

Aus dem zoologisch-vergleichend-anatomischen Institut  
der Universität Zürich.

## Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.

Von

HANS STEINER.

---

(Als Manuskript eingegangen am 31. August 1916.)

---

Als ich im Jahre 1911 mit kleineren Untersuchungen über die Flügelpterylose verschiedener Vögel beschäftigt war, stiess ich hierbei zufälligerweise auf die Erscheinung des sog. Aquintocubitalismus oder der Diastataxie. Die Frage nach den Ursachen dieses seltenen Phänomens, für welches ich vergeblich nach einer befriedigenden Erklärung in der Literatur suchte, gab die Anregung zu eigenen Untersuchungen, welche in der Folgezeit sich weit über den Rahmen dessen ausdehnten, was ursprünglich geplant war. So entstand die im Titel genannte Arbeit, die 1915 zu einem vorläufigen Abschluss gebracht und dieses Jahr der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich als Dissertation eingereicht wurde. An dieser Stelle möchte ich, soweit es der beschränkte Raum gestattet, eine kurze Übersicht über die Anlage und wesentlichsten Ergebnisse meiner Untersuchungen geben; die vollständige Abhandlung wird in der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft“ erscheinen.

In dankbarer Erinnerung gedenke ich auch an dieser Stelle der andauernden Unterstützung, welche mir noch von seiten meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. A. Lang, zuteil wurde. Gleichermassen verdanke ich Herrn Professor Dr. K. Hescheler das lebhafteste Interesse, das er stets meinen Untersuchungen dargebracht hat.

Die Erscheinung des Aquintocubitalismus oder der Diastataxie des Vogelflügels ist erst spät bekannt geworden. Nitzsch, der 1840 in seinem System der Pterylographie eine einlässliche Beschreibung der Befiederung des Vogelkörpers gab, scheint sie nicht gekannt zu haben. Ebensowenig wurde Sundevall, 1843, auf sie aufmerksam. Gerbe, 1877, war der erste, welcher in einer kurzen Notiz auf das häufige Fehlen der fünften Armschwinge innerhalb der Reihe der Unterarmschwungfedern hinwies. Wray gab sodann 1887 eine sehr

genaue Beschreibung dieser Verhältnisse, auf welche sich im wesentlichen alle späteren Autoren (Fürbringer, Gadow etc.) gestützt haben. Eine ernstliche Erklärung der Diastataxie versuchten dagegen erstmals Mitchell, 1899, und Pycraft, 1899, zu geben, die aber je zu einem gerade entgegengesetzten Ergebnisse gelangten und damit der ganzen Frage den Charakter eines Problems verliehen. Wenn auch aus früheren Literaturangaben sich manches verwerten liess, war ich doch für die Untersuchung selbst ganz auf eigene Wege angewiesen. Dem glücklichen Umstand nun, dass fast ausschliesslich mit sehr einfachen technischen Methoden vorgegangen werden konnte, verdanke ich es, dass es mir möglich wurde, in kurzer Zeit nicht nur zahlreiche frische Vogelflügel zu untersuchen, sondern auch meine Untersuchungen auf die Exemplare der gesamten reichhaltigen Vogelsammlung des hiesigen zoologischen Museums auszudehnen. Damit erreichten die Untersuchungen den Umfang, der eine einigermaßen sichere Beurteilung der vorliegenden Verhältnisse gewährleistete. Für die embryologischen Untersuchungen stand mir gleichfalls ein schönes Material zur Verfügung, wobei ich auch hier besonders Herrn Professor Dr. H. Bluntschli in Frankfurt a. M. die gütige Überlassung verschiedener Vogelebryonen, die er persönlich im oberen Amazonasgebiet sammelte, verdanken möchte.

Aus dem Verlauf der Untersuchungen ergab sich sukzessive die Fragestellung für die sieben grösseren Abschnitte, in welche sich nunmehr die Abhandlung gliedert. Es würde jedoch zu weit führen, möchte ich des näheren auf jedes Kapitel eintreten, so dass ich mich darauf beschränken muss, im Zusammenhang die wichtigsten Ergebnisse herauszugreifen.

**Die Anordnung der Flügelfedern:** Am Flügel eines jeden Vogels lassen sich Schwungfedern und Deckfedern unterscheiden. Die Schwungfedern können weiterhin in Handschwingen und in Arm- oder Cubitalschwingen eingeteilt werden, je nach ihrer Befestigung an den Knochen der Hand oder des Unterarms. Die Zählung der Handschwingen findet zweckmässig vom Handgelenk aus statt (siehe Textfigur 1 a), indem eine Reduktion stets von der Flügelspitze aus eintritt und bis und mit der zehnten Schwinge auch zu beobachten ist. Gleichermassen sind auch die Armschwingen vom Handgelenk aus zu zählen, da ihre Reduktion vom Ellbogen her eintritt; ihre Anzahl schwankt denn auch sehr erheblich, von 6 bei *Trochilus* bis gegen 40 bei *Diomedea*. Nach der Anordnung der Deckfedern lassen sich, je nach der Betrachtungsweise, horizontal oder transversal verlaufende Reihen unterscheiden. (Vergl. Textfigur 2 a und 3 a, wo

