<i>Gallinula nesiotis</i>	37,0 %	29,0 %	34,0 %

Beim flugfähigen Teichhuhn ist die Handknochenlänge am größten, bei der flugunfähigen Inselralle dagegen die Humeruslänge.

Dinnendahl & Kramer (1957) wiesen darauf hin, daß die negative Allometrie des Vogelflügels bei flugfähigen Arten nur eine Folge der negativ allometrischen Zunahme der Schwungfederlänge ist; die Längen der Flügelknochen würden sich mindestens zwischenartlich isometrisch zur Körpergröße verhalten. Für das flugfähige Teichhuhn verläuft die Allometrie-kurve für die Flügelskelettlänge innerartlich aber negativ allometrisch ( $a = 0,717$ ; s. Abb. 31). Folglich läßt sich das Ausmaß der Flügelknochenreduktion bei der Inselralle nicht durch die körpergrößen-bezogenen Meßwerte, sondern nur durch die Steigung der Transpositionsgeraden ausdrücken, die die Mittelpunkte der Teichhuhn- und der Inselrallekurve verbindet. Diese Steigung beträgt  $a = - 0,260$  (s. Abb. 31). Das bedeutet, daß die Flügelskelettlänge der Inselralle weniger reduziert ist als ihre Flügelfläche (Transposition =  $- 1,254$ ) und noch weniger als ihre Flügellänge (Transposition =  $- 2,865$ ).

Der negativ allometrische Verlauf der Kurven für die Flügelskelettlängen scheint vorwiegend durch die distalen Flügelknochen bewirkt zu werden. Die Allometrie-kurve für die Humeruslänge nähert sich nämlich beim Teichhuhn isometrischem Verlauf ( $a = 0,936$ ; s. Abb. 32) und hat auch bei der Inselralle eine höhere Steigung ( $a = 0,708$ ) als die Flügelskelettkurve. Die Mittelpunkte der beiden innerartlichen Kurven für die Humeruslänge werden von einer steigenden Geraden ( $a = + 0,243$ ) verbunden. Die

log Flügskelett-  
Länge

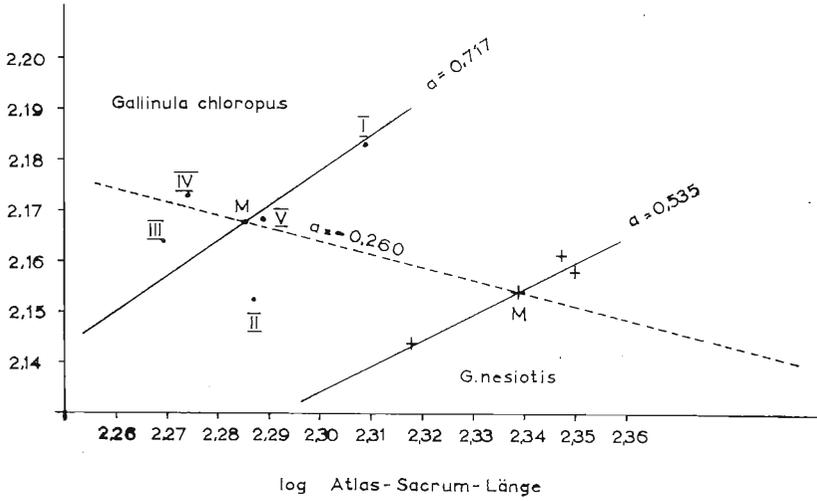


Abb. 31. — Intraspezifische Allometriegeraden Flügskelettlänge zur A-S-Länge für *Gallinula chl. chloropus* (Einzelwerte •) und *Gallinula nesiotis* (Einzelwerte +). — — — — Transpositionsgerade. Doppelt-logarithmische Darstellung.

log Humerus-  
Länge

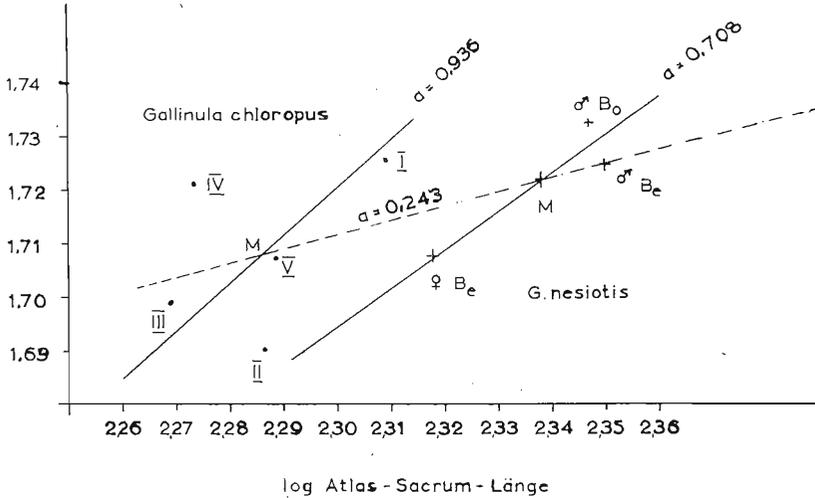


Abb. 32: — Intraspezifische Allometriegeraden Humeruslänge zur A-S-Länge für *Gallinula chl. chloropus* (Einzelwerte •) und *Gallinula nesiotis* (Einzelwerte +). — — — — Transpositionsgerade. Doppelt-logarithmische Darstellung. Interspezifisch besteht negative Transposition.

Inselrallenkurve ist also nicht rückläufig gegen die Teichhuhnkurve transponiert, sondern es liegt laut Definition negative Transposition vor. Das bedeutet, daß der Humerus der Inselralle im Vergleich zum Teichhuhn nicht reduziert ist. Er ist jedoch kürzer als es der Humerus eines inselrallen-großen Teichhuhns wäre, selbst wenn sich dieser nach Maßgabe seiner innerartlichen Allometrie vergrößert hätte.

### III. Größen- und Proportionsunterschiede am Sternum von *Gallinula chl. chloropus* und *Gallinula nesiotis*

Die Crista sterni der Inselralle ist im Vergleich zu der des Teichhuhns um 8,8 mm kürzer und um 6,2 mm niedriger (s. Tab. 6). Bei gleicher Körpergröße der beiden Arten wäre sie bei der Inselralle nur einhalbmal so hoch und dreiviertelmal so lang wie beim Teichhuhn. Dieser Größenunterschied der Cristae sterni wurde bereits (S. 272) als funktionelle Formbildung und Begleiterscheinung der Flugunfähigkeit der Inselralle erklärt.

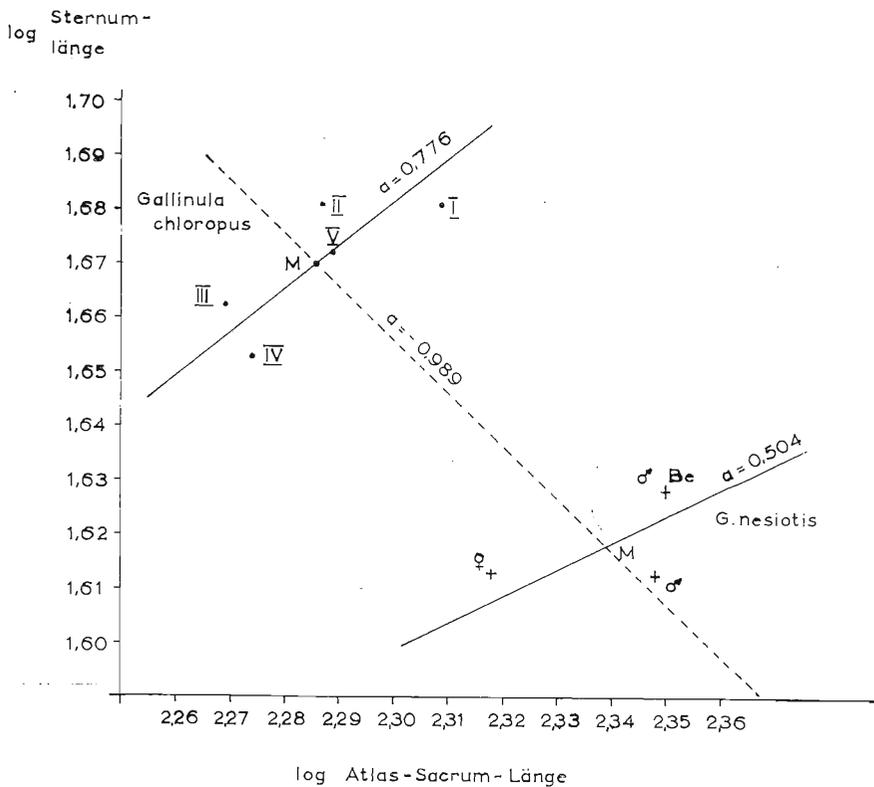


Abb. 33. ——— Intraspezifische Allometriegerade Sternumlänge zur A-S-Länge für *Gallinula chl. chloropus* (Einzelwerte  $\cdot$ ) und *Gallinula nesiotis* (Einzelwerte  $+$ ). Sternumlänge s. Abb. 3, III, Maß 3. ——— Transpositionsgerade. Doppelt-logarithmische Darstellung. Interspezifisch besteht rückläufige Transposition.

