



MASTERARBEIT

Titel der Masterarbeit

„Wie viele digitale Schwingen hat ein Vogel?“

verfasst von

Lena Sonnleitner, BSc

angestrebter akademischer Grad

Master of Science (MSc)

Wien, 2015

Studienkennzahl lt.
Studienblatt:

A 066 831

Studienrichtung lt.
Studienblatt:

Masterstudium Zoologie

Betreut von:

A. Univ.-Prof. Dr. Gerhard Spitzer

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich all jenen danken, die durch ihre fachliche und persönliche Unterstützung zum Gelingen dieser Masterarbeit beigetragen haben.

Danken möchte ich in erster Linie meinem Betreuer Herrn a.Univ.-Prof. Dr. Gerhard Spitzer für die geduldige und ausgezeichnete Unterstützung während des gesamten Arbeitsverlaufes. Durch sein Engagement, seine hilfreichen Anregungen und unermüdlichem Einsatz hat er mich dazu gebracht, über meine Grenzen hinaus zu denken.

Großer Dank gebührt Herrn Dipl.-Ing.Dr.techn. Andreas Roncat für die tatkräftige Unterstützung bei mathematischen Fragen und für die Hilfestellung bei der Erstellung der Graphiken. Weiters möchte ich mich bei Herrn Dipl. Ing. Roderick Köhle bedanken, der mir das Photogrammetry- Software Programm Xsigno zur Verfügung gestellt hat, und dadurch die Auswertung des Materials erst möglich machten.

Daneben gilt mein besonderer Dank meiner Familie und meinen Freunden, die mich in all meinen Entscheidungen unterstützt haben. Besonders möchte ich meinen Geschwistern, Pia und Georg, für die kritische, konstruktive und präzise Durchsicht meiner Masterarbeit danken, sowie für ihren emotionalen Beistand und ihre aufmunternden Worte während des gesamten Studiums.

Herzlich bedanken möchte ich mich auch bei meinem Freund Michael, der mich immer wieder ermutigte hat und mit vielen nützlichen Tipps einen wesentlichen Teil zur Masterarbeit beigetragen hat.

Ganz besonders möchte ich aber meinen Eltern, Renate und Albert Sonnleitner, danken, die mir das Studium und den Abschluss nicht nur durch finanzielle, sondern vielmehr noch durch seelische Unterstützung ermöglicht haben.

Inhaltsverzeichnis

1. Zusammenfassung	1
2. Abstract	2
3. Einleitung	3
3.1. Aufgabenstellung.....	4
3.2. Allgemeines zur Vogelevolution.....	4
3.3. Morphologie der Vogelhand.....	6
3.4. Gefieder allgemein.....	8
3.5. Bau der Feder.....	9
3.6. Evolutionsmodelle zur Entstehung der Feder und des Fluges.....	10
3.7. Die Mauser.....	13
3.8. Parameter von Handschwingen.....	14
3.9. Aufgaben und Zielstellungen der Masterarbeit.....	14
4. Material und Methoden	15
4.1. Präparation.....	16
4.2. Aufbereitung des Materials.....	17
4.3. Methode.....	17
4.4. XSIGNO Photogrammetry 0.6.0 Softwareprogramm.....	18
4.4.1. Vorbereitung für die Messung.....	20
4.4.2. Das Laden von Bildern in das Softwareprogramm.....	22
4.4.3. Bild und Kameraeinstellungen.....	23
4.4.4. Die Erkennung von Markierungspunkten.....	24
4.4.5. Marker- Segmentierung.....	25
4.5. Berechnung.....	29
4.5.1. Berechnung der Rachislänge.....	32
4.5.2. Zusammenfassung Wölbungsradius, Torsionsradius und Rachislänge.....	34
5. Ergebnisse	34
5.1. Darstellung und Diskussion der Schwingenparameter	36
5.1.1. Wölbungsradius (cm) und Torsionsradius (cm).....	36
5.1.1.1. Metacarpale Schwingen.....	36
5.1.1.2. Digitale Schwingen.....	37
5.1.1.3. Digitometacarpale Schwingen.....	37
5.1.2. Rachislänge.....	38
5.1.2.1. Metacarpalia.....	38
5.1.2.2. Digitalia.....	38
5.1.2.3. Digitometacarpalia.....	38
5.1.3. Vergleich der Wölbungsradien (cm).....	39
5.1.4. Verteilungshäufigkeiten der Wölbungs- und Torsionsradien und Rachislängen.....	45
5.1.5. Ergebnisse der Wölbungshöhe.....	52
6. Interpretationen und Diskussion	52

6.1. Homologie.....	55
6.1.1. Axis Shift Hypothesis (Chatterjee, 1998).....	55
6.1.2. Frame Shift Hypothesis (Wagner & Gauthier, 1999).....	56
6.1.3. Pyramid Reduction Hypothesis (Kundrát et al., 2002).....	57
6.1.4. Thumbs- Down Hypothesis (Capek et al., 2014).....	57
6.2. Ursprung der Schwingen.....	59
6.3. Die Frage des Remicle.....	60
6.4. Handschwingenmauser.....	63
6.5. Modi der Handschwingenmauser.....	64
6.5.1. Fokus M1: Mauserverlauf nach distal.....	66
6.5.1.1. Beispiele bei Accipitridae, <i>Ciconia</i> , Otidae.....	66
6.5.1.2. Beispiele Fokus Ardeae, Rostratulidae und Chionididae.....	67
6.5.2. Fokus D1: Mauserverlauf nach proximal.....	68
6.5.2.1. Beispiele Fokus in D1 bei <i>Thinocorus</i> , <i>Psophia</i> und <i>Rallina</i>	68
6.5.3. Fokus zentral gelegen in DM1 oder DM2.....	69
6.5.3.1. Beispiele Fokus zentral gelegen bei Striges.....	69
6.5.3.2. Beispiele Fokus zentral gelegen bei Halcyones und <i>Chloroceryle inda</i>	70
6.5.3.3. Beispiele Fokus zentral gelegen bei Psittaci.....	71
6.5.3.4. Beispiele Fokus zentral gelegen bei <i>Tockus</i> und <i>Rhyticeros</i>	72
6.5.4. Transiliente Mauser der Kuckucke.....	73
6.5.4.1. Beispiel Idealfall transiliente Mauser bei Cuculi.....	73
6.5.4.2. Beispiel <i>Eudynamus</i> - Modus und <i>Cuculus</i> - Modus.....	73
6.5.5. Physiologische und morphologische Befunde.....	74
6.6. Aussichten.....	77
7. Anhang.....	92

1. Zusammenfassung

Untersuchungen an der Vogelfeder können interessante Ansätze in den Debatten über die Evolution des Vogelflügels liefern. Das Ziel dieser Studie war es, anhand von Untersuchungen an den Handschwingen von *Buteo buteo buteo* und *Buteo buteo vulpinus*, Unterschiede in der morphologischen Ausprägung der digitalen und metacarpalen Schwingen aufzuzeigen. Hierbei wurden morphologische Strukturparameter, wie Torsion, Wölbung und die Länge der Federachse herangezogen. Eine Unterscheidung der Schwingen im Handfittich erfolgt entsprechend ihrer Insertion, die digitalen Schwingen die dem zweiten Finger aufsitzen, von den am Metacarpus inserierenden Schwingen. Hauptaugenmerk der vorliegenden Untersuchung lag auf der am Metacarpus distal inserierten äußersten Schwinge. Diese Schwinge wird bisher den metacarpalen Schwinge zugeordnet, die vorliegende Studie legt nahe, sie als fünfte digitale Schwinge aufzufassen. Hinweise dafür sind eine zeitlich begrenzte nachweisbar embryonale Fingeranlage (Capek et al., 2012) sowie Abläufe während des Mauerungsverlaufs bei einer Reihe von Vogelgruppen. Zur Vermessung der einzelnen Schwingen wurde eine Photogrammetrie-Software verwendet, die eine berührungslose Vermessung ermöglicht. Die Ergebnisse aus dieser Studie zeigen deutliche Unterschiede zwischen den digitalen und metacarpalen Schwingen. Torsion, Wölbung und Länge der am Metacarpusende inserierten Schwinge sprechen für eine Zuordnung zu den digitalen Schwingen. Dieser morphologische Befund unterstützt die Hypothese, dass es sich um die Schwinge des fünften Fingers handeln könnte.

2. Abstract

Studies on the bird's feather can provide interesting approaches in the debates on the evolution of the bird's wing. The aim of this study was to evaluate the differences of the primaries between the *Buteo buteo buteo* and *Buteo buteo vulpinus* with emphasis on the differences in shaping of the digital and metacarpal primaries. Morphological criteria such as structure, torsion, curvature and length of the feather were analysed. The distinction between primary feathers is due to its insertion on the bird hand. For this, the digital primary feathers that sit on the second and third fingers, are juxtaposed with on the Metacarpus inserted metacarpal primary feathers. Main focus of the present study was on the metacarpal inserted exterior pinion. This pinion is assigned to the metacarpal pinion, although the assignment to the digital pinion in this study appears to be useful. Evidence provides a temporary proven embryonic finger positioning and procedures during the course of moulting in some birds. To measure the individual primary feathers, a photogrammetry software was used allowing non-contact measurements. The results of this study were able to show significant differences between the two pinion groups Digitalia and Metacarpalia. The results of torsion, curvature and length of the metacarpal outermost inserted primary feather support the assignment of this feather to the digital primary feathers. These morphological findings support the hypothesis established that this might be the pinion of the fifth finger.

3. Einleitung

Die Herkunft und die Abstammung der Vögel wird seit langem kontrovers diskutiert. Neuere Fossilfunde bringen neue Erkenntnisse, um den evolutiven Ursprung der Vögel in naher Zukunft entschlüsseln zu können. Um die Entwicklung von Merkmalen in der Stammesgeschichte nachzuvollziehen, wurde auch bei Vögeln die Embryonalentwicklung in unterschiedlichen Studien näher betrachtet. Besonderes Augenmerk wurde dabei auf die Anzahl der Phalangen an den Vorderextremitäten der Vögel gelegt. Rezent haben Vögel drei Finger an den Vorderextremitäten (Prum, 2002). Anatomische sowie embryologische Daten führen aber zu einer anhaltenden Diskrepanz über die Identität dieser drei Finger (siehe dazu Capek et al., 2014; Chiappe, 1995; Wagner, 2005; Xu und Mackern, 2013). Diese Arbeiten behandeln das klassische Problem der evolutiv-nären Entwicklungsbiologie, die Homologie der Finger des Vogelflügels (Capek, 2012). Aber nicht nur die Morphologie der Finger stand in den letzten Jahren im Mittelpunkt der Interessen, sondern auch die Entwicklung des Fliegens und die Herkunft der Feder. Dabei stellt man sich grundsätzlich, die Frage ob eine vom Boden oder eine von Bäumen herab geleitete Entwicklung des Vogelfluges stattgefunden hat (Bock, 1965, 1986; Padian und Chiappe, 1998). Fossilfunde (Xu et al., 2003; Ji und Ji, 1996) von sogenannten Urfedern oder Protofedern stützen beide dieser Thesen. In der Literatur finden sich verschiedene Methoden zum Vermessen von Vogelfedern und des gesamten Flügels (Worcester, 1996; Dawson, 2005; Wang et al., 2011). Hauptaugenmerk in der vorliegenden Studie lag deshalb bei der Untersuchung einzelner Handschwingen bei *Buteo buteo buteo* und *Buteo buteo vulpinus*. Bereits beim ersten Betrachten der Handschwingen- abgesehen von der äußersten am Metacarpus inserierten Schwinge- lassen sich zwischen Digitalia und den übrigen Metacarpalia Unterschiede in ihrer Wölbung erkennen. Die Digitalia zeigen außer der Wölbung noch eine stärkere, seitliche Verwindung (Torsion), die den Metacarpalia in diesem Ausmaß fehlt.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, Unterschiede in Torsion, Wölbung und Rachislänge der einzelnen Handschwingen am Flügel aufzuzeigen. Eine geeignete quantifizierende Beschreibung von Torsion, Wölbung und Länge der Schwingen ist unerlässlich, um die Formen der einzelnen Schwingen an den verschiedenen Positionen im Flügel untereinander vergleichbar zu machen. Die Parameter entsprechender Algorithmen, die es zu entwickeln gibt, wären geeignete Größen, um Gemeinsamkeiten innerhalb von Schwingengruppen sowie Unterschiede zwischen Schwingengruppen eindeutig darstellen zu können. Die Erhebung der Daten erfolgte mittels eines Photogrammetrie Programms, mit dem eine berührungslose Vermessung der Federn anhand digitaler Bilder erfolgen konnte.

3.1. Aufgabenstellung

Beschreibung von Torsion und Wölbung sowie Erfassen der Rachislänge ist unerlässlich, um die einzelnen Schwingen an einem Flügel vergleichen zu können. Geeignete Parameter wären Wölbungsradius und Torsionsradius sowie eine möglichst genaue Schätzung der Rachislänge.

3.2. Allgemeines zur Vogelevolution

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Vögel wird seit langem kontrovers diskutiert. Nach Darwins Werk *On the origin of species* (1859) entstanden im Laufe der Jahre unterschiedliche Hypothesen zur Evolution der Vögel. Nur wenige Jahre, nachdem Charles Darwin (1859) sein Werk publizierte, wurden eine Reihe von sehr gut erhaltenen Fossilien urzeitlicher Vögel entdeckt. Der erste und bedeutendste Fund war die Entdeckung des „Urzeitvogels“ *Archaeopteryx lithographica* in Europa, gefolgt von zahlreichen Funden bezahnter fossiler Vögel in Nordamerika (Kaiser, 2007). *Archaeopteryx* wurde von vielen als das Bindeglied zwischen zwei Klassen von Wirbeltieren angesehen, da dieser Fossilfund star-

ke Hinweise und die Idee von der Transmutation oder der Evolution von Arten aus anderen Arten mit sich brachte. Welche Gruppe von Reptilien zu den Vögeln führte, blieb dennoch weiterhin eine offene Frage (Weishampel et al., 2004). Aber nicht nur die Entdeckung des *Archeopteryx lithographica* führte zu unterschiedlichen Hypothesen der Stammesgeschichte der Vögel. Die Vorstellung, dass die Herkunft der Vögel auf urtümlich primitive Archosaurier zurückgeht, wurde durch das einflussreiche Buch *The Origin of birds* von Gerhard Heilmann (1927) publik. Obwohl Ähnlichkeiten von Vögeln und Theropoden bekannt waren, war Heilmann (1927) der Meinung, dass Vögel auf einen thecodonten Vorfahren wie *Euparkeria* zurückgehen. Diese Thecodonten- Hypothese argumentierte er damit, dass Vögel keinerlei Spezialisierungen wie solche der Theropoden zeigen und ihnen nach seiner damaliger Ansicht das Schlüsselbein fehlt (Chiappe und Dyke, 2006). Chatterjee (1997) widerspricht dieser Hypothese, da *Euparkeria* einer Außengruppe von Archosauriern angehören, die ihre phylogenetische Verzweigung weit entfernt von der der Vogellinie haben. Trotz der nachfolgenden Entdeckung von Schlüsselbeinen bei einer Vielfalt von Theropoden (Beispiele siehe Camp, 1936; Chure und Madsen, 1996), blieb diese Hypothese bis in die 1970er Jahre unbestritten. Walker (1972) argumentierte für eine enges Verwandtschaftsverhältnis zwischen Vögeln und *Crocodylomorpha* aufgrund von Ähnlichkeiten des Hirnschädels (Chiappe und Dyke, 2006). Diese Crocodile- Bird- Hypothesis war Grund seiner Annahme, dass Vögel näher mit Krokodilen als mit anderen Gruppen von Archosauriern verwandt sind (Chatterjee, 1997). Gauthier (1986) widersprach dieser Annahme. Seiner Meinung nach sind diese Ähnlichkeiten einerseits auf Konvergenzen zurückzuführen, da frühere gemeinsame Vorfahren von Vögeln und *Crocodylomorpha* diese nicht gemein haben, und andererseits diese Merkmale auch in anderen Gruppen zu finden sind als nur bei Vögeln und *Crocodylomorpha* (Gauthier, 1986). Eine weitere Hypothese die sich in den 1970er Jahren etablierte, ist die Thecodont- Bird- Hypothesis. Diese Theorie wurde erstmals vom britischen Anatom Thomas Huxley (1868) erwähnt, der die Abstammung innerhalb der Theropoden- Dinosaurier vermutete (Chiappe, 2009). Diese Annahme fand Unterstützung in den Arbei-

ten von John Ostrom (1973, 1975, 1976), in denen er argumentierte, dass diese Ähnlichkeiten auf einer Vererbung von *Coelurosauria*- Vorfahren, die ein Taxon der Theropoda darstellen, zurückzuführen seien. Ostrom's Vorschlag für die Abstammung der Vögel von Theropoden wurde durch Jacques Gauthier (1986) gestärkt und verfeinert. Gauthier wies darauf hin, dass eine spezifische Gruppe von *Coelurosauria* (*Deinonychosauria*) Merkmale und Charakteristika mit jenen der Vögel teilt. Diese Klade, die *Deinonychosauria* und Vögel beinhaltet, gab er den Namen *Maniraptora* (Farlow, 1998). Ein weiterer Anhaltspunkt, der für die Theropodentheorie spricht, ist die Mosaikform des *Archaeopteryx*, worin dieser Merkmale von Vögeln und Theropoden trägt (Christiansen & Bonde, 2004). Die heute weitgehendst akzeptierte Hypothese über den Ursprung der Vögel ist demnach die Theropod- Bird Hypothesis (Shipman, 1998; Chiappe und Witmer, 2002). Trotz weiterer fossiler Funde, die für die Theropoden-Hypothese sprechen (Xu et al., 2003; Forster et al., 1998), gibt es dennoch skeptische und daran zweifelnde wissenschaftliche Meinungen (Dodson, 2000; Feduccia, 2002, 2003).

3.3. Morphologie der Vogelhand

Die Vorderextremitäten der Vögel sind als Flugorgane ausgebildet. Sie haben sich aus den von der quadrupeden Fortbewegung emanzipierten Vorderextremitäten entwickelt, und sind zu Trägern der Flugfedern umgebildet (Bezzel, 1977). Das Grundschema der Flügelmorphologie bei rezenten Vögeln ist einheitlich. Das Armskelett besteht wie bei allen Tetrapoden aus dem Oberarmknochen (Humerus), der Elle (Ulna), der Speiche (Radius), zwei Handwurzelknochen (Carpalia), dem Mittelhandknochen (Carpometacarpus) sowie den drei erhaltenen Fingern (Phalangen) (Prum, 2002). Mittelhandknochen (Carpometacarpus) und Handwurzelknochen (Carpalia) der distalen Reihe sind zu einem einheitlichen Knochenelement, Carpometacarpus, verschmolzen (Bezzel, 1977).

Über die Homologie der erhaltenen Phalangen gibt es unterschiedliche Meinungen und Thesen (siehe mehr in: Chiappe, 1995; Wagner, 2005; Xu und Mackern, 2013). Die am weitesten akzeptierte Theorie der Herkunft der Vögel, vor allem wegen der morphologischen Gemeinsamkeiten ist, dass die Vögel Nachkommen der Theropoden sind. Eine Unsicherheit besteht aber über die Homologie der im Vogelflügel erhaltenen Phalangen (Capek et al., 2014). Meist werden diese als DI, DII und DIII der ursprünglich pentatactylen Hand angesehen. Widersprüche ergeben sich bei der Homologisierung aufgrund rezenter entwicklungsbiologischer Befunde (Wagner und Gauthier, 1999; Sereno 1999). Dem entgegengesetzt zeigen embryologische Beweise, dass der embryologische Ursprung dieser Finger allerdings mit jenen identisch ist, die in der Regel den Mittel- und Ringfinger bilden, und es sich demnach um die Finger DII, DIII und DIV handelt (Müller und Alberch, 1990; Burke und Feduccia, 1997; Welten et al., 2005). Diese Beweise stehen im Einklang mit dem Morse's Gesetz, einer Verallgemeinerung von phyletischen Befunden, dass in der Regel zuerst der erste Finger (DI), dann der fünfte Finger (DV) verloren geht bzw. reduziert wird (Capek et al., 2014).

Bei Theropoden wird als erster Finger der Ringfinger angelegt. Bei Vögeln findet sich die erste Fingeranlage auf der Handaußenseite, was dafür spricht, dass es sich beim Alulafinger um Digitalia II handelt. Capek et al. (2014) konnten allerdings nachweisen, dass sich während der Embryonalentwicklung auch anterior, also auf der Handinnenseite, eine embryonale Fingeranlage erkennen lässt, die allerdings nach kurzer Zeit mit dem Metacarpus verschmolzen ist. Diese Befunde sprechen dafür, dass es sich bei den erhaltenen Phalangen in der Vogelhand um DII, DIII und DIV handelt, und DV mit dem Metacarpus verschmilzt (Capek et al, 2014).

Aus den Unstimmigkeiten zwischen paläontologischen/ anatomischen und embryologischen Folgerungen über die Identität der Vogelfinger ergeben sich also zwei Meinungsfelder (Young et al., 2011): Einerseits wird vielfach argumentiert

nach anatomisch/paläontologischen Befunden, dass die Finger der Vögel den Fingern DI, DII und DIII der Theropoden entsprechen, während embryologische Befunde dafür sprechen, dass es sich um die Finger DII, DIII und DIV der Theropoden handelt (Feduccia, 1996; Feduccia und Burke, 1997; Young et al., 2011). Zu den verschiedenen Hypothesen sei auf die Arbeiten von Kundrat et al., (2002), Galis et al., (2003), Chatterjee, (1998), Wagner und Gauthier, (1999) und Capek et al. (2014) verwiesen.

3.4. Gefieder allgemein

Der größte Teil der Oberfläche des Vogelkörpers ist mit Federn bedeckt. Das geschlossene Gefieder besteht aus vielen Einzelfedern die unterschiedliche Aufgaben wie Wärmeisolation, Ausbildung von Trag- und Steuerflächen sowie günstige aerodynamische Verkleidung des Körpers, erfüllen. Je nach Funktion sind bestimmte Grundtypen der Feder zu unterscheiden, die eine Fülle von Abwandlungen in Form und Struktur zeigen (Bezzel, 1977). Folgende Federarten des bleibenden Gefieders lassen sich nach Bau und Funktion unterscheiden: Die Konturfedern (Pennae), die Halbdunen (Semiplumae), die echten Dunen (Plumae), die Faden- und Borstenfedern (Filoplumae) und schließlich die Puderfedern. Die Konturfedern sind die auffälligste Federart, und formen als Körperfedern und Flugfedern die Körperoberfläche. Diese spezielle Federart wächst nur auf begrenzten Hautfeldern, den sogenannten Federfluren (Pterygiae), und wird durch Federraine (Apteria), Hautfelder die nur mit Dunen besetzt sind, voneinander getrennt. Zu den Flugfedern zählen die Schwungfedern, auch Remiges genannt, zu denen die an den Fingern und der Mittelhand sitzenden Federn des Handfittichs und die zum Unterarm gehörenden Federn des Armfittichs zählen. Die Steuerfedern (Rectrices) des Schwanzes und die Deckfedern (Tectrices), die die Basis der Schwung- und Steuerfedern ventral und dorsal bedecken, sind ebenfalls den Konturfedern zuzurechnen (King & McLelland, 1978). Die eigentliche Fläche des Flügels wird durch die Armschwingen und Handschwingen und dem mit kleinen Deckfedern bedeckten Patagium ge-

bildet (Stolpe und Zimmer, 1939). Die Handschwingen und Armschwingen sind mit dem Knochen und mit der anliegenden Muskulatur mit einem aufwändigen Bandapparat befestigt. Durch diese Art der Verbindung (bindegewebige Ligamente) werden die großen Schwungfedern beim Flügelschlag von der Knochen- Muskel- Bandregion, fest und sicher geführt (Nachtigall, 1985). Die äußerste digitale Handschwinge sitzt in einer Endrinne des Endgliedes des rezenten zweiten Fingers, zwei weitere Handschwingen sitzen dem Grundglied des zweiten Fingers auf. Am einzigen Glied des erhaltenen dritten Fingers sitzt noch eine weitere Handschwinge (Stolpe und Zimmer, 1939). Diesen vier, am Digitus Major befestigten Schwingen (Digitalia), werden die am Carpometacarpus inserierten Schwingen (Metacarpalia) gegenübergestellt (Hummel, 2000). Der äußere erhaltene Finger („Daumen“) besitzt einen aus mehreren, kleineren Schwingen gebildeten Fittich (Daumenfittich= Alula). Die Alula wird bei bestimmten Flugmanövern abgespreizt um eine turbulente Durchströmung zu erreichen (Stolpe und Zimmer, 1939).

Über den Ursprung und die Entwicklung der Feder gibt es unterschiedliche Meinungen. Es stellt sich die Frage, welche Selektionsdrücke die evolutive Bildung der Feder begünstigt haben könnten (Junker, 2005).

3.5. Bau der Feder

Die keimende Feder wächst sehr schnell und ist im Bereich der Pulpa stark durchblutet. Im voll ausgereiften Zustand ist sie ein totes Horngebilde, weist aber dennoch einen höchst komplizierten Bau auf (Bergmann, 1987).

Der grob morphologische Bau der typischen Feder soll anhand einer Schwungfeder aus dem Handflügel verdeutlicht werden. Der in den Federfollikel eingebettete Teil des Federkiels (Scapus), wird als Spule (Calamus) bezeichnet. Die Spule (Calamus) ist röhrenförmig, mit einem ovalen Querschnitt. An der Spitze der Spule befindet sich eine kreisrunde Öffnung, die als unterer Nabel (Umbili-

cus inferior) bezeichnet wird. Durch diesen Nabel dringt bei der festsitzenden Feder die Lederhaut des Follikels ein, und bildet dort einen kleinen Markhügel, die sogenannte Lederhautpapille. Aus dieser Papille, die von einer Schicht lebender epidermaler Zellen bedeckt ist, entsteht nach der Mauser die neue Feder (King und McLelland, 1978). An die Spule schließt sich über einen weiteren Nabel der Schaft (Rhachis) an. Beide zusammen, Spule (Calamus) und Schaft (Rhachis), werden als Federkiel (Scapus) bezeichnet (Bergmann, 1987). Der Federschaft trägt zwei Reihen von steifen Federästen (Rami), die etwa in einem Winkel von 45 ° Grad zum Federschaft stehen. Jeder Federast besitzt zwei Reihen von Federstrahlen (Radii), ebenfalls in einem Winkel von 45 ° Grad. Durch diese Anordnung kreuzen sich die Federstrahlen benachbarter Federäste rechtwinklig. Die distal gerichteten Radii werden als Hakenstrahlen bezeichnet und besitzen winzige Häkchen (Radioli), die die proximal gerichteten Radii, die Bogenstrahlen, fixieren. Kommt es durch mechanische Eingriffe zu einer Trennung der Hakenstrahlen von den Bogenstrahlen, erfolgt ein rasches Wiedereinhaken nach dem Reißverschlussprinzip. Die auf diese Weise verbundene Gesamtheit der Federäste wird als Fahne (Vexillum) der Feder bezeichnet (King und McLelland, 1978). Sie besteht aus der schmaleren und widerstandsfähigeren Außenfahne, und der breiteren und weicheren Innenfahne (Bergmann, 1987). Am Übergang zwischen Federschaft und Spule endet eine Rinne die auf der unteren Fläche des Federschaftes verläuft. An dieser Stelle befindet sich eine kleine Öffnung, die als oberer Nabel (Umbilicus superior) bezeichnet wird, von dem aus oft eine kleine Nebenfeder entspringt (King und McLelland, 1978). Die Handschwingen und Armschwingen des Flügels, die Steuerfedern am Schwanz, sowie sämtliche Deckfedern am Körper sind nach diesem Prinzip aufgebaut (Bergmann, 1987).

3.6. Evolutionsmodelle zur Entstehung der Feder und des Fluges

Unterschiedliche Auffassungen zur Entstehung der Feder wurden in der Vergangenheit vertreten. Der Nachweis verschieden ausgeprägter Federstrukturen ist eine notwendige, wenn auch bei weitem nicht hinreichende Voraussetzung für die Plausibilität einer evolutiven Entstehung der Federn (Junker, 2011). In den vergangenen Jahren wurden dazu verschiedene Modelle entwickelt (Prum 1999, Brush, 2000; Prum & Brush 2003; Alibardi 2006, 2007). Diese Modelle (Prum, 1999; Alibardi, 2006) stützen sich auf die Embryogenese und die Morphologie von radiärsymmetrischen Neoptilen, der ersten Federgeneration bei Jungvögeln. Prum (1999) geht davon aus, dass sich aus radiärsymmetrischen dunenartigen Federn die bilateralsymmetrischen Federn entwickelt haben. Seiner Ansicht nach dienten die ursprünglichen Federn der Thermoisolierung, Kommunikation sowie der Wasserabweisung. Da die Astanlagen und Federfollikel Neubildungen der Haut sind, lassen sich Federn seiner Meinung nach nicht mit Schuppen homologisieren. Nach Brush (1996) zeigen Federn und Schuppen unterschiedliche Charakteristika in Entwicklung und Morphogenese. Nach Brush (1996) ist die Proteinstruktur des Federkeratins unter den Wirbeltieren einzigartig. Nach Alibardi (2006) sind zunächst aus Schuppen haarartige, hohle Filamente, die ursprünglich der Körperisolation dienten, entstanden. Durch in der Folge Bildungen von Astanlagen und anschließender Einsenkung des Bildungsortes in die Haut (Federfollikel), unter der Bildung von Astanlagen entlang eines Schaftes, sei die bilateralsymmetrische Feder entstanden. Differenzierungen der Zellanlagen innerhalb des Bildungsgewebes führen schließlich zur Ausbildung unterschiedlicher Federtypen. Alibardi (2006) werden Schuppen und Federn als homolog angesehen. Neuere Erkenntnisse zur Federevolution bringen zahlreiche rezente Fossilfunde (Chen et al., 1998; Ji et al., 1998; Xu et al., 1999, 2000, 2001; Padian, 2001; Prum und Brush, 2002). Feduccia et al. (2005) beschreiben körperumhüllenden Fasern nicht als Federn, sondern sehen sie eher als Collagenfasern. Zheng et al. (2009) berichten über neuere Funde mit

Protofedern, *Tianyulong confuciusi* aus der Untergruppe der Ornithischia. Wellenhofer (2009) zweifelt, dass es sich dabei tatsächlich um epidermale und nicht um innere Strukturen handle. *Tianyulong confuciusi* wie andere bekannte Dinosaurier mit federähnlichen Strukturen, die jünger als *Archaeopteryx* sind, in ihrer Ausbildung her moderne Federn besaß (Junker, 2009).

