

Der Ursprung der Vögel – ein Update

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn

Zusammenfassung: Unter den zweibeinigen theropoden* Dinosauriern der Kreide gibt es zahlreiche Mosaikformen mit unterschiedlichen Vogel- und Reptilmerkmalen. Daher gelten sie als die besten Kandidaten für Vogelvorfahren. Die zunehmende Vogelartigkeit einiger Formen unterstützt evolutionstheoretische Deutungen. Insgesamt sind die Merkmale bei den betreffenden Gattungen jedoch so mosaikartig verteilt, daß vielfach Konvergenzen* und Reversionen* angenommen werden müssen, auch bei manchen Schlüsselmerkmalen*.

Die ältesten fossilen Federn erscheinen in fertiger Form beim sog. „Urvogel“ *Archaeopteryx*. Andere Fossilhaltungen feder- oder haarartiger Strukturen sind deutlich jünger und in ihrer Deutung oft umstritten. Bei manchen kreidezeitlichen Formen wird Flugverlust als wahrscheinlich betrachtet. Unklar ist, welche Selektionsdrücke den Erwerb von Federn und der Flugfähigkeit begünstigt haben könnten.

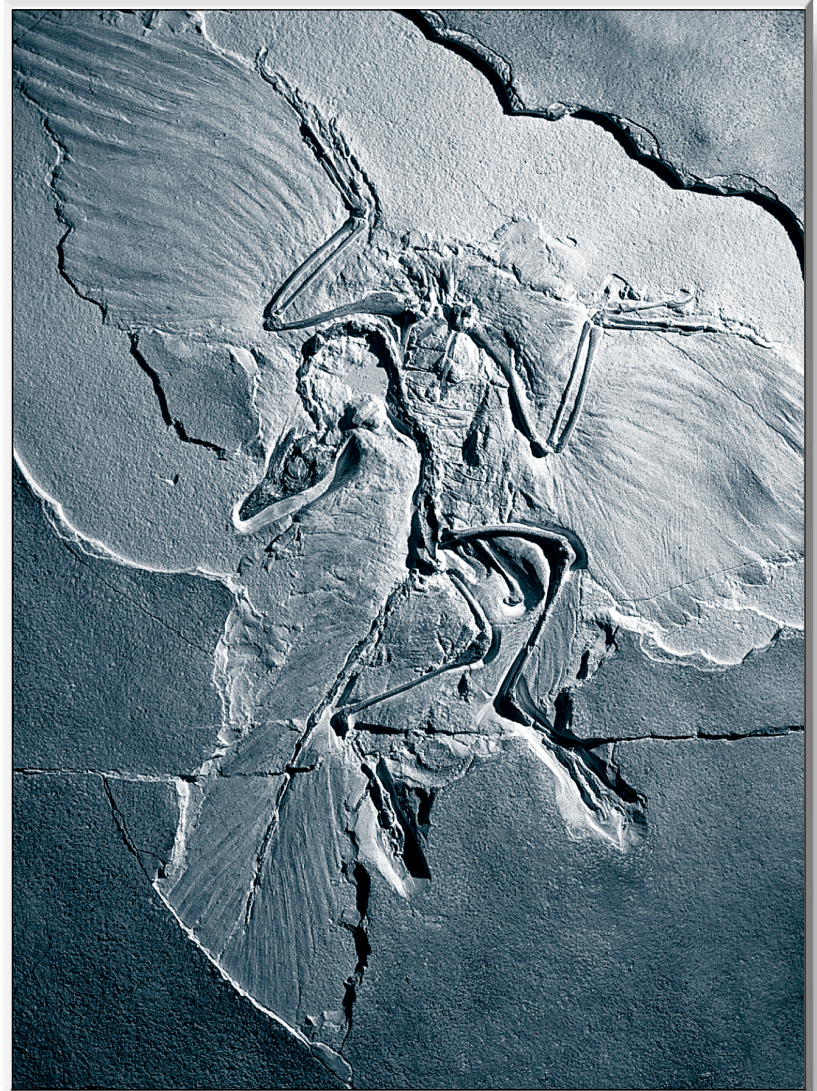
Sowohl in der Kreide als auch zu Beginn des Tertiärs treten zahlreiche Vogelgruppen plötzlich und mit markanten Diskontinuitäten auf.

fossilien aus der Kreide wurden erst in dieser Zeit entdeckt; mittlerweile sind über 30 Vogelgattungen aus der Kreide bekannt (CHIAPE & DYKE 2002, 98). Darüber hinaus wurden mehr und mehr zweibeinig laufende kleinere Dinosaurier (Theropoden*) mit vogeltypischen Merkmalen entdeckt. Dadurch ist die Kluft zwischen Reptilien und Vögeln unter den Fossilien des Jura und der Kreide bei weitem nicht mehr so markant wie noch vor zwei Jahrzehnten.

In diesem Beitrag soll ein kurzer Überblick über das inzwischen sehr komplexe Gebiet der mesozoischen Fossilüberlieferung von Vögeln und vogelähnlichen Dinosauriern sowie über die wichtigsten Kontroversen über evolutionstheoretische Fragen gegeben werden.

Mit * gekennzeichnete Begriffe werden im Glossar erklärt.