Das Sternum der Inselralle ist absolut kürzer und breiter, und der Trabeculae-Abstand ist größer als beim kleineren Teichhuhn. Die körpergrößenbezogenen Sternummaße von *Gallinula chl. chloropus* verhalten sich zu denen von *Gallinula nesiotis* wie folgt:

Sternumlänge : 1 : 0,79  
 Sternbreite : 1 : 1,06  
 Trabeculae-Abstand : 1 : 1,03

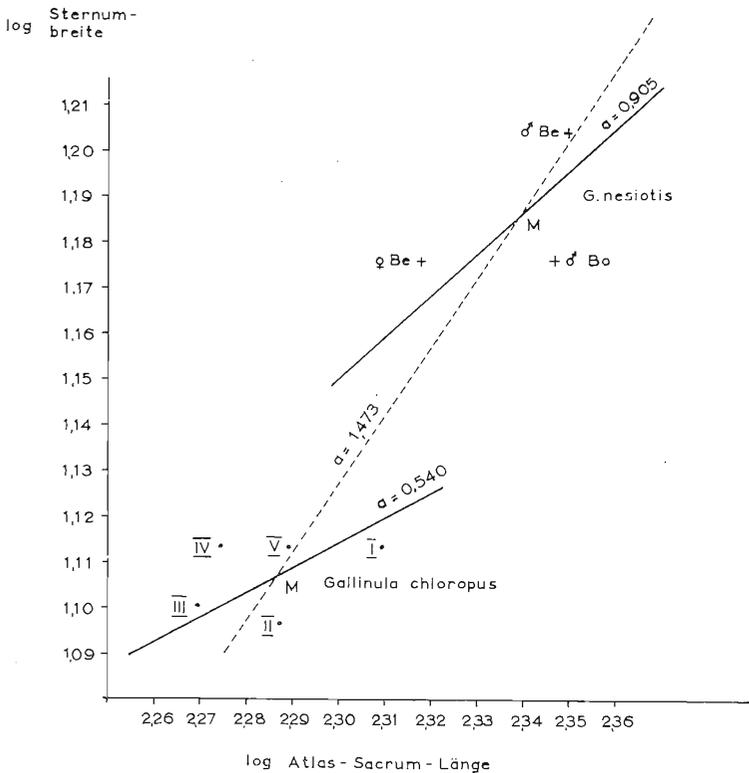


Abb. 34. ——— Intraspezifische Allometriegerade Sternumbreite (s. Abb. 3, III, Maß 4) zur A-S-Länge für *Gallinula chl. chloropus* (Einzelwerte .) und *Gallinula nesiotis* (Einzelwerte +). - - - - Transpositionsgerade. Doppelt-logarithmische Darstellung. Interspezifisch besteht positive Transposition.

Von kleinen zu großen Teichhühnern nimmt die Länge und Breite des Sternums negativ allometrisch zu (s. Abb. 33 u. 34). Die Reduktion des Sternums wird wieder dadurch ausgedrückt, daß die Inselrallenkurve für die Sternumlänge gegen die Teichhuhnkurve rückläufig transponiert ist. Die Transpositionsgerade hat einen a-Wert von — 0,989, und die b-Werte

der innerartlichen Kurven liegen weit auseinander (s. Abb. 33). Die Allometriekurve für die Sternumbreite der Inselralle bildet nicht die Fortsetzung der entsprechenden Teichhuhnkurve (s. Abb. 34). Sie ist gegen diese positiv transponiert (a-Wert der Transpositionsgeraden = + 1,473; s. Definition S. 290). Das Sternum der Inselralle ist also im Vergleich zum Teichhuhn überproportional breiter; es ist außerdem stärker verbreitert als es die körpergrößenbezogenen Maße ausdrücken, denn die Allometriekurve für die Sternumbreite des Teichhuhns verläuft negativ allometrisch. Von kleinen zu großen Inselralen nimmt die Sternumbreite stärker zu als von kleinen zu großen Teichhühnern (für *G. nesiotis* ist  $a = 0,905$ ; für *G. chl. chloropus* ist  $a = 0,540$ ).

Sy (1936) gibt eine funktionelle Deutung der unterschiedlichen Sternumlänge bei verschiedenen Vogelarten: „Während beim Stehen der Rumpf des Vogels an der Wirbelsäule hängt, ruht er im Fluge auf dem Brustbein. Sternum und Schultergürtel bilden so einen gemeinsamen Stützapparat. Die Länge des Sternums ist nicht nur als Folge der Vergrößerung des Brustmuskels und seiner Ansatzfläche zu verstehen, sondern ist ebenso als eine notwendige Stützfläche der Eingeweide zu betrachten.“

Das Sternum der Inselralle ist demnach wahrscheinlich nicht nur mittelbar durch die Reduktion der Crista sterni kürzer, sondern es hat durch den Flugverlust auch die Bedeutung als Stützfläche der Eingeweide verloren. Die Verkürzung des Sternums ist somit wahrscheinlich eine direkte funktionelle Anpassung, und vielleicht hängt hiermit auch die Verstärkung der Wirbelsäule (s. S. 268) zusammen.

Ein auffällig breites Sternum haben auch andere flugunfähige Vögel, z. B. die Rallen *Atlantisia rogersi* (Stresemann 1927—1934) und *Notornis mantelli* (Parker, 1882). Eine eindeutige funktionelle Erklärung hierfür gibt es nicht. Ich vermute, daß es sich dabei um Wachstumsbeziehungen der Knochen zueinander handeln könnte. Vielleicht ist aber eine Verbreiterung des Sternums auch notwendig, damit sich der Körperschwerpunkt durch die Verkürzung des Sternums und der Crista sterni nicht zu weit nach hinten verlagert.

#### IV. Die Länge und Proportionierung der Hinterextremität von *Gallinula chl. chloropus* und *Gallinula nesiotis*

Bei der Inselralle sind Femur, Tibiotarsus und Tarsometatarsus absolut länger, ihre Mittelzehe ohne Krallen kürzer als beim Teichhuhn (s. Tab. 6 und 4). In bezug auf die Körpergröße sind aber außer Femur alle Bein- und Zehenglieder der Inselralle kürzer. Die körpergrößenbezogenen Längen der Hinterextremitätenknochen von *Gallinula chl. chloropus* verhalten sich zu denen von *Gallinula nesiotis* wie folgt:

Femur	: 1 : 1,03		
Tibiotarsus	: 1 : 0,94	Beinsumme	: 1 : 0,96
Tarsometatarsus	: 1 : 0,93		
1. Zehenglied	: 1 : 0,78		
2. Zehenglied	: 1 : 0,81	Mittelzehe	: 1 : 0,81
3. Zehenglied	: 1 : 0,85		

Die drei Beinknochen haben bei den beiden Arten ein verschiedenes Längenverhältnis:

Beinsumme = 100 %	Femur	Tibiotarsus	Tarsometatarsus
<i>Gallinula chl. chloropus</i>	27,6 %	44,8 %	27,6 %
<i>Gallinula nesiotis</i>	29,6 %	43,8 %	26,6 %

Das Femur der Inselralle ist also proportional zum Beinskelett länger als beim Teichhuhn. Unterschenkel und Lauf haben bei beiden Arten das gleiche Längenverhältnis (1,6) zueinander.

Von kleinen zu großen Individuen nimmt die Beinlänge bei beiden Arten negativ allometrisch zu; für *Gallinula chl. chloropus* ist  $a = 0,608$ , und für *Gallinula nesiotis* ist  $a = 0,615$  (s. Abb. 35). Da auch die b-Werte der beiden Kurven nahe beieinander liegen, bildet die Inselrallenkurve ungefähr die Fortsetzung der Teichhuhnkurve. Zwischen beiden besteht negative Transposition ( $a = 0,647$ ). Hieraus folgt, daß ein inselrallengroßes Teichhuhn annähernd genau so lange Beine hätte wie die Inselralle sie besitzen. Wenn die körpergrößenabhängigen Veränderungen der Beinlänge berücksichtigt werden, besteht also zwischen *Gallinula chl. chloropus* und *Gallinula nesiotis* kein Artunterschied in der Länge der Hinterextremität.

Ob innerartlich größenabhängige Proportionsverschiebungen zwischen den Längen der Beinknochen auftreten, konnte an dem geringen Material nicht geprüft werden. Eine funktionelle Bedeutung haben die o. a. Proportionsunterschiede an den Beinen von *chloropus* und *nesiotis* sicher nicht.

Im Gegensatz zur Inselralle lassen sich bei anderen flugunfähigen Vogelarten oft morphologische Veränderungen an der Hinterextremität als Folge der Flugunfähigkeit feststellen. So beschreibt Stonor (1942), daß die beiden flugunfähigen *Callaeas*-Arten und *Heteralocha* von Neuseeland sehr lange Beine haben und sich mit Hilfe dieser von Zweig zu Zweig schwingen oder in Sprüngen von Baum zu Baum bewegen können, ohne dabei die Flügel als Lokotionsmittel zu gebrauchen. Auch für eine raschere Fortbewegung am Boden sind ein langer Lauf und langer Unterschenkel vorteilhaft.

Die Übereinstimmung der Beinlängen von Inselralle und Teichhuhn bekräftigt dagegen die Feststellung, daß sich die Inselralle am Boden in derselben Weise fortbewegt (geht und läuft) wie das flugfähige Teichhuhn.

