

## Evolutionäre Wandlungen an den Zehengliedern des Vogelfußes

Burkhard STEPHAN, Berlin

In der Literatur trifft man auf die Unterscheidung von Baum- und Lauffuß. BLECHSCHMIDT (1929) sieht z.B. für die Funktion der Füße folgende "biologische Reihe" (p. 521): Für die Baumvögel den Sitzfuß in der Reihe Krallen-Kletterfuß - Greiffuß - Klammerfuß und für die Laufvögel den Schreitfuß in der Reihe Rennfuß - Watfuß - Schwimmfuß. Die Lesefolge der "biologischen Reihe" ergibt sich nicht, wie die Autorin behauptet, aus den Meßreihen, sondern aus ihrer Überzeugung, daß die Urvögel von quadrupeden echenartigen Tieren herzuleiten seien, die auf Bäumen lebten. Für die Urvögel selbst nimmt sie an, daß ihre Bipedie noch nicht vollkommen war, diese Tiere sich deshalb nach dem Sprung noch mit den Vorderextremitäten ankrallen mußten und deren Füße noch keine ausgesprochene Kletter- und Klammerfunktion (p. 523) hatten. Von dieser Vorstellung aus, mit der ich mich schon an anderer Stelle auseinandergesetzt habe (STEPHAN 1974), ergibt sich, daß der Lauffuß der Vögel und eine damit verbundene Verkürzung der Zehenendglieder als abgeleitet zu gelten habe. Diese Vorstellungen führen auch zu der Deutung der Befunde. So werden die I. und III. Zehe als wenig charakteristisch (p. 518) angesehen. Die III. Zehe sei als "Stützzehe" den verschiedenen Einflüssen und Veränderungen nur wenig unterworfen und weise deshalb bei allen Vögeln durchweg annähernd konstante Meßverhältnisse auf. Aus diesem Grunde seien für die Betrachtung nur die Maße der II. und IV. Zehe herangezogen, da diese die größten Veränderungen zeigten.

Diese Befunde hätten zu der Überzeugung führen müssen, daß die Urvögel nicht von quadrupeden, sondern von bipeden Vorfahren abstammen und daß diese evolutionären Wandlungen - ausgehend vom Lauffuß - vor allem an der II. und IV. Zehe erfolgten.

Nachfolgend soll versucht werden, an einigen Beispielen die evo-

lutiven Wandlungen am Vogelfuß aufzeigen, bei denen sich die relative Länge der Phalangen änderte. Die absolute Länge jeder Phalanx wurde auf die absolute Länge der Grundphalanx der betreffenden Zehe bezogen. Als urtümlicher Zustand wird vorausgesetzt, daß an jeder Zehe die Länge der Phalangen von der Grundphalanx zur Endphalanx abnimmt, daß also auch das Krallenglied jeweils kürzer als das vorletzte Glied der betreffenden Zehe ist. Der anisodaktyle Fuß bietet Beispiele für die Phalangenverhältnisse: Larus, Scopus u.a.

Im folgenden Text stehen die römischen Ziffern für die Zehen und die arabischen für die Zehenglieder.

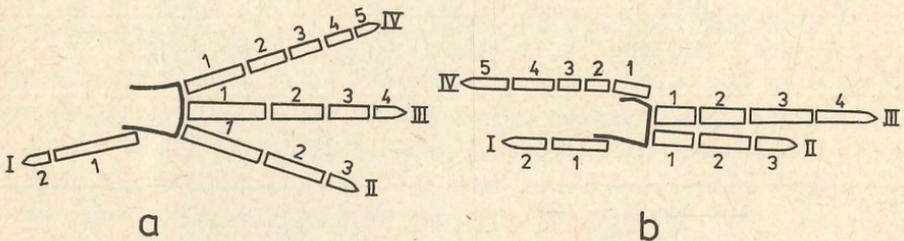


Abb. 1: Schematische Darstellung eines anisodaktylen (a) und eines zygodaktylen Vogelfußes (b). Römische Ziffern: Zehen, arabische Ziffern: Zehenglieder

III					
IV					
A1	A2	A3	A4	A5	A6

Abb. 2: Schematische Darstellung der 6 Varianten des anisodaktylen Vogelfußes. Römische Ziffern: 2., 3. u. 4. Zehe; die 1. Zehe ist weggelassen

Der anisodaktyle Fuß, bei dem die erste Zehe nach hinten und die zweite bis vierte nach vorn gerichtet sind, kommt in mehreren Varianten vor (vgl. Abb. und Tab.), wobei die Variante A 1 nach der relativen Länge der Zehen untergliedert werden kann.