Zur Evolution des Vogelfluges werden zwei unterschiedliche Modelle diskutiert: Ob am Anfang Gleitflug von erhöhten Positionen (Aboreal- Hypothese) aus, oder eine Entwicklung laufender Theropoda, bei denen die Ausbildung verlängerter schwingenartiger Federn an den Vorderextremitäten zu einem Auftrieb geführt hat (Cursorial- Hypothese). Dazu gibt es mehrere Hypothesen. Die bekanntesten Theorien sind die Aboreal Hypothesis, auch bekannt als From trees down- Hypothese, sowie die Cursorial Hypothesis, die auch als From Ground up- Hypothese bekannt ist. Die Aboreal Hypothesis geht von einem kleinen frühen Archosaurier als Vorfahren aus (Marsh, 1880; Heilmann, 1927; Bock, 1965, 1985), wogegen die Cursorial Hypothese die Ansicht eines *Coelurosauria*- Vorfahren vertritt (Ostrom, 1976; Padian and Chiappe, 1998). Die Aboreal- These geht davon aus, dass sich der aktive Flug von einem Vorfahren entwickelt haben muss, dem es möglich war auf Felsen und Bäume zu klettern (Provini, 2013). Heilmann (1927) unterstützt diese Hypothese und geht davon aus, dass ein kleiner Archosaurier (*Proavis*) von von Ast zu Ast, oder von Ast zu Baustämmen sprang, und dieses Verhalten der Schlüssel zum ersten fliegenden Archosaurier war. Fossilfunde wie *Microraptor gui* (Xu et al., 2003) unterstützen diese These vom Ursprung des Fluges von den Bäumen aus. Die Cursorial These spricht von einem am Boden laufenden bipedalen Vorfahren der zum aktiven Flug überging (Provini, 2013). Bipedale Coelurosaurier sollen hierbei beim Insektenfang durch Sprünge in die Luft, sich den Flug angeeignet haben (Ostrom, 1976; Gauthier and Padian, 1985). Diese These findet Unterstützung durch Fossile Funde wie *Sinosauropteryx* (Ji & Ji, 1996). Im Rahmen der Diskussionen über die Evolution des Fluges, wurde auch die Flugfähigkeit von *Archaeopteryx* näher betrachtet. Unterschiedliche Studien (Feduccia und Tordoff, 1979;

Chatterjee, 1997) unterstützen die Vorstellung, dass *Archaeopteryx* fliegen konnte. Uneinig ist man sich, ob *Archeopteryx* vom Boden aus, oder von Bäumen aus zum Flug überging.

Aktuelle Studien stehen im Einklang mit der Aboreal- Theorie (Long et al., 2003; Longrich, 2006; Chatterjee & Templin, 2007), da *Archaeopteryx* morphologische Strukturen besitzt hätte, die es ihm unmöglich gemacht hätten, vom Boden aus in die Luft zu starten. Trotz dieser biologischen Gegebenheiten folgern Burgers und Chiappe (1999) in ihrer Studie, dass es aus aerodynamischer Sicht und den dazu bestimmten Laufgeschwindigkeiten, es *Archaeopteryx* ermöglicht hätten, vom Boden abzuheben.

Durch immer neue Studien und alternative Hypothesen (Garner et al., 1999; Dial, 2003) bleibt das Interesse am Ursprung des Vogelfluges dennoch ungebrochen bestehen. In jedem evolutionstheoretischen Szenario ergeben sich jedoch Unstimmigkeiten, womit die Frage nach dem evolutiven Anfang des Vogelfluges als nicht geklärt gelten kann (Junker, 2005).

3.7. Die Mauser

Der evolutionäre Vorteil des Gefieder ist, dass die Federn als totes Gebilde sich mehr oder weniger rasch abnützen, dann aber durch eine neue Generation intakter Federn ersetzt werden (Hummel, 2000). Der Austausch der einzelnen Feder erfolgt aus einem Follikel, jeweils als Ganzes (Berger, 1991). Die alte tote Feder wird durch die nachwachsende neue Feder aus dem Follikel geschoben. Das gilt sowohl für Deckfedern, als auch für Schwingen und Schwanzfedern (Hummel, 2000). Der Federwechsel, die Mauser, erfolgt bei den meisten Vögeln innerhalb bestimmter Zeiten im Jahr. Bei Wechseln der Schwingen kann die Flugfähigkeit zeitweise mehr oder weniger beeinträchtigt sein. Der zeitliche Ablauf der Schwingenmauser muss an andere biologische Anforderungen, wie Fortpflanzung und Zug, angepasst sein (Berger, 1991). Die Reihenfolge der Erneuerung von Schwingen ist für viele Vogelgruppen typisch (Hummel, 2000).

Frühe Arbeiten über den Verlauf der Mauser stammen von Meves (1855) und Gerber (1877). Stresemann E. & V. (1966) veröffentlichten ihre umfangreiche Monographie der vergleichenden Schwingenmauser in verschiedenen systematischen Gruppen.

3.8. Parameter von Handschwingen

In der Literatur finden sich verschiedene Methoden zur Vermessung einzelner Schwingen sowie des gesamten Flügels (Worcester, 1996; Alistair, 2005; Wang et al., 2011). Nach Svensson (1992) wird im gefalteten Flügel die Distanz zwischen Flügelbug und Spitze der längsten Schwinge gemessen. Jenni und Winkler (1989) vermessen die Längen von Schwingen mit einem Lineal mit vertikalem Anschlagstift (Pin) mit definiertem Durchmesser. Dabei wird dieser Stift zwischen benachbarte Schwingen bis zum Anschlag geführt, und die Länge der gestreckten Schwingen anschließend gemessen. Franco und Walter (2002) sowie Chen et al. (2002) generierten plane Modelle von Schwungfedern.

3.9. Aufgaben und Zielstellungen der Masterarbeit

Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Vermessung und Beschreibung von Torsion und Wölbung, sowie der Rachislänge der Handschwingen des Vogelflügels. Besonderes Augenmerk wird dabei auf die Unterschiede zwischen digitalen Schwingen, die dem zweiten und dritten Finger aufsitzen, und den am Metacarpus aufsitzenden Schwingen, gelegt.

Folgende Aspekte finden dabei besondere Bedeutung:

1. Vergleich von Torsion, Wölbung und Rachislänge der einzelnen Schwingen
2. Unterscheidung der Schwingengruppen anhand der zuvor definierten Parameter Wölbung, Torsion und Rachislänge
3. Zusammenhang zwischen Form der Schwinge und Insertion am Skelett der Vogelvorderextremität
4. Mauserabläufe und Mauserfoci unterschiedlicher Vogelgruppen

Die vorliegende Studie gründet sich somit auf folgende Hypothesen:

- 1a. Die Schwingen der Phalangen zeigen untereinander einen ähnlichen Aufbau.
- 1b. Die Schwingen am Metacarpus zeigen untereinander einen ähnlichen Aufbau.
2. Aufgrund der Wölbung und Torsion unterscheiden sich Digitalia und die am Metacarpus aufsitzenden Schwingen nicht.
3. Die unterschiedlichen Mauserverläufe in verschiedenen Vogelgruppen lassen keine Abgrenzung zwischen Digitalia und den am Metacarpus ansetzenden Schwingen erkennen.

4. Material und Methoden

Für die vorliegende Studie standen zehn linke Flügel von sieben Mäusebussarden (*Buteo b. buteo*) und drei Falkenbussarden (*Buteo b. vulpinus*), die im Rahmen der niederösterreichischen Beutegreiferverordnung der Niederösterreichischen Landesregierung (6500/14-0 Stammverordnung 95a/08 v. 2008-12-11) im Winter 2012/13 (Jänner und Dezember) erlegt worden waren, zur Verfügung. Die in Mitteleuropa überwinterten *Buteo b. vulpinus* sind skandinavischer, fin-

nischer und NW- russischer Herkunft (Glutz et al. 1971). *Buteo b. buteo* sind in allen Teilen Mitteleuropas zu finden, und überwintern größtenteils im Tiefland (Glutz et al., 1971). Das verwendete Material stammt aus den Niederungen im östlichen Niederösterreich (Tab.1).

Tabelle 1: Liste der verwendeten Bussarde. *Buteo b. buteo*= Mäusebussard, *Buteo b. vulpinus* = Falkenbussard, juvenil = Jungvogel aus der letzten Brutsaison, adult = Altvogel.

Reihung verwendet in der Studie	Bussardunterart	Alter zum Zeitpunkt der Erlegung
1	<i>Buteo b. buteo</i>	juvenil
2	<i>Buteo b. buteo</i>	adult
3	<i>Buteo b. vulpinus</i>	juvenil
4	<i>Buteo b. buteo</i>	juvenil
5	<i>Buteo b. buteo</i>	juvenil
6	<i>Buteo b. vulpinus</i>	juvenil
7	<i>Buteo b. buteo</i>	juvenil
8	<i>Buteo b. buteo</i>	juvenil
9	<i>Buteo b. vulpinus</i>	juvenil
10	<i>Bute b. buteo</i>	juvenil

4.1. Präparation

Zur Untersuchung wurden die Handschwingen einzeln aus den bindegewebigen Ligamenten, die sie an die Finger beziehungsweise an den Metacarpus binden, heraus präpariert.

Die Lage und Bezeichnung der einzelnen Schwingen an der Vogelvorderextremität sind der nachfolgenden Abbildung zu entnehmen (Abb.1).

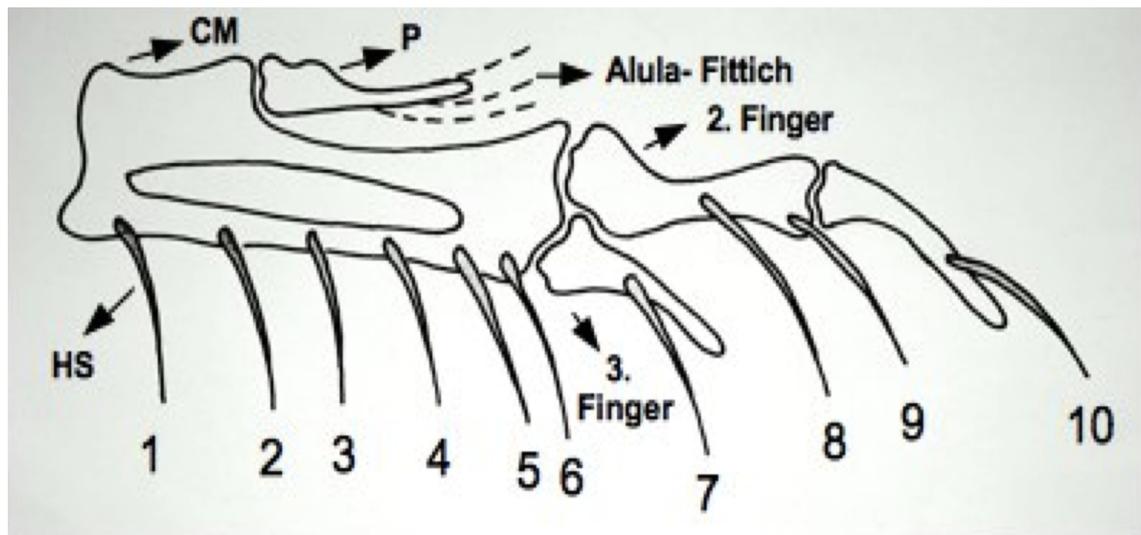


Abbildung 1: Schematische Darstellung des vorderen Armskeletts eines Vogelflügels sowie Insertion der einzelnen Schwingen. In angelsächsischer Literatur, verwendet von E. u. V. Stresemann (1966), erfolgt die Zählung der Handschwingen vom Handgelenk in Richtung Flügelspitze.

4.2. Aufbereitung des Materials

Bei der Präparation wurde der Flügel im Bereich des Schultergelenkes abgetrennt. Die Flügel wurden bis zur Untersuchung bei -18°C bis -20°C eingefroren. Die aufgetauten Flügel wurden zunächst in einem Behältnis bei konstant hoher Luftfeuchtigkeit, zur Regeneration des Keratins, für zwei Stunden aufbewahrt. Anschließend wurden die Handschwingen sorgfältig aus der Federpulpa und dem bindegewebigen Ligament mittels Schere und Skalpell herauspräpariert.

4.3. Methode

Zur Erfassung von Torsions- und Wölbungsparametern sowie Rachislänge wurde ein photogrammetrisches Messverfahren verwendet. Dabei können Distanzen indirekt auf digitalen Bildern erfasst werden (Konency und Lehmann, 1984). Entsprechende Bilder der zu vermessenden Objekte wurden mit einer Digitalkamera (Canon EOS 450D) angefertigt. Jede Handschwinge wurde aus vier verschiedenen definierten Positionen fotografiert, da die Photogrammetrie-Software für die anschließenden Berechnungen der Koordinatenpunkte mehrere Ansichten verlangt. Die Messpunkte können beliebig gewählt werden. Für diese Arbeit wurden pro Feder 10 Markierungspunkte gesetzt, aus deren Koordinaten anschließend vom Software-Programm XSIGNO Photogrammetry 0.6.0 die erforderlichen Distanzen berechnet wurden. Speicherung und Weiterverarbeitung der Daten erfolgte in tabellarischer Form im Apache Open Office Excel Programm 2011.

4.4. XSIGNO Photogrammetry 0.6.0 Softwareprogramm

Das XSIGNO Photogrammetry 0.6.0 Softwareprogramm wird in der Nahbereichsphotogrammetrie, einer Technik, die es ermöglicht aus digitalen Aufnahmen Abstände, Winkel und räumliche Koordinaten zu bestimmen, verwendet. Die Software ermöglicht es, als Modellierungswerkzeug, durch das Markieren auf ebenen Flächen ein einfaches Modell mit Texturen zu erstellen. Diese Texturen können extrahiert und im Collada 3D- Dateiformat gespeichert werden. Die resultierenden Modelle können dann durch Modellierungswerkzeuge im CAD- Programm verarbeitet werden. In der Geodäsie, Architektur und Fertigung ist die Photogrammetrie eine bewährte sehr genaue Messtechnik.

Voraussetzung für die Anwendung photogrammetrischer Verfahren ist die Verwendung einer stabilen und gut charakterisierten Kamera. Mit Standard-Kame-

ras, ist die Stabilität der Kameraparameter (wie Brennweite und Bildverzerrung) von Bild zu Bild der wichtigste limitierende Faktor für die Messgenauigkeit. Die Genauigkeit, die von einer Standard-Kamera für die Abstände zwischen 3 bis 5 m erwartet werden kann, liegt im zehntel Millimeter -Bereich. Um Gegenstände oder Gebäude zu vermessen, wird das zu messende Objekt aus mehreren Ansichten fotografiert. Durch Platzierung von Markern in verschiedenen Kamera-perspektiven können die Koordinaten berechnet werden. In jedem Bild wird der zu vermessende Marker mit der gleichen Bezeichnung versehen. Dadurch wird von jedem Marker und jedem Bild ein Sichtstrahl durch den Raum gespannt. Im Idealfall schneiden sich alle Sichtstrahlen in einem Punkt. In der Praxis schneiden sich die Sichtstrahlen allerdings nie perfekt, so dass jener Schnittpunkt errechnet wird, der allen Sichtstrahlen am nächsten kommt. Um diese Prinzip in der konventionellen Fotografie anwenden zu können, ist es notwendig, die Position und Orientierung der Kamera genau zu bestimmen. Zusätzlich ist es wichtig, die Bildverzerrungseigenschaften der Kamera zu charakterisieren. Für die Bestimmung der internen Parameter (Verzerrung und Brennweite) und externen Parameter (Position und Orientierung) der verwendeten Kamera wird eine Referenz- bzw. Orientierungsbrett verwendet. Dieses Referenz- bzw. Orientierungsbrett ist ein schachbrettartiges Muster, das mit Ringmarkern versehen ist (Abb.2). Im Vergleich zur manuellen Markierung von Charakteristiken im Bild, bieten Ringmarker eine höhere Genauigkeit, wodurch Bildkoordinaten mit Sub-pixel- Genauigkeit gemessen werden können. Dieses Orientierungsmuster wird in das Bildfeld gelegt. Um mit dem Softwareprogramm beliebige Raumpunkte ermitteln zu können, muss das zu vermessende Objekt aus mindestens zwei Ansichten fotografiert werden.

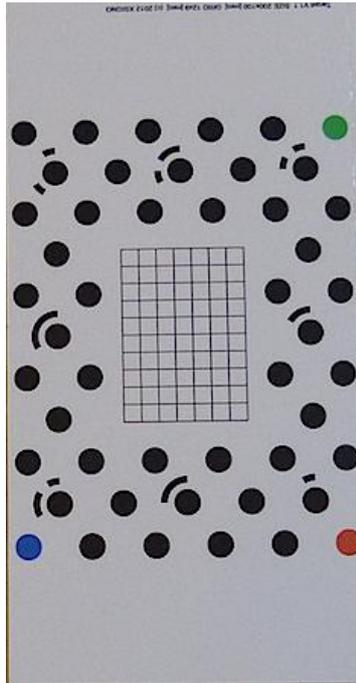


Abbildung 2: Orientierungsbrett mit schachbrettartigem Muster und Ringmarkern für die Bestimmung der Kameraposition in der Photogrammetrie- Software.

4.4.1. Vorbereitung für die Messung

Als erstes Bild ist eine Ansicht vom Orientierungsbrett alleine erforderlich. Dabei sollte das Brett nahezu der vollen Ansicht des Bildes entsprechen, da so die Verzerrungseigenschaften der Kamera am Besten gemessen werden können. Zur Kalibrierung wird daher eine Nahaufnahme empfohlen. Als nächsten Schritt wird das zu vermessende Objekt in das Bild gelegt, wobei die Position des Orientierungsbrettes auf keinen Fall verändert werden darf. Danach wird das Objekt aus mindestens zwei verschiedenen Positionen fotografiert. Es ist sinnvoll, ein Bildnummernverzeichnis anzufertigen, um die richtigen Bilder für die Vermessung später in das Softwareprogramm laden zu können.

Zu beachten ist, dass die zu vermessenden Punkte (Marker) aus beiden Perspektiven jeweils sichtbar sind. Für die Messgenauigkeit ist nicht die Auflösung der Kamera alleine ausschlaggebend, sondern sowohl Stabilität, als auch die

Charakteristika der Kamera. Im Bezug auf die Kameraauflösung wird bei den meisten Verbraucherkameras ein Bayes-Matrix-CCD-Chip verwendet. Die effektivste Auflösung kann erreicht werden, indem die Hälfte der maximalen Auflösung der Kamera eingestellt wird. Beispielsweise wäre bei einer Kamera mit maximaler Auflösung von 4000x 3000 Pixel eine Einstellung von 2000x1500 Pixel empfohlen.

Folgende Kameraeinstellungen werden empfohlen:

- Effektivste Auflösung bei Verwendung der Hälfte der maximalen Auflösung der Kamera
- Verwendung eines hochwertigen Komprimierungsformates (JPEG- Komprimierung)
- Verwendung eines stabilen Stativs statt der Auto- Schüttel- Korrektur
- Platzierung von Ringmarkern für bestmögliche Koordinatenberechnung

Folgende Bildaufnahmebedingungen werden empfohlen:

- Steile Aufnahmewinkel zum Objekt sollen vermieden werden, da die spätere Erkennung von Markern erschwert wird
- Der Ansichtswinkel zwischen zwei Perspektiven sollte mindestens 30 bis 60 Grad betragen
- Verwendung von mehr als zwei Bildern aus unterschiedlichen Perspektiven um diese als Testbilder für die Überprüfung der Genauigkeit verfügbar zu haben
- Keinen Zoom verwenden, sowie zwischen Kameraeinstellungen nicht wechseln

4.4.2. Das Laden von Bildern in das Softwareprogramm

Als ersten Schritt wird das Softwareprogramm XSIGNO Photogrammetry 0.6.0 gestartet. Um ein neues Vermessungsprojekt anzulegen, müssen die zuvor auf der Festplatte gespeicherten Fotos in das Programm geladen werden. Hierzu werden unter dem Menüpunkt *Datei>Bild laden*, die Bilder in das Programm importiert (Abb.3).

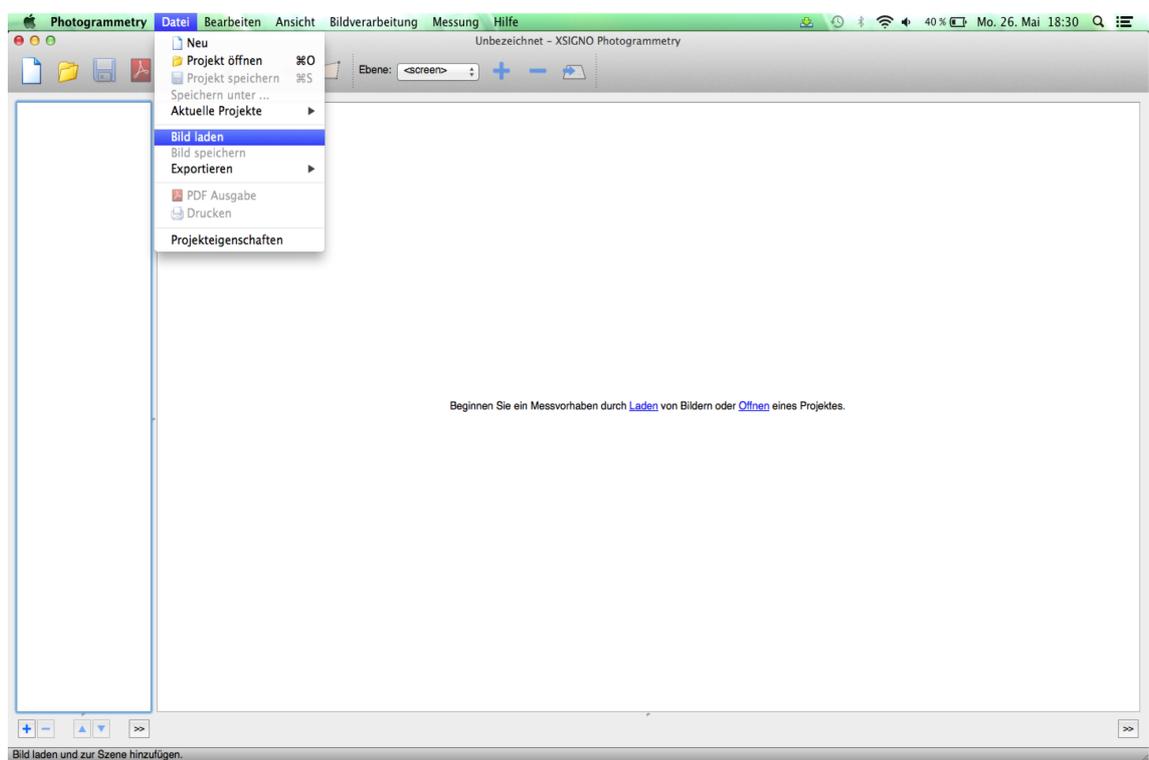


Abbildung 3: Laden von digitalen Bildern in das Xsigno- Softwareprogramm.

Sobald die Bilder geladen sind, werden sie in der linken Bildseite im Vorschauprogramm angezeigt. Um ein Bild für die Vermessung auszuwählen, wird dieses im Vorschauprogramm angeklickt, und erscheint anschließend im Bereich des Hauptfensters (Abb.4).

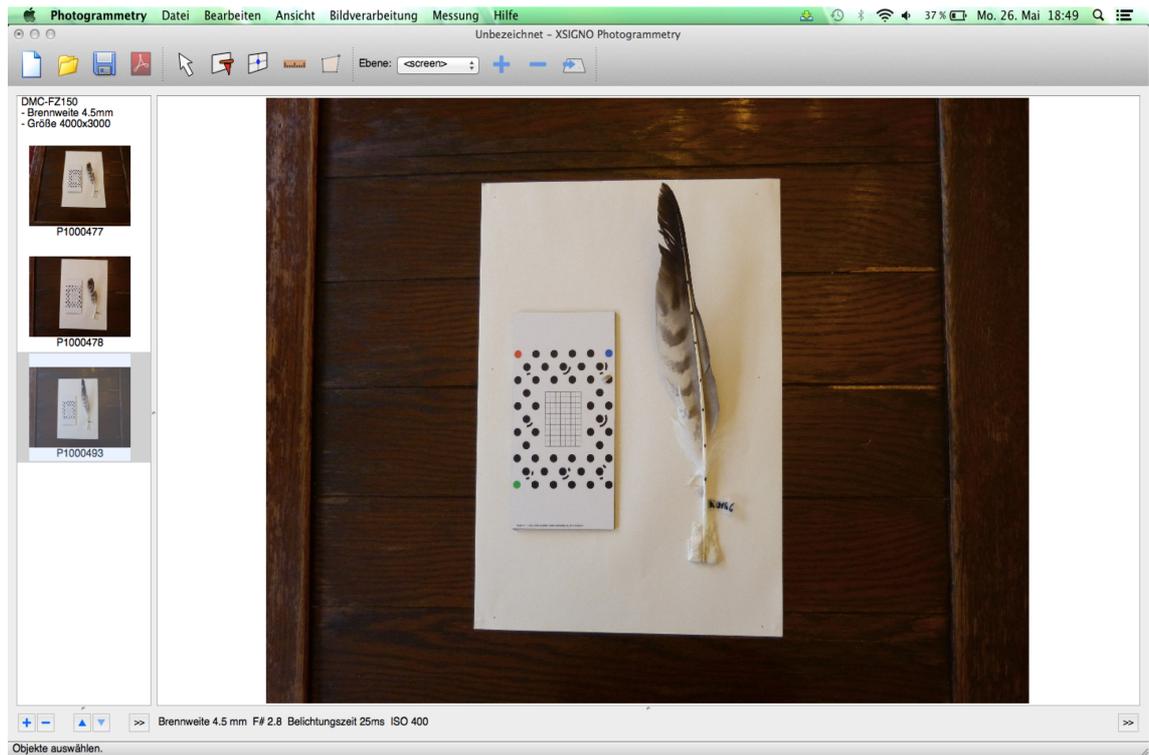


Abbildung 4: Beispiel für importierte Fotos in das Xsigno- Softwareprogramm. Links ist der Vorschaubereich, in der Bildmitte das Hauptfenster der Photogrammetrie- Software zu sehen.

Für die photogrammetrische Messung muss das Softwareprogramm Informationen über die Kameraeinstellungen zum Zeitpunkt der Aufnahme wissen. Für Kameras die den EXIF-Standard unterstützen, werden die Kameraeinstellungen als Meta-Daten in das Jpeg- Bild eingebettet. Xsigno verwendet die EXIF- Daten, um Bild- und Kamerabedingungen für Brennweite und Sensorauflösung einrichten zu können. Die EXIF- Daten des aktuellen Messprojektes können unter *Bildverarbeitung*>*Metadaten* eingesehen werden.

4.4.3. Bild und Kameraeinstellungen

Die aktuellen Bild- und Kameraeinstellungen können unter dem Menüpunkt *Bildverarbeitung*>*Einstellungen* abgerufen werden. Wichtig sind hierbei die richtigen Einstellungen wie Brennweite und Vollformat des Bildsensors. Wenn das

Programm kein Vollformat für die verwendete Kamera bereitstellt, muss im Kamera-Handbuch nachgeschlagen werden und das Vollformat für jedes Bild manuell eingegeben werden (Abb.5).

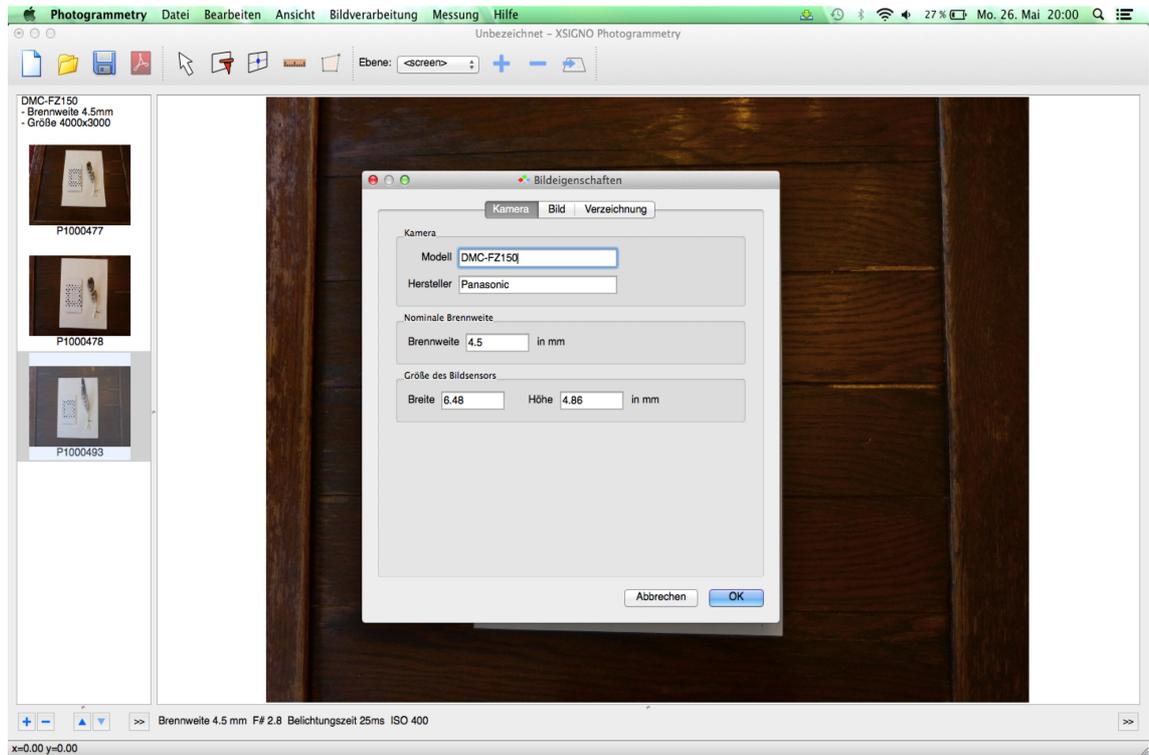


Abbildung 5: Informationen zur Kameraeinstellung (Vollformat) im Photogrammetrie-Software-Programm.

4.4.4. Die Erkennung von Markierungspunkten

Für die Messung müssen die Bilder gekennzeichnet werden. Dazu werden sogenannte Marker verwendet. Diese Markierungspunkte müssen für die Messung und Kalibrierung konsequent in jeder Bildansicht gleich benannt werden. Xsigno unterstützt eine manuelle Positionierung von Markern sowie auch die automatische Extraktion von Markern mit Hilfe von Ring-Markierungen auf dem Orientierungsbrett. Um die manuelle Platzierung der Marker zu starten, muss unter der Werkzeugleiste das Markierungswerkzeug ausgewählt werden (Abb.6). Nun können die Marker im Hauptfensterbereich mit einem einfachen

Klick in der gewünschten Bildposition angebracht werden. Mit einem Doppelklick auf den gesetzten Marker können die Einstellungen, wie zum Beispiel die Markerbezeichnung, verändert werden.