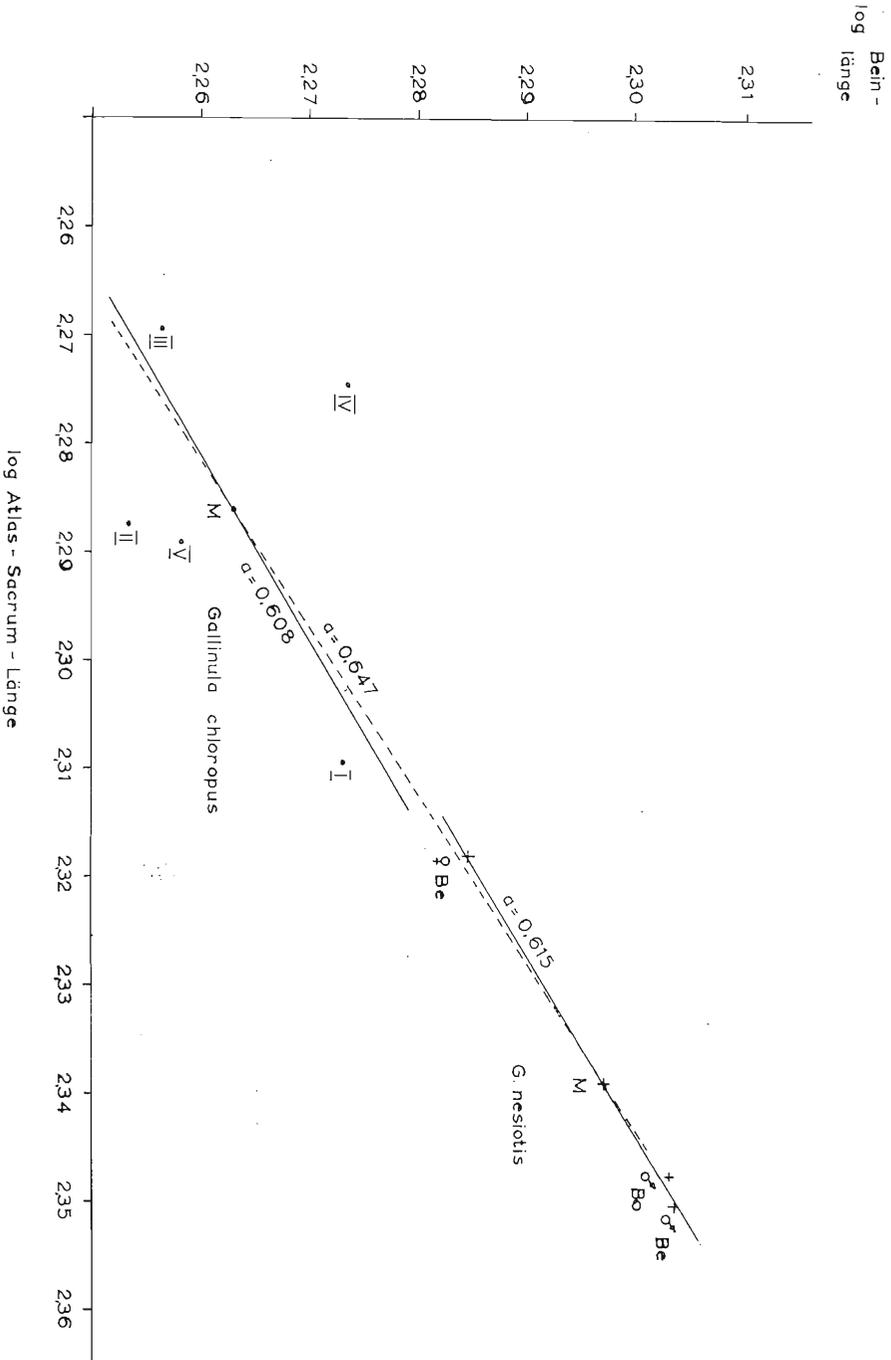


Abb. 35. — Intraspezifische Allometriegeralden Beinlänge zur A-S-Länge für *G. chl. chloropus* (Einzelwerte -) und *G. nesiotis* (Einzelwerte +). — Transpositionsgerade. Doppel-logarithmische Darstellung.

V. Größen- und Proportionsunterschiede zwischen den Becken von *Gallinula chl. chloropus* und *Gallinula nesiotis*

Alle Beckenmaße sind absolut, sowie bezogen auf die Körpergröße bei der Inselralle größer als beim Teichhuhn: Synsacrum, Pubis und Ischium sind relativ um 0,2 — 0,4% länger, das Becken ist an 6 verschiedenen Stellen (s. Abb. 3, V, Maß 1 — 6) um 0,31 — 0,95% breiter, und das Ileum (Maß 10) ist relativ um 0,65% höher. Die Beckenlänge nimmt aber schon von kleinen zu großen Teichhühnern positiv allometrisch zu ( $a = 1,014$ ), und die entsprechende Inselrallenkurve liegt annähernd auf der Fortsetzung der Teichhuhnkurve (für *G. nesiotis* ist  $a = 1,160$ ). Das bedeutet,

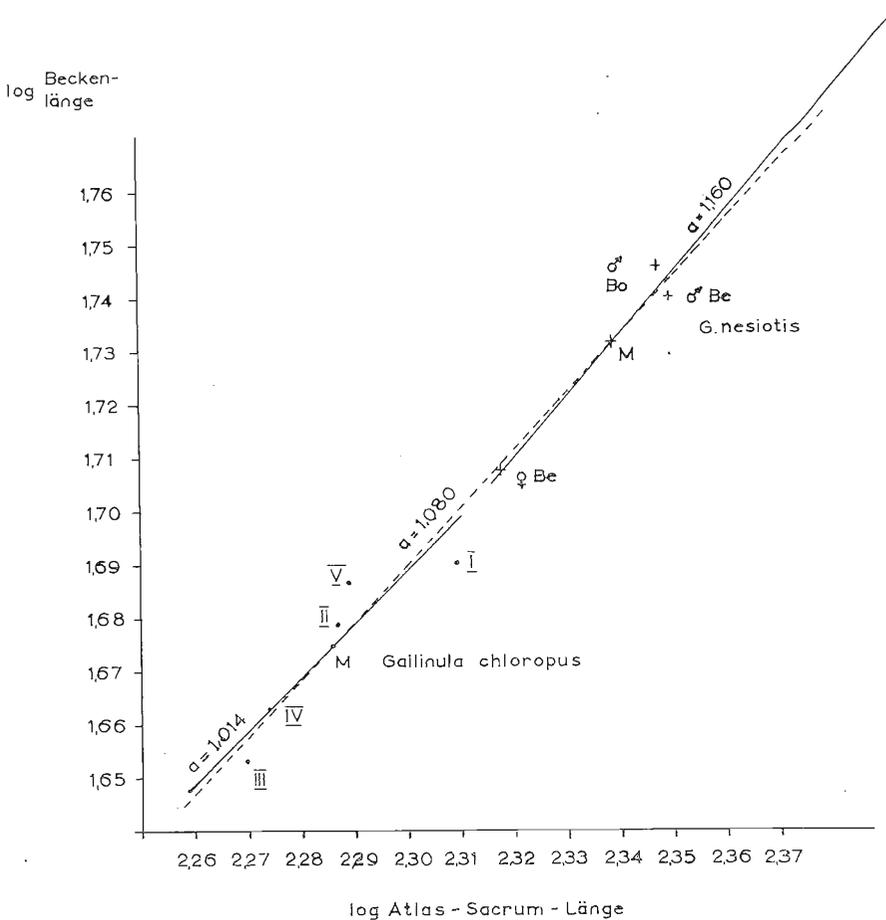


Abb. 36 ——— Intraspezifische Allometriegeraden Beckenlänge zur A-S-Länge für *Gallinula chl. chloropus* (Einzelwerte •) und *Gallinula nesiotis* (Einzelwerte +). — — — — Transpositionsgerade. Doppelt-logarithmische Darstellung. Die a-Werte von allen drei Kurven liegen nahe beieinander.

daß die Inselralle hinsichtlich der Beckenlänge einem nach Maßgabe seiner innerartlichen Allometrie vergrößerten Teichhuhn entspricht (s. Abb. 36).

Die Beckenbreite (Maß 4) nimmt von kleinen zu großen Teichhühnern ebenfalls positiv allometrisch zu, und der  $a$ -Wert der Allometriekurve liegt sogar noch höher ( $a = 1,395$ ) als für die Beckenlänge (s. Abb. 37). Eine

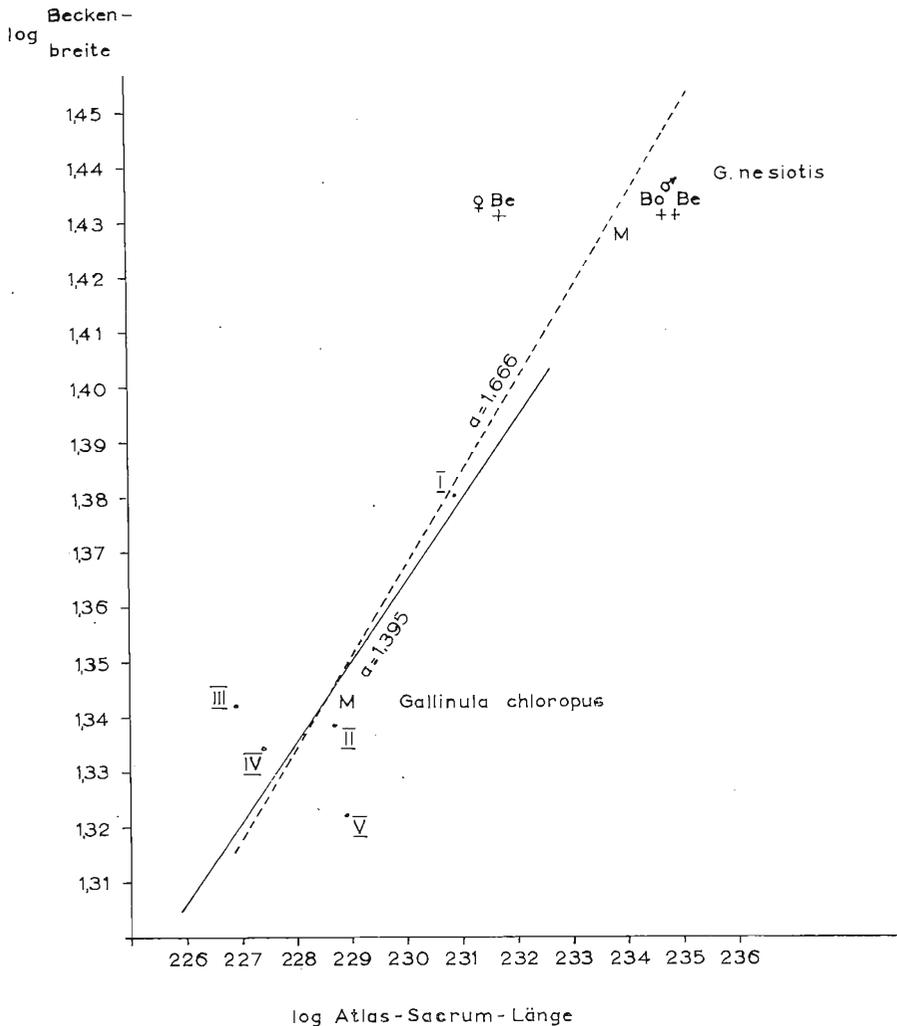


Abb. 37. ——— Intraspezifische Allometriegerade Beckenbreite (s. Abb. 3, V, Maß 4) zur A-S-Länge für *Gallinula chl. chloropus* (Einzelwerte.). Für *Gallinula nesiotis* ergab sich keine Kurve, weil die Einzelwerte (+) nicht variierten. M = Mittelpunkte der innerartlichen Werte. - - - - - Mittelpunktsgerade. Doppelt-logarithmische Darstellung.

Allometrikurve der Beckenbreite ergab sich für die Inselralle nicht, da die Maße bei den drei Individuen nicht variierten. Es ist jedoch zu vermuten (s. Abb. 37), daß sich bei mehr Material für die Inselralle eine Beckenbreitenkurve ergibt, die ungefähr auf der Fortsetzung der Teichhuhnkurve liegt. Der Breitenunterschied an den Becken von *Gallinula chloropus* und *nesiotis* scheint somit vorwiegend körpergrößenbedingt zu sein. Eine funktionelle Bedeutung kann ihm kaum zugeschrieben werden.

