

Die Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln

Von

ADOLF PORTMANN (Basel)

Das Thema unserer Untersuchung sind einige ontogenetische Tatsachen, welche mit extrem kurzen Brutzeiten bei Vögeln zusammenhängen. In verschiedenen Beobachtungsreihen werden wir zum Ergebnis geführt, dass die extreme Verkürzung der Brutzeit mit entsprechender Verlängerung einer zeitlich klar abgegrenzten Präjuvenilzeit ein hoch evoluiertes Ontogeneseverfahren sein muss, das nur in wenigen Gruppen erreicht worden ist: in besonders drastischer Weise bei den Sperlingsvögeln. Wie weit gerade dieser abgeleitete Typus der Ontogenese zum evolutiven Erfolg der Passeres beigetragen hat, soll hier nicht diskutiert werden. Auf jeden Fall sind in dieser Gruppe die kürzesten Brutzeiten aller Vögel erreicht und zugleich auch eine besondere Intensität der Brutpflege, die zur Ausformung transitorischer Ernährungsorgane und -instinkte sowohl im Embryo wie im Altvogel geführt hat.

Eine Brutzeit von 14 Bruttagen darf als kurz gelten: 12 und 11 Tage sind die Grenzwerte. Die Legende von der zehntägigen Brutzeit der Brillenvögel (*Zosterops*) hat 1887 ihre Reise um die Welt angetreten. Sie ist von Neuseeland ausgegangen und dort 1943 auch widerlegt worden (FLEMING 1943, M. NICE 1954). Auch die Brillenvögel brüten 11 bis 12 Tage.

Wir stellen im folgenden eine Anzahl Beobachtungen zusammen, die, wie uns scheint, diese niedrigste Brutdauer in grössere Zusammenhänge einordnen.

Das Federkleid

Vergleichende Untersuchungen über die Genese des Gefieders ergeben, dass die zuerst angelegten Federn in jedem federbildenden Bezirk die Konturfedern sind (1. Federfolge von GERBER).

Die Prüfung der Entstehung dieser 1. Federfolge ergab das zunächst eher belanglos erscheinende Ergebnis, dass bei Nestflüchtern mit mittleren Brutzeiten von 17 bis 28 Tagen zuweilen schon um den 11. Embryonaltag, sehr oft am 12., sicher aber am 13. oder 14. Tag alle späteren Konturfedern vorhanden sind. Diese Angaben galten zunächst für Hühner, für den Kiebitz, für Lariden und Sterniden sowie für *Fulica* (GERBER 1939).

Ausgedehnte Analysen von BURCKHARDT (1954) haben für Tauben, Segler, Eisvögel und die Passerinen nachgewiesen, dass auch hier die 1. Federfolge spätestens am 14. Tag (Eisvogel), am 13. beim Segler, am 10. bei den Sperlingsvögeln und bereits am 9. bei den Lachtauben mit der vollen Zahl der Federpapillen angelegt ist. An diesen Zahlen ist auch bemerkenswert, dass Rauchschwalben, Bachstelzen und Elstern dieselbe Entwicklungszeit für die Gefieder-

anlage aufwenden, obschon die Brutzeiten von 13 bis 18 Tagen variieren. Es handelt sich also um einen Vorgang – im Gegensatz zu anderen Prozessen der Gefiederbildungen –, dessen Tempierung sicher nicht auf den Schlüpftag einer Art abgestimmt ist. Ferner ist wesentlich, dass eine Form wie die Segler für die Anlagezeit der 1. Federfolge mit dem Hühnertypus übereinstimmt.