## Variante A 1, 1. Gruppe

Bei Veränderungen nur an IV kann 4 ebenso lang sein wie 3; Porphyrio, Platalea; 4 länger als 3 sein: Grus; 4 so lang wie 2: Gallinula, Anthropoides; 4 länger als 2 sein: Aix. Die Veränderungen können IV und III erfassen: bei Fulica ist das vorletzte Glied von IV und III verlängert. Bei Uria sind die vorletzten Glieder von II und IV verlängert. Bei Chionis ist an I, III und IV jeweils das Krallenglied verlängert. Bei Anthracoceros sind die Endglieder von II bis IV verlängert, das von IV sogar auf über 144 %, während die anderen beiden die Länge der Grundphalanx nicht erreichen. An III sind außerdem 3, an IV 4 und 3 (3 auf 111 % von 1) verlängert.

## Variante A 1, 2. Gruppe

Zu dieser Gruppe gehören Larus und Scopus. Veränderungen nur an IV, 3 und 4 betreffend, wurden bei Rhinocetus (5 = 3), Leptoptilus (4 gleich 3) und Anhima (4 gleich 2) festgestellt. Bei Circus sind vor allem die End-, also die Krallenglieder, stark verlängert, an III am geringsten, nämlich auf 88,2 %, an I auf 133,3 %, an IV auf 250,0 % und an II sogar bis auf 333,3 % der Grundphalanx. Dementsprechend sind auch die vorletzten Glieder der Zehen mehr oder weniger stark verlängert - an III auf 94,1 %, an IV auf 216,7 %, an II auf 250,0 % der Grundphalanx. Bei Circus bilden IV und in noch stärkerem Maße II zusammen mit I den Zangenapparat dieses Greifvogels. Besonderes Interesse verdienen die zu dieser Gruppe gehörenden Urvögel. Bei den drei erfaßten Individuen ist an der I. Zehe das Krallenglied länger als das Grundglied. Das Krallenglied des Berliner Exemplars übertrifft in der Länge diejenige des Londoner und Eichstätter Exemplars (147,1 gegenüber 113,6 bzw. 135,6 %) beträchtlich. Dafür erreichte das 2. Glied des Berliner Exemplars nicht die Länge der Grundphalanx, während es bei den anderen beiden etwas länger als dieses ist. An III sind 2 und 4 relativ etwas länger als bei den anderen. Beim Berliner und beim Londoner Exemplar ist das Krallenglied dieser Zehe länger als das Grundglied, beim Eichstätter dagegen nicht. Für IV fehlen Daten für das Londoner Exemplar. Bei den anderen beiden sind 2 und 3 relativ lang, 4 ist länger als 3, beim Eichstätter Exemplar ebenso lang wie 2, und das Krallenglied ist wiederum länger als die Grundphalanx, beim Berliner mit 149,3 % gegenüber dem Eichstätter Exemplar mit 110,9 % beträchtlich. Somit weisen die Phalangenproportionen der Urvögel beträchtliche evolutive Wandlungen auf. Sie sind mit keiner der in dieser Studie genannten Arten vergleichbar.

## Variante A 1, 3. Gruppe

Bei Dacelo ist nur 2 von II so lang wie die Grundphalanx dieser Zehe. An III haben 2 bis 4 die gleiche Länge und sind nur ca. 10 % kürzer als die Grundphalanx. An IV ist das Endglied so lang wie 2, und 4 ist länger als 3. Das bedeutet, daß an III und IV eine starke Verlängerung der distalen Phalangen erfolgte.

## Variante A 1, 4. Gruppe

Bei Otis nimmt die Länge der Phalangen nach distal ab, wie bei

Larus und Scopus. Die Phalangen sind relativ sehr kurz, die auf die Grundphalanx folgende erreicht an der II. Zehe nur 36,7 %, an III 41,7 % und an IV 40,0 % der Grundphalanx. Diese Verhältnisse deuten auf gleichmäßige Verkürzung dieser Phalangen hin. Bei Ammoperdix sind die Phalangen 4 und 5 von IV gleichlang und länger als 2, ähnlich wie bei Porphyrio und Platalea der 1. Gruppe. Bei Corvus sind alle Phalangen relativ lang, 2 und 3 von II sind gleichlang (107,1 %), 2 von III hat die Länge der Grundphalanx, 3 und 4 erreichen dagegen bei gleicher Länge 113,3 % der Grundphalanx. An IV ist nur 3 kürzer als die Grundphalanx, ebenso lang wie die letztere sind 2 und 4, während die Endphalanx 137,5 % der Grundphalanx erreicht.

