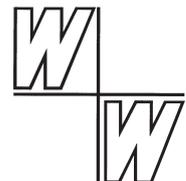


DINO-FEDERVIEH: ZUM URSPRUNG VON VOGELFEDER UND VOGELFLUG

Reinhard Junker



November 2017



http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-17-1_feder-und-flug.pdf

Bild: Rekonstruktion von *Epidexipteryx*. (Foto: LWL-Museum für Naturkunde, mit freundlicher Genehmigung)

Inhalt

Einleitung	3
1. Erfordernisse für Vogelfedern und Vogelflug	5
2. Modelle zur Entstehung von Federn	17
2.1 Methodische Fragen	17
2.2 Federn als umgewandelte Reptilschuppen: Modell von Regal (1975).....	18
2.3 Federn als Neuheit: Ontogenese-Modell von Prum (1999).....	20
2.4 Weitere Modelle	24
2.5 Methodenkritik und Testbarkeit der Modelle.....	25
2.6 Fazit	26
3. Fossile Belege	27
3.1 Gattungen mit Dino-Flaum	28
3.2 Handelt es sich bei Dino-Flaum um Kollagenfasern der Haut?	38
3.3 Melanosomen – Hinweise auf Federnatur von Dino-Flaum?	40
3.4 Zusammenfassung zu den Gattungen mit Dino-Flaum	41
3.5 Systematische Positionen der Gattungen mit Dino-Flaum	42
3.6 „Nicht-Vogel-Dinosaurier“-Gattungen mit echten Federn.....	43
3.7 Arten mit speziellen Federtypen.....	53
3.8 Dinosaurier Dinosaurier-Gattungen mit Flaum und Federn im Cladogramm und in der Stratigraphie	54
3.9 Fazit	57
4. Modelle zur Entstehung des Vogelflugs.....	59
4.1 Start vom Boden aus: Cursorialtheorie	59
4.2 Start von Bäumen aus: Arborealtheorie	63
4.3 Wing-assisted incline running (WAIR)	68
4.4 Pouncing Proavis-Modell und weitere Modelle	70
4.5 Bewertung der Flugentstehungstheorien	71
4.6 Testbarkeit der Flugentstehungsmodelle.....	72
5. Selektionsfragen	77
5.1 Der Funktionsaspekt und die mutmaßliche Rolle der Selektion	77
5.2 Erstfunktionen von Federn oder „Protofedern“	78
5.3 Schlussfolgerungen.....	82
6. Vogelfedern und Vogelflug als Indiz für Schöpfung.....	85
7. Fazit.....	88
Anhang: Federn in Bernstein.....	89
Glossar	93
Verzeichnis der Gattungsnamen	94
Literatur	95
Originalzitate und weitere Informationen.....	102

Federn als synorganisierte Gebilde. Vogelfedern sind die komplexesten Körperanhänge im gesamten Tierreich. Für ihre Flugtauglichkeit werden höchste Ansprüche an Material, Bau und Steuerung gestellt, damit Leichtigkeit, Robustheit, Biegsamkeit und Beweglichkeit gewährleistet sind. Der Feinbau mittels Fasern und Faserbündeln aus beta-Keratin ist äußerst komplex und von der im Follikel befindlichen Spule bis zur Spitze unterschiedlich. Das Bogen-Hakenstrahlen-System ermöglicht kontrolliertes Öffnen und leichtes Schließen. Ein komplexes Geflecht aus Muskeln, Sehnen, Nervenbahnen, Sinneskörperchen und Fettgewebe ermöglicht eine abgestimmte Bewegung und straffe Verankerung der Federn. Zur Gewährleistung der Funktionalität der Federn müssen die verschiedenen Aspekte der Federfeinstruktur und des Federbaus fein aufeinander abgestimmt sein (Synorganisation). Die Federn selbst sind nur ein Teil der notwendigen Voraussetzungen für die Flugfähigkeit der Vögel. Auch zahlreichen anatomischen, physiologischen und verhaltensbiologischen Erfordernissen muss Rechnung getragen werden.