Abb. 1: Der „Urvogel“ *Archaeopteryx lithographica*, Abguß des Berliner Exemplars. (Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt)

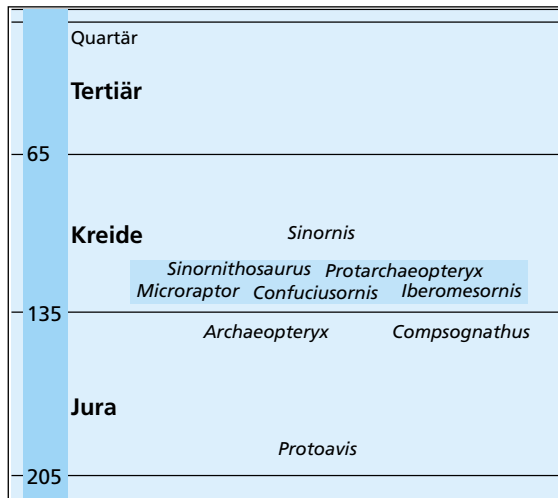


Einleitung

Die heutigen Vögel sind gegenüber den anderen Wirbeltieren deutlich abgegrenzt. Lange Zeit vermittelte fast allein der berühmte fossile „Urvogel“ *Archaeopteryx* (Abb. 1) aus dem Oberjura ein Bild davon, über welches potentielle Bindeglied ein evolutionärer Übergang von Reptilien zu Vögeln verlaufen sein könnte, denn er weist eine ausgeprägte Kombination von reptilienartigen und vogeltypischen Merkmalen auf (Abb. 3). Der „Urvogel“ erweist sich damit offenkundig als Mosaikform*, die allerdings nicht sicher als evolutionäre Übergangsform gewertet werden kann (s. u.). Alle anderen bis Ende der 1980er Jahre entdeckten fossilen Vögel waren deutlich von Reptilien abgrenzbar.

Archaeopteryx ist nach wie vor das älteste unumstrittene Vogelfossil. Erst ab der Unterkreide sind weitere Vogelfossilien bekannt (zur Schichtenfolge siehe Abb. 2). Eine Ausnahme bildet lediglich der sehr umstrittene *Protoavis* aus der Trias, der von seinem Entdecker S. CHATTERJEE als deutlich vogelähnlicher als *Archaeopteryx* eingestuft wird (CHATTERJEE 1999). Seit Anfang der 1990er Jahre gab es dann eine regelrechte Explosion von Funden fossiler Vögel, die vor allem in China entdeckt wurden. Zwei Drittel aller heute bekannten Vogel-

Abb. 2: Ungefähre stratigraphische Position einiger Gattungen, die im Text erwähnt werden. Sehr viele Fossilfunde von Vögeln und vogelähnlichen Dinosauriern stammen aus der Unterkreide Chinas. Die dunkler unterlegten Gattungen sind etwa gleich alt. Die in die Abb. aufgenommenen Gattungen sind nur eine kleine Auswahl der bekannten Gattungen. Die stratigraphischen Abfolgen passen häufig nicht zu den mittels Cladistik* rekonstruierten evolutionären Abfolgen (vgl. Text). Eine große Anzahl von Konvergenzen* (auch von Schlüsselmerkmalen*) macht es zudem schwierig, evolutionäre Abfolgen zu bestimmen, weil sich die Merkmalsverteilungen oft widersprechen.



Theropoden-Dinosaurier als Vogelvorfahren?

Nach der Veröffentlichung des einflußreichen Werkes „The origin of birds“ von G. HEILMANN (1926) galten relativ unspezialisierte Archosaurier (Thecodonten) als wahrscheinlichste Reptilienvorläufer von *Archaeopteryx* und den nachfolgenden Vögeln. Durch die Arbeiten von J. OSTROM Mitte der 1970er Jahre wendete sich das Blatt zugunsten der Theropoden-Theorie, die erstmals bereits 1868 von Thomas HUXLEY ins Spiel gebracht worden war. Heute ist die Vorstellung, daß es sich bei den Vögeln um befiederte Dinosaurier handelt, nur noch wenig angefochten. Der Siegeszug der Theropoden-Theorie hängt eng mit dem Siegeszug des Cladismus* in der Systematik zusammen. Cladistische Analysen weisen bestimmte Gruppen theropoder Dinosaurier als vergleichsweise passendste Vorläufer von *Archaeopteryx* und den Kreidevögeln aus. Allerdings paßt die Fossilabfolge nicht zu diesem Szenario (s. u.). Das zentrale Argument für einen Übergang Dinosaurier – Vögel entstammt

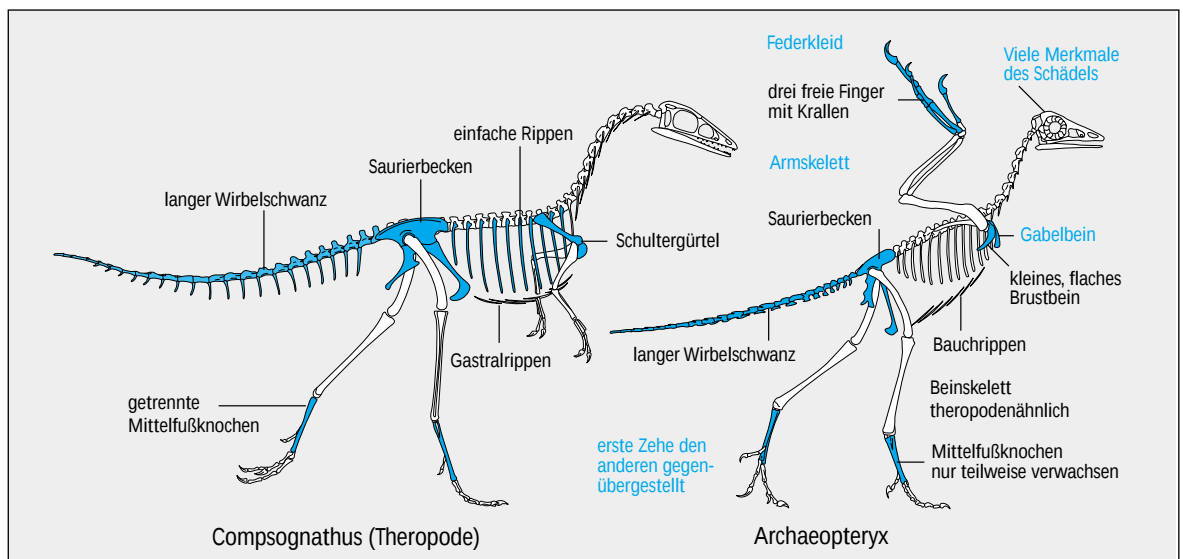
also der Vergleichenden Biologie, deren Argumente für Evolution nicht als zwingend gelten können (vgl. dazu die ausführliche Diskussion in JUNKER 2002, Kap. 2 und 3). Wenn die Dino-Vogel-Theorie heute für viele Biologen als unangefochten gilt, so muß dies vor dem Hintergrund gesehen werden, daß ein evolutionärer Übergang von irgendwelchen Reptilien zu den Vögeln grundsätzlich vorausgesetzt wird. Unter dieser Vorgabe passen bestimmte Dinosauriergruppen unter den Theropoden am besten.