#### Variante A 1, 5. Gruppe

Bei Sarcogyps hat die III. Zehe urtümliche Verhältnisse. An IV sind das vorletzte und vor allem das letzte Glied verlängert, sie erreichen aber nicht die Länge der Grundphalanx. Stark verlängert dagegen, nämlich jeweils auf 207,7 %, sind das letzte und vorletzte Glied von II. Das hängt möglicherweise mit der Funktion dieser Zehe zusammen: Festhalten und Gegenstemmen beim Herausziehen und Abreißen von Nahrungsbrocken.

#### Variante A 2

Die Schwimmfüße der Vögel, die diese Gruppe bilden, haben eine stark verlängerte Außenzehe. Sie zeigen sonst aber relativ wenig Veränderungen gegenüber Variante A 1.

Bei Oidemia ist 4 von IV nur wenig kürzer als 2. Bei Phaeton weist 4 eine größere Länge als 2 an dieser Zehe auf. Bei Gavia hingegen ist 3 von IV ebenso lang wie 2, 4 dagegen länger als 3. Die relative Verlängerung hat also eine Phalanx mehr erfaßt. Bei Anhinga sind die Glieder 2 und 3 an III so lang wie die Grundphalanx, an IV jedoch nur das 2. Glied. An dieser Zehe sind 4 und 3 gleichlang. Somit liegen bei Anhinga ganz andere Verhältnisse vor als bei den anderen Vertretern dieser Gruppe, bei denen nur IV distal verlängerte Phalangen hat.

#### Variante A 3

Bei Numenius sind 4 und 3 von IV gleichlang,

#### Variante A 4

Crax hat an IV etwas verlängerte distale Phalangen, 4 ist länger als 2, 3 fast so lang wie 2. An III dagegen ist 2 verlängert und hat die Länge der Grundphalanx.

Bei Psophia ist 4 von IV so lang wie 2 und 5 länger als 3. Die 3. Phalanx der III. Zehe übertrifft die 2.

Sagittarius hat relativ sehr lange Endphalangen. An IV sind 2 und 3 ähnlich wie bei den meisten Falconiformes relativ sehr kurz, 4 ist etwas länger. Insgesamt sind aber erhebliche Unterschiede zu den anderen Greifvögeln vorhanden.

#### Variante A 5

Vultur hat im Vergleich zu anderen Greifvögeln nur schwach verlängerte Endphalangen, sie erreichen an I 100,0 %, an II und IV jeweils 104,0 % und an III sogar nur 57,8 % der jeweiligen Grundphalanx. Die IV. Zehe hat noch eine etwas verlängerte 4. Phalanx,

sie ist länger als 3. Somit liegen hier recht urtümliche Verhältnisse vor.

#### Variante A 6

Gallirallus hat an allen drei Zehen relativ lange Phalangen. 4 von IV ist ebenso lang wie 2.

Hieraaetus hat sehr lange Endphalangen: 104,0 % an III, 108,6 % an I, 175,0 % an IV und 275,0 % an II. Bei diesem Greifvogel bilden I, II und IV den Zangenapparat, wie bei Circus. Entsprechend sind die vorletzten Glieder verlängert. 2 von III sowie 2 sowie 3 von IV sind relativ kurz.

Tyto hat stark verlängerte Phalangen an allen Zehen. Die Endphalanx erreicht an I 109,1 %, an II 130,0 %, an III 200,0 % und an IV sogar 400,0 % der Länge der Grundphalanx. Im Unterschied zu den Falconiformes ist bei den Strigiformes IV eine Wendezehe und III ist in den Zangenapparat integriert. Entsprechend stark verlängert sind die vorletzten Phalangen und an III sowie IV auch noch die proximal nachfolgenden Phalangen 2 und 3.

Menura hat stark entwickelte Endphalangen, sie erreichen 147,8 % an I, 133,3 % an II, 169,2 % an III und 262,5 % an IV. Bis auf die 2. Phalanx von IV sind alle Phalangen länger als die betreffende Grundphalanx. Die relative Länge der Phalangen nimmt von proximal nach distal zu. Im Prinzip liegen hier ähnliche Verhältnisse wie bei Tyto vor!

Diese wenigen Beispiele zeigen, daß bei allen Varianten des anisodaktylen Fußes Veränderungen der Phalangenlängen auftreten können. Kommen Veränderungen nur an einer Zehe vor, so stets an IV.

Der **z y g o d a k t y l e** Fuß, bei dem die erste und die vierte Zehe nach hinten und die zweite und dritte nach vorn gerichtet sind, hat Zehenproportionen wie die Variante A 1 des anisodaktylen Fußes. Zwei Beispiele sollen erwähnt werden. Sie würden nach der relativen Zehenlänge zur 3. Gruppe der Variante A 1 gehören.

