

Über die Schwungfedern.

Von

Dr. Ernst Mascha.

(Aus dem Zool. Institut der K. K. Deutschen Universität in Prag.)

Mit Tafel XXIX—XXXI und 9 Figuren im Text.

Inhalt.

I. Einleitung	606	B. Die sekundären Kiele	613
II. Allgemeines über den Bau der Feder	608	C. Die tertiären Fasern	626
III. Material und Untersuchungsmethoden	609	1. Die Hakenfasern	626
IV. Spezieller Teil	612	2. Die Bogenfasern	639
A. Der Hauptkiel	612	V. Die Bildung der Federfläche	644
		IV. Zusammenfassung der Ergebnisse	647

I. Einleitung.

Im Herbste des Jahres 1900 erhielt ich von Professor VON LENDENFELD, dem Leiter des Zool. Instituts der Deutschen Universität in Prag, in welchem diese Arbeit ausgeführt worden ist, die Anregung, die Gestaltung der Schwungfedern der Vögel einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen. Mit Vergnügen komme ich der angenehmen Pflicht nach, diesem meinem hochverehrten Lehrer für die tätige Unterstützung, die er mir während der Dauer meiner Arbeit in so reichlichem Maße zuteil werden ließ, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Die Anschaffung des Materials, das ich verarbeitet, und der Apparate, die ich benutzt habe, ist durch eine Subvention wesentlich erleichtert worden, welche dem Herrn Professor v. LENDENFELD von der Smithsonian Institution in Washington aus der Hodgkins-Stiftung zur Förderung des Studiums der Flugwerkzeuge der Vögel bewilligt worden war.

Außerdem möchte ich es nicht versäumen, meinem lieben Kollegen, Herrn Assistenten L. FREUND für die mir namentlich bei Herstellung

der Tafeln in technischer Beziehung erteilten Winke hiermit aufrichtig zu danken.

Der Zweck dieser Arbeit war in erster Linie der, eine bis ins Detail gehende Darstellung der morphologischen Verhältnisse der Schwungfedern der Vögel zu geben. Obwohl zahlreiche Forscher sich schon seit langer Zeit mit Untersuchungen über den Bau der Vogelfedern beschäftigt haben, fehlte eine solche bisher dennoch. Bei dem Studium der Literatur stellte es sich nämlich bald heraus, daß einige wichtige Punkte dunkel geblieben waren. Und da auch die meisten früheren Arbeiten sich mehr den Bau der Vogelfedern im allgemeinen zur Aufgabe gemacht und nicht die Schwungfedern besonders berücksichtigt hatten, so lag ein weites, noch unbebautes Arbeitsfeld vor mir.

Von berufener und unberufener Seite werden immerfort zahlreiche mehr oder weniger geistreiche Hypothesen und Theorien über die Mechanik des Vogelfluges aufgestellt. Alle diese Arbeiten leiden aber an dem gemeinsamen Fehler, daß ihre Autoren über den morphologischen Bau des beim Fluge in Betracht kommenden Organs, nämlich des Flügels und seiner einzelnen Bestandteile, der Federn, schlecht oder beinahe gar nicht informiert sind. Deswegen war mein Bestreben vor allem darauf gerichtet, die Morphologie der Schwungfeder genau zu ermitteln und dem Flugtechniker wenigstens in dieser Hinsicht eine feste und sichere Grundlage für seine Untersuchungen zu schaffen.

Die ersten Untersuchungen wurden ausschließlich an den Schwungfedern von *Columba livia* vorgenommen. Wenn sich auch die Verhältnisse bei diesem Vogel zum größten Teile als sehr einfach, ja in mancher Beziehung geradezu als typisch erwiesen haben, so konnte dennoch manche Frage über die Funktion einzelner Teile nicht befriedigend beantwortet werden. Die Lösung solcher Fragen ergab erst das Studium der Schwungfedern anderer Vogelarten. Denn erst der Vergleich der Schwungfedern einer Anzahl verschiedener Vögel ergab die Wichtigkeit oder Nichtwichtigkeit der einzelnen, die Feder zusammensetzenden Elemente bezüglich des Zweckes, dem diese Organe dienen. Durch diese Ausdehnung der Untersuchung konnte ermittelt werden, welche Teile immer vorkommen, also wesentlich, und welche nur spezielle Charaktermerkmale dieser oder jener Vogelart sind. Zu den wichtigsten, durch das vergleichende Studium erzielten Befunden gehören die Größen- und Gestaltsvariabilität der sekundären Kiele, die Erkenntnis der Bedeutung ihrer ventralen Hornlamelle, ferner die Form- und Größenschwankungen der Hakenfaserendteile und die Konstanz der Form der Bogenfasern.

II. Allgemeines über den Bau der Feder.

GADOW hat in BRONNS »Klassen und Ordnungen des Tierreichs«, Band »Vögel« (1891, S. 526—528) eine Nomenklatur für die einzelnen Federteile angegeben, die ich an dieser Stelle zitieren, und zum Vergleich mit den, von mir gebrauchten Bezeichnungen heranziehen will. GADOW unterscheidet an jeder Feder:

- 1) den Kiel oder Hauptkiel,
- 2) die Äste (rami),
- 3) die Strahlen (radii),
- 4) die Wimpern (ciliae),
- 5) die Häkchen (hamuli).

Es hat sich als zweckmäßig erwiesen, zum Teil einige ältere, zum Teil aber auch neue Bezeichnungen für die einzelnen Bestandteile der Feder einzuführen. Hauptsächlich lasse ich Nr. 4 und Nr. 5 »Wimpern« und »Häkchen« weg, da sie keine selbständigen Teile der Feder, sondern bloß Fortsätze der sie zusammensetzenden Zellen sind. Anstatt des Ausdruckes »Äste« bediene ich mich des Wortes »sekundäre Kiele«, und setze weiterhin an Stelle der Strahlen »tertiäre Fasern«. Von letzteren unterscheide ich zwei Arten, nämlich »Hakenfasern« und »Bogenfasern«. Eine jede Schwungfeder besteht also für mich aus folgenden Teilen:

- 1) dem Kiel oder Hauptkiel,
- 2) den sekundären Kielen,
- 3) den tertiären Fasern:
 - a) Hakenfasern,
 - b) Bogenfasern.

Der Kiel erscheint als Träger aller Teile der Feder. Sein unterer Abschnitt ist rund und hohl (Spule), sein oberer, bedeutend längerer Abschnitt mehr oder weniger vierkantig, mit lufthaltigen Markzellen erfüllt (Schaft). Der Hauptkiel ist schwach gekrümmt, und zwar gegen den Körper des Vogels. Zu den Seiten des Hauptkiels liegen in einer Ebene die beiden Federfahnen. Diese sind bei den an der Ulna inserierten Armschwingen annähernd gleich groß, nach außen zu nimmt jedoch die äußere Federfahne der inneren gegenüber an Breite stetig ab. Die äußersten der an den Metakarpalien und den Phalangen inserierten Handschwingen tragen daher zwar eine breite Innenfahne, dagegen nur eine ganz schmale Außenfahne. Die Federfahnen werden gebildet von den, schräg nach vorn und oben vom

Hauptkiel abgehenden sekundären Kielen, und von den, zweizeilig von diesen abgehenden tertiären Fasern. Diese letzteren stehen nämlich in sehr innigem Zusammenhang miteinander und tragen dazu bei, zusammen mit den parallel nebeneinander verlaufenden sekundären Kielen jene kontinuierliche Fläche zu bilden, als welche äußerlich jede Federfahne erscheint.

III. Material und Untersuchungsmethoden.

Sämtliche Untersuchungen wurden an Vogelbälgen vorgenommen, deren Schwungfedern gut erhalten waren. Dieselben wurden mir in liebenswürdigster und bereitwilligster Weise von Herrn Professor VON LENDENFELD zur Verfügung gestellt. Es kamen Schwungfedern folgender Vogelarten zur Untersuchung:

Passeres: *Fringilla spinus*, *Turdus vulgaris*, *Garrulus glandarius*.

Coraciae: *Merops apiaster*, *Galbula viridis*.

Bucerotes: *Buceros monoceros*.

Macrochires: *Cypselus apus*, *Micropus melba*, *Macropteryx mystaceus*.

Caprimulgi: *Podargus humeralis*, *Caprimulgus europaeus*.

Striges: *Strix flammea*, *Bubo maximus*, *Bubo mexicanus*, *Nyctea nivea*.

Psittaci: *Chrysotis aestiva*, *Sittace coerulea*, *Stringops habroptilus*.

Cuculi: *Cuculus canorus*.

Musophagi: *Turacus abboeristatus*.

Columbae: *Columba livia*.

Tubinares: *Diomedea exulans*.

Anseres: *Cygnus olor*.

Accipitres: *Aquila chrysaetus*¹.

Diese Liste kann selbstverständlich keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen. Indessen war mein Bestreben eben weniger darauf gerichtet, möglichst zahlreiche Arten, als vielmehr verschiedene Vogeltypen zu untersuchen, wobei gute, beziehungsweise schlechte Flugfähigkeit der betreffenden Vogelgruppe besonders berücksichtigt wurden. So erfuhren namentlich die Federn von *Columba*, den *Cypseliden* und *Diomedea* — durchwegs hervorragenden Fliegern — eine

¹ Der obigen systematischen Einteilung liegt die Arbeit von F. E. BEDDARD, »The Structure and Classification of Birds«, London 1898, zugrunde.

eingehende Bearbeitung. Als nicht minder interessant erwiesen sich, namentlich hinsichtlich ihrer Anpassung an die von andern Vögeln abweichende Lebensweise, die Federn der Nachtvögel, das ist der Striges und Caprimulgi.

Vielleicht dürfte es auffallend erscheinen, daß die Schwungfedern der nicht flugfähigen Vögel nicht mit in den Kreis der Untersuchungen gezogen wurden. Auch dies hat seinen Grund darin, daß ich die Flügelfedern hauptsächlich als für die Funktion des Fluges in Betracht kommende Organe untersuchte, und somit die nicht zum Fliegen verwendeten Schwungfedern außer acht lassen konnte. Übrigens ist es eine bekannte Tatsache, daß die Flügelfedern solcher Vögel keine Häkchen an ihren Fasern tragen, da die Herstellung einer beim Fluge wirksamen Fläche hier nicht erforderlich ist. Bei HOLLAND (1864, S. 197) finden wir in einer Anmerkung den Satz: »So haben die Flügelfedern der nicht flugfähigen Vögel keine Häkchen an den Strahlen (tertiäre Fasern), weil eben ihre Flügel keine so undurchdringliche Fläche zu bilden brauchen, wie bei den flugfähigen Vögeln: bei den Straußen sind die Strahlen ganz unverzweigt, kleine Dornfortsätze zeigen die Strahlen der Casuare, des *Apteryx*, etwas längere die der Pinguine.«

Bei der Einteilung der Federn habe ich die zahlreichen neuen Benennungen, wie sie ALIX (1864, S. 10), WRAY (1887, S. 344 bis 345) und andre vorgeschlagen haben, nicht berücksichtigt. Für unsre Zwecke genügt eben vollkommen die ältere Einteilung der Schwungfedern in Handschwingen und Armschwingen. Auch die bisher unerklärte, nicht seltene Erscheinung des Fehlens der fünften Armschwinge, der Aquincubitalismus, war natürlich bei der Behandlung des vorliegenden Themas nicht von Bedeutung. Schließlich sei noch bemerkt, daß die steifen, von dem ersten Gliede des Daumens getragenen, als Alula bekannten Federn, die BRONN als im weiteren Sinne zu den Schwungfedern gehörig hinstellt, nicht mit in Betracht gezogen wurden.

Daß sich der Bearbeitung eines so spröden und harten Materials, wie es die Hornsubstanz der Federn ist, bedeutende Schwierigkeiten in den Weg stellen würden, war vorauszusehen. Auf welche Weise die früheren Forscher ihre Untersuchungen an den ausgebildeten Federn angestellt haben, darüber haben sie sich nicht ausgesprochen. Wo sich nämlich Angaben über die bei der Untersuchung angewandten Methoden finden, da handelt es sich immer um in der Entwicklung begriffene, also noch nicht vollkommen verhornte Gebilde. Eingehender

hat zwar STRONG (1902, S. 148—151) seine Methoden beschrieben, doch spricht auch er bloß von der Behandlung von »feather germs«. Die Bearbeitung des Materials geschah folgendermaßen: Es wurde von jeder Vogelart immer eine der drei äußersten Handschwingen, gewöhnlich die längste, und außerdem eine beliebige Armschwinge genommen. Dann wurde zunächst ein Teil der Federfahne herausgeschnitten, auf den Objektträger gebracht, und in Kanadabalsam eingeschlossen. Die auf diese Weise gewonnenen Flächenpräparate waren für die Sicherstellung der natürlichen Lagebeziehungen der einzelnen Teile der Federfahne sehr wertvoll. Hierauf wurde einer der vom Hauptkiel seitlich abgehenden sekundären Kiele mitsamt den ihm ansitzenden tertiären Fasern abgetrennt. Die letzteren wurden nun auf einen Objektträger mittels eines scharfen Skalpell vom sekundären Kiel abgeschabt. Dadurch wurde stets eine große Anzahl von tertiären Fasern isoliert, die nun in den verschiedensten Lagen den Objektträger bedeckten. Auch diese wurden in Kanadabalsam eingeschlossen. Weiße, pigmentlose Federn wurden darin so durchsichtig, daß eine Untersuchung derselben sich als sehr schwierig erwies. Ich mußte daher verschiedene Färbungen versuchen. Merkwürdigerweise waren von den zahlreichen angewandten Farbstoffen bloß zwei brauchbar, nämlich Pikrinsäure, die zwar eine sehr schnelle, aber wenig ausgiebige, da zu lichte Färbung verursachte, und Safranin, welches bei richtiger Anwendung gute Resultate lieferte. Ich verwendete das Safranin in halbalkoholischer Lösung und färbte damit 6—12 Stunden; nach dem Färben wurden die Federn zuerst getrocknet und hierauf weiter behandelt.

Die schwierigste aber auch dankbarste Methode war das Schneiden mit dem Mikrotom, wobei die Brüchigkeit des Materials sich als besonders störend erwies. Die Einbettung geschah entweder durch Chloroform in Paraffin oder in Celloidin.

Beim Schneiden der Paraffinblöcke wandte ich mit Erfolg das Aufstreichen von flüssigem Paraffin nach jedem Schnitte an, welches mittels eines kalten Luftstrahles zum schnellen Erstarren gebracht wurde¹. Ferner bewährte sich beim Paraffinschneiden die auch sonst bei härterem Material wohl mitunter angewandte schiefe Stellung des Messers. Bei der Paraffinmethode wurde immer vor dem Einbetten

¹ Die angewandte Methode wurde von Herrn Professor v. LENDENFELD in der »Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und mikroskopische Technik«, Bd. XVIII, S. 18—19 beschrieben.

mit Safranin gefärbt. Die Schnitte wurden mit Schällibaum aufgeklebt und mittels Xylol aufgehellt. Obgleich diese Methode mitunter ausgezeichnete dünne Schnitte lieferte, hatte sie doch den Nachteil, daß häufig die Schnitte zersplitterten, oder beim Auflösen des Paraffins zahlreiche Bestandteile derselben wegschwammen.

Ein solches Zersplittern wurde beim Schneiden in Celloidin beinahe vollkommen verhindert. Freilich hat auch die Celloidinmethode verschiedene Schattenseiten. Erstens ist es schwer, dünne Schnitte zu machen wie beim Paraffin, zweitens aber ist die Färbung in diesem Falle viel schwieriger. Färbt man nämlich vor dem Einbetten, so zieht der Äther selbst die stärkste Färbung während der Dauer der Einbettung vollkommen aus. Man muß also zur Schnittfärbung mit Safranin Zuflucht nehmen. Will man aber mit Safranin nachfärben, so muß man dies sehr lang, 12—24 Stunden tun, da sonst beim Entwässern der Schnitte alle Farbe verloren geht. Färbt man aber so lange, so färbt sich auch das Celloidin mit, was mitunter sehr störend ist. Die Schnitte wurden anfänglich bloß in zwei verschiedenen Richtungen geführt, und zwar parallel zu einer der beiden tertiären Faserarten und erwiesen sich für deren genaues Studium als sehr instruktiv. Sie boten jedoch nur wenige oder gar keine Anhaltspunkte zum Studium der Morphologie der sekundären Kiele. Es wurden deshalb auch eingebettete Federstücke senkrecht auf die Richtung der sekundären Kiele geschnitten, welche einerseits über den Bau derselben die gewünschte Aufklärung gaben, anderseits aber die durch die beiden früheren Schnittarten gewonnenen Beobachtungen an den tertiären Fasern ergänzten.

IV. Spezieller Teil.

A. Der Hauptkiel.

Die Morphologie und die funktionelle Bedeutung des Hauptkiesels (Taf. XXIX, Fig. 6 *Htk*) sind schon wiederholt eingehend besprochen worden, namentlich AHLBORN (1896, S. 15—16) hat eine ausführliche, mit einer Abbildung versehene Beschreibung dieses Teiles der Feder gegeben, und auf die Wichtigkeit verschiedener anatomischer Einheiten derselben für den Flug aufmerksam gemacht. Wir können uns daher, ohne dieses Thema näher zu berühren, sofort unserer eigentlichen Aufgabe zuwenden, nämlich der Beschreibung der einzelnen, die Federfahne zusammensetzenden Teile. Wir wollen dabei mit der Besprechung der sekundären Kiele beginnen.

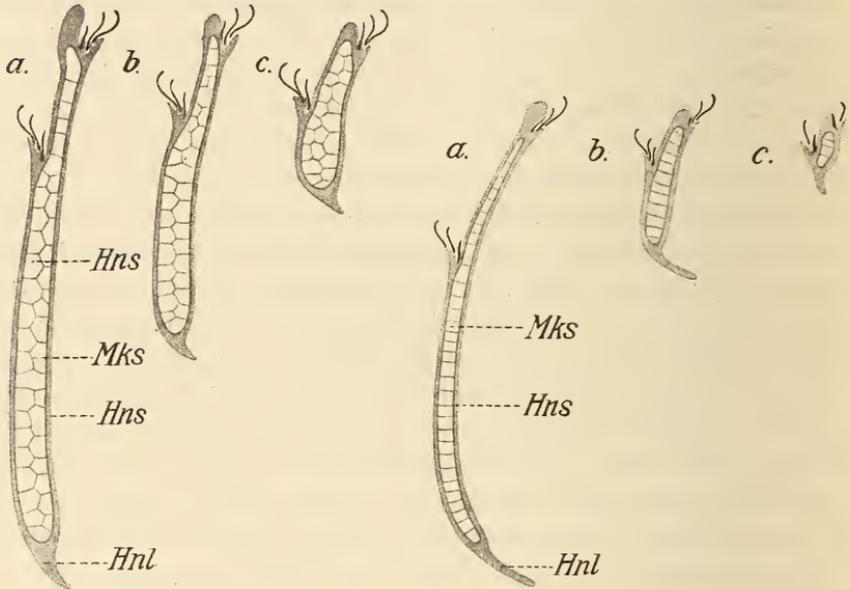
B. Die sekundären Kiele.

Die sekundären Kiele sind die Träger der Federfahnen. Sowie sie selbst fiederförmig vom Hauptkiele abgehen, tragen sie auch an ihrer dorsalen Längskante eine tertiäre Fiederung, gebildet von den Haken- und Bogenfasern.