Die wichtigsten Gemeinsamkeiten vieler Theropoden mit den ältesten Vögeln sind Zweibeinigkeit, Anatomie der Hinterbeine mit nach hinten gerichteter Zehe und teilweise verwachsenen Mittelfußknochen, Anatomie der Vorderbeine mit dreifingriger Hand, lange, nach unten gerichtete Schambeine, der Besitz eines Gabelbeins (verschmolzene Schlüsselbeine) sowie ein langer Wirtelschwanz. Einzelne Gattungen weisen noch weitere Gemeinsamkeiten auf. Viele Paläontologen sind davon überzeugt, daß *Archaeopteryx* als Dinosaurier angesehen worden wäre, wenn er keine Federn besitzen würde.

Für eine häufige evolutive Entstehung ähnlicher komplexer Strukturen können kaum Selektionsdrücke verantwortlich gemacht werden.

Allerdings weisen die Cladogramme (Ähnlichkeitsbäume) von Theropoden und mesozoischen Vögeln eine große Zahl von Konvergenzen oder Reversionen auf, was die evolutionstheoretische Abstammungs-Argumentation schwächt. Denn für eine häufige evolutive Entstehung ähnlicher komplexer Strukturen können kaum Selektionsdrücke verantwortlich gemacht werden. Darüber hinaus ist nicht bestimmbar, welche Gattung unter den

Abb. 3: Skelettvergleich zwischen dem Raubdinosaurier (Theropode) *Compsognathus* und *Archaeopteryx*. Blau = Vogelmerkmale, schwarz = Reptilmerkmale. (Nach WELLNHOFFER 1997)



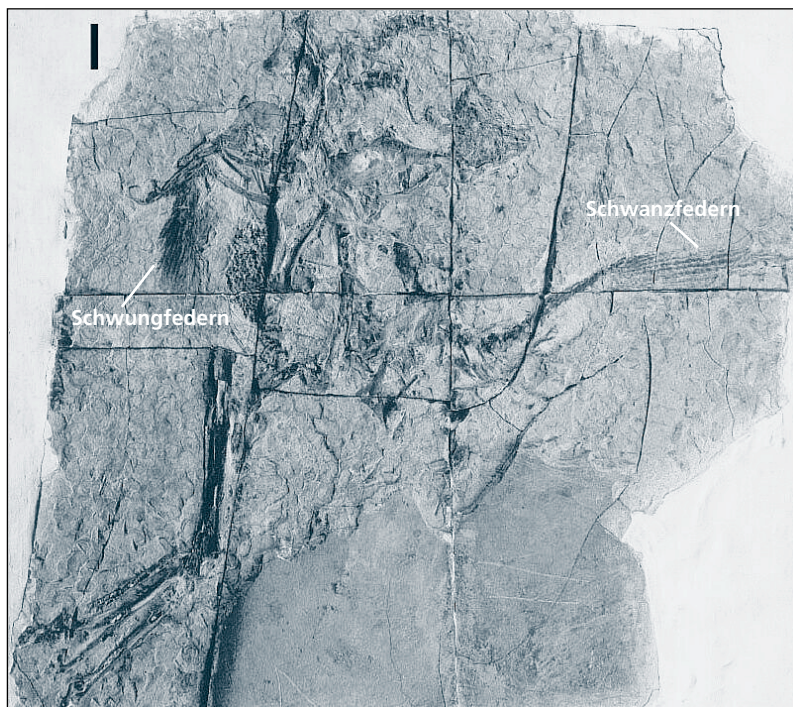
theropoden Dinosauriern als geeigneter Vorfahr von *Archaeopteryx* am ehesten in Frage kommt. Bei jedem Kandidaten gibt es dafür unpassende Merkmale. So hat beispielsweise die oberjurassische Gattung *Compsognathus* (Abb. 3) mit ihrem Zeitgenossen *Archaeopteryx* zwar viele Merkmale gemeinsam, besitzt aber eine stark spezialisierte und reduzierte Hand mit nur zwei Fingern (CARROLL 1988, 340) und kommt daher – auch abgesehen von der Gleichaltrigkeit – als Vorläufer nicht in Frage. Ähnliche Umstimmigkeiten treten auch bei anderen Gattungen auf. Darüber hinaus gehen die Meinungen über Homologieverhältnisse häufig auseinander. Eine Minderheit der Paläontologen widerspricht daher auch heute noch der Dino-Vogel-Theorie und sucht den Vogelvorläufer unter weniger spezialisierten, älteren Reptilgruppen oder hält die Frage nach den Vorläufern der Vögel für derzeit nicht beantwortbar. Ihre wichtigsten Kritikpunkte werden weiter unten angeführt.

Dinosaurier mit Federn?