Bei Ramphastos sind Phalangen an II und IV verlängert: die 2. Phalanx von II ist noch nicht so lang wie die Grundphalanx. Die gleichlangen 2 und 3 von III haben 130 % der Grundphalanx erreicht. An IV ist 2 so lang wie die Grundphalanx, 3 bis 5 sind gleichlang, erreichen jedoch nicht die Länge von 1 und 2. Bei Ara scheint dieser Prozeß noch weiter fortgeschritten zu sein. Das 2. Glied von II ist 1,5 mal so lang wie das Endglied. Das Endglied ist kürzer als 2, aber ebenfalls länger als das Grundglied. Die Phalangen 2 bis 4 von III sind länger als die Grundphalanx, am längsten ist 3 mit 163,3 %, das zweitlängste ist das Endglied. An IV ist das Grundglied so lang wie 2, sie sind relativ kurz. Sehr lang dagegen sind 4 mit 155,6 % und 5 mit 177,8 %.

Der zygodactyle Fuß ist ein hochentwickelter Klammerfuß. Alle vier Zehen sind am Greifen beteiligt, I und II sind kürzer als III und IV. Die einen dienen der Umklammerung dünner, die anderen dem Umgreifen starker Äste.

Tabelle: Beispiele evolutiver Veränderungen der Zehenglieder des anisodaktylen Vogelfußes

Variante / Gruppe	Art	Z e h e n			
		I	II	III	IV
<b>Variante A 1</b>					
Gruppe 1: II u. IV über 75 %	Gallinula				4=2
	Porphyrio				4=3
	Fulica			3=2	4>2
	Grus				4>3
	Uria		2=1	3=2	4>3
	Chionis	2>1		4=3	5=2
	Platalea				4=3
	Aix				4>2
	Anthracoceros		3=2	3>2, 4>2, 2>3	3=2, 4>3, 5>4
				4=2	
Gruppe 2: II 66 bis 75 % IV über 75 %	Tringa				4=2
	Rhinochetus				5=3
	Leptoptilus				4=3
	Circus	2>1	2>1, 3>2	3>2, 4 2>3	4>1, 5>4
	Anhima				4=2
	Archaeopteryx				
	Eichstätter	2>1	2>1, 3>2	4>2	4=2, 5>1
	Londoner	2>1	2>1, 3>2	4>1	?
	Berliner	2>1	3>1	4>1	4>3, 5>1

Beachte: Archaeopteryx absolute Maße nach WELLNHOFER 1974

Gruppe 3: II unter 66 % IV über 75 %	Dacelo	2=1	3=2,4=2	4>3,5=2	
Gruppe 4: II u. IV 66 - 75 %	Ammoperdix			4>2,5=4	
	Corvus	2>1,3=2	2=1,3>1,4=3	2=1,4=1,5>1	
Gruppe 5: II u. IV unter 66 %	Sarcogyps	2>1,3=2		4>2,5>4	
Variante A 2: IV III II II über 66 %	Gavia			3=2,4>2	
	Phaeton			4>2	
	Anhinga		2=1,3=1	2=1,4=3	
	Oidemia			4>3	
Variante A 3: II=IV, beide > 75%	Numenius			4=3	
Variante A 4: II=IV, beide 66 - 75%	Crax		2=1	4>2	
	Psophia		3>2	4=2,5>3	
	Sagittarius	2>1	3>1	4=1	3=2,4>2,5>1
Variante A 5: II=IV, beide < 66%	Vultur	2>1	3>1	4>3	4>3,5>1
Variante A 6: II länger als IV	Gallirallus			4=2	
	Hieraaetus	2>1	2>1,3>2	3>2,4>1	4>1,5>4
	Tyto	2>1	2>1,3>1>2	2>1,3>2,4>3	3=1,4>1,5>4
	Menura	2>1	2>1,3>2	2>1,3>2,4>3	3>1,4>3,5>4

Es sind nur die Abweichungen vom angenommenen urtümlichen Zustand eingetragen. Römische Ziffern: Zehen; arabische Ziffern: Zehenglieder; Prozentzahlen: relative Länge der betreffenden Zehe, bezogen auf die Länge der III. Zehe (vgl. STEPHAN 1979). Zehenformel: 2, 3, 4, 5.