in schematischer Weise die Anordnung von fünf horizontalen und neun transversalen Reihen dargestellt wurde.) Die horizontalen Reihen verbinden die Deckfedern von gleicher Grösse und Beschaffenheit. Allgemein werden die den Schwungfedern zunächst liegenden, grössten als grosse Deckfedern (= Maj. in den Textfiguren 2 und 3) gekennzeichnet. Es folgt die eine Längs- oder Horizontalreihe der mittleren Deckfedern (= med.), denn es ist am zweckmässigsten nur eine Reihe als solche zu bezeichnen, da sonst ihre Abgrenzung gegen die nun folgenden Horizontalreihen der kleinen Deckfedern (= min.) kaum möglich ist. Betrachten wir die Lagebeziehungen der Deckfedern der verschiedenen Horizontalreihen zueinander, also der mittleren Deckfedern zu den grossen Deckfedern und der kleinen zu den mittleren, so erhalten wir die Transversalreihen, indem die Deckfedern einer Horizontalreihe stets distal<sup>1)</sup> von den Deckfedern der nächstunteren Horizontalreihe liegen und zwar ausgehend von den grossen Deckfedern, die selbst wieder den Schwungfedern dicht anliegen. Dadurch werden die schräg nach vorn und aufwärts verlaufenden Transversalreihen gebildet. (Vergl. Textfigur 1 mit der schematischen Darstellung in Textfigur 2 und 3.) Es enthält somit jede Transversalreihe je eine grosse Deckfeder und eine mittlere Deckfeder, sowie mehrere kleine Deckfedern, die verschiedenen Horizontalreihen angehören. Endlich gehört normalerweise zu jeder Transversalreihe auch eine Schwungfeder.

Ein interessantes Verhalten zeigen die grossen und mittleren Deckfedern der Flügelunterseite. Während nämlich sonst alle Federn der Flügelunterseite normalerweise ihre Unterseite gegen die Hautoberfläche, also nach innen kehren, ist die morphologische Unterseite jener grossen und mittleren Deckfedern nach aussen, von der Hautoberfläche abgewendet. Wie Wray zeigen konnte, ergibt sich die Erklärung dafür aus dem Umstande, dass jene zwei abweichend sich verhaltenden Reihen unterer Deckfedern ursprünglich der Flügeloberseite angehörten. Sie werden auch embryonal dort angelegt und erfahren erst später eine Verschiebung auf die Unterseite, wo nun selbstverständlich ihre Orientierung zur Unterlage die Umgekehrte sein muss als auf der Flügeloberseite. Es sei hier erwähnt, dass von allen Deckfedern der Flügelunterseite nur gerade diese beiden Horizontalreihen der grossen und mittleren Deckfedern, die also eigentlich zu den Deckfedern der Flügeloberseite gehören, an der Diastataxie teilnehmen. Eine grössere Bedeutung in der Diskussion

<sup>1)</sup> Unter distal verstehe ich im Vogelflügel gegen die Flügelspitze zu, und unter proximal gegen die Flügelbasis zu.

haben zwei Federn, unmittelbar im Handgelenk des Flügels gelegen, erhalten: man wird bei fast allen Vögeln proximal von der ersten

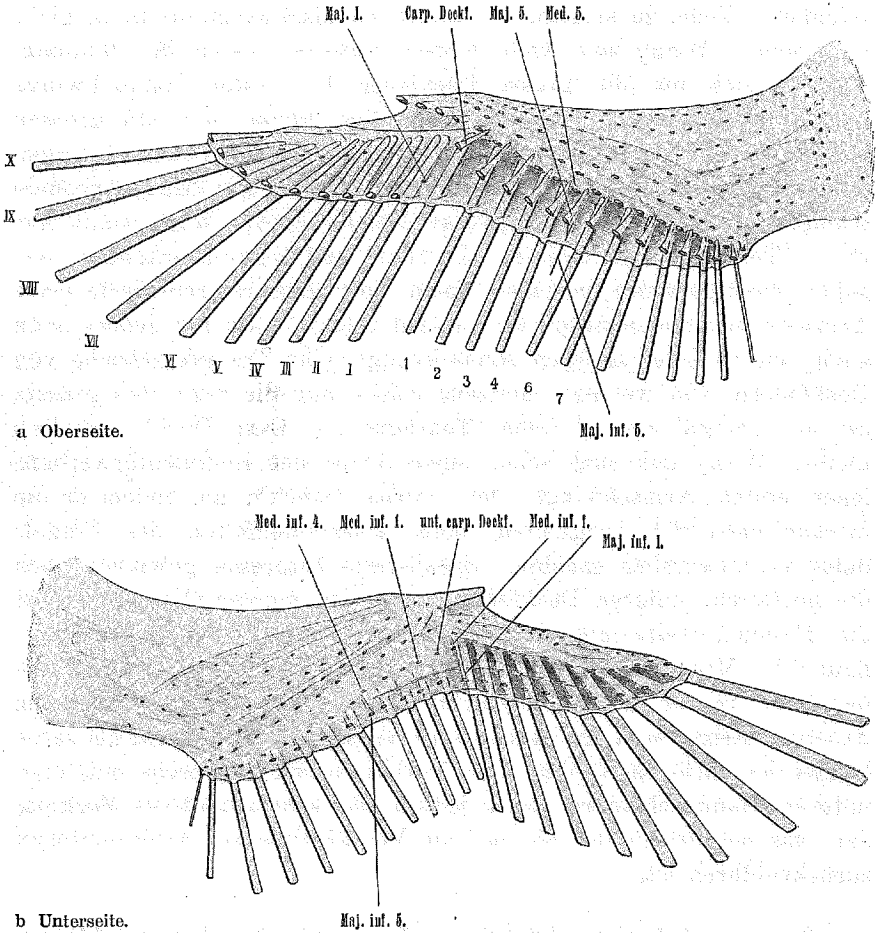


Fig. 1. Flügel von *Chrysotis aestiva*, L.