CLEMENT (1876, S. 282) hat, freilich in etwas anderer Form, zuerst auf diese Erscheinung aufmerksam gemacht. Er nennt die, von den beiden Fahnen einer Feder gebildete Fläche *vexillum* und dem gegenüber die von den tertiären Fasern zu beiden Seiten der sekundären Kiele gebildeten Fahnen *vexillum primitif*. Nach ihm hat STRASSER (1885, S. 197) in einer Beschreibung der Schwungfedern der Vögel auf diese Beziehungen Rücksicht genommen, und geradezu die Ausdrücke sekundäre Kiele und sekundäre Bärte zum Unterschied von den primären der ganzen Feder eingeführt. Dieselben Namen hat auch PARSEVAL (1887, S. 69) beibehalten. Seither finden sich leider diese, wie mir scheint sehr passenden Bezeichnungen in der Literatur nicht mehr vor, sondern gerade die deutschen Forscher scheinen bestrebt, möglichst zahlreiche und verschiedene Namen aufzustellen. Einige Beispiele seien zum Beweise hierfür angeführt: CUVIER (1809) nennt die sekundären Kiele »Fasern«, CARUS (1818) und HEUSINGER (1822) »Strahlen«, NITZSCH (1840) »Äste«, ebenso HOLLAND (1863), SCHROEDER (1880) und KLEE (1886), — DAVIES (1889) wieder »Strahlen«, HÄCKER (1890) und (1900) benutzt den Namen »Fiedern erster Ordnung«, AHLBORN (1896) endlich nennt sie bloß »Fiedern«; kurz, während französische und englische Autoren sich seit etwa 50 Jahren für die Bezeichnung »barbes« geeinigt haben, findet man beinahe in jeder neuen deutschen Abhandlung über den Bau der Federn auch einen neuen Ausdruck für die sekundären Kiele. Ich will die Bezeichnung sekundäre Kiele, die mir die anatomischen Beziehungen und die funktionelle Bedeutung dieser Teile der Feder am besten wiederzugeben scheint, beibehalten, und meinen weiteren Besprechungen zugrunde legen.

AHLBORN (1896) gibt eine kurze Beschreibung der sekundären Kiele, die er »Fiedern« nennt und sagt weiter, »die Fiederlamelle stehe rechtwinklig zur Fläche der Federfahne, also hochkantig wie die Deckbalken eines Hauses und infolgedessen sei die Fieder besonders geeignet, einem senkrecht zur Federfahne erfolgenden Drucke Widerstand zu leisten, und auf diese Weise den Körper zu tragen und zu heben«. Wenngleich dies im großen Ganzen wohl zutrifft, so

läßt, glaube ich, AHLBORN hierbei einen wichtigen anatomischen Bestandteil unberücksichtigt, welchen er zwar später als einigen Vogelarten zukommend bezeichnet, welcher aber in verschieden hohem Grade den sekundären Kiele der äußeren Handschwingen bei allen Vögeln zukommt, und dessen Funktion beim Fluge von nicht zu unterschätzender Bedeutung sein dürfte. Ich meine nämlich die, die untere Kante des sekundären Kieles bildende Hornleiste. Eine eingehende



Textfig. 1.

Drei Querschnitte eines sekundären Kieles von *Columba livia*. Vergr. 100. *a*, nahe am Hauptkiel, *b*, in der Mitte, *c*, am äußeren Rande der breiten Federfahne. *Mks*, Marksubstanz; *Hns*, Hornsubstanz; *Hnl*, Hornlamelle.

Textfig. 2.

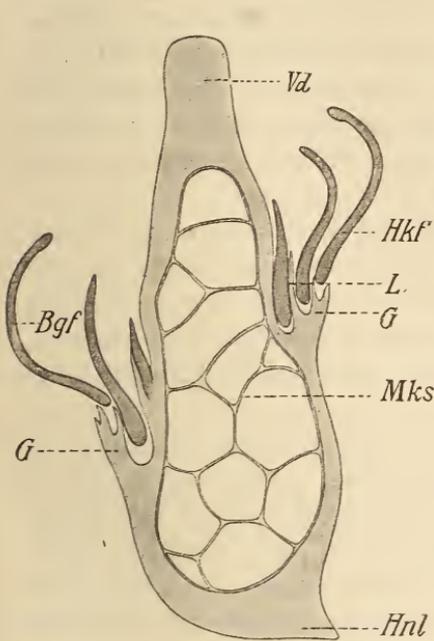
Drei Querschnitte eines sekundären Kieles von *Caprimulgus europaeus*. Vergr. 100. *a*, nahe am Hauptkiel, *b*, in der Mitte, *c*, am äußeren Rande der breiten Federfahne. *Mks*, Marksubstanz; *Hns*, Hornsubstanz; *Hnl*, Hornlamelle.

Besprechung dieser Hornleiste und ihrer mutmaßlichen Bedeutung wird später gegeben werden.

Die sekundären Kiele entspringen dorsal zu den Seiten des Hauptkiesels und ziehen alle untereinander parallel schräg nach außen. Der Winkel, unter dem sie vom Hauptkiel abgehen, beträgt bei den Armschwingen etwa 50° , und ändert sich in der ganzen Länge der Feder an den beiden Fahnen nur wenig. Größeren Schwankungen ist er bei den Handschwingen unterworfen. Hier ist er an der Basis der Fahne am größten, auch etwa 50° , während er gegen die Spitze der Feder hin immer kleiner wird, so daß die äußersten sekundären Kiele nurmehr unter einem Winkel von $20-25^\circ$ vom Hauptkiele abgehen.

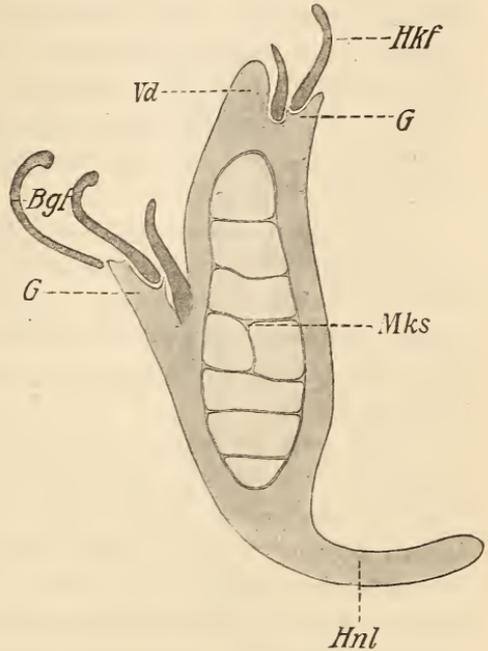
In den mittleren, breitesten Teilen der Federfläche beträgt die Größe dieses Winkels 30–40°. An der Außenfahne der Handschwingen ist der Winkel immer kleiner als an der gegenüberliegenden Innenfahne desselben Federteiles.

An ihrem Ende ändern die sekundären Kiele ihre ursprüngliche Richtung, so daß ihre Spitzen gegen die Spitze der Feder gewendet sind.



Textfig. 3.

Querschnitt eines sekundären Kieles von *Columba livia*, vom äußeren Rande der Federfahne. Vergr. 600. *Hkf*, Hakenfasern; *Bgf*, Bogenfasern; *Mks*, Marksubstanz; *Hnl*, Hornlamelle; *G*, Gesims; *Vd*, dorsale Verdickung der Hornsubstanz.



Textfig. 4.

Querschnitt eines sekundären Kieles von *Caprimulgus europaeus*, aus der Mitte der Federfahne. Vergr. 600. *Hkf*, Hakenfasern; *Bgf*, Bogenfasern; *Mks*, Marksubstanz; *Hnl*, Hornlamelle; *G*, Gesims; *L*, Leisten des Gesimses; *Vd*, dorsale Verdickung der Hornsubstanz.

Die sekundären Kiele sind dünne, seitlich abgeplattete, bandähnliche Gebilde, welche bei ihrem Ursprung am Hauptkiel am höchsten sind, in ihrem Verlaufe aber an Höhe abnehmen und schließlich in feine Spitzen auslaufen (Textfig. 1, 2 a, b, c). Wir müssen gleich an dieser Stelle den histologischen Bau der sekundären Kiele erörtern: Ebenso wie der Hauptkiel bestehen auch die sekundären Kiele im Innern aus einer, von großen polygonalen, luftgefüllten Zellen gebildeten Marksubstanz (Textfig. 1, 2, 3, 4 *Mks*) und einer diese allseits umgebenden Hornschicht (Textfig. 1, 2, 3, 4 *Hns*). Die Tatsache,

daß Horn- und Marksubstanz nicht wesentlich voneinander verschieden seien, sondern aus ursprünglich gleichartigen, später »Intermediärzellen« genannten Elementen durch deren verschiedenartige Differenzierung entstehen, hat schon KLEE (1886, S. 29—30) hervorgehoben. Deutlicher und ausführlicher hat DAVIES (1889, S. 588—589) den Umwandlungsprozeß der Intermediärzellen zur Horn- und Marksubstanz beschrieben. Nach ihm sind die Markzellen stark modifizierte Hornzellen. »Die Modifikation besteht in einer starken Größenzunahme des zentralen Raumes, welcher in verhornten Zellen den Kern enthält, verbunden mit einer Veränderung in der Gestalt der Zelle.« Die relativen Lagebeziehungen der Horn- und Marksubstanz zueinander zeigen uns Querschnitte sekundärer Kiele (Textfig. 1—5, Taf. XXIX, Fig. 7, 8).

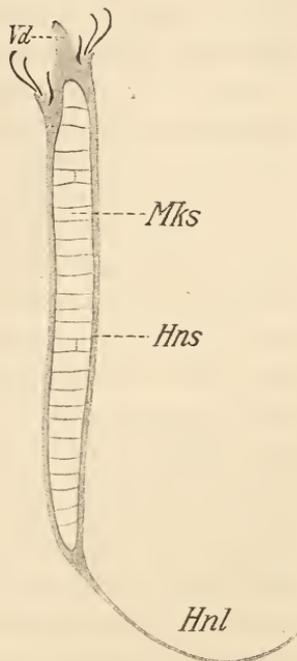
Vor allem sehen wir hier, daß die Marksubstanz nach zwei verschiedenen Typen angeordnet sein kann: Im ersten Falle, wie wir ihn bei weitaus den meisten Vogelarten antreffen, ist sie unregelmäßig mehrschichtig, wobei die Zellen unregelmäßig angeordnet sind, und das Innere des sekundären Kiels eine wabige Struktur zeigt (Textfig. 1, 3).

Der zweite Typus ist durch die Eulen und Caprimulgiden vertreten. Bei einem Querschnitt durch den sekundären Kiel ihrer Federn erhalten wir Bilder, wie sie Textfig. 2, 4, 5 und Taf. XXIX, Fig. 7 zeigen. Hier sind die Markzellen in einer einzigen Schicht übereinander gelagert, die einzelnen Elemente — regelmäßige Polyeder — sind dachziegelartig übereinander geschichtet, und nur selten sind unregelmäßig polygonale Zellen eingeschoben, welche die sonst einfache Reihe zu einer mehrschichtigen machen.

Die Querschnittsbilder geben aber auch wichtige Aufschlüsse über gewisse anatomische Formenmerkmale der sekundären Kiele. Sie zeigen vor allem, daß die sekundären Kiele keine einfachen geraden Lamellen, sondern mehr oder weniger rinnenförmig eingebogen sind. Die Rinnenform ist weniger deutlich bei den Armschwingen, bedeutend stärker bei den Handschwingen ausgebildet. Auch der Umstand, daß die sekundären Kiele an ihrem Ursprung am höchsten sind und nach außen zu niedriger werden, steht bei vielen Vogelarten insofern in Beziehung zur Konkavität, als da, wo die Kiele am höchsten sind, auch die Rinnenform am deutlichsten ausgeprägt ist, dagegen nach außen zu, mit dem Niedrigerwerden der sekundären Kiele allmählich abnimmt, um schließlich beinahe vollkommen zu verschwinden.

STRONG (1902, S. 158—159) weist bei der Beschreibung der sekundären Kiele auf eine, die untere Kante repräsentierende, leistenförmige Bildung der Hornsubstanz hin, die er »ventral ridge« nennt, und als den sekundären Kielen immer zukommendes Merkmal hinstellt. In frühzeitigen Stadien der Entwicklung soll diese Hornleiste sehr groß sein, um im Verlaufe des Verhornungsprozesses stark rückgebildet zu werden. Diese, selbst bei den Deckfedern des Flügels sich vorfindende ventrale Hornleiste der sekundären Kiele (Taf. XXIX, Fig. 8) ist auch ein anatomisch, namentlich aber wohl funktionell wichtiges Merkmal aller Schwungfedern. In ihrer einfachsten Form ist sie eine spitzige, schwache Vorrangung an der Ventralseite, welche schräg nach vorn, stets in bestimmter Richtung, und zwar gegen den Hauptkiel gewendet ist.

Bei den verschiedenen Vogelarten ist die Größe dieser Randleiste an den entsprechenden Teilen der Federn ganz außerordentlich verschieden. Relativ klein bei *Columba*, *Cypselus* u. a., erscheint sie schon größer bei den Caprimulgiden (Textfig. 2, 4, Taf. XXIX, *Hnl*), noch stärker entwickelt bei den Eulen und bei vielen Wasservögeln, am mächtigsten aber bei *Aquila* unter den Tagraubvögeln und bei *Diomedea* unter den Tubinares. Hand in Hand mit der Größe der ventralen Hornleiste geht auch bei allen genannten Vogelarten die Stärke der Konkavität der sekundären Kiele. Die mächtige Ausbildung der ventralen Hornlamelle, verbunden mit der stark ausgeprägten Rinneform der sekundären Kiele bei *Aquila* und *Diomedea* dürfte zu dem besonderen, von dem anderer Vögel abweichenden Fluge der genannten Arten, der als Segelflug bezeichnet wird, in Beziehung stehen, ja für denselben vielleicht eben wegen des möglichen, innigen Anschlusses der sekundären Kiele aneinander geradezu wesentlich sein, obgleich das Vorkommen ähnlicher Bildungen auch bei den Federn von minder



Textfig. 5.

Querschnitt eines sekundären Kieles von *Bubo maximus*, nahe am Hauptkiel. Vergr. 100. *Mks*, Marksubstanz; *Hns*, Hornsubstanz; *Hnl*, Hornlamelle; *Vd*, dorsale Verdickung der Hornsubstanz.

guten Seglern, wie bei den Striges und einigen Schwimmvögeln dieser Annahme entgegenzustehen scheint.

AHLBORN (1896, S. 20) beschreibt eine, von ihm bei gewissen Teilen der Schwungfedern der Ente, des Schwans und anderer Vögel beobachtete Eigentümlichkeit: Es ist dies ein auf der Unterseite der Federn sichtbares Areal, welches wie mit einem Gelatinehäutchen überzogen erscheint. »Diese Erscheinung kommt dadurch zustande, daß hier die Fiedern außer der gewöhnlichen Verknüpfung (durch die Fiederchen und deren Anhänge) noch durch zarte, häutige Säume verbunden sind, welche die Zwischenräume der benachbarten Fiederlamellen an der Unterseite der Feder überbrücken. Die untere Kante jeder Fiederlamelle hat an der nach der Spitze der Feder gerichteten Seite einen schmalen, rechtwinklig umgebogenen Randsaum, welcher genau auf den glatten Unterrand der davorliegenden Fiederlamelle paßt und sich ihm federnd eng anschließt.« Dieser schmale rechtwinklig umgebogene Randsaum ist nichts anderes als die ventrale Hornleiste der sekundären Kiele, welche eben hier sehr stark ausgebildet ist. Warum aber sagt AHLBORN ausdrücklich, dieses dünne Häutchen finde sich nur in der dem Hauptkiel benachbarten Hälfte der Fahnen? Auch dies hat seinen Grund in ganz bestimmten Formverhältnissen, die ganz allgemein den sekundären Kielen aller Vögel zukommen, bei den von AHLBORN zitierten jedoch besonders deutlich zutage treten, nämlich in der Höhenabnahme der sekundären Kiele von ihrem Ursprung am Hauptkiel gegen die Außenseite der Federfahne. Diese Höhenabnahme findet nicht immer gleichmäßig statt. Bei einigen Vögeln ist sie ganz allmählich, die sekundären Kiele pflegen hier auch weniger rinnenförmig eingebogen, sondern mehr gerade nach abwärts vorragend zu sein, so daß man hier deutlich die Rippung auf der Unterseite der Federn sehen kann, von der schon PARSEVAL (1889, S. 70) spricht. Anders bei den von AHLBORN beschriebenen Vögeln, bei den Striges, Accipitres und bei *Diomedea*. Hier sind nämlich die sekundären Kiele an ihrem Ursprung sehr hoch und stark konkav, die ventrale Hornleiste, die, wie wir wissen, hier eine beträchtliche Größe hat, legt sich vermöge ihrer starken Krümmung beinahe horizontal und reicht bis zur konvexen Rückseite des nächstfolgenden sekundären Kieles (Taf. XXIX, Fig. 1). In der Mitte der Länge des sekundären Kieles jedoch ist die Hornleiste bereits um so viel kleiner geworden, und die Stärke der Krümmung hat bereits derart abgenommen, daß in einer ganz bestimmten Zone die durch die Hornleiste hergestellte Verbindung der sekundären Kiele aufhört, und dieselben

jetzt nur noch nach unten vorragend nebeneinander verlaufen. Wenn man eine umgekehrte, mit der Unterseite nach oben gelegte Feder bei auffallendem Lichte betrachtet, so kann man diese Verhältnisse auch deswegen deutlich sehen, weil im proximalen Drittel der sekundären Kiele von den hier relativ großen und beinahe horizontalen Hornleisten das Licht stark zurückgeworfen wird, und dadurch in einer, dem Hauptkiel benachbarten Zone der Federfahne ein silberartiger Reflex entsteht, der dann mit dem Kleinerwerden der Leisten in einer, wieder zum Hauptkiel parallelen Linie plötzlich aufhört. Diese Erscheinung läßt sich in stärkerem oder geringerem Grade bei den Schwungfedern aller Vögel beobachten.

Auch hinsichtlich der Form der ventralen Hornleiste können wir zwei Haupttypen unterscheiden, von denen der eine durch die Federn von *Columba*, der zweite durch die der *Striges*, *Tubinares* und *Accipitres* repräsentiert wird. Im ersten Falle ist sie eine, am Ursprung ziemlich breite, im Verhältnis zum sekundären Kiel niedrige und nach unten zu stark keilförmig zugespitzte ventrale Vorrangung der Hornsubstanz mit nur schwacher Konkavität (Textfig. 1). Im zweiten Falle dagegen eine schon am Ursprung dünne, sehr hohe und stark konkave, bandähnliche Bildung mit ebenfalls zugespitzter ventraler Kante (Textfig. 5). Zwischen diesen beiden Hauptformen, welche an Querschnitten der sekundären Kiele am deutlichsten sind, kommen zahlreiche Zwischenformen vor, die sich bald mehr an den einen, bald mehr an den andern Typus anlehnen. Von allen übrigen untersuchten Arten abweichende Verhältnisse fand ich nur bei den sekundären Kielen der *Caprimulgiden*, wo die Hornleiste an ihrer unteren Kante nicht zugespitzt ist, sondern beinahe in derselben Stärke, in der sie entspringt, unten stumpf endigt (Textfig. 4, Taf. XXIX, Fig. 7). Der ventralen Hornleiste gegenüber entspringt auch an der oberen Kante des sekundären Kiels eine oben abgerundete Verdickung der Hornsubstanz, deren Form jedoch nicht so variabel ist, wie die jener, und deren mechanische Bedeutung auch wohl nicht im entferntesten der der ventralen Hornleiste gleichkommt (Textfig. 3, 4, 5 *Vd*).

