

Sind Vögel Dinosaurier mit Federn?

Frieder Zimbelmann, Hauptstr. 17, 67366 Weingarten

Zusammenfassung: Bis vor etwa einem Jahr galten Federn als das typische Kennzeichen der Vögel. Das hat sich mittlerweile aufgrund zahlreicher Fossilfunde aus China geändert. Bei Ausgrabungen aus der Yixian-Formation (Unterkreide), einer bis zu 1500 m mächtigen Serie von See-Sedimenten und vulkanischen Ablagerungen (Basalte) aus der Provinz Liaoning (ca. 500 km nordöstlich von Peking), wurden bemerkenswerte Funde zutage gefördert, die das Bild früher Vögel erheblich verändern. Die wichtigsten Funde der letzten Jahre werden im folgenden vorgestellt und ihre Bedeutung für stammesgeschichtliche Fragestellungen diskutiert. Es zeigt sich, daß Betrachtungen zum Ursprung der Vögel zunehmend kompliziert werden. Zur Entstehungsweise der Federn geben die neuen Funde allerdings keine bedeutenden Hinweise.

Neue Funde

Protarchaeopteryx. Für großes Aufsehen sorgte der befiederte *Protarchaeopteryx* (QIANG et al. 1998, Abb. 1). Wie der Name schon sagt, hat man dieses Fossil zunächst für einen Vorfahren des *Archaeopteryx* gehalten. Genauere Untersuchungen des etwa truthahngroßen Tieres führten jedoch dazu, daß man *Protarchaeopteryx* mittlerweile als einen nahen Verwandten des zweibeinigen, fleischfressenden Sauriers *Velociraptor* (ca. 1,8 m lang; aus der Oberkreide Chinas) ansieht. Die besonderen Kennzeichen von *Protarchaeopteryx* sind Zähne mit (im Gegensatz zu *Archaeopteryx*) gekerbten Kanten, ein Gabelbein, eine Schwanzwirbelsäule, ein kürzeres Armskelett als *Archaeopteryx* und eine Befiederung an Brust, Oberschenkeln sowie an beiden Seiten des Wirtelschwanzes. Die Befiederung führte dazu, *Protarchaeopteryx* zunächst als Vogel einzustufen, obwohl sein Skelett nicht typisch für einen Vogel, sondern typisch für einen theropoden Saurier ist (vgl. Tab. 1; die Theropoda bilden eine Unterordnung der Saurischia – Saurier mit dreistrahligem Becken; zu dieser Gruppe gehören die großen Raubdinosaurier, z.B. *Tyrannosaurus*).

Caudipteryx. Große Ähnlichkeit zu *Protarchaeopteryx* zeigt *Caudipteryx* (deutsch „Schwanzfeder“), ebenfalls ein Vertreter der Theropoda (vgl. Tab. 1). *Caudipteryx* ist mit einer Länge von 70 cm ein relativ kleiner Vertreter dieser Gruppe. Er hat nur vier Zähne. Das Schwanzskelett entspricht in seinen

Proportionen etwa dem des *Archaeopteryx*, Arm- und Handskelett sind allerdings ziemlich kurz (Abb. 2). Auch *Caudipteryx* zeichnet sich durch den Besitz von Federn aus, hier fossil erhalten am zweiten Mittelhandknochen und Finger sowie am Ende der Schwanzwirbelsäule.

Neue Erkenntnisse

Welche neuen Erkenntnisse über die Stammesgeschichte der Vögel liefern nun diese beiden neu beschriebenen Dinosaurier? Von herausragender Bedeutung sind natürlich ihre Federn. Über die mutmaßliche Entwicklung der Federn aus Reptilienschuppen im Laufe der Evolution bringen die Funde von *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* allerdings keine neuen Aufschlüsse, denn „überraschenderweise ähneln alle diese Federn denen von Vögeln“ (P. WELLNHOFER in der FAZ vom 8. 7. 98). Wie echte Vogelfedern besitzen sie einen Schaft (Federkiel) und davon abzweigende Federstrahlen. Die von den Strahlen gebildete Fahne der Feder ist bei *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* jedoch nicht asymmetrisch, sondern symmetrisch (d.h. der Schaft liegt genau in der Mitte der Fahne). Bei allen modernen flugfähigen Vögeln sowie auch bei *Archaeopteryx* sind die Schwungfedern dagegen