Maj. 5 = fünfte obere grosse Deckfeder. Maj. I = erste obere grosse Handdeckfeder. Maj. inf. 5 = fünfte untere grosse Deckfeder. Maj. inf. I = erste untere grosse Handdeckfeder. Med. 5 = fünfte mittlere Deckfeder. Med. inf. 4 = vierte untere mittlere Deckfeder. Carp. Deckf. = carpale Deckfeder („carpal covert“; der „carpal remex“ fehlt *Chrysotis*, seine Lage ist unmittelbar unter der carpalen Deckfeder zu denken). Die römischen Ziffern bezeichnen die Handschwingen, die arabischen die Armschwingen.

Handschwinge eine kleine Feder finden, die meist parallel zu ihr inseriert und mehr oder weniger fest mit ihr verbunden ist. (In dem in Textfigur 1 a zur Darstellung gebrachten Flügel ist diese

Feder nicht ersichtlich, da *Chrysotis aestiva* L. gerade zu den wenigen Vögeln gehört, bei welchen sie vollständig reduziert wurde. Ihre Lage ist aber unmittelbar unter der mit „Carp. Deckf.“ bezeichneten Feder zu suchen, der ersten Handschwinge proximal dicht anliegend.) Wray und viele andere Autoren waren der Meinung, dass es sich um die grosse Deckfeder der ersten Handschwinge handle, welche sonst fehlen würde. Nun liegen aber die grossen Deckfedern der Handschwinge nicht wie diejenigen der Armschwinge proximal, sondern distal von ihren Schwungfedern, wie ihre embryonale Anlage festlegt. Die erste grosse Handdeckfeder fehlt somit gar nicht (Textfigur 1 a: Maj. 1). Pycraft und Degen erkannten dagegen richtigerweise in jener Feder eine äusserst reduzierte erste Armschwinge und nannten sie „carpal remex“. Zu ihr gehört denn auch, wie zu jeder anderen Armschwinge, eine Transversalreihe von Deckfedern, von welchen meistens jedoch nur die erste und grösste als sog. „carpal covert“ (siehe Textfigur 1 a: Carp. Deckf.) erhalten bleibt. Wray gab auch schon einen Grund des Rudimentärwerdens jener ersten Armschwinge, des „carpal remex“, an, indem er die mechanischen Schwierigkeiten beim Zusammenfallen des Flügels dafür verantwortlich machte. Spezielleres Interesse gewinnen noch die mittleren, unteren Deckfedern. Bei den meisten Vögeln besitzt die Handunterseite nur die erste mittlere Deckfeder (siehe Textfigur 1 b: Med. inf. 1); wieder bei anderen, wie bei den *Limicolae* und *Lari*, treten nur die erste bis dritte auf, während endlich bei *Anseres*, *Striges* u. a. m. deren sechs vorhanden sind. Mehr als sechs konnte ich nicht feststellen. Das Vorhandensein von sechs mittleren unteren Handdeckfedern stellt jedoch ein sehr primitives Merkmal dar, das möglicherweise bis auf die Verhältnisse bei *Archaeopteryx* zurückzuführen ist.

**Quinto- und Aquintocubitalismus:** Nach den Angaben der älteren Autoren, Gerbe, Wray, Gadow etc., ist der Quinto- und Aquintocubitalismus folgendermassen charakterisiert: In jedem Vogel-Flügel gehören zu jeder Schwungfeder des Unterarmes je eine Transversalreihe von oberen und unteren, grossen, mittleren und kleinen Deckfedern; im aquintocubitalen Flügel aber fehlt in der fünften Transversalreihe die Schwungfeder, während die Deckfedern normal entwickelt sind! (Siehe Textfigur 1.) Gadow gab schon 1888 eine tabellarische Übersicht über das Vorkommen des Aquintocubitalismus bei den Vögeln, die ich nachfolgend, ergänzt durch spätere Angaben Gadows, 1891—93, wiedergebe:

## Tabellarische Zusammenstellung über das Vorkommen des Quinto- und Aquintocubitalismus bei den Vögeln, nach Gadow, 1888—93.

— bedeutet aquintocubital, \* bedeutet quintocubital.

Ratitae	(*)	Grallae	—	Megapodiidae	—	Cypseli	* & —
Spheniscidae	?	Dicholophus	*	Opisthocomus	*	Trochilidae	*
Lamellirostres	—	Psophia	*	Tinamidae	*	Meropidae	*
Colymbidae	—	Rhinochetus	*	Raptores	—	Upupidae	*
Podicipedidae	—	Eurypyga	—	Striges	—	Coli	*
Steganopodes	—	Heliornis	*	Psittaci	—	Trogones	*
Tubinares	—	Turnices	*	Cuculi	*	Pici	*
Herodii	—	Pedionomus	—	Coraciidae	*	Passeres	*
Pelargi	—	Pterocletes	—	Momotidae	*		
Laridae	—	Columbae	—	Alcedinidae	* & —		
Limicolae	—	Rasores	*	Caprimulgi	—		

Von den neueren Autoren ist zu den bereits bekannten Verhältnissen des Aquintocubitalismus nicht viel Neues hinzugefügt worden. Mitchell zeigte, dass auch die Columbae teilweise quintocubital sind, Pycraft förderte die Kenntnis der gemischten Gruppen der Alcedinidae und Cypselidae, welche sowohl quinto- als auch aquintocubitale Arten umfassen. Thompson, 1899, und Clark, 1906, stellten fest, dass die Trochilidae aquinto- und nicht quintocubital sind. Mir selbst gelang der Nachweis, dass die Coraciidae in ihrer Mehrzahl nicht quinto- sondern aquintocubital sind, und dass unter den Megapodiidae auch quintocubitale Arten vorkommen.