Die Ursprungsstellen der tertiären Fasern an den sekundären Kielen sind durch einen ziemlich komplizierten Apparat gefestigt. Solange ich bloß Schnitte untersuchte, die in der Richtung von einer der beiden tertiären Faserarten geführt waren, konnte ich die Ansatzstellen derselben nur undeutlich erkennen. Hier hatte es bloß den Anschein, als ob der unterhalb der Ursprungsstellen gelegene Teil des

sekundären Kiels etwas verdickt wäre, ohne daß die so gewonnenen Bilder eine befriedigende Erklärung der tatsächlichen Verhältnisse gestattet hätten. Erst wieder Schnitte senkrecht zur Länge der sekundären Kiele ergaben die gewünschte Lösung des Problems. In der ganzen bisherigen Literatur konnte ich eine Beschreibung dieses Apparats nicht finden. Dagegen enthalten die Arbeiten von HÄCKER (1890, Taf. IV und 1901, Taf. XIV) einige Abbildungen von Querschnitten sekundärer Kiele, welche die Verhältnisse, die ich nachstehend beschreiben will, wenn auch nicht vollkommen richtig, so doch wesentlich besser und naturgetreuer zur Darstellung bringen, als die früheren Arbeiten, z. B. diejenige von CHADBOURNE (1897, Taf. Ia). Die von STRONG (1902, S. 160) erwähnte Abhandlung von JEFFRIES (1883) konnte ich leider nicht bekommen, doch sollen dessen Abbildungen nach STRONGS Kritik (S. 160) vollkommen unrichtig sein. STRONG selbst hat endlich in den Figuren 7, 8, 9, Taf. I vorzügliche Querschnitte sekundärer Kiele veröffentlicht. Da er jedoch nur Querschnitte durch die sekundären Kiele von Deckfedern führte, ich jedoch Schwungfedern schnitt, so wichen die von mir gewonnenen Resultate von den seinigen ziemlich stark ab, insofern, als die Verhältnisse hier bedeutend komplizierter waren wie dort. Meinen Beobachtungen zufolge stellt sich die Sache folgendermaßen dar: Unterhalb der Ursprungsstellen der tertiären Fasern erhebt sich von den Seitenflächen des sekundären Kiels je ein schräg nach aufwärts verlaufendes Gesims (Textfig. 3, 4 G). Dasselbe besteht vollständig aus Hornsubstanz. Seine Außenseite ist glatt und geht nach unten zu in die Hornlamelle des sekundären Kiels über. Von der inneren, gegen den sekundären Kiel gerichteten Seite dagegen sehen wir mehrere Leisten sich senkrecht vom Gesims erheben (Textfig. 3 L). Die dem sekundären Kiel zunächst gelegene und am tiefsten an der Innenseite des Gesimses entspringende Leiste ist die höchste, die nächstfolgende niedriger und die dritte und vierte — mehr kommen überhaupt nicht vor — sind nur noch als ganz schwache Erhebungen bemerkbar. Die Leisten selbst sind basal am breitesten und verjüngen sich nach oben allmählich. Ihre Zahl schwankt zwischen 2 und 4 und dürfte wohl bei den sekundären Kielen größerer Federn größer sein als bei denen kleinerer. Bei den kleinen Deckfedern der Vögel findet sich, wie aus STRONGS Abbildungen ersichtlich ist, zwar das Gesims, doch ist eine weitere Differenzierung desselben in Form von Leisten nicht zu bemerken. Am schwierigsten ist die Beantwortung der Frage, wie die äußere Kante des Gesimses beschaffen

ist. Ohne in dieser Richtung eine vollkommen befriedigende Lösung gefunden zu haben, glaube ich behaupten zu dürfen, daß dieselbe keine glatte Kante, sondern eher durch zwischen den einzelnen Leisten liegende Einschnitte unterbrochen sein dürfte. Wäre dies nicht der Fall, so müßte an aufeinander folgenden Schnitten durch einen sekundären Kiel das Gesims stets genau dieselbe Höhe haben, was ich an Schnittserien nie beobachtet habe. Es wechselte vielmehr die Höhe und das Aussehen des obersten Gesimsrandes bei jedem einzelnen Schnitte, und diese Tatsache gibt wohl genügenden Grund zu obiger Vermutung. Zwischen den aufeinander folgenden Leisten nun liegen bei den Schwungfedern die unteren verdickten Randteile der tertiären Fasern, und zwar die erste zwischen dem sekundären Kiel und der ersten Leiste, die zweite zwischen dieser und der nächstfolgenden (Textfig. 3, 4). Sind mehr als zwei Leisten vorhanden, so ist die dritte und vierte nurmehr so klein, und die zwischen ihnen liegende Rinne so seicht, daß gewöhnlich keine Faser mehr darin zu sehen ist, sondern in der Regel herausgehoben erscheint.

Bei der Betrachtung von Flächenpräparaten stellen sich die geschilderten Verhältnisse folgendermaßen dar: An den Ursprungsstellen der Haken- und Bogenfasern am sekundären Kiel bemerkt man eine Menge kurzer, untereinander paralleler Streifen. Dieselben entspringen wechselweise zwischen je zwei tertiären Fasern unter einem etwas spitzeren Winkel als diese, und kreuzen daher deren Richtung unter einem Winkel von etwa 20—25°. In einer, zum sekundären Kiele parallelen Linie, der Kante des Gesimses, hören diese Streifen plötzlich auf. Die Streifen sind die in der Aufsicht gesehenen Leisten des Gesimses (Taf. XXXI, Fig. 22 L).

Fassen wir diese beiden Befunde zusammen, so ergibt sich daraus, daß die basalen Anfangsteile der tertiären Fasern zwischen kulissenartig nebeneinander stehenden Wänden verlaufen. An der schräg aufwärts gerichteten Innenseite eines festen Gesimses entspringend, sind diese Kulissen an ihrem Ursprung am höchsten, werden nach außen allmählich niedriger, um schließlich in die Außenkante des Gesimses überzugehen. Die unteren verdickten Ränder der Anfangsteile der tertiären Fasern verlaufen eine Zeitlang zwischen diesen Leisten, heben sich aber später zwischen denselben heraus und ziehen über die äußere Kante des Gesimses hinweg, wobei der Winkel, den sie ursprünglich mit dem sekundären Kiel einschließen, stumpfer wird.

Die sekundären Kiele sind es vor allem, welche die äußere Form der Federfahne beeinflussen. An den beiden, beinahe symmetrisch

gebauten Fahnen der distalen Armschwingen ziehen die sekundären Kiele annähernd horizontal, und so sind auch die beiden Fahnenhälften beinahe vollkommen horizontal. An der breiten Innenfahne der äußeren Handschwingen dagegen verlaufen die sekundären Kiele bloß anfangs horizontal, senken sich später, vor der Breitenmitte der Fahne etwas nach abwärts, um sich gegen die Außenseite derselben wieder emporzuheben. Hierdurch erscheint die rückwärtige Federfahne schwach S-förmig gekrümmt, ihr Rand deutlich emporgehoben, während dagegen bei der Außenfahne die hier sehr kurzen sekundären Kiele bloß schwach nach abwärts gekrümmt sind, und dadurch der vordere Rand der schmalen Fahne ebenfalls leicht abwärts gebogen erscheint. Diese, aus der Gestalt der sekundären Kiele resultierenden Formverhältnisse der Federfahnen und das dadurch verursachte Ineinandergreifen der einzelnen Schwungfedern eines Flügels hat AHLBORN (1896, S. 18) eingehend besprochen, so daß es hier genügt, auf seine diesbezüglichen Angaben zu verweisen. Bloß auf eine Eigentümlichkeit derjenigen Federn zahlreicher Vögel, namentlich vieler Raubvögel, will ich aufmerksam machen, bei denen die Fahne im oberen Drittel ihrer Länge plötzlich verschmälert ist. Hier ist nämlich die rückwärtige Fahne in ihrem breiten, unteren Teile deutlich S-förmig gekrümmt, ihr äußerer Rand stark emporgehoben, während dagegen beim Übergang in den vorderen, schmalen Teil diese Krümmung plötzlich aufhört, und die rückwärtige Fahne jetzt nur mehr ähnlich der vorderen, schwach abwärts gebogen erscheint. Da aber, nach AHLBORN (1896, S. 18) die S-förmige Krümmung der Hinterfahne der einen Feder, und die Abwärtskrümmung der Vorderfahne der nächstfolgenden zum festen Ineinandergreifen aller Teile des Flügels dient, so ist wohl unmittelbar einleuchtend, daß dies bei den Flügeln dieser Vögel nur insoweit nötig ist, als sich, ihrer Form nach, die einzelnen Federn gegenseitig überdecken können. Wenn nun ein Vogel mit distal verschmälerten Handschwingen seinen Flügel ausspannt, so können sich die äußeren Teile der Schwungfedern wegen ihrer eigentümlichen Form nicht überdecken, sondern sind fingerförmig auseinandergespreizt, und deswegen entbehren diese freien Teile der Federn jener besonderen Krümmung, welche zur Herstellung einer geschlossenen Fläche notwendig ist.

Die sekundären Kiele sind nicht bei allen Schwungfedern eines Flügels gleich gebaut. Wir haben vielmehr eine regelmäßige Größen- und Gestaltsänderung in den verschiedenen Federn eines Flügels einerseits, und in den verschiedenen Teilen einer jeden einzelnen Feder

anderseits zu verzeichnen: Wenn wir die Schwungfedern eines Flügels miteinander vergleichen, so sehen wir, daß die sekundären Kiele bei den innersten, dem Körper des Vogels zunächst gelegenen Armschwingen am dünnsten und schwächsten sind, und nach vorn zu, wenn auch nur allmählich, doch stetig an Höhe und Dicke zunehmen. Erst bei den äußersten Handschwingen wird die Größenzunahme in den beiden erwähnten Richtungen deutlicher, und erreicht an einer der letzten, gewöhnlich der längsten Handschwingen ihren Höhepunkt. Es macht sich also am ganzen Flügel eine Versteifung der sekundären Kiele von innen nach außen bemerkbar. Hand in Hand hiermit geht auch eine Vergrößerung der ventralen Hornleiste, die bei den Armschwingen noch relativ klein ist, bei den Handschwingen mancher Vögel aber die kolossalen Dimensionen annimmt, wie wir sie bei *Diomedea*, den *Accipitres* und *Striges* kennen gelernt haben. Dabei wird auch die äußere Federfahne bei den Handschwingen der inneren gegenüber immer schmaler, zugleich aber auch steifer und fester. Daran ist vor allem die Gestalt der sekundären Kiele schuld. Diese werden um so kürzer, je schmaler die äußere Fahne ist. Die jetzt vollkommen lanzettförmigen Lamellen sind relativ hoch, ebenso hoch, wie die ihnen gegenüberliegenden, sekundären Kiele der breiten Fahne an ihrem Ursprung, nehmen in ihrem Verlaufe nur sehr wenig an Höhe ab, gehen auch nicht in lange feine Spitzen aus, sondern sind nur an ihrem Ende schwach zugespitzt. Und trotzdem der Zusammenhang der tertiären Fasern an der schmalen Außenfahne kein so inniger ist, wie an der breiten Innenfahne, besitzt jene dennoch vermöge dieser Ausbildung ihrer sekundären Kiele eine größere Festigkeit. Hier spielt noch ein zweiter Faktor eine wichtige Rolle —, die Elastizität der sekundären Kiele. Diese trägt nicht wenig dazu bei, die Elemente der schmalen Außenfahne in ihrer natürlichen Lage und Anordnung zu erhalten. Wird an einer größeren Schwungfeder, wo die sekundären Kiele sehr hoch sind, die Außenfahne gegen die Richtung derselben gestrichen, so werden diese, da sie durch die tertiären Fasern nicht fest zusammengehalten werden, sich voneinander trennen, vermöge ihrer Elastizität aber sofort in ihre frühere Lage zurückschnellen, so der Federfahne vollständig ihr natürliches Aussehen verleihend.

Abgesehen von diesen Größenunterschieden in den verschiedenen Federn des Vogelflügels lassen sich auch in den verschiedenen Partien der einzelnen Federn ähnliche, regelmäßige Größenschwankungen konstatieren. Am naheliegendsten ist naturgemäß die Annahme, daß

die sekundären Kiele an der Federbasis, da, wo der Hauptkiel am stärksten ist, am höchsten seien, und gegen die Spitze der Feder, mit dem Dünnerwerden des Hauptkiels, allmählich an Höhe abnehmen. Diese Verhältnisse finden sich denn auch bei den Armschwingen aller Vögel, außerdem aber typisch ausgebildet bei den äußeren Handschwingen von *Diomedea*. Anders verhält sich die Sache indes bei den äußeren Handschwingen zahlreicher anderer Vogelarten, wie der Columbinen, Coccygomorphen, Cypseliden, Strigiden, Natorn usw. Bei diesen sind die sekundären Kiele an der Federbasis der äußeren Handschwingen mäßig hoch, nehmen nach oben allmählich an Höhe zu, erreichen ihr Maximum in oder über der Federmitte, und werden dann gegen die Federspitze zu wieder niedriger. Messungen in entsprechenden Teilen verschiedener Handschwingen ergaben folgende Resultate:

Vogelart	Höhe des sekundären Kiels			
	Länge der ganzen Fahne	3 cm von der Basis	Mitte der Fahne	3 cm von der Spitze
<i>Macropteryx mystaceus</i> .	18 cm	300 μ	389 μ	233 μ
<i>Bubo maximus</i>	28 cm	550 μ	910 μ	700 μ
<i>Cygnus olor</i>	26 cm	489 μ	1223 μ	678 μ

Die sekundären Kiele sind sämtlich ganz nahe am Hauptkiel gemessen, also an der Stelle ihrer größten Höhe. Wir sehen beim Vergleiche dieser Zahlen, wie gewaltig, namentlich bei *Cygnus olor*, die Höhenzunahme von der Federbasis gegen die Federmitte ist. Daß dann die Höhenabnahme distalwärts eine langsame ist, und die sekundären Kiele noch 3 cm von der Federspitze, mitunter bedeutend höher sind, als ebensoweit von der Basis, dürfte weniger merkwürdig erscheinen.

Doch auch wenn wir diese Tatsachen von einem andern als dem rein anatomischen Gesichtspunkte betrachten, sind sie geeignet, unser Interesse in Anspruch zu nehmen. In der ganzen Natur sehen wir, daß die tierischen Organe den an ihre Funktion gestellten Anforderungen im höchsten Grade entsprechen, wir wissen, daß im allgemeinen ein Organ da, wo es am meisten in Anspruch genommen wird, auch am festesten und widerstandsfähigsten gebaut ist. Die Aufgabe der Feder nun ist in erster Linie die, den Körper des Vogels zu tragen und zu heben, d. h. einer von unten her wirkenden Kraft entgegen zu arbeiten. Dann dürfte man in der Annahme nicht fehl

gehen, daß dort, wo die sekundären Kiele am höchsten sind, die Federfahne als Fläche am stärksten und widerstandsfähigsten sein wird, also am besten geeignet, dem beim Fluge auf sie einwirkenden Drucke zu widerstehen. Wenn wir den Flügel als eine konkave Fläche betrachten, so können wir immerhin annehmen, daß beim Flügelschlag nicht alle Teile derselben unter gleichem Drucke stehen werden, sondern dort der Hauptangriffspunkt der Kraft zu suchen sein wird, wo die Federfläche am stärksten gebaut ist. Man müßte natürlich, abgesehen von der verschiedenen Stärke der Konkavität noch die relative Länge der Schwungfedern zum ganzen Flügel in Betracht ziehen. Bei *Diomedea* sind die Armschwingen gegenüber der Länge des mächtigen Flügels klein, die sekundären Kiele basal am höchsten. Im zweiten Falle sind die Schwungfedern im Verhältnis zum Flügel sehr lang, die sekundären Kiele erreichen das Maximum ihrer Höhe in oder hinter der Federmitte. Wie der Causalnexus zwischen den geschilderten anatomischen Tatsachen herzustellen wäre, ist schwer zu sagen. Dem Umstand aber, daß die geschilderten morphologischen Besonderheiten stets in ganz typischer Weise vergesellschaftet sind, wäre von seiten der Physiologen und Flugtechniker die gebührende Aufmerksamkeit zuzuwenden, so daß nur von dieser Seite ein Aufschluß über ihren ursächlichen Zusammenhang erwartet werden kann.

Anschließend an diese allgemeine Besprechung der sekundären Kiele muß ich noch eines besonderen Falles Erwähnung tun, der allgemeineren Interesses wert zu sein scheint: Ich meine nämlich die merkwürdige Bildung des äußeren Fahnenrandes der drei ersten Schwungfedern bei den Eulen. Dieser äußere Rand ist gezähnt, oder besser gesagt, kammartig umgeformt, und verleiht den distalen Handschwingen dieser Vögel ein vollkommen charakteristisches Aussehen (Taf. XXIX, Fig. 2, 5). Die Differenzierung des äußeren Fahnenrandes einiger Handschwingen der Eulen ist eine schon seit langem bekannte Tatsache. Ihrer Wirkung hauptsächlich wollen einige Autoren die Geräuschlosigkeit des Eulenfluges zuschreiben. Über den feineren Bau dieser Zähnelung gibt uns indes die Literatur gar keine Aufschlüsse. In Wirklichkeit sind die einzelnen Zähne dieses Kammes nichts anderes, als die Enden der sekundären Kiele der schmalen Federfahnen, welche sich hier nicht, wie bei den Schwungfedern anderer Vögel, an ihrer Spitze nach einwärts, gegen den Hauptkiel biegen, und eng aneinander legen, sondern, nachdem sie einige Zeit gerade verlaufen sind, sich plötzlich nach außen

wenden, so daß ihre Endteile beinahe senkrecht auf die Richtung des Hauptkiesels zu stehen kommen. Dabei können sich natürlich die Enden der sekundären Kiele nicht aneinander legen, sondern stehen in bestimmter Entfernung voneinander ab, so der Außenfahne ein kammähnliches Aussehen verleihend. Selbstverständlich sind die einzelnen Zähne dieses Kammes als sekundäre Kiele mit tertiären Fasern besetzt (Taf. XXIX, Fig. 2). Auffallend ist nun, daß diese Bildungen, die nur bei wenigen Eulenarten, z. B. der *Nyctea nivea* (Tagraubvogel!), fehlen, auch bei einer zweiten Gruppe von Nachtvögeln anzutreffen sind, nämlich bei einigen Caprimulgiden. Ich habe sie bei den äußersten Handschwingen einiger *Podargus*-Arten gefunden (Taf. XXIX, Fig. 4 Z), zwar nicht in so ausgeprägter Form, wie bei den Eulen, aber immerhin noch ziemlich deutlich. Der Familie *Caprimulgus* scheinen sie indes ganz allgemein zu fehlen. Ebenso wenig kommen sie bei dem, doch ebenfalls eine nächtliche Lebensweise führenden Eulenpapagei, *Stringops habroptilus* vor, der hinsichtlich des feineren Federbaues überhaupt keine der, für die übrigen Nachtvögel charakteristischen Merkmale aufweist.