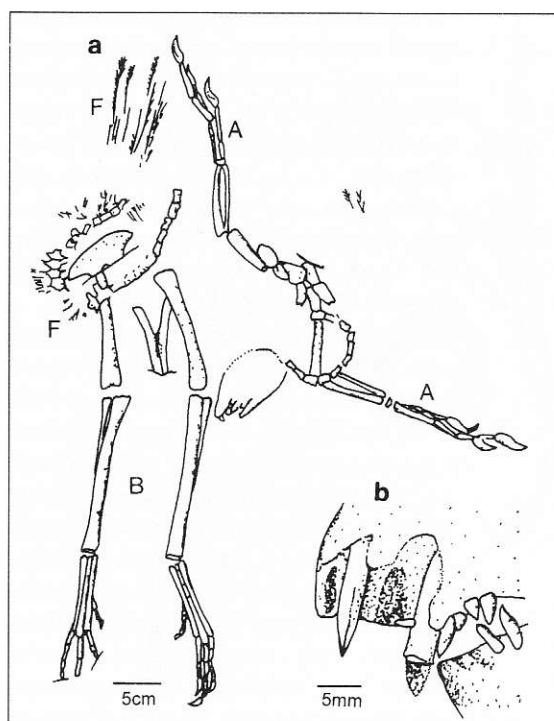
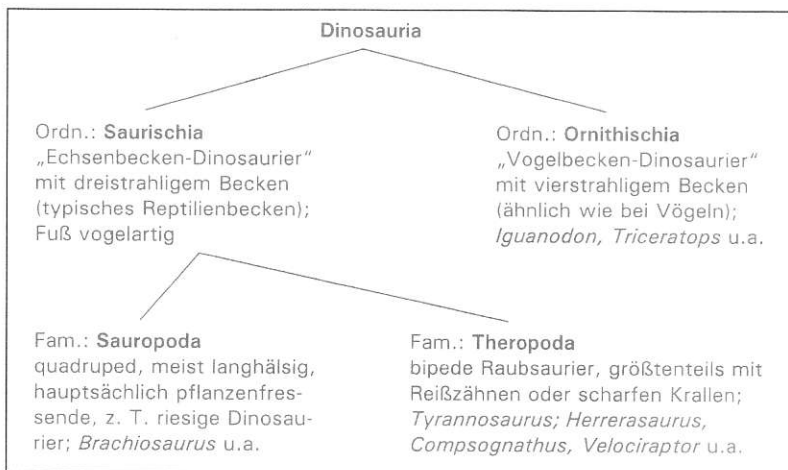


Abb. 1:
Protarchaeopteryx.
a Skizze des Fossils.
Deutlich zu erkennen
sind Arm- (A) und
Beinskelett (B) sowie
die Federn (F).
b Detailzeichnung der
Zähne.
(Nach QIANG et al. 1998)



Tab. 1: Systematik der Dinosaurier. „Dinosauria“ ist ein Überbegriff für die beiden Ordnungen Saurischia und Ornithischia. Die Crocodila werden wie die Pterosauria (Flugsaurier) in jeweils eigene Ordnungen gestellt. Diese Ordnungen bilden zusammen mit den Squamata (Eidechsen und Schlangen), den Chelonia (Schildkröten) und einigen anderen die Klasse der Reptilien.

asymmetrisch. Da heutige flugunfähige Vögel, die (z.B. als Inselbewohner ohne Bodenfeinde) das Flugvermögen aufgegeben haben, symmetrische Schwungfedern besitzen, kann man dieses Merkmal als sekundär (abgeleitet) ansehen. Das heißt, symmetrische Federn sind zumindest nicht zwingend primitiver als asymmetrische (eher umgekehrt) und lassen mit einiger Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* nicht zu einem aktiven Schlagflug fähig waren.

Für diese Annahme sprechen auch die Proportionen ihres Arm- und Handskeletts; sie waren für einen aktiven Flug zu schwach. Bei *Caudipteryx* hat der Arm nur 60% von der Länge seines Beins, im Fall von *Protarchaeopteryx* ist die Armlänge nur geringfügig größer. *Archaeopteryx* dagegen hat

etwa gleichlange Arme und Beine. Die Federn zeigen etwa die gleiche Tendenz, d.h. die Schwungfedern von *Archaeopteryx* sind um einiges länger.

Der Erhaltungszustand der Fossilien läßt über den mikroskopischen Feinbau der Saurier-Federn noch keine endgültigen Aussagen zu.