**Bisherige Erklärungsversuche der Diastataxie:** Die älteren Autoren bis Gadow erklärten das Fehlen der fünften Armschwinge ganz einfach, indem sie sagten, dass sie reduziert und eliminiert worden sei. Sie erachteten deswegen das aquintocubitale Verhalten als das spezialisiere und sekundäre. Speziell Gadow hat in diesem Sinne von diesem Merkmal weitgehenden taxonomischen Gebrauch gemacht, ohne ihm aber grosse Bedeutung zuzuschreiben. An die Tatsache jedoch, dass nirgends, auch nicht auf irgendeiner Entwicklungsstufe, ein Rudiment der fehlenden fünften Armschwinge gefunden wurde, knüpfen alle neueren Erklärungsversuche an, welche annehmen, dass die jetzt scheinbar fehlende fünfte Armschwinge gar nicht fehlt, sondern nur aus ihrem ursprünglichen Platze verdrängt wurde. Mitchell prägte folgerichtig die neuen Bezeichnungen Diastataxie für Aquintocubitalismus und Eutaxie für Quintocubitalismus. Auf die Erklärungsversuche im einzelnen kann ich hier nicht eintreten. Ich erwähne bloss, dass speziell von Pycraft eine Abwärtsverschiebung je der fünf vordersten transversalen Deckfederreihen angenommen wurde (siehe Textfigur 2). Indem nun innerhalb

der fünften Transversalreihe die fünfte Schwungfeder an der Abwärtsverschiebung nicht mehr teilnahm, löste sie ihren Zusammenhang mit ihren zugehörigen Deckfedern, um sich sekundär mit den Deck-

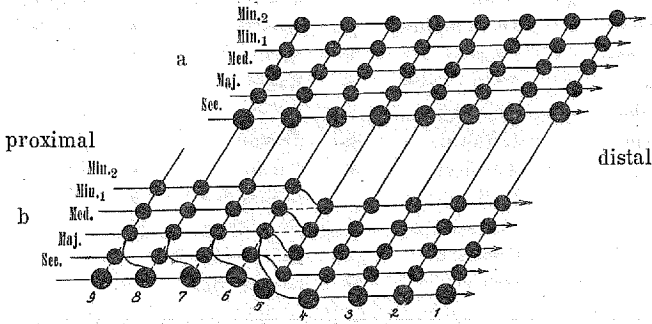


Fig. 2. Erklärung der Diastataxie nach Pycraft durch Abwärtsverschiebung der Federreihen. *a* vor, *b* nach der Verschiebung.

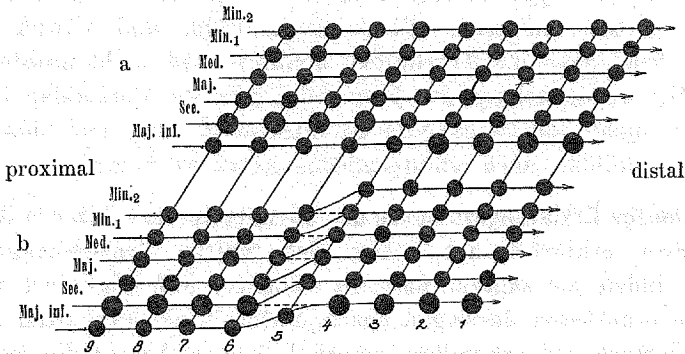


Fig. 3. Erklärung der Diastataxie durch Aufwärtsverschiebung der Federreihen. *a* vor, *b* nach der Verschiebung.

Erklärungen zu Textfigur 2 und 3: Sec. = Armschwingen. Maj. = grosse Deckfedern (Maj. inf. = untere grosse Deckfedern). Med. = mittlere Deckfedern. Min. = kleine Deckfedern (und zwar Min.<sub>1</sub> = erste Horizontalreihe von kleinen Deckfedern, Min.<sub>2</sub> = zweite Horizontalreihe von kleinen Deckfedern). Die fortlaufende Numerierung bezeichnet die Transversalreihen der Unterarmdeckfedern.

federn der nächstfolgenden sechsten Reihe in eine neue Transversalreihe einzuordnen. Die Deckfedern der ursprünglichen fünften Reihe blieben somit ohne Schwungfeder, und damit war aus dem eutaxischen das diastataxische Verhalten gewonnen worden. Pycraft sah deshalb im eutaxischen Flügel das Primitivere und glaubte diese Ansicht

durch embryologische Untersuchungen erhärten zu können. Umgekehrt war Mitchell auf Grund seiner Untersuchungen zur Ansicht gelangt, dass die Diastataxie das Primärere und Ursprünglichere sei.