## VI. Zusammenfassung von Kapitel E: Funktionelle Anatomie

Die Inselralle kann sich nicht vom Boden aus in die Luft schwingen und über weitere Strecken fliegen. Sie braucht ihre Flügel als Lokomotionshilfe beim Klettern und beim Flatterflug von einem zum anderen erhöhten Platz, sofern der Abstand 5 m nicht überschreitet. Noch größere Strecken werden höchstens im Herabspringen von einem erhöhten Standort durchgemessen. Solche Sprünge werden durch schnelles Flügelschlagen abgebremst.

Teichhuhn und Inselralle laufen am Boden in gleicher Weise. Die Phasen eines Schrittes sowie die Schrittweite stimmen bei beiden Arten überein (Abb. 26 u. 27).

Als Grund für die Flugunfähigkeit der Inselralle wird ihre im Vergleich zum Teichhuhn erhöhte Flächenbelastung angesehen. Sie ist die Folge der reduzierten Tragfläche. Der Handflügel der Inselralle ist stärker reduziert als ihr Armflügel. Dadurch ist die Flügelform runder und gedrungener. Außerdem sind die Handschwingen schmaler und ihre Schäfte dünner, Außen- und Innenfahnen der Federn weniger differenziert als bei flugfähigen Vögeln, und der Zusammenhalt der Rami untereinander ist geringer. Dies macht den Flügel der Inselralle noch zusätzlich zum Fliegen ungeeignet. Es wurde berechnet, daß ein Teichhuhn, dessen Flügel sich nach Maßgabe seiner innerartlichen Allometrie vergrößern würde, bei Inselrallegröße eine beträchtlich niedrigere Flächenbelastung hätte als Inselralle sie tatsächlich besitzen. Da zwischen den beiden Arten keine erheblichen Körpergrößenunterschiede bestehen, ist es fast sicher, daß ein solches inselrallengroßes Teichhuhn noch fliegen könnte.

Eine Übersicht über das relative Größenverhältnis der beiden Arten ergibt sich aus Abb. 38 und Tab. 7. *Gallinula chl. chloropus* und *Gallinula nesiotis* sind dort auf gleiche Körpergröße gebracht: Die auf die A-S-Länge bezogenen Knochenlängen und -breiten von *Gallinula chl. chloropus* wurden gleich 1 gesetzt und die von *G. nesiotis* sodann auf diese bezogen. Wenn das Größenverhältnis zwischen beiden Arten innerhalb der Variation von 1:0,95 bis 1:1,05 liegt, spreche ich von übereinstimmender Proportionierung des betreffenden Skeletteiles.

Die relative Länge der Wirbelsäulenabschnitte einschließlich Becken und der Beine stimmt bei beiden Arten überein. Bei der Inselralle ist kein Körperteil relativ länger als beim Teichhuhn.

Tab. 7

Relative Länge von	<i>Gallinula chl. chloropus</i>	<i>Gallinula nesiotis</i>	Bemerkung zur Proportionierung
Halswirbelsäule	1	0,996	
Brustwirbelsäule	1	0,994	
Becken	1	1,010	> 0,95 und < 1,05 also übereinstimmend
Femur	1	1,030	
Tibiotarsus	1	0,96 0,940	
Tarsometatarsus	1	0,930	
Mittelzehe	1	0,810	
Schnabel	1	0,890	
Humerus	1	0,920	
Ulna	1	0,870	
Armschwingen	1	0,860	
Metacarpus	1	0,850	< 0,95 reduziert bzw. relativ kleiner
Phal. II d. 2. Fingers	1	0,760	
Phal. I d. 2. Fingers	1	0,740	
1. Handschwinge	1	0,690	
2. Handschwinge	1	0,680	
Sternum	1	0,790	
Crista sterni	1	0,720	
Relative Höhe von			
Crista sterni	1	0,480	
Becken (Maß 10)	1	1,13	
Relative Breite von			> 1,05 relativ größer
Sternum	1	1,06	
Becken	1	1,08	
Intertarsalgelenk	1	1,15	
Schnabel	1	1,32	

Reduziert sind bei der Inselralle im Vergleich zum Teichhuhn alle jenen Knochen und Strukturen, die unmittelbar für das Fliegen von Bedeutung sind, nämlich Schwungfedern und Flügelknochen und die Teile des Brustbeins, die der Flugmuskulatur als Ansatzfläche dienen. Dabei sind am Flügel die distalen Teile (Handschwingen und Handknochen) stärker reduziert als die proximalen (Armschwingen und Ulna), und der Humerus ist nur relativ kürzer. Relativ breiter sind bei der Inselralle Sternum, Becken, Intertarsalgelenk und Schnabel. Das Sternum ist im Vergleich zum Teichhuhn unabhängig von einem Körpergrößeneinfluß breiter geworden. Das breitere Becken der Inselralle ist dagegen sehr wahrscheinlich körpergrößenbedingt. In der Verbreiterung des Intertarsalgelenkes drückt sich die Tendenz zu kräftiger gestalteten Beinen und Füßen aus; hiermit kann auch die Verkürzung der Mittelzehe zusammenhängen. Mit der Schnabelverbreiterung geht bei der Inselralle eine Verkürzung des Praemaxillare einher, wodurch die plumpere Schnabelform der Inselralle bewirkt wird.

Bei Berücksichtigung der verschiedenen Körpergröße der beiden Arten und des Körpergrößeneinflusses auf die Länge und Breite von Skeletteilen ergibt sich, daß die Inselralle in mehreren Merkmalen des Körperbaus

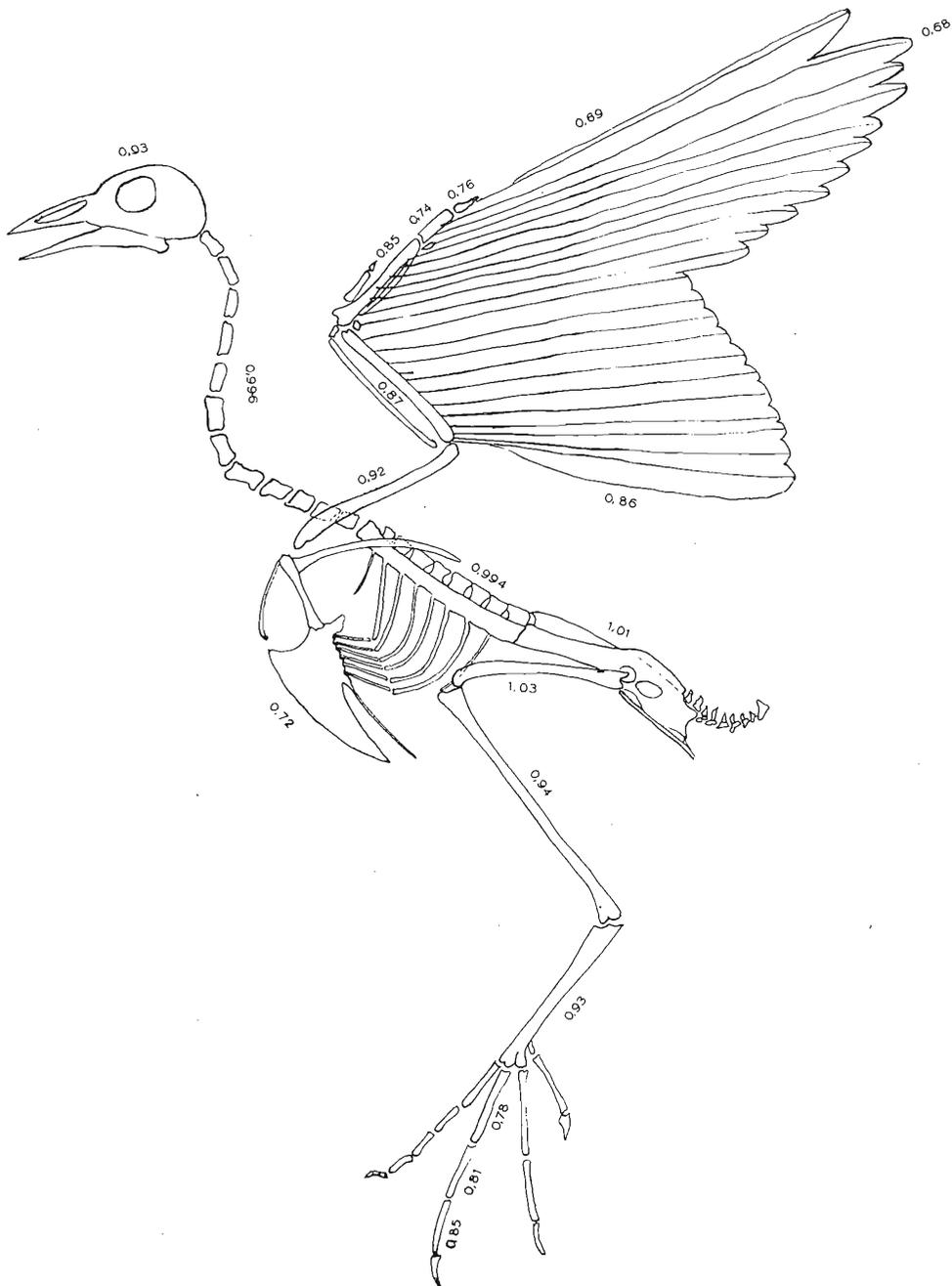


Abb. 38. Das relative Größenverhältnis von *Gallinula chl. chloropus* zu *Gallinula nesiotis*.

*G. chl. chloropus* ist in natürlicher Größe dargestellt. Die an den einzelnen Knochen und Schwungfedern angegebenen Zahlen bedeuten das Verhältnis der auf die Atlas-Sacrum-Länge bezogenen Knochen- und Federlängen von *Gallinula nesiotis* zu den gleich 1 gesetzten relativen Knochen- und Federlängen von *Gallinula chl. chloropus* (s. Tab. 7).

einem vergrößerten Teichhuhn entspricht. Auffällige Unterschiede zwischen den Arten bestehen nur im Zusammenhang mit der Flugunfähigkeit der Inselralle. Nicht sicher mit der Flugunfähigkeit in Verbindung zu bringen sind die größere Sternbreite, die stärkere Knickung des Beckens und die Verbreiterung der Beine bei der Inselralle. Diese Merkmale der Inselralle sowie auch ihre kräftigere Schnabelform müssen aber ebenfalls als funktionelle Formbildungen angesehen werden.