Die Beschleunigung der Entwicklung bei Sperlingsvögeln im Vergleich zu der des Huhns oder des Kiebitzes hängt damit zusammen, dass bei dieser Gruppe die 1. Federfolge auf den Schlüpftag hin transitorischen Vorgängen unterworfen ist. Nur wenige, zu Nestlingsdunen determinierte Federspitzen wachsen weiter; die andern Anlagen werden auf den Schlüpftag hin unter die Haut versenkt und erhalten einen Verschluss, der ihnen das feuchte Entwicklungsmedium sichert. Auf diese Weise werden die verfügbaren Energien des Aufbaus für jene Organe reserviert, deren Funktionsfähigkeit vordringlich gefördert werden muss – das Gefieder ist im Gegensatz zu den Stoffwechselorganen als zurückstellbar eingeordnet. Die ersten Federanlagen treten bei den Formen mit verkürzter Brutzeit etwas früher auf als bei den übrigen: zuweilen schon am 5., spätestens am 6. Tag, während sich bei den andern Gruppen am 7. Tag (Huhn) oder nach 7½ Tagen bei *Fulica* die ersten Spuren von Konturfederleisten zeigen. Beim Kiebitz beginnt die Entwicklung am spätesten (etwa 11. Tag), doch erfolgt die Ausbreitung dafür sehr rasch.

Das Gehirn

Eines der ersten Ergebnisse unserer vergleichenden Untersuchungen war das Zurückbleiben der Gehirnausbildung zugunsten der Stoffwechselorgane in der frühen Ontogenese der Nesthocker (PORTMANN 1942, 1947). SUTTER hat 1943 gezeigt, dass die verschiedenen Hirnteile in ihrer Ausbildung sehr verschieden fortschreiten, und dass bereits am 9. Tag beim Huhn, etwas früher bei Staren der basale Hirnteil, den wir als Stammrest bezeichnet haben, sowie die Mittelhirnzonen sehr viel weiter entwickelt sind als Hemisphären und Kleinhirn.

Der Stammrest, Sitz vieler elementarer Lebensfunktionen, ist der am gleichförmigsten sich entwickelnde Hirnteil; hier nimmt die Trockensubstanz am frühesten zu. Die Hirnteile, welche die Orientierung und deren Bewegungskoordination zu leisten haben, Hemisphäre und Kleinhirn, bleiben zurück, und sehr einfache Beziehungsweisen zum Altvogel ersetzen vorerst den Verkehr mit der späteren reichen Aussenwelt. Von allen Hirnteilen haben die *Corpora bigemina* (die optischen Zentren) und der Stammrest, am 13. Bruttag bei Wachtel, Star und Amsel den höchsten Prozentanteil ihres Adultgewichtes erreicht (Tab. 1).

Tabelle 1 Gewicht der Hirnteile am 13. Bruttag in Prozent der adulten Gewichte (nach E. SUTTER).

	Hemisphären	Kleinhirn	Corpora bigemina	Stammrest
<i>Coturnix</i>	13,3	12,0	35,8	27,8
<i>Sturnus</i>	5,1	4,3	23,8	19,9

Die langsamere Entwicklung von Hemisphären und Kleinhirn gilt wohl für alle Vogeltypen. Dagegen bleibt sie bei Hühnervögeln und anderen Nestflüchtern in engen Grenzen – das Gehirnwachstum darf als harmonisch gelten – bei den Passeres aber und ebenso bei andern Nesthockern, wie KOCHER für die Segler gezeigt hat, ist die Verlangsamung im Wachstum von Hemisphären und Kleinhirn extrem – die Hirnentwicklung ist in ihren Teilprozessen disharmonisch.

Wir erwarteten unter diesen Umständen, dass die Histogenese im Vorderhirn bei den Nesthockern sehr im Rückstand bleiben müsse. Um so grösser war die Überraschung, welche die genaue Prüfung dieser Differenzierungsprozesse durch HAEFELFINGER (1958) ergeben hat. Trotz des starken Zurückbleibens der Hemisphären im embryonalen Wachstum der Nesthocker wird die Anlage aller grösseren Hirnregionen mit der ersten Differenzierung ihrer Kerngebiete und Bahnen bis zum Schlüpftag vollzogen. Bei allen untersuchten Nesthockern, ob sie kurze oder lange Brutzeit haben, sind am 12. bis 14. Tag der Embryonalentwicklung alle wichtigen Zentren differenziert. Dem entspricht auch die frühere Feststellung SCHIFFERLIS (1942), dass die Markscheidenbildung beim Huhn wie beim Star gleichzeitig am 11. Bruttag, also unmittelbar vor dem Schlüpfen des Nesthockers einsetzt.