C. Die tertiären Fasern.

1. Die Hakenfasern.

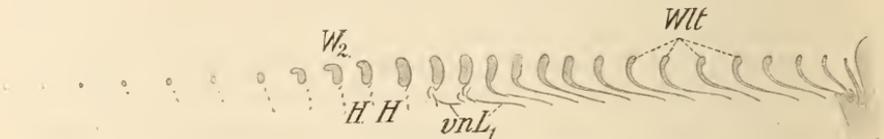
Zwischen diesen sekundären Kielen nun liegen zwei Systeme feinsten Fäserchen, die in ihrem innigen Zusammenhang jenes große Areal bilden, welches wir als die eigentliche, beim Fluge in Betracht kommende Federfläche anzusehen haben. Die tertiären Fasern entspringen dorsal fiederförmig zu beiden Seiten des sekundären Kieles, und bilden so zwei sekundäre Fahnen (Taf. XXXI, Fig. 23). Die tertiären Fasern, die von ihnen gebildeten sekundären Fahnen und deren Zusammensetzung zur Herstellung einer geschlossenen Fläche, dies alles haben bereits im vorigen Jahrhundert zahlreiche Forscher zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht. In den »Pterographischen Untersuchungen« (SCHROEDER, 1880, S. 3—14) findet sich eine kritische Besprechung aller bis dahin veröffentlichter Arbeiten. Unter den Forschern des 19. Jahrhunderts brachte NITZSCH (1840, S. 5—15) die erste und wissenschaftlich wertvolle Beschreibung des feineren Baues der Feder. Seine Untersuchungen sind dadurch um so wertvoller, weil NITZSCH außer dem vortrefflichen Text seiner Arbeit auch eine Reihe von Zeichnungen tertiärer Fasern veröffentlicht hat, die hinsichtlich ihrer sorgfältigen Ausführung lange Zeit unerreicht blieben. WRAY hat 1887 den Versuch gemacht, ein

vergrößertes Modell des feineren Baues der Feder herzustellen, und danach einige freilich sehr schematische Zeichnungen angefertigt (1887, Taf. XII). Die oben erwähnte Arbeit von SCHROEDER (1880) enthält im Text zwar viele wertvolle Details, namentlich über den Bau der Federn bei den Ratitae, dagegen gar keine Illustrationen, so daß die mitunter recht komplizierten Beschreibungen zum Teil an Undeutlichkeit leiden. Von den Publikationen jüngeren und jüngsten Datums möchte ich nur AHLBORNS »Mechanik des Vogelfluges« (1896, S. 17 bis 21), und STRONGS »Development of color in the definitive feather« (1902, S. 156—161) besonders nennen. Auf diese und eine kleine Anzahl anderer Arbeiten werden wir gegebenen Falls noch zurückzukommen haben. Das betreffs der Nomenklatur von den sekundären Kielen Gesagte gilt zum größten Teil auch von den tertiären Fasern. In englischen und französischen Arbeiten einheitlich als »barbules« bezeichnet, figurieren sie in den deutschen Arbeiten promiscue als »Strahlen«, »Nebenstrahlen«, »Fäserchen«, »Fiedern zweiter Ordnung«, »Fiederchen« usw. Trotzdem die meisten Autoren die tertiären Fasern unter einem beschreiben, kann man doch zwei, wesentlich voneinander verschiedene Arten derselben unterscheiden: Die einen tragen als charakteristisches Merkmal an ihrer Unterseite einige Häkchen, wir nennen sie daher »Hakenfasern« (Taf. XXXI, Fig. 23 *Hkf*), die andern wollen wir ihrer Gestalt wegen »Bogenfasern« nennen (Taf. XXXI, Fig. 23 *Bgf*). Es erscheint diese Zweiteilung auch dadurch gerechtfertigt, daß jede dieser beiden Faserarten an lokal verschiedenen, stets aber bestimmten Teilen der sekundären Kiele entspringt.

Wenn man, nach der seinerzeit angegebenen Methode, Schnitte durch die Federfahne einmal in der Richtung der Hakenfasern, das andere Mal in der der Bogenfasern führte, so erhielt man im ersten Fall zwischen je zwei sekundären Kielen eine ganze Hakenfaser nebst einer Serie von Querschnitten der hintereinander liegenden Bogenfasern, im andern Falle dagegen eine Bogenfaser und eine Querschnittserie von Hakenfasern. Eine solche Serie, die bei schräger Schnittebene von mehreren, parallel hintereinander liegenden Fasern gewonnen wird, liefert uns aber die gleichen Bilder, wie sie durch mehrere parallele Querschnitte einer einzigen Faser erzielt würden. Wir können uns daher aus den einzelnen Schnitten der zuerst genannten Serie jedwede beliebige Faser rekonstruieren. Der morphologische Bau der tertiären Fasern stellt sich folgendermaßen dar:

An jeder Hakenfaser können wir zwei, in ihrem Bau und ihrer

Funktion wesentlich voneinander verschiedene Partien unterscheiden. Der proximale Teil ist bandförmig, rinnenartig eingebogen, wobei die Konkavität der Rinne gegen den sekundären Kiel, von dem die Faser entspringt, und damit auch gegen den äußeren Rand der Feder gerichtet ist (Taf. XXXII, Fig. 26). An diesen bandförmigen Teil schließt sich ein zweiter, mehr stabförmiger oder fadenförmiger Teil, welcher zahlreiche Fortsätze entsendet, zuerst die nach abwärts gerichteten, für diese Faserart charakteristischen Häkchen (*H*), und, distal von diesen, paarweise einander gegenüberliegende Wimpern (*W*₁). Wir wollen als Beispiel eines passenden Vertreters die Hakenfasern von *Columba livia* betrachten (Taf. XXX, Fig. 10, Textfig. 6).



Textfig. 6.

Querschnittserie aufeinanderfolgender Hakenfasern bei einem Schnitt parallel den Bogenfasern. *Columba livia*. Vergr. 290. *Wlt*, Wulst auf der Dorsalseite der Hakenfasern; *H*, Haken; *W*₂ dorsale Wimperns; *vnL*₁, ventrale Lappen der Hakenfasern.

Hier reicht der proximale, bandförmige Teil etwa bis zur Hälfte der ganzen Faserlänge. Dieser hat, wie gesagt, die Gestalt eines eingebogenen Bandes. Die obere Hälfte dieses Bandes steht vertikal, während die untere schräg nach vorn gerichtet ist. Wie wir an den Querschnitten deutlich sehen können, ist die Faser in dieser Gegend rinnenförmig, in ihrem oberen, vertikalen Teil dicker, nach unten an Dicke abnehmend, und in eine dünne Membran übergehend. Umgekehrt sind die Verhältnisse bloß unmittelbar am Ursprung der Faser. Betrachten wir bei einem Querschnitt durch einen sekundären Kiel die Ursprünge der Hakenfasern, respektive die bezüglichen Querschnitte derselben (Textfig. 3, 4, 6), so sehen wir, daß an den ersten zwei Schnitten die Faser basal dicker ist, und sich nach oben hin verjüngt. Schon beim dritten Schnitte jedoch ist die Faser oben und unten annähernd gleich stark, und an den nächstfolgenden tritt sogar die umgekehrte Beziehung ein. Der obere Faserteil wird dicker, am oberen Rande tritt ein deutlich erkennbarer Wulst auf (Taf. XXX, Fig. 10, Textfig. 6 *Wlt*), der weiter vorn nach und nach wieder verschwindet, während der untere Teil des Faserbandes in die schon erwähnte, dünne Membran übergeht. Dieser Wulst ist mitunter durch starke Pigmentanhäufung deutlich kenntlich, oft dagegen ganz unpigmentiert und nur an Querschnitten sichtbar.

Der histologische Bau dieses Teiles der Hakenfaser ist folgender: Betrachtet man eine Hakenfaser von der Seite, so bemerkt man zuweilen in der proximalen Hälfte derselben eine, schräg von unten nach oben verlaufende Reihe von ovalen, meist dunkel umranderten Flecken, die frühere Forscher für Grübchen hielten, die jedoch später als vertrocknete Zellkerne erkannt wurden (Taf. XXX, Fig. 11 K).

SCHROEDER (1880, S. 30) hat die Hypothese aufgestellt, daß jede Faser aus einer Reihe von Zellen bestehe, von denen immer eine aus der andern hervorgewachsen sei. Ihre Bestätigung fand diese Annahme durch die späteren Untersuchungen von KLEE (1886) und DAVIES (1889), denen es gelang, als sicher festzustellen, daß jede Faser eine einfache Reihe hintereinander liegender Zellen sei. Die Kerne dieser Zellen liegen im unteren, dünneren Teil der Faser und sind namentlich bei stark pigmenthaltigen Federn deutlich sichtbar. Abgesehen von den Kernen kann man aber häufig auch die Zellgrenzen wahrnehmen, und zwar entweder als feine dunkle Streifen, die besonders bei der Tinktion scharf hervortreten, — wie ich dies namentlich bei den Hakenfasern von *Cypselus apus* (Taf. XXX, Fig. 18 Zgr) gefunden habe —, oder aber als helle pigmentlose Striche, welche die oberen, meist stark pigmentierten Teile der Zellen voneinander trennen (Taf. XXX, Fig. 10, 11, 12). Schwer, oder mitunter gar nicht sichtbar sind die Zellgrenzen bei pigmentlosen, d. i. weißen Federn, ferner in dem gewöhnlich pigmentlosen, unteren Teile der Zellen. STRONG (1902, S. 156) hat den gewöhnlichen Verlauf der Zellgrenzen eingehend beschrieben, und besonders auf den Umstand aufmerksam gemacht, daß dieselben vom oberen Rande zuerst schräg nach vorn und unten ziehen, dann aber, in der Gegend der Kerne angelangt, sich plötzlich umwenden, und wieder gegen den Ursprung der Faser herabziehen. Am Ende des bandförmigen Faserteils ändern die unteren Hälften der Zellgrenzen ihre Richtung und bilden zusammen mit den oberen Hälften zuerst eine gerade, später sogar eine, gegen den Ursprung der Faser konvexe Linie (Taf. XXX, Fig. 18 Zgr). Ich habe dies in sämtlichen Fällen bestätigt gefunden, wo die Zellgrenzen überhaupt zu sehen waren, und darf wohl annehmen, daß es auch so bei den Fasern ist, wo die Grenzen entweder durchweg, oder wenigstens im unteren Teile (*Diomedea*, *Bubo*, *Podargus*) nicht zu sehen waren.

Die Krümmung des Anfangsteils der Faser ist nicht überall gleich, vielmehr, wie man sich an Schnitten überzeugen kann, am Ursprung am schwächsten und um so stärker, je weiter distal der

Schnitt geführt wird. Es schließen die beiden Teile des Bandes zusammen einen Winkel ein, der proximal sehr stumpf ist, nach vorn zu aber immer spitzer, und schließlich beinahe ein rechter wird (Textfig. 6). An weiter distal geführten Schnitten ist auch zu beachten, daß der Dickenunterschied zwischen dem vertikal stehenden oberen, und dem jetzt beinahe horizontalen unteren Teile immer größer wird. Die beiden Faserteile sind nun ziemlich deutlich voneinander abgesetzt. Die fast rechtwinklige Krümmung liegt gewöhnlich etwas unter der Stelle, wo der dünnere Faserteil beginnt. Es erfolgt hier langsam die Umwandlung des vertikal stehenden, oberen Faserteils in den fadenförmigen Endabschnitt, während der untere Teil hier bald sein Ende findet. Dieser endigt nämlich bei *Columba livia* in mehreren großen, flachen, lappenförmigen Anhängen, die in ihrem Ursprung schmal sind, und sich nach vorn hin blattartig verbreiten (Taf. XXX, Fig. 10 *vnL*₁). Die oberen Teile dieser Lappen stehen vertikal und schließen mit den unteren einen Winkel von beinahe 90° ein. So deutlich sind die Verhältnisse indessen bloß bei *Columba*, wo die Lappen, die überdies so angeordnet sind, daß sie sich gegenseitig überdecken, eine so beträchtliche Größe erreichen (Taf. XXXII, Fig. 26 *VnL*₁). Bei den übrigen Vogelarten treten die Lappen bloß als ein oder zwei fingerförmige, vorn zugespitzte und nach abwärts gerichtete Fortsätze auf, so bei den Fasern von *Diomedea*, *Cypselus*, *Nyctea*, *Podargus* (Taf. XXX, Fig. 11, 13, 14, 15). Ein jeder solche Lappen entspringt von einer Zelle aus der Reihe der Faser, ist also als einfache Zelldifferenzierung aufzufassen.

Der obere verdickte Faserteil setzt sich nun weiter fort. Zunächst entspringen jetzt vom Unterrande der Faser mehrere, nach abwärts gerichtete, Fortsätze — die Haken. Dieselben gehen etwas an der Außenseite als Abblätterungen dieses Faserteils nach unten ab, sind selbst bandförmig, in ihrem oberen Teile torquiert, und am Ende mit einem deutlich nach rückwärts gerichteten Haken versehen (Taf. XXX, Fig. 10 *H*). Während der größte Teil dieses Bändchens ganz flach ist, scheint sich sein Ende etwas zu verdicken, d. h. eine knotige Anschwellung zu bilden, welche eine kurze, nach rückwärts und oben gerichtete Spitze, das eigentliche Haken trägt. Die Zahl der, von einer Faser abgehenden Haken ist bei verschiedenen Vogelarten verschieden groß, variiert aber bei ein und derselben Art nur innerhalb geringer Grenzen. Bei *Columba livia* kommen vier bis fünf Haken vor (Taf. XXX, Fig. 10, 12) und dieses Zahlenverhältnis kehrt bei zahlreichen andern Vögeln wieder.

Weniger Haken fand ich bei *Cypselus apus* (Taf. XXX, Fig. 13). *Micropus melba* und *Macropteryx mystaceus*, wo zwei bis vier, mehr dagegen bei *Diomedea* (Taf. XXX, Fig. 11), wo sechs bis acht an einer Faser anzutreffen sind. Auch Form und Ausbildung der Haken sind nicht immer gleich. Das die Häkchen bildende Band kann entweder ziemlich kurz und relativ breit sein, dies ist der bedeutend häufigere Fall, seltener sind die Haken lang und dünn, so bei *Diomedea*, bei allen Striges und den Caprimulgi (Taf. XXX, Fig. 11, 14, 15). Die ersten, dem Ursprung der Faser zunächst liegenden Haken sind am kürzesten, und gehen vertikal nach unten ab, jeder nächstfolgende Haken aber ist etwas länger, und immer schräger nach vorn gerichtet. Während eine weitere Differenzierung der Häkchen im allgemeinen nicht vorkommt, fand ich in zwei Fällen, bei *Turacus abbochristatus* und bei *Cuculus canorus* an dem nach vorn gerichteten Rande der proximalen Häkchen ganz kleine Spitzen — wechselnd und unregelmäßig in der Zahl von ein bis drei an einem Haken auftretend —, welche den Haken dieser Vögel ein ganz spezifisches Gepräge verleihen (Taf. XXX, Fig. 16, 17). In der Gegend der Haken verändern sich aber auch die Querschnitte der Fasern. Wie wir sehen, sind sie da, wo die letzten Lappenanhänge abgehen, regelmäßig oval. Weiter vorn dagegen wird der ziemlich dicke und relativ niedrige Querschnitt wieder konkav, doch ist die Konkavität diesmal weit geringer wie früher und nach der entgegengesetzten Seite gerichtet, als die Konkavität des proximalen, bandförmigen Teils der Faser (Textfig. 6). Selbstverständlich sind auch die Haken nichts anderes als die ventralen Fortsätze der aufeinander folgenden Zellen.

Hinter dem letzten Haken verdünnt sich die Faser rascher, sie entsendet noch nach oben und unten, nicht wie NITZSCH (1840, S. 14) irrthümlich annahm, nach rechts und links, paarige Fortsätze, die Wimpern (Taf. XXX, W_1), und geht endlich in eine verschieden lange Spitze aus. Die Wimpern sind die variabelsten Bestandteile der ganzen Hakenfasern. Sie sind paarweise auftretende Fortsätze der, den Endteil der Faser bildenden Zellen. Die ventralen Wimpern sind in der Regel länger als die dorsalen. Die Wimpern ziehen schräg nach vorn und oben, beziehungsweise unten, sind an ihrem Ursprung am breitesten, verjüngen sich distal und gehen in feine Spitzen aus. Die den Haken zunächst gelegenen, ventralen Wimpern sind an ihrem Ende stumpf und bisweilen leicht hakenförmig zurückgebogen. Wir können daran einen allmählichen Übergang der

ursprünglich hakenförmigen Zellfortsätze in die vorn zugespitzten, stachelartigen Wimpern erkennen. Während aber in der Gegend der Haken dorsale Differenzierungen an den Zellen nicht wahrzunehmen sind, finden sich die Wimpern ebensowohl dorsal wie ventral. Sie entspringen am vorderen verbreiterten Teile der Zellen, die hier eine abgeplattet tütenförmige Gestalt haben, und so ineinander stecken, daß das breite, offene Ende der Tüte distal gerichtet ist. Die erste, oder die zwei ersten dorsalen Wimpern vergrößern sich mitunter stark und bilden einen lappenförmigen Anhang (Taf. XXXI, Fig. 24 W_2), der namentlich bei Cypselomorphen und bei den meisten Wasservögeln schön ausgebildet ist (Taf. XXXI, Fig. 19, 25 W_2). Diese Lappen legen sich horizontal um, gegen die Außenseite der Federfahne, und reichen bis zur nächsten Hakenfaser. Bei den Hakenfasern des proximalen Teiles des sekundären Kiels sind sie kleiner und spitzer als am distalen Teile, wo sie größer und lappiger werden. Von den Wimpern der Wasservögel sagt schon FATIO (1866, S. 257), »daß sie sehr lang und zahlreich seien, und durch ihre unregelmäßige Anordnung das Gefieder sperrig machten und gegen das Wasser schützten«. Auch dies gilt in erster Linie von den dorsalen Wimpern. An der Flächenaufnahme der Schwungfeder von *Cygnus olor* sieht man die stark entwickelten und horizontal umgelegten dorsalen Wimpern recht deutlich (Taf. XXXI, Fig. 25 W_2).

Schließlich bemerkt man bei der Betrachtung von Oberflächenpräparaten an jeder Hakenfaser eine hinter dem ersten Drittel beginnende Hervorwölbung des oberen Faserteils in der Horizontalebene gegen die Außenseite der Federfahne, welche in der Mitte der Hakenpartie am stärksten ist, nach vorn zu aber allmählich abnimmt, so daß der Endteil der Faser wieder in der Verlängerung ihres proximalen Teils liegt (Taf. XXXI, Fig. 17, 18, 19, 22). Hand in Hand hiermit geht eine Torsion der Faser in der Längsachse, welche dazu führt, daß ihr oberer verdickter Randteil in der Gegend der Haken seine vertikale Stellung verläßt, sich schräg stellt, — gegen den Hauptkiel geneigt —, distal von den Haken aber die frühere vertikale Stellung wieder einnimmt (Taf. XXXII, Fig. 26). Diese mit Ausnahme der Eulen und Ziegenmelker, wo die Faser stets ihre vertikale Stellung beibehält, bei allen Hakenfasern beobachtete, mehr oder weniger starke Torsion mag wohl zur Erhöhung der Widerstandsfähigkeit gegen Druck und Zug, denen die Faser ausgesetzt ist, dienen.