### F. Schlußbetrachtung

Die hier vorgelegten Untersuchungen zur Biologie, Morphologie und funktionellen Anatomie der Inselralle und des Teichhuhns hatten das Ziel, die verwandtschaftlichen Beziehungen der beiden Arten zueinander zu klären und einen Beitrag zur Frage nach den morphologischen Begleiterscheinungen der Flugunfähigkeit bei Vögeln zu liefern. Das Problem der Entstehung der Flugunfähigkeit sei hier deshalb noch einmal diskutiert.

Flugunfähig kann eine Vogelart z. B. werden, wenn sie bei ihrer Ausbreitung Inseln besiedelt. Die Wandlung vom flugfähigen bis zum flugunfähigen Vogel hat man sich wahrscheinlich als einen langen Mutationsvorgang vorzustellen. Mutanten mit verminderter Flugfähigkeit werden solange ausgemerzt, wie die Auslese auf gutes Flugvermögen gerichtet ist. Auf Inseln brauchen solche Mutanten nicht von Nachteil zu sein, ja sie können sogar Anpassungswert besitzen und sich in solcher Isolation relativ rasch durchsetzen. Diese Vorstellung würde die parallele Merkmalsausprägung der Flugunfähigkeit bei verschiedenen Vogelarten verständlich machen. Häufiger auftretende, typische morphologische Begleiterscheinungen der zunehmenden Verkümmernng des Flugvermögens sind: Reduktion der *Crista sterni*, Verbreiterung des Sternums, Verkürzung der Handschwingen, Verkümmernng des Flügels, Veränderung der Struktur der Schwungfedern, hohe Flächenbelastung, Riesenwuchs und gelegentlich Langbeinigkeit (s. hierzu auch die frühere Einteilung flugunfähiger Vögel nach Wiglesworth 1899—1900). Diese besonderen Kennzeichen flugunfähiger Vögel haben bereits verschiedene Autoren veranlaßt, Hypothesen über die Entstehung der Flugunfähigkeit aufzustellen. So kann nach Stresemann (1927—1934) der Verlust des Flugvermögens bei Inselvögeln „durch das Fehlen der Veranlassung zum Fliegen herbeigeführt werden“. Bei den Arten mit „Riesenwuchs“ wird die zu hohe Flächenbelastung als Grund für deren Flugunfähigkeit angesehen, z. B. bei den großen Laufvögeln, bei der Dronte oder beim Hausgeflügel (Hesse 1924; Stresemann 1927—1934). Zu einer zu hohen Flächenbelastung kann es nach Stonor (1942) kommen, wenn primär die Tendenz zur Körpergrößenzunahme besteht und sich verwirklicht und das Flügellängenwachstum mit dieser nicht Schritt hält. Die Fälle, in denen überproportionale Körpergrößenzunahme als Grund der Flugunfähigkeit vorkommt, wurden von Meunier (1959)

durch allometrische Betrachtung genauer definiert und am Beispiel des Hausgeflügels belegt. Auch der umgekehrte Weg, daß nämlich die Flugunfähigkeit den Anstoß zur Körpergrößenzunahme geben kann, wird für möglich gehalten (Hesse 1924; Meunier 1959). Aus der Tatsache, daß bei flugunfähigen Vögeln die *Crista sterni* beträchtlich reduziert ist, wird von Stonor (1942) abgeleitet, daß die *Crista sterni* primär verkümmert, die Flugmuskulatur schwächer wird und dann sekundär eine Flügelverkürzung eintreten kann.

Allen Hypothesen ist gemeinsam, daß sie erstens den wirklichen Vorgang der Umwandlung von einer flugfähigen bis zu einer völlig flugunfähigen Art nicht im einzelnen nachzuvollziehen vermögen. Das wird auch kaum je möglich sein, denn wahrscheinlich setzen sich bei diesem Umwandlungsprozeß mehrere Mutanten gleichzeitig (anstatt nacheinander wie Stonor vermutet) durch und bewirken gemeinsam die adaptiven Veränderungen der Art. Zweitens sind von den meisten flugunfähigen Arten die flugfähigen Verwandten unbekannt.

Aber auch aus meinen Untersuchungen an der Inselralle kann ich den Ablauf des Prozesses, der zu ihrer Flugunfähigkeit führte, nicht mehr ableiten. Hingegen läßt sich nachweisen, daß im wesentlichen nur die Flugunfähigkeit und ihre morphologischen Begleiterscheinungen am Flugapparat der Inselralle den Artunterschied zwischen ihr und dem Teichhuhn bedingen. Auffällige Konstruktionsunterschiede zwischen beiden Arten fehlen. Die Inselralle ist dem Teichhuhn in der Körperfärbung sehr ähnlich, entspricht ihm im Skelettbau, gleicht ihm weitgehend in der Balz, in der Bedeutung der Rufe, in der Ernährung, der Fortbewegung am Boden und im Ablauf der Mauser und Jugendentwicklung, und sie scheint auch sehr ähnliche Biotopansprüche zu stellen wie das Teichhuhn.

Die Inselralle hat mit keiner anderen Rallengattung so viele Übereinstimmungen wie mit der Gattung *Gallinula*. In einigen Merkmalen erweist sich die Inselralle als eine vergrößerte Form von *Gallinula chl. chloropus*, und in mehreren Kennzeichen bestehen zwischen ihr und *chloropus* keine größeren Unterschiede als zwischen den verschiedenen *chloropus*-Rassen.

Aus diesen Gründen ist die Inselralle in die Gattung *Gallinula* zu stellen. Sie muß von Teichhühnern bzw. deren Vorfahren abstammen, die Gough Island fliegend erreichten.

Aus der folgenden Hypothese über die Entstehung der Inselralle ergeben sich meine Gründe, weshalb ich sie als selbständige Art und nicht als Rasse von *Gallinula chloropus* ansehe.

Die Besiedlung von Gough Island und Tristan da Cunha durch Tiere hat sich aller Wahrscheinlichkeit nach von Südamerika aus vollzogen. Hierfür

sprechen die im Südatlantik herrschenden Westwinddriften, die Auffassung, daß nie Landbrücken zwischen den Kontinenten und der Inselgruppe bestanden haben und die Tatsache, daß keine anderen Inseln in der Nähe liegen. Außerdem sind Irrgäste, die von Südamerika nach Tristan da Cunha kamen, mehrfach nachgewiesen worden, während solche von Südafrika nicht bekannt sind (Hagen 1952). Untersuchungen an der Tierwelt von Tristan da Cunha und Gough Island bestärken die Meinung, daß ihr Herkunftsland in den meisten Fällen Südamerika gewesen sein muß (Hagen). Der Vergleich zwischen der Inselralle und den beiden *chloropus*-Rassen *brachyptera* (Südafrika) und *galeata* (Südamerika) ergab ebenfalls eine größere Ähnlichkeit der Inselralle mit *galeata*. Es ist darum sehr wahrscheinlich, daß eine südamerikanische *chloropus*-Form einst Gough Island fliegend erreichte und die Insel besiedelte. Die ihr zusagenden Biotope waren vermutlich auf Gough Island noch von keiner anderen Vogelart besetzt, so daß sich diese Irrgäste rasch über die Insel verbreiten konnten. Bei der Dichte der Vegetation, der Beschränktheit des Lebensraumes und dem Mangel an Feinden war Flugfähigkeit für die Inselpopulation nicht mehr lebensnotwendig. Zufällig auftretende Mutanten, die die Flugfähigkeit schwächten, konnten deshalb ungehindert wirksam werden und waren vielleicht sogar mit vorteilhaften Erbänderungen gekoppelt. Da eine Konkurrenz mit anderen Vogelarten nicht bestand, brauchten die Inselralen keine neuen ökologischen Nischen zu erobern. Hieraus mag sich die Feststellung erklären, daß bei der Inselralle außer am Flugapparat keine wesentlichen morphologischen Umkonstruktionen im Vergleich zu *Gallinula chloropus* erfolgt sind. Ob nämlich die Inselpopulation wirklich an Körpergröße zunahm, ist nicht zu beweisen, da wir die Größe der Ausgangsform nicht kennen. Die Inselralle ist zwar größer als die Nominatform des Teichhuhns (*chloropus*), aber etwas kleiner als die südamerikanische Rasse (*galeata*). Auch *G. chl. galeata* kann aber im Laufe der Zeit morphologische Veränderungen gegenüber ihren Ahnen durchgemacht haben.

Die Artselbständigkeit kann erst behauptet werden, wenn isolierende Mechanismen (Sibley 1957) eine Verbastardierung mit nahe verwandten Formen wirksam verhindern. Zwar ist die Gefahr der Verbastardierung auf isoliert liegenden Inseln gering, aber es ist auch nicht anzunehmen, daß die Landung teichhuhnartiger Irrgäste auf Gough Island ein einmaliges Ereignis war.

Die Entstehung der vollständigen Flugunfähigkeit ist meines Erachtens ein Beweis, daß solche isolierenden Mechanismen vorhanden sind. Flugunfähigkeit hätte kaum entstehen können, wenn die Inselpopulation immer wieder von flugfähigen Verwandten hätte überflutet werden können. Vielleicht ist in dem aggressiven Verhalten der Inselralle gegen das Teichhuhn ein solcher isolierender Mechanismus zu sehen, durch den die Inselralle sich gegen Eindringlinge, die ihr den Lebensraum hätten streitig machen können, wirksam schützte. Erfolgreich kann die Verhaltensweise nur sein,

wenn die Art zugleich auch stärker als ihre Feinde ist. Möglicherweise sind Mutanten, die die kräftigere Schnabelform und die stärkeren Beine der Inselralle bewirkten, vorteilhafte Anpassungen in diesem Sinne. Unterschiede in der Ernährungsweise und in der Fortbewegung am Boden wurden nämlich zwischen Inselralle und Teichhuhn nicht festgestellt. Aber es wurde beobachtet, daß Inselralen im Kampf mit Teichhühnern diese mit den Füßen packen und ihnen mit dem Schnabel den Schädel einschlagen. Das Kampfverhalten gekäfigter Inselralen gegen *Gallinula chloropus* läßt keinen Zweifel darüber zu, daß sich die Individuen der beiden Arten niemals als Geschlechtspartner akzeptieren würden. Äußerliche Artunterschiede, die eine solche „Fehlwahl“ des Partners ausschließen, sind folgende: Das intensiver schwarz gefärbte Gefieder und das Fehlen der weißen Flankenstreifung bei der Inselralle, ihre leuchtender roten Streifen an den Beinen und die runden, kurzen Flügel, die den Schwanz nicht überragen. Auch in der Stimme bestehen Unterschiede, obgleich die Bedeutung der Rufe sich bei beiden Arten weitgehend entspricht.