Die Dino-Vogel-Theorie erhielt Ende der 1990er Jahre enormen Auftrieb, als Theropoden gefunden wurden, die Federn oder federartige Hautanhänge besaßen. Alle diese Fossilien stammen allerdings aus der Unterkreide; sie sind damit deutlich jünger als *Archaeopteryx*, dessen Federn und gesamtes Federkleid heutigen Vögeln in jeder Hinsicht gleichen. In Bezug auf das Merkmal der Federn gilt deshalb nach wie vor, daß am Anfang der Fossilüberlieferung perfekte Federn stehen. Über die Natur der Dinosaurier-Federn aus der Unterkreide und die taxonomische Einordnung der betreffenden Gattungen lassen sich jedoch oft keine sicheren Aussagen machen. So geht der Faserbesatz des *Compsognathiden Sinosauropteryx* (CHEN et al. 1998) entlang der Wirbelsäule und des Schwanzes wahrscheinlich auf Kollagenfasern aus dem Bindegewebe zurück (vgl. WELLNHOFER 1998, 133, WITMER

Die ältesten fossilen Federn gleichen Federn heutiger Vögel.

2002, 10). Dagegen gelten die teils büscheligen, teils fiederig verzweigten Fasern des Theropoden *Sinornithosaurus* als federähnlich und können strukturell mit Dunenfedern verglichen werden (XU et al. 2001, WELLNHOFER 2002). Allerdings ist ihre Verankerung im Körper nicht dokumentiert. Charakteristisch für Federn ist ein kompliziert gebauter, in die Haut eingesenkter Federfollikel (PETERS 2001, Abb. 6). Ist dieser fossil nicht dokumentiert, fehlt ein wichtiges Kriterium zur Bestimmung einer Homologie mit Vogelfedern. Haarartige Strukturen



auf der Körperoberfläche sind auch bei anderen Reptilgruppen bekannt, denen im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen keine nähere Beziehung zu den Vögeln zugeschrieben wird (Flugsaurier, Horn dinosaurier *Psittacosaurus*) (MAYR et al. 2002). Das schwächt die phylogenetische Aussagekraft dieses Merkmals auch bei „passenderen“ Formen. Die Deutung der Faserstrukturen von *Sinornithosaurus* als Federvorstufen ist daher unsicher. Das gilt auch für andere Gattungen mit ähnlichen faserigen Anhängen (*Shuvuuia*, *Beipiaosaurus*) (SCHWEITZER 2001; WELLNHOFER 2002, 474).

Ganz anders verhält es sich mit *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* (JI et al. 1998, Abb. 4). Deren Körperanhänge weisen einen zentralen Schaft und eine dicht geschlossene Fahne auf. Die Federn sind

Abb. 4: *Caudipteryx* – Dinosaurier mit Federn oder flugunfähig gewordener Vogel? (Aus Nature 393, 753-761, ©Nature Publishing Group; Abdruck mit freundlicher Genehmigung; Foto: Kevin AULENBACH, Royal Tyrell Museum of Paleontology)

Glossar

Cladistik: Methode, die auf der Basis einer Merkmalsanalyse und einer Wertung der Merkmale die stammesgeschichtlichen Positionen der untersuchten Taxa (Gruppen) bestimmen will und diese in einem Verzweigungssystem darstellt.

Homologie: Gemeinsamkeiten im Bauplan (im Aufbau und in der Lage im Organismus). Evolutionär werden sie auf gemeinsame Vorfahren zurückgeführt.

Konvergenz: Zwei- oder mehrfach unabhängiges Auftreten baugleicher oder sehr ähnlicher Merkmale.

Mosaikform: Lebewesen mit einem ausgeprägten Mix aus Merkmalen, die sonst typisch für verschiedene

Gruppen sind. Ein klassisches Beispiel ist *Archaeopteryx* mit Reptilien- und Vogelmerkmalen.

Reversion: Rückentwicklung zu einem mutmaßlich früheren Evolutionsstadium.

Schlüsselmerkmal: Merkmal, das als charakteristisch und exklusiv für eine bestimmte Tier oder Pflanzengruppe gilt (oder galt), z. B. galten Federn lange Zeit als Schlüsselmerkmale für Vögel.

Theropoden: zweibeinige, meist relativ kleine Raubdinosaurier. Typischerweise waren die Finger und Zehen spitz gekrallt, die Arme kurz und die Hinterbeine lang und kräftig.

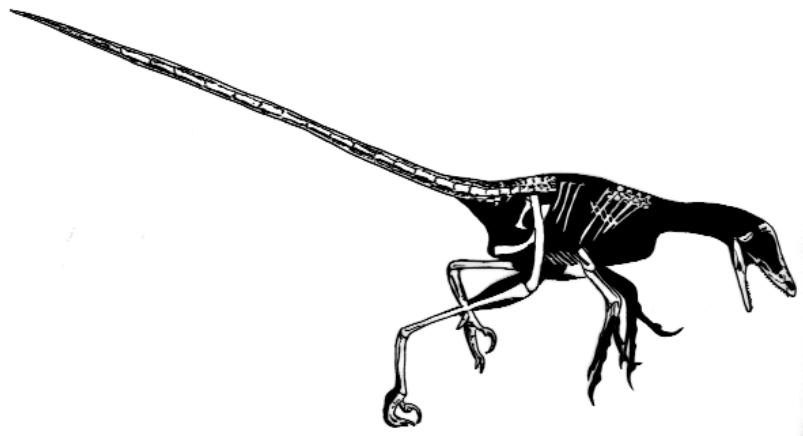


Abb. 5: *Rekonstruktion von Microraptor zhaoianus* (Gezeichnet nach <http://dino.lm.com/images/display.php?id=1850>)