Die Studie von HAEFELFINGER weist übrigens auch nach, dass am 12. bis 14. Tag im Vorderhirn bereits Zelldifferenzierungen, nicht nur Gruppierung der Kerngebiete, verwirklicht sind: drei Zelltypen sind festgestellt worden. Von besonderem Interesse erscheint uns die Entwicklung des Seglerhirns. HAEFELFINGER konnte nachweisen, dass trotz der relativ langen Brutzeit, die ja der des Huhnes entspricht (21 Tage), auch hier am Ende des 13. Tags alle Kerngebiete des adulten Vorderhirns räumlich gesondert sind (Untersuchungen C. KOCHER's, die nicht publiziert sind, leisteten uns bei dieser Feststellung wertvolle Hilfe). Der langsameren Gesamtentwicklung des Seglers würde sich eine spätere Differenzierung dieser Gebiete ohne weiteres verständlich eingliedern – trotzdem wird das Stadium der differenzierten Kerngebiete in derselben Entwicklungszeit angelegt wie bei den Passeres. Auch für den Wellensittich gilt dasselbe: Abschluss der räumlichen Kerngliederung im Vorderhirn am 12./13. Tag, also 4 bis 6 Tage vor dem Schlüpfen.

SUTTER (1946, 1951) hat die Differenzierung des Kleinhirns untersucht und dabei die Faltung und Histogenese der Rindenschicht besonders beachtet. Abgesehen von anderen für das Problem Nesthocker-Nestflüchter wichtigen Einzelheiten, stellt er fest, dass bis zum 10. Embryonaltag bei Huhn und Star das Kleinhirn noch eine ungefaltete Kuppe bleibt. Am 10./11. Tag setzt aber bei beiden Formen eine stürmische Massenentwicklung ein, die bis zum 12./13. Tag zur Anlage sämtlicher Hauptfalten der Kleinhirnrinde führt. Die anschliessende Ausformung, die Histogenese, verläuft bei den zwei untersuchten Formen sehr verschieden (der Star schlüpft am 13. Tag!) – was uns hier angeht, ist der Umstand, dass auch der noch 9 Tage im Ei verbleibende Nestflüchter um genau dieselbe Zeit wie der früh schlüpfende Nesthocker die wesentliche Formbildung des Kleinhirns vollführt.

Die Organe des Stoffwechsels

Dass sich das Darmsystem in der Ontogenese der Nesthocker rascher entwickelt als die Organe der Orientierung, haben wir durch viele Analysen des Schlüpfzustandes nachweisen können (PORTMANN 1938, 1942, 1947). In vielen Fällen erreichen Darm und Leber in der Präjuvenilzeit ein Übergewicht, das mit einer intensiven Fütterung durch die Altvögel obligatorisch verbunden ist und nicht etwa ein «Mästen» darstellt, das ebensogut unterbleiben könnte. Die beschleunigte Entwicklung dieser Betriebsorgane wird, wie wir vorhin feststellten, in der Eientwicklung teilweise kompensiert durch das Zurückbleiben der höheren Hirnzentren und durch das Hinausschieben der grossen Periode des Federwachstums.