Die Inselralle hat sich also auf Gough Island unter dem Einfluß der besonderen Inselbedingungen von einer *Gallinula chloropus*-Form zur selbständigen Art *Gallinula nesiotis* entwickelt.

### G. Ergebnisse

In der Einleitung wird gezeigt, daß es sich bei den flugunfähigen Inselralen, die 1861 von Sclater als *Gallinula nesiotis* (terra typica Tristan da Cunha) und 1892 von Allen als *Porphyriornis comeri* (terra typica Gough Island) beschrieben worden sind, nur um Artgenossen handeln kann. *Gallinula nesiotis* Scl. ist sehr wahrscheinlich nicht auf der Insel Tristan da Cunha ausgestorben, sondern hat dort nie gelebt. Die Art muß *Gallinula nesiotis* Scl. (terra typica Gough Island, nicht Tristan da Cunha) heißen (S. 252—254).

*Gallinula chloropus* ist eine sehr alte Art, der es gelungen ist, viele oder alle der ihr zusagenden Biotope zu besiedeln. Sie ist Kosmopolit, und es werden im allgemeinen 15 *chloropus*-Rassen unterschieden (S. 251—252, Abb. 2).

*Gallinula nesiotis* bewohnt nur das Zwergareal der Insel Gough im südlichen Atlantik.

Durch den morphologischen und biologischen Vergleich der flugunfähigen Inselralle *Gallinula nesiotis* mit dem flugfähigen Teichhuhn *Gallinula chloropus* wird geprüft, ob die Abtrennung der Inselralle in eine eigene Gattung „*Porphyriornis*“ berechtigt ist. Dabei werden folgende Fragen diskutiert:

1. Ist die Inselralle nichts weiter als ein flugunfähig gewordenes Teichhuhn?
2. Welche morphologischen Begleiterscheinungen des Flugverlustes treten bei der Inselralle auf?
3. Welche Charakteristika der Inselralle erklären sich durch die ökologische Eigenart ihres Wohnraumes?
4. Durch welche isolierenden Mechanismen wird eine Verbastardierung der Inselralle mit dem Teichhuhn wirksam verhindert, so daß ihre Artselbständigkeit behauptet werden kann?

Zu 1. In der Gefiederfärbung stimmen Inselralle und Teichhuhn weitgehend überein (S. 258). Das Schwanzmuster ist das gleiche und hat bei der Balz die gleiche Bedeutung (S. 276).

Die Geschlechter lassen sich bei beiden Arten feldornithologisch nicht unterscheiden.

Adulte Tiere beider Arten besitzen einen roten Schnabel mit gelber Spitze und ein rotes Stirnschild. Die Beine sind gelblich-grün mit rotem Ring am Tibiotarsus; sie sind in gleicher Weise beschilbert, und eine schmale Hautfalte entlang der Zehen kennzeichnet beide Arten (S. 261—263).

Das Jugend- und Dunenkleid beider Arten entspricht sich ebenfalls. Beide Arten besitzen 10 (+ 1) Handschwingen und 12 Armschwingen (15). Die 2. Handschwinge ist am längsten. An ihrer Länge hat die 1. Handschwinge einen Anteil von rund 83% (S. 264). Dem Daumenknochen sitzt ein kleiner Hornnagel auf (S. 258). Die Jahresvollmauser von Juli bis Oktober ist eine Simultanmauser (S. 264). Die Flügel sind diastataxisch und bei ♀♀ im Durchschnitt etwas kürzer als bei ♂♂ (S. 266, Tab. 2).

Die Längen von Halswirbelsäule, Thorakalabschnitt und Becken verhalten sich bei beiden Arten wie 2 : 1 : 1 (Tab. 3). Die Wirbelsäule von *nesiotis* ist proportional zu der von *chloropus* länger und stärker. Die Inselralle ist gemessen an der Wirbelsäulenlänge um 13% größer als die Nominatform des Teichhuhns (*G. chl. chloropus*); sie ist aber kleiner als *G. chl. galeata* von Südamerika (S. 268 und Abb. 12 und 13).

Es wird gezeigt, daß am Synsacrum und an der Hinterextremität sowie am Sternum und Flügelskelett (S. 271—274) keine Konstruktionsunterschiede zwischen den beiden Arten bestehen, die zu einer Abtrennung der Inselralle in eine eigene Gattung berechtigen (Tafel II—IV).

Hinsichtlich der Beinlänge (S. 297, Abb. 35), der Beckenlänge (S. 299, Abb. 36) und wahrscheinlich auch der Beckenbreite (S. 300, Abb. 37) entspricht die Inselralle etwa einem nach Maßgabe seiner innerartlichen Allometrie vergrößerten Teichhuhn. Hiermit steht in Einklang, daß sich die Inselralle am Boden in der gleichen Weise fortbewegt wie das Teichhuhn (gezeigt an der Übereinstimmung der Phasen eines Schrittes; Abb. 26 u. 27; S. 283—284).

Auch das Schwanzzucken und Kopfrucken beim Gehen ist für beide Arten kennzeichnend.

In der Fortpflanzungsbiologie sind sich beide Arten auffallend ähnlich (S. 275), und auch die Lautäußerungen entsprechen sich in ihrer Bedeutung (S. 276).

Beide Arten sind omnivor. Über die Nahrung der Inselralle auf Gough Island ist allerdings im einzelnen nichts bekannt (S. 277).

Mit den Gattungen *Porphyrio* und *Porphyryula* hat die Inselralle keine solchen Gemeinsamkeiten wie mit dem Teichhuhn. Auch *Gallinula* hat mit keiner der ihr verwandten Gattungen so viele Ähnlichkeiten wie mit der Inselralle (S. 279—280).

Zu 2. Gemessen an der Wirbelsäulenlänge beträgt die Flügellänge bei der Inselralle nur 67%, beim Teichhuhn aber 88% (Tab. 5, S. 266). Die Armschwingenlänge in % der Länge der 2. Handschwinge beträgt für die *chloropus*-Rassen (*chloropus*, *galeata*, *brachyptera*) rund 75%, für *nesiotis* aber 90% (Tab. 2, S. 264). Dadurch ist der Inselrallenflügel kurz, rund und gedrunken im Vergleich zum Teichhuhn (Abb. 10). Auch sind bei der Inselralle Hand- und Armschwingen in Bau und Festigkeit kaum voneinander unterschieden, während sich beim Teichhuhn und bei jedem flugfähigen Vogel der Handflügel immer sehr deutlich durch seine größere Festigkeit, den stark asymmetrischen Federbau und die längeren, spitzeren Schwingen vom Armflügel unterscheidet (S. 267, Abb. 11).

Es wird berechnet, daß die Flugunfähigkeit der Inselralle auf ihrer im Vergleich zum flugfähigen Teichhuhn erhöhten Flächenbelastung beruht (S. 288, Tab. 5). Die Belastung der Inselralle erhöhte sich, weil sich ihre Tragfläche im Vergleich zum Teichhuhn beträchtlich verkleinerte, und zwar durch die Reduktion — in abnehmender Reihenfolge — von Handschwingen, Handknochen, Armschwingen und Ulna (S. 288—293; Abb. 30 u. 31; Tab. 6 u. 7). Der Humerus ist nicht reduziert, sondern nur unterproportional länger als der Humerus des Teichhuhns (Abb. 32).

Es wird festgestellt, daß beim flugfähigen Teichhuhn nicht nur die Flügellänge, sondern auch die Flügelskelettlänge innerartlich von kleinen zu großen Individuen negativ allometrisch zunimmt (S. 292, Abb. 31).

Die „rückläufige Transposition“ von Allometriekurven als Ausdruck für die Reduktion von Körperteilen beim Vergleich nahe verwandter Arten wird diskutiert (S. 289—290).

Es wird gefolgert, daß ein inselrallengroßes Teichhuhn, dessen Flügel sich nach Maßgabe seiner innerartlichen Allometrie vergrößerte, niedriger belastet wäre als es Inselralle sind, und daß es sicher noch fliegen könnte.

Die *Crista sterni* der Inselralle bietet der Flugmuskulatur rund 4 cm<sup>3</sup> weniger Ansatzfläche als beim Teichhuhn, da sie in Höhe und Länge stark reduziert ist (Tab. 6, S. 291, Abb. 18 u. 19). Länge und Breite des Sternums sind bei beiden Arten größenabhängig. Selbst bei Berücksichtigung der negativ allometrischen Längenzunahme vom Sternum des Teichhuhns ist das Sternum der Inselralle beträchtlich kürzer (Abb. 33). Dagegen ist es breiter als beim Teichhuhn und nimmt auch von kleinen zu großen Inselralle stärker an Breite zu als von kleinen zu großen Teichhühnern (Abb. 34). Während die Verkürzung vom Sternum mit der Flugunfähigkeit der Inselralle in Verbindung zu bringen ist, kann für seine Verbreiterung keine funktionelle Erklärung gegeben werden.

Außer am Flugapparat (Flügel und Sternum) der Inselralle wurden keine morphologischen Begleiterscheinungen der Flugunfähigkeit festgestellt. Diese funktionellen Formbildungen im Zusammenhang mit dem Verlust des Flugvermögens werden nicht als generische Unterschiede zwischen Teichhuhn und Inselralle angesehen.

Zu 3. Die im Vergleich zum Teichhuhn stärkere Melanisierung des Gefieders der Inselralle kann mit der hohen Luftfeuchtigkeit auf der Insel zusammenhängen (Tafel I).

Die auffallenderen, leuchtenderen Farben von Schnabel, Stirnschild und Beinen der Inselralle konnten sich wahrscheinlich wegen des Mangels an Feinden auf der Insel ungehindert entwickeln.

Der gestaltliche Unterschied der Becken von *chloropus* und *nesiotis*, und zwar die stärkere Wölbung der Dorsalfäche des Proc. iliolateralis bei der Inselralle (S. 271) mag damit zusammenhängen, daß die Inselralle in der dichten Vegetation auf Gough Island sehr viel klettern muß. Fraglos steht dieses Merkmal aber auch mit der Flugunfähigkeit in Beziehung; die Inselralle kann Hindernisse nicht überfliegen, und so ist diese Umkonstruktion des Beckens eine vorteilhafte, kompensierend wirkende Mutante.

Ob der im Vergleich zum Teichhuhn breitere Schnabel der Inselralle eine Anpassung an andere Ernährungsweise ist, kann nicht entschieden werden.