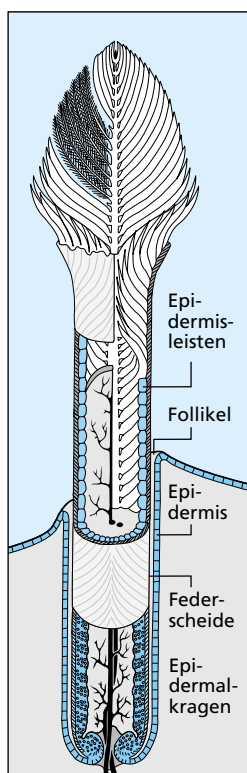
allerdings symmetrisch, was gegen ihre Flugtauglichkeit spricht. Flugfähige Vögel haben nämlich immer asymmetrische Federn; symmetrische kennt man nur von flugunfähigen Vögeln. Daher vermuten manche Forscher, daß *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* von flugfähigen Formen abstammen und sich folglich nicht als Vogelvorläufer eignen (PETERS 2001, 400). Ihre Federn können daher auch nicht als Federvorstufen interpretiert werden. Für diese Einschätzung spricht auch, daß die Vordergliedmaßen für eine Flugfähigkeit deutlich zu kurz sind. Einige Paläontologen betrachten diese beiden Gattungen daher als Vögel; andere Forscher widersprechen dem jedoch heftig und stufen sie als Dinosaurier ein (CHIAPPE & DYKE 2002, 107). Das Merkmalsmosaik dieser Gattungen ist offenbar schwer einzuordnen.

Der sehr kleine Theropode *Microraptor zhaoianus* (WELLNHOFER 2002, 473f.; XU et al. 2000, 705; Abb. 5) zeigt Reste einer Körperbedeckung mit federähnlichem Umriß; deren Deutung ist aber aufgrund der schlechten Erhaltung unsicher. Aufseherregend war die Entdeckung von *Microraptor gui*, dessen Körper komplett mit asymmetrischen Federn bedeckt war (WELLNHOFER 2003). Da auch die Hinterbeine befiedert waren, eignet sich diese Form jedoch kaum als Vorläufer der späteren Vögel, sondern muß im evolutionstheoretischen Szenario eher auf einen spezialisierten Seitenast gestellt werden.

Ontogenese als Modell

Das derzeit favorisierte Federentstehungsmodell orientiert sich an der ontogenetischen Entwicklung heutiger Federn: Einstülpung in die Haut, Bildung

Abb. 6: *Schema einer fortgeschrittenen Federanlage, teilweise aufgeschnitten (nach PETERS 2001). Der Follikel entsteht durch Einsenkung einer Papille in die Haut. Dabei vermehren sich Zellen in einem Ring um die Federanlage herum. Vom Epidermalbogen werden Zellen nach oben abgegeben, die zu Teilen der Feder werden. Die Feder entwickelt sich zunächst als Zylinder in der anfänglich noch geschlossenen Federscheide. Der Epidermalbogen teilt sich beim Hochwachsen gleich in Säulen, aus denen später die Federäste werden. Die Federentwicklung verläuft fast komplett anders als die Entwicklung von Reptilschuppen.*



des Federfollikels, Bildung einer Röhre, aus der die verschiedenen Federtypen entstehen (Abb. 6; PRUM 1999, PRUM & BRUSH 2003; kritisch dazu PETERS 2001). Doch schon der erste Schritt, die Einsenkung in die Haut zur Bildung des Federfollikels und die Bildung eines Zylinders ist evolutionär sehr fragwürdig, weil es dafür keine Selektionsdrücke gibt (s. u.) und dieser Schritt sehr kompliziert ist. Fossile Belege für eine evolutive Entstehung des Federfollikels fehlen. Immerhin können einige der oben beschriebenen Körperanhänge von manchen Theropoden-Gattungen mit einzelnen Ontogenese-Stadien von Federn verglichen werden, was dem Ontogenese-Modell eine gewisse Plausibilität verleiht. Dabei ist aber zu bedenken, daß über ein wesentliches Federmerkmal, die Verankerungsweise im Körper, bei den Fossilien nichts bekannt ist.

Die Triebfeder für die Evolution der Feder und des Flugs

Ein ungelöstes Problem ist die Frage, welche Selektionsdrücke die evolutive Bildung der Federn begünstigt haben könnten. *Flugtaugliche* Federn erscheinen irreduzibel komplex. Allerdings tendiert die Mehrheit der Forscher dazu, die anfängliche Funktion der Federn nicht in der Flugtauglichkeit zu sehen, sondern in einer anderen der zahlreichen Funktionen von Federn (Diskussion z. B. bei PETERS 2001). Insbesondere an Wärmedämmung als ursprüngliche Funktion wird gedacht; doch dafür werden bei weitem nicht so komplizierte Strukturen wie Federn benötigt. Außerdem: Selektion auf Wärmedämmung „zielt“ eher auf Dunenfedern als auf flugtaugliche Federn und führt von der Flugtauglichkeit weg. Hypothesen zu den Selektionsbedingungen zum Erwerb von Federn sind faktisch nicht testbar (BOCK 2000, 483). Verschiedene hypothetische Szenarien schließen sich gegenseitig aus.

Ungeklärt ist auch die Frage, auf welchem Wege die *Flugfähigkeit* erworben wurde; auch dazu sind die Selektionsbedingungen nicht testbar (WITMER 2002, 17; PADIAN 2003, 452). Hier stehen sich die Boden-Luft-Theorie (Cursorialtheorie) und die Baumtheorie (Arborealtheorie) gegenüber (s. z. B. PADIAN & CHIAPPE 1998, BURGERS & CHAPPE 1999; GEIST & FEDUCCIA 2000). Die Cursorialtheorie liegt einerseits nahe, da die meisten Theropoden, die den Vögeln morphologisch nahestehen, zweibeinige Läufer waren. Dem stehen jedoch schwerwiegende aerodynamische Probleme entgegen. Fast alle Theropoden-Dinosaurier gelten zudem als Ausgangsformen für einen Bodenstart als zu schwer. Lediglich der oben erwähnte *Microraptor zhaoianus* hat als Theropode wahrscheinlich im Geäst gelebt und war zudem nur krähengroß. Einige seiner Merkmale sind aber vogelähnlicher als die von

Archaeopteryx. Damit ist er als Vorfahre zu spezialisiert. Seine Körperbedeckung ist nicht gut erhalten. Da er zur selben Gattung wie der vierflügelige *Microraptor gui* gestellt wird, könnte er sich ähnlich wie dieser fortbewegt haben und würde damit aus der Vogelvorfahrenschaft ausscheiden (s. o.).