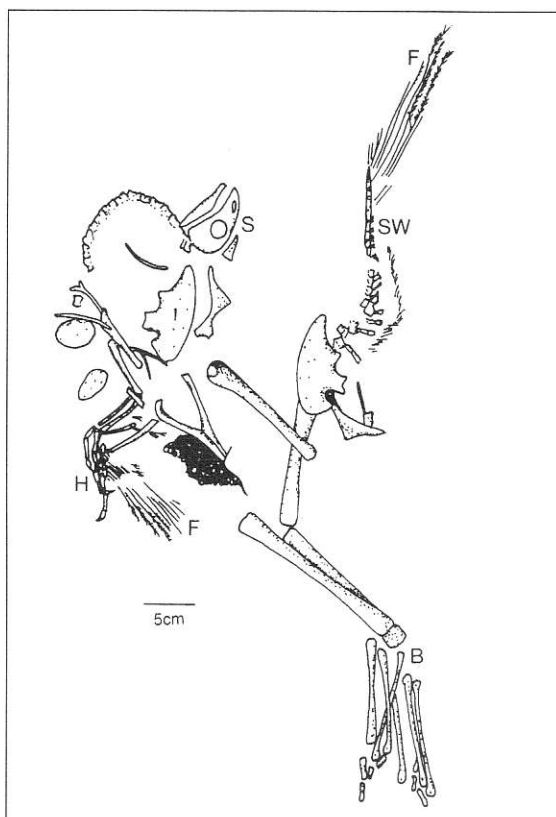
Protarchaeopteryx und *Caudipteryx* sind als Vorfahren von *Archaeopteryx* auch dann fragwürdig, wenn man ihre symmetrischen Federn als Vorstufe der asymmetrischen *Archaeopteryx*-Feder deuten würde, denn das Armskelett von *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* war deutlich zu kurz, um es zum Fliegen einsetzen zu können. Wozu hatten sie also komplexe Federn entwickelt? Ein sekundärer Flugverlust erscheint also naheliegender. Damit würden sie nur einen blind endenden Seitenast im Stammbaum der Vögel besetzen.

Auch aus anderen Gründen sind Zweifel an dem Schluß angebracht, die bisher gefundenen befiederten Saurier seien die Vorfahren der modernen Vögel. So macht HINCHLIFFE (1997) auf die Schwierigkeit aufmerksam, aus der im Vergleich zur Gesamtkörpergröße sehr kleinen Vorderextremität der Theropoden einen Vogelflügel abzuleiten. BURKE und FEDUCCIA (1997) haben zudem nachgewiesen, daß die Finger der Dinosaurier nicht mit den Fingern einer Vogelhand gleichgesetzt werden können. So zeigt zum Beispiel der zweibeinige Theropode *Herrerasaurus*, daß die gewöhnlich dreifingerige Theropodenhand die Finger I (Daumen), II (Zeigefinger) und III (Mittelfinger) ausgebildet hat, während die Finger IV und V reduziert (bei *Herrerasaurus* noch als kleine Stummel zu erkennen) sind (Abb. 3). Dagegen sind bei der Vogelhand stets (von den Autoren in zahlreichen embryologischen Studien nachgewiesen) die Finger II, III und IV ausgebildet, während hier I und V im Laufe der Embryonalentwicklung reduziert werden.

Die zeitliche Einordnung der befiederten Dinosaurier schließt *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* ebenfalls als Vorfahren des *Archaeopteryx* aus. Das Alter der Schichten, in denen sie gefunden wurden, wird mit 120 bis 135 Millionen Jahren angegeben (eine Gruppe kanadischer Geologen legt sich auf 121 bis 123 Millionen Jahre fest); den Schichten der Solnhofener Plattenkalke, aus denen die *Archaeopteryx*-Fossilien geborgen wurden, schreibt man dagegen ein Alter von 150 Millionen Jahren zu. Somit kommen die jüngeren befiederten Dinosaurier nicht als Vorfahren des älteren *Archaeopteryx* in Frage.