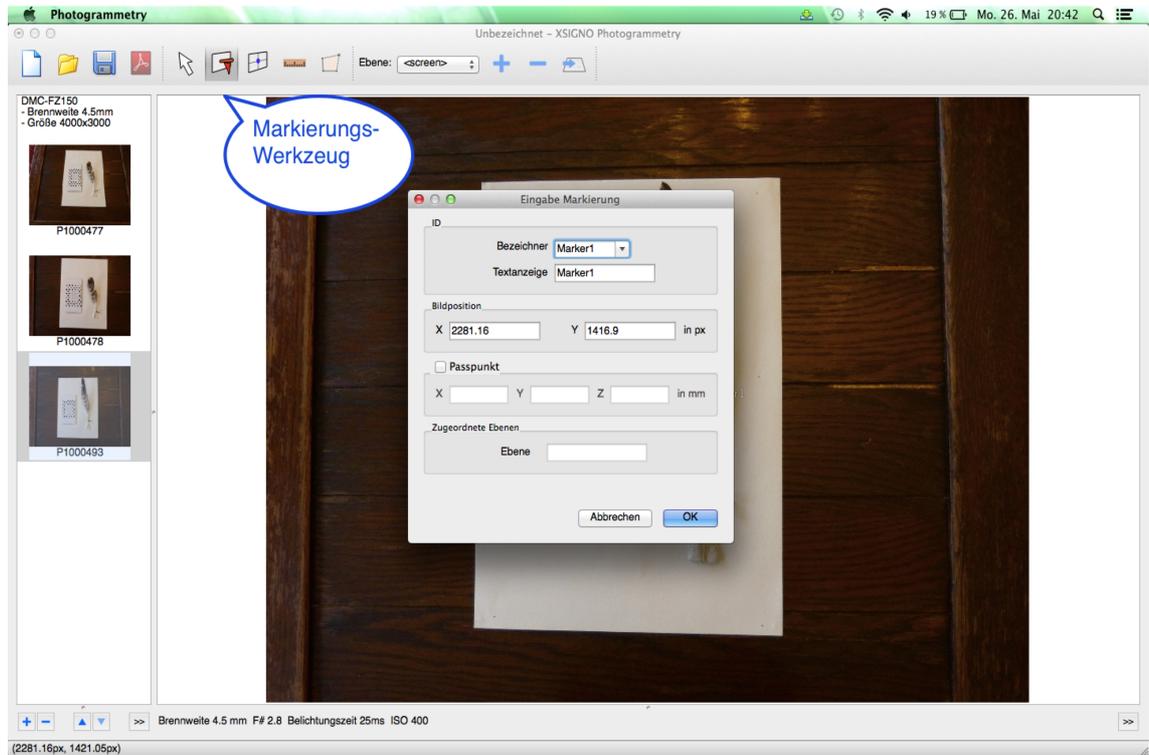


Abbildung 6: Auswahl des Markierungswerkzeuges für die Platzierung von Markern im Hauptbildbereich.

4.4.5. Marker- Segmentierung

Die Erkennung der Ring-Marker am Orientierungsbrett erfolgt unter dem Menüpunkt *Bildverarbeitung>Erkennung von Markierungen*. Dazu wird das sogenannte Referenzbild, also jenes Bild, auf dem nur das Orientierungsbrett abgebildet ist, in der Vorschauleiste ausgewählt. Nachdem der Menüpunkt für die Markererkennung ausgewählt wurde, öffnet sich ein Fenster, indem das Bild im Kleinformat dargestellt wird. In der unteren Bildhälfte befinden sich Regelschieber, mit denen der Schwellwert und der Farbkanal variabel eingestellt werden können. Um nun die Ringmarker für das Programm erfassbar zu machen, wird

mit gedrückter Maustaste ein Rahmen über das Orientierungsbrett im Bild gezogen (Abb.7).

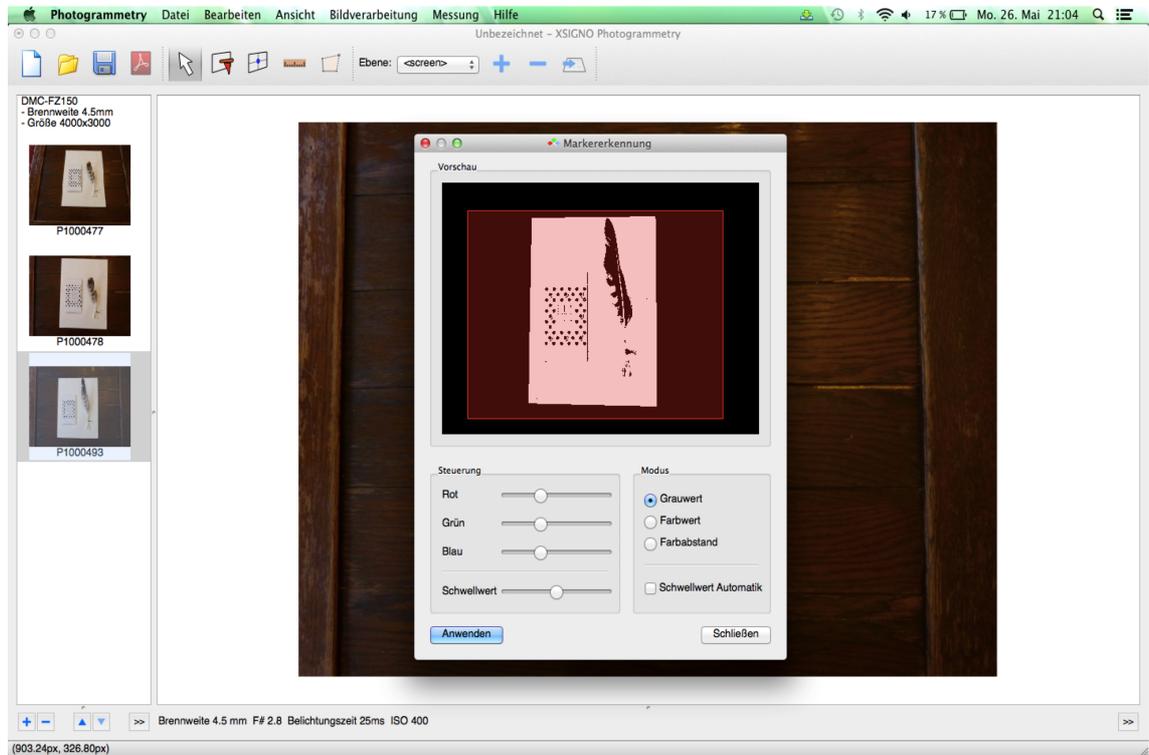


Abbildung 7: Erkennung der Ring-Marker am Orientierungsbrett mit Hilfe eines Rahmens durch anhaltend gedrückter Maustaste.

Nachdem der Button *Anwenden* gedrückt wurde, erscheint wieder das Bild im Hauptfensterbereich. Die Ring-Marker sind nun durch weiße oder gelbe Quadrate gekennzeichnet. Die gelben Quadrate deuten auf eine doppelte Erfassung der Marker hin. Um dies beheben zu können, werden die Quadrate mit der Maus ausgewählt und mit der Backspace- Taste gelöscht. Dazu sollten zuerst jene Quadrate gelöscht werden, die keine zusätzliche Kennzeichnung (Halbkreis um den Ringmarker) aufweisen (Abb.8).

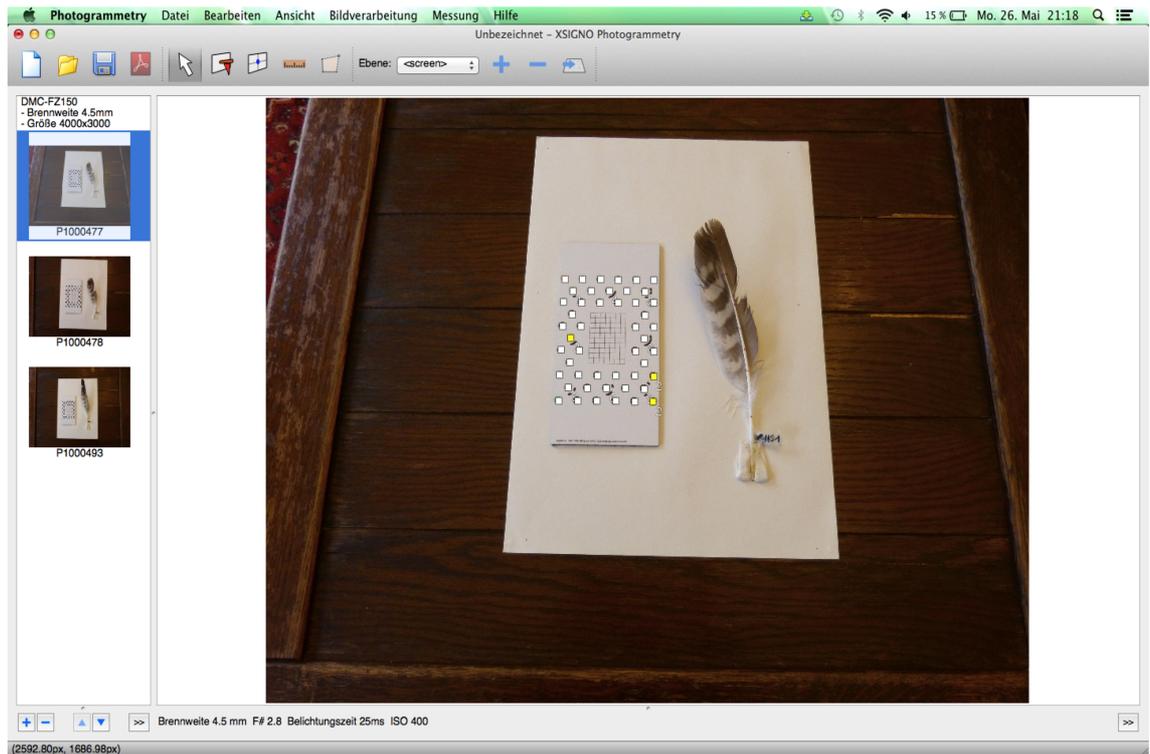


Abbildung 8: Erkennung der Ringmarker durch Ausgabe mit gelben und weißen Quadraten.

Als nächsten Schritt kann mit einem Doppelklick auf Höhe des Orientierungsbrettes die Kalibrierung durchgeführt werden. Nach Anklicken des Menüpunktes *Kalibrierung* wird ein Fenster geöffnet, indem die Daten der Bildausrichtung anhand des Messgitters wiedergegeben werden. Die Kalibrierung war erfolgreich, wenn in der Mitte des Orientierungsbrettes grüne Koordinatenachsen erscheinen, die auf die Bildausrichtung verweisen.

Die Arbeitsschritte für die Erkennung der Ring-Marker am Orientierungsbrett werden nun in jedem Bild aus der Vorschauleiste durchgeführt. Wurden die Marker in jedem Bild richtig erkannt, werden diese mit einem weißen Quadrat mit rosarotem Kreuz in der Mitte gekennzeichnet. Bei unsachgemäßer Kalibrierung erscheinen die Quadrate in roter Farbe, und die Erfassung der Ring-Marker muss erneut erfolgen (Abb.9).

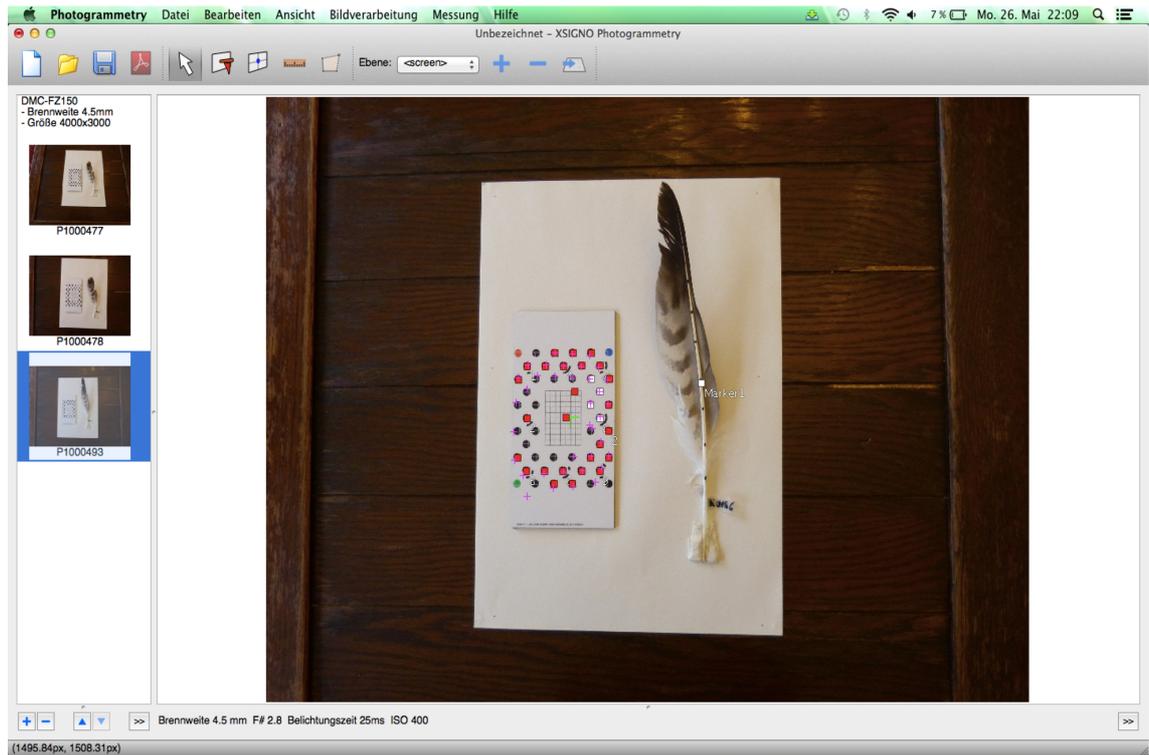


Abbildung 9: Falsche Kalibrierung der Ring-Marker durch Kennzeichnung mit roten Quadraten

Als Nächstes werden in an den gewünschten Messpunkten Marker gesetzt. In jedem Bild müssen die Marker an der gleichen Position mit dem gleichen Namen versehen werden. Um die Messung nun abschließen zu können wird in der Menüleiste unter dem Punkt „Messung>Bildausrichtung“ für jedes Bild die Bildposition und Bilddrehung bestimmt. Danach wird unter „Messung>Ausgleichsrechnung“ gleichzeitig die Kameraposition, Bildverzerrung und 3D-Koordinaten ermittelt. Die Berechnung der Koordinaten der gesetzten Messpunkte erfolgt unter dem Menüpunkt „Messung>Koordinatenbestimmung“. Als letzten Schritt werden die Messdaten exportiert um sie für weitere Berechnungen heranziehen zu können. Dazu können unter dem Menüpunkt „Datei>Exportieren“ die Bildausrichtung, Koordinaten, zuvor gemessene Abstände und Flächen, sowie die Daten im Collada XML- Format ausgegeben werden. Die Speicherung des gesamten Messprojektes erfolgt im Menüpunkt „Datei>Projekt speichern“.

4.5. Berechnung

Für die Berechnungen wurden jeweils an einer Schwinge zehn Messpunkte gesetzt. Dabei wurde der erste Messpunkt (m1) am oberen Nabel (*Umbilicus distalis*) gesetzt, weitere acht Messpunkte (m2- m9) im gleichen Abstand entlang des Federschaftes (*Rachis*), und der letzte Messpunkt (m10) am Ender der Rachis. Alle Messpunkte wurden auf der Federunterseite, im Bereich der seichten Rinne (*Sulcus ventralis*) des Federschaftes platziert. Die Position jedes Messpunktes im Raum wurde im dreidimensionalen Koordinatensystem durch die Angabe von Zahlenwerten durch das Software-Programm bestimmt. Jeder Koordinatenpunkt ist im Koordinatensystem durch die drei Koordinatenwerte x, y und z definiert. Die berechneten Koordinatenwerte wurden anschließend in eine Exceltabelle transferiert.

Um die Abstände zwischen unterschiedlichen Messpunkten bestimmen zu können, wurde jeweils ein Dreieck zwischen drei ausgewählten Koordinatenpunkten gezogen. Anschließend wurden die Seitenlängen über die Koordinatendifferenzen der Messpunkte berechnet. Dabei wurde nach dem Pythagoräischen Lehrsatz vorgegangen. Als Beispiel soll hier die Tabelle 2 für das gebildete Dreieck zwischen Messpunkt 1 (m1), Messpunkt 2 (m2) und Messpunkt 3 (m3) dargestellt werden.

Tabelle 2: Angabe der Abstände und Seitenlängenbezeichnung von drei gegeben Messpunkten (m1, m2, m3).

Messpunkte (M)	Seitenlänge (S)	Messpunkte-abstand	Koordinaten
m1	S1	m1 zu m2	x,y,z
m2	S2	m2 zu m3	x,y,z
m3	S3	m3 zu m4	x,y,z

Je eine Seitenlänge (S) wurde für den Abstand zwischen m1 zu m2, zwischen m2 zu m3 und m1 zu m3, wobei hier die Bezeichnungen x,y und z die Koordinatenwerte widerspiegeln, nach folgender Formel berechnet:

$$S1 = \sqrt{(x1 - x2)^2 + (y1 - y2)^2 + (z1 - z2)^2} \quad (1)$$

$$S2 = \sqrt{(x2 - x3)^2 + (y2 - y3)^2 + (z2 - z3)^2} \quad (2)$$

$$S3 = \sqrt{(x1 - x3)^2 + (y1 - y3)^2 + (z1 - z3)^2} \quad (3) \quad \text{(Quelle: Nguyen \& Debled-Rennesson, 2011)}$$

Für jede Schwinge wurden sechs Dreiecke entlang der zehn Messpunkte definiert, und ihre Seitenlängen gemäß der oben genannten Algorithmen berechnet. Die Seitenlängen werden mit a, b und c bezeichnet. In Tabelle 3 sind die Abstände und Bezeichnungen der definierten Dreiecke am Beispiel des Flügels Nummer 1 dargestellt.

Tabelle 3: Bezeichnung und Abstände der sechs definierten Dreiecke der Schwingennummer 1 am Beispiel eines Flügels (Nr.1). m= Messpunkt, a,b,c= Seitenbezeichnungen.

Dreieck	Flügel Nummer	Abstand	Seite
1. Dreieck	1	m1- m3	b
	1	m1- m5	c
	1	m3- m5	a
2. Dreieck	1	m2- m4	b
	1	m2- m6	c
	1	m4- m6	a
3. Dreieck	1	m3- m5	b
	1	m3- m7	c
	1	m5- m7	a
4. Dreieck	1	m4- m6	b
	1	m4- m8	c
	1	m6- m8	a
5. Dreieck	1	m5- m7	b
	1	m5- m9	c
	1	m7- m9	a
6. Dreieck	1	m6- m8	b
	1	m6- m10	c
	1	m8- m10	a

Im nächsten Schritt wurden die Höhen der gebildeten Dreiecke berechnet. Da die zehn Messpunkte im jeweils gleichen Abstand gesetzt wurden, teilt die Höhe die Hypotenuse (Seitenlänge c) in der Mitte. Dabei ergaben sich aus jedem zuvor definierte Dreieck, zwei rechtwinklige Dreiecke, in denen jeweils die Seitenlängen a und b die Hypotenusen, die halbe Seitenlänge c ($c/2$) und die ermittelte Höhe (h) die Katheten sind. Daraus ergibt sich:

$$h = b^2 - (c/2)^2 \quad \text{und} \quad h = a^2 - (c/2)^2 \quad (4)$$

Als nächsten Schritt wurde mit dem Cosinussatz der Winkel Beta (β) wie folgt berechnet:

$$\cos(\beta) = \text{Ankathete} / \text{Hypotenuse}$$

$$\cos(\beta) = h/a \quad \text{bzw.} \quad \cos(\beta) = h/b \quad (5)$$

Mit der Berechnung von $\cos(\beta)$ kann der Radius des Kreisbogens für jedes Dreieck ermittelt werden. Da sich unter jedem Kreisbogen ein rechtwinkliges Dreieck bilden lässt, ist die Gleichung des Radius (r):

$$\cos(\beta) = \text{Ankathete} / \text{Hypotenuse} \quad (6)$$

$$2r = a / \cos(\beta)$$

$$r = a/2 * \cos(\beta) \quad (7)$$

Sechs Radien ergeben sich aus der Berechnung der Dreiecke mit der Seitenlänge a , sechs Radien aus der Berechnung der Dreiecke mit der Seitenlänge b . Daraus ergeben sich somit jeweils zwölf Schätzungen für Torsionsradius r_{Tor} bzw. Wölbungsradius $r_{\text{Wölb}}$ jeder Schwinge, aus denen anschließend als Schätzung für Torsion und Wölbung der Mittelwert berechnet wurde.

4.5.1. Berechnung der Rachislänge

Für die Berechnung der Rachislänge wurden die linearen Abstände zwischen verschiedenen Messpunkten (m) herangezogen. Dabei wurden für jede Feder drei Längen definiert. Die erste Länge wurde aus neun Abständen, die zweite Länge aus drei Abständen, und die dritte Länge aus einem Abstand berechnet (Tab.4).

Tabelle 4: Angabe der Abstände für die Berechnung der Länge 1, 2 und 3 jeder Schwinge. m= Messpunkt.

Messpunkte (m)	Länge 1 (9 Abstände)	Länge 2 (3 Abstände)	Länge 3 (1 Abstand)
m1	m1 zu m2	m1 zu m4	m1 zu m10
m2	m2 zu m3	m4 zu m7	
m3	m3 zu m4	m7 zu m10	
m4	m4 zu m5		
m5	m5 zu m6		
m6	m6 zu m7		
m7	m7 zu m8		
m8	m8 zu m9		
m9	m9 zu m10		
m10			

Zuerst wurde die lineare Distanz zwischen basalen Punkt m1 zum Rachisendpunkt m10, also die Sehnenlänge der Rachis, berechnet, dann die Summe der Abstände $m1 \rightarrow m4$, $m4 \rightarrow m7$, und $m7 \rightarrow m10$ sowie die Summe der neun Abstände zwischen den jeweilig benachbarten Endpunkten. Aus diesen 3 Schätzungen der Rachislänge lässt sich die logarithmische Funktion der Schätzung der Rachislänge in Abhängigkeit von der Anzahl von Markern ableiten. Damit ist bei Vorgabe einer hohen fiktiven Anzahl von Markerpunkten eine hohe Genauigkeit der Schätzung der Rachislänge zu erreichen. Zur Schätzung der Rachislänge wurde in allen Fällen 10.000 Markerpunkte eingesetzt. (Abb.10).

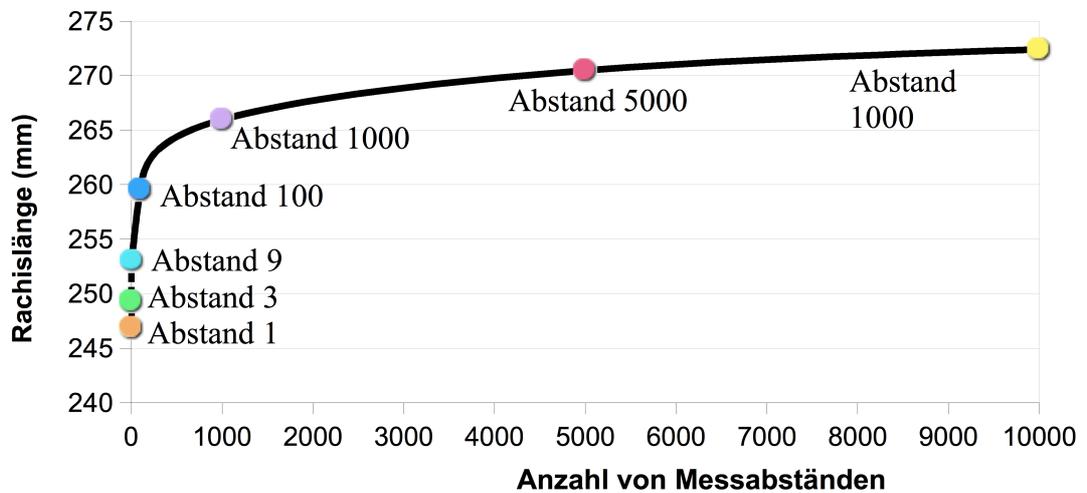


Abbildung 10: Schätzung der Rachislänge (mm) in Abhängigkeit von der Anzahl an Messabständen.

Berechnung der Wölbungshöhe

Für die Berechnung der Wölbungshöhe ($h_{Wölb}$) wurde der zuvor für jede Schwinge ermittelte Wölbungsradius ($r_{Wölb}$), sowie die Länge des Abstandes zwischen dem Messpunkt 1 und Messpunkt 10 (c) herangezogen. Im weiteren Schritt musste die Seite b ermittelt werden, die einem Teilabschnitt des Radius ($r_{Wölb}$) entspricht. Dazu wurde ein rechtwinkeliges Dreieck, mit den Katheten $c/2$ und b , und $r_{Wölb}$ als Hypotenuse herangezogen. Durch Umformung konnte die gesuchte Seite b ermittelt werden. Sind der Wölbungsradius $r_{Wölb}$ sowie die Wölbungsehne (m_1 - m_{10}) bekannt, kann die Wölbungshöhe $h_{Wölb}$ berechnet werden:

$$h_{Wölb} = \sqrt{r_{Wölb}^2 - (c/2)^2} \quad (8)$$

4.5.2. Zusammenfassung Wölbungsradius, Torsionsradius und Rachislänge

Die Ergebnisausgaben, dargestellt in den Abbildungen 21-24, beschreiben den statistischen Vergleich von Torsions-, Wölbungsradien und Rachislängen der Digitalia (D1- D4), Metacarpalia (M1- M5) und der Digitometacarpalia (DM) aller untersuchten zehn Flügel, durchgeführt mit dem Chi- Quadrat- Test und dem Exakten- Fisher- Test. Dabei wurde überprüft, ob ein Unterschied von Torsions-, Wölbungsradien und Rachislängen für die am Flügel benachbarten Schwingen besteht. Hierbei wurde angenommen, dass sich innerhalb der Schwingengruppen (Digitalia und Metacarpalia) kein Unterschied in den Torsions-, Wölbungsradien und Rachislängen feststellen lässt (H_0 - Hypothese). Mittels einem Signifikanzniveau von $\alpha= 0,05$ (5% Irrtumswahrscheinlichkeit) ergab sich aus einer tabellierten Chi- Quadrat- Verteilung für $\chi^2_{\text{krit.}} = 5,99$.

5. Ergebnisse

Die Schwingen der zehn linken Handflügel wurden mit der Methode der Photogrammetrie vermessen (Kapitel 4.2). An jeder Schwinge wurden zehn Messpunkte gesetzt, deren Lage im Raum durch die Angabe von Zahlenwerten im dreidimensionalen Koordinatensystem von der Photogrammetrie- Software ausgegeben wurden. Anhand dieser Daten wurden anschließend die Torsionsradien (cm), Wölbungsradien (cm) und Rachislängen (cm) der Schwingen, wie in Kapitel 4.4 beschrieben, berechnet.

Die Zuweisung der Flügelnummern sowie die berechneten Werte für die Radien (cm) und der Rachislänge (cm) sind der Tabelle 5 zu entnehmen. Bei den Flügelnummern 4 und Nr. 8 wurde jeweils die Schwinge M4 nicht in die Berechnungen mit einbezogen, da diese aufgrund des Abschusses nicht mehr vollständig, das heißt abgebrochen waren.

Bei den Berechnungen der Wölbungsradien (cm) und Torsionsradien (cm) zeigte sich deutlich, dass die digitalen Schwingen (D1-D4) eindeutig höhere Werte aufwiesen als die metacarpalen Schwingen (M1-M5). Diese Schwingen zeigen somit eine geringere Torsion und Wölbung. Die höchsten Werte der untersuchten Variablen Wölbungs- und Torsionsradius (cm) wiesen Schwingen DM und D4 auf. Interpretiert man diesen Umstand, so nehmen von diesen Schwingenpositionen aus, die Radien bzw. Wölbungen nach distal (Richtung Flügelspitze) sowie nach proximal (Richtung Handgelenk) hin zu. An allen untersuchten 10 Flügeln zeigte die Digitale Schwinge D1 die geringsten Werte, was darauf hinweist, dass an dieser Position am Flügel die höchste Wölbung- bzw. Torsion vorliegt.

Die digitometacarpale Schwinge (DM) zeigte an allen Flügeln höhere Werte als die metacarpalen Schwingen (M1-M5). Beim Vergleich mit den Digitalia und Metacarpalia (Abb.12-21) zeigte sich, dass sie aufgrund ihrer Wölbung und Torsion eher den Digitalen Schwingen zuzuordnen wäre. Auch in der Berechnung der Rachislänge (cm) zeigte sich, dass die Schwinge DM deutlich höhere Werte als die Metacarpalia (M1-M5) aufwies. Zwischen der Rachislänge (cm) der Schwinge DM und der nächst gelegenen metacarpalen Schwinge (M1) ergaben sich größere Unterschiede als beim Vergleich mit der nächst gelegenen digitalen Schwinge (D4) (Tab.5).

Ebenfalls zeigte sich, dass bei zunehmender Rachislänge (cm), die Werte der Wölbungs- bzw. Torsionsradien (cm) ebenfalls zunehmen. Interpretiert man diesen Umstand, so zeigen die längsten Schwingen am Flügel die geringste Torsion bzw. Wölbung.

Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse kann die Benennung und Nummerierung der einzelnen Schwingen nach einer neuen Zählweise erfolgen (Abb.11).

In angelsächsischer Literatur, verwendete Zählweise von Stresemann E. u. V. (1966):

HS1	HS2	HS3	HS4	HS5	HS6	HS7	HS8	HS9	HS10
-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------



Zählweise in älterer deutschsprachiger Literatur:

HS10	HS9	HS8	HS7	HS6	HS5	HS4	HS3	HS2	HS1
------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----



In der vorliegenden Arbeit verwendete Zählweise:

M1	M2	M3	M4	M5	DM	D4	D3	D2	D1
----	----	----	----	----	----	----	----	----	----



Abbildung 11: Auflistung der Zählweisen der Handschwingen anhand unterschiedlicher Autoren. In angelsächsischer Literatur, verwendet von E. u. V. Stresemann (1966) erfolgt die Zählung vom Handgelenk Richtung Flügelspitze. Bei der Zählweise in älterer deutschsprachiger Literatur erfolgt die Zählung in die entgegengesetzte Richtung, das heißt von der Flügelspitze in Richtung Handgelenk. Nach Sonnleitner & Spitzer (2014) erfolgt die Unterteilung in Metacarpalia (M1-M5), Digitalia (D1-D4) und in eine Digitometacarpale (DM). A= Alula; CM= Carpometacarpus; D1= Digitalia 1; D2= Digitalia 2; D3= Digitalia 3; D4= Digitalia 4; DM= Digitometacarpale; HS= Handschwingen; M1= Metacarpale 1; M2= Metacarpale 2; M3= Metacarpale 3; M4= Metacarpale 4; P= Pollux (Daumen).

5.1. Darstellung und Diskussion der Schwingenparameter

Im folgenden Abschnitt werden die Ergebnisse der untersuchten Variablen Wölbungsradius (cm), Torsionsradius (cm) und Rachislänge (cm) näher erläutert, und anschließend durch graphische Darstellungen verdeutlicht (Abb.12- 21).

5.1.1. Wölbungsradius (cm) und Torsionsradius (cm)

5.1.1.1. Metacarpale Schwingen

Unter den metacarpalen Schwingen zeigt die Feder an der Position M1 bei allen 10 Flügeln die höchsten Wölbungs- (cm) und Torsionsradien (cm) (Tab.5). Die nächst höchsten Werte die diese beiden untersuchten Variablen betreffen, zeigen sich unter den metacarpalen Schwingen an der Position M2 (Tab.5).

Die Schwingen M3, M4 und M5 zeigen an allen zehn Flügeln niedrigere Werte als die Schwingen M1 und M2 (Tab.5). Innerhalb der Metacarpalia weist somit die Schwinge M1 die geringste Wölbung und Torsion auf, gefolgt von den Schwingen M2. Die übrigen Metacarpalia (M3, M4, M5) zeigen geringere Werte. Daraus resultierend, nehmen die Wölbung und die Torsion zum Handgelenk hin zu.