Der proximale, bandförmige Faserteil, der in den beschriebenen

Lappenfortsätzen sein Ende findet, ist bei *Columba* etwa ebensolang als der nach vorn sich fortsetzende distale Abschnitt. Während bei kleineren Vögeln, Fringilliden, und bei allen Psittaci der proximale Teil länger ist als der aus wenigen Zellen gebildete distale, ist bei den Striges und Caprimulgi das umgekehrte Verhältnis anzutreffen (Taf. XXX, Fig. 14, 15).

Daß die Schwungfedern dieser beiden Vogelgruppen in mancher Beziehung von denen der übrigen Vögel abweichen, haben wir schon bei der Besprechung der sekundären Kiele gesehen. Bei der Betrachtung der Handschwingen irgendeiner beliebigen Eulenart fällt einem sofort ein, namentlich in den unteren Partien der breiten Federfahne deutlich sichtbarer Flaum auf, welcher der ganzen Feder ein sammetartiges Aussehen verleiht (Taf. XXIX, Fig. 5, 3). Dieser sammetartige Flaum besteht aus den stark verlängerten Endteilen der Hakenfasern. FATIO (1866, S. 257) hat zuerst die Behauptung aufgestellt, man müsse nicht so sehr dem Mangel an Wimpern oder Häkchen auf der einen Seite, als hauptsächlich der merkwürdigen Form der inneren Fasern (Hakenfasern) die große Weichheit des Gefieders der Nachtvögel zuschreiben. Diese seien lang, dünn, hauptsächlich aber bedeckt mit einer Menge seitlicher Wimpern, die selbst lang und unregelmäßig verteilt, die Faser einer Dune mit ihren Nebenstrahlen ähnlich machen. Seine Abbildung eines Flächenpräparates von *Strix aluco* ist indes stark schematisiert.

Die Hakenfasern der Federn der Eulen (*Nyctea nivea*, Taf. XXX, Fig. 14) sind in ihrem proximalen, bandförmigen Teil denen anderer Vögel homolog gebaut. Die Zellgrenzen sind auch an tingierten Präparaten nur sehr undeutlich, an ungefärbten überhaupt nicht sichtbar. Die am unteren Teile befindlichen Lappen, — es sind einer, seltener zwei vorhanden, — sind klein, schmal und schwach hakenförmig gebogen. In der Gegend der, namentlich distal ziemlich langen und dünnen vier bis fünf Haken ist die Faser sehr schmal und hier sind die Zellgrenzen mitunter deutlich sichtbar. Am merkwürdigsten und charakteristischsten für die Federn der Eulen sind die mächtig entwickelten Endteile der Hakenfasern. Dieselben bestehen je nach der relativen Lage der betreffenden Fasern aus 10—50 hintereinanderliegenden Zellen, von denen jede eine oder zwei lange und sehr dünne Wimpern trägt (Taf. XXX, Fig. 14 W_1). Diese Wimperfortsätze zeigen bei den Hakenfasern der Eulen sehr eigenartige Verhältnisse: Die an der Oberseite der tütenförmigen Zellen des Endteils entspringenden ziehen nicht nach oben, sondern legen sich horizontal

um, so daß ihre Spitze nach innen, gegen den Hauptkiel der Feder schaut. Andererseits ziehen die an der Unterseite entspringenden Wimpern nicht nach abwärts, sondern legen sich ebenfalls um, jedoch nach der entgegengesetzten Seite wie die oberen, so daß sie gegen die Außenseite der Feder gerichtet sind. (Vergleiche das nebenstehende Schema.) Ihre Richtung schließt hierbei mit der der oberen einen Winkel von annähernd 90° ein und sie bilden so eine sekundäre, derjenigen der Haken- und Bogenfasern ähnliche Überkreuzung.



Schema der dorsalen und ventralen Wimpern bei den Hakenfasern der Eulen.

Diese so mächtig entwickelten Endteile der Hakenfasern allein sind es, welche den Schwungfedern der Eulen die große Weichheit verleihen.

Wenn man bedenkt, daß die Entfernung der sekundären Kiele voneinander bloß 0,25—0,30 mm beträgt, die Hakenfasern dagegen bis zu 2 mm lang werden können, so kann man sich leicht vorstellen, daß der Endteil der an einem sekundären Kiel inserierten Fasern weit über den nächsthöheren hinausragen muß, ja, wie dies am unteren Teile der breiten Fahne tatsächlich stattfindet, bis zum dritten oder vierten sekundären Kiel reicht. Bei der Über- und Nebeneinanderlagerung so vieler langer, und mit einer Unmenge von Wimpern versehener Endteile könnte jedoch, etwa durch äußere, mechanische Einfüsse, leicht eine große Verwirrung derselben eintreten. Damit dies verhütet werde, ist eine außerordentlich interessante Einrichtung getroffen, von der man sich leicht überzeugen kann, wenn man den unteren flaumigen Teil der Federfahne parallel zur Richtung der Hakenfasern durchschneidet, und die Schnittfläche mit schwacher Vergrößerung, etwa mit einer Lupe betrachtet. Man wird sehen, daß der proximale Teil der Fasern bis zur Hakengegend beinahe horizontal liegt, in der Gegend der Haken aber die Faser ihre ursprüngliche Richtung verläßt, und unter einem Winkel von 30 bis zu 60° aufwärts zieht (Taf. XXX, Fig. 14, Taf. XXIX, Fig. 3). Bereits an früherer Stelle wurde hervorgehoben, daß namentlich die distalen Haken bei den Hakenfasern der Eulen sehr lang seien. Trotzdem nun die Richtungsänderung der Faser sich gerade in der Hakengegend vollzieht, so können die distalen Haken dennoch vermöge ihrer Länge die verhältnismäßig weit entfernten Bogenfasern erreichen und deren Rand festhalten. Bei diesem schrägen Aufwärtsziehen legen sich nun die Endteile sämtlicher Hakenfasern eines sekundären Kiels dachziegelartig über diejenigen des nächstfolgenden

und werden ihrerseits in derselben Weise von den Endteilen tiefer entspringender Hakenfasern überdeckt, wodurch eine regelmäßige Übereinanderschichtung aller tertiären Fasern der aufeinanderfolgenden sekundären Kiele zustande kommt.

Den Hakenfasern der Eulen sehr ähnlich, nur in einem wichtigen Punkte von ihnen abweichend, sind die der Caprimulgi (Taf. XXX, Fig. 15). Auch hier ist der Anfangsteil verhältnismäßig kurz, der Endteil stark verlängert. Der proximale, bandförmige Teil, dem aller übrigen Vögel ähnlich, endet distal mit gewöhnlich nur einem Lappen auf der Ventralseite. Die drei bis fünf Haken sind ziemlich schmal, die äußeren bedeutend länger als die inneren. Die einzelnen Zellen der Faser sind in der Hakengegend oft dadurch deutlich erkennbar, daß sie an den Verwachsungsstellen wulstförmige Verdickungen haben, und außerdem die Kerne meist stärker pigmentiert sind. Der von den Hakenfasern anderer Vögel verschiedene Teil ist wie bei den Striges, auch bei den Caprimulgi der mächtig entwickelte Endteil. Ich habe an den ersten Handschwingen von *Podargus humeralis* Hakenfasern gemessen, deren Anfangsteil 0,2 mm, deren fadenförmiger Endteil hingegen 2,3 mm, also mehr als 11 mal so lang war wie jener, ein Verhältnis, wie ich es so groß auch bei keiner einzigen Eulenart finden konnte. Während aber die Endteile der Hakenfasern der Striges dorsal und ventral mit einer großen Zahl von Wimpern besetzt sind, fällt einem bei der Betrachtung einer Caprimulgidenfaser sofort der vollständige Mangel von Wimpern auf. Unmittelbar hinter den Haken sind zwar dorsal ein bis zwei, den Lappen der Cypseliden entsprechende und auch ventral vier bis fünf Wimpern vorhanden, hinter diesen aber setzt sich die Faser als langer, einfacher Faden fort, der nicht die geringste Differenzierung zeigt, und auch seine Zusammensetzung aus einer größeren Zahl aneinandergereihter Zellen kaum mehr verrät. Ein solcher Mangel von Wimpern an den Hakenfasern der Schwungfedern kommt bei keiner einzigen andern Vogelgruppe vor. Die übrigen, bei den Eulen geschilderten Verhältnisse, so die Zähne an der Außenfahne der ersten Handschwingen, der Flaum an der Oberfläche der Federn, die Aufwärtskrümmung der Fasern von der Hakengegend an, die hieraus resultierende, dachziegelartige Übereinanderlagerung der Hakenfasern von aufeinanderfolgenden sekundären Kielen, all dieses findet sich in ganz ähnlicher Weise auch bei den Federn der Caprimulgi (Taf. XXX, Fig. 15; Taf. XXIX, Fig. 4).

CLARK (1894, S. 569–570) hat am Schlusse seiner »Pterylography

of certain American goat-suckers and owls« einen allgemeinen Vergleich dieser beiden Vogelgruppen angestellt, hinsichtlich der Form ihrer Flügelfedern, und zwar sowohl der Schwung- als auch der Deckfedern. Er kam hierbei zu folgendem Resultate: Übereinstimmende Merkmale beider Gruppen liegen erstens darin, daß sie aquineubital sind, ein offenbar sehr wichtiges Merkmal, zweitens darin, daß die Zahl der Reihen und die Anordnung der Deckfedern, und daß, drittens, sogar die relative Lage der Handschwingen die gleiche ist. Verschieden ist dagegen die Zahl der Handschwingen, die bei den Striges immer größer ist als bei den Caprimulgi. Auf Grund der Untersuchungen über die Morphologie der Schwungfedern können wir heute sagen, daß die genannten Vogelgruppen der Striges und Caprimulgi, die gerade im feineren Bau der Schwungfedern ganz spezifische, von allen übrigen abweichende Verhältnisse zeigen, zwar gewisse Unterschiede, andererseits aber zahlreiche gemeinsame Merkmale aufweisen, die unbedingt zu der heute immer festere Wurzeln fassenden Annahme berechtigen, die eben auch CLARK (1894, S. 570) ausgesprochen hat, daß phylogenetisch zwischen beiden Gruppen eine nahe Verwandtschaft bestehen müsse. Die Unterschiede liegen einerseits in der verschiedenen Ausbildung der ventralen Hornlamelle der sekundären Kiele, die bei den Striges lang und spitzig, bei den Caprimulgi kurz und stumpf ist, außerdem in der verschiedenartigen Form der Hakenfaserendteile, die bei jenen mit zahlreichen Wimpern besetzt, bei diesen dagegen wimperlos sind. Als gemeinsame Merkmale können dagegen die mächtige Ausbildung der Endteile der Hakenfasern gelten, ferner der auf der Oberfläche der Federn sichtbare, durch Aufwärtsbiegung der Hakenfasern gebildete Flaum, und schließlich zum Teil wenigstens auch das Vorkommen der kammartigen Bildungen an der Außenfahne der ersten Handschwingen. Alle diese Eigentümlichkeiten, die zum größten Teile schalldämpfende Einrichtungen, und somit Anpassungserscheinungen an die gleichartige, nächtliche Lebensweise dieser Vögel sein dürften, scheinen ebenfalls auf eine phylogenetische Zusammengehörigkeit der Eulen und der Ziegenmelker hinzuweisen.

Die Hakenfasern entspringen unter einem Winkel von durchschnittlich 30—40° dorsal an der oberen, d. i. an derjenigen Seite des sekundären Kiels, welche der Spitze der Feder zugekehrt ist. Sämtliche Hakenfasern eines sekundären Kiels verlaufen parallel nebeneinander, in gleicher Entfernung voneinander. Auffallend ist, daß die Entfernung der Hakenfasern voneinander so ziemlich bei allen

Vogelarten gleich ist. Sie schwankt innerhalb ziemlich enger Grenzen, nämlich zwischen 20 und 30 μ . Bei *Cypselus* sind die Hakenfasern 25 μ , bei *Columba* 22 μ , bei *Diomedea* 27 μ voneinander entfernt. Mit einer Größenzunahme der Federn bei verschiedenen Vogelarten wächst also nicht zugleich der Abstand der Hakenfasern. Daraus ergibt sich, daß die Schwungfedern der größeren Vögel nicht nur positiv, sondern auch relativ bedeutend mehr Hakenfasern haben, als diejenigen kleinerer Vogelarten. Der Grund dieser Erscheinung kann wohl nur ein funktioneller sein. Wir müssen uns vorstellen, daß, wenn diese Abstände der tertiären Fasern eine gewisse Grenze überschreiten, die von denselben gebildete Fläche den an ihre Funktion gestellten Anforderungen nicht mehr zu genügen imstande wäre.

Die Hakenfasern, die von einem sekundären Kiele entspringen, reichen mit ihren Spitzen in der Regel bis nahe an den nächsthöheren sekundären Kiel heran. Eine Ausnahme hiervon bilden, wie wir wissen, die Federn der Striges und Caprimulgi, in weit schwächerem Maße auch die von *Diomedea*, wo die verlängerten, wimpertragenden Endteile der Hakenfasern bis zum zweitnächsten sekundären Kiel reichen. Die Hakenfasern sind jedoch bei ein- und demselben Vogel nicht in allen Teilen der Schwungfedern gleich lang. Es kommen vielmehr deutliche Verschiedenheiten der Fasern an Form und Größe vor, in erster Linie bedingt durch deren relative Lage in bezug auf die Feder.

Diese, im großen Ganzen für die Schwungfedern aller Vogelarten in gleicher Weise geltenden lokalen Form- und Größenverschiedenheiten mögen eingehender erörtert und an einem besonders prägnanten Beispiel (*Nyctea nivea*) durch einige Zahlen erläutert werden. In bezug auf die ganze Feder können wir sagen, daß ganz allgemein die Hakenfasern an der inneren, breiten Federfahne deutlicher differenziert und länger sind als an der äußeren, schmälere Fahne, und zwar tritt diese Erscheinung immer klarer hervor, je schmaler die äußere Federfahne der inneren gegenüber wird. Am kleinsten ist also der Unterschied bei den ersten Armschwingen, am größten bei der letzten, äußersten Handschwinge. Aber auch an den einzelnen Federfahnen selbst kommen recht erhebliche Größenschwankungen vor. Einige an der inneren, breiten Fahne der ersten Schwungfeder von *Nyctea nivea* vorgenommene Messungen sollen diese Behauptung bestätigen. Im unteren, proximalen Drittel der Federfahne sind die Hakenfasern am längsten. Während hier der proximale rinnenförmige Teil der Fasern durchschnittlich 0,25 mm beträgt, erreicht der

aus etwa 50 Zellen gebildete Endteil eine Länge von 1,77 mm. In dieser Gegend ist also die ganze Hakenfaser 2,02 mm lang, wobei der Endteil etwa sechsmal so lang ist, als der Anfangsteil. Gegen die Mitte — Längenmitte — der breiten Federfahne werden die ganzen Hakenfasern kürzer, der bandförmige Anfangsteil ist zwar länger wie früher, 0,30—0,35 mm, doch besteht der Endteil hier nur aus etwa 30 Zellen, mit einer Gesamtlänge von durchschnittlich 0,97 mm, wobei der Endteil der im ganzen 1,28 mm messenden Faser nurmehr dreimal so lang ist als der Anfangsteil. Nahe an der Spitze der Federfahne endlich finden wir Hakenfasern von 0,21 mm Anfangs- und 0,27 mm Endteil. Hier ist also der aus 8—10 Zellen gebildete distale Teil nur um wenig länger als der bandförmige Anfangsteil. Endlich zeigen die Hakenfasern auch hinsichtlich ihrer Lage an ein- und demselben sekundären Kiel verschiedene Unterschiede. Wenngleich der proximale Teil der Faser dabei an Länge ziemlich konstant bleibt, variiert dagegen der Endteil beträchtlich. Wir nehmen einen sekundären Kiel aus der Mitte der oben betrachteten Federfahne: Der proximale Faserteil ist also am ganzen sekundären Kiel annähernd gleich, etwa 0,30—0,35 mm. Der Endteil ist bei den Fasern am Anfang des sekundären Kieles am kürzesten, die Zahl der Tütenzellen am kleinsten. Distalwärts nehmen die Endteile der Hakenfasern an Zahl der Tütenzellen und somit an Länge zu, und sind hinter der Mitte des sekundären Kiels am mächtigsten, um gegen das Ende zu wieder ein wenig kürzer zu werden.

An der schmalen Fahne derselben Feder sind die Hakenfasern bedeutend kürzer als an der breiten Innenfahne. Messungen im mittleren Teile der Feder ergaben eine durchschnittliche Länge von 0,60 gegen 1,28 mm an der entsprechenden Stelle der breiten Fahne. Dabei ist der proximale Faserteil 0,30 mm, also gerade so lang, wie der wimpertragende Endteil. Die Zahl der Haken beträgt auch an den Fasern der schmalen Fahne vier bis fünf.

Ich erwähne an dieser Stelle wieder einige, für die Federn der Eulen charakteristische Verhältnisse der Hakenfasern: Die Tütenzellen ihrer Endteile tragen ein oder zwei Wimpern. Auch dieses Vorkommen entweder nur einfacher, oder paarweiser Wimpern läßt sich aus der relativen Lage der Faser ableiten. Bei den schmalen Außenfahnen der distalen Handschwinger sind die Hakenfasern bloß mit ventralen Wimpern versehen. In den mittleren Partien der Federfahne sind beiläufig zehn Tütenzellen am Endteil vorhanden, und von diesen trägt jede bloß auf der unteren Seite eine Wimper. In der

Mitte der breiten Innenfahne dagegen ist am Anfang des sekundären Kiels der Endteil der hier entspringenden Hakenfasern aus Zellen zusammengesetzt, die ebenfalls bloß ventrale, jedoch außerordentlich lange Wimpern tragen. Erst gegen die Mitte des sekundären Kiels treten auch an der dorsalen Seite der Tüenzellen Wimpern auf, welche dann mit den, ihnen gegenüberliegenden, unteren die erwähnte Überkreuzung zustande bringen. Mit dem Auftreten der oberen werden die unteren Wimpern allmählich kürzer. Annähernd gleich sind sie erst hinter der Längenmitte des sekundären Kiels, und sind jetzt etwa halb so lang, als die unteren ursprünglich waren. Hieraus erklärt sich auch, daß bei den Schwungfedern der Eulen, der auf der Oberfläche deutlich sichtbare Flaum in einer, in der Nähe des Hauptkiels gelegenen Zone wegen des Fehlens der dorsalen Wimpern am niedrigsten ist, nach außen allmählich stärker wird, und hinter der Breitenmitte der Federfahne, da, wo die Endteile der Hakenfasern ihre größte Länge und stärkste Differenzierung aufweisen, am dichtesten und höchsten ist (Taf. XXIX, Fig. 3).

Bezüglich der positiven Größe der Hakenfasern können wir sagen, daß, wie die in gleicher Vergrößerung dargestellten Fasern von *Diomedea*, *Columba*, *Cypselus*, *Bubo* und *Podargus* (Taf. XXX, Fig. 11, 12, 13, 14, 15) zeigen, die Hakenfasern mit der Größe des Vogels, dessen Schwungfedern sie angehören, wachsen. Merkwürdig dagegen ist das mitunter auftretende, ungewöhnliche Längenverhältnis des Anfangsteiles zum Endteile. So ist z. B. bei der kurzen Hakenfaser von *Cypselus* der Anfangsteil positiv länger als bei der, im ganzen um so vieles längeren Faser von *Podargus*. Ich habe keinen sicheren Anhaltspunkt finden können, nach welchem es sich hätte bestimmen lassen, wovon die Länge des Anfangsteils abhängig ist. Doch bin ich der Ansicht, daß überall da, wo eine abnormale Verlängerung des fadenförmigen Endteils statthat, eine Reduktion des Anfangsteils stattfindet.