Sinosauropteryx. Ein weiterer Fund eines theropoden Raubdinosauriers aus der Yixian-Formation verdient Erwähnung. *Sinosauropteryx* – so der Name des in mehreren Exemplaren gefundenen Fossils – hat eine gewisse Ähnlichkeit mit *Compsognathus*, dem aus Deutschland (Solnhofen) bekannten theropoden Dinosaurier (vgl. Tab. 1) und mutmaßlichen Zeitgenossen von *Archaeo-*

Abb. 2: *Caudipteryx*. Skizze des Fossils. S Schädel, SW Schwanzwirbelsäule, H Handskelett, B Beinskelett, F Federn (Nach QIANG et al. 1998)



pteryx. *Sinosauropteryx* war mit 65 cm Länge ebenfalls ein recht kleiner Saurier. Er lief aufrecht auf den Hinterbeinen, hatte kurze Arme und an diesen drei Finger mit Krallen, des weiteren einen sehr langen Wirbelschwanz.

Das besondere Interesse der Paläontologen galt zunächst faserigen Strukturen entlang der Wirbelsäule von *Sinosauropteryx*, die von einigen Forschern als primitive Federn interpretiert wurden (Abb. 4). Mittlerweile ist man in Fachkreisen aber ziemlich sicher, daß diese zunächst als „Vor-Federn“ angesehenen Fasern wohl eher Kollagenfasern aus dem Bindegewebe unter der Haut von *Sinosauropteryx* sind (GIBBONS 1997). Ähnliche Strukturen gibt es beispielsweise auch im Bindegewebe von Seeschlangen (unter der Haut im Schwanzbereich). Dennoch bleiben einige Paläontologen bei der „Vor-Feder-Theorie“. Weitere Untersuchungen, vor allem auch die Beantwortung der Frage, ob es sich hier um Keratin (dem Stoff, aus dem die Federn sind) oder Kollagen handelt, können hier vielleicht Klarheit schaffen.

Saurier mit Krokodillunge?

Inzwischen sorgt ein weiteres Detail aus sehr gut erhaltenen Exemplaren von *Sinosauropteryx* für heiße Diskussionen. Im Hinterleib einiger Fossilien zeichnet sich ein mehr als 5 cm langer ovaler dunkler Fleck ab, der im Brustbereich mit einer Wölbung endet. RUBEN et al. (1997) interpretieren diese Bildung als Zwerchfell und vergleichen sie mit dem Zwerchfell bei Krokodilen. Rezente Krokodile besitzen tatsächlich eine zwerchfellähnliche Membran aus einer dicken Lage von Bindegewebe, die Brustraum und Bauchraum voneinander trennt. Diese Membran wirkt zwar wie ein Zwerchfell und sorgt für die Ventilation der Lunge, enthält aber keine Muskelfasern (wie z.B. bei Säugetieren). Die Atembewegung der Krokodile kommt zustande durch einen Rückziehmuskel an der Leber. Dabei wirkt die Leber mit ihrer Lage zwischen Membran und Rückziehmuskel wie ein Pumpenkolben. Eine anatomische Besonderheit der Krokodile besteht somit darin, daß die Leber kuppelförmig in den Brustraum hineinragt.

Die genannten Autoren sehen bei *Sinosauropteryx* einen entsprechenden Befund. Der dunkle Fleck im Bauchraum des kleinen Kreide-Sauriers wird von ihnen als Leber bzw. als fossiler Überrest der Organe des Bauchraums interpretiert, der kupfelförmige Abschluß zum Brustraum als Zwerchfell (Abb. 5). Das würde bedeuten, daß die Atmung bei *Sinosauropteryx* entsprechend der der rezenten Krokodile funktionierte. Jüngst veröffentlichte Ergebnisse von Weichteilstudien des Theropoden *Scipionyx* bestätigen diese Interpretation (RUBEN et al. 1999).

Hieraus ergibt sich die Frage nach einer möglichen phylogenetischen Ableitung der Vögel. Wenn *Sinosauropteryx* und damit vielleicht alle Dinosaurier in der Anatomie der Atemorgane so hochgradige Übereinstimmungen mit den Krokodilen zeigen, dann ist es undenkbar, daß sich Vögel aus Dinosauriern entwickelt haben. Die Vogellunge besitzt nämlich eine völlig andere Konstruktion, die nach einem ganz anderen Prinzip arbeitet. Zunächst besitzen Vögel kein Zwerchfell. Im Gegensatz zu den Krokodilen sind bei ihnen die Lungenflügel volumenkonstant und starr. Beim Einatmen vergrößert sich der Brustraum der Vögel durch seitliches Auseinanderweichen der Rippen. Die eigentliche Ventilation besorgen die mit der Lunge verbundenen Luftsäcke, die diese Bewegung mitmachen. Ein weiterer wesentlicher Unterschied besteht im Fehlen von blind endenden Alveolen (Lungenbläschen). Die Vogellunge besitzt stattdessen ein durchlaufendes Röhrensystem. Die Luft strömt hier in einer Art Einbahnstraße durch die Lungenröhren in die Luftsäcke und dann durch andere Röhren wieder zurück (Abb. 6). Auf diese Weise ist sowohl beim Einatmen als auch beim Ausatmen Gasaustausch in blind endenden Luftkapillaren (die an Blutkapillaren anliegen) möglich. Durch dieses Wirksystem ist die Vogellunge das leistungsfähigste Atemorgan aller Wirbeltiere.