5.1.1.2. Digitale Schwingen

Bei den Digitalia zeigen die Schwingen D4 und D3 die höchsten Werte im Wölbungs- und Torsionsradius. Eine Ausnahme bildete hier der Flügel Nr.4, bei dem die Schwinge D2 einen höheren Wert als die Schwingen D3 und D4 zeigt. An den restlichen neun Flügeln (Nr.1, Nr.2, Nr.3, Nr.5, Nr.6, Nr.7, Nr.8, Nr.9, Nr.10) zeigen D1 und D2 stets geringere Werte als die restlichen digitalen Schwingen (D3, D4, D5). Die Schwinge D1 wies in allen zehn Flügeln die geringsten Werte auf (Tab.5).

Die höchste Wölbung und Torsion unter den Digitalia zeigt somit die äußerste Schwinge D1, gefolgt von den übrigen Digitalia D2, D3 und D4.

5.1.1.3. Digitometacarpale Schwingen

Die Digitometacarpalia (DM) zeigen an allen untersuchten Flügeln höhere Werte im Wölbungs- und Torsionsradius als die metacarpalen Schwingen (M1-M5). Bei sieben der zehn untersuchten Flügeln, zeigt diese Schwinge (DM) die höchsten Werte (Flügel Nr.2, Nr.3, Nr.4, Nr.5, Nr.6, Nr.7 und Nr.9) (Tab.5). An diesen Flügeln erweist sich die Digitometacarpale (DM) somit als die Schwinge mit der geringsten Wölbung und Torsion.

5.1.2. Rachislänge

5.1.2.1. Metacarpalia

Bei den metacarpalen Schwingen (M1-M5) steigt die Länge von der M5 zur M1 hin an, wobei stets die Schwinge M1 den höchsten Werte zeigt (Tab.5). Die kürzesten Schwingen unter den Metacarpalia sind die Schwingen M5 sowie M4 (Tab.5).

5.1.2.2. Digitalia

Die Schwingen D3 und D4 weisen unter den Digitalia die höchsten Rachislängen (cm) auf, und sind somit länger als die Digitalia D1 und D2. Die geringsten Werte zeigen sich bei D1. Vergleicht man die Digitalia D2, D3, und D4 mit den metacarpalen Schwingen (M1- M5), so zeigen diese Digitalia deutlich höhere Werte (Tab.5).

5.1.2.3. Digitometacarpalia

Die Rachislängen (cm) der Digitometacarpalia (DM) zeigen in allen Flügeln höhere Werte als die der metacarpalen Schwingen (M1-M5). Die Schwingen DM

erweisen sich auch als deutlich länger wie die nächst gelegenen metacarpalen Schwingen M1. Beim Vergleich mit den daneben positionierten digitalen Schwingen (D4 und D3), zeigen sich geringere Unterschiede in der Rachislänge (cm) (Tab.5).

5.1.3. Vergleich der Wölbungsradien (cm)

Die folgenden Graphiken (Abb.12-21) zeigen die Wölbungsradien der unterschiedlichen Schwingen an jedem einzelnen Flügel. Anhand von Kreissektoren wurde ein Vergleich des Wölbungsradius (cm), der Digitometacarpalia, der digitalen und der metacarpalen Schwingen angestellt. Die drei eingezeichneten Achsen in den graphischen Darstellungen unterscheiden zwischen Digitalia (D1-D4), Metacarpalia (M1-M5) und digitometacarpaler Schwinge (DM).

In allen Abbildungen (Abb.12-21) wird ersichtlich, dass die Werte der metacarpalen Schwingen (M1-M5) meist eng, das heißt in einem Bereich von 45cm bis 85 cm Wölbungsradius (Tab.5), beieinander liegen. Unter den digitalen Schwingen zeigt D1 den geringsten Wölbungsradius (cm). Dieser liegt meist zwischen 35 cm und 55 cm (Tab.5). Die restlichen Digitalia (D2-D4) liegen im Bereich zwischen 60 cm und 107 cm (Tab.5), und verteilen sich somit in größeren Abständen über die Achse als die metacarpalen Schwingen (M1-M5). Die Digitalia (D1-D4) finden sich auch mehrheitlich in den Kreissektoren mit den höheren Wölbungsradien wieder. Vergleicht man nun die Anordnung der digitometacarpalen Schwingen (DM) mit den restlichen Schwingen (M1-M5, D1-D4), so wird ersichtlich, dass diese eher den digitalen Schwingen (D1-D4) zuzuordnen sind, da sich ihr Wölbungsradius (cm) zumeist im Bereich dieser Schwingen (D1-D4) befindet, und die Metacarpalia (M1-M5) meist konzentriert in geringeren Wertebereichen (Tab.5) vorliegen.

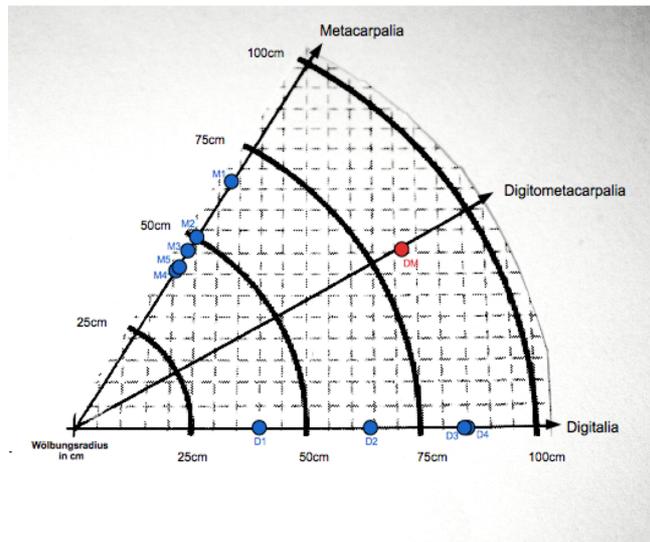


Abbildung 12: Wölbungsradien $r_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 1 (*Buteo buteo buteo*). $R_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia: M5=43,4; M4=42,5; M3=47,6; M2=50,4; M1=64,3; $r_{Wölb}$ (cm) für Digitometacarpale: DM=81,3; $r_{Wölb}$ (cm) Digitalia: D4=83,4; D3=84,4; D2=67,4; D1=40,8. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{Wölb}$ =Wölbungsradius.

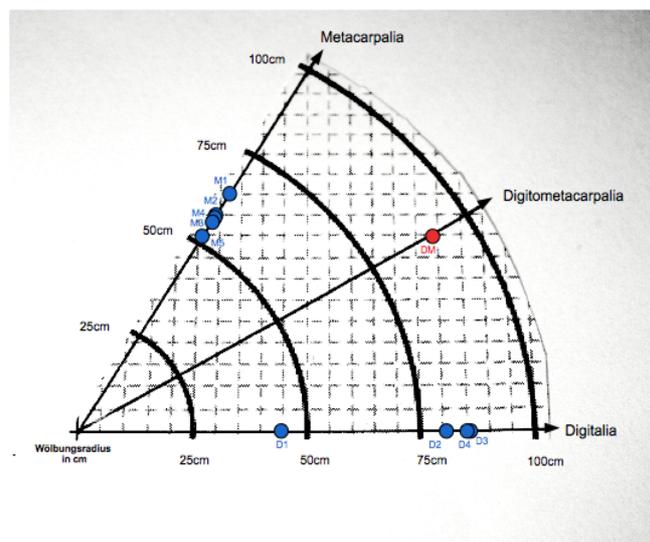


Abbildung 13: Wölbungsradien $r_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 2 (*Buteo buteo buteo*). $r_{Wölb}$ (cm) Metacarpalia: M5=52,3; M4=57,3; M3=56,6; M2=57,3; M1=62,0; $r_{Wölb}$ (cm) Digitometacarpale: DM=94,0; $r_{Wölb}$ (cm) Digitalia: D4=85,4; D3=86,7; D2=83,65; D1=44,9. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{Wölb}$ =Wölbungsradius.

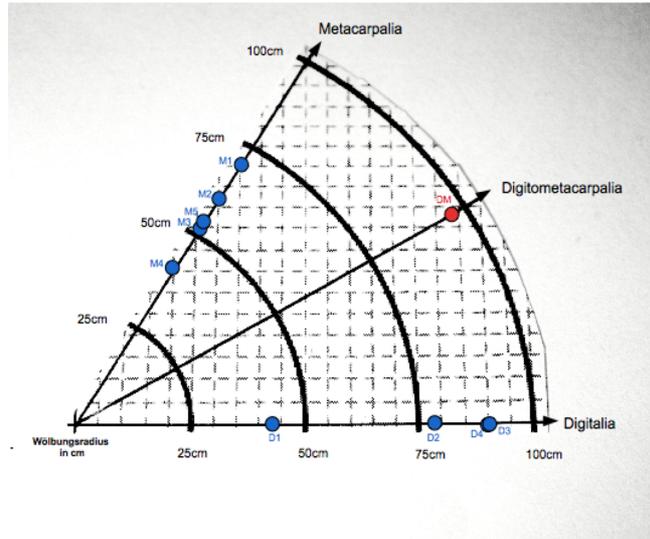


Abbildung 14: Wölbungsradien $r_{\text{Wölb}}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 3 (*Buteo buteo vulpinus*). $r_{\text{Wölb}}$ (cm) Metacarpalia: M5=53,5; M4=45,3; M3=52,5; M2=63,0; M1=71,3; $r_{\text{Wölb}}$ (cm) Digitometacarpale: DM=98,5; $r_{\text{Wölb}}$ (cm) Digitalia: D4=90,3; D3=90,7; D2=78,9; D1=42,9. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{\text{Wölb}}$ =Wölbungsradius.

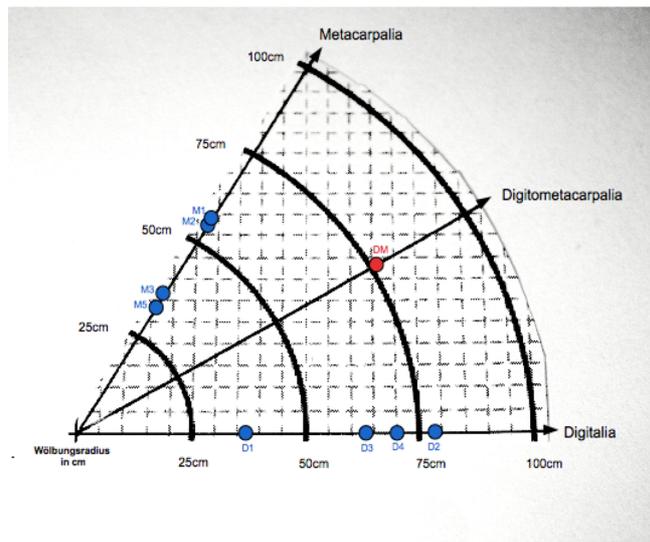


Abbildung 15: Wölbungsradien $r_{\text{Wölb}}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 4 (*Buteo buteo buteo*). $r_{\text{Wölb}}$ (cm) Metacarpalia: M5=38,4; M3=41,6; M2=54,9; M1=56,2; $r_{\text{Wölb}}$ (cm) Digitometacarpale: DM=76,0; $r_{\text{Wölb}}$ (cm) Digitalia: D4=70,5; D3=64,1; D2=79,6; D1=37,3. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{\text{Wölb}}$ =Wölbungsradius.

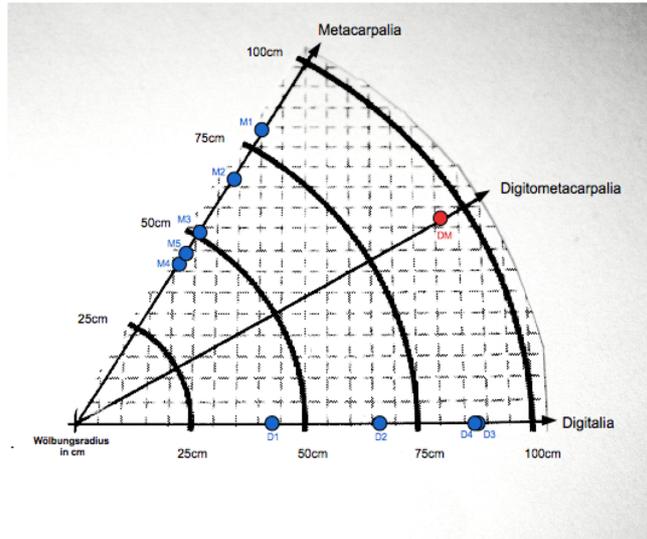


Abbildung 16: Wölbungsradien $r_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 5 (*Buteo buteo buteo*). $r_{Wölb}$ (cm) Metacarpalia: M5=45,4; M4=48,7; M3=52,7; M2=67,2; M1=80,2; $r_{Wölb}$ (cm) Digitometacarpale: DM=96,6; $r_{Wölb}$ (cm) Digitalia: D4=88,0; D3=88,7; D2=67,0; D1=44,8. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{Wölb}$ =Wölbungsradius.

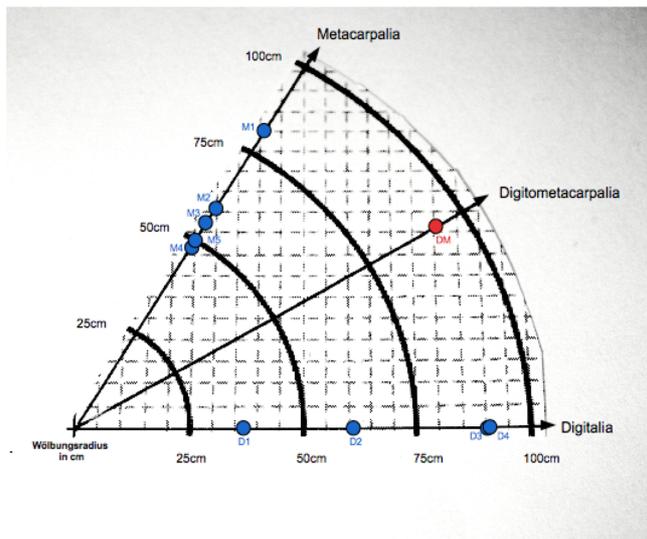


Abbildung 17: Wölbungsradien $r_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 6 (*Buteo buteo vulpinus*). $r_{Wölb}$ (cm) Metacarpalia: M5=50,5; M4=48,4; M3=56,3; M2=60,8; M1=82,8; $r_{Wölb}$ (cm) Digitometacarpale: DM=95,4; $r_{Wölb}$ (cm) Digitalia: D4=91,6; D3=91,4; D2=61,9; D1=37,4. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{Wölb}$ =Wölbungsradius.

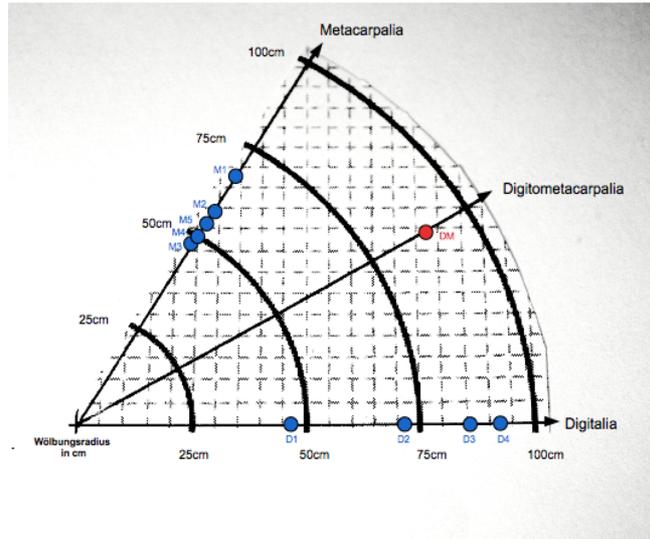


Abbildung 18: Wölbungsradien $r_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 7 (*Buteo buteo buteo*). $r_{Wölb}$ (cm) Metacarpalia: M5=55,2; M4=50,9; M3=48,7; M2=59,3; M1=66,3; $r_{Wölb}$ (cm) Digitometacarpale: DM=93,7; $r_{Wölb}$ (cm) Digitalia: D4=92,7; D3=86,0; D2=73,6; D1=47,9. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{Wölb}$ =Wölbungsradius.

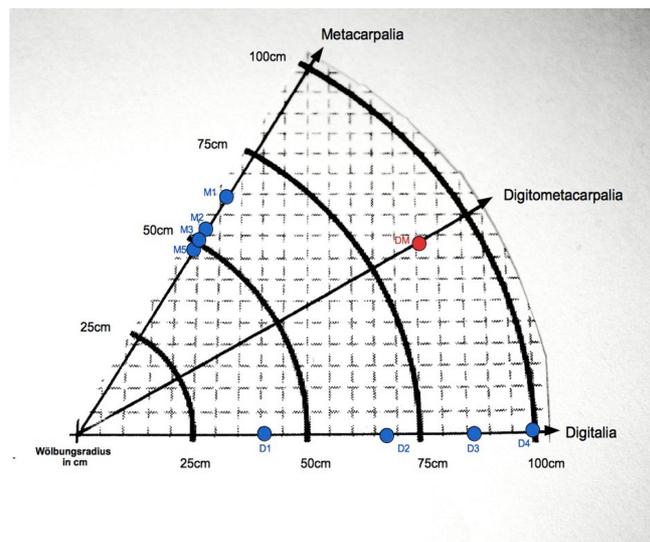


Abbildung 19: Wölbungsradien $r_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 8 (*Buteo buteo buteo*). $r_{Wölb}$ (cm) Metacarpalia: M5=49,4; M3=52,7; M2=60,3; M1=65,7; $r_{Wölb}$ (cm) Digitometacarpale: DM=91,8; $r_{Wölb}$ (cm) Digitalia: D4=100,8; D3=87,0; D2=68,3; D1=41,7. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{Wölb}$ =Wölbungsradius.

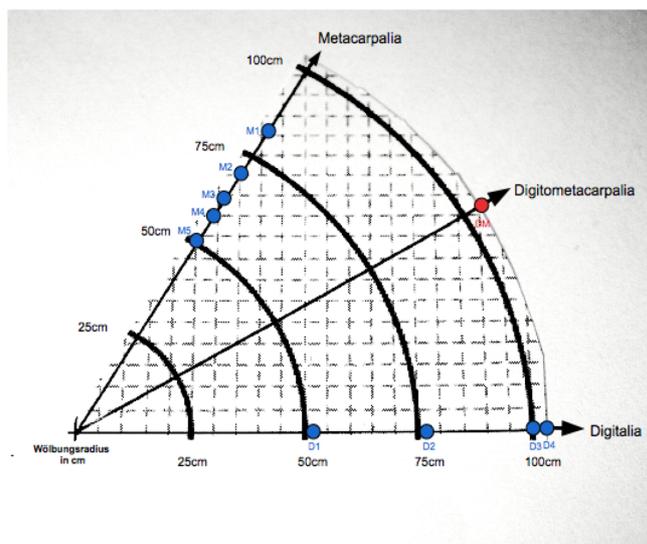


Abbildung 20: Wölbungsradien $r_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 9 (*Buteo buteo vulpinus*). $r_{Wölb}$ (cm) Metacarpalia: M5=52,5; M4=60,6; M3=64,6; M2=70,3; M1=82,2; $r_{Wölb}$ (cm) Digitometacarpale: DM=109,3; $r_{Wölb}$ (cm) Digitalia: D4=107,3; D3=100,7; D2=77,4; D1=52,0. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{Wölb}$ =Wölbungsradius.

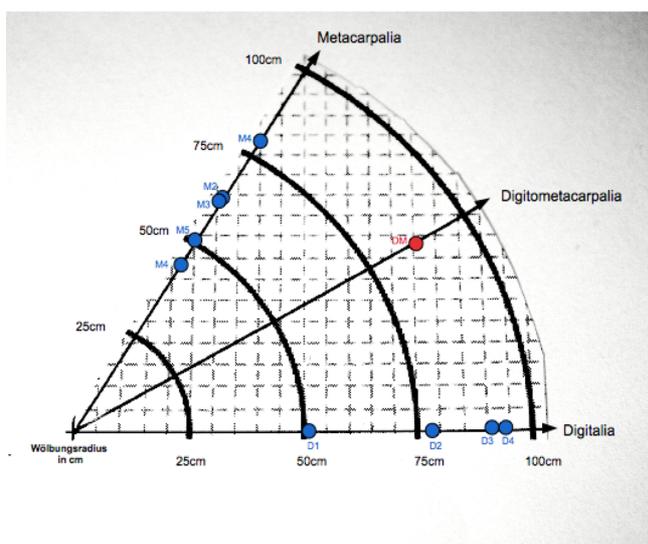


Abbildung 21: Wölbungsradien $r_{Wölb}$ (cm) für Metacarpalia, Digitalia und der digitometacarpalen Schwinge der Flügelnummer 10 (*Buteo buteo buteo*). $r_{Wölb}$ (cm) Metacarpalia: M5=51,1; M4=46,3; M3=61,8; M2=62,3; M1=79,4; $r_{Wölb}$ (cm) Digitometacarpale: DM=91,8; $r_{Wölb}$ (cm) Digitalia: D4=94,1; D3=91,5; D2=78,8; D1=51,5. D=Digitalia; DM=Digitometacarpale; M=Metacarpalia; $r_{Wölb}$ =Wölbungsradius.

5.1.4. Verteilungshäufigkeiten der Wölbungsradien, Torsionsradien und Rachislängen

Die Abbildungen 22-24 stellen jeweils die Verteilungshäufigkeiten der beobachteten Wölbung- und Torsionsradien, der Rachislängen sowie der Quotienten Rachislänge/ Wölbungsradius, jeweils für die einzelnen Schwingen über die zehn untersuchten Individuen dar. Vergleiche einer Schwinge mit ihren unmittelbaren Nachbarschwingen erlauben über Ähnlichkeiten oder signifikante Unterschiede zu entscheiden, und damit benachbarte Schwingen aufgrund von Ähnlichkeiten zu gruppieren. Bei allen vier Parametern erweisen sich die metacarpalen Schwingen M5- M2 als sehr ähnlich. M1 unterscheidet sich von der benachbarten Schwinge M2 signifikant im Wölbungsradius ($p > 0,05$), deutlicher im Torsionsradius ($p > 0,025$) und in der Rachislänge ($p > 0,01$) sowie im Verhältnis Wölbungsradius/ Rachislänge ($p > 0,01$).

Die äußerste am Metacarpus inserierte Schwinge DM unterscheidet sich von der benachbarten metacarpalen Schwinge M1 nicht (Wölbungsradius/Länge), jedoch sehr deutlich in ihren Wölbungsradien, Torsionsradien und Rachislängen (jeweils $p > 0,001$).

Ähnlich zu der Schwinge DM sind die digitalen Schwingen D4 und D3 in ihren Torsionsradien, Wölbungsradien und der Rachislängen. Im Verhältnis Wölbungsradius/ Rachislänge finden sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Schwingen M1- D3.

Signifikante Unterschiede bestehen im Wölbungsradius, Torsionsradius, Rachislänge und dem Verhältnis Wölbung/Rachislängen der äußersten Schwingen D1 und D2 zur Schwinge D3 sowie auch zwischen den Schwingen D2 und D1. D1 und D2 weisen starke Wölbungsradien und Torsionsradien auf.

Damit sind die Schwingen D3 bis DM ihrer Morphologie und ihrer Funktion nach, als eine einheitliche Gruppe zu betrachten, ebenso die innersten meta-

carpalen Schwingen M5 bis M2, wobei M1 einen gewissen Übergang zu den digitalen Schwingen, einschließlich DM, zeigt.

Somit ist die Schwinge DM morphologisch der Gruppe der inneren digitalen Schwingen zuzuweisen.

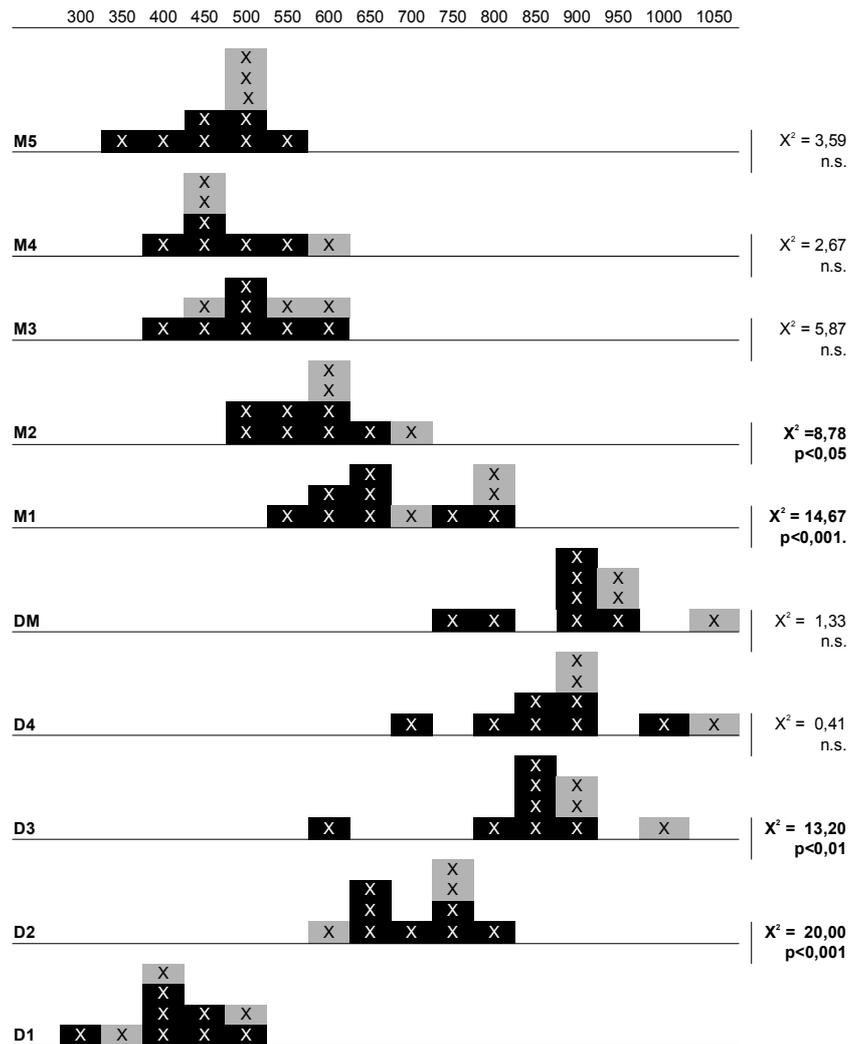


Abbildung 22: Verteilungshäufigkeiten der beobachteten Wölbungsradien der einzelnen Schwingen (M1- M5, DM, D1- D4) über die zehn untersuchten Individuen. Die oberste Zeile zeigt die Unterteilung der Radiuswerte in unterschiedliche Klassen (300-1050). Für jede Schwingenposition am Flügel (M1, M2, M3, M4, M5, DM, D1, D2, D3, D4) wurden die berechneten Werte, die als Kreuze (X) in der Abbildung dargestellt sind, aller zehn Individuen zusammengefasst. Die Spalte ganz rechts zeigt die Ergebnisse des Chi- Quadrat Tests (X²) und die Signifikanz (p < 0,05), wobei jeweils benachbarte Schwingen, gekennzeichnet durch einen schwarzer Balken, auf ihre Ähnlichkeit oder signifikanten Unterschied hin überprüft wurden. D1= Digitalia 1; D2= Digitalia 2; D3= Digitalia 3, D4= Digitalia 4, DM= Digitometacarpale; M1= Metacarpalia 1; M2= Metacarpalia 2; M3= Metacarpalia 3; M4= Metacarpalia 4; M5= Metacarpalia 5; n.s.= nicht signifikant;

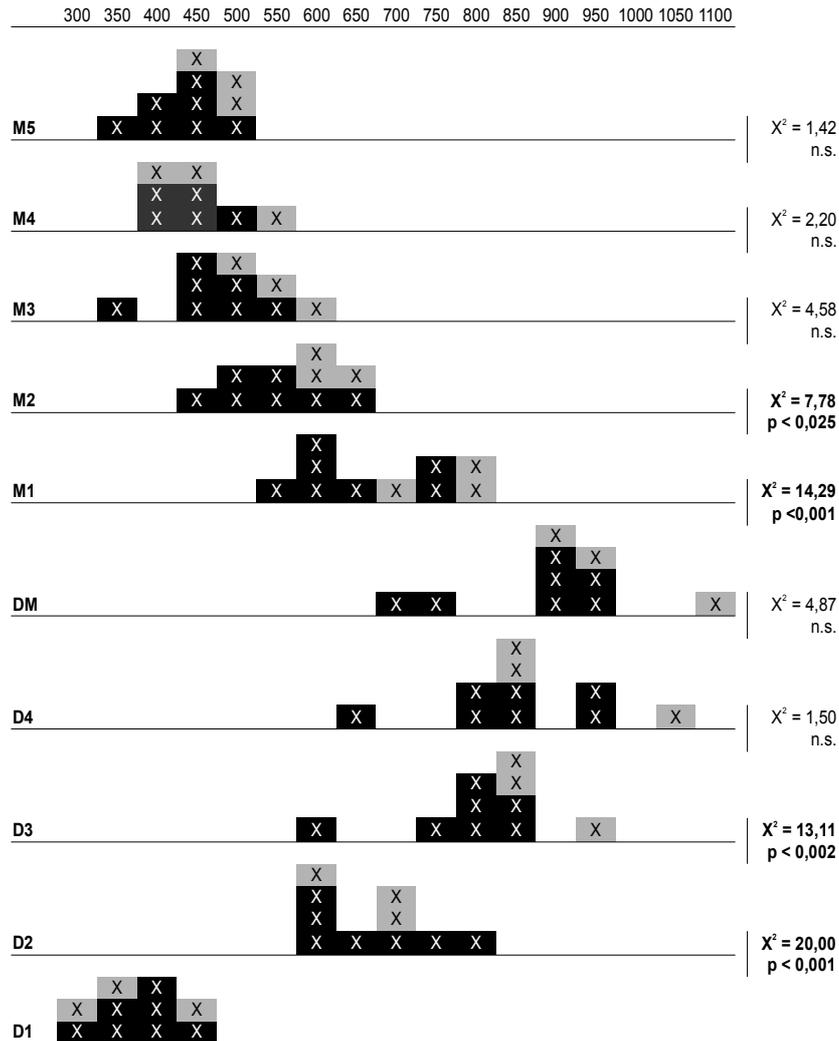


Abbildung 23: Verteilungshäufigkeiten der beobachteten Torsionsradien der einzelnen Schwingen (M1- M5, DM, D1- D4) über die zehn untersuchten Individuen. Die oberste Zeile zeigt die Unterteilung der Radiuswerte in unterschiedliche Klassen (300-1050). Für jede Schwingenposition am Flügel (M1, M2, M3, M4, M5, DM, D1, D2, D3, D4) wurden die berechneten Werte, die als Kreuze (X) in der Abbildung dargestellt sind, aller zehn Individuen zusammengefasst. Die Spalte ganz rechts zeigt die Ergebnisse des Chi- Quadrat Tests (χ^2) und die Signifikanz ($p < 0,05$), wobei jeweils benachbarte Schwingen, gekennzeichnet durch einen schwarzer Balken, auf ihre Ähnlichkeit oder signifikanten Unterschied hin überprüft wurden. D1= Digitalia 1; D2= Digitalia 2; D3= Digitalia 3, D4= Digitalia 4, DM= Digitometacarpale; M1= Metacarpalia 1; M2= Metacarpalia 2; M3= Metacarpalia 3; M4= Metacarpalia 4; M5= Metacarpalia 5; n.s.= nicht signifikant;