2. Die Bogenfasern.

Den Hakenfasern gegenüber, etwas tiefer als diese, entspringt vom sekundären Kiel ein zweites Fasersystem, die Bogenfasern (Textfig. 3, 4 *Bgf*). Sie ziehen zuerst unter einem Winkel von 35—40° schräg nach vorn, biegen sich aber etwa in der Hälfte ihrer Länge plötzlich so um, daß ihr Endteil den sekundären Kielen parallel zu liegen kommt (Taf. XXXI, Fig. 23). Dadurch wird ihre Gestalt der eines leicht gespannten Bogens ähnlich. Das betreffs

der Literatur von den Hakenfasern Gesagte gilt im großen Ganzen auch von den Bogenfasern. Es wurden eben, wie erwähnt, beide Faserarten stets unter einem genannt, und bloß bei der eingehenden Beschreibung wurde auf allfällige, dieser oder jener Art eigentümliche Verhältnisse hingewiesen. Wenn auch zahlreiche anatomische Merkmale darauf hinzuweisen scheinen, daß man es bei den Bogenfasern mit den Hakenfasern homologen Gebilden zu tun hat, so zeigen doch anderseits die Bogenfasern wieder so viele anatomische und funktionelle Abweichungen, daß eine eigne Benennung und gesonderte Schilderung ihres morphologischen Baues wohl gerechtfertigt ist.

Wie an den Hakenfasern, so sehen wir auch an den Bogenfasern zwei, voneinander wesentlich verschiedene Teile, und zwar wieder einen proximalen, breiteren Anfangsteil, und einen distalen, fadenförmigen Endteil (Taf. XXX, Fig. 9). Beide sind entweder annähernd gleich lang, oder der Endteil übertrifft den Anfangsteil an Länge (Striges, Caprimulgi). Letzterer reicht bis zu dem Punkte, wo die Faser ihre ursprüngliche Richtung verläßt, und sich den sekundären Kiele parallel stellt. Dieser Faserteil ist bandartig und konkav. Das Band nimmt vom Ursprung gegen die Mitte seiner Länge an Breite zu, wird aber von da ab wieder allmählich schmaler. An den, bei Querschnittsbildern sekundärer Kiele getroffenen Anfangsteilen der Bogenfasern (Textfig. 3, 4, 7) kann man ersehen, daß, wie bei den Hakenfasern, auch hier der bandförmige Teil zuerst unten am breitesten ist, und sich nach oben zu verjüngt, daß aber, sowie die Faser aus den Leisten des Gesimses heraustritt, zuerst ein Ausgleich der oberen und unteren Faserdicke stattfindet, dann aber auch hier das umgekehrte Verhältnis eintritt, indem der obere Teil der Faser am dicksten ist, und dieselbe sich nach unten zu allmählich verdünnt. Wir sehen also, daß hierin die Bogenfasern sich den Hakenfasern vollkommen ähnlich verhalten. Dazu kommt noch, daß auch der Anfangsteil der Bogenfasern rinnenförmig gebogen ist, wobei die Konkavität wieder dem sekundären Kiele, von dem die Fasern entspringen, zugleich aber der Spitze der Feder zugekehrt ist. Einen wesentlichen Unterschied haben wir aber doch im Bau der proximalen Teile der beiden Faserarten: Bei der Betrachtung einer Bogenfaser unter dem Mikroskop fällt einem sofort ein, den oberen Rand der Faser bildender Streifen auf (Taf. XXX, Fig. 9 R). Die ersten Forscher, die sich mit der Untersuchung des feineren Baues der Feder beschäftigt haben, hielten diesen Streifen für eine Verdickung des oberen Faserrandes. KLEE (1886, S. 18)

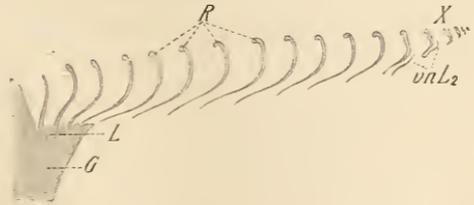
wies jedoch nach, daß der obere Rand nicht verdickt, sondern bloß rinnenförmig eingebogen sei und diese Rinne den Angriffspunkt für die, von oben die Bogenfasern festhaltenden Häkchen bilde. Die eigentliche Form der Bogenfasern erkennen wir wieder am besten an aufeinander folgenden Querschnitten derselben. Diese sind, wie erwähnt, rinnenförmig eingebogen, die Konkavität der Rinne ist oben am stärksten, so den umgeschlagenen Randteil der Faser bildend, und wird nach unten zu allmählich schwächer (Textfig. 7 *R*). Die Querschnitte haben somit hier die Gestalt von Kreisevolventen. Vielleicht kann man in der schwachen, wulstförmigen Verdickung des oberen Randes am Anfangsteil der Hakenfasern (Textfig. 6 *Wlt*) eine, der dorsalen Rinne der Bogenfasern entsprechende Bildung erblicken.

An den Querschnitten sehen wir aber auch, daß die Faser oben am dicksten ist, nach unten zu aber an Dicke abnimmt, und basal nurmehr als eine ganz dünne Lamelle erscheint. Dieser untere, lamellöse Teil macht die beschriebene Konkavität des Faserbandes nicht mehr mit, zeigt vielmehr gegen seinen Rand zu das Bestreben, sich nach der entgegengesetzten Seite hin umzuwenden, wodurch die Fasern im Querschnitt schwach S-förmig gekrümmt sind.

Ebenso wie die Hakenfasern bestehen auch die Bogenfasern aus einer einfachen Reihe hintereinander liegender Zellen. Auch hier sehen wir die schräg von unten nach oben verlaufende Reihe von Zellkernen (Taf. XXXII, Fig. 28 *K*), wir sehen die gleichartige Anordnung des Pigments und die mehr oder minder deutlich hervortretenden Zellgrenzen. Auch hierin liegt also eine große Homologie der beiden Faserarten.

Der untere, lamellöse Faserrand ist gewöhnlich nicht einfach glatt, sondern durch seichte Einschnitte unterbrochen. Zwischen diesen Einschnitten sind die Zellen schwach vorgewölbt, so der unteren Kante ein wellenförmiges Aussehen verleihend.

Das den Anfangsteil der Faser bildende Band ist also in der Regel etwas hinter dem ersten Drittel seiner Länge am breitesten, nimmt aber von da allmählich nach vorn zu an Breite ab. Bei der



Textfig. 7.

Querschnittserie aufeinanderfolgender Bogenfasern bei einem Schnitt parallel den Hakenfasern. *Columba livia*. Vergr. 290. *G*, Gesims; *L*, Leisten des Gesimses; *R*, Rinne am Oberrand der Bogenfasern; *vnL2*, ventrale Lappen der Bogenfasern; *X*, Dreierform der Querschnitte.

Breitenabnahme jedoch bleibt der dorsale, umgeschlagene Rand stets in der Horizontallage, wogegen der ventrale schräg emporzieht, und sich jenem nähert. Beide bis hierher ziemlich einfachen Ränder zeigen nun an der Umbiegungsstelle der Faser starke Differenzierungen:

Am Oberrande nämlich bemerkt man drei bis vier, nach rückwärts gerichtete, unten zugespitzte zahnartige Fortsätze, von denen gewöhnlich die mittleren am besten ausgebildet sind (Taf. XXX, Fig. 9 Zf). Der erste und der letzte dieser Fortsätze sind häufig nur als ganz schwache Verdickungen des umgeschlagenen Faserrandes sichtbar. Diese Zahnfortsätze stimmen hinsichtlich der Stärke ihrer Ausbildung ziemlich überein mit der Breite der Haken bei den Hakenfasern derselben Vogelart, insofern, als da, wo die Haken breit sind, auch die Zähne am stärksten differenziert sind, während sie bei den Vogelarten, deren Haken lang und dünn sind, oft verschwindend klein sind. Den ersten Fall haben wir z. B. bei den Psittaci, Columbæ und Anseres, den zweiten am deutlichsten bei *Diomedea* und den Striges. Merkwürdigerweise wurden diese, doch gar nicht besonders schwer sichtbaren Zahnfortsätze nur in einer einzigen Beschreibung der Vogelfedern erwähnt (WRAY, 1887, S. 421, Taf. XII, Fig. 2). Entweder sind sie wirklich allen übrigen Beobachtern entgangen, oder sie schienen ihnen nicht beachtenswert, wiewohl ich glaube, daß sie eine nicht unwichtige funktionelle Bedeutung haben dürften.

Auch der Unterrand der Faser bleibt in dieser Gegend nicht einfach; er wird durch mehrere tiefe Einschnitte in eine Anzahl Lappen geteilt. Diese sind dreieckig, vorn zugespitzt und bisweilen an ihrem Ende schwach hakenförmig gekrümmt (Taf. XXXI, Fig. 27, 28 *vnL*₂). AHLBORN (1896, S. 20) erwähnt bei der Beschreibung der Bogenfasern diese Lappen, und nennt sie feinste Sägezähnen, verkennt jedoch deren funktionellen Zweck. Auch STRONG (1902, Taf. V, Fig. 25) hat sie auf seiner Abbildung einer Bogenfaser dargestellt. Wenn wir die Homologie der Haken- und Bogenfasern weiter verfolgen, können wir diese ventralen Lappen der Bogenfasern, die, wie gesagt, mitunter mit schwachen Häkchen versehen sind, als den Hakenfortsätzen der Hakenfasern entsprechend ansehen. Das merkwürdigste Aussehen haben auch sie wieder bei den Bogenfasern von *Diomedea*, wo sie außerordentlich schmal sind und in lange, feine Spitzen auslaufen.

In dieser Gegend, wo am dorsalen Rande die Zahnfortsätze, am ventralen die Lappen auftreten, ist die Bogenfaser bereits bedeutend verschmälert, und sie verjüngt sich nun derart, daß sie schließlich in einen langen, dünnen Faden ausgeht (Taf. XXX,

Fig. 9*F*). Die Übergangsstelle des bandförmigen Anfangsteiles in den fadenförmigen Endteil ist aber auch diejenige, wo die Faser ihre Richtung ändert. An dieser Richtungsänderung nehmen die ventralen Lappen nicht teil. Vielmehr ragen ihre Spitzen in der anfänglichen Richtung der Faser ein kurzes Stückchen vor. Wir müssen uns nun wieder der Betrachtung der Querschnittsserie zuwenden. Wir haben gesehen, daß am Anfang der Faser die Querschnitte am oberen Rande beinahe schneckenförmig eingebogen sind, die Stärke der Konkavität aber nach unten zu langsam abnimmt, d. h. daß das konkave Band sich allmählich aufrollt. In der Biegungsstelle der Faser aber ändert sich dieses Verhalten. Der mittlere, früher noch ziemlich stark gebogene Teil der Querschnitte flacht sich zuerst ab und schließt nun mit dem unteren, ebenfalls sehr schwach gekrümmten Randteil einen stumpfen Winkel ein. Später wird dieser mittlere Teil sogar nach rückwärts, nach der Hohlseite der Faser vorgebogen, wodurch eine, einer 3 ähnliche Gestalt der Faser-schnitte erzielt wird (Textfig. 7*x*). Flächenbilder, an denen man diese Vorbiegung des Mittelteiles ebenfalls wahrnehmen kann, berechtigen uns zu der Annahme, daß die vorgewölbten Stellen auch diejenigen sind, in welchen sich die Kerne, der diesen Abschnitt der Faser bildenden Zellen befinden. Zugleich findet eine Torsion der ganzen Faser insofern statt, als die Querschnittsachse, die im Anfangsteil im allgemeinen vom Kiel geneigt war, sich zuerst vertikal stellt, dann aber sogar eine, der ursprünglichen entgegengesetzte, zum Kiel geneigte Stellung einnimmt.

Zur Charakteristik des Endteils der Bogenfasern genügen wenige Worte: Derselbe ähnelt sehr dem langen, dünnen Faden, wie er bei den Hakenfasern der Caprimulgiden vorkommt. Während er sich in der größten Zahl der Fälle als ein einfacher, jeder weiteren Differenzierung entbehrender Faden präsentiert, erkennt man bei anderen Bogenfasern doch an ziemlich weit voneinander entfernten, schwachen Verdickungen die einzelnen Elemente — Zellen —, die hintereinander angeordnet, diesen Teil der Faser zusammensetzen (Taf. XXX, Fig. 9*F*). Dies ist im allgemeinen bei denjenigen Vögeln der Fall, deren Bogenfaserendteile relativ kurz sind, außerdem aber auch bei den Striges, wo dieselben wieder sehr lang sind, jedenfalls bedeutend länger als die Anfangsteile. Die Endteile der Bogenfasern ziehen alle parallel, und legen sich ganz eng aneinander (Taf. XXXI, Fig. 21, 23). Wenn man noch den allgemeinen, histologischen Bau der Haken- und Bogenfasern miteinander vergleicht, so zeigt sich eine weitere Homologie

darin, daß die, die Faser bildenden Zellen ursprünglich flach sind, etwa in der Mitte der Faser aber niedriger und kürzer werden — Hakengegend bei den Hakenfasern, Gegend der Zähnchen und Lappen bei den Bogenfasern — am Ende der Faser aber stets bedeutend in die Länge gezogen erscheinen.

Alle Bogenfasern entspringen von derjenigen Seite des sekundären Kiels, welche der Federbasis zugekehrt ist. Ihre Ursprungsstellen liegen tiefer als die der Hakenfasern (Textfig. 3, 4).

An Länge werden die Hakenfasern von den Bogenfasern übertroffen, was namentlich von den Endteilen gilt, die stets länger sind als die der Hakenfasern, welche vom selben sekundären Kiel entspringen. Während z. B. bei *Nyctea nivea* die Anfangsteile der Hakenfasern im Verhältnis zu ihrer ganzen Länge sehr kurz sind, durchschnittlich 0,30—0,35 mm, sind im Gegensatz dazu die Anfangsteile der Bogenfasern ziemlich lang, sie erreichen eine Länge von etwa 0,90 mm. Im übrigen sind die Formverhältnisse der Bogenfasern sehr konstant. Sie sind mit Ausnahme weniger vereinzelter Fälle, wo, wie bei *Diomedea*, die Lappen eigenartige, von der normalen abweichende Formen aufweisen, bei allen Vogelarten vollkommen gleich gebaut. Daher differieren sie bloß hinsichtlich ihrer Größe, die derjenigen der ganzen Feder proportional ist. Die Zahl der Bogenfasern ist etwas geringer als die der Hakenfasern. Der Grund hierfür ist der, daß ihre Abstände voneinander etwas größer sind wie die jener, indem sie 30—40 μ betragen.

V. Die Bildung der Federfläche.

Die beiden, vorstehend beschriebenen tertiären Faserarten bilden zusammen die eigentliche Fläche der Federfahne. Ihr Zusammenhang ist vortrefflich geeignet, den Bedürfnissen, welche beim Flügelschlage an die Federfläche gestellt werden, in jeder Beziehung zu genügen. Freilich bedurfte es einer langen Zeit mühevollen Studiums und der zahlreichen modernen Hilfsmittel, um uns über die Art und Weise dieses Zusammenhanges die gewünschte Aufklärung zu verschaffen. Wie uns SCHROEDER (1880, S. 3) in dem geschichtlichen Teile seiner Arbeit mitteilt, konnte MARCELLUS MALPIGHI, der erste, der sich mit dem Studium der Vogelfedern beschäftigt hat, bloß von einer Verflechtung (*implicatio*) der kleinsten Elemente der Feder sprechen, und noch spätere Forscher mußten die Elemente für zu klein erklären, um ihre Form genau sicherstellen zu können. So blieben denn bis nahezu zur Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Angaben über den

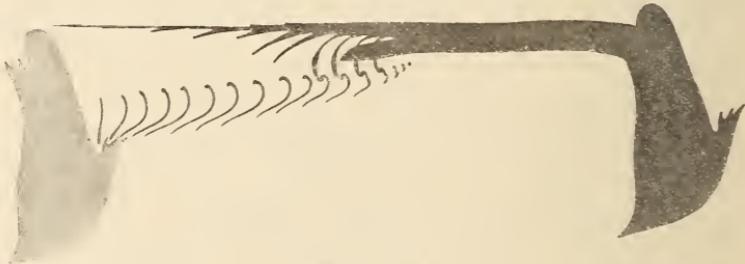
Zusammenhang der tertiären Fasern sehr mangelhaft. Wieder war es NITZSCH (1840, S. 14—15), der in dieser Frage den später zur Lösung führenden Weg einschlug. Er wies darauf hin, daß die Haken der oberen »Strahlen« dazu bestimmt seien, die unteren »Strahlen« festzuhalten, und zu diesem Zwecke in die von ihm für Grübchen gehaltenen Kerne der unteren »Strahlen« eingreifen. BURMEISTER berichtigte in einer Anmerkung (S. 15) diese Ansicht NITZSCHS, indem er erklärte, daß die Häkchen zu kurz seien, um über den oberen Rand der unteren »Strahlen« bis zu deren Grübchen hinabreichen zu können. Die Häkchen seien vielmehr dazu da, den oberen, wie er meinte, verdickten Rand, den sie gerade noch umgreifen können, festzuhalten. Merkwürdig ist, daß beinahe 25 Jahre später HOLLAND (1864, S. 199) den jeder Grundlage entbehrenden Satz ausgesprochen hat: »Die Strahlen jedes Astes greifen mit den Strahlen des nächstfolgenden Astes fingerförmig ineinander.« SCHROEDER (1880, S. 10, 11) hat die Unhaltbarkeit dieses Satzes bereits eingehend besprochen. Ihm und KLEE (1886, S. 18) haben wir die Erkenntnis zu danken, daß der obere Rand der unteren Fasern nicht, wie BURMEISTER geglaubt hatte, verdickt, sondern bloß rinnenförmig umgebogen sei, »welche Rinne allerdings unter dem Mikroskop den Eindruck eines verdickten Randes macht«.

Unter diesen umgeschlagenen Teil greifen nun die Häkchen der hakentragenden Fasern und können an ihnen hin- und hergleiten. Auch WRAY (1887, S. 422) und AHLBORN (1896, S. 20) beschreiben das Zustandekommen einer einheitlichen Federfläche. Sie lassen die Häkchen der oberen Fasern sich zwischen den darunterliegenden hindurchschieben, und an den, am Unterrande der Umbiegungsstelle befindlichen Lappen festhalten. Diese Ansicht erweist sich jedoch schon deswegen als falsch, weil, wie man sich an Flächenpräparaten leicht überzeugen kann, die Häkchen in ihrer natürlichen Lage viel weiter draußen liegen, als die ventralen Lappen der Bogenfasern, und unbedingt an dem mehr proximalen, bandförmigen Teile derselben sich festhalten müssen. Überdies sind sie auch nicht lang genug, um gar bis zum Unterrande der Bogenfasern reichen zu können. Endlich wäre zu bedenken, daß, wenn tatsächlich die Haken in diese Lappen eingreifen würden, sie nicht die Fähigkeit hätten, sich hin- und hergleitend zu bewegen, sondern ein für allemal zwischen den einzelnen Lappen eingekeilt wären. Soviel über die wichtigsten Ansichten einiger früherer Autoren.