Krokodile hingegen ventilieren ihre Lunge nach dem Blasebalgprinzip und besitzen Alveolen (Lungenbläschen, die von einem Netz von Blutkapillaren umgeben sind, an denen der Gasaustausch stattfindet). Ein Übergang von der einen zur anderen Konstruktion ist kaum denkbar. Des weiteren würde eine zweigeteilte Leibeshöhle, wie Krokodile sie besitzen, die Anlage von Luftsäcken verhindern. Wird die Trennung von Bauchraum und Brustraum jedoch aufgehoben, dann funktioniert das Zwerchfell nicht mehr. Eine funktionsfähige Konstruktion, die zwischen dem Prinzip „Blasebalglunge mit Alveolen“ und dem Prinzip „Röhrenlunge mit Luftkapillaren“ vermittelt, ist unvorstellbar.

Ein weiteres gravierendes Problem ergibt sich bei der Embryonalentwicklung. Frisch geschlüpfte Krokodile füllen ihre Lunge mit dem ersten Atemzug, während junge Vögel schon Tage vor dem Schlüpfen im Ei atmen. Diese Atmung vor dem Schlüpfen ist notwendig für die Entwicklung der Röhrenlunge, die nicht plötzlich aufgeblasen werden kann. Sie setzt aber auch eine völlig andere Beschaffenheit des Vogeleis im Vergleich zum Reptilienei voraus, denn der Vogelembryo benötigt einen Luftvorrat im Ei sowie eine poröse Eierschale. Eine phylogenetische Ablei-

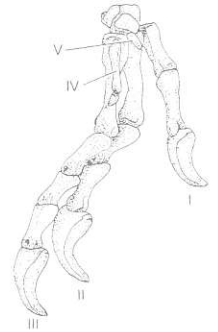


Abb. 3: Hand von *Herrerasaurus*. (Nach BURKE & FEDUCCIA 1997)

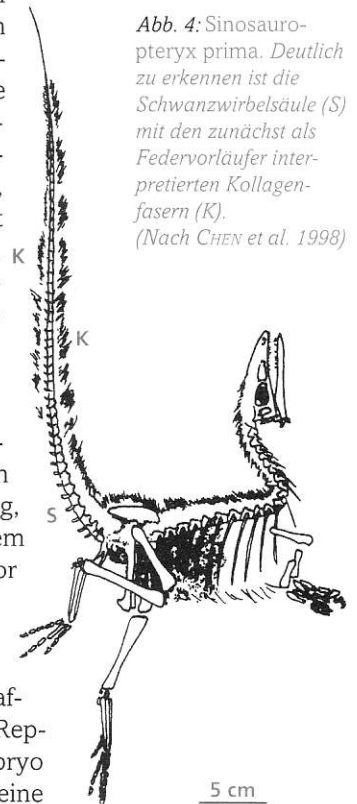


Abb. 4: *Sinosauropteryx prima*. Deutlich zu erkennen ist die Schwanzwirbelsäule (S) mit den zunächst als Federvorläufer interpretierten Kollagenfasern (K). (Nach CHEN et al. 1998)

5 cm

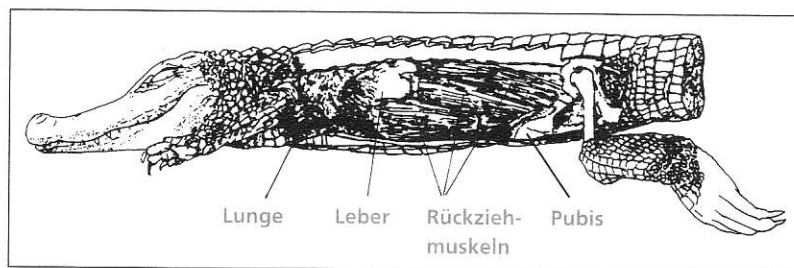


Abb. 5: Anatomische Verhältnisse im Brust- und Bauchraum eines Krokodils zur Demonstration der „Pumpenkolben-Funktion“ der Leber. Das Pubis (Schambein) dient als Ansatz für den Rückziehmuskel. (Nach RUBEN et al. 1997)

tung der Embryonalentwicklung der Vögel von der der Krokodile ist also nicht so einfach möglich.

