

- Staatsslg. Paläont. hist. Geol. 38, 25-37.
- SCHWEIGERT G & SCHERZINGER A (1997) Ein *Aulacostephanus autissiodorensis* (COTTEAU) aus der Wirbelberg-Formation (Beckeri-Zone, Ober-Kimmeridgium) des Randens (Schweiz, Kt. Schaffhausen). Jber. Mitt. oberrh. Geol. Ver. N.F. 79, 45-52.
- SCHWEIGERT G & ZEISS A (1999) *Lithacoceras ulmense* (OPPEL) (Ammonitina) – eine wichtige Leitart des Ober-Kimmeridgiums. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 211, 49-73.
- SEIBOLD E (1995) Entfesselte Erde. Vom Umgang mit Naturkatastrophen. Stuttgart.
- SEILACHER A (1970) Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1970, 34-39.
- SEILACHER A (1990) Der Holzmadener Posidonienschiefer – Entstehung der Fossilagerstätte und eines Erdölmutergesteins. In: WEIDERT WK (Hrsg) Klassische Fundstellen der Paläontologie, Bd. 2, 107-131. Korb.
- SEILACHER A (1999) Fossilagerstätten im Muschelkalk. In: HAUSCHKE N & WILDE V (Hg) Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter, 299-308. München.
- SEILACHER A, ANDALIB F, DIETL G & GOCHT H (1976) Preservational history of compressed Jurassic ammonites from Southern Germany. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 152, 307-356.
- SEILACHER A & KEUPP H (2000) Wie sind Ammoniten geschwommen? Fossilien 17, 310-313.
- STEPHAN M (2001) Neue Interpretation der Massenkalkes des süddeutschen Oberjura. Können die Massenkalkes in kürzerer Zeit entstanden sein? Stud. Int. J. 8, 91-94.
- TEMLER H (1964) Über die Schiefer- und Plattenkalke des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. Arb. Geol.-Paläont. Institut T.H. Stuttgart, N.F. 43, 1-106.
- TEMLER H (1966) Über die Nusplinger Fazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). Z. deutsch. Geol. Ges. 116, 891-907.
- TEMLER H (1967) Zur Entstehung der oberjurassischen Kalkschiefer der Schwäbischen Alb. Ein Beitrag zur frühdiagenetischen Verformung von Kalken. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 129, 185-206.
- VIOHL G (1979) Abteilung F: Solnhofener Plattenkalke. Jura-Museum, Eichstätt.
- VIOHL G (1987) Raubfische der Solnhofener Plattenkalke mit erhaltenen Beutefischen. Archaeopteryx 5, 33-64.
- VIOHL G (1998) Die Solnhofener Plattenkalke – Entstehung und Lebensräume. Archaeopteryx 16, 37-68.
- VIOHL G (2000) Die Solnhofener Plattenkalke, oberer Jura. In: MEISCHNER D (Hrsg) Europäische Fossilagerstätten, 143-150. European Palaeontological Association. Berlin.
- WEIGELT J (1930) Rezenten Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. Leipzig. 3. Aufl. Bad Vilbel 1999.
- WESTPHAL F (1992) Nusplingen. Entstehung einer Fossilagerstätte im Oberjura-Plattenkalk. Kaupia 1, 63-70.
- WUTKE M (1983) Aktuopaläontologische Studien über den Zerfall von Wirbeltieren. Teil I: Anura. Senck. leth. 64, 529-560.
- ZIEGLER B (1987) Der Weiße Jura der Schwäbischen Alb. Stuttgarter Beitr. Naturk. C 23, 1-71.
- ZIEGLER B (1991) Einführung in die Paläobiologie, Teil 2. Spezielle Paläontologie. Protisten, Spongien und Coelenteraten, Mollusken. Stuttgart.

KURZBEITRÄGE

Vögel – gefiederte Dinos?

Seit der Entdeckung des berühmten fossilen „Urvogels“ *Archaeopteryx* in den 60er Jahren des 19. Jahrhunderts wurde die stammesgeschichtliche Herkunft der Vögel kontrovers diskutiert. Im Mittelpunkt stand dabei häufig die Frage nach der Flugfähigkeit von *Archaeopteryx*, insbesondere hinsichtlich einer vermuteten Abstammung von zweibeinig laufenden Dinosauriern (Theropoden, z.B. *Compsognathus*; nach späterer Ansicht Thecodonten; HEILMANN 1926). Basierend auf den frühen anatomisch-morphologischen Studien HUXLEYS im 19. Jahrhundert wurde diese Vorstellung bis in die jüngste Vergangenheit wiederholt von Taxonomen bzw. Paläozoologen aufgegriffen und eine gute Flugleistung zugunsten einer theropoden Herkunft bezweifelt (z.B. BAKKER 1975, OSTROM 1985). Demgegenüber haben andere Evolutionsbiologen bereits frühzeitig auf die „modernen“ Gefiedereigenschaften von *Archaeopteryx* einschließlich eines gut entwickelten Flugvermögens hingewiesen (vgl. HEINROTH 1926), so daß dessen Rolle als Bindeglied in der frühen Vogelevolution grundsätzlich in Frage gestellt werden muß (FEDUCCIA & TORDOFF

1979). Auch die Anatomie der Füße und Klauen (stärker gebogen als bei Laufvögeln) weist *Archaeopteryx* als Vertreter der modernen, flugfähigen und baumlebenden Vögel aus (s. z.B. FEDUCCIA 2001a).