Wenn wir auf Grund unserer heutigen Kenntnis der Morphologie

der zwei in Betracht kommenden Faserarten deren Zusammenhang erklären sollen, müssen wir unbedingt die Erklärungsweise SCHROEDERS und KLEES als die der Wahrheit am nächsten kommende hinstellen.

Die Hakenfasern ziehen nämlich über die Bogenfasern hinweg, und die Richtungen der beiden schließen zusammen einen Winkel von nahezu 90° ein (Taf. XXXI, Fig. 19, 20, 21). Die an ihrem Unterrande befindlichen Häkchen greifen unter den rinnenförmig gebogenen, oberen Randteil der Bogenfasern. Jeder Haken einer Hakenfaser hält eine andre Bogenfaser fest (Textfig. 8, 9). Es werden also



Textfig. 8.



Textfig. 9.

Schemata für den Zusammenhang der Haken- und Bogenfasern. Fig. 8, parallel der Hakenfasern geschnitten; Fig. 9, parallel der Bogenfasern geschnitten.

von einer Faser immer so viele Bogenfasern festgehalten, als bei der betreffenden Species an einer Faser Haken vorkommen, und anderseits umfassen gerade so viele Häkchen jede Bogenfaser. Die Häkchen können in der oberen glatten Rinne hin- und hergleiten, was beim Fluge von großer Wichtigkeit ist. Wenn nämlich beim Senken des Flügels ein Druck auf die Federfläche von unten nach oben ausgeübt wird, so werden, wie PARSEVAL (1880, S. 70) angibt, die Winkel, welche die sekundären Kiele mit dem Hauptkiel einschließen, stumpfer und die Abstände zwischen benachbarten sekundären Kielen vergrößern sich. Zugleich wird die Feder schwach gewölbt und ihre Fläche größer. Es ist dies aber naturgemäß nur dann möglich, wenn

die tertiären Fasern nicht fix miteinander verbunden sind, sondern gegeneinander beweglich, und so ein Auseinanderweichen der sekundären Kiele gestatten. Diese Bedingung wird durch das Hin- und Hergleiten der Häkchen erfüllt. Wenn nun die sekundären Kiele ihre Abstände vergrößern sollen, gleiten die Häkchen von der Mitte des bandförmigen Teiles der Bogenfasern, wo sie für gewöhnlich festhalten, gegen deren distales Ende (Taf. XXXI, Fig. 21 in der Richtung des Pfeiles). Würde nun der Druck noch verstärkt, so müßten die Häkchen in ihrem Bestreben, noch weiter zu gleiten, von den Bogenfasern herunterrutschen, wodurch die ganze Verbindung gelöst wäre. Dies wird jedoch erstens dadurch verhindert, daß sich die Bogenfasern umwenden und ihre Richtung ändern, anderseits aber, und wohl hauptsächlich, durch die am oberen Rande der Umbiegungsstelle sich findenden Zahnfortsätze (Taf. XXX, Fig. 9 Zf). Da dieselben nach rückwärts gerichtet sind, so vermögen sie zwar ein Herabgleiten der Haken zu verhindern, erschweren dagegen eine Wiedereinschiebung derselben in keiner Weise, wenn dennoch ein oder der andre Haken sich aus der Verbindung loslösen sollte. Wir müssen die Zahnfortsätze der Bogenfasern also als Arretierungsvorrichtungen ansehen. Übrigens ist ja bekannt, daß ein Vogel, bei dessen Federn durch irgendwelche mechanische Einflüsse die Verbindung der Haken- und Bogenfasern zerstört wurde, durch bloßes Glattstreichen mit dem Schnabel in kurzer Zeit das ursprüngliche natürliche Ineingreifen der beiden Fasersysteme herzustellen imstande ist, eine Tatsache, die für den Vogel selbst natürlich von eminentester Bedeutung ist.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1) In der Marksubstanz der sekundären Kiele können die Zellen nach zwei verschiedenen Typen angeordnet sein: entweder unregelmäßig mehrschichtig, oder regelmäßig einschichtig. Häufiger ist der erste Typus, der zweite findet sich bei den *Striges* und *Caprimulgi*.

2) Die ventrale Hornlamelle ist ein konstantes Merkmal der sekundären Kiele. Ihre Form schwankt zwischen einer kurzen Leiste (*Cypselus*, *Columba*) und einer großen, stark gekrümmten Platte (*Diomedea*, *Striges*, *Cygnus*).

3) Die Stärke der Konkavität der sekundären Kiele geht Hand in Hand mit der Größe der ventralen Hornleiste.

4) Die Ursprungsstellen der tertiären Fasern an den sekundären Kielen sind sehr kompliziert gebaut. Sie bestehen aus einem Gesims, von dem sich zahlreiche kurze Leisten erheben, die kulissenartig

hintereinander stehen, und zwischen denen die Anfangsteile der tertiären Fasern liegen.

5) Die Höhenabnahme der sekundären Kiele vom Hauptkiel gegen die Außenseite der Federfahne kann entweder eine allmähliche, gleichmäßige, oder eine mehr oder weniger plötzliche sein (*Striges*, *Cygnus*).

6) Die Höhe der sekundären Kiele ist entweder an der Federbasis (*Aquila*, *Diomedea*), gewöhnlich aber über der Längenmitte der Feder am größten (*Cygnus*, *Bubo*, *Macropteryx*).

7) Die Zähne der äußeren Federfahnen der drei ersten Handschwingen der Eulen sind nichts anderes, als eigenartig differenzierte sekundäre Kiele.

8) Die Hakenfasern entspringen immer von der, der Spitze der Feder zugekehrten Seite der sekundären Kiele. Sie sind konkave Bänder, die aus einer einfachen Reihe hintereinanderliegender Zellen mit Fortsätzen bestehen, die proximal Lappen und Haken, distal paarige Wimpern sind.

9) Die Zahl der Haken variiert zwischen zwei und acht, ist aber bei ein- und derselben Vogelart immer konstant.

10) Von den übrigen Vogelarten abweichende Formen der Hakenfasern finden sich bei den *Striges* und *Caprimulgi*. Bei den *Striges* sind sie sehr lang, und mit zahlreichen, eigentümlich gestalteten Wimpern versehen, bei den *Caprimulgi* ebenfalls lang, aber wimperlos.

11) Die Entfernungen der Hakenfasern aller Vogelklassen schwanken bloß zwischen 20 und 30 μ .

12) Die Bogenfasern entspringen von der, der Federbasis zugekehrten Seite der sekundären Kiele. Sie sind ebenfalls konkave Bänder, ihr Bau dem der Hakenfasern in vielen Punkten homolog.

13) Die dorsalen Zahnfortsätze an der Umbiegungsstelle der Bogenfasern sind wahrscheinlich als Arretierungsvorrichtungen aufzufassen.

14) Die Entfernungen der Bogenfasern aller Vogelklassen schwanken bloß zwischen 30 und 40 μ .

15) Die mächtige Ausbildung der ventralen Hornlamelle der sekundären Kiele bei *Diomedea* und *Aquila* dürfte in funktioneller Beziehung zu dem Segelflug der genannten Arten stehen.

16) Die Zähne an den Außenfahnen der ersten Handschwingen bei den *Striges* und *Caprimulgi*, ferner der von den stark verlängerten Endteilen der Hakenfasern auf der Oberfläche der Federn gebildete Flaum sind dem geräuschlosen Fluge der Nachtvögel dienende Anpassungserscheinungen.

Prag, im März 1904.

Literaturverzeichnis.

1896. F. AHLBORN, Zur Mechanik des Vogelfluges. Hamburg 1896.
1898. F. E. BEDDARD, The Structure and Classification of Birds. London 1898.
1894. H. L. CLARK, The Pterylography of certain American Goat-Suckers and Owls. Proc. Un. St. Nat. Mus. Vol. XVII. p. 551—572.
1876. C. CLEMENT, Note sur la structure microscopique des plumes. Bull. Soc. zool. France. I. 1876. p. 282—286.
1809. G. CUVIER, Leçons d'anatomie comparée. Recueillies et publiées par C. DUMERIL. (T. II, p. 603.) Vgl. Mem. d. Mus. XIII, p. 330.
1889. H. R. DAVIES, Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehung zu andern Integumentgebilden. Morph. Jahrb. Bd. XV. S. 560—645. Taf. XXIII—XXVI.
1895. J. C. H. DE MEIJERE, Über die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung. Morph. Jahrb. Bd. XXII. S. 562—591.
1886. V. FATIO, Des diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève. Tome XVIII. Part 2. p. 249—308. 3 pls.
1882. H. GADOW, On the Colour of Feathers as affected by their Structure. Proc. Zool. Soc. London. p. 409—421. Pls. XXVII, XXVIII, 3 textfigures.
1890. V. HÄCKER, Über die Farbe der Vogelfedern. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXV. Heft 1. S. 68—87. Taf. IV.
1901. V. HÄCKER u. G. MEYER, Die blaue Farbe der Vogelfeder. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Thiere. Bd. XV. Heft 2. S. 267—294. Taf. XIV.
1882. C. F. HEUSINGER, System der Histologie. Bd. II. 2. S. 207.
1863. TH. HOLLAND, Pterologische Untersuchungen. CABANIS' Journal f. Ornith. 12. Jahrg. S. 195—217.
1886. R. KLEE, Bau und Entwicklung der Feder. Hallesche Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX. (N. F. Bd. XII.) Heft 1. S. 174—327.
1902. E. MASCHA, Über den Bau der Schwungfeder. Zool. Anz. Bd. XXVI. S. 142—150.
1902. — Der Bau der Flügelfeder. Verh. Ges. Deutsch. Naturforsch. u. Ärzte. 74. Vers. 2. Thl. 1. Heft. S. 159—162.
1840. CH. L. NITZSCH, System der Pterylographie. Herausgegeben von H. BURMEISTER. Halle 1840. 10 Taf.
1889. A. v. PARSEVAL, Die Mechanik des Vogelfluges. Wiesbaden 1889.
1880. R. SCHROEDER, Pterographische Untersuchungen. Inaug.-Diss. Halle 1880.
1885. H. STRASSER, Über den Flug der Vögel. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX. (N. F. Bd. XII.) Heft 1. S. 174—327.
1902. R. M. STRONG, The Development of Color in the Definitive Feather. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XL. p. 147—185. pls. IX.
1843. C. J. SUNDEVALL, Om Foglarnes vingar. K. V. Akad. Handlingar. 1843. Isis v. OKEN. Heft 5. 1846. S. 324.
1887. R. S. WRAY, On the Structure of Barbs, Barbules, and Barbicles of a Typical Pennaceous Feather. Ibis. 1887. p. 420—423. Pl. XII.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Abkürzungen, gültig für alle Figuren:

<i>Bgf</i> , Bogenfasern;	<i>Vd</i> , dorsale Verdickung der Hornsub-
<i>F</i> , fadenförmiger Endteil derselben;	stanz der sekundären Kiele;
<i>G</i> , Gesims an den Ursprungsstellen der	<i>vnL₁</i> , ventrale Lappen der Hakenfasern;
tertiären Fasern;	<i>vnL₂</i> , ventrale Lappen der Bogenfasern;
<i>H</i> , Haken der Hakenfasern;	<i>W₁</i> , paarige Wimpern der Hakenfasern;
<i>Hkf</i> , Hakenfasern;	<i>W₂</i> , dorsale, lappenförmig verdickte
<i>Hnl</i> , Hornlamelle der sekundären Kiele;	Wimpern;
<i>Hns</i> , Hornsubstanz;	<i>Wlt</i> , Wulst auf der Dorsalseite der
<i>Htk</i> , Hauptkiel;	Hakenfasern;
<i>K</i> , Kerne, der die tertiären Fasern zu-	<i>Z</i> , Zähne am äußeren Fahrenrande der
sammensetzenden Zellen;	Eulenfedern;
<i>L</i> , Leisten des Gesimses an den sekun-	<i>Zf</i> , Zahnfortsätze an der Dorsalseite
dären Kielen;	der Bogenfasern;
<i>Mks</i> , Marksubstanz;	<i>Zgr</i> , Grenzen der, die tertiären Fasern
<i>R</i> , Rinne am Oberrande der Bogen-	zusammensetzenden Zellen.
fasern;	

Tafel XXIX. (Fig. 1—8.)

Fig. 1. Schnitt durch die Mitte einer Handschwinge von *Bubo maximus*, senkrecht auf die sekundären Kiele. Vergr. 7. Mikrophotographie.

Fig. 2. Die Zähne der äußeren Federfahne der zehnten Handschwinge von *Bubo magellanicus*. Vergr. 70. Mikrophotographie.

Fig. 3. Schnitt durch den äußeren, unteren Teil der breiten Federfahne einer Handschwinge von *Bubo maximus*, parallel den Bogenfasern. Vergr. 12. Mikrophotographie.

Fig. 4. Äußere Fahne der neunten Handschwinge von *Podargus humeralis*, die Zähne des Randes zeigend. Vergr. 2.

Fig. 5. Äußere Fahne der neunten Handschwinge von *Bubo maximus*, die Zähne des Randes zeigend. Vergr. 2. Photographie.

Fig. 6. Schnitt durch die schmale Fahne einer Handschwinge von *Columba livia*, senkrecht auf die sekundären Kiele. Federbasis. Vergr. 25. Mikrophotographie.

Fig. 7. Schnitt durch die breite Fahne einer Handschwinge von *Caprimulgus europaeus*, senkrecht auf die sekundären Kiele. Federbasis. Äußerer Rand der breiten Fahne. Vergr. 80. Mikrophotographie.

Fig. 8. Eine Deckfeder von *Garrulus glandarius*, senkrecht auf die sekundären Kiele durchschnitten. Vergr. 190. Mikrophotographie.

Tafel XXX. (Fig. 9—18.)

(Alle Figuren bei durchfallendem Lichte gesehen.)

Fig. 9. Bogenfaser von *Columba livia*. Vergr. 270.

Fig. 10. Hakenfaser von *Columba livia*. Vergr. 220.

Fig. 11. Hakenfaser von *Diomedea exulans*. Vergr. 125.

Fig. 12. Hakenfaser von *Columba livia*. Vergr. 125.

Fig. 13. Hakenfaser von *Cypselus apus*. Vergr. 125.

Fig. 14. Hakenfaser von *Nyctea nivea*. Vergr. 125.

Fig. 15. Hakenfaser von *Podargus humeralis*. Vergr. 125.

Fig. 16. Hakenpartie einer Hakenfaser von *Turacus abboeristatus*, die Spitzen in den proximalen Hähchen zeigend. Vergr. 480.

Fig. 17. Hakenpartie einer Hakenfaser von *Cuculus canorus*, die Spitzen an den proximalen Hähchen zeigend. Vergr. 480.

Fig. 18. Proximaler Teil einer Hakenfaser von *Cypselus apus*, die Zellgrenzen und den oberen Randwulst zeigend. Vergr. 400.

Tafel XXXI. (Fig. 19—25.)

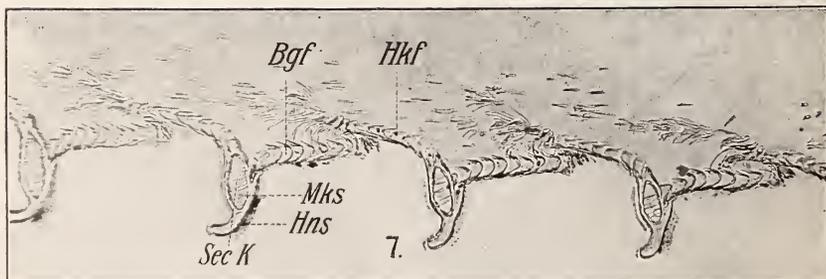
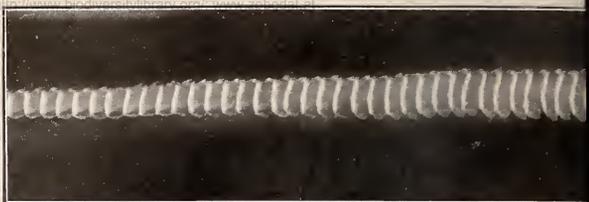
Fig. 19, 20, 21 Flächenbilder der Oberseite einer Handschwinge von *Cypselus apus* in drei verschiedenen hohen Einstellungen. Fig. 19. Höchste Einstellung auf die Endteile der Hakenfasern. Fig. 20. Tiefere Einstellung auf die Anfangsteile der Hakenfasern. Fig. 21. Tiefste Einstellung auf die Bogenfasern. Vergr. 270. Mikrophotographie.

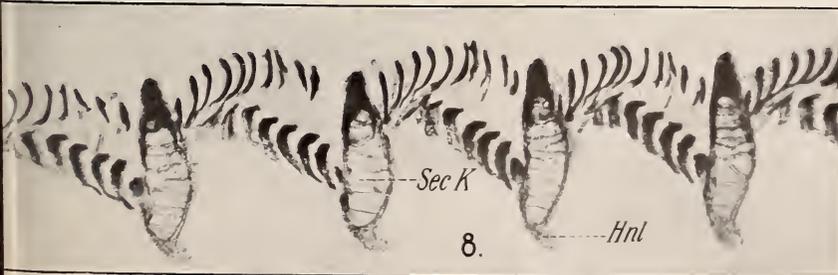
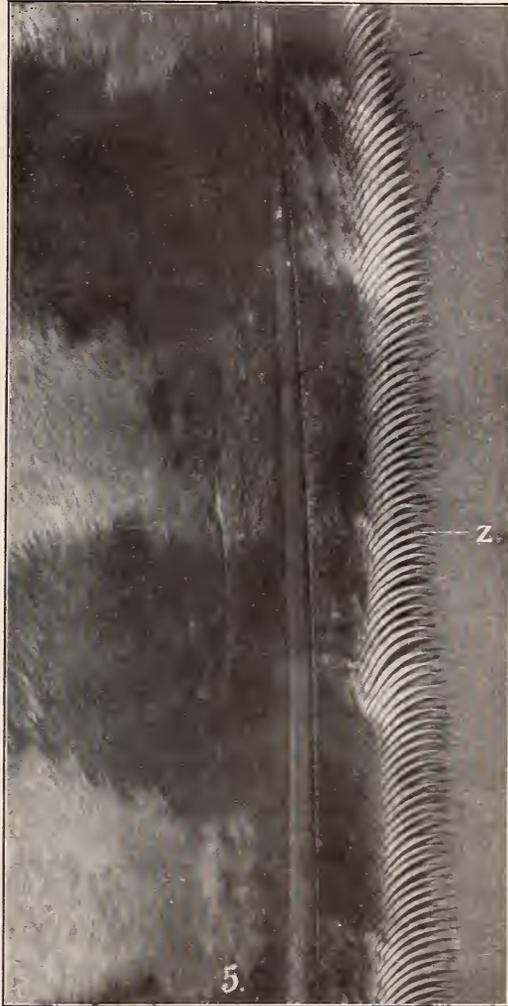
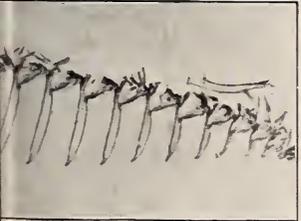
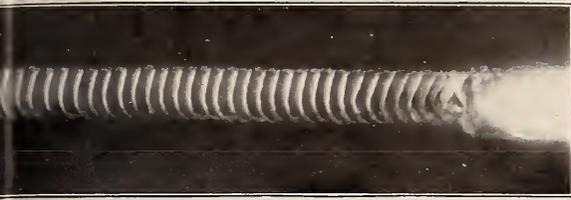
Fig. 22. Die Ursprungsstellen der Hakenfasern einer Handschwinge von *Columba livia* von oben gesehen. Vergr. 400. Mikrophotographie.