Es gibt noch weitere Gründe, die gegen die Krokodile als Vorfahren der Vögel sprechen. Zum Beispiel haben Vögel ein Gabelbein. Dieses leitet man von zwei verschmolzenen Schlüsselbeinen ab. Krokodile jedoch haben kein Schlüsselbein und kommen daher als Urahnen der Vögel nicht in Frage. Die Anatomie des Beckengürtels der Krokodile schließt ebenfalls eine nähere Verwandtschaft mit den Vögeln aus.

Es muß erwähnt werden, daß es Vorbehalte und Skepsis gegenüber der Ansicht gibt, die Dinosaurier hätten eine Krokodillunge besessen. Die schwarzen Flecken in der Leibeshöhle von *Sino-sauroptryx* müssen schließlich nicht zwingend als Reste von Leber und Zwerchfell interpretiert werden. Die von RUBEN et al. (1999) jüngst präsentierten Befunde weisen aber erneut auf eine weitgehende Ähnlichkeit der Theropodenlunge und der Krokodillunge hin (vgl. auch WUETHRICH 1999). Man darf die weitere Entwicklung dieser Diskussion und vielleicht auch weitere Funde aufschlußreicher Fossilien mit Spannung erwarten. Für den Moment ergeben sich einmal mehr aus äußerst interessanten neuen Fossilfunden, von denen man Rückschlüsse auf den Verlauf der Stammesgeschichte erwartet (hat), mehr Fragen als Antworten.

Abb. 6: Atemtrakt des Vogels.

a Die Lunge ist umgeben von großen Luftsäcken.

b Durch die Atembewegungen treiben die Luftsäcke das Atemgas durch die Bronchien und Lungenröhren. (Nach SCHEID & SHAMS 1995)

Rahona – Neues von der Insel Madagaskar

In diesem Falle nicht aus China, sondern von der Insel Madagaskar wird ein weiterer interessanter Fund eines fossilen Vogels gemeldet. *Rahona ostro-mi* wird ein Alter von 60 bis 70 Millionen Jahren zugeschrieben. Er hatte befiederte Schwinge wie

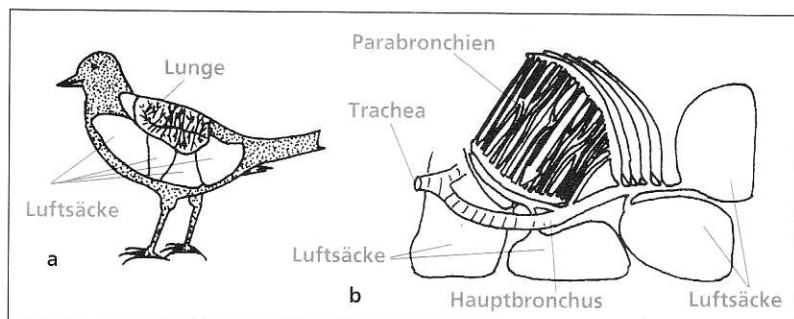
ein moderner Vogel, andererseits aber eine lange, knöcherne Schwanzwirbelsäule und eine stark ausgeprägte sichelförmige Krallen an der zweiten Zehe. Letztere erinnert sehr stark an eine entsprechende Bildung bei dem theropoden Raubdinosaurier *Velo-ciraptor*. Die fossilen Überreste des etwa rabengroßen *Rahona* aus der Oberkreide Nordwest-Madagaskars werden von FORSTER et al. (1998) als Mosaik primitiver Merkmale – übereinstimmend mit dem Bauplan theropoder Dinosaurier – und abgeleiteter Vogel-Merkmale beschrieben. Typisch für einen Theropoden sind z.B. das Beinskelett und der Bau der Wirbel, vogeltypisch dagegen u.a. die opponierte erste Zehe (nach hinten gerichtete Zehe zum Umgreifen eines Astes) und die hohlen Knochen. In einigen Merkmalen ist *Rahona* sogar „moderner“ als *Archaeopteryx* (beispielsweise durch den Besitz verschmolzener Sakralwirbel). Nach geochronologischen Befunden ist *Rahona* jedoch ca. 80 Millionen Jahre jünger als *Archaeopteryx*.