Ungeachtet der umstrittenen stammesgeschichtlichen Position von *Archaeopteryx* haben andere kürzlich entdeckte Fossilien aus der Kreidezeit, die sog. enantiornithinen Vögel, die Diskussion um den Ursprung der Vögel wiederbelebt. Die neuen Funde zeichnen sich gegenüber – gleichzeitig auftretenden(!) – modernen Formen durch

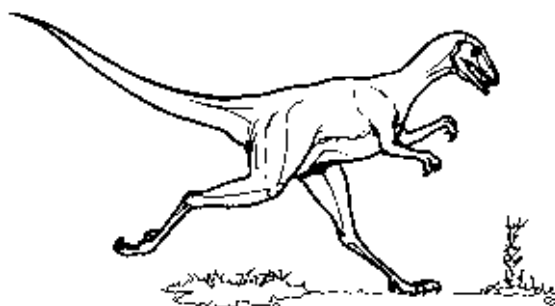
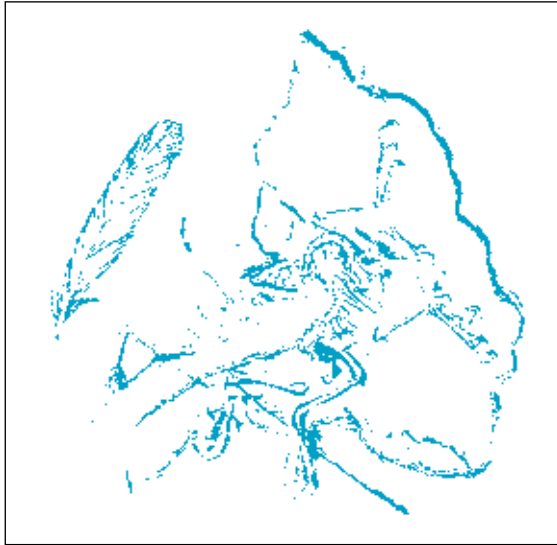


Abb. 1:
Compsognathus

Abb. 2: *Archaeopteryx lithographica*, der geologisch früheste Vogel, daneben die separat gefundene früheste Feder. (Solnhofener Plattenkalk, Oberjura; Südliche Frankenalb)



zahlreiche andersartige, spezielle Merkmale aus, beispielsweise einen fleischigen Schwanz, ein verlängertes Pygostyl (aus miteinander verschmolzenen Wirbeln bestehendes letztes Glied der Schwanzwirbelkette), einen modifizierten Kiel des Brustbeins und vor allem die entgegengesetzte Stellung des Tarsometatarsus (Laufknochen). Einige dieser Gattungen, z.B. *Cathyornis*, ähneln dem jurassischen *Archaeopteryx* in wesentlichen Kennzeichen (z.B. in der Schwanzmorphologie). Ein breites Mosaik „primitiver“ und „moderner“ Merkmale charakterisiert die wohl bekanntesten, weil zahlenmäßig am häufigsten gefundenen Vertreter dieser Epoche: die Arten der Gattung *Confuciusornis*. Einige Paläontologen leiten sie ebenfalls von theropoden, bodenlebenden Sauriern ab (PADIAN & CHIAPPE 1998, OLSON 2000). Demgegenüber hält FEDUCCIA (2001a) eine solche Herkunft (vgl. OSTROM 1973) aus mehreren Gründen für äußerst unwahrscheinlich:

1. Flugfähigkeit ist bei Wirbeltieren an baumbewohnende Vorfahren gekoppelt, außerdem sind Theropoden schon aus aerodynamischen Gründen „ungeeignete“ Vorläufer.

2. Zeitlich gesehen treten Dinosaurier, die aufgrund ihres Bau als potentielle Vogel-Vorläufer in Frage kommen, offenbar viel später auf (Altersangabe ca. 120 Ma und jünger) als der bereits relativ moderne *Archaeopteryx* (ca. 150 Ma). Dazu gehören die den Vögeln – oberflächlich gesehen – am meisten ähnelnden Dromaeosaurier (z.B. *Bambiraptor*) aus der Kreidezeit, die aber eher als Reliktlinie anzusehen sind.