Da bei den Vögeln die Hinterextremitäten eine ganz andere Funktion haben als die Vorderextremitäten, kann dies auch bei ihren Vorfahren erwartet werden. Das wiederum spricht für laufende Vorfahren.

Der Start von einem erhöhten Punkt aus (Baumtheorie) wäre aerodynamisch klar vorteilhaft gewesen. In diesem Fall aber wäre nach Auffassung vieler Ornithologen zu erwarten, daß auch die Hintergliedmaßen in den Flugapparat integriert worden wären, was bei den Vögeln bekanntlich nicht der Fall ist (PETERS 2002, 349). Spekulativ bleibt außerdem, wie die Kluft vom tödlichen Abstürzen wenigstens zu einem Heruntersegeln überbrückt werden konnte – ein Problem, das sich beim Bodenstart nicht stellt. Ein Übergang vom Gleitfliegen zum aktiven Flug wird von manchen Forschern zudem als konstruktiv fragwürdig betrachtet (GEIST & FEDUCCIA 2000, 666) und ist auch bei anderen Gleitern unter den Wirbeltieren nie erfolgt. Andererseits ist ein direkter Erwerb des aktiven Flugs von erhöhten Standorten aus so gut wie ausgeschlossen.

Insgesamt ergeben sich bei jedem evolutionstheoretischen Szenario erhebliche Unstimmigkeiten; die Frage nach einem evolutiven Anfang des Vogelfluges kann nicht als geklärt gelten.

Kritik an der Theropoden-Theorie

Die Vorstellung, Vögel seien Nachkommen der theropoden Dinosaurier, wurde von einer Reihe von Forschern kritisiert. Die wichtigsten Kritikpunkte werden im folgenden kurz diskutiert.

- Die den Vögeln ähnlichsten Theropoden stammen aus der Oberkreide und sind damit sehr viel jünger als der oberjurassische *Archaeopteryx*. Auch alle Dinosaurier mit federähnlichen Hautanhängen erscheinen fossil erst ab der Unterkreide. In der Schichtenfolge tauchen „moderne“ Federn schon vorher auf. Jurassische Theropoden sind als Vogelvorläufer weniger geeignet oder zu bruchstückhaft überliefert, um phylogenetische Schlußfolgerungen zu erlauben. Angesichts einer großen Anzahl von Theropodenfossilien in der Kreide ist das Fehlen passender Formen im Jura signifikant.

- Fast alle Theropoden sind als zweibeinige Läufer und wegen ihres zu großen Gewichts aus aerodynamischen Gründen kaum als Vogelvorläufer geeignet, da die unplausible Cursorialtheorie (Flugstart vom Boden aus) auf sie angewendet werden müßte. Lediglich *Microraptor* (s. o.) scheint hier eine Ausnahme zu bilden.



Abb. 7: Rekonstruktionen von *Sinornis* aus der Unterkreide.

- Ein hypothetischer evolutiver Umbau von Theropoden zum Bauplan der Vögel ist aus konstruktiven Gründen teilweise unplausibel. So entspricht die Vogelhand den Fingern II, III und IV, während die Theropoden die Finger I, II und III besaßen. Eine homöotische Transformation als Erklärung für diese Verschiebung ist hypothetisch und eine nicht weiter zu begründende ad hoc-Hypothese (fehlender Selektionsdruck) (vgl. dazu FEDUCCIA 1999; WAGNER & GAUTHIER 1999; LARSSON & WAGNER 2002, 150; KUNDRÁT et al. 2002, 158;



Abb. 8: Eine Platte mit dem Skelett eines Vogels aus der Unterkreide Chinas. Um die Einzelheiten besser hervortreten zu lassen, wurde sie mit Ammoniumchlorid beschichtet. Dabei werden allerdings die Federreste verdeckt. Maßstab: 4 cm. (Aus PETERS 1996, Abdruck mit freundlicher Genehmigung des Autors und des Verlags)

FEDUCCIA & NOWICKI 2002). Ein kontrovers diskutiertes weiteres Beispiel ist der Bau der Lunge. Fossilfunde deuten darauf hin, daß Theropoden eine Krokodillunge besaßen, die nach Auffassung einiger Forscher konstruktiv nicht in die ganz anders gebaute Vogellunge umgebaut werden könne (JONES & RUBEN 2001).

- Kritiker des Cladismus weisen darauf hin, daß Merkmalsüberseinstimmungen auch Konvergenzen sein können (FEDUCCIA 1999). Es sei fragwürdig, wenn im Cladismus die konstruktiven Randbedingungen von evolutiven Umbauten außer acht gelassen würden und die Merkmalsverteilung als wichtigstes oder gar alleiniges Kriterium für die Ermittlung von Abstammungsverhältnissen herangezogen würde. Außer dieser grundsätzlichen Kritik bezweifeln Kritiker des Dino-Vogel-Übergangs die Homologie zahlreicher Merkmale, die der Theropoden-Theorie zugrunde liegen. Konvergenzen müssen bei jeder hypothetischen Ausgangsgruppe in größerer Zahl angenommen werden, auch bei Zugrundelegung der Theropoden-Theorie. Die Vogel- und Dinosaurierfossilien der Kreide weisen zahlreiche unterschiedliche Merkmalsmosaiken und Merkmalswidersprüche auf (einige Beispiele folgen weiter unten).