Diese Unstimmigkeit veranlaßte einige Forscher dazu, an der Identität des Fossils zu zweifeln. So erwähnt GIBBONS (1998) den Verdacht, daß es sich bei *Rahona* in Wirklichkeit um zwei Fossilien (also einen Vogel und einen Saurier) handeln könnte, die nach vorherigem Zerfall gemeinsam abgelagert wurden. Bleibt man jedoch bei der Interpretation, daß es sich bei *Rahona* nur um ein einziges Fossil handelt, dann läßt sich für diese Mosaikform mit sehr primitiven und stark abgeleiteten Merkmalen ein Platz im Stammbaum der Vögel nur dann finden, wenn man sie auf einen blind endenden Seitenzweig setzt und erhebliche Konvergenzen annimmt.

Fazit

Nach dem derzeitigen Stand der Forschung sind die neu entdeckten Gattungen *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* zweifelsfrei theropode Saurier, die Federn (mit bisher unbekannter Feinstruktur) trugen. Ihre symmetrischen Federn waren aber ebenso wie ihr Arm- und Handskelett für einen aktiven Flug ungeeignet und sind in Analogie zu heutigen Verhältnissen am ehesten als sekundär zu deuten. Als Vorstufen zu flugtauglichen Federn kommen sie kaum in Betracht, weil die geschilderten anatomischen Verhältnisse dazu nicht passen. Somit scheiden sie als Vorfahren des *Archaeopteryx* und der „modernen“ Vögel aus. Die Datierung der entsprechenden Schichten spricht ebenfalls gegen eine Abstammung des *Archaeopteryx* und der modernen Vögel von *Protarchaeopteryx* oder *Caudipteryx*.

Wertete man sie dennoch als Vorfahren der Vögel, müßte *Archaeopteryx* als parallel entstandener Seitenzweig betrachtet werden. Federn wären demnach mindestens zweimal unabhängig von-

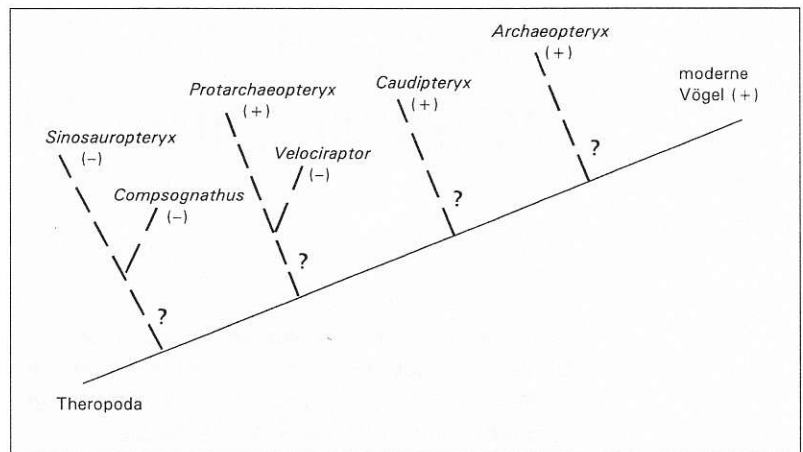


einander entstanden – evolutionstheoretisch sehr problematisch.

Die Funktion der Befiederung bei *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* muß spekulativ bleiben (Isolation, Tarnung, Balz?); unklar ist, weshalb Federn so komplex gebaut sind, wenn sie ursprünglich *nicht* zum Fliegen benötigt worden wären.

Anatomie und Embryologie des Handskeletts schließlich sprechen generell gegen eine Ableitung der Vögel von den theropoden Sauriern.

Eine stammesgeschichtliche Beziehung zwischen *Archaeopteryx* und den befiederten Sauriern ist nur möglich, wenn man annimmt, daß beide von bereits flugfähigen, befiederten Sauriern abstammten, die im Falle von *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* ihre Flugfähigkeit wieder einbüßten, im Falle von *Archaeopteryx* dagegen beibehielten. Da auch *Archaeopteryx* schon seit einiger Zeit aufgrund spezieller Merkmale nicht als Vorfahre der modernen Vögel diskutiert wird (vgl. JUNKER & SCHERER 1998), ist evolutionstheoretisch die



len (z. B. einem Ruderschwanz) kombiniert.