Die im Vergleich zum Teichhuhn reduzierte Eizahl der Inselralle scheint ein Merkmal zu sein, das nach Hagen (1952) bei Inselvögeln möglicherweise weit verbreitet ist.

Die wenigen morphologischen und biologischen Artunterschiede, die mit Unterschieden des Lebensraumes in Verbindung gebracht werden können, lassen den Schluß zu, daß die Inselralle auf Gough Island keine neuen ökologischen Nischen zu erobern brauchte, sondern vorwiegend in solchen lebt, die auch dem Teichhuhn zusagen.

Zu 4. Die Inselralle erweist sich gegen das Teichhuhn in höchstem Grade aggressiv. Gekäfigte Inselralle führen gegen Teichhühner stets einen Kampf bis zur Vernichtung (S. 277). Dabei sind ihnen der stoßkeilartige, kräftige Schnabel — (der Schnabel der Inselralle ist relativ kürzer, breiter und höher als beim Teichhuhn; S. 262, Tab. 1) — und die starken Beine — (das Intertarsalgelenk und der Lauf sind breiter, die Zehen kompakter; Tabelle 4) — wirksame Hilfsmittel. Durch sie und durch den größeren Körper ist die Inselralle kräftiger und dem Teichhuhn überlegen, solange es sich am Boden aufhält. Aus dieser spezifisch gegen das Teichhuhn gerichteten Unduldsamkeit der Inselralle wird abgeleitet, daß die Inselralle im Teichhuhn offensichtlich einen Lebensraumkonkurrenten erkennt, daß die Arten sicher nicht sympatisch leben und daß Individuen der beiden Arten sich niemals als Geschlechtspartner akzeptieren würden. Das Fehlen der

weißen Flankenstreifung bei der Inselralle, ihre leuchtenderen Farben, die kurzen Flügel, die den Schwanz nicht überragen, sowie die Stimme sind Merkmale, die eine solche „Fehlwahl“ des Partners ausschließen (S. 278).

Es wird die Schlußfolgerung gezogen, daß die Inselralle ein flugunfähig gewordenes Teichhuhn ist, das sich — von Südamerika kommend — auf Gough Island unter der Wirkung der Isolation zur selbständigen Art *Gallinula nesiotis* entwickelte.

### H. Zusammenfassung

Die Inselralle (*Gallinula comeri*) von Gough Island werden als Synonym von *Gallinula nesiotis* Sclater von Tristan da Cunha betrachtet, weil zwischen beiden keine Unterschiede festgestellt wurden und weil die der Beschreibung von *nesiotis* zugrundeliegenden Vögel offensichtlich auch von Gough Island stammten. Terra typica für *G. nesiotis* ist also Gough Island und nicht Tristan da Cunha.

Biologie, Morphologie und funktionelle Anatomie sowie die Allometrie von Flugapparat, Hinterextremität und Becken der flugunfähigen Inselralle *Gallinula nesiotis* und des flugfähigen Teichhuhns *Gallinula chloropus* sind Gegenstand der Untersuchung und des Vergleichs dieser Arbeit. Die dabei festgestellten Unterschiede beider Arten berechtigen meines Erachtens nicht zu ihrer Trennung in zwei Gattungen. Im Vergleich zum Teichhuhn ist der Flugapparat der Inselralle im Zusammenhang mit dem Verlust des Flugvermögens reduziert. Weiter bestehen geringfügige Unterschiede in der Färbung, die durch die Eigenart des Habitats der Inselralle bedingt sein mögen. Sie entspricht in manchen Merkmalen einem etwas vergrößerten Teichhuhn *Gallinula chl. chloropus*, doch ihr Verhalten (Aggressivität gegen Teichhuhn) zeigt, daß die Möglichkeit zur Bastardierung kaum besteht, also eine feste Artschranke errichtet ist.

Aus dem Vergleich beider Arten wird gefolgert, daß die Inselralle ein flugunfähig gewordenes Teichhuhn ist, das von Südamerika aus Gough Island fliegend erreichte und auf dieser isolierten Insel sich zur selbständigen Art *Gallinula nesiotis* entwickelte.

### Summary

The author treats *Porphyriornis comeri* formerly *Gallinula comeri* as synonym of *Gallinula nesiotis* Sclater. The type-locality is not Tristan da Cunha but Gough Island where the type and cotype apparently originated.

Biology, morphology, functional anatomy and allometry concerning the wing, sternum, pelvis and hind limb of the flightless Island-hen (*Gallinula nesiotis*) and the Moorhen (*Gallinula chloropus*) with good flying ability are compared. As a result the author omits the former genus *Porphyriornis*. Wings and sternum of the Island-hen, compared with those of the Moorhen are reduced in connection with the loss of flight. Slight colour-differences

may be related to the special habitat-requirements of the Island-hen. In some respect the Island-hen looks like an enlarged Moorhen (*Gallinula chl. chloropus*), but its behaviour (permanent fighting against Moorhens in axcage) shows, that a species barrier is well developed and hybridisation scarcely occurs.

It has been concluded from a comparison of the two rails, that the Island-hen represents a flightless Moorhen which reached Gough-Island from South-America on the wing and developed here by geographical isolation to a seperate species *Gallinula nesiotis*.

#### Schrifttum

- Abs, M. (1960): Zur Evolution der Zwillingarten. Vergleichend morphologische und biologische Untersuchungen an der Haubenlerche (*Galerida cristata*) und der Theklalerche (*Galerida theklae*). Diss. Bonn. Im Druck, Bonn. Zool. Beitr.
- Allen, J. A. (1892): Description of a new Gallinule from Gough Island. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. IV, 57-58.
- Bailey, A. M. (1955): Birds of New Zealand. Museum Pictorial Nr. 11. Denver Mus. Nat. Hist. Denver, Colorado.
- Bannerman, D. A. (1930): Birds of Tropical Westafrika. Vol. II, 32-33.
- Berndt, R. & W. Meise (1960): Naturgeschichte der Vögel. Franckh'sche Verlagsbuchh., Stuttgart.
- Bohlken, H. (1958): Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern (Tribus Bovini Simpson 1945). Zool. Jahrb. 68, 113-202.
- Boyd, H. J. & R. Alley (1948): The function of the headcoloration of the nestling Coot and other nestling Rallidae. Ibis 90, 582-593.
- Broekhuysen, G. & W. Macnae (1949): Observations on the Birds of Tristan da Cunha Islands and Gough Island in February and early March, 1948. Ardea 37, 97-113.
- Brown, R. N. R. (1905): Diego Alvarez or Gough Island. Scot. Geogr. Mag. 21, 430-440.
- Clark, W. E. (1905): Ornithological Results of the Scottish National Expedition. I. On the Birds of Gough Island, South Atlantic Ocean. Ibis 5, 258.
- Class, I. (1961): Der Einfluß vermehrter körperlicher Tätigkeit auf die Organ-gewichte von Albinomäusen. Z. Anat. Entwicklungsgesch. 122, 251-265.
- Collinge, W. F. (1918—1924): The Food of some British Wild Birds. York 277-278.
- Dinnendahl, L. & G. Kramer (1957): Über größenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möwen. J. Ornith. 98, 282-312.
- Eber, G. (1956): Vergleichende Untersuchungen über die Ernährung einiger Fin-kenvögel. — Biol. Abhandl. Heft 13/14.
- Elliott, H. F. I. (1953): The Fauna of Tristan da Cunha. Oryx 2, 50.
- (1957): A Contribution to the Ornithology of the Tristan da Cunha Group. Ibis 99, 545-586.
- Engels, W. L. (1938 a): Variation in bone length and limb proportions in the Coot (*Fulica americana*). J. Morph. 62, 599-607.
- (1938 b): Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *Geococcyx*. J. Morph. 63, 207-217.
- (1941): Wing Skeleton and Flight of Hawks. Auk 58, 61-69.
- Falla, R. A. (1948): The Re-discovery of the Takaha. New Zealand Sci. Rev. 6, 123-124.
- Fisher H. J. (1946): Adaptions and Comparative Anatomy of the Locomotor apparatus of New World Vultures. Amer. Midland Naturalist 35, 545-727,

- Fisher, R. A. & F. Yates (1953): Statistical Tables for Biological, Agricultural and Medical Research. Oliver & Boyd, Edinburgh-London. 4th Ed. Table VI, p. 54.
- Frick, H. (1957 a): Quantitative Untersuchungen an äthiopischen Säugetieren. Anat. Anz. 104, Heft 17/20, 305-333.
- (1957 b): Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organgewicht. Z. Säugetierk. 22, p. 193-207.
- Fürbringer, M. (1888): Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Verlag van Hokema. Amsterdam.
- (1902): Zur Vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. V. Teil. Vögel. G. Fischer-Verlag. Jena.
- Gadow, H. (1891): „Vögel“ in Bronn's Ordnungen und Klassen des Tierreichs. Bd. 6, Abt. 4. Leipzig.
- Giebel, C. H. (1855): Osteologie der gemeinen Ralle und ihrer Verwandten. Z. ges. Naturwiss. V. 185.
- Gill, A. (1928): Estudios sobre la alimentación de las aves. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 28, 171-194.
- Gladkov, N. A. (1937): The weight of Pectoral muscles and wings of birds in connection with the character of their flight. — Zool. J. Moscow. 16, 677-687.
- Gray, J. E. (1861): Tagungsbericht. Proc. Zool. Soc. London. p. 208.
- Greenway, J. C. (1958): Extinct and Vanishing Birds of the World. Special Public. Nr. 13. American Committee f. Wild Life Protection. New York.
- Gurr, L. (1952): A Skeleton of *Notornis hochstetteri* Meyer from Waitati, Otago, and Notes on Distribution of the Bird in the South Island, N. Z. Transact. Royal Soc. New Zealand 80, Part. 1, 19—21.
- Hagen, Y. (1951): Birds of Tristan da Cunha. Proc. Xth Intern. Ornith. Congr. Uppsala. 617-624.
- (1952): Birds of Tristan da Cunha. Norske Videnskaps-Akademi. Oslo. 248 S.
- Hartert, E. (1921—1922): Die Vögel der Paläarktischen Fauna. Bd. III, 1840-1844.
- Heinrich, G. (1956): Biologische Aufzeichnungen über Vögel von Halmahera und Batjan. J. Ornith. 97, 31-40.
- Henry, G. M. (1955): A Guide to the Birds of Ceylon. Oxford University Press. 351-352.
- Hesse, R. (1924): Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. G. Fischer Verlag, Jena.
- Howard, H. E. (1949): The Waterhen's World. Cambridge.
- Huxley, J. S. (1932): The Problem of relative Growth. London.
- Johansen, H. (1961): Die Vogelfauna Westsibiriens. III. Teil. J. Ornith. 102, 248-249.
- Kipp, F. A. (1936): Studien über den Vogelzug in Zusammenhang mit dem Flügelbau und Mauerzyklus. Mitt. Vogelwelt 35, 49-80.
- (1942): Über Flügelbau und Wanderzug der Vögel. Biol. Zbl. 62, 289-299.
- (1955): Voraussetzungen und Folgeerscheinungen der Fernwanderungen bei Zugvögeln. Acta XIth Intern. Orn. Congr. Basel. 643-648.
- (1958): Zur Geschichte des Vogelzuges auf der Grundlage der Flügelanpassungen. Vogelwarte 19, 233-242.
- Kleinschmidt, O. (1931): *Fulica chloropus*. Berajah, Zoographia infinita. 1-2, Tafel I.
- Klemmt, L. (1960): Quantitative Untersuchungen an *Apodemus sylvaticus*. Zool. Anz. 165, 249-275.
- Kurten, B. (1954): Observations on allometry in Mammalian dentitions; its interpretation and evolutionary significance. Acta Zool. Fennica 85, 1-13.
- Lack, D. (1947): Darwin's Finches. Cambridge.
- Lowe, P. R. (1928): A description of *Atlantisia rogersi*, the Diminutive and Flightless Rail of Inaccessible Island (Southern Atlantic), with some notes on Flightless Rails. Ibis 12 (4), 99-131.