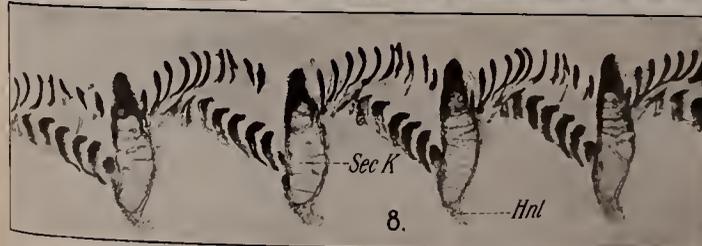
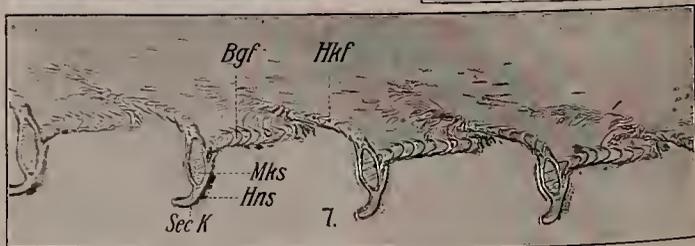
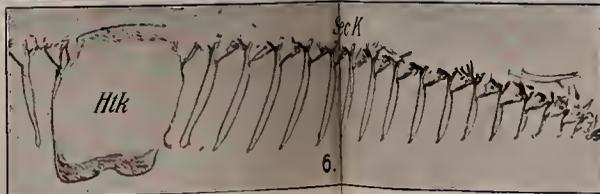
Fig. 23. Ein sekundärer Kiel mit Haken- und Bogenfasern. *Columba livia*. Vergr. 60. Mikrophotographie.

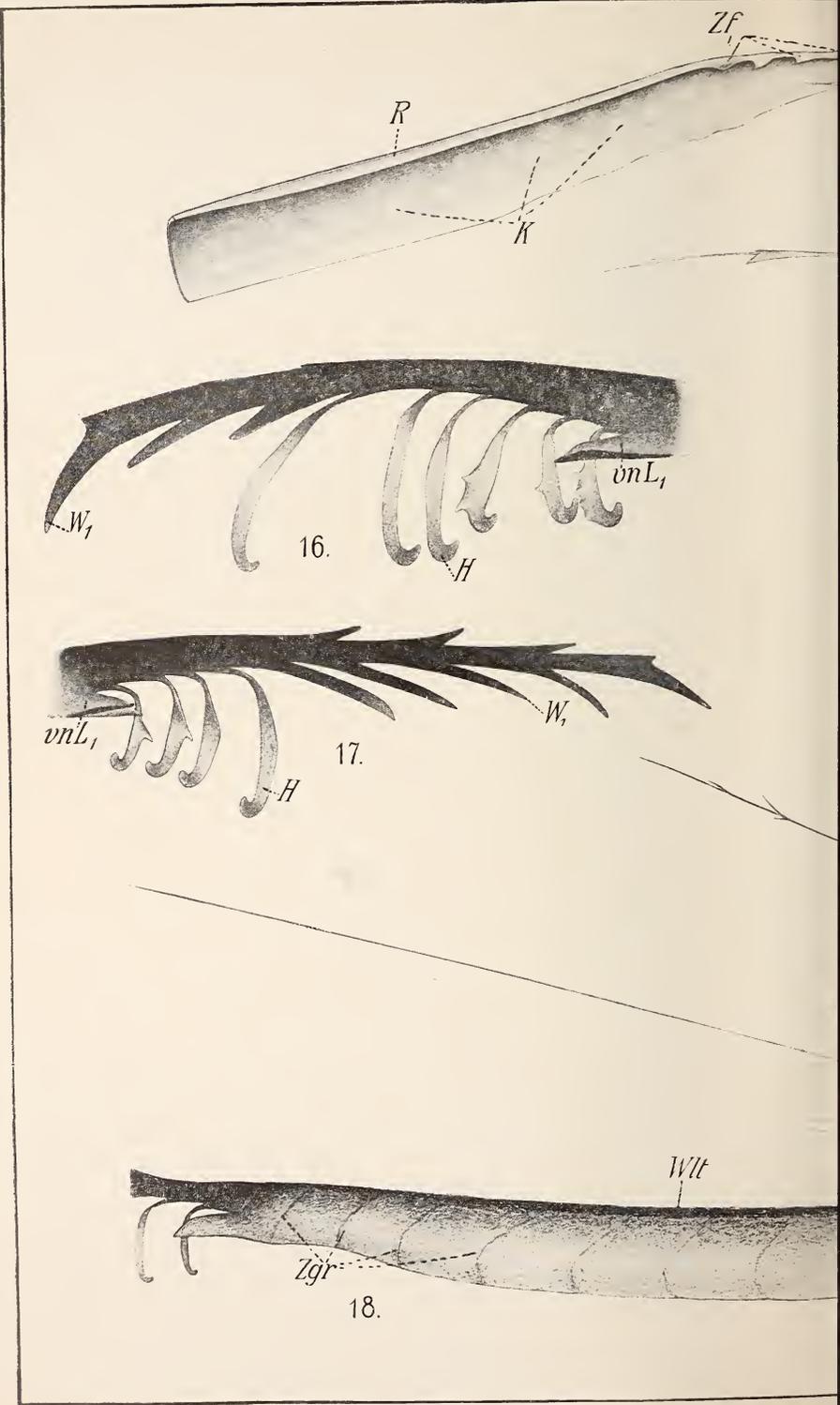
Fig. 24. Hakenfasern eines sekundären Kieles. *Columba livia*. Vergr. 110. Mikrophotographie.

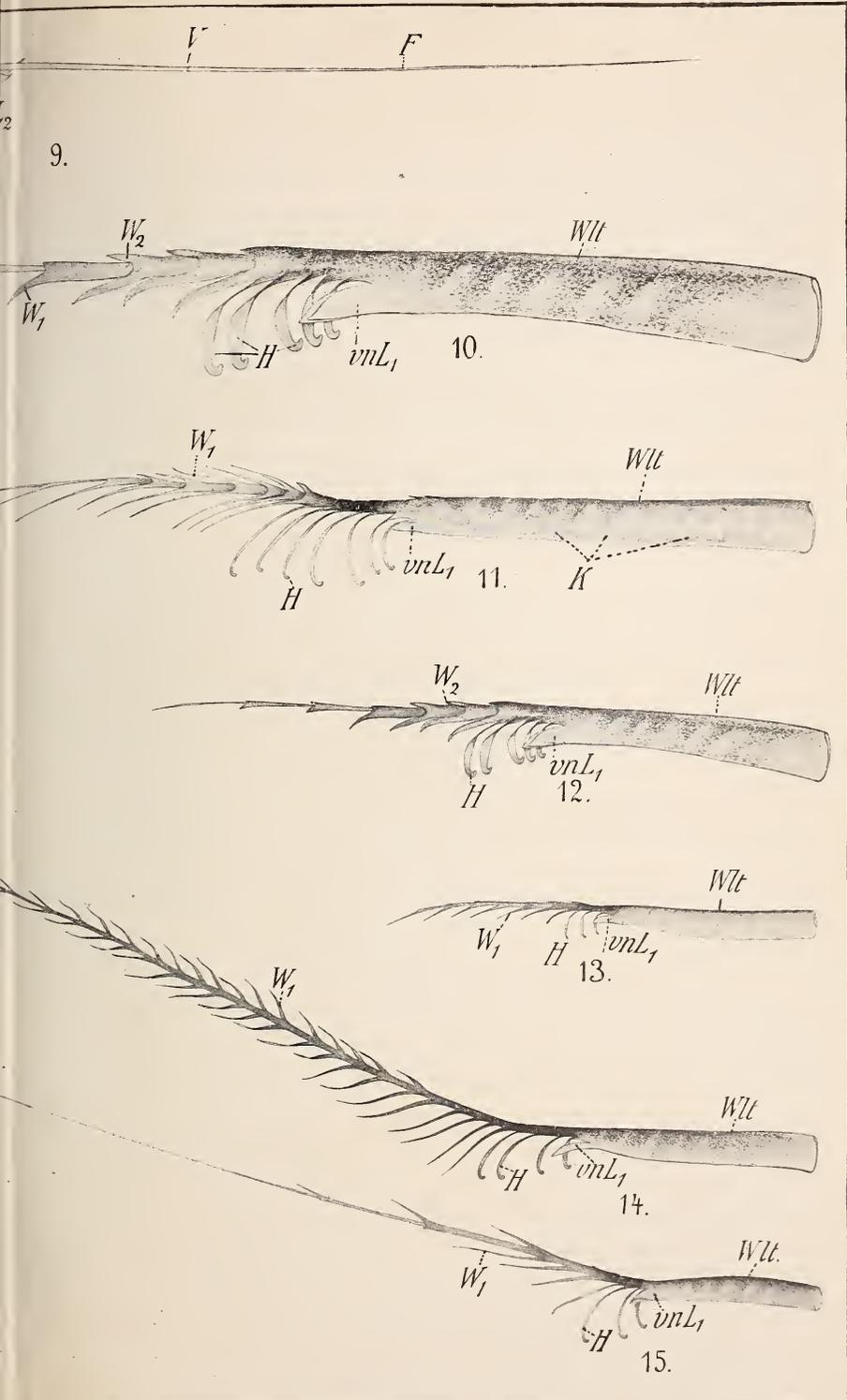
Fig. 25. Hakenfaserendteile einer Handschwinge von *Cygnus olor*. Flächenbild von der Oberseite. Vergr. 270. Mikrophotographie.

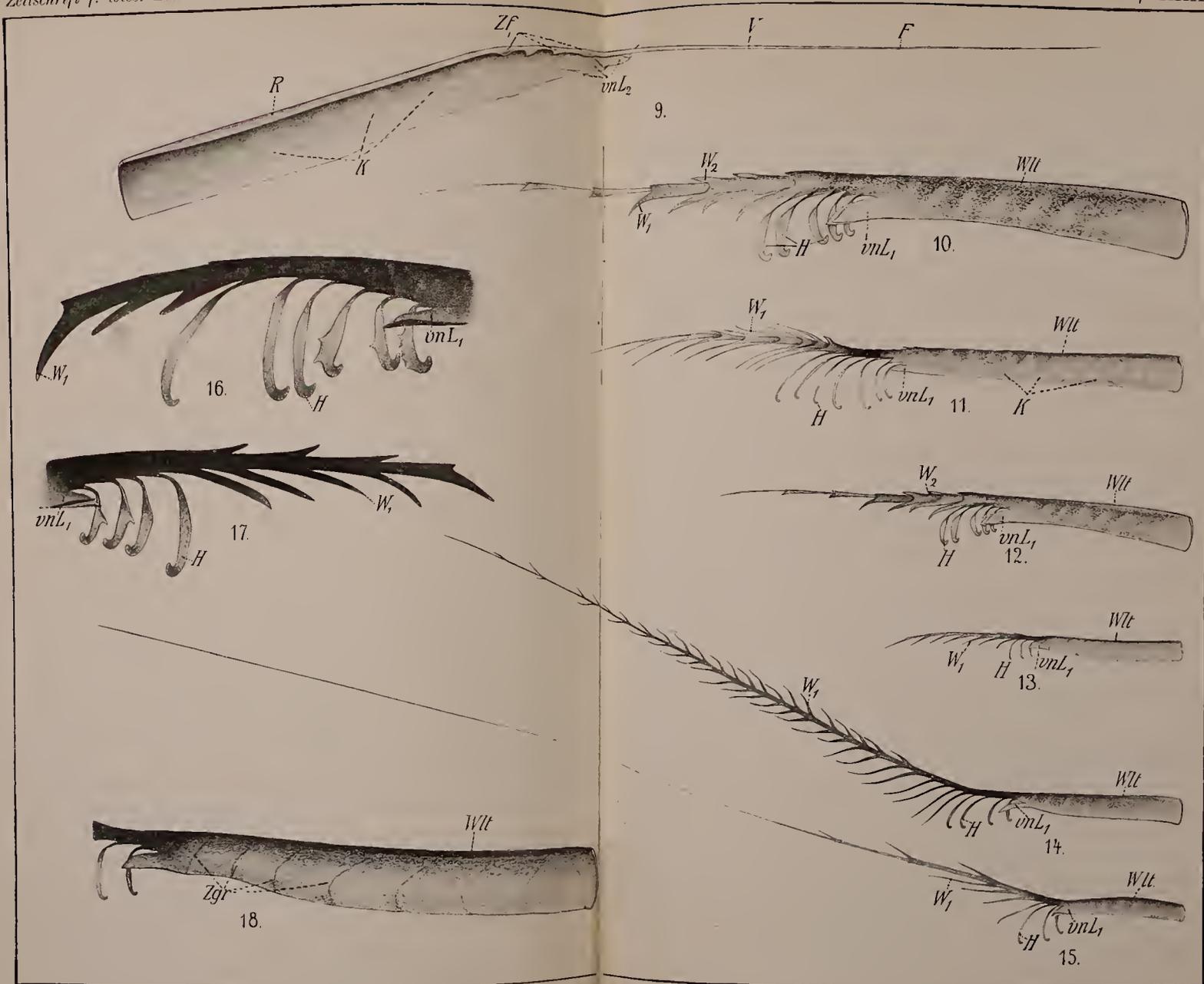


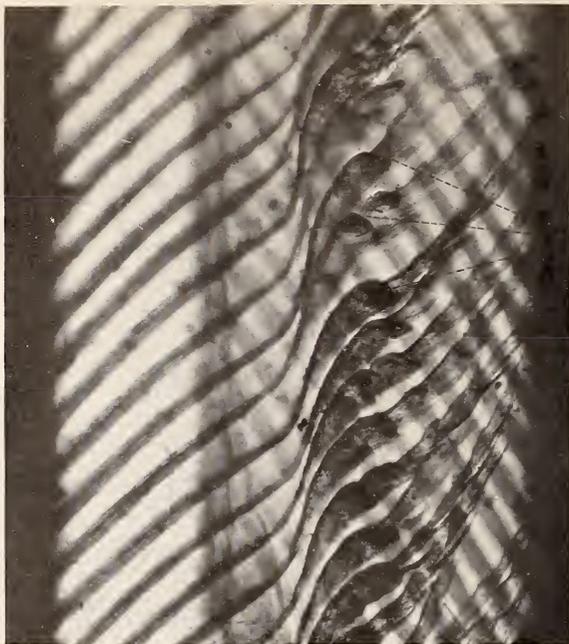






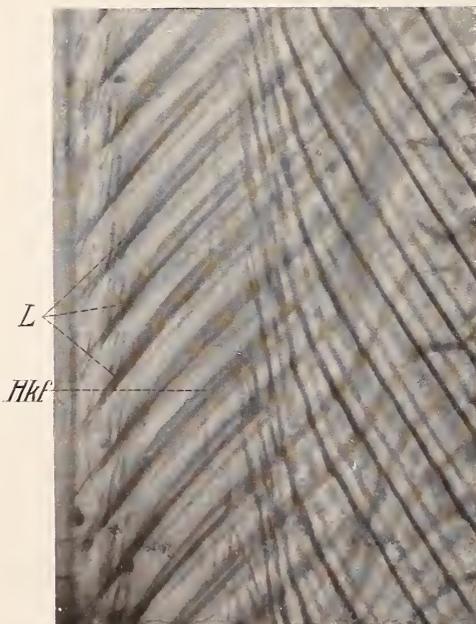




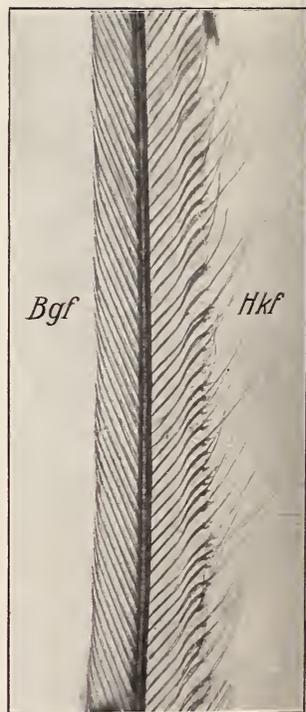


W₂

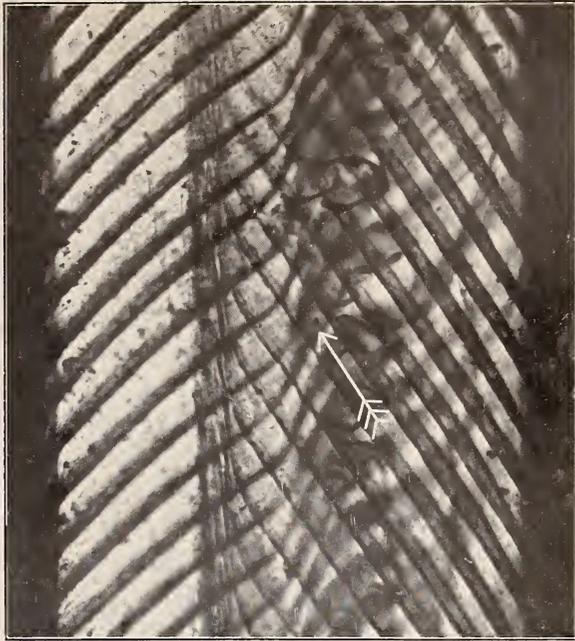
19.



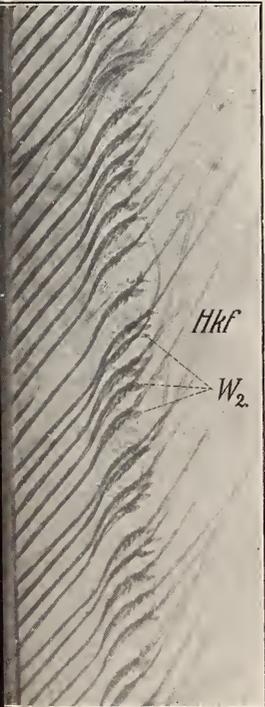
22.



23.



21.



24.

tann in Leipzig.



25.



19.

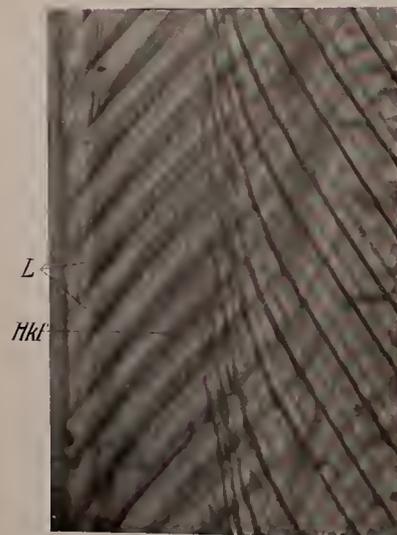


W_2

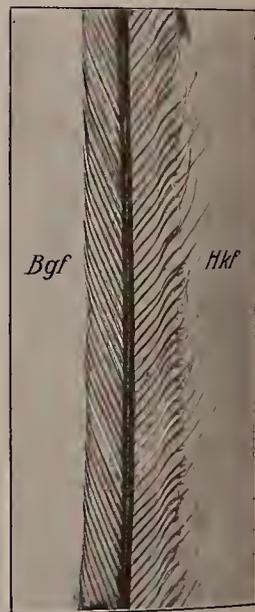
20.



21.



22.



23.



24.



25.