**Eigener Erklärungsversuch der Diastataxie:** Die eigenen Untersuchungen ergaben zunächst, dass im diastataxischen Flügel noch eine ganze Anzahl weiterer Merkmale ausgebildet sind, von welchen ein jedes für die Diastataxie mindestens ebenso charakteristisch ist wie das scheinbare Fehlen einer fünften Schwungfeder. Als die wichtigsten möchte ich hier bloss erwähnen einmal, dass in jeder Horizontalreihe die fünf distalsten Federn deutlich tiefer inseriert sind (siehe Textfigur 1 a), zum andern, dass diese fünf distalsten Federn oft beträchtlich grösser sind als die übrigen Federn der gleichen Horizontalreihe, und zwar ist dieser Grössenunterschied ein ganz unvermittelter und sprunghafter, vor allem zwischen den Federn, die zur sechsten und jenen, die zur fünften Transversalreihe gehören. (Für die Flügelunterseite gelten die sinnentsprechenden, aber umgekehrten Verhältnisse, d. h. die distalsten Federn der Horizontalreihe sind höher inseriert und beträchtlich kleiner; vergl. Textfigur 1 b). Diese correlativen Erscheinungen zur Diastataxie finden durch die bisherigen Erklärungsversuche keine befriedigende Deutung, insbesondere bleibt, wenn wir mit Pycraft eine Abwärtsverschiebung der fünf distalsten Federn jeder Horizontalreihe annehmen, ihre plötzliche Grössenzunahme ganz unverständlich. Dagegen wird durch die Befunde aus der Untersuchung der correlativen Erscheinungen zur Diastataxie nahegelegt, dass geradezu der umgekehrte Vorgang stattgefunden hat, d. h. dass in jeder Horizontalreihe die fünf distalsten Federn nach aufwärts verschoben wurden. Nach ihrer Aufwärtsverschiebung ordneten sie sich mit der proximalen Hälfte von nicht verschobenen Federn der nächsthöheren Horizontalreihe zu einer neuen Längsreihe ein, wobei jedoch ihre tiefere Insertionslage und ihre beträchtlichere Grösse noch immer erkennen lassen, dass sie eigentlich zur nächstunteren Horizontalreihe gehören. (Siehe Textfigur 3.) Die Diastataxie des Vogelflügels findet demnach folgende Erklärung: Die heutigen horizontalen Deckfederreihen setzen sich aus zwei Teilen zusammen, von denen je der distale Teil ursprünglich mit dem proximalen Teil der nächstunteren Reihe eine zusammengehörende Reihe bildet. Der Übergang von einer Horizontalreihe des heutigen Flügels zur anderen findet gerade bei der fünften, d. h. richtiger, wenn wir uns des „carpal remex“ erinnern wollen, bei der sechsten Transversalreihe statt, so dass deren Federn noch eine vermittelnde Stellung ein-



nehmen und die Ausbildung einer Schwungfeder unterblieb. Diese Schwungfeder selbst fehlt aber nicht, sie hat nur den Charakter einer Deckfeder angenommen, so dass auch heute noch die fünfte resp. sechste Transversalreihe aus genau gleich vielen Elementen besteht wie alle übrigen transversalen Reihen.

Aus dieser Erklärung der Diastataxie ergaben sich eine Reihe von Folgerungen, welche in den nachfolgenden Abschnitten behandelt wurden. Die wichtigste war die, dass das diastataxische Verhalten tatsächlich das primitivere und ursprünglichere sein musste. Ihre Richtigkeit wurde vor allem durch die **Untersuchung der embryonalen Entwicklung der Federnanordnung am Vogelflügel** bestätigt. Von diastataxischen Vögeln wurden Entwicklungsreihen der Hausente, Haus- taube, *Larus argentatus* (Brünn.) und *ridibundus* (L.), *Melopsittacus undulatus* (Shaw.) etc. untersucht. Sie ergaben, dass schon die allererste Anlage der Federn in typisch diastataxischer Weise erfolgt. Von eutaxischen Arten konnten Embryonen des Haushuhns, von *Opisthocomus cristatus* (Müll.), *Cacicus cela* (L.), *Corvus corone* (L.) u. a. Singvögeln untersucht werden. Tatsächlich ergab sich nun, dass die früheste Anlage der Federn auch im eutaxischen Flügel in typisch diastataxischer Anordnung erfolgt. Auf welche Art und Weise die spätere Umwandlung des diastataxischen Flügels in einen eutaxischen geschieht, wurde ebenfalls durch die embryologischen Untersuchungen nahegelegt. Sie erfolgt in allen Fällen durch die genau gleiche und gesetzmässige Verschiebung und Umwertung der Federn innerhalb der diastataxischen Lücke, und zwar tritt, offenbar durch eine Verkürzung des Unterarms veranlasst, eine Verengerung der Lücke ein, wodurch die Federn der überzähligen fünften Transversalreihe nach oben verschoben werden, wo sie ihrerseits die Deckfedern der sechsten, siebenten und folgenden Reihen verdrängen und deren Platz einnehmen. Noch viel schöner und übersichtlicher ist dieser allmähliche Umwandlungsprozess des diastataxischen Flügels in einen eutaxischen aus der Untersuchung der sog. **Übergangsformen** ersichtlich. Von Mitchell wurde darauf hingewiesen, dass innerhalb der Gruppe der Columbæ, welche sowohl diastataxische als auch eutaxische Arten umfasst, auch Formen auftreten, welche gleichsam zwischen beiden zu stehen scheinen. Solche Übergangsformen treten nun in allen jenen Gruppen gemischten Charakters auf, also ausser bei den Columbæ bei den Megapodiidae, den Coraciidae (speziell Brachyptera- ciinae), den Alcedinidae und Cypselidae, sie können aber auch schon in rein diastataxischen Gruppen, wie beispielsweise den Psittaci, auftreten, als erstes Anzeichen dafür, dass auch sie der Eutaxie

zustreben. Allen diesen Formen habe ich eine einlässliche Besprechung zu teil werden lassen.