Explosive Vielfalt der Kreide-Vögel

In manchen Darstellungen zur Evolution der Vögel werden Abwandlungsfolgen einiger kreidezeitlicher Gattungen gezeigt, in denen reptilienartige Merkmale zurückgehen und vogelartige zunehmen, etwa von *Archaeopteryx* über *Sinornis* (Abb. 7) zu *Iberomesornis* (Las Hoyas-Vogel) (SERENO & CHENGANG 1992; ZHOU & FARLOW 2001, 251; vgl. SANZ et al. 2002). Solche Darstellungen präsentieren aber nur einen kleinen Ausschnitt aus der Vielfalt der Kreidevögel. Bereits in der Unterkreide gibt es ein gleichzeitiges Nebeneinander sehr verschiedener Vogeltypen, so daß die Existenz von zwei

Die Formenvielfalt erweist sich immer mehr als kompliziertes Geflecht.

oder drei getrennten Vogellinien von Beginn der Vogelfossilüberlieferung angenommen werden muß (PETERS 1994; FEHRER & ZIMBELMANN 1998). So gibt es unter den vielen aufsehenerregenden Funden in der Unterkreide von Yixian (China) mit dem Konfuziusvogel (*Confuciusornis*; Abb. 8) eine Gattung mit einem „modernen“ Hornschnabel und einer modernen Kopplung von Ellenbogen und Handgelenk (wichtig für den Flug), andererseits besaß er ein „altertümliches“ Becken – eine unerwartete Kombination (HOU et al. 1995, FEHRER & ZIMBELMANN 1998, PETERS 2002). Die Temporalregi-

on des Schädels ist diapsid (mit zwei Schläfenfenstern) konstruiert und damit in evolutionstheoretischer Lesart urtümlicher als bei *Archaeopteryx*. Der in den gleichen Schichten geborgene *Liaoningornis* weist teilweise ein gegensätzliches Merkmalsmosaik auf (HOU et al. 1996; FEHRER & ZIMBELMANN 1998). Sein Kiefer war bezahnt („Primitivmerkmal“); die Einrichtungen fürs Fliegen waren dagegen noch „moderner“ als bei *Confuciusornis*. Zahlreiche weitere Beispiele solcher widersprüchlicher Merkmalskombinationen könnten angeführt werden.

Bereits aus der Unterkreide sind die Zahntaucher (Hesperornithiformes) bekannt, Wasservögel, die einerseits rückgebildete Flügel besaßen und in dieser Hinsicht sehr abgeleitet sind und auch in anderen Merkmalen ausgesprochen „modern“ waren, andererseits aber Zähne hatten. Obwohl sie flugunfähig (geworden) sind, waren sie weltweit verbreitet. Ebenfalls bezahnt waren die sog. Kreidemöwen (Ichthyornithiformes). Diese Gruppen waren weder untereinander noch mit heutigen Vögeln oder Theropoden enger verwandt (PADIAN & CHIAPPE 1998, 32; CHIAPPE & DYKE 1998).

Schon dieser kleine Einblick gibt einen Eindruck von der enormen Vielfalt der Kreidevögel (CHIAPPE 1995, 351), die recht plötzlich auf der Bühne der fossil überlieferten Vögel erscheinen – viele von ihnen etwa gleichzeitig oder noch früher als diejenigen theropoden Dinosaurier, die am nächsten mit den Vogelvorfahren verwandt sein sollen. Das Merkmalspektrum dieser Formenvielfalt stellt sich eher als verwirrendes Netzwerk denn als Stammbaum dar; die Verwandtschaftsverhältnisse werden dementsprechend sehr kontrovers diskutiert (CHIAPPE & WITMER 2002, ix; WITMER 2002, 3). In den Cladogrammen äußert sich das im Auftreten zahlreicher Konvergenzen (s. o.).

Diskontinuität an der Kreide-Tertiär-Grenze

Die Vogelgattungen der Kreide verschwinden am Ende der Kreide, um am Beginn des Tertiärs wiederum explosiv durch die uns heute vertrauten Vogelordnungen abgelöst zu werden (FEDUCCIA 1995). Deren Verwandtschaftsbeziehungen untereinander und mit den Kreidevögeln sind weitgehend unklar. Sie sind von Beginn ihrer Fossilüberlieferung in der Regel deutlich voneinander abgegrenzt – ein Befund, der sich regelmäßig auch bei anderen Tiergruppen zeigt.

Schlußfolgerungen

Die zahlreichen neuen Funde erlauben einerseits deutlich bessere evolutionstheoretische Deutungen als noch vor wenigen Jahrzehnten, da sich der Formenraum zwischen Theropoden und Vögeln

mittlerweile gut gefüllt hat. Andererseits tritt ein neues evolutionstheoretisches Problem auf. Die Häufigkeit der Konvergenzen und Reversionen hat mit der Formenvielfalt rapide zugenommen (vgl. z. B. PETERS 2002, 153). PAUL (2002, 144) ist sogar der Auffassung, daß die meisten dinosaurierähnlichen Vögel so vogelähnlich sind, weil sie *sekundär flugunfähig* sind. Die Formenvielfalt erweist sich immer mehr als kompliziertes Geflecht: Netzwerk statt Stammbaum. Und die Frage nach Selektionsdrücken stellt sich massiv: Was sorgte dafür, daß so viele Merkmale mehrmals evolvierten? Und warum gingen viele bald wieder verloren und das z. T. mehrfach, wenn ihr Erwerb zuvor vorteilhaft war? Grund genug, nach alternativen, nicht-evolutionären Erklärungen zu fragen.