Die frühen Entwicklungsvorgänge verlaufen für alle untersuchten Vogeltypen sehr gleichmässig. Nestflüchter und Nesthocker unterscheiden sich im Tempo der frühen Organdifferenzierungen noch nicht in der nachher so charakteristischen Weise. Bis zum 5. Tag ist die Darmentwicklung von Huhn und Wellensittich dieselbe, wie Joos (1941) nachgewiesen hat, und womit ältere Angaben bestätigt werden. Die geringen zeitlichen Unterschiede sind in dieser Phase zugunsten des Huhns: das Reissen der Rachenmembran wie auch die erste Anlage des Magens erfolgen beim Huhn trotz der längeren Brutzeit schneller als beim Wellensittich! Die späteren Prozesse sind dagegen beim Papagei beschleunigt: Am 10. Bruttag ist beim Sittich die gruppentypische Lagerung der Darmschlingen abgeschlossen; für das Huhn ist dies erst am 13. Tag der Fall. Wichtig ist im Augenblick nicht so sehr dieser Unterschied: von Bedeutung ist uns der Umstand, dass beide Typen trotz längerer Brutzeit (18 und 21 Tage) am 10. bis 13. Tag eine so wichtige Etappe wie die volle Schlingengestaltung des Mitteldarms vollzogen haben. Die Differenzierung der Gewebe erfolgt ebenfalls früh: alle Zellschichten und Drüsenbildungen des adulten Vogels sind bei Huhn, Wellensittich und Amsel am 14. Tag vorhanden. Dass der Darm der Passeres, die am 11. bis 14. Tag schlüpfen, funktioniert, wissen wir längst, uns interessiert jetzt die Tatsache, dass diese Funktionsbereitschaft um dieselbe Zeit auch bei den später schlüpfenden Vogeltypen vorhanden ist (Joos 1941).

Die anderen grossen Stoffwechselorgane sind im Hinblick auf unsere Fragestellung nicht genau genug bekannt. Die verstreuten zeitlichen Angaben sind meist nebenbei in morphologischen Studien erwähnt, die nicht auf genaue Zeitbestimmung gerichtet waren.

Immerhin zeigt die Untersuchung der Lunge, dass dieses Organ nicht nur bei den Nesthockern mit kurzer Brutzeit, wo es ja am Schlüpftag voll funktioniert, früh angelegt wird, sondern dass eine ähnliche frühe Entwicklung auch für das Huhn gilt (nur für *Gallus* liegen genügende Zeitangaben vor). Bereits am 11. Tag erfüllt die Lunge bei *Gallus* die Pleuralhöhle ganz und Parabronchien sind in Bildung. Der vordere thorakale Luftsack ist am 8. Tag schon angelegt; am 2. Tag finden sich bereits rekurrente Bronchien. Der abdominale Luftsack beginnt am 8. Tag über den Lungenraum hinaus vorzudringen. Am 10. Tag dehnt er sich bereits in der Bauchhöhle aus und erreicht am 13. das hintere Kör-

perende – um die Zeit also, wo die Darmschlingen ihre definitive Disposition zeigen. Es wird also auch bei einer Brutzeit von 3 Wochen auf den 13./14. Tag eine wichtige Etappe erreicht, die frühe Funktionsfähigkeit garantiert, obschon die Atmung noch immer durch die Allantoisgefäße geleistet wird.

Auch die Entwicklung der Nieren zeigt beim Huhn eine wichtige Umgestaltung in der Zeit, um die es uns hier geht.

Im Zusammenhang mit der Allantoisfunktion erreicht die Ausbildung der späteren genitalen Nierenteile, des sogenannten WOLFFSchen Körpers, früh in der Ontogenese einen Höhepunkt. STAMPFLI (1950) hat diese Etappe genauer untersucht und festgestellt, dass dieser Höhepunkt im dritten Viertel der Brutzeit liegt: bei der Amsel 7. bis 10. Tag, beim Segler 9. bis 13., beim Huhn 10. bis 15. Tag. Diese Einteilung gilt in grossen Zügen und gibt die Beziehung der Nierenbildung zum Zeitpunkt des Schlüpfens. Die Fragestellung unserer Studie würde zu einer genaueren Bestimmung der Zeiten nötigen, die noch nicht vorliegt. Trotzdem treten einige bedeutsame Tatsachen bereits jetzt hervor.