**Der Flügel von Archaeopteryx:** Nachdem es sich in allen Fällen einwandfrei ergeben hat, dass die Diastataxie das primitivere Verhalten darstellt, muss die Frage, ob auch der älteste bekannte Vogel, Archaeopteryx, diastataxisch gewesen ist, ein spezielleres Interesse gewinnen. Der gute Zustand, in welchem namentlich das Berliner Exemplar sich befindet, liessen eine diesbezügliche Untersuchung nicht ganz aussichtslos erscheinen. Ohne des näheren auf meine Untersuchungsergebnisse eintreten zu können, welche ohne die Beigabe von Reproduktionen der Flügelabdrücke der Archaeopteryx unverständlich blieben, erwähne ich bloss, dass es mir tatsächlich gelungen ist, nicht nur beim Berliner, sondern auch beim Londoner Exemplar eine diastataxische Anordnung der Flügel Federn wahrscheinlich zu machen. Die Untersuchungen haben aber weiterhin eine Reihe von Einzelheiten aufgedeckt, welche teilweise bisher falsch gedeutet oder überhaupt nicht beachtet wurden, so dass, wem schon verschiedentlich versucht wurde, den Flügel von Archaeopteryx in einen Gegensatz zu demjenigen heutiger Vögel zu setzen, ich nunmehr nicht anstehe, ihn als eine direkte phylogenetische Vorstufe des rezenten Vogelflügels anzusprechen.

**Einfluss der Lebensweise auf die Diastataxie des Vogelflügels:** Die Untersuchung der embryonalen Anlage der Flügel Federn und der Übergangsformen ergibt unzweifelhaft, dass eine gewisse Korrelation zwischen der Unterarmlänge und der Diastataxie besteht. Bis zu einer minimalen Längenentwicklung des Unterarmes findet eine uneingeschränkte Ausbildung der Diastataxie statt, sobald aber eine stärkere Verkürzung eintritt, macht sich die Umwandlung zur Eutaxie hin geltend. Das Längenverhältnis der einzelnen Flügelabschnitte ist aber abhängig von der Flugweise des betreffenden Vogels und diese wiederum abhängig von seiner Lebensweise. In Anlehnung vor allem an die Ausführungen Ahlborns, 1896, lassen sich zwei Extreme der Flügelformen unterscheiden, welche beide verschiedenen Lebensbedingungen angepasst sind. Die kürzeren, breiteren und mehr gewölbten Flügel, wie sie bei Hühner-, Sing- und anderen Vögeln auftreten, befähigen allein zum Fluge in unbewegter Luft. Es stellt der kurze, abgerundete Ruderflügel dieser Vögel einen viel hubkräftigeren Flügel dar als ein gleich grosser, aber längerer und schmalerer; er befähigt deshalb den Vogel auch vor allem zum Fluge in vertikaler Richtung, zum plötzlichen Anstiegen in der Luft. Der schmale, lange Flügel, dessen Wölbung sehr gering ist,

stellt dagegen die Anpassung zum Fluge in bewegter Luft dar, und seine Flugart trägt den Vogel hauptsächlich in horizontaler Richtung, während bei seiner geringen Hubwirkung eine rasche vertikale Bewegung kaum möglich ist. Beide Extreme decken sich nun ziemlich genau mit den beiden verschiedenen Anordnungen der Flügelpterylose, der Ruderflügel mit der Eutaxie, der Segelflügel mit der Diastataxie. Die Bedingungen jedoch, unter welchen ein einstmals gut fliegender Vogel mit diastataxischem Flügel zur Ausbildung eines eutaxischen Ruderflügels veranlasst werden konnte, liegen entweder in der Anpassung an eine terricole oder arboricole Lebensweise, da diese beiden an die Hubwirkung des Flügels die grössten Anforderungen stellen.

**Das Vorkommen der Diastataxie innerhalb der Ordnungen und Familien der Vögel:** Im Sinne der bisherigen Ausführungen, unter Berücksichtigung der wechselseitigen Beziehungen zwischen Lebensbedingungen, Flugart und Flügelform einerseits und Diastataxie oder Eutaxie andererseits, fand eine Durchsicht sämtlicher Vogelfamilien statt. Sie erwies sich insofern als äusserst fruchtbar, als aus dem verschiedenen Verhalten der Flügelpterylose, namentlich aber aus der Tatsache, dass die Diastataxie das Primärere darstellt, einige fundamentale Folgerungen gezogen werden konnten. Vor allem gilt, dass es unter allen Umständen unmöglich ist, diastataxische Vogelgruppen von eutaxischen abzuleiten. Mit Einschluss der Ratiten kann schon jetzt gesagt werden, dass sämtliche eutaxischen Vögel als Vorfahren für die direkte Entwicklungsreihe diastataxischer Vögel ausser acht fallen müssen, und mit grösster Wahrscheinlichkeit kann eine derart durchgeführte Ableitung als falsch bezeichnet werden. Umgekehrt ist selbstverständlich die Anknüpfung eutaxischer Formen an diastataxische eine durchaus natürliche, so dass namentlich innerhalb engerer Gruppen, vor allem jenen gemischten Charakters, von vornherein erwartet werden kann, dass die diastataxischen Arten die primitiveren sind und der gemeinsamen Stammform näher stehen. In diesem Sinne verwendet, kann die Diastataxie als taxonomisches Merkmal ausserordentlich wertvoll sein.