3. Die anatomischen Eigenschaften theropoder Saurier sind kaum auf den Bauplan der Vögel – einschließlich ursprünglicher Formen – übertragbar („character mismatch“), d.h. ein hypothetischer evolutiver „Umbau“ ist aus konstruktiven Gründen nicht möglich. Augenfällige Unterschiede bestehen z.B. in der Konstruktion des Schädels, speziell im Bau der Zähne und ihrer Entwicklung bei den wenigen bezahnten Vogelformen (u.a. sog. Zahnvögel,

Hesperornis), die eher denen der Krokodile gleichen. Auch die Vogelhand scheint aufgrund einer unterschiedlichen embryonalen Herkunft der ausgebildeten Handknochen nicht mit derjenigen der Saurier (Finger I-II-III gegenüber II-III-IV bei Vögeln) homologisierbar zu sein, obwohl beide jeweils drei Finger aufweisen – ein zentrales Problem der Vogel-Dino-Abstammungstheorien (vgl. BURKE & FEDUCCIA 1997, FEDUCCIA 2001b). Andere Autoren schließen allerdings eine Verschiebung der Gliedmaßenanlagen in der Embryonalentwicklung bei Vögeln nicht aus (u.a. WAGNER & GAUTHIER 1999, GALIS 2001). Ein solcher, sog. homöotischer Austausch würde dazu führen, daß eine strukturelle Anlage (z.B. Finger I) durch eine benachbarte gleichwertige Anlage (Finger II) ersetzt wird und somit quasi eine neue „Identität“ bekommt. Dafür verantwortlich sollen aufeinanderfolgend aktivierte Gene sein, die entweder die Anzahl der Finger (*Shh*-Gen) bzw. deren Identität (*Bmp*-Gene) regulieren (DROSSOPOULOU et al. 2000). Die benötigten Mechanismen sind jedoch hypothetisch.

Anhand des fossilen Belegmaterials ist ein Vorläufer-„Dino“ als Stammvater aller Vögel momentan nicht in Sicht.

4. Die Existenz befiederter Dinosaurier konnte bisher nicht zweifelsfrei nachgewiesen werden. Allerdings gibt es auch hierzu konträre Hypothesen (vgl. ROSSMANN 2002).

5. Beim Übergang Kreide-Tertiär starben zahlreiche Vogelformen ebenso wie sämtliche Dinosaurier aus (durch einen Meteoriteneinschlag?). Demgegenüber treten zahlreiche rezente Vogelgruppen plötzlich in Ablagerungen des Paläozän und unteren Eozän auf, vergleichbar der Artenexplosion bei Säugern (FEDUCCIA 1995).

Fazit. Zwar wird eine Abstammung der Vögel von Sauriern (baumbewohnender, flug- bzw. gleitfähiger Typus) auch von FEDUCCIA nicht grundsätzlich ausgeschlossen. Allerdings erschweren widersprechende Befunde, z.B. über die Identität morphologischer Strukturen (Vogelhandknochen), eine Interpretation stammesgeschichtlicher Zusammenhänge. Anhand des bekannten fossilen Belegmaterials ist aber ein Vorläufer-„Dino“ als Stammvater aller Vögel momentan nicht in Sicht.

André A. Weller

Literatur

- BAKKER RT (1975) Dinosaur renaissance. *Scient. Amer.* 232, 58-78.
 BURKE AC & FEDUCCIA A (1997) Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. *Scien-*

- ce 278, 666-668.
- DROSSOPOULOU G, SANZ-EZQUERRO JJ, NIKBAKHT N, McMAHON AP, HOFMANN C & TICKLE C (2000) A model for antero-posterior patterning of the vertebrate limb based on sequential long- and short-range Shh signalling and Bmp signalling. *Development* 127, 1337-1348.
- FEDUCCIA A (1995) Explosive evolution in Tertiary birds and mammals. *Science* 267, 637-638.
- FEDUCCIA A (2001a) The problem of birds origin and early avian evolution. *J. Ornithol.* 142, Sonderheft 1, 139-147.
- FEDUCCIA A (2001b) Digit homology of birds and dinosaurs: accommodating the cladogram. *Trends Ecol. Evol.* 16, 285-286.
- FEDUCCIA A & TORDOFF HB (1979) Feathers of *Archaeopteryx* indicate aerodynamic function. *Science* 203, 1021-1022.
- GALIS F (2001) Digit identity and digit number: indirect support for the descent of birds from tetrapod dinosaurs. *Trends Ecol. Evol.* 16: 26.
- HEILMANN G (1926) The origin of birds. Witherby, London.
- HEINROTH O (1923) Die Flügel von *Archaeopteryx*. *J. Ornithol.* 71, 277-283.
- OLSON SL (2000) Review of: Chiappe LM et al. (1999) Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of northeastern China. *Auk* 117, 836-839.
- OSTROM JH (1973) The ancestry of birds. *Nature* 24, 136.
- OSTROM JH (1985) The meaning of *Archaeopteryx*. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds) The beginning of birds. Eichstätt, pp 161-178.
- PADIAN K & CHIAPPE LM (1998) On the origin of birds and their flight. *Scient. Amer.* 278, 38-47.
- ROSSMANN T (2002) Befiederte oder behaarte Dinosaurier? *Stud. Int. J.* 8, 39-40.
- 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. USA* 96, 5111-5116.