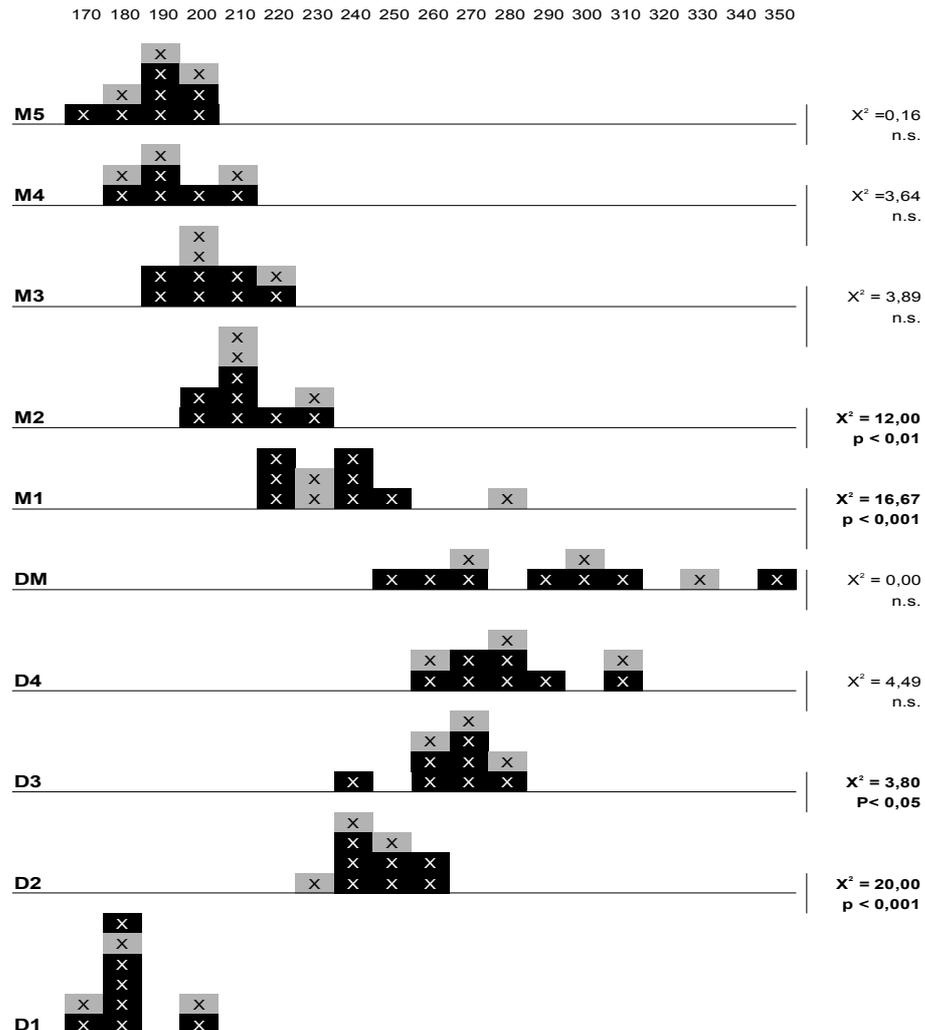


Abbildung 24: Verteilungshäufigkeiten der beobachteten Rachislängen der einzelnen Schwingen (M1- M5, DM, D1- D4) über die zehn untersuchten Individuen. Die oberste Zeile zeigt die Unterteilung der Rachislängen in unterschiedliche Klassen (300-1050). Für jede Schwingenposition am Flügel (M1, M2, M3, M4, M5, DM, D1, D2, D3, D4) wurden die berechneten Werte, die als Kreuze (X) in der Abbildung dargestellt sind, aller zehn Individuen zusammengefasst. Die Spalte ganz rechts zeigt die Ergebnisse des Chi- Quadrat Tests (χ^2) und die Signifikanz ($p < 0,05$), wobei jeweils benachbarte Schwingen, gekennzeichnet durch einen schwarzer Balken, auf ihre Ähnlichkeit oder signifikanten Unterschied hin überprüft wurden. D1= Digitalia 1; D2= Digitalia 2; D3= Digitalia 3, D4= Digitalia 4, DM= Digitometacarpale; M1= Metacarpalia 1; M2= Metacarpalia 2; M3= Metacarpalia 3; M4= Metacarpalia 4; M5= Metacarpalia 5; n.s.= nicht signifikant;

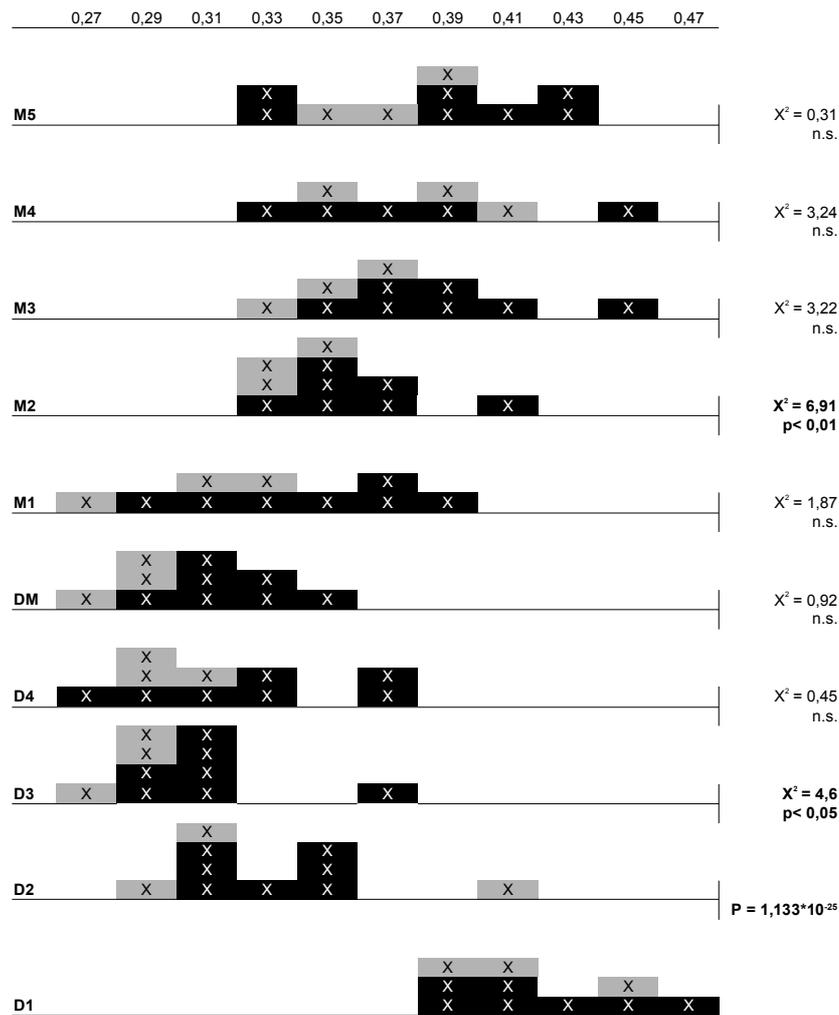


Abbildung 25: Verteilungshäufigkeiten der Quotienten Wölbungsradius/Rachislänge der einzelnen Schwingen (M1- M5, DM, D1- D4) über die zehn untersuchten Individuen. Die oberste Zeile zeigt die Unterteilung der Quotienten Wölbungsradius/ Rachislänge in unterschiedliche Klassen (300-1050). Für jede Schwingenposition am Flügel (M1, M2, M3, M4, M5, DM, D1, D2, D3, D4) wurden die berechneten Werte, die als Kreuze (X) in der Abbildung dargestellt sind, aller zehn Individuen zusammengefasst. Die Spalte ganz rechts zeigt die Ergebnisse des Chi-Quadrat Tests (X^2) und Extrakten Fisher Test, sowie die Signifikanz ($p < 0,05$), wobei jeweils benachbarte Schwingen, gekennzeichnet durch einen schwarzer Balken, auf ihre Ähnlichkeit oder signifikanten Unterschied hin überprüft wurden. D1= Digitalia 1; D2= Digitalia 2; D3= Digitalia 3, D4= Digitalia 4, DM= Digitometacarpale; M1= Metacarpalia 1; M2= Metacarpalia 2; M3= Metacarpalia 3; M4= Metacarpalia 4; M5= Metacarpalia 5; n.s.= nicht signifikant;

Tabelle 5: Zusammenfassung der berechneten Werte für die Torsionsradien (cm), Wölbungsradien (cm) und Rachisängen (mm) der zehn untersuchten Bussardflügel. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpalia

Flügel/ Unterart	Schwinge	Wölbungsradien	Torsionsradien	Länge	Flügel/Unterart	Schwinge	Wölbungsradien	Torsionsradien	Länge
1 Buteo b. buteo	M5	43,39	41,89	189,89	6 Buteo vulpinus	M5	50,50	48,30	192,24
	M4	42,52	41,23	187,59		M4	48,37	47,16	193,31
	M3	47,64	46,15	193,18		M3	56,34	55,16	206,59
	M2	50,48	48,95	207,36		M2	60,82	61,05	217,47
	M1	64,31	62,81	221,02		M1	82,76	80,50	238,89
	DM	81,31	79,58	266,49		DM	95,41	94,31	274,24
	D4	84,43	80,00	282,47		D4	91,61	89,13	284,60
	D3	84,42	79,42	272,40		D3	91,45	89,18	268,76
	D2	67,47	64,97	248,65		D2	61,92	61,14	257,12
D1	40,86	37,45	181,45	D1	37,44	34,24	173,17		
2 Buteo b. buteo	M5	52,34	49,06	209,82	7 Buteo b. buteo	M5	55,02	50,66	190,55
	M4	57,26	54,05	208,71		M4	50,95	47,86	196,95
	M3	56,66	54,80	216,30		M3	48,75	49,11	206,34
	M2	57,30	54,17	210,50		M2	59,36	58,21	213,20
	M1	62,00	61,56	228,59		M1	66,26	65,11	250,43
	DM	94,79	95,07	310,54		DM	93,67	91,16	279,51
	D4	85,42	80,21	297,57		D4	92,73	89,35	277,43
	D3	86,77	80,97	274,62		D3	86,07	82,76	265,01
	D2	83,65	80,31	262,09		D2	73,56	69,78	241,96
D1	44,97	41,52	187,14	D1	47,95	44,49	188,23		
3 Buteo vulpinus	M5	53,33	50,56	189,39	8 Buteo b. buteo	M5	49,40	48,43	195,92
	M4	45,33	43,53	189,10		M4	52,69	51,11	212,02
	M3	52,50	50,14	203,34		M3	60,29	59,82	218,28
	M2	63,03	62,17	219,76		M2	65,71	64,88	243,80
	M1	71,27	70,20	233,37		M1	91,80	92,32	307,30
	DM	98,48	95,14	303,39		DM	100,85	99,25	277,42
	D4	90,32	87,92	267,58		D4	87,08	84,21	264,71
	D3	90,67	87,36	271,78		D3	68,27	64,62	240,06
	D2	78,95	74,88	236,77		D2	41,73	39,56	188,17
D1	42,99	39,53	183,34	D1					
4 Buteo b. buteo	M5	38,35	35,65	171,74	9 Buteo vulpinus	M5	52,48	50,99	209,18
	M4					M4	60,61	59,29	219,65
	M3	41,58	39,58	190,60		M3	64,56	63,08	220,27
	M2	54,90	52,06	204,03		M2	70,26	69,31	233,37
	M1	56,23	57,08	225,97		M1	82,20	83,30	283,71
	DM	76,03	74,56	256,78		DM	109,28	113,89	337,39
	D4	70,54	69,76	264,48		D4	107,26	107,54	316,43
	D3	64,09	61,40	245,05		D3	100,68	98,09	287,26
	D2	79,65	75,91	253,01		D2	77,39	74,63	250,50
D1	37,33	34,01	177,36	D1	52,00	47,63	204,77		
5 Buteo b. buteo	M5	45,40	43,94	190,88	10 Buteo b. buteo	M5	51,10	49,05	204,38
	M4	48,68	45,59	197,67		M4	46,34	44,89	212,85
	M3	52,69	49,90	205,22		M3	61,82	59,94	228,05
	M2	67,20	66,02	226,83		M2	62,35	62,15	237,87
	M1	80,24	78,99	243,67		M1	79,36	76,02	249,70
	DM	96,62	96,58	355,74		DM	91,86	91,45	292,22
	D4	88,00	86,62	282,83		D4	94,16	96,03	312,77
	D3	88,75	86,90	286,38		D3	91,48	88,23	273,20
	D2	67,02	64,07	240,14		D2	78,78	74,02	265,64
D1	44,78	40,86	189,56	D1	51,46	47,40	206,45		

5.1.5. Ergebnisse der Wölbungshöhe

Die Ergebnisse der Wölbungshöhe (cm) zeigen keine Unterschiede zwischen digitalen und metacarpalen Schwingen. Die Werte der Wölbungshöhe (cm) liegen bei allen Schwingen in einem Bereich von 0,752 cm und 1,043cm (Tab.6). Eine Unterteilung in digitale und metacarpale Schwingen kann aufgrund der berechneten Wölbungshöhe (cm) nicht erfolgen.

Tabelle 6: Wölbungshöhe Wh (mm) der untersuchten Flügel und zugehörigen Schwingen. Wh= Wölbungshöhe, D1, D2, D3, D4= Digitale Schwingen, DM= Metacarpalia, M= Metacarpale Schwinge.

Wölbungshöhe (Wh) in cm:

Flügelnr.	M1	M2	M3	M4	M5	DM	D4	D3	D2	D1
1	9,50	9,66	9,38	10,00	9,09	9,55	9,09	9,07	9,60	9,31
2	9,34	8,87	9,56	8,96	9,94	10,07	9,11	9,07	9,80	8,72
3	7,87	9,45	9,18	8,56	9,07	8,34	9,18	8,99	8,29	8,85
4	9,20	0,00	9,95	8,81	10,20	9,28	10,43	9,73	9,06	9,59
5	9,31	9,43	9,59	8,73	8,72	9,34	10,15	9,74	10,18	9,25
6	8,34	9,19	8,99	9,08	8,11	8,66	9,42	9,17	10,05	8,81
7	7,52	8,91	10,02	9,15	9,85	8,94	9,35	9,45	9,45	8,40
8	9,03	0,00	9,65	8,91	9,88	9,38	8,82	9,62	10,19	8,88
9	9,47	8,58	8,66	9,24	9,45	8,93	9,74	9,35	9,90	8,65
10	9,77	10,01	8,81	10,10	9,21	10,36	9,85	9,41	9,98	8,59

6. Interpretationen und Diskussion

Die quantifizierende Beschreibung von Torsion, Wölbung und Länge der Rachis ermöglicht den Vergleich von Schwingen, in dieser Arbeit der Digitalia (D1- D4) und der am Metacarpus distal ansetzenden Digitometacarpalia (DM), und proximal am Metacarpus ansitzenden Metacarpalia (M1-M5) bei zwei Unterarten des Mäusebussards (*Buteo b. buteo* und *Buteo b. vulpinus*). Dabei konnten deutliche Unterschiede zwischen den Schwingen aufgezeigt werden. Betrachtet man eine Feder im Detail, so zeigt sich eine Durchbiegung beziehungsweise Krümmung, sowie eine seitliche Verwindung der Federrachis. An einem ausgewählten Punkt der Federrachis kann die Form durch einen Kreis genähert werden, dessen Radius (Krümmungsradius r) ein Maß für die Durchbiegung ist. Mittels der Formel eines Kreisbogens und dessen Radius konnten die Wölbung und

Torsion für jede Feder berechnet werden. Dabei entspricht ein großer Krümmungsradius einer schwachen Wölbung bzw. Torsion, ein kleiner Krümmungsradius entspricht einer großen Wölbung bzw. Torsion.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigten, dass die digitalen Schwingen höhere Werte in den Wölbungs- und Torsionsradien aufweisen als die metacarpalen Schwingen. Da ein großer Radius, wie oben erwähnt, einer kleineren Wölbung und Torsion entspricht, zeigen die digitalen Schwingen somit eine geringere Durchwölbung und Torsion als die am Metacarpus inserierten Schwingen.

Bei den Metacarpalia zeigte M1 die geringste Wölbung und Torsion, gefolgt von den Schwingen M2, M3, M4 und M5. Bei den Digitalia zeigte die äußerst am Flügel gelegene Schwinge D1 die größte Wölbung und Torsion, gefolgt von den übrigen digitalen Schwingen D2, D3 und D4. Vergleicht man die ermittelten Werte aller Schwingen untereinander, so zeigten die Digitometacarpalia (DM) und die Digitalia 4 (D4) die höchsten Werte. Von diesen beiden Schwingen aus, nehmen aufgrund dessen die Torsion und die Wölbung der restlichen Schwingen nach proximal sowie nach distal hin zu. Die digitale Schwinge D1 wies an allen untersuchten Flügeln die geringsten Werte in den Torsions- bzw. Wölbungsradien auf. Zu bemerken ist, dass bei einigen Vögeln diese Schwinge stark reduziert ist, oftmals bis zur Funktionslosigkeit (Passeres, Picidae, Captonidae, Meropdidae- vgl. Stegmann, 1962) (Stresemann, 1966). Des Weiteren befindet sich diese Schwinge an der äußersten Position am Flügel. Dies könnte Vorteile im Flug mit sich bringen, da bei stärkerer Wölbung und Torsion eine andere Umströmung des Flügels möglich wird.

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass die Digitometacarpalia (DM) deutlich höhere Werte in den Torsions- und Wölbungsradien aufweisen als die Metacarpalia (M1- M5). Die ermittelten Werte der Metacarpalia befinden sich zumeist in einem dicht angesiedelten Wertebereich (Abb. 12-21). Hingegen sind die Wölbungs- und Torsionsradien der Digitalia in einem breiteren Datenbereich mit deutlich höheren Werten als die der Metacarpalia angesiedelt. Vergleicht man

die ermittelten Werte der Digitometacarpalia mit den digitalen und den metacarpalen Schwingen, so zeigt sich, dass diese Schwinge (DM) eher den Digitalia als den Metacarpalia zuzuordnen ist. Zu bemerken ist, dass die Ergebnisse der Digitometacarpalia im Bereich der Werte ihrer benachbart am Flügel liegenden Schwingen Digitalia D3 und D4 liegen. Eine Ausnahme beim Vergleich der Digitometacarpalia und mit den Digitalia zeigt sich mit der Schwinge D1, die wie vorhin erläutert, die äußerste Position am Flügel einnimmt, und stark verkürzt sein kann. Ein weiterer Hinweis der Zuordnung der Digitometacarpalia zu den Digitalia erwies sich aufgrund der ermittelten Rachislängen. Bei der Längenberechnung zeigte sich, dass die metacarpalen Schwingen geringere Werte aufwiesen als die digitalen Schwingen. Somit sind die am Flügel distal gelegenen Schwingen deutlich länger als die proximal gelegenen Schwingen. Die Werte der Digitometacarpalia lagen deutlich über denen der Metacarpalia. Der Abstand der Werte der Digitometacarpalia zu den Digitalia und den Metacarpalia hin, erwies sich bei den Metacarpalia als wesentlich größer als zu den Digitalia hin. Demnach wäre diese Schwinge (DM) auch der Länge nach eher den digitalen Schwingen als den metacarpalen Schwingen zuzuordnen. Ein weiterer Schritt der Berechnung war es einen Zusammenhang zwischen dem Wölbungsradius und der Rachislänge zu überprüfen. Dabei zeigte sich, dass bei zunehmender Rachislänge (cm) die Werte der Wölbungs- bzw. Torsionsradien (cm) ebenfalls zunehmen. Daraus folgernd, zeigen die längsten Schwingen am Flügel die geringste Torsion bzw. Wölbung. Angesichts der ermittelten Werte von Torsion und Wölbung kann eine Unterteilung in Digitalia und Metacarpalia erfolgen.

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen somit einen deutlichen Unterschied zwischen digitalen und metacarpalen Schwingen. Die Zuordnung der Digitometacarpalia zu den digitalen Schwingen erscheint damit berechtigt.

Um aber Rückschlüsse über die Identität der unterschiedlichen Schwingen geben zu können, muss zunächst dem klassischen Problem der Entwicklungsbiologie nachgegangen werden, der Homologie der Finger des Vogelflügels.

6.1. Homologie

In den letzten Jahrzehnten wurde verschiedentlich versucht, die Diskrepanzen zwischen embryologischen und paläontologischen Befunden zu beseitigen. Kenntnisse aus der Anatomie, Embryologie und Paläontologie führen zu unterschiedlichen Homologieansätzen, wodurch sich mehrere stammesgeschichtliche Szenarien einer Flügelentwicklung ergaben.

Morphologische Ergebnisse sprechen dafür, dass es sich bei den drei erhaltenen Fingern um die Finger DI, DII und DIII der ursprünglich pentadactylen Hand handelt (Wagner und Gauthier, 1999; Sereno, 1999). Dem entgegen zeigen embryologische Befunde, dass es sich um die Finger DII, DIII, und DIV handeln müsse (Müller und Alberch, 1990; Burke und Feduccia, 1997; Welten et al., 2005).

Mehrere Ansätze stehen dazu in Diskussion:

- Die Axis Shift Hypothesis
- Frame Shift- Hypothesis und
- die Pyramid Reduction- Hypothesis

Im Folgenden werden die embryonalen Fingeranlagen mit C gekennzeichnet (CI-CV, CI = embryonale Anlage des Daumens, CV embryonale Anlage des 5. Fingers), die ausgebildeten Finger mit dem Buchstaben D (Finger DI-DV, DI= Daumen, DV= 5. Finger).

6.1.1. Axis Shift Hypothesis (Chatterjee, 1998)

Die Axis Shift Hypothesis (ASH) argumentiert, dass es sich bei den Fingeranlagen der Vögel und Theropoden bezüglich Identität und embryologischer Her-

kunft, um die Finger DI, DII und DIII handelt. Dies wird damit begründet, dass zuerst die Fingeranlagen DIV und DV reduziert wurden, und es anschließend zu einer Verschiebung der primären embryonalen Achse („axis shift“) von der ursprünglichen Position CIV auf CIII durch eine andere zeitliche Koordinierung der prächondralen Anlagen, kam. Die Finger DI, DII und DIII entwickeln sich somit aus den embryonalen Anlagen CI, CII und CIII.

Diese Hypothese erklärt aber nicht die Entdeckung einer embryonalen Fingeranlage an der Position DI (Welten et al., 2005; Kundrát et al., 2002). Nach Wagner (2005) könnte es sich jedoch bei dieser Fingeranlage, wenn auch nicht sehr wahrscheinlich, um eine Art Präpollex handeln, was die Identität der Fingeranlagen als DI, DII und DIII bekräftigen würde.

6.1.2. Frame Shift Hypothesis (Wagner & Gauthier, 1999)

Die Frame Shift Hypothesis (FSH) geht davon aus, dass es keine starre Verbindung zwischen embryonaler Anlage und der Ausführung eines charakter-spezifischen Entwicklungsprogramms gibt, womit die Identität und Position der Fingeranlagen getrennt werden können. Die FSH identifiziert die Ziffern der aviären Flügel, unabhängig von ihrer Entwicklungsposition, als DI, DII und DIII. Die primäre embryonale Achse verläuft an der Position CIV. Weiters wird davon ausgegangen, dass es zu einer Reduktion der posterioren Finger kam (DIV und DV), und durch eine homeotische Verschiebung der Fingeridentitäten DI, DII und DIII in Richtung anterior, sich diese nun an den embryonalen Positionen CII, CIII und CIV befinden. Somit ergibt sich eine tridactyle Hand mit den Fingern DI, DII und DIII, an den Positionen CII, CIII und CIV (Wagner und Gauthier, 1999).

Schwachstelle dieser Hypothese ist dabei die Annahme, dass eine Struktur nicht an ihrer ursprünglichen Position gebildet wird, sondern die Entwicklung in

einer anderen Position stattfindet, ohne dass die Identität dieser verloren geht (Capek et al. 2014). Galis et al. (2004) kritisieren weiter das Fehlen einer Plausibilität eines solchen Evolutionsmodells und jenes Selektionsdrucks, der zu einer Reduktion einer Fingeranlage führt, um diese dann durch die Anlage eines anderen Fingers zu ersetzen.

6.1.3. Pyramid Reduction Hypothesis (Kundrát et al., 2002)

Einen weiteren Ansatz zur Klärung der Fingeridentität bei Vögel ist die Pyramid Reduction Hypothesis (PRH). Die Anlagen von zuerst DI und dann DV gehen verloren (pyramidale Reduktion), die verbleibenden Finger DII, DIII und DIV nehmen damit die Positionen von DI, DII und DIII an.

Eoraptor and *Herrerasaurus*, die als basale Theropoden gelten, zeigen eine Reduktion der beiden posterioren Finger, was der PRH widerspräche (Sereno, 1999). Andererseits weisen aber Galis et al. (2003) darauf hin, dass die Zuschreibung der beiden Taxa zu den Theropoden nicht eindeutig sei. Zudem muss berücksichtigt werden, dass das Erscheinungsbild der Finger von Wirbeltieren, hinsichtlich der Anzahl der einzelnen Fingerglieder und der morphologischen Differenzierung, äußerst variabel ist, und relativ spät determiniert wird (Ulrich, 2008). Shapiro et al. (2003) argumentieren an Hand phylogenetischer Befunde, dass es sich bei der zuerst auftretenden Reduktion des ersten Fingers und anschließend des fünften Fingers um ein allgemeines evolutionäres Muster handelt.

6.1.4. Thumbs- Down Hypothesis (Capek et al., 2014)

Capek et al. (2014) gehen davon aus, dass molekulare und morphologische Änderungen in der Vorderextremität der Vögel unmittelbar mit der Reduktion der

am weitest vorne gelegenen Fingeranlage DI einhergehen. Dieser Lösungsansatz wird als Thumbs Down Hypothesis (TDH) bezeichnet.

Ziel der Studie von Capek et al. (2014) war es, morphologisch-genetische Veränderungen an den Vorder- und Hinterextremitäten experimentell herbeizuführen, sowie den hypothetischen Urzustand im Flügel zu rekonstruieren. Um den Überrest des ersten Fingers am Flügel fertig zu entwickeln, wurde ein FGF- 8-Protein in die Extremitätenknospe eingebracht. Durch invasive Manipulation oder Injektion von Mitose Inhibitoren wurde die Entwicklung der ersten Zehe verhindert. Mittels mikrotomographischer Scans konnte an Alcian- Blue- gefärbten Präparaten gezeigt werden, dass es tatsächlich möglich ist, dass ein Finger die Position sowie den Phänotyp eines anderen Fingers, wenn dessen Entwicklung gebremst wird, annehmen kann (Capek, 2012).

Als weiteren Punkt sieht Capek (2012) die Reduktion der äußeren Finger als die Wahrscheinlichste an, da diese als Letztes angelegt werden. Nach dieser Hypothese nutzten die übrig gebliebenen Finger den zur Verfügung stehenden Platz aus und verlagerten sich schließlich weiter nach innen. Ein weiterer Anhaltspunkt ist, dass sich während der Embryonalentwicklung eine Fingeranlage anterior, in seitlicher Position des Metacarpus, erkennen lässt. Diese Anlage verschwindet allerdings nach kurzer Zeit wieder (Wagner, 2005; Capek et al. 2014).

Da die drei äußeren digitalen Schwingen dem rezenten zweiten zweigliedrigen Finger DII aufsitzen, und die vierte digitale Schwinge dem erhaltenen dritten eingliedrigen Finger, könnte es sich demnach bei der Schwinge, die an der Position der embryonal nachgewiesenen Fingeranlage anterior am Metacarpus sitzt, durchaus um die erhaltene digitale Schwinge des 4. Fingers handeln, was der von uns benannten Digitometacarpalen Schwinge (DM) entspricht, und somit den digitalen Schwingen zuzuordnen wäre.

6.2. Ursprung der Schwingen

Um Rückschlüsse über die Identität der unterschiedlichen Schwingen geben zu können, muss zunächst der Frage nachgegangen werden, wann und wozu sich Federn im Laufe der Evolution überhaupt entwickelt haben. Dazu gibt es unterschiedliche Meinungen und Debatten, da selbst der Ursprung der Vögel noch große Fragen aufwirft. Über die Herkunft der Vögel gibt es die unterschiedlichsten Hypthesen (Heilmann, 1927; Walker, 1972; Gauthier, 1986). Vielfach wird heute die Theropod- Bird- Hypothese diskutiert, für die zahlreiche neue Fossilfunde sprechen können (Shipman, 1998; Chiappe und Witmer, 2002). Dodson (2002), Feduccia (2002, 2003) zweifeln jedoch diese Hypothese an. Aufrecht, auf zwei Beinen laufende theropoden Dinosaurier der Kreide, von denen unterschiedliche Formen bekannt sind, gelten als mögliche Vorfahren der Vögel. Bei vielen dieser Theropoden sind Federvorstufen nachgewiesen. Es stellt sich die Frage, welche Selektionsdrücke die evolutive Bildung von Federn begünstigt haben können (Junker, 2005). Immer neue Erkenntnisse zur Bildung von Federn liefern dabei fossile Funde mit federartigen Strukturen (Chen et al., 1998; Ji et al., 1998; Xu et al., 1999, 2000, 2001). Der Nachweis von unterschiedlichen Federstrukturen ist eine notwendige, wenn auch bei weitem nicht hinreichende Voraussetzung für die Plausibilität einer evolutiven Entstehung der Federn (Junker, 2011). Überdies hinaus muss erst geklärt werden, ob sich zuerst die Federn oder der Flug entwickelt haben. Betrachtet man die Körperbedeckung der Vögel näher, so lässt sich diese in Federflure und Federraine unterteilen. Federraine finden sich zumeist an den Flanken der Vögel, was nahe legt, dass sich Federn zuerst an den Extremitäten entwickelt haben könnten, um diese ungeschützten Areale bedecken zu können. Weiters könnte eine mehrmalige Entwicklung der Feder aufgrund der vielfältigen Formen stattgefunden haben.

6.3. Die Frage des Remicle

Aber nicht nur die Federevolution selbst steht im Mittelpunkt vieler Debatten, sondern auch das Auftreten einer unterschiedlichen Anzahl von Handschwingen.

Bei den meisten Vögelgruppen finden sich vier digitale Handschwingen wieder, wobei zwei Schwingen dem ersten Phalanx, und eine Schwinge dem zweiten Phalanx des zweiten Fingers aufsitzen. Die proximalste Schwinge findet ihren Halt am dritten Finger, der nur ein Fingerglied aufweist (Abb.1). Oftmals findet sich, distal von der äußersten Schwinge aus gesehen, eine kleine Feder, das sogenannte Remicle. Dieses Remicle ist wie die Handschwingen, am Flügelskelett verankert. Es befindet sich meist dicht vor, oder an der Spitze der Endphalanx, also an der zweiten oder dritten Phalanx des zweiten Fingers. Bei einigen Arten ist es sehr klein, bei anderen Arten lang und steif. In beiden Fällen ist das Remicle von Deckfedern eingehüllt, wobei es aber nicht über diese Deckfedern hinaus ragt. Es gibt Verwandtschaftsgruppen, bei deren Spezies das Remicle stets vorkommt, in anderen Gruppen wiederum ist es selten oder niemals nachweisbar (Stresemann und Stephan, 1968).

Diese unscheinbare, versteckte Feder ist nachdem sich die entwicklungsgeschichtliche Betrachtungsweise morphologischer Fakten durchgesetzt hatte, oft zum Gegenstand phylogenetischer Überlegungen erhoben worden (Stresemann und Stephan, 1968).

Besonders Stegmann (1962) beschäftigte sich mit dem Remicle und der ursprünglichen Schwingenzahl. Er war einer der Ersten, der die Behauptung aufstellte, dass die unterschiedliche Handschwingenzahl im Zusammenhang mit dem evolutiven Wandel der Flügelform steht. Eine Reduktion der Handschwingen ist laut Stegmann (1962) stets an der Handspitze erfolgt. Ursprünglich hatte der Vogelflügel seiner Meinung nach zwölf Handschwingen, wobei zunächst die äußerste, zwölfte Schwinge, zu einem Rudiment verkümmerte, und sich nach Verlust dieses Rudiments der Vorgang wiederholte. Hieraus ergibt sich bei den

meisten Vogelgruppen, die Anzahl von zehn Handschwingen mit einer elften als Rudiment (Beispiele- vgl. Miller, 1924: Gaviidae, Tubinares, Steganopodes, Heliornithidae, Coraciidae, Alcedinidae).

Nur bei den Honiganzeigern (Indicatoridae) hat sich der Prozess wie oben erwähnt wiederholt, sodass nur noch neun Handschwingen vorhanden sind, fünf am Metacarpus und vier an den Fingern (Stresemann, 1966). Nach der Theorie von Stegmann (1962) gab es einen mehrfachen Wechsel von spitzen zur runden Flügeln, und umgekehrt. Seiner Meinung nach geschah dies durch die völlige Reduktion der jeweils distalen Handschwinge und einem Nachrücken aller folgenden Handschwingen, wodurch sich die Anzahl der metacarpalen Handschwingen verringerte. Die Verringerung der metacarpalen Handschwingen verstand Stegmann (1962) also nicht als Reduktion, sondern interpretierte dies als ein Weiterrücken der Handschwingen als Folge einer Reduktion der distalen Handschwinge. Stresemann (1963) beschäftigte sich ebenfalls mit der ursprünglichen Handschwingenzahl, wobei er bei Arten mit elf (Podicipedidae, Ciconiidae, Pheonicopteridae- vgl. Stresemann, 1966, S. 18) statt zehn Handschwingen feststellte, dass am Metacarpus sieben statt sechs Schwingen befestigt sind. Weiters fand Stresemann (1963) heraus, dass sich dies auch bei Individuen, die sich von ihren Artgenossen durch den Besitz von elf statt zehn Handschwingen unterscheiden, ebenfalls sieben Metacarpale vorhanden sind (*Anhima cornuta*, *Ptychoramphus aleuticus*, *Limosa lapponica baueri*, *Plegadis falcinellus*- vgl. Stresemann, 1966, S. 453). Stegmann (1962) sowie Stresemann (1963) beschäftigten sich also mit dem Ursprung des Remicle. Laut Stegmann (1962) ist das Remicle ein Rudiment einer vormals am Vortrieb beteiligten, und wohlausgebildeten Handschwinge. Laut Stresemann (1963) ist das Remicle eine aus funktionellen Gründen stets klein gebliebene Feder der Handschwingenreihe, wodurch es als Handschwinge mit der Funktion einer Deckfeder anzusehen wäre. Stresemann und Stephan (1968) teilen die Meinung von Stegmann (1962) nicht, sondern sprechen nur von den zwei Eigenschaften, die es mit den eigentlichen Schwungfedern teilt: Es hat seine eigene averse Untere

Deckfeder und sitzt dem Flügelskelett auf. Das Remicle ist ihrer Meinung nach also nicht eine ursprünglich am aktiven Flug beteiligte Handschwinge, und ragte auch seit jeher nicht über Deckfedern der Flügelspitze hinaus. Stephan (2002) steht der Meinung von Stegmann (1962) ebenfalls kritisch gegenüber. Seiner Meinung nach erfolgt die Veränderung der Anzahl der Handschwingen im metacarpalen Bereich über individuelle Variabilität. Die Anzahl dürfte ancestral elf und zehn Handschwingen umfasst haben, und damit sieben und sechs Metacarpalia. Bei den meisten Arten hat sich die Anzahl auf zehn, bei wenigen Arten auf elf, und nur bei den Indicatoridae auf neun (mit fünf Metacarpalia) eingestellt. Im Gegensatz zu Stegmann (1962), sieht Stephan (2002) keine Reduktion von Handschwingen im distalen Bereich. Weiters ändert sich auch die Position der vier distalen Handschwingen nicht. Das Remicle ist nach Stephan (2002) auch kein Rudiment einer ehemals am Vortrieb beteiligten Handschwinge, sondern eine von Anfang an kleine, steife Feder mit Stabilisierungsfunktion. Sie dient zur Schließung der Lücke unterhalb der Außenfahne der distalen Feder, zur Stabilisierung dieses funktionell beanspruchten Abschnittes an der Vorderkante des Flügels (Stephan, 2002). Das Remicle kann auch zum Rudiment werden und anschließend ganz wegfallen, wenn diese Funktion die distale Handschwinge übernimmt. Zwischen der Flügelform und der Reduktion oder Ausbildung des Remicle sieht Stephan (2002) ebenfalls einen Zusammenhang. Eine mehrfache Umwandlung der Flügelform ist seiner Meinung nach aber nicht gegeben. Mit der Veränderung der Flugweise und dem Wandel der Flügelform kann es aber zur Vergrößerung oder Verkleinerung distaler Handschwingen führen. Die äußerste Handschwinge bleibt aber stets erhalten, und wird nicht, wie von Stegmann (1962) angenommen, funktionslos. Wie Stegmann (1962) sieht auch Stephan (2002) den Wandel der Flügelform, der zur Verkleinerung der distalen Handschwingen führt, und zum Teil die Ursache der völligen Reduktion des Remicle sein kann, als gültig an. Er erklärt aber nicht, warum es zu einer Veränderung der metacarpalen Handschwingenzahl kommen kann. (Stephan, 2002). Es wirft trotzdem die Frage auf, ob es sich beim Remicle nicht doch um eine ursprüngliche Schwinge handelt, der eine ursprünglichere Funktion als

eine Stabilisierungsfunktion zukam. Wichtig wären, unter Berücksichtigung der individuellen Variation, epigenetische Untersuchungen während der Ontogenese, vor allem das Herausbilden des festen Kontaktes im distalen Bereich des Handflügels, da dieser in der Flugfunktion von außerordentlicher Bedeutung ist (Stephan, 2002).

6.4. Handschwingenmauser

Weitere Hinweise für die Zuordnung der Schwingen könnte die Handschwingenmauser der Vögel liefern. Grundlagen dazu finden sich in dem umfangreichen Werk „Die Mauser der Vögel“ von Erwin und Vesta Stresemann (1966).

Abgesehen von reduzierter oder erweiterter Anzahl von Handschwingen in manchen Vogelgruppen, ist die Anzahl von vier Schwingen an den ausgebildeten Phalangen II und III konstant. Um den Ablauf und die unterschiedlichen Mausermodi der Handschwingen erklären zu können, wird zunächst auf die Schwingenbezeichnung näher eingegangen. Beinahe fast alle Vögel haben zehn Handschwingen. Die Zählweise der Handschwingen (H1- H10) nach Stresemann E. & V. (1966) erfolgt von der Schwinge H1 bis zur H6, die am Metacarpus befestigt sind, H7 die am dritten Finger, und weiter zu H8 bis H10, die am zweiten Finger befestigt sind.

Bei gewissen Vogelgruppen ist die Schwinge H10 mehr oder weniger stark verkürzt, des Öfteren sogar bis zur Funktionslosigkeit. Honiganzeiger (Indicatoridae) besitzen nur neun Handschwingen, wobei statt sechs am Metacarpus inserierenden Schwingen, nur fünf vorhanden sind. Weiters erhöht sich bei großen gleitfliegenden Störchen, Flamingos und den Steifüern die Schwingenanzahl, durch Einschaltung einer siebenten metacarpalen Schwinge, auf insgesamt elf Handschwingen.

6.5. Modi der Handschwingermauser

Im Folgenden sind die in der jeweiligen Literatur verwendeten Zählweisen in die in dieser Arbeit verwendete Zählweise transferiert (Abb.11).

Bei den Bezeichnungen der Mausermodi wird so weit als möglich, an die von E. und V. Stresemann (1966) eingeführten Bezeichnungen der Reihenfolgen, festgehalten.

Weit verbreitet ist der Mausverlauf mit Fallen von M1 durchlaufend weiter bis D1 (descendenter Verlauf). Der erkennbare Fokus liegt hier bei Schwinge M1. Manchmal kann es zu Abänderungen dieses Verlaufs kommen, indem auf D3 gleich D1 folgt, und D2 zuletzt erneuert wird. Eine weitere Änderung der descendenten Reihenfolge kann darin bestehen, das nach dem Ausfall von DM, ein transilienter Wechsel (Prozess verläuft in Vorwärts- oder Rückwärtssprüngen über eine oder mehrere Federn hinweg) von D4 bis D1 erfolgt. Bei einigen Vögeln liegt der Mauserfokus nicht bei der Schwinge M1, sondern bei der Schwinge D1. Die Mauser beginnt hierbei also bei der Schwinge D1 und verläuft weiter bis M1 (ascendenter Wechsel). Besondere Beispiele der Mauser finden sich bei der Mehrzahl der Eulen- Arten, wovon die Meisten einen descendenten Wechsel vollziehen. Bei einigen Eulen ist aber eine chaotische Mauser oder ein Mauserbeginn an DM zu beobachten. Bei *Megasceryle* (Langschwanzfischer) liegt der Fokus in D4, seltener in D3. Ein divergenter (entgegengesetzter) Verlauf der Mauser bei Papageien erfolgt von DM aus nach M1 hin, ascendent (von außen nach innen), nach D1 hin, descendent (von innen nach außen). Bei den Falconidae hat sich eine neue Mauserordnung durchgesetzt. Hier erfolgt eine divergente Mauser von M4, selten von M5 aus. Bei einigen Nashornvögeln findet sich der Fokus der divergenten Mauser in M3. Besonderes Augenmerk gilt der transilienten Mauser der Kuckucke (Cuculidae). Bei den meisten Kuckucken verläuft die transiliente Mauser regellos, außer bei einigen parasitären Arten und selbstbrütenden Gattungen konnte eine Ordnungsprinzip festgestellt werden. Hierbei beginnt die Mauser der äußeren Handschwinger

(M5 bis D1) meist mit D2, worauf D4-M5-D1-D3-DM folgen, oder sie beginnt mit D1, worauf D3-DM-D2-D4-M5 gewechselt werden. Die innere Handschwinge (M1-M4) wird manchmal gleichzeitig oder zuerst gemausert, und hat ihren eigenen Mauser- Rhythmus. Für die unterschiedlichen Modi der Handschwinge mauser sind demnach verschiedene komplexe Mechanismen notwendig, um die Synchronisation der Mauser mit den verschiedenen Aktivitäten im Jahresablauf der Vögel gewährleisten zu können.

Im Folgenden werden die unterschiedlichen Mausermodi und Beispiele dazu nach Stresemann (1966) zitiert. Für die unten angeführten Beispiele werden folgende Abkürzungen verwendet: H= Handschwinge, D= Digitalia DM= Digito-metacarpalia, M= Metacarpalia, w= wachsend, noch w= es fehlen an der Endlänge nicht mehr als ein 1/6, l.= links, r.= rechts. Die Liste der Museen, aus denen die untersuchten Exemplare stammen, sind in Stresemann (1966, S. 62) angeführt.

Die Mauser folgt unterschiedlichen Modi, wobei bestimmte Schwinge den Fokus für den weiteren Ablauf bilden. Es können drei Fittiche unterschieden werden, der Fittich am zweiten Finger (D1, D2, D3), der Fittich am dritten Finger (D3) und der metacarpale Fittich (M1- M5) (Abb. 37).

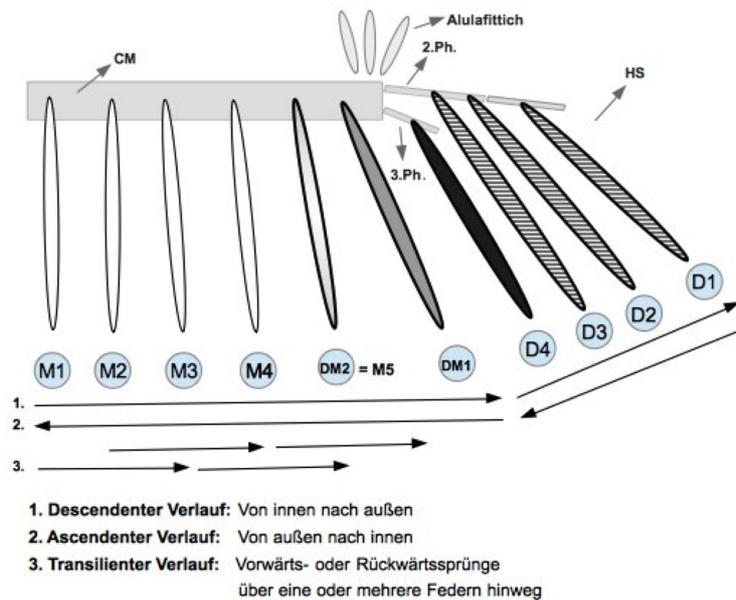


Abbildung 26: Schematische Darstellung unterschiedlicher Mauserabläufe und Mauserbereiche im Handflügel. Mauserbereich 1= D1, D2, D3, Mauserbereich 2= D4, Mauserbereich 3 und 4= DM1 und DM2. CM=Carpometacarpus;D= Digitalia; DM= Digitometacarpale; HS=Handschwinge; M=Metacarpalia; Ph= Phalange.

6.5.1. Fokus M1 → Mauserverlauf nach distal

Der Mauserfokus liegt in der Handschwinge M1, und verläuft nach M5. Anschließend wird DM und D4 aktiviert. Bei Kolibris (Trochilidae) und Kampfwachteln (Turnicidae) ist der Verlauf abgeändert: nach Ausfall von D3 fällt D1, und zuletzt D2. Damit stellen die Schwingen an Phalange 2 einen eigenen Mauserbereich dar.

6.5.1.1. Beispiele bei Accipitridae, *Ciconia*, Otidae

Bei Accipitridae, *Ciconia* und Otidae kann die nach distal verlaufende Mauser dadurch gestört sein, dass die Mauser des Handflügels vor Erneuerung der dis-

talen Federn eingestellt wird, und diese Federn erst beim nächsten Mauserzyklus erneuert werden.

Bei einigen Accipitridae bleiben schon bei der ersten Mauser, spätestens bei der nächsten Mauser die drei Schwingen (D3, D2, D1) der zweiten Phalange stehen.

Accipiter nisus:

Mai 1906, weiblich, Stromberg (Rheinland)- Bonn

H r., M1 bis M3 neu, M4 noch w, M5 w 1/3, DM Keim, D4 bis D1 alt

Ciconia ciconia:

6. April 1898, weiblich Palästina: Ghaza- Bonn Nr. 5110

H r., M1 bis DM neu, D1- D4 alt.

Otis tarda:

April, weiblich, Astrachan

H r., M1 bis M5 frisch, DM w, D1 bis D4 alt

6.5.1.2. Beispiele Fokus Ardeae, Rostratulidae und Chionididae

Bei Ardeae, Rostratulidae und Chionididae beginnt die Störung der distalwärts verlaufenden Mauser durch den Ausfall von DM, und einem anschließenden transilienten Wechsel von D4 bis D1. Nach DM wird der distale Bereich aktiviert, wobei die innere Schwinge (D4) die dem dritten Finger aufsitzt, sowie die Schwinge D1 die dem zweiten Finger aufsitzt, jeweils den Fokus für die Mauserbereiche im distalen Bereich bilden.

Bubulcus ibis:

12. Juli 1907, weiblich, Formosa, N.Y. Nr. 529687

M1 bis M5 neu, DM w fehlen 3 cm, D4 Keim 3 cm, D3 und D2 alt, D1 Keim 4 cm.

Florida caerulea:

25. August 1903, weiblich, W. Indiens: Barbuda 9, N.Y. Nr. 469353

M1- DM neu, D4 w 2/3, D3 und D2 alt, D1 w 2/3

Rostratula benghalensis:

Japan, weiblich, Berlin Nr. 30553

M1 bis M5 neu, DM noch w, D4 w 1/3, D3 und D2 alt, D1 w 2/3

6.5.2. Fokus D1 → Mauserverlauf nach proximal

Bei diesem Mausermodus werden die Schwinge von außen nach innen erneuert. Die Mauser beginnt mit der äußersten Schwinge D1 und verläuft von dort bis zur M1.

6.5.2.1. Beispiele Fokus in D1 bei *Thinocorus*, *Psophia* und *Rallina*

Hier zeigt sich eine deutliche Grenze im Mauserverlauf zwischen der Schwinge M5 und DM. Diese beiden Schwinge bilden jeweils einen unabhängigen Mauserbereich. Außerdem wird ersichtlich, dass M5 den digitalen Schwinge zuzurechnen ist, weshalb in der weiteren Folge diese Schwinge als DM2 bezeichnet wird, die Schwinge DM als DM1.

Thinocorus rumicivorus:

4. März 1915, weiblich, S. Chile: Punta Arenas, N.Y. Nr. 44321

H r., D1 und D2 neu, D3 noch Hülle, D4 w 1/2, DM1 und DM2 stehen, M4 w 3/4, M3 bis M1 stehen.

Psophia crepitans:

20. Juli 1912, weiblich, Colombia: Caquetá, N.Y. Nr. 115713

H r., D1 bis D3 neu, D4 noch w, DM1 w fehlt 1 cm, DM2 Keim 4cm, M4 bis M1 alt

Rallina tricolor:

2. Juli 1899, weiblich, Aru- Inseln: Koer, N.Y. Nr. 545473

H l., D1 schuppt noch, D2 bis DM1 w, DM2 w ($\frac{1}{2}$ cm kürzer als DM1), M4 w $\frac{2}{3}$, M3 w 3cm, M2 und M1 stehen.

6.5.3. Fokus zentral gelegen in DM1 oder DM2

6.5.3.1. Beispiele Fokus zentral gelegen bei Striges

Die Mehrzahl der Eulen mausern die Handschwingen in distaler Richtung.

Es gibt auch Gattungen, die chaotisch mausern. *Bubo africanus* und *Bubo lacteus* erneuern den Handflügel in unregelmäßiger Reihenfolge.

Meisten fallen DM1 (*Bubo virginianus*), oder DM2 (*Bubo africanus*, *Bubo lacteus*) zuerst. Das liefert einen wichtigen Hinweis darauf, dass es sich hierbei um zwei getrennte Mauserfoci handelt (DM1, DM2), obwohl beide Schwingen dem Metacarpus aufsitzen. DM2 ist dadurch auch abgegrenzt von den inneren metacarpalen Schwingen.

Bubo africanus:

29. Juni 1909, weiblich, Durugai (Nigeria), Berlin Nr. 64.142

H l., M1 und M2 neu, M3 w $\frac{2}{3}$, M4 und DM2 neu, DM1 w $\frac{4}{5}$, D4 alt, D3 w $\frac{3}{4}$, D2 ganz neu, D1 w $\frac{1}{2}$

Bubo lacteus:

1. März 1917, Brit. East Africa, N.Y. Nr. 631677

H r., M1 bis DM2 neu, DM1 w 2/3, D4 ganz neu, D3 w 2/3, D2 Keim 5 cm, D1 alt

Bubo virginianus:

20. Jui 1941, weiblich, Nevada Nr. 83239

H l., M1 bis M3 neu, M4 w 1/2, DM2 und DM1 neu, D4 steht, D3 w 4/5, D2 w 1/4, D1 alt

6.5.3.2. Beispiele Fokus zentral gelegen bei Halcyones und *Chloroceryle inda*

Unter den Halcyones zeigen *Megaceryle alcyon* und *Megaceryle torquata* eine Tendenz zur unabhängigen Handschwingenmauser in einer inneren und äußeren Gruppe. Zuerst werden die Schwingen der Phalange zwei und drei gemauert, dann die Schwingen DM1 und DM2, und erst danach folgen die Metacarpalia.

Abweichend von diesem Schema mausert *Megaceryle maxima* zuerst die metacarpalen Schwingen, wie auch *Chloroceryle inda*, *C. americana* und *C. amazona*.

Megaceryle alcyon:

16. August 1913, weiblich, Alaska: Tocatua Forks, Chicago Nr. 138921

M1 bis DM2 alt, DM1 Keim 2cm, D4 und D3 neu, D2 w fehlen 2 ½ cm, D1 alt

25. August 1940, weiblich, Missouri, Chicago Nr. 159929

H r., M1 neu?, M2 bis DM2 alt, DM1 w 1/3, D4 und D3 neu, D2 noch w, D1 w 1/3

Chloroceryle inda:

20. Oktober 1902, männlich, Cayenne, N.Y. Nr. 477774

H I., DM2 neu, DM1 w 4/5, D4 Keim, übrige alt

15. Dezember 1900, weiblich, Venezuela: Caura, N.Y. Nr. 477758

H I., M1 und M2 neu, M3 und M4 alt, DM2 und DM1 neu, D4 w 1/3, D3 bis D1 alt

6.5.3.3. Beispiele Fokus zentral gelegen bei Psittaci

Ein weiteres Beispiel bei dem der Fokus der Handschwingenmauser im Zentrum liegt, liefern alle Papageien (Psittaci). Hierbei liegt der Fokus in der Mitte des Handflügels, bei der Schwinge DM1. Von dieser Schwinge (DM1) aus erfolgt der weitere Ablauf in beide Richtungen, descendent von DM1 nach M1, und ascendent von D4 zu D1. Dabei werden stets zwei Schwingen, eine aus der äußerern, die andere Schwinge aus der inneren Gruppe gleichzeitig erneuert (D4 und DM2, D3 und M4, D2 und M3, D1 und M2, danach M1 und DM1). Diese Regel gilt für alle Platycercinae, wahrscheinlich auch für alle Loriinae und einige Gattungen der Psittacinae.

Der Fokus liegt nicht immer in DM1, sondern kann in eine der anderen Handschwingen verlegt sein, zumeist in der Schwinge DM2. Diese zeigt sich bei Nestor und Cacatua, bei denen nach Ausfall der focalen Feder, hier DM2, nicht nur in der proximalen, sondern auch in der distalen Reihe der Handschwingen eine transiliente Folge vorherrscht.

Der Mauserbereich (DM1, DM2) bei Psittaci, beginnt somit mit dem Ausfall von DM1 oder DM2, wodurch diese Schwingen jeweils einen getrennten Mauserfokus bilden.

Barnardius zonarius:

3. März, 1905, Denmark (W.A), N.Y. Nr. 623189

H r., M1 und M2 alt, M3 Keim, M4 noch w, DM2 bis D4 neu, D3 noch w, D2 w 1/2, D1 Keim

Cyanoramphus novaezelandiae:

Ohne Datum, New Zealand, N.Y. Nr. 623 650

H r., M1 bis M4 alt, DM2 Keim 1 cm, DM1 neu, D4 noch w, D3 Keim 3 cm, D2 und D1 alt

Nestor meridionalis:

Ohne Datum, N.Y. Nr. 616677

H r., M1 bis M3 neu? (sehr schön), M4 w fehlen 3 cm, DM2 neu, DM1 und D4 alt, D3 w 3/4, D2 Keim 2 cm, D1 fehlt

Nestor notabilis:

Ohne Datum, N.Y. Nr. 202984

H r., M1 und M2 alt, M3 w 3cm, M4 und DM2 neu, DM1 w 3/4, D4 und D3 alt, D2 w 4/5, D1 alt

6.5.3.4. Beispiele Fokus zentral gelegen bei *Tockus* und *Rhyticeros*

Bei *Tockus* und *Rhyticeros* liegt der Fokus in M3. Es folgen M2 und M1, M4, DM2, DM1 und D4. Von D4 weg ist der Wechsel der distalen Federn regellos. Nachdem von M3 aus einige der inneren Handschwingen erneuert wurden, werden die Mauserbereiche (2. und 3. Finger) im distalen Bereich aktiviert.

Tockus pallidirostris:

21. Oktober 1906, weiblich, Benguella, N.Y. Nr. 644877

Hl., M1 und M2 alt, M3 und M4 neu, DM2 w, DM1 und D4 alt, D3 neu, D2 noch w, D1 steht

Tockus monteiri:

6. Juni 1904, weiblich, Benguella, N.Y. 644 875

H r., M1 noch w, M2 und M3 neu, M4 alt, DM2 neu, DM1 w 1/2, D4 bis D2 alt, D1 noch w

6.5.4. Transiliente Mauser der Kuckucke

Die Mauser bei Kuckucken erfolgt nach einer transilienten Reihenfolge, das heißt am mausernden Handflügel wachsen zwei oder drei Schwingen gleichzeitig, die jedoch nicht als Nachbarn, sondern durch mindestens eine Schwinge getrennt voneinander liegen. Bei geregelter proximal verlaufender Mauser wird zumeist die Nachbarfeder übersprungen, und die ausgelassenen Feder später nachgeholt. Die Mauser fällt dann nach folgender Sequenz aus: D2- D4- DM2- M3- M1- D1- D3- DM1- M4- M2 oder D1- D3- DM1- M4- M2- D2- D4- DM2- M3- M1. Bei manchen Kuckucken zeigt sich eine Abänderung des oben genannten idealen Modus. Dabei zeigen sich unterschiedliche Modi mit unterschiedlichen Sequenzen.

6.5.4.1. Beispiel Idealfall transiliente Mauser bei Cuculi

Eine Annäherung an den Idealfall der transilienten Mauser bei Cuculi findet sich bei *Centropus*.

Centropus bengalensis:

3. Oktober, weiblich, Kwantung, Berlin Nr. 31.2534

H r., D1 noch w, D2 alt, D3 w 2/3, D4 alt, DM1 w 1/3, DM2 alt, M4 neu, M3 alt, M2 alt, M1 Keim

6.5.4.2. Beispiel *Eudynamus*- Modus und *Cuculus*- Modus

Beim *Eudynamus*- Modus wird die distale Gruppe ascendent alternierend (D2- D4- DM2- D1- D3- DM1), die proximale Gruppe descendent gemauert (M1- M2- M3- M4). Der *Cuculus*- Modus unterscheidet sich vom *Eudynamus*- Modus nur dadurch, dass die innere Schwingengruppe mit M4 und M1 beginnt. Bemerkenswert ist hierbei, dass DM2 wieder der distalen Gruppe zugeordnet wird.

Eudynamus scolopacea:

7. März 1938, Noesa Penida, Berlin Nr. 45.121

H l., M1 und M2 neu, M3 noch w, M4 alt?, DM2 w 1/2, DM1 alt, D4 neu, D3 w 1/3, D2 neu, D1 w 2 cm

Cuculus pallidus:

29. Februar 1914, weiblich, N. Queensland: Normanton, N.Y. Nr. 625459

H l., M1 neu, M2 w 2/3, M3 alt, M4 neu, DM2 w 1/3, DM1 alt, D4 w 4/5, D3 alt, D2 noch w, D1 alt

6.5.5. Physiologische und morphologische Befunde

Der distale Abschnitt der Vorderextremität der Vögel hat sich im Laufe der Evolution stark verändert. Im Mittelpunkt vieler Debatten steht deshalb die Identität der Fingeranlagen aus der ursprünglich pentadactylen Hand. Kenntnisse aus Anatomie, Embryologie und Paläontologie haben zu mehreren stammesgeschichtlichen Szenarien der Flügelentwicklung geführt. Morphologische Befun-

de legen nahe, dass es sich um die Finger I, II und III der pentadactylen Hand handelt (Wagner und Gauthier, 1999; Sereno, 1999). Dem entgegen sprechen embryologische Befunde dafür, dass es sich um die Finger II, III und IV handelt (Müller und Alberch, 1990; Burke und Feduccia, 1997; Welten et al., 2005). Die vorliegende Studie geht der Frage nach, ob sich an Hautderivaten am Vogelflügel Hinweise auf die Identität der Finger finden lassen. Die Untersuchungen wurden an linken Flügeln von Mäusebussarden durchgeführt. Der Handflügel wird von vier digitalen Schwingen, und in den meisten Vogelgruppen sechs am Metacarpus befestigten Schwingen gebildet.

Nach Wölbung, Torsion und Länge der Rachis unterscheiden sich die digitalen Schwingen (D1- D4) sowie die beiden distal am Metacarpus ansetzenden Schwingen (DM1, DM2) deutlich von den vier inneren metacarpalen Schwingen (M1-M4). Capek et al. (2014) konnten im Bereich von DM1 die Kondensationsstelle einer embryonalen Fingeranlage nachweisen. Hinweise auf die Zuordnung der Handschwingen finden sich auch in den bei verschiedenen systematischen Vogelgruppen unterschiedlichen Mauserverläufen.

Am Handflügel gibt es unterschiedliche Mauserbereiche. Einen Mauserbereich bilden die Schwingen D1, D2 und D3 an der Phalange 2. Unabhängig davon wird die Schwinge D4 an der Phalange 3 gemausert. Am Metacarpus zeigen vielfach DM1 und DM2, dass sie eigene benachbarte Foci bilden.

Bei Eulen (Strigiformes), bei Eißvögeln (Alcedinidae) und bei Falkenartigen (Falconidae) liegt der Mauserfokus in der vierten, vom Carpalgelenk aus gezählten, metacarpalen Schwinge (M4). Das heißt, die Handschwingenmauser setzt mit dem Ausfall dieser Feder ein und verläuft von dort in Richtung Carpalgelenk sowie in Richtung Flügelspitze, was eindeutig auf eine Abgrenzung zwischen M4 und DM2 hinweist. In manchen Fällen beginnt die Mauser der Handschwingen mit der äußersten digitalen Schwinge D1. Hier ist eine deutliche Grenze im Mauserverlauf zwischen den Schwingen DM1 und DM2 erkennbar. Das heißt, diese beiden Schwingen bilden einen benachbarten, unabhängigen Mauserbe-

reich. Dieser Verlauf zeigt sich bei *Thinocorus*, *Psophia* und *Rallina*, wobei hier DM2 aufgrund der Mauserabfolge dem distalen Bereich zuzurechnen ist. Weiters zeigt sich bei Psittaci, dass der Fokus der Mauser in DM1 oder DM2 liegen kann. Halcyones, *Megaceryle alcyon* und *Megaceryle torquata* zeigen eine Tendenz zur unabhängigen Handschwingenmauser, in eine innere und eine äußere Gruppe. Deutlich werden hierbei die unterschiedlichen Mauserbereiche, wobei zuerst der distale Abschnitt (Phalange 2 und 3), dann die Schwingen DM1 und DM2, und zuletzt der metacarpale Abschnitt mit den Schwingen M1- M4 aktiviert wird. Die vier metacarpalen Schwingen grenzen sich somit deutlich von den Schwingen DM1 und DM2, sowie von den digitalen Schwingen D1- D4, ab. Die zuvor genannten Beispiele unterschiedlicher Vogelgruppen zeigen, dass es abweichende Modi der durchlaufenden Mauser (proximal-, oder distalwärts) gibt, und aufgrund dieser der Mauserablauf in unterschiedliche Bereiche eingeteilt werden kann. Diese Bereiche werden von den metacarpalen und digitalen Schwingen gebildet, wobei die Ergebnisse dieser Studie die These unterstützen, dass die Schwingen DM1 und DM2 aufgrund ihrer Morphologie und physiologischen Abläufen der Mauser, den digitalen Schwingen zuzuordnen sind (Abb.27).

Die Ergebnisse dieser Studie können somit auf eine ursprüngliche Fingeranlage hinweisen, wobei hier der Handflügel nicht mehr aus 4 digitalen Schwingen an den Phalangen gebildet wird, sondern von zusätzlichen zwei digitalen Schwingen am distalen Bereich des Metacarpus (DM1, DM2). In diesem Bereich am Metacarpus konnte bereits eine Fingeranlage nachgewiesen werden (Capek et al.,2014), was dafür spricht, dass es sich bei DM1 um die erhaltene digitale Schwinge des 4. Fingers handeln könnte. DM2 könnte eine weitere digitale Schwinger dieser Fingeranlage sein, aber auch die ursprüngliche digitale Schwinge des 5. Fingers. Interessant wären hier weitere embryologische Untersuchungen ob sich Hinweise auf eine 5. Fingeranlage im Bereich des Metacarpus finden lassen.

Die Befunde der vorliegenden Arbeit sprechen somit für insgesamt sechs, anstatt der ursprünglich angenommenen vier digitalen Schwingen im Handflügel, wobei vier Digitalia den Phalangen 2 und 3 aufsitzen und zwei weitere (DM1 und DM2) dem distalen Bereich des Metacarpus (Abb.27).

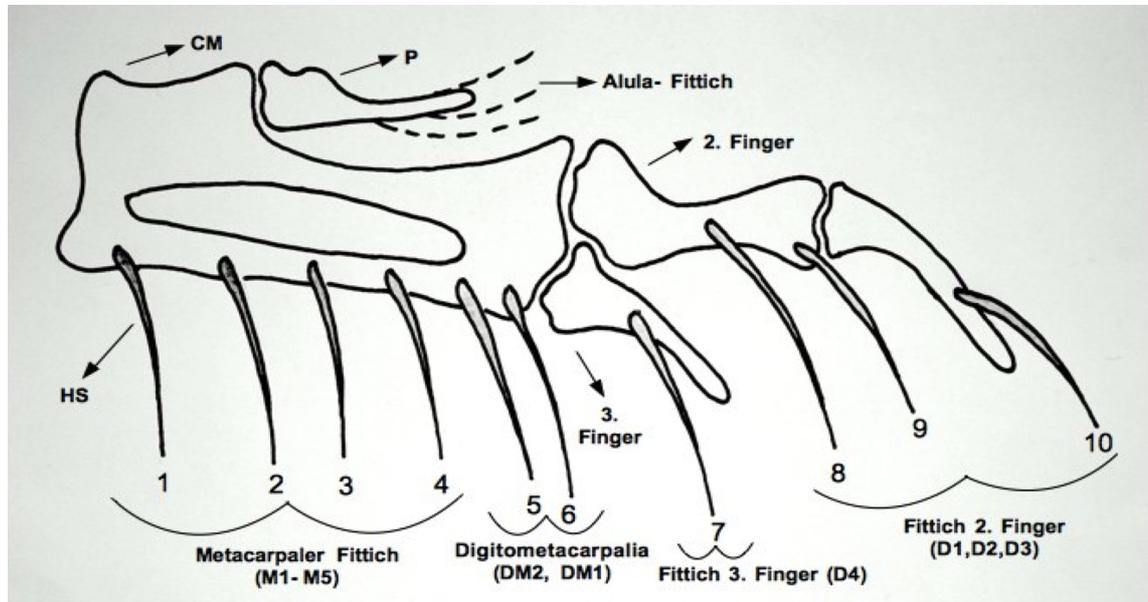


Abbildung 27: Schematische Darstellung des vorderen Armskeletts der untersuchten Bussardflügel und Zuordnung der Schwingen in unterschiedliche Fittichbereiche. Nach Sonnleitner & Spitzer (2014) erfolgt die Unterteilung in Metacarpalia (M1-M4), Digitalia (D1-D4) und in zwei Digitometacarpalia (DM1,DM2). A= Alula; CM= Carpometacarpus; D1= Digitalia 1; D2= Digitalia 2; D3= Digitalia 3; D4= Digitalia 4; DM1= Digitometacarpale 1; DM2= Digitometacarpale 2 HS= Handschwingen; M1= Metacarpale 1; M2= Metacarpale 2; M3= Metacarpale 3; M4= Metacarpale 4; P= Pollux (Daumen).

6.6. Aussichten

Für Vergleiche zwischen *Buteo b. buteo* und *Buteo b. vulpinus* müssten weitere Exemplare von beiden Unterarten zur Verfügung stehen. *Buteo b. vulpinus* zeigen im Gegensatz zu *Buteo b. buteo* eine stärkere Anbindung an das Skelett und höhere Flexibilität der Federn. Bei *Buteo b. buteo* sind die Federn starrer und weisen eine nicht so kräftige Anbindung auf. Dies zeigt sich an den bindegewebigen Ligamenten, die die Federn in ihrer Position halten. Eine Untersuchung der bindegewebigen Ligamente wäre somit von Vorteil, um dies bestätigen zu können. Im Fokus weiterer Studien sollte die Rachisstruktur stehen, da

sich hier Unterschiede in ihrer Struktur, wie Versteifungen, Keratinfaservernetzung und Aufbau der Rachiswand zeigen.

Ein weiterer Anhaltspunkt wäre, die Schwingengruppen auf ihre Funktion hin zu überprüfen, und die dazugehörigen Federanlagen zu untersuchen. Für weitere Untersuchungen der Handschwingen wäre es von Vorteil, verschiedenen Alterstadien des Federkleids (Jugendkleid, Alterskleid) heranzuziehen. Aber nicht nur die Funktion und Morphologie der Vogelfeder selbst könnten zu neuen Erkenntnissen führen, sondern auch die genauere Betrachtung des Mauserverlaufs. Dazu müssten die physiologischen und physikalischen Bedingungen geprüft werden, die die verschiedenen Mausermodi auslösen. Bekannt ist bereits, dass Hormone eine wesentliche Rolle beim Gefiederwechsel spielen. Zukünftige Studien dazu sollten den Wirkmechanismus dieser Hormone näher betrachten, da es während des Gefiederwechsels möglich ist, genau ausgewählte Federn zu wechseln. Ob alleine nur die Expressierung und Wirkung dieser Hormone für die Mauser verantwortlich sind, oder noch zusätzliche Wirkmechanismen im Körper, könnte ein weiterer Anhaltspunkt neuer Studien sein.

Nicht nur die Morphologie der Feder und der Gefiederwechsel können zu neuen Erkenntnissen über die Vogelevolution führen, sondern auch die Entwicklung der Extremitäten. Auf molekularbiologischer und genetischer Ebene existiert aber bereits eine komplexe Architektur von sich gegenseitig beeinflussender Kompartimente. Eine Charakterisierung dieser erfolgt durch die zeitlich und räumlich geordnete unterschiedliche Morphogene und differierende genetische Expressionsmuster, die innerhalb von Zellgruppen aktiv sind. Für die Ausbildung der Achsen während der Extremitätenentwicklung werden unterschiedlich agierende Regulationssysteme vermutet. Eine Schlüsselrolle spielen hier die sogenannten Hox- Gene (Ulrich, 2008). Diese Gene codieren für Transkriptionsfaktoren, die wiederum nachgeschaltete Regulationsgene und Strukturgene beeinflussen, aber auch selbst für Strukturproteine codieren können (Pearson et al., 2005). Bei Vögeln und Säugern sind diese Gene auf Hox-Gen-Cluster verteilt und besitzen dadurch eine unterschiedliche Bedeutung für die Extremitätenent-

wicklung. Besonders die Gene des HoxD-Clusters spielen dabei eine entscheidende Rolle. Bekannt ist, dass nur in der ersten Fingeranlage der Vogelextremitäten die Gene HoxD10 , HoxD11 und HoxD12 abwesend sind. Wenn es im Laufe der Vogelevolution zum Verlust der Fingeranlage DI an der Vogelextremität kam, kann die Fingeranlage DII an dieser Stelle den Eindruck hinterlassen, es handle sich auch hierbei um DI. Weiters spielt die Expression des Shh- Proteins eine entscheidende Rolle. Eine Veränderung der Konzentration und Expressionszeit dieser Proteine kann im Laufe der Evolution eine homoetische Verschiebung verursacht haben, wodurch Fingeranlagen die Morphologie anderer annehmen können. Capek (2012) bekräftigt dies mit seiner Thumbs-Down-Hypothese. Entscheidende Frage bleibt aber weiterhin bestehen, welche Rolle Hox- Genen und anderen Kontrollgenen im Rahmen der Entwicklungsvorgänge und der Festlegung der Strukturbildungen in den jeweiligen Achsen, zukommt (Ulirich, 2008). Aufgrund ihrer komplexen und überlappenden Wirkungen konnte dies jedoch noch nicht schlüssig aufgeklärt werden. Die Abklärung komplexer Mechanismen, wie das Zusammenspiel von Shh und der Expression von HoxD- Genen, könnte einen entscheidenden Beitrag zur Klärung der Fingeridentitäten leisten.

Durch immer neuere Methoden der Vermessung, können Untersuchungen an filigranen Objekten, wie die Vogelfeder, erleichtert werden. So lieferte die in dieser Studie angewendete Photogrammetrie- Software die besten Voraussetzungen für eine exakte und einfach handzuhabende Messung. Des Weiteren war hierbei auch eine berührungslose Vermessung möglich, was im Gegensatz zu Messungen am lebenden Objekt (Jenni & Winkler, 1989; Svensson, 1992) genauere Ergebnisse liefern kann. Bis heute wurden schon viele Forschungen über die Vogelherkunft und Entwicklung angestellt. Viele Fragen sind jedoch noch immer nicht geklärt und geben den Forschern weiter Rätsel auf. Besonders die Evolution der Vogelfeder, steht immer wieder im Mittelpunkt unterschiedlichster Debatten. Deshalb ist es von Vorteil, den Fokus zukünftiger Untersuchungen auf die Vogelfeder zu legen.

Literaturverzeichnis

- Alibardi, L. (2006): Cell structure of barb ridges in down feathers and juvenile wing feathers of the developing chick embryo: Barb ridge modification in relation to the feather evolution. *Annals of Anatomy* 188 (4): 303-318.
- Alibardi, L. (2007): Cell organization of barb ridges in the regenerating feathers of the quail: implications of the elongation of barb ridges for the evolution and diversification of feathers. *Acta Zoologica* 88 (2): 101-117.
- Alistair, D. (2005): The scaling of primary flight feather length and mass in relation to wing shape, function and habitat. *Ibis* 147 (2): 283–292.
- Bergmann, H.H. (1987): *Die Biologie des Vogels : eine exemplarische Einführung in Bau, Funktion und Lebensweise*. Aula Verlag, Wiesbaden, S. 51.
- Bezzel, E. (1977): *Ornithologie*. Ulmer, Stuttgart, S. 14,17,41.
- Bock, W.J. (1965): The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization. *Syst. Zool.* 14: 272-287.
- Bock, W.J. (1985): The arboreal origin of flight. In: Hecht, M. K., Ostrom, J. H., Viohl, G., Wellnhofer, P. (eds.): *The beginnings of birds*. Freunde des Jura Museums, Eichstätt. S. 199–207.
- Brush, A.H. (1996): On the Origin of Feathers. *Journal of Evolutionary Biology* 9 (2): 131-142.
- Brush, A.H. (2000): Evolving a protofeather and feather diversity. *American Zoologist* 40 (4): 631-639.
- Bub, H. (1985): *Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel*. Ziemsen, Witterberg- Lutherstadt, S.71.
- Burgers, P., Chiappe, L. M. (1999): The wing of Archaeopteryx as a primary thrust generator. *Nature* 399: 60-62.
- Burke A. C., Feduccia A. (1997): Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. *Science* 278: 666–668.
- Camp, C. L. (1936): A new type of bipedal dinosaur from the Navajo Sandstone of Arizona. *Geological Sciences* 24 (1): 39-56.
- Capek, D. (2012): *Thumbs down: A molecular- morphogenetic approach to avian digit homology*. Diplomarbeit, Universität Wien. S. 6.
- Capek, D., Metscher B.D., Müller G.B. (2014): *Thumbs down: A molecular- morphogenetic approach to avian digit homology*. *Journal. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 322b: 1-12.
- Chatterjee, S. (1997): *The rise of birds*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, S. 193,194,196.

- Chatterjee, S. (1998): Counting the fingers of birds and dinosaurs. *Science* 280: 355.
- Chatterjee, S., Templin, R. J. (2007): Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 1576-1580.
- Chen, P.-J., Dong, Z., Zhen, S. (1998): An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391: 147–152.
- Chen, Y., Xu, Y., Guo, B., Shum, H.Y. (2002): Modeling and Rendering of Realistic Feathers. *Journal ACM Transactions on Graphics (TOG)*. *Proceedings of ACM SIGGRAPH 2002*. 21 (3): 630-636.
- Chiappe L.M., Witmer L.M. (2002): *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. University of California Press, Berkeley, S.520.
- Chiappe, L. M., Dyke G.J. (2006): The early evolutionary history of birds. *J. Paleont. Soc.* 22 (1): 133-151.
- Chiappe, L.M. (1995): The first 85-million years of avian evolution. *Nature* 378: 349–355.
- Chiappe, L.M. (2009) :Downsized Dinosaurs: The evolutionary transition to Modern birds. *Evo. Edu. Outreach* 2: 248–256.
- Christiansen, P., Bonde, N. (2004): Body plumage in *Archaeopteryx*: a review, and new evidence from the Berlin specimen. *Comptes Rendus Palevol* 3: 99–118.
- Chure, D. J., Madsen, J. H., Jr. (1996): On the presence of furculae in some non-maniraptoran theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (3): 573-577.
- DARWIN the origin of birds
- Dawson, A. (2005): The scaling of primary flight feather length and mass in relation to wing shape, function and habitat. *Ibis* 147 (2): 283–292.
- Dial, K. P. (2003): Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* 299: 402-404.
- Dodson, P. (2000): Origin of Birds: The Final Solution? *Amer. Zool.* 40 (4): 504–512.
- Dodson, Peter (2000): Origin of Birds: The Final Solution? *Amer. Zool.* 40: 504–512.
- Farlow, J. O.(Hrsg.), Brett-Surman, M. K., Holtz, T. R. (1998): *The Complete Dinosaur*. 3. Ausgabe, Indiana University Press, Bloomberg, S. 381, 382.
- Feduccia A. (1996). *The origin and evolution of birds*. Yale University Press, New Haven, S. 68,70.
- Feduccia, A. (2002): Birds are Dinosaurs: Simple Answer to a Complex Problem. *The Auk* 119 (4): 1187–1201.
- Feduccia, A. (2003): Bird origins: problem solved, but the debate continues. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (1): 9–10.

- Feduccia, A., Lingham-Soliar, T., Hinchliffe, J.R. (2005): Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological Evidence. *Journal of Morphology* 266 (2): 125-166.
- Feduccia, A., Lingham-Soliar, T., Hinchliffe, J.R. (2005): Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological Evidence. *Journal of Morphology* 266 (2): 125-166.
- Feduccia, A., Tordoff, H. B. (1979): Feathers of Archaeopteryx: Asymmetric vanes indicate aerodynamic function. *Science* 203: 1021.
- Forster, C.A, Sampson S.D, Chiappe L.M, Krause D.W. (1998): The theropod ancestry of birds: new evidence from the late cretaceous of Madagascar. *Science* 279: 1915–1919.
- Franco, C. G., Walter, M. (2002): Modeling and rendering of individual feathers. *Computer Graphics and Image Processing. Proceedings, 2002. XV Brazilian Symposium on*, S. 293-299.
- Galis, F., Kundrát, M., Sinervo, B. (2003): An old controversy solved: bird embryos have five fingers. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (1): 7–9.
- Garner, J. P., Taylor, G. K., Thomas, A. L. R. (1999): On the origins of birds: the sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 266: 1259-1266.
- Gauthier, J., K. Padian (1985): Phylogenetic, functional and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. In: Hecht, M. K., Ostrom, J. H., Viohl, G., Wellnhofer P. (eds.): *The beginnings of birds*. Freunde des Jura-Museums, Eichstätt, S.185–197.
- Gauthier, J.A. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds. In: Padian K, (ed.): *The origin of birds and the evolution of flight*. California Academy of Science, Berkeley, S. 1–55.
- Gerber, Z. (1877): Sur les plumes de volet leur mue. *Bull. Sec. Zool. France* 2: 289-291.
- Glutz von Blotzheim, U. N. (Hrsg.), Bauer, M. K., Bezzel, E. (1971): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 4. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main, S. 589f.
- Heilmann, G. (1927): *The origin of birds*. Witherby, London.
- Hummel, G. (2000): *Anatomie und Physiologie der Vögel. Kompendium für Studium und Praxis*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, S. 203,204
- Jenny, L., Winkler R. (1989): The feather length of small passerines: a measurement for wing-length in live birds and museum skins. *Bird study* 36: 1-15.
- Jenni, L., Winkler, R. (1989): The feather length of small passerines: a measurement for wing-length in live birds and museum skins. *Bird study* 36: 1-15.

- Ji, Q., Currie, P.J., Norell, M.A., Ji, S.A. (1998): Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393: 753–761.
- Ji, Q., Ji, S. (1996): On discovery of the earliest bird fossil in China and the origin of birds. *Chinese Geology* 10 (233): 30-33.
- Junker, R. (2005): Der Ursprung der Vögel- Ein Update. *Studium Integrale* 12 (2): 51–57.
- Junker, R. (2009): Streiflichter. *Studium Integrale Journal* 16 (2): 116-126.
- Junker, R. (2011): Streiflichter. Neues von den Dinos. *Studium Integrale Journal* 18 (1): 54–62.
- Kaiser, G. W. (2007): *The inner bird. Anatomy and Evolution*. UBC Press, Vancouver, S.143.
- King, A.S, McLelland, J. (1978): *Anatomie der Vögel. Grundzüge und vergleichende Aspekte*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, S. 146-149.
- Konency, G., Lehmann, G. (1984): *Photogrammetrie*. 4. Auflage, Berlin, New York, S.392.
- Kundrát, M., Seichert, V., Russell, A.P., Smetana, K.Jr. (2002): Pentadactyl pattern of the avian wing autopodium and pyramid reduction hypothesis. *Journal. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 294: 152–159.
- Long, C. A., Zhang, G. P, George, T. F., Long, C. F. (2003): Physical theory, origin of flight, and a synthesis proposed for birds. *Journal of Theoretical Biology* 224: 9-26.
- Longrich, N. (2006): Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica*. *Paleobiology* 32: 417-431.
- Marsh, O. C. (1880): *Odontornithes: A monograph on the extinct toothed birds of North America*. *Rep. Geol. Expl. Fortieth Parallel* 7: 1-201.
- Meves, W. (1855): uÜber die Farbveränderungen der Vögel durch und ohne Mauser. *J. Orn.* 3: 230-238.
- Miller, W. DeW. (1924): Further notes on ptilosis. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 50: 305-331.
- Müller G.B., Alberch P. (1990): Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: developmental invariance and change in the evolution of archosaur limbs. *Journal of Morphology* 203 (2): 151–164.
- Nachtigall, W. (1985): *Warum die Vögel fliegen*. Hamburg, Rasch und Röhling, S. 30.
- Nguyen, T.P. (2008): Debled-Rennesson, Curvature and torsion estimators for 3d curves. In: *ISVC (1), Lecture Notes in Computer Science* 5358: 688-699.
- Ostrom J.H. (1975): The Origin of Birds. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31 (1): 55-77.

- Ostrom J.H. (1976): Archeopteryx and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 8: 91-182.
- Ostrom, J.H. (1973): The ancestry of birds. *Nature* 242: 136.
- Padian, K. (2001): Cross-testing adaptive hypotheses: Phylogenetic analysis and the origin of bird flight. *American Zoologist* 41: 598–607.
- Padian, K., Chiappe, L.S. (1998): The origin of birds and their flight. *Scientific American* 278: 38-47.
- Pearson, C.P., Lemons, D., McGinnis, W. (2005): Modulate Hox gene functions during animal body patterning. *Nature Rev. Gen.* 6: 893-904.
- Provini, P. (2013): Study on the pelvic system of birds and on the origin of flight. *Revue de Paléobiologie* 32 (2): 405-411.
- Prum, R.O. (1999): Development and evolutionary origin of feathers. *Journal of Experimental Zoology* 285 (4): 291–306.
- Prum, R.O. (2002): Why ornithologists should care about the theropod origin of birds. *The Auk* 119 (1): 1–17.
- Prum, R.O., Brush, A.H. (2002): The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quarterly Review of Biology* 77 (3): 261-295.
- Prum, R.O., Brush, A.H. (2003): Zuerst kam die Feder. *Spektrum der Wissenschaft* 10: 32– 41.
- Sereno, P.C. (1999): The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137–2147.
- Shapiro, Michael D. (2002): Developmental Morphology of Limb Reduction in Hemiergis (Squamata: Scincidae): Chondrogenesis, Osteogenesis, and Heterochrony. *Journal of morphology* 254: 211-231.
- Shipman P. (1998): Taking wing. *Archaeopteryx and the evolution of bird flight*. Simon & Schuster, New York, S.320.
- Stegmann, B. (1962): Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels. *J.Orn.* 103: 50-85.
- Stephan, B. (2002): Die Reduktion von Handschwingen und der evolutive Wandel der Flügelform. *J. Ornithol.* 143: 287-302.
- Stolpe, M., Zimmer, K. (1939): *Der Vogelflug*. Akademischer Verlagsgesellschaft m.b.H., Leipzig, S. 37-44.
- Stresemann, E. (1963): Variation in the Number of Primaries. *Condor* 65: 449-459.
- Stresemann, E., Stephan, B. (1968): Über das Remicle. *J. Orn.* 109 (3): 315-322.
- Stresemann, E., Stresemann, V. (1966): Die Mauser der Vögel. *Journal of Ornithologie* 107 (1): 1-148.

- Svensson, L. (1992): Identification guide to european passerines. British Trust for Ornithology, Stockholm, S.20.
- Ulrich, H. (2008): Sind Vogelhände umgestaltete Dinosaurierhände? *Studium Integrale Journal* 15 (1): 8-30.
- Wagner G.P., Gauthier, J.A. (1999): 1, 2, 3= 2, 3, 4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96 (9): 5111–5116.
- Wagner, G.P. (2005): The developmental evolution of avian digit homology: an update. *Theory Biosci* 124: 165–183.
- Walker, A. D. (1972): New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature* 237: 257-263.
- Walker, A. D. (1972): New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature* 237: 257-263.
- Wang, X., Nudds, R. L., Dyke, G. J. (2011): The primary feather lengths of early birds with respect to avian wing shape evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 24 (6): 1226–1231.
- Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmolska, H. (2004): *The Dinosauria*. 2. Edition, University of California Press, London, S. 220.
- Wellnhofer, P. (2009): Protofedern bei Vogelbeckensauriern? *Nat. Rdsch.* 62: 311-312.
- Wellnhofer, P. (eds.): *The beginnings of birds*. Freunde des Jura Museums, Eichstätt, S. 199-207.
- Welten, M.C., Verbeek, F.J., Meijer, A.H., Richardson, M.K. (2005): Gene expression and digit homology in the chicken embryo wing. *Evolution and Development* 7 (1): 18–28.
- Worcester, S. E. (1996): The scaling of the size and stiffness of primary flight feathers. *Journal of Zoology* 239 (3): 609–624.
- Worcester, S.E. (1996): The scaling of the size and stiffness of primary flight feathers. *Journal of Zoology* 239 (3): 609–624.
- Xu X., Mackem, S. (2013): Tracing the evolution of avian wing digits. *Curr. Biol.* 23 (12): 538–544.
- Xu, X., Tang, Z.L., Wang, X.L. (1999): A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature* 399: 350–354.
- Xu, X., Zhou, Z., Wang, X, Kuang, X, Zhang, F, Du, X. (2003): Four- winged dinosaurs from China. *Nature* 421: 335–340.
- Xu, X., Zhou, Z., Prum, R.O. (2001): Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature* 410: 200–204.

- Xu, X., Zhou, Z., Wang, X. (2000): The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature* 408: 705–708.
- Young, R.L., Bever, G.S., Wang, Z., Wagner, G.P. (2011): Identity of the avian wing digits: Problems resolved and unsolved. *Developmental Dynamics* 240: 1042–1053.
- Zheng, X.T., You, H.L., Xu, X., Dong, Z.M. (2009): An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures. *Nature* 458: 333-336.

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Schematische Darstellung des vorderen Armskeletts.....	17
Abbildung 2: Orientierungsbrett.....	20
Abbildung 3: Laden von digitalen Bildern in das Xsigno- Softwareprogramm.....	22
Abbildung 4: Beispiel für importierte Fotos in das Xsigno- Softwareprogramm.....	23
Abbildung 5: Informationen zur Kameraeinstellung.....	24
Abbildung 6: Auswahl des Markierungswerkzeuges.....	25
Abbildung 7: Erkennung der Ring-Marker am Orientierungsbrett.....	26
Abbildung 8: Erkennung der Ringmarker.....	27
Abbildung 9: Falsche Kalibrierung der Ring-Marker.....	28
Abbildung 10: Schätzung der Rachislänge (mm).....	33
Abbildung 11: Auflistung unterschiedlicher Zählweisen der Handschwingen.....	36
Abbildung 12: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 1.....	40
Abbildung 13: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 2.....	40
Abbildung 14: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 3.....	41
Abbildung 15: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 4.....	41
Abbildung 16: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 5.....	42
Abbildung 17: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 6.....	42
Abbildung 18: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 7.....	43
Abbildung 19: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 8.....	43
Abbildung 20: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 9.....	44
Abbildung 21: Vergleich der Wölbungsradien am Beispiel des Flügels 10.....	44

Abbildung 22: Verteilungshäufigkeiten der beobachteten Wölbungsradien.....	47
Abbildung 23: Verteilungshäufigkeiten der beobachteten Torsionsradien.....	48
Abbildung 24: Verteilungshäufigkeiten der beobachteten Rachislängen.....	49
Abbildung 25: Verteilungshäufigkeiten der Quotienten Wölbungsradius/ Rachislänge.....	50
Abbildung 26: Schematische Darstellung der Mauserabläufe und Mauserbereiche.....	66
Abbildung 27: Abbildung 1: Schematische Darstellung unterschiedlicher Fittichbereiche.....	77

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Liste der verwendeten Bussarde. Buteo b. buteo= Mäusebussard, Buteo b. vulpinus = Falkenbussard, juvenil = Jungvogel aus der letzten Brutsaison, adult = Altvogel.....	15
Tabelle 2: Angabe der Abstände und Seitenlängenbezeichnung von drei gegebenen Messpunkten (m1, m2, m3).....	29
Tabelle 3: Bezeichnung und Abstände der sechs definierten Dreiecke der Schwingennummer 1 am Beispiel eines Flügels (Nr.1). m= Messpunkt, a,b,c= Seitenbezeichnungen.	30
Tabelle 4: Angabe der Abstände für die Berechnung der Länge 1, 2 und 3 jeder Schwinge. m= Messpunkt.....	32
Tabelle 5: Zusammenfassung der berechneten Werte für die Torsionsradien (cm), Wölbungsradien (cm) und Rachisängen (mm) der zehn untersuchten Bussardflügel. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpalia.....	51
Tabelle 6: Wölbungshöhe Wh (mm) der untersuchten Flügel und zugehörigen Schwingen. Wh= Wölbungshöhe, D1, D2, D3, D4= Digitale Schwingen, DM= Metacarpalia, M= Metacarpale Schwinge.....	52

SONNLEITNER LENA

Curriculum Vitae

Persönliche Daten

Name: Sonnleitner Lena
E-Mail: lena.son@gmx.at
Anschrift: Schulgasse 80/7,
1180 Wien
Geburtsdatum: 20.11.1984
Geburtsort: Bad Ischl, Oberösterreich
Nationalität: Österreich

Bildungsweg

09/ 2013 bis 2015 **Hochschule für Agrar- und Umweltpädagogik, Wien**
Bachelorstudium Agrarpädagogik

10/ 2007 bis 2015 **Hauptuniversität, Wien**
Diplomstudium/Masterstudium Biologie,
Schwerpunkt Zoologie

10/ 2004 bis 10/ 2007 **Veterinärmedizinische Universität, Wien**
Diplomstudium Veterinärmedizin

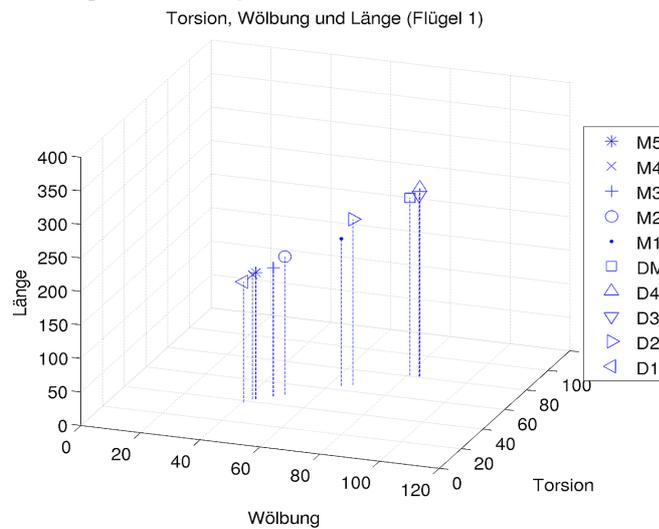
1999 bis 2004 **Höhere Bundeslehr- und Forschungsanstalt für
Landwirtschaft Raumberg-Gumpenstein,
Irdning**

1995 bis 1999 **Bundesgymnasium und Bundesrealgymnasium
Stainach, Stainach**

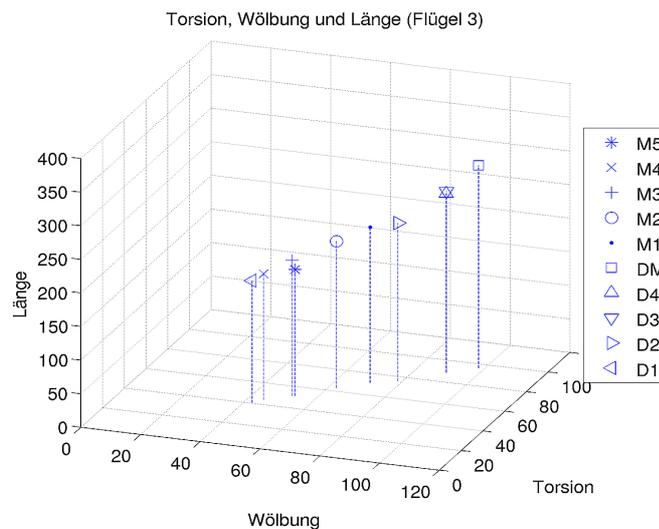
7. Anhang

Ergebnisse der drei untersuchten Variablen (Wölbungs- bzw. Torsionsradius in cm, sowie Rachislänge in cm) der zehn untersuchten Flügel im dreidimensionalen Koordinatensystem (Anhang I bis X).

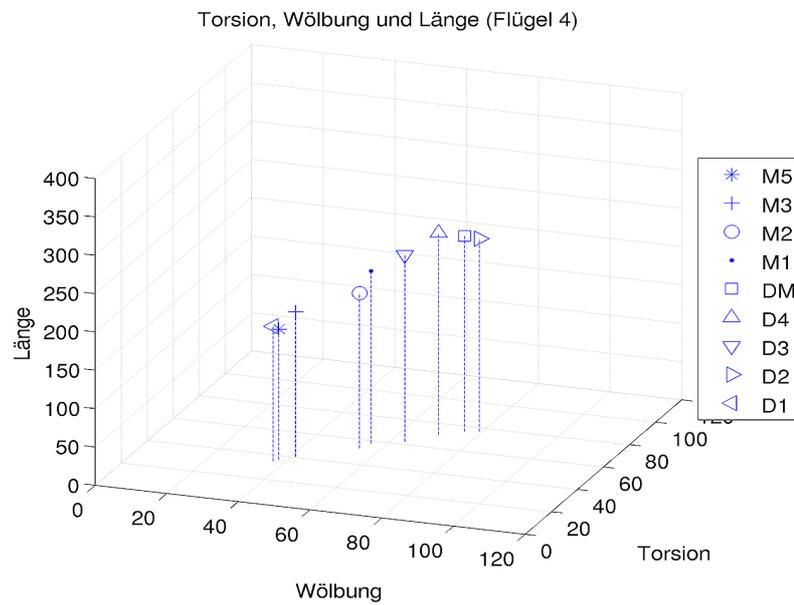
I. Anhang: Graphische Darstellung der Ergebnisse von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 1 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.



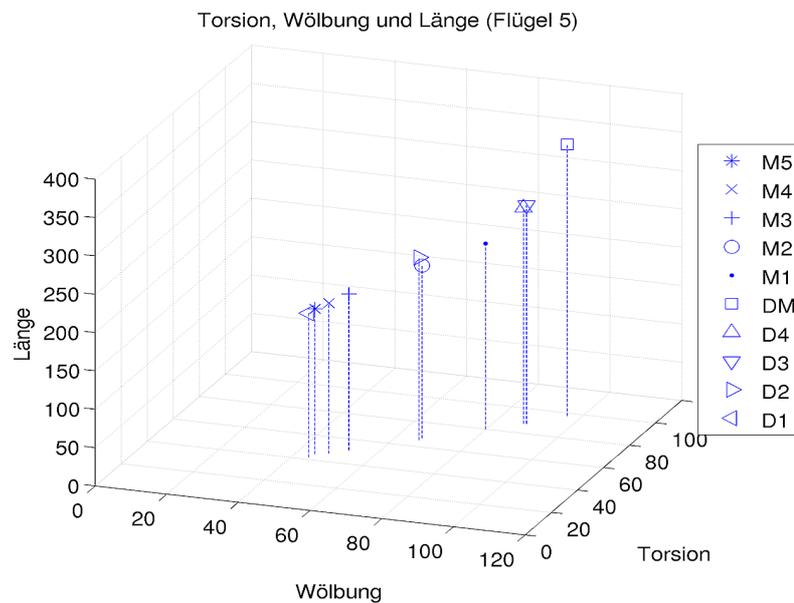
II. Anhang: Graphische Darstellung der Ergebnisse von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 3 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.



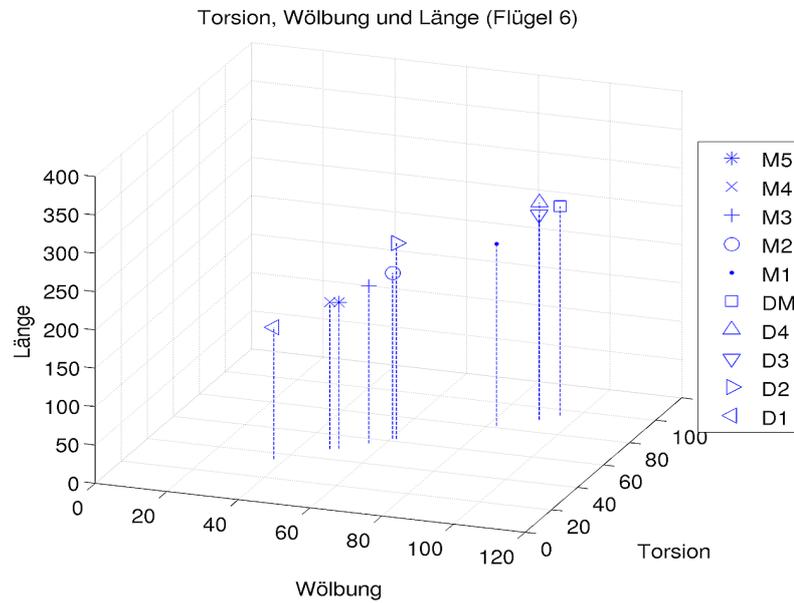
III. Anhang: Graphische Darstellung der Ergebnisse von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 4 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.



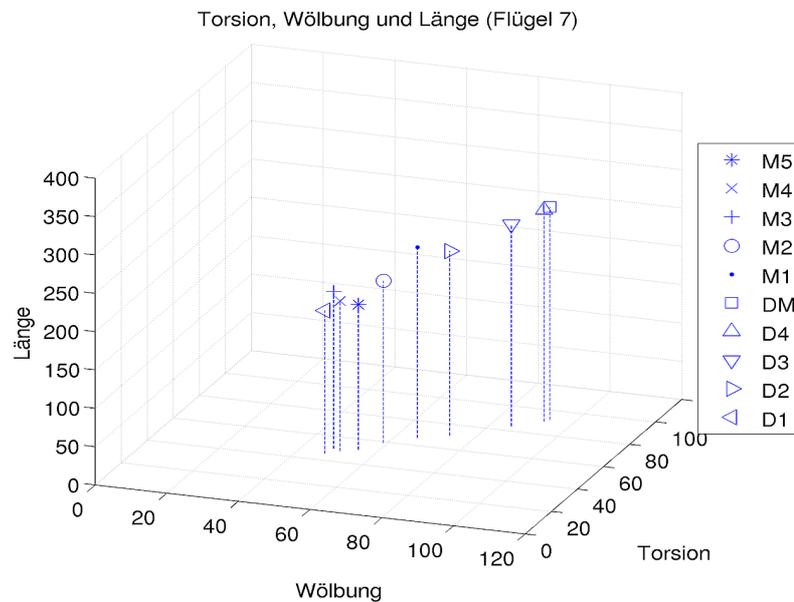
IV. Anhang: Graphische Darstellung der Ergebnisse von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 5 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.



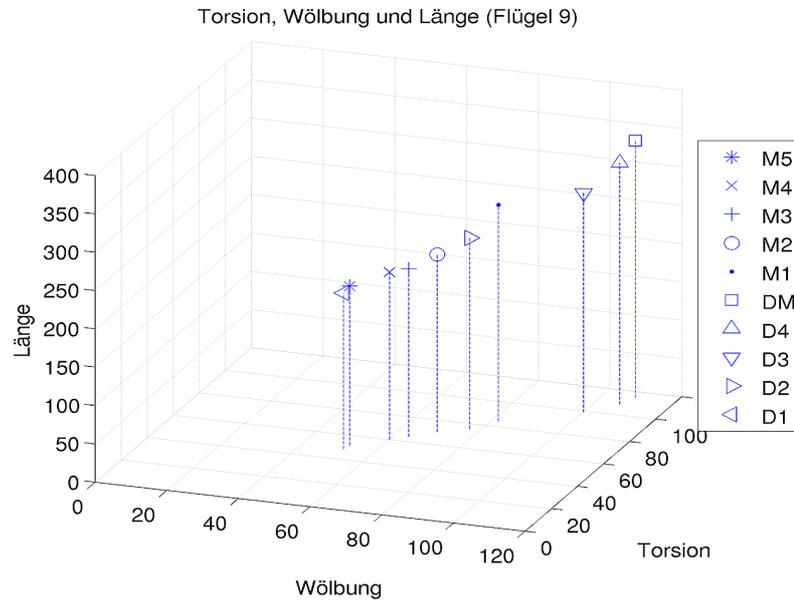
V. Anhang: Graphische Darstellung der Ergebnisse von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 6 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.



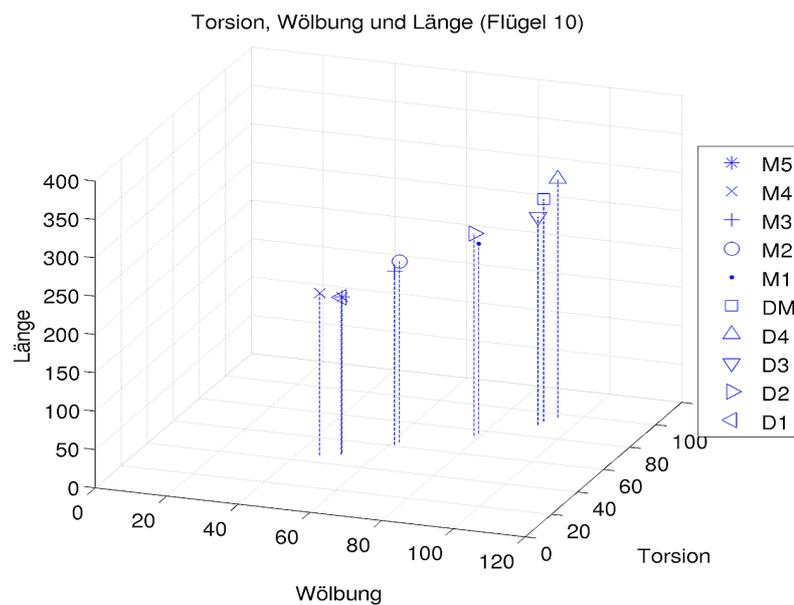
VI. Anhang: Graphische Darstellung der Ergebnisse von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 7 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.



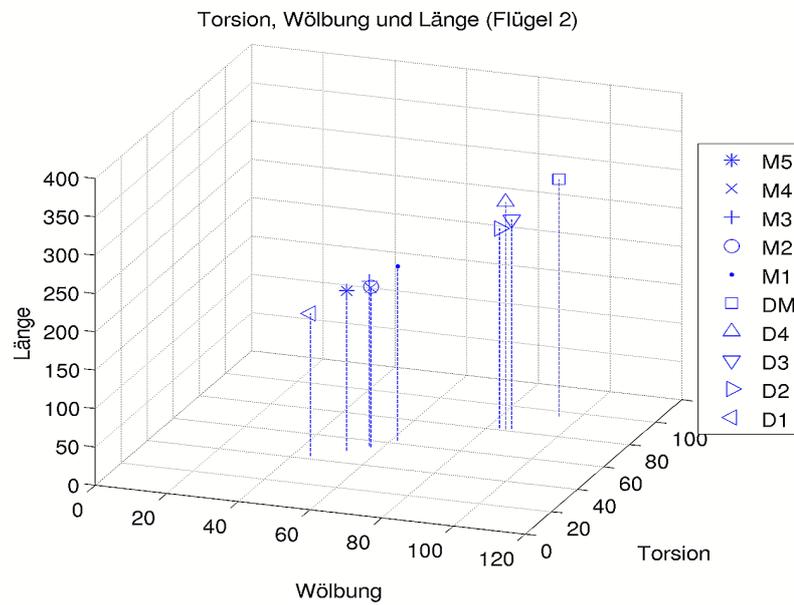
VII. Anhang: Graphische Darstellung der Ergebnisse von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 9 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.



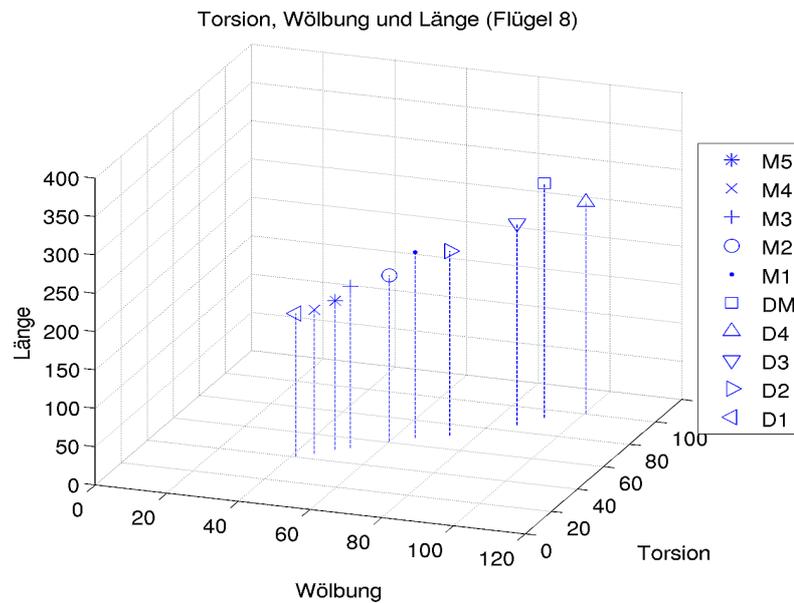
VIII. Anhang: Graphische Darstellung der Ergebnisse von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 10 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.



IX. Ergebnisse der Berechnungen von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 2 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.

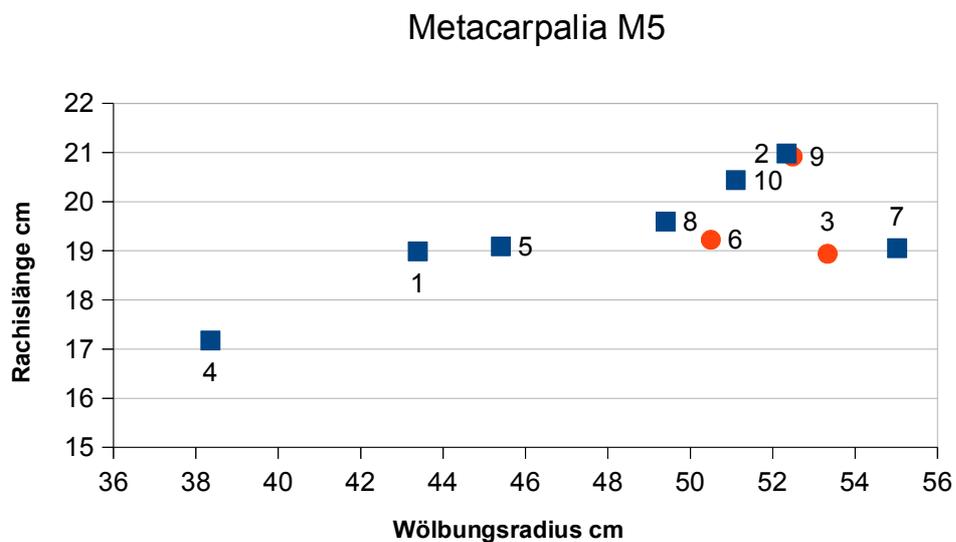


X. Abbildung 28: Ergebnisse der Berechnungen von Wölbung, Torsion und Länge in mm der Flügelnummer 8 im dreidimensionalen Koordinatensystem. M= Metacarpalia, D= Digitalia, DM= Digitometacarpale.

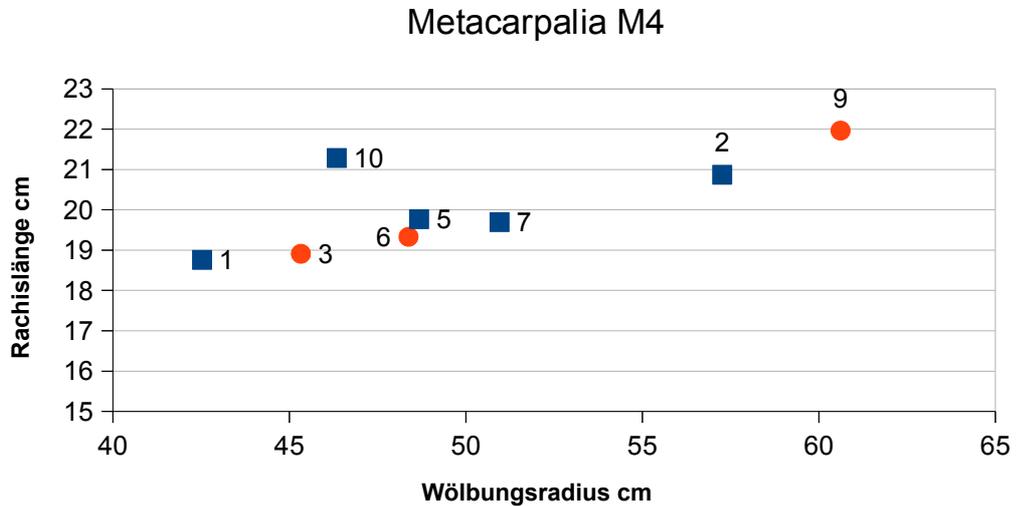


Um Unterschiede zwischen den beiden Unterarten *Buteo buteo buteo* und *Buteo buteo vulpinus* darstellen zu können, zeigen die folgenden Abbildungen (Anhang XI bis XX) Streudiagramme mit der gemeinsamen Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Dabei wurden die Schwinge (M1, M2, M3, M4, M5, DM, D1, D2, D3, D4) im Einzelnen, für alle zehn Flügel, in jeweils einem Diagramm zusammengefasst. Die ermittelten Werte (eingezeichnete Quadrate in den Diagrammen) sind mit den Flügelnummern und unterschiedlichen Farben (rot= *Buteo b. vulpinus*; blau= *Buteo b. buteo*) dargestellt, um Vergleiche zwischen den beiden Unterarten besser darstellen zu können.

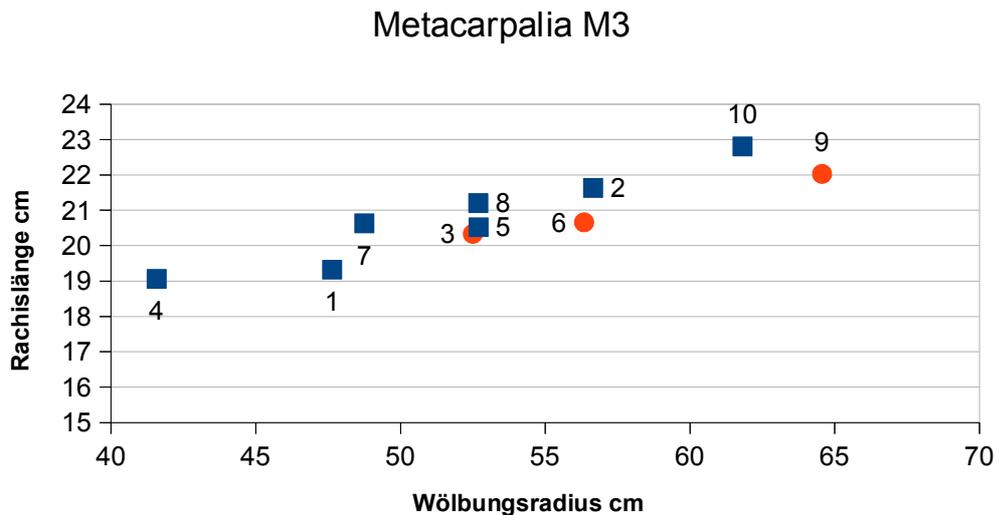
XI. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *Buteo b. vulpinus* anhand der metacarpalen Schwinge M5. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwinge (M5) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *Buteo b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9.



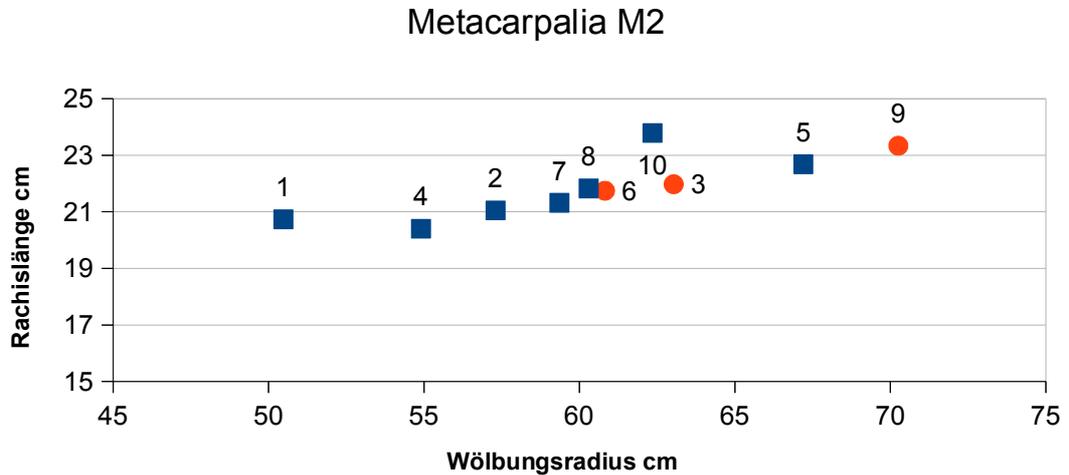
XII. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *Buteo b. vulpinus* anhand der metacarpalen Schwingen M4. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (M4) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *Buteo b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9.



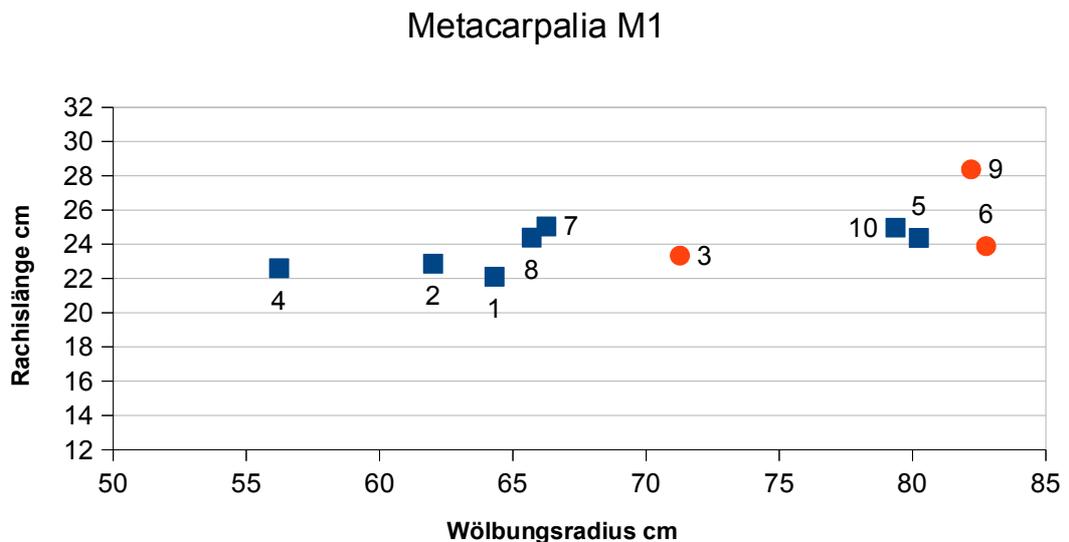
XIII. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *Buteo b. vulpinus* anhand der metacarpalen Schwingen M3. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (M3) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *Buteo b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9; M= Metacarpalia.



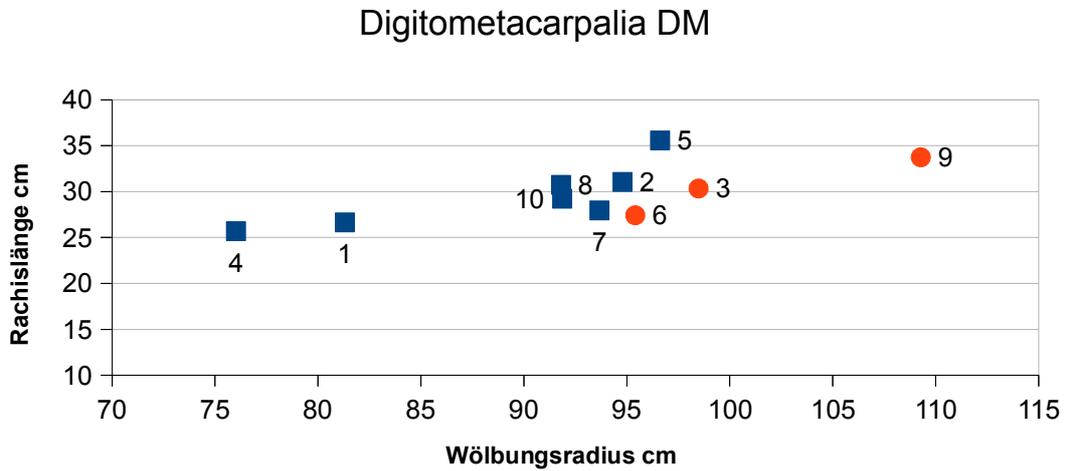
- XIV. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *Buteo b. vulpinus* anhand der metacarpalen Schwingen M2. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (M2) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *Buteo b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9; M= Metcarpalia.



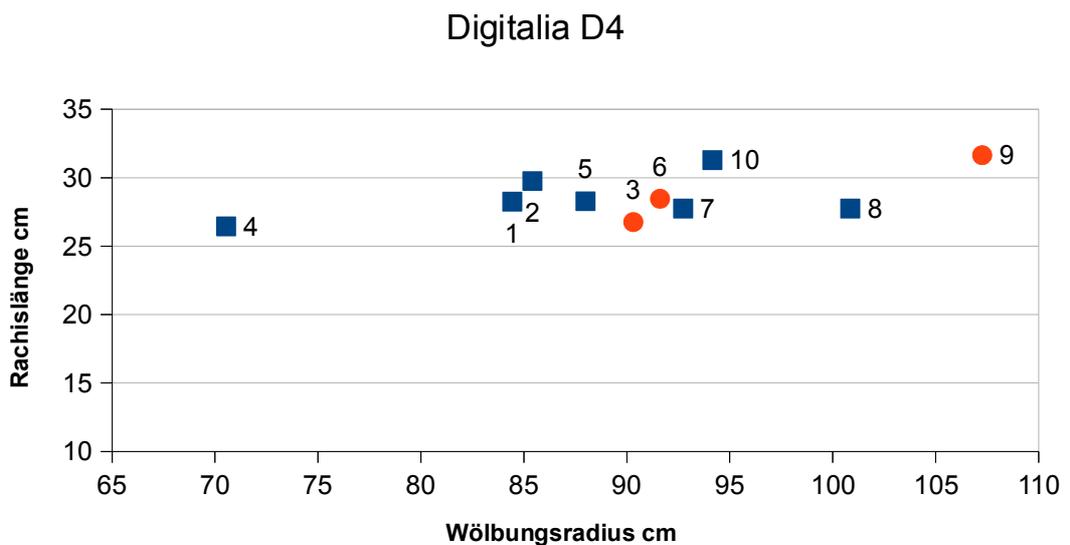
- XV. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *Buteo b. vulpinus* anhand der metacarpalen Schwingen M1. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (M1) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *Buteo b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9; M= Metcarpalia.



XVI. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *Buteo b. vulpinus* anhand der digitometacarpalen Schwingen DM. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (DM) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *Buteo b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9; DM= Digitometacarpalia

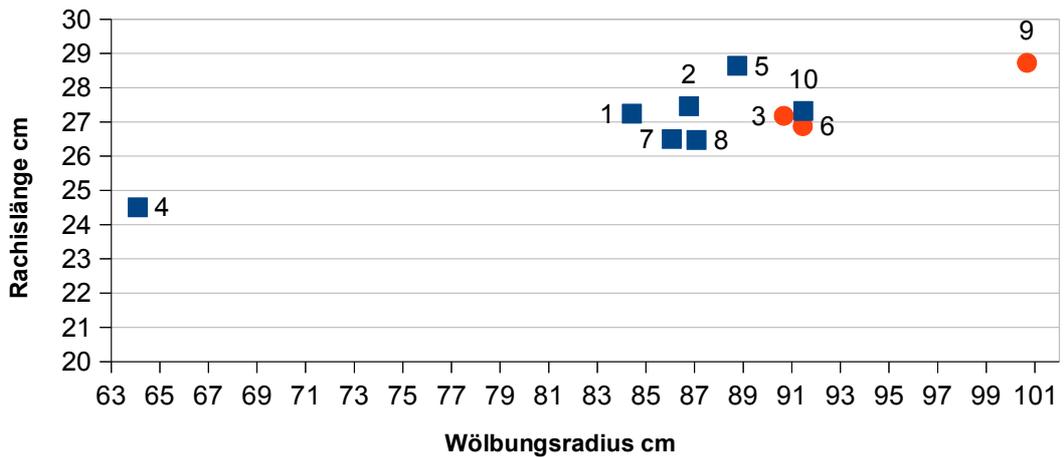


XVII. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *B. b. vulpinus* anhand der digitalen Schwinge D4. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (D4) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *B. b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9; D= Digitalia.



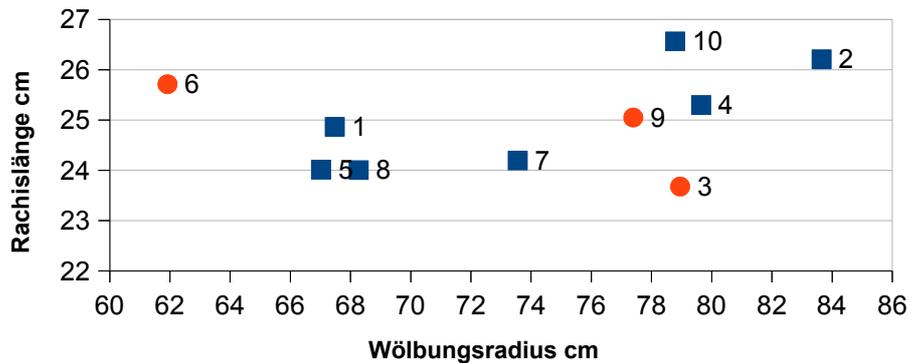
XVIII. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *B. b. vulpinus* anhand der digitalen Schwinge D3. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (D3) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *B. b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9; D= Digitalia.

Digitalia D3



XIX. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *B. b. vulpinus* anhand der digitalen Schwinge D2. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (D2) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *B. b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9; D= Digitalia.

Digitalia D2



XX. Vergleich von *Buteo b. buteo* und *B. b. vulpinus* anhand der digitalen Schwinge D1. Das Diagramm zeigt die gemeinsame Verteilung der Variablen Wölbungsradius (cm) und Rachislänge (cm). Die Quadrate und Kreise zeigen die Verteilungen der Schwingen (D1) der einzelnen zehn untersuchten Flügel. *Buteo b. buteo*: Nr.1, Nr.2, Nr.4, Nr.5, Nr.7, Nr.8, Nr.10; *B. b. vulpinus*: Nr.3, Nr.6, Nr.9; D= Digitalia.