Literatur

- BOCK WJ (2000) Explanatory history of the origin of feathers. *Am. Zool.* 40, 478-485.
- BRUSH AH (2001) The beginning of feathers. In: GAUTHIER J & GALL LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Yale Peabody Mus. Natural History, 171-179.
- BURGERS P & CHIAPPE LM (1999) The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. *Nature* 399, 60-62.
- CARROLL RL (1988) *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York.
- CHATTERJEE S (1999) *Protoavis* and the early evolution of birds. *Palaeontogr. Am.* 254, 1-100.
- CHEN PJ, DONG ZM & ZHEN SN (1998) An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391, 147-152.
- CHIAPPE LM (1995) The first 85 million years of avian evolution. *Nature* 379, 349-355.
- CHIAPPE LM & DYKE GJ (2002) The mesozoic radiation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 91-124.
- CHIAPPE LM & WITMER LM (2002) *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. Berkeley.
- FEDUCCIA A (1995) Explosive evolution in tertiary birds and mammals. *Science* 267, 637-638.
- FEDUCCIA A (1999) *The Origin and Evolution of Birds*. 2nd ed. Yale University Press.
- FEDUCCIA A & NOWICKI J (2002) The hand of birds revealed by early ostrich embryos. *Naturwissenschaften* 89, 391-393.
- FEHRER J & ZIMBELMANN F (1998) Neues über alte Vögel. *Stud. Int. J.* 5, 31-33.
- GEIST NR & FEDUCCIA A (2000) Gravit-defying Behaviors: Identifying Models for Protoaves. *Amer. Zool.* 40, 664-675.
- HEILMANN G (1926) *The origin of birds*. London.
- HOU LH, MARTIN LD, ZHOU Z. & FEDUCCIA A (1996) Early Adaptive Radiation of Birds: Evidence from Fossils from Northeastern China. *Science* 274, 1164-1167.
- HOU LH, ZHOU Z, MARTIN LD & FEDUCCIA A (1995) A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature* 377, 616-618.
- Ji Q, CURRIE PJ, NORELL PJ & Ji SA (1998) Two feathered dinosaurs from northeast China. *Nature* 393, 753-761.
- JONES TD & RUBEN JA (2001) Respiratory structure and function in theropod dinosaurs and some related taxa. In: GAUTHIER J & GALL LF (eds) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven, pp 443-461.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. *Studium Integrale*. Holzgerlingen.
- KUNDRAT M, SEICHERT V, RUSSELL AP & SMETANA K (2002) Pentadactyl Pattern of the Avian Wing Autopodium and Pyramid Reduction Hypothesis. *J. Exp. Zool.* 294, 152-159.
- LARSSON HCE & WAGNER GP (2002) Pentadactyl Ground State of the Avian Wing. *J. Exp. Zool.* 294, 146-151.
- MAYR G, PETERS DS, PLODOWSKI G & VOGEL O (2002) Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften* 89, 361-365.
- OSTROM JH (1974) *Archaeopteryx* and the origin of flight. *Quart. Rev. Biol.* 49, 27-47.
- OSTROM JH (1976) *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biol. J. Linn. Soc.* 8, 91-182.
- PADIAN K & CHIAPPE LM (1998) The origin and early evolution of birds. *Biol. Rev.* 73, 1-42.
- PAUL GS (2002) *Dinosaurs of the Air. The Evolution and Loss of Flight in Dinosaurs and Birds*. Baltimore and London.
- PETERS DS (1996) Das Exponat des Monats: Ein nahezu vollständiges Skelett eines urtümlichen Vogels aus China. *Natur und Museum* 126, 298-302.
- PETERS DS (2001) Probleme der frühen Vogelevolution. I. Die Sache mit den Federn. *Nat. Mus.* 131, 387-401.
- PETERS DS (2002) Anagenesis of Early Birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347-354.
- PRUM RO (1999) Development and evolutionary origin of feathers. *J. Exp. Zool.* 285, 291-306.
- PRUM RO & BRUSH AH (2003) Zuerst kam die Feder. *Spektr. Wiss.* 10/2003, 32-41.
- SANZ JL, PÉREZ-MORENO BP, CHIAPPE LM & BUSCALIONI AD (2002) The Birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain). In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London, pp 209-229.
- SCHWEITZER MH (2001) Evolutionary implications of possible protofeather structures associated with a specimen of *Shuvuuia deserti*. In: GAUTHIER J & GALL JF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven, pp 181-192.
- SERENO PC & CHENGANG R (1992) Early evolution of avian flight and perching. New evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science* 255, 845-848.
- WAGNER GP & GAUTHIER JA (1999) 1,2,3 = 2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 5111-5116.
- WELNHOFER P (1997) *Archaeopteryx*. Spektrum der Wissenschaft Digest 5 Saurier und Urvögel, März 1997, S. 28-40.
- WELNHOFER P (1998) „Urvögel“ und „befiederte“ Dinosaurier aus China. *Archaeopteryx* 16, 131-136.
- WELNHOFER P (2002) Die befiederten Dinosaurier Chinas. *Nat. Rdsch.* 155, 465-477.
- WELNHOFER P (2003) *Microraptor gui* - ein vierflügeliger Dinosaurier. *Nat. Rdsch.* 156, 208-210.
- WITMER LM (2002) The Debate on Avian Ancestry: Phylogeny, Function, and Fossils. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London, pp 3-30.
- XU X, ZHOU ZH & PRUM RO (2001) Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature* 410, 200-204.
- XU X, ZHOU ZH & WANG X (2000) The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature* 408, 705-708.
- ZHOU Z & FARLOW JO (2001) Flight capability and habits of Confuciusornis. In: GAUTHIER J & GALL LF (eds) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven, pp 240-254.