Die Entwicklung des Nierensystemes ist keine gleichmässige, stetige. Die endgültige Übertragung der Nierenfunktion vom WOLFFSchen Körper (dem späteren Genitalteil) auf die definitive Niere findet bei allen untersuchten Arten zur absolut gleichen Zeit (nicht relativ zum Schlüpfstag!) statt: am 15. Entwicklungstag bei Amsel und Huhn; am 16. beim Segler. Zugleich setzt die Umwandlung des WOLFFSchen Körpers in eine genitale Struktur ein. Beim Huhn nimmt das Gewicht des WOLFFSchen Körpers vom 15. Tag an sehr rasch ab, das der definitiven Niere auffällig zu. Die Funktion einzelner definitiver Nierentubuli ist beim Huhn schon am 11. Tag nachgewiesen. Auch die Nierentätigkeit stellt sich also beim Nestflüchter mit längerer Brutzeit bereits früh ein und in der Zeit um den 13./14. Tag vollziehen sich ganz besonders bedeutungsvolle Umwandlungen. Sie sichern eine endgültige Nierenfunktion zu einer Zeit, die dem Übergang zum freien Leben bei extrem verkürzter Brutzeit entspricht.

Dem Schlüpfstag zugeordnete Vorgänge

Wenn wir die embryonalen Vorgänge beurteilen wollen, die bei Arten mit längerer Brutzeit vom Schlüpfmoment zeitlich unabhängig sind, so müssen wir auch die Einrichtungen beachten, die zeitlich eindeutig auf den Zeitpunkt des Schlüpfens abgestimmt sind. Mehrere Studien der Basler Zoologischen Anstalt gelten diesen Organen.

In ähnlicher Weise sind die für Nesthockerzustände typischen transitorischen Verschlusseinrichtungen von Augen und Ohrregion auf den von Gruppe zu Gruppe wechselnden Schlüpftermin abgestimmt. Das gilt, wie WEBER (1950) nachgewiesen hat, für den epithelialen Nasenverschluss, der sich bei allen untersuchten Arten einen Tag vor dem Schlüpfen öffnet und der sowohl seiner Zellstruktur wie seinem Ablauf nach völlig verschieden ist von den Verschlusseinrichtungen der Augen und Ohren. Diese letzteren, von WEBER wegen ihrer Funktion als «amniotische» Einrichtungen bezeichneten Strukturen werden zum Schutz der in voller Entwicklung begriffenen Sinnesorgane aufgebaut und funk-

tionieren in der frühen Präjuvenilzeit. Sie fehlen den Nestflüchtern der Vögel. Sie sind uns bereits in der Entwicklung des Gefieders begegnet. Dass auch vorübergehend im Wachstum sistierte Federanlagen zum Schutze unter die Haut versenkt werden, ist bereits erwähnt worden.

Ganz besonders drastisch ist die Einstellung auf den Schlüpfmoment bei der Ausbildung des Schnabelwulstes zu beobachten. Sie ist in einer ausführlichen Studie von H. WACKERNAGEL (1953) genau analysiert worden. Er weist den Zusammenhang der maximalen Grösse dieses Organs mit der höchsten Intensität der Fütterung und dem gesteigerten postembryonalen Wachstum für die Passeres nach.

Diskussion

Die Vorgänge, die ich in dieser Studie zur Beachtung bringen möchte, unterscheiden sich klar von diesen transitorischen Einrichtungen. Es sind Aufbauprozesse, die in direkter Entwicklung zum voll ausgebildeten Organ der Reifeform führen – in direkter Entwicklung, das heisst ohne Umwege, die auf den Milieuwechsel beim Schlüpfen oder auf die Instinktverschränkungen von Alt- und Jungvogel in der Präjuvenilzeit hin geordnet sind.