Die Euphorie der Tagespresse, wonach mit den neuen Dinosaurierfunden der Übergang Reptil (Dinosaurier) → Vogel nun endgültig und eindrücklich bewiesen sei, ist aufgrund der genannten gravierenden Schwierigkeiten unbegründet.

Abb. 7: Stammbaumentwurf für die hypothetische Ableitung der modernen Vögel von theropoden Sauriern. Eingetragen sind die im Text erwähnten fossilen Arten mit Ausnahme von *Rahona* (dessen Einordnung aus den genannten Gründen nicht möglich ist).

(+) mit Federn,
(-) ohne Federn.
(Nach PADIAN 1998, verändert)

Literatur

Die Überlieferung früher Vögel und befiederter Saurier paßt am besten zur Annahme einer polyphyletischen Entstehung verschiedener Mosaikformen.

nächstliegende Schlußfolgerung, sowohl die (bisher gefundenen) befiederten Saurier als auch *Archaeopteryx* auf einen blind endenden Seitenzweig des Vogelstammbaums zu plazieren (Abb. 7).

Die Überlieferung früher Vögel und befiederter Saurier paßt somit am besten zur Annahme einer *polyphyletischen* Entstehung verschiedener Konstruktions- und Mosaikformen mit unterschiedlichen Kombinationen von Vogel- und Sauriermerkmalen. Diese Sichtweise drängt sich auch bei der Deutung der Vielfalt kreidezeitlicher Vogelgruppen auf, die nicht in widerspruchsfreie Stammbaumabfolgen eingeordnet werden können (vgl. FEHRER & ZIMBELMANN 1998).

Auch die Vermutung, *Sinosauropteryx* (und vielleicht alle Dinosaurier) hätten eine Lunge, die wie eine Krokodillunge funktionierte, spricht eher für eine Interpretation im Sinne mosaikartiger, voneinander unabhängiger Formen als für einen evolutiv gangbaren Weg von Reptilien zu Vögeln. Die Entwicklung der Vogellunge aus der Krokodillunge ist aus anatomischen, funktionalen und embryologischen Gründen jedenfalls undenkbar.

Das Fossil *Rahona* schließlich ist eine extreme Mosaikform, deren Kombination von Merkmalen theropoder Saurier mit denen moderner Vögel wohl nur mit dem merkwürdigen Bauplan des Schnabeltiers vergleichbar ist, welches Säugahaare, den Besitz von Milchdrüsen, eierlegende Fortpflanzungsweise, einen in mancher Hinsicht entenähnlichen Schnabel mit speziellen Merkma-

- BURKE A & FEDUCCIA A (1997) Developmental Patterns and the Identification of Homologies in the Avian Hand. *Science* 278, 666-668.
- CHEN PJ, DONG Z & ZHEN S (1998) An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian formation of China. *Nature* 391, 147-152.
- FEHRER J & ZIMBELMANN F (1998) Neues über alte Vögel. *Stud. Int. J.* 5, 31-33.
- FORSTER CA, SAMPSON SC, CHIAPPE LM & KRAUSE DW (1998) The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science* 279, 1915-1919.
- GIBBONS A (1997) Plucking the feathered dinosaur. *Science* 278, 1229.
- GIBBONS A (1998) Missing link ties birds, dinosaurs. *Science* 279, 1851-1852.
- HINCHLIFFE R (1997) The forward march of the bird-dinosaur halted? *Science* 278, 596-597.
- JUNKER R & SCHERER S (1998) Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. Gießen.
- PADIAN K (1998) When is a bird not a bird? *Nature* 393, 729-730.
- QIANG J, CURRIE PJ, NORELL MA & SHU-AN J (1998) Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393, 753-761.
- RUBEN J, JONES TD, GEIST NR & HILLENUS WJ (1997) Lung structure and ventilation in theropod dinosaurs and early birds. *Science* 278, 1267-1270.
- RUBEN JA, DAL SASSO C, GEIST NR, HILLENUS WJ, JONES TD & SIGNORE M (1999) Pulmonary function and metabolic physiology of theropod dinosaurs. *Science* 283, 5124-516.
- SCHEID P & SHAMS H (1995) Höhenflug bei Vögeln. *Nat. Rdsch.* 48, 413-418.
- UNWIN DM (1998) Feathers, filaments and theropod dinosaurs. *Nature* 391, 119-120.
- WUETHRICH B (1999) Stunning fossil shows breath of a dinosaur. *Science* 283, 468.