Meine Untersuchungen über die Anordnung der Flügelfedern innerhalb der Ordnungen und Familien der Vögel bilden den weitaus umfangreichsten und dankbarsten Teil meiner Arbeit; sie förderten ein ungeahntes Tatsachenmaterial zutage, dessen gedrängte Wiedergabe hier, aus dem Zusammenhang gerissen, keinen Zweck hätte. Gleichermassen muss ich mich in der Wiedergabe der Resultate jener Untersuchungen kurz fassen: Sie führten mich zur Aufstellung verschiedener

Flügeltypen, unter welchen der sog. Primitivflügel direkt an jene Stufe anknüpft, die vom Flügel der Archaeopteryx dargestellt wird. Wenn der Flügeltypus der Archaeopteryx, entsprechend seiner wahrscheinlichsten Wirkungsweise, als Fallschirm- und primärer Flatterflügel bezeichnet wird, so stellt der Primitivflügel einen vervollkommeneten Fallschirm- und Flatterflügel dar. Er findet sich zahlreich bei rezenten Vögeln — primitive Steganopodes, Ciconiae und Anseres; Limicolae, Gruui-, Galli-, Psittaciformes, Coraciidae, Alcedinidae, Striges, — und der Umstand, dass sie zu ganz verschiedenen Formenkreisen gehören, aber je die primitivsten Typen darstellen, lässt es als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass der Primitivflügel wirklich „primitiv“ ist. Von ihm aus lassen sich alle übrigen Flügeltypen ableiten. Einmal der Segelflügel — Colymbi-, Procellarii-, Anseriformes, Steganopodes, Lari, — sodann der Schwebeflügel — Ciconiae, Phoenicopteri, Palamedea, Falconiformes, Gruinae, Otididae, — und der Gleitflügel — Diomedinae, Fregatidae, — alle mit der einseitigen Tendenz, die ursprüngliche Fallschirmwirkung zu vervollkommen. Die entgegengesetzte Tendenz, die Flatterwirkung zu verbessern, zeigen der Ruderflügel — eutaxische Coraciiformes, Pici, primitive Passeres, — und der sekundäre Flatterflügel — eutaxische Gruui-, Tinami- und Galliformes, Opisthocomi, Cuculi —. Eine Kombination beider Wirkungsweisen erstrebt der Schwalbenflügel — aus dem Primitivflügel entwickelt bei Psittaci, Caprimulgi und Cypseli, aus dem Segelflügel bei Larolimicolae, Pterocles und Columbae, aus dem Ruderflügel bei Passeres —, während endlich der Schwirflügel — Trochilidae — eine isolierte Stellung einnimmt. Die Korrelation zwischen den verschiedenen Flügeltypen und der Lebensweise der betreffenden Arten mit der speziellen Konfiguration ihrer Flügelpterylose konnte in allen Fällen nachgewiesen werden und bildet den schönsten Beweis für alle die Ansichten, die im Verlaufe dieser Ausführungen entwickelt wurden.

**Phylogenetische Herleitung der Diastataxie:** Mit dem bisher Erwähnten sind eigentlich alle Fragen, welche mit der Erscheinung der Diastataxie unmittelbar zusammenhängen, behandelt worden. Dagegen bleibt noch immer die Frage offen: Wie entstand überhaupt erstmals die Diastataxie des Vogelflügels? Alle, die sich mit ihrer Erklärung abgaben, sowohl Degen wie auch Mitchell und Pycraft, brachten sie irgendwie mit phylogenetischen Fragen in Zusammenhang und gingen in ihren Deutungsversuchen bis zur schuppenbewehrten Reptilienhand des Vogelahnens zurück. Mitchell versuchte auch den richtigen Weg zu gehen, indem er die Anordnung der

Flügel Federn direkt mit der Schuppenbedeckung irgendeiner Reptilienextremität verglich, nachher jedoch, beeinflusst von der mysteriösen Zahl 5, die Diastataxie in Zusammenhang mit den fünf Fingern der Reptilienhand brachte. Es wurde von mir versucht, eine andere Erklärungsweise zu geben, die selbstverständlich nicht weniger hypothetisch ist, da es niemals gelingen wird, den Vorgang, der sich in längst vergangenen Zeitepochen abspielte, direkt zu beobachten. Vorerst sei auf die tatsächlich ausserordentlich grosse Ähnlichkeit der Anordnung der Schuppen auf der Reptilienextremität und jener der Federn auf dem Vogelflügel hingewiesen. Ihre Entstehungsweise lässt sich sehr einfach aus den verschiedenen Spannungsverhältnissen in der Haut während der Bewegung der Extremität erklären: Beim Beugen eines Gliedes entstehen im Aussenbezirk des Gelenkes Zugspannungen, im Winkelbezirk aber Druckspannungen. Die Schuppenreihen folgen nun einfach der Richtung der Kraftlinien dieser verschiedenen, in der Haut auftretenden Spannungen, die je vom Ort grösster Zug- oder Druckspannung des einen Gelenkes zu demjenigen des anderen Gelenkes hinziehen und damit ein System quer von vorn unten nach hinten oben und vice versa verlaufenden Diagonalen bilden. Nehmen wir nun für die ursprüngliche Befiederung eine genau gleiche Anordnung an, wie sie soeben für die Reptilienextremität nahegelegt wurde (und die schematisch ziemlich genau den Textfiguren 2a und 3a entsprechen dürfte), so lag so lange keine Ursache für eine Änderung vor, als die Wirkungsweise der Gelenke der Extremität sich nicht änderte. Dies musste aber beim Vogel ahnen eintreten, sowie seine Vorderextremität die Kletterfunktion aufgab und zur Flugfunktion überging. Vor allem galt dies für die Hand, deren Gelenk eine vollständige Umwertung erfuhr, indem die Hand im Vogelflügel seitwärts gegen die Ulna gedreht wird und nicht mehr ventralwärts wie in der Reptilienextremität. Im Winkel des Handgelenkes mussten aber neue Druckspannungen entstehen, welche notwendigerweise die dort stehenden Schuppen, resp. Federn, verdrängten und zwar — in der Orientierung des flach ausgebreiteten Flügels — im Sinne einer Aufwärtsverschiebung, wie sie nunmehr bereits als Entstehungsursache der Diastataxie erkannt worden ist. Dass diese Aufwärtsverschiebung gerade nur bis zur fünften resp. sechsten Transversalreihe sich auswirkte, mag etwas ganz Zufälliges gewesen sein.