In der Embryonalperiode wird etwa um den 11. bis 13. Tag ein Stadium verwirklicht, das wesentliche Züge der gestaltlichen Disposition der reifen Form aufweist und als eine markante Etappe der Ontogenese aufgefasst werden muss. Es weist folgende Merkmale auf:

1. Sämtliche Konturfedern sind in definitiver Anordnung angelegt.
2. Im Hirnstamm setzt die Markscheidenbildung ein, und im Grosshirn sind alle Kerngebiete des adulten Vogelhirns als Anlagen differenziert.
3. Die Verdauungsorgane haben ihre endgültige Schlingenbildung und Gewebedifferenzierung erreicht.
4. Der Übergang der Nierenfunktion vom embryonal tätigen WOLFFSchen Körper auf die definitive Niere ist im Gange.

Es wird eine weitere Aufgabe sein, diese Verhältnisse bei Gruppen mit sehr viel längeren Brutzeiten nachzuprüfen, die in unserem ersten Versuch einer Problemlösung noch fehlen. Die Wahrscheinlichkeit, dass die Periode um den 12./13. Tag bei den Vögeln allgemein den Abschluss einer Embryonalperiode markiert, ist, wie uns scheint, beträchtlich. Natürlich gilt diese Zeitangabe nur bei annähernd gleicher Brutwärme – aberrante Brutverhältnisse bringen geringe Modifikationen, die noch zu bestimmen sein werden.

Das Stadium, das wir hervorheben, hat einen phylogenetischen Aspekt.

Die primäre Vogel-Ontogenese zeigte die nachfolgenden, auch für Reptilien gültigen Merkmale:

1. relativ hohe Eierzahl pro Gelege;
2. relativ lange Brutzeit;
3. weit entwickelte Nestflüchter als Schlüpfzustand.

Die Nestflüchter der Säuger durchlaufen im Ei eine Phase des transitorischen Verschlusses der höheren Sinnesorgane: sie wiederholen Bildungen eines stammesgeschichtlich früheren Ontogenesetypus, des extrem früh geborenen Nesthockers, und sie bezeugen damit, dass ihre Ausbildungsstufe, evolutiv gesehen, ein sekundärer Ontogenesetypus ist. Bei Vögel aber durchläuft kein Nestflüchter im Ei solche Verschlüsse der Sinnesorgane. Schon dieser Umstand (neben anderen) bezeugt den für Vögel primären Charakter dieses Ontogenesemodus: er ist die ursprüngliche Vogel-Variante der für Reptilien bezeichnenden Verhältnisse.

Dieser Entwicklungsgang mit längerer Brutzeit führt in der Zeit vom 11. bis 14. Bruttag zu einem Entwicklungsstadium, das bei einer Reihe verschiedener Nestflüchter festgestellt worden ist (Galli, Anseres, Laro-Limicolae), das, soweit es jetzt schon untersucht ist, die oben genannten Kennzeichen aufweist.

Dieses Stadium entspricht in seinen formalen und funktionellen Merkmalen sowie auch in seiner zeitlichen Lage in der Embryonalperiode sehr genau dem frühesten Zustand und Zeitpunkt, auf dem wir ausschlüpfende Vögel kennen (11 Tage niedrigster Wert für Passeres [*Zosterops*] und Pici; 12 bis 14 Tage bei vielen Passeres). Die niedrigsten gesicherten Entwicklungszeiten, die wir für Nestflüchter kennen, sind 17 Tage Brutzeit (für Wachteln). Eine Angabe von SETH-SMITH über Nestflüchter-Brutzeit von 12 bis 13 Tagen bei Turnices halte ich für der Nachprüfung bedürftig (s. KENDEIGH 1952).

Die evolutiven Umbildungen können die primäre Vogel-Ontogenese in den verschiedensten Formen erfassen (PORTMANN 1938).