- (1934): On the Evidence for the Existence of two Species of Steamer Duck (*Tachyeres*) and primary and secondary Flightlessness in Birds. *Ibis* 13 (4), 467-495.
- Magnan, M. A. (1912): Modifications organiques corrélatives chez les Oiseaux à l'absence du vol. *Bull. Mus. Nat. Hist. Paris* 18, 524-526.
- (1921): De la variation en poids des muscles abaisseurs et releveurs de l'aile suivant l'étendue de la surface alaire chez les Oiseaux. *Cr. Ac. Sci. Paris* 172, 1077-1079.
- (1922): Les caractéristiques des oiseaux suivant le mode de vol. *Ann. Sci. Nat. (Zool.) Serie 10, Tome 5. Paris.*
- Marples, B. J. (1930): The proportions of birds' wings and their changes during development. *Proc. Zool. Soc. London*, 997-1008.
- Marshall, W. (1895): *Der Bau der Vögel*. Leipzig.
- Mathews, G. M. (1932): The Birds of Tristan da Cunha. *Novit. Zool.* 38 (Tring) Nr. 1, 13-48.
- Mayr, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species*. New York. 334 Seiten.
- (1950): Speciation in Birds. *Proc. Xth. Orn. Congr. Uppsala*. 91-131.
- Meunier, K. (1951): Korrelation und Umkonstruktion in den Größenbeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper. *Biologia generalis* 19, 4, 403-443.
- (1959 a): Die Allometrie des Vogelflügels. *Z. wiss. Zool.* 161, 444-482.
- (1959 b): Die Größenabhängigkeit der Körperform bei Vögeln. *Z. wiss. Zool.* 162, 328-355.
- Murphy, R. C. (1936): *Oceanic Birds of South America*. Amer. Mus. Nat. Hist. New York.
- Naumann, J. F. (1905): *Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas*. Gera.
- Niethammer, G. (1937): Über die Beziehung zwischen Flügellänge und Wanderstrecke bei einigen europäischen Singvögeln. *Arch. Naturgesch. N. F.* 6, Heft 4, 519-525.
- (1942): *Handbuch der Deutschen Vogelkunde*. III. Leipzig.
- (1952): „Tiergeographie“ in Fortschritte der Zoologie. Bd. IX: (Bericht über die Jahre 1945—1950).
- (1958): dto. Bd. XI. (Bericht über die Jahre 1950—1956).
- (1954): Bälge, Skelette und Eier ausgestorbener (oder sehr seltener) Vögel im Museum Koenig, Bonn. *Bonn. Zool. Beitr.* 5, 191-194.
- (1958): Tierausbreitung. *Orionbücher Ausgabe B*, Nr. 7.
- Oehme, H. (1959): Untersuchungen über Flug und Flügelform von Kleinvögeln. *J. Ornith.* 100, 363-396.
- Owen, R. (1878): *Memoirs of the Extinct Wingless Birds of New Zealand*. 2 Bände. London.
- Parker, J. (1882): On the Skeleton of *Notornis mantelli*. *Transact. New Zealand Inst.* XIV, 245-258.
- Peters, J. (1934): *Checklist of Birds of the World II*.
- Petersen, C. M. (1957): Begrebet „Parringskamp“ med saerlight hensgen til Rorhonen (*Gallinula chloropus*). *Dansk. Orn. Tidsskr.* 51, 7-8.
- Rand, A. L. (1955): The Origin of the Land Birds of Tristan da Cunha. *Fieldiana Zool.* 37, 139-166.
- Reeve, E. C. R. & J. S. Huxley (1945): Some Study of allometric Growth, in „*Essay on growth and forms*“. Oxford.
- Reh, L. (1932): *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*. 5. Bd.: Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen. p. 767.
- Reichenow, A. (1913): *Die Vögel*. *Handbuch der systematischen Ornithologie* Bd. I. Stuttgart.
- Rensch, B. (1938): Einwirkungen des Klimas bei der Ausprägung der Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und Eizahl. *Proc. VIIIth Intern. Orn. Congr. Oxford*. 285-311.

- (1940): Die ganzheitliche Auswirkung der Größenauslese am Vogelskelett. *J. Ornith.* 88, 373-388.
- (1950): Verteilung der Tierwelt im Raum. *Handbuch der Biologie* Bd. V. Heft 5/6, 125-172 (Neue Auflage).
- Ripley, S. D. (1954): Birds from Gough Island. *Postilla* 19, 1-6.
- Roberts, A. & J. Kirby (1948): On a Collection of Birds and Eggs from the Tristan da Cunha Islands. *Ann. Transv. Mus.* 21, 55-62.
- Romer, A. S. (1959): *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Übersetzt und bearbeitet von H. Frick. Paul Parey Verlag Hamburg.
- Röhrs, M. (1958): Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik. *Zool. Anz.* 160, 277-294.
- (1959): Neuere Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. *Z. wiss. Zool.* 162, 1-95.
- Rüggeberg, T. (1960): Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. *Z. wiss. Zool.* 164, 1-106.
- Savile, D. B. O. (1957): Adaptive Evolution in the Avian Wing. *Evolution* 11, 212.
- Slater, P. L. (1861): On the Island-Hen of Tristan da Cunha. *Proc. Zool. Soc. London.* 260-263.
- Seeliger, H. (1960): Quantitative Untersuchungen an Albinomäusen (Erbreiner Stamm „Agnes Bluhm“). *Anat. Anz.* 109, 51-73.
- Sharpe, B. (1894): *Catalogue of the Birds in the British Museum*. Vol. 23, 166-167.
- Sibley, C. G. (1957): The Evolutionary and Taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in Birds. *Condor* 59, 166-191.
- Sick, H. (1937): Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder. *J. Ornith.* 85, 206-372.
- Sigmund, L. (1959): Mechanik und anatomische Grundlage der Bewegung bei Wasserralle (*Rallus aquaticus*), Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) und Bläßhuhn (*Fulica atra*). *J. Ornith.* 100, 3-24.
- Steinbacher, G. (1939): Zur Brutbiologie des Grünfüßigen Teichhuhns (*Gallinula chloropus*). *J. Ornith.* 87, 115-135.
- Steiner, H. (1917): Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels. *Jenaer Zeitschr. Naturwiss.* 55.
- (1956): Die taxonomische und phylogenetische Bedeutung der Diastataxie des Vogelflügels. *J. Ornith.* 97, 1-20.
- Stolpe, M. (1932): Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel. *J. Ornith.* 80, 161-247.
- Stonor, C. R. (1942): Anatomical Notes on the New Zealand Wattled Crow (*Callaeas*), with especial reference to its powers of flight. *Ibis* 14 (6), 1-18.
- Stresemann, E. (1927—1934): Aves. In Kükenthals *Handbuch der Zoologie* VII, 2.
- (1932): La structure des remiges chez quelques Rales physiologiquement apteres. *Alauda* 4, 1-5.
- (1949): Wiederentdeckung der „ausgestorbenen“ Ralle *Notornis hochstetteri*. *Orn. Ber.* II. 54-55.
- (1953): Birds collected by Capt. Dugald Carmichael on Tristan da Cunha 1816—1817. *Ibis* 95, 146-147.
- (1954): Ausgestorbene und aussterbende Vogelarten, vertreten im Zoologischen Museum Berlin. *Mitt. Zool. Mus. Berlin.* 38-53.
- Sy, M. (1936): Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogelflügel. *J. Ornith.* 84, 199-296.
- Verheyen, R. (1957): Contribution au demembrement de l'ordo artificiel des Gruiformes (Peters 1934) I. Les Ralliformes. *Inst. Royal Sci. Nat. Belgique Bull.* 33, Nr. 21, 1-44.
- Verrill, G. E. (1895): On some Birds and eggs collected by Mr. G. Comer at Gough Island, Kerguelen Island, and the Island of South Georgia. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 9, 430-478.

- Voous, K. H. (1960): Atlas van de Europese Vogels. Amsterdam. 129.
- Wette, R. (1959): Regressions- und Kausalanalyse in der Biologie. *Metrika* 2, 131-137.
- Wiglesworth, M. D. (1899): Inaugural Adress on Flightless Birds. *Proc. and Transact. Liverpool Biolog. Soc.* XIV. 1-33.
- Wilkins, G. H. (1923): Report on the birds collected during the voyage of the „Quest“ (Shackleton-Rowett expedition) to the Southern Atlantic. *Ibis* 11 (5), 474-511.
- Wilson, A. E. & M. K. Swales (1958): Flightless Moorhens (*Porphyriornis comeri*) from Gough Island breed in Captivity. *Avicult. Mag.* 64- 43-45.
- Witherby, H. F. and others (1952): *The Handbook of British Birds*. V. 197-204.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Gisela Eber, Vogelschutzwarte Essen-Altenhunden, Essen-Bredeney, Ägidiusstraße 94.