Die Identifizierung der Anordnung der Flügel Federn mit jener der Schuppen einer Reptilienextremität setzt voraus, dass auch die einzelne Feder der einzelnen Reptilschuppe homolog sei. Dieser direkten Ableitung der Feder aus der Reptilschuppe stehen aber

eine grosse Anzahl von Schwierigkeiten in den allgemeinen Ansichten über die Entstehung der Vogelfeder und den Erwerb des Flugvermögens der Vögel überhaupt entgegen. Es war für mich unumgänglich notwendig, mich auch mit diesen Fragen zu beschäftigen, und ich habe ihnen, über welche schon eine Unmasse von Publikationen erschienen ist, in einem umfangreichen Kapitel (**Phylogenie der Vogelfeder**) eine eingehendere Besprechung zuteil werden lassen. Allgemein ist einerseits, bevor das definitive Federkleid erworben wurde, ein viel einfacheres, bestehend aus pinselförmigen Erstlingsdunen, wie sie heute noch im Embryonalgefieder auftreten, angenommen worden. Andererseits postulierte man, bevor der Vogel vermittelt der Schwungfedern seines Flügels fliegen konnte, dass er mit Hilfe einer Flughaut oder eines Patagiums geflogen sei. Gegen die erste Ansicht haben sich in neuerer Zeit namentlich Jones, 1907, und Schaub, 1912, gewendet, welche beide zeigten, dass die Erstlingsdune nichts anderes als die modifizierte Spitze der definitiven Konturfeder sei. Eigene mikroskopische Untersuchungen an zahlreichen Federpräparaten überzeugten mich weiterhin davon, dass die Erstlingsdunen tatsächlich nur einem speziellen Zwecke, und zwar dem Wärmeschutze des jungen Vogels angepasste Teile der definitiven Feder sind, so dass ihnen kaum mehr die phylogenetische Bedeutung beigelegt werden kann, die sie bisher beanspruchten. Dagegen ist es möglich, sowohl aus dem morphologischen Bau der definitiven Konturfeder, als auch aus ihrer embryonalen Entwicklung Rückschlüsse auf ihre phylogenetische Entstehungsweise aus einer Reptilschuppe zu gewinnen. Und zwar wird nahegelegt, entgegen der bisher allgemein anerkannten Ansicht, dass das Federnkleid der Vögel in Anpassung an den Wärmeschutz entstand, dass in erster Linie in der Anpassung an die Flugfunktion die Entstehungsursache der Vogelfeder zu suchen ist. Was die zweite Frage anbetrifft, so ist vor allem von Nopcsa, 1907, auf den fundamentalen Unterschied zwischen Patagium und Vogelflügel hingewiesen worden. Mit Recht macht er darauf aufmerksam, dass, gesetzt den Fall, der Vogelahn hätte wirklich ein Patagium besessen, nicht einzusehen ist, weshalb dieses Patagium durch Schwungfedern hätte ersetzt werden sollen. Dafür, dass beim Vogelahnen jedoch die Ausbildung eines Patagiums unterblieb, machte er dessen Bipedie verantwortlich, da sonst bei allen höheren, quadrupeden Wirbeltieren unter gleichen Verhältnissen ein Patagium ausgebildet wird. Nun stammen aber die Vögel, wie Hay, 1910, Abel, 1912, u. a. m. zeigten, sicherlich von arboricolen Vorfahren ab, so dass die Annahme Nopcsa's einer „running Proavis“ abgelehnt werden muss. Die Ursache, weshalb gleichwohl beim Vogelahnen die Ausbildung eines

Patagium unterblieb, suche ich dagegen darin, dass es sich ohne Zweifel um sehr lebhafte und ungemein flinke Tiere gehandelt haben muss. Ein Patagium hätte aber die Beweglichkeit der Extremitäten und damit des ganzen Tieres stark behindert. Da die Beweglichkeit, sowohl für den Erwerb des Flugvermögens, als auch für die gesamte arboricole Lebensweise des Vogelaltnen von grösster Bedeutung war, wurde die Ausbildung einer Flughaut vermieden, und es erfolgte die Umwandlung der Reptilschuppen in Vogelfedern.