Da die meisten Vögel gegenüber der Ursprungsart relativ lange Vorderzehen haben (STEPHAN i. Dr.), ist eine relative Verlängerung einzelner Phalangen nicht mit einer relativen Verkürzung anderer Phalangen verbunden. Deshalb ist - zumindest in den meisten Fällen - der relative Längenzuwachs der einzelnen Phalangen mit einem absoluten Längenzuwachs der Zehen verbunden gewesen.

Die angenommenen urtümlichen Verhältnisse kommen nur bei Variante A 1 des anisoduktylen Fußes vor (*Larus*, *Scopus*, *Otis*). Nur geringe Wandlungen der relativen Phalangen-Längen erfuhren die Füße solcher Taxa wie *Ciconiiformes*, *Procellariiformes*, *Galliformes*, *Ralliformes*, *Gaviiformes*, *Pelecaniformes*. Am stärksten veränderte sich die relative Phalangen-Länge bei solchen Taxa wie *Falconiformes*, *Strigiformes*, *Bucerotidae*, *Alcedinidae*, *Ramphastidae*, *Psittaciformes*, *Passeriformes* und *Archaeopterygiformes*.

Eine formale Einteilung in Baum- und Lauffüße, selbst bei weiterer Differenzierung in Untergruppen, bietet für die Veränderung der relativen Phalangen-Länge keine befriedigende Erklärung. Warum z. B. behielten die Füße der Möwen die ursprünglichen Verhältnisse bei und die der Limikolen wandelten ab? Sind die Längenverhältnisse der Phalangen bei Hühnern ein Kompromiß, oder ist es die beste Lösung für die Lebensweise sowohl am Erdboden als auch auf Bäumen? Papageien, Greifvögel und Eulen weisen uns darauf hin, daß viele Funktionen der Füße zu berücksichtigen sind. Der Fuß der Papageien eignet sich sowohl zum Klettern im Geäst als auch zum Festhalten der Nahrungsobjekte, die vom Schnabel bearbeitet werden. Die Füße der Eulen und Greifvögel (außer Geier und Sekretär) sind als Greifzangen zum Beuteerwerb ausgebildet (zum Greifen, Festhalten, Töten, Tragen).

In weiteren Studien wären alle oder zumindest die wichtigsten Funktionen der Zehen der betreffenden Vogelarten zu berücksichtigen. Ferner ist zu prüfen, ob nicht für gleiche Funktionen verschieden gestaltete Zehen und Füße geeignet sind, so daß während der Evolution erworbene Verhältnisse beim Übergang zu einer anderen Lebensweise die Füße sich nicht zu ändern brauchten (etwa der Fuß der *Alaudidae* unter den *Passeriformes*).

## Z u s a m m e n f a s s u n g

Die relative Länge der Zehenglieder ist das Ergebnis evolutiver Wandlungen. Die Leserichtung wird durch die Tatsache gegeben, daß die Vorfahren der Vögel bipede Archosaurier waren. Die Füße der Baumvögel müssen deshalb als abgeleitet gelten. Eine Einteilung in Baum- und Bodenvögel ermöglicht jedoch nicht, die vielfältigen Verhältnisse der relativen Phalangen-Längen zu erklären. Hierfür sind umfangreiche vergleichende funktionell-morphologische Untersuchungen erforderlich.

## S u m m a r y

### Evolutional processes on phalanges of birds

The relative length of toe-joints by birds, listed here on many examples, is an result of evolutionary changes. The conception which says the Archosauria were ancestors of birds gives a direction to read the trend of evolution so, that tree-living birds are secondary. But the division in tree- and ground-birds cannot clear the morphological diversity. Further comparative morphologic and functionally studies on this pattern are necessary.

## L i t e r a t u r

BLECHSCHMIDT, H. (1929): Messende Untersuchungen über die Fußanpassungen der Baum- und Laufvögel. Morphol. Jb. (Leipzig) 61 (4), 517 - 547 ● STEPHAN, B. (1974): Urvögel, Archaeopterygiformes. Neue Brehm-Bücherei Heft 465. Wittenberg Lutherstadt ● Ders. (1979): Evolutive Wandlungen der Zehenproportionen bei Vögeln. Wiss. Hefte Pädagog. Hochschule Köthen 6, 205 - 215 ● WELLNHOFER, P. (1974): Das fünfte Skelettexemplar von Archaeopteryx. Palaeontographica (Stuttgart).

Manuskripteingang: 23.1.1979

Dr. sc. Burkhard Stephan  
Museum für Naturkunde  
DDR-1040 Berlin  
Invalidenstraße 43

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologische Jahresberichte des Museum Heineanum](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [5-6](#)

Autor(en)/Author(s): Stephan Burkhard

Artikel/Article: [Evolutive Wandlungen an den Zehengliedern des Vogelfußes 3-11](#)