Einer dieser Wege führt zur extremen Verkürzung der Brutzeit auf 15 und weniger Tage. Es war die Absicht unserer Zusammenstellung, darauf hinzuweisen, dass die Möglichkeit zu dieser Brutzeitverkürzung bereitliegt in dem hier hervorgehobenem Stadium der Embryonalentwicklung des primären, länger bebrüteten Vogelkeims. Die Tatsache, dass die unterste uns bekannte Brutzeit 11 Tage, der etwas häufiger verwirklichte Extremfall deren 12 beträgt, erlaubt wohl den Schluss, dass das hier herausgehobene Stadium die früheste mögliche Phase der Luftexposition des Vogelkeims darstellt. Die Passeres haben also wohl in einzelnen Gruppen die äusserste Grenze der Brutzeitverkürzung für Vögel erreicht – ein Ergebnis, das mit einer hohen Intensität der präjuvenilen Brutpflege parallel geht. Die genauere Untersuchung des Entwicklungsstadiums, das wir in der Zeit vom 12. bis 14. Embryonaltag feststellen, wird vielleicht ermöglichen, die Voraussetzungen tiefer zu erfassen, die für eine weitere Evolution der Vogel-Ontogenese gegeben sein mussten.

Wir haben früher schon wahrscheinlich gemacht, dass die Evolution der Ontogenese der höheren Zerebralisation vorausgegangen ist. So wird denn die Prüfung der Entwicklungsperiode, die uns hier beschäftigt, vielleicht auch einiges Licht in die vorderhand noch sehr dunkle Geschichte des Aufstiegs der Vogelgestalt zu höheren Stufen der Hirnausbildung bringen.

Literaturverzeichnis

- BURCKHARDT, DIETER (1954): Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker. Revue Suisse de Zoologie, 61, S. 4.
- FLEMING, C. A. (1943): Notes on the life history of the Silver-eye based on colour-banding. Emu, 42, p. 193—217.
- GERBER, ALCIDE (1939): Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alektoromorphae. Revue Suisse de Zoologie, 46, S. 7
- HAEFELFINGER, HANS-RUDOLF (1958): Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln. Verlag Helbing & Lichtenhahn, Basel.
- JOOS, CHARLOTTE (1941): Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese des Darmtraktes von *Melopsittacus undulatus* Gould. Verh. Naturforsch. Ges. Basel, LIII.
- KENDEIGH, S. CH. (1952): Parental Care and its Evolution in Birds. Illinois. Biol. Monogr., Vol. XXII, Nos. 1—3.
- KOCHER, CLEMENS (1948): Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (*Micropus m. melba* L.). Revue Suisse de Zoologie, 55, S. 3.
- KOECKE, HANS-ULRICH (1958): Normalstadien der Embryonalentwicklung bei der Hausente (*Anas boschas domestica*). Embryologia, 4, S. 1.
- NICE, MARGARET MORSE (1954): Incubation periods throughout the ages. Centaurus, 3, p. 311—359.
- PORTMANN, ADOLF (1938): Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. Revue Suisse de Zoologie, 45, S. 6.
- (1942): Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit. Mitt. Schweiz. Zool. Ges. Freiburg.
- (1946): Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux. I. Alauda XIV.
- (1947): Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux. II. Les indices intra-cérébraux. Alauda XV/1.
- (1947): Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux. III. Cérébralisation et mode ontogénétique. Alauda XV/2.
- (1955): Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem. Acta XI Congr. Int. Orn. 1954, S. 138—151.
- SCHIFFERLI, ALFRED (1948): Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star. Revue Suisse de Zoologie, 55, S. 1.
- STAMPFLI, HANS RUDOLF (1950): Histologische Studien am Wolff'schen Körper (Mesonephros) der Vögel und über seinen Umbau zu Nebenhoden und Nebenovar. Revue Suisse de Zoologie, 57, S. 6.
- STINGELIN, WERNER (1958): Vergleichend morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage. Verlag Helbing & Lichtenhahn, Basel.
- SUTTER, ERNST (1943): Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühner- und Sperlingsvögeln. Denkschriften der Schweiz. Naturforsch. Ges., LXXV/1.
- (1946): Über das Wachstum des Kleinhirns bei Vögeln. Revue Suisse de Zoologie, 54, S. 12.
- (1951): Growth and Differentiation of the Brain in Nidifugous and Nidicolous Birds. Acta X Int. Orn. Congr. 1950.
- WEBER, RUDOLF (1950): Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten. Revue Suisse de Zoologie, 57, S. 3.