Entstehungsmodelle. Evolutionäre Modelle müssen die Details des Federbaus und des Flugsystems sowie ihrer Steuerung berücksichtigen. Das heute gängige Federentstehungsmodell von PRUM (1999) und ähnliche Modelle orientieren sich an den ontogenetischen Abfolgen des Federwachstums. Mit 5-8 Stadien sind sie allerdings viel zu grob, um eine evolutionäre Entstehung realistisch modellieren zu können. Ein Großteil der histologischen und anatomischen Verhältnisse bleibt unbeachtet. Ein Abgleich der Modelle mit den einzelnen Erfordernissen für Federn und Flug erweist die Modelle als untauglich. Es ist daher im Wesentlichen ungeklärt, wie flugtaugliche Federn allein durch zukunftsblinde Variation und Selektion und andere rein natürliche Prozesse entstanden sein könnten.

Fossilien. Seit Mitte der 1990er-Jahre ist mehr als ein Dutzend fossiler Gattungen mit flaumartiger Körperbedeckung (sog. „Dino-Flaum“) gefunden worden, die zu verschiedenen Gruppen von Dinosauriern gehören, darunter zu solchen, die in die Nähe der Vögel gestellt werden (sog. „Nicht-Vogel-Dinosaurier“). Daher werden diese faserigen, z. T. büscheligen oder gering verzweigten Körperanhänge meistens als einfache Federn interpretiert und als Protofedern bezeichnet. Es ist aber nicht erkennbar, ob überhaupt Follikel (im Körper eingesenkter Teil der Federn) erhalten waren, und es ist nicht sicher nachweisbar, ob manche dieser Gebilde hohl waren. Die Bezeichnung „Feder“ ist daher fragwürdig. Aufgrund der sehr weiten systematischen Verteilung von „Dino-Flaum“ wird diskutiert, ob eine faserige bzw. haarartige Körperbedeckung ein allgemeines Kennzeichen der Dinosaurier sein könnte, womit es seinen Indiziencharakter als mögliche Federvorstufe einbüßen würde.

Bei einer Reihe von sog. Nicht-Vogel-Dinosauriern unterschiedlicher systematischer Zugehörigkeit wurden auch flächige Konturfedern nachgewiesen. Diese sind im Wesentlichen heutigen Federn vergleichbar. Es ist nicht auszuschließen, dass es sich dabei um sekundär flugunfähig gewordene Vögel handelt. Im Fossilbericht zeigt sich eine deutliche Kluft zwischen Gattungen mit Dino-Flaum und solchen mit Konturfedern.

Stratigraphische Abfolge. Nicht-Vogel-Dinosaurier mit Flaumbedeckung oder Konturfedern sind nicht nur im cladistischen System recht unsystematisch verteilt, sondern treten in den geologischen Stufen ohne klar erkennbare Ordnung auf. Die geologisch ältesten Gattungen mit Konturfedern sind etwa

gleich alt wie die ältesten bekannten Gattungen mit Flaum. Viele Nicht-Vogel-Dinosaurier-Gattungen mit Flaum sind geologisch deutlich jünger als eine Reihe von Gattungen mit flächigen Federn und auch jünger als zahlreiche Vogel-Gattungen der Enantiornithes (Gegenvögel) und Ornithurae („Vogelschwänze“). Gemessen an der stratigraphischen Abfolge ist kein Trend einer Federevolution erkennbar.

Hypothesen zu Vogelflug. Bezüglich der Entstehung des Vogelzugs stehen sich die Cursorialtheorie (evolutiver Beginn des Fluges mit schnellen Läufern vom Boden aus) und die Arborealtheorie (Beginn von Bäumen aus) gegenüber. Die Begründungen für die konkurrierenden Modelle sind ziemlich vage und beruhen vor allem auf Gegenargumenten gegen das jeweils konkurrierende Modell. Die Einwände sind so zahlreich und grundlegend, dass beide Szenarien unglauhaft