Befiederte oder behaarte Dinosaurier?

Seit einigen Jahren häufen sich Mitteilungen von Dinosaurierfunden mit „sensationeller Weichteilerhaltung“ (z.B. Ji et al. 1998, RUBEN et al. 1997). Üblicherweise findet man von dieser ausgestorbenen Tiergruppe lediglich Überreste von Hartgeweben wie mineralisierte Knochen, Zähne und Eischalen sowie die versteinerten Spuren dieser Tiere: Fußabdrücke und ganz selten die als Negativabdruck überlieferte Struktur der Hautoberfläche.

Nicht sehr bekannt ist, daß auch schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts Dinosaurierfunde mit Weichteilerhaltung publiziert worden sind (GILMORE 1914). Dies wurde aber in der Fachwelt nicht besonders beachtet. Es ist sogar nachgewiesen, daß aus Unwissenheit, unsachgemäßer Bearbeitung und aus Zeitgründen frühere Dinosaurierfunde von potentieller Weichteilerhaltung „befreit“ wurden, damit man an die begehrten Knochen schneller herankommen konnte.

Mit dem Bekanntwerden zahlreicher „Dinosaurierfriedhöfe“ in China und der Mongolei seit den 1970er Jahren, nahm auch die Fundmenge von Dinosaurierresten mit sogenannter Hautschatten- und Federerhaltung sowie sonstiger Weichteilüberreste zu. Andere Fundstellen mit außergewöhnlich gut erhaltenen Dinosaurier-Exemplaren kennt man mittlerweile auch aus Italien und den USA. Besonders erwähnenswert sind hierbei die Funde mit Strukturen, die als versteinerte Lungen- oder Herzreste gedeutet wurden (RUBEN et al. 1997). Diese wie auch die sogenannten federähnlichen Hautgebilde waren natürlich besonders interessant, da hier offensichtlich direkte Nachweise für die Warmblüter-Theorie der Dinosaurier und ihre Ahnenschaft zu den Vögeln vorliegen sollten.

Derzeit sind aus sechs Dinosauriergruppen Exemplare mit filamentösen (fädigen) Hautstruk-

turen beschrieben worden (zusammengefaßt in PETERS 2001). Über den genauen Aufbau der filamentösen Strukturen herrscht kein Konsens unter den Paläontologen. Entweder wird von federähnlichen, vergleichbar mit heutigen Borsten- oder Fadenfedern, oder von haarähnlichen Strukturen gesprochen. Je nach theoretischem Hintergrund des untersuchenden Wissenschaftlers sind diese Filamente echte Federn (SCHWEITZER et al. 1999, Ji et al. 2001), also Hinweise auf eine direkte Verwandtschaft zu den Vögeln, oder Strukturen, die ein dichtes Haarkleid ähnlich das der Flugsaurier und Säugetiere aufbauen (FEDUCCIA 2001). Besonders interessant ist die Tatsache, daß diese filamentösen Hautgebilde nicht nur bei den gemeinhin als Vogelvorfahren gehandelten Theropoden (fleischfressende Dinosaurier) nachgewiesen worden sind, sondern auch bei den Psittacosauriern vorkommen. Psittacosaurier waren vermutlich rein pflanzenfressende, etwa 2 Meter lange Dinosaurier mit einem papageienähnlichen Schnabel, die in die Nähe der Ceratopsier (Horndinosaurier) gestellt werden. Das Vorkommen der filamentösen Hautstrukturen in diesen unterschiedlichen Gruppen schränkt die Hypothese von der Ahnenschaft der Theropoden aufgrund der nachgewiesenen „Befiederung“ stark ein.

Abbildungen und Beschreibungen dieser Hautgebilde lassen derzeit folgende Schlüsse zu:

1. Die Filamente zeichnen sich durch einen überwiegend langgestreckten und unverzweigten „Schaft“ aus.
2. Die als leichte Verästelungen beschriebenen Spitzen einiger Exemplare sind auf Grund der Erhaltungsart nicht sicher als primäre Ausbildung zu bestätigen.
3. Eindeutige Federtypen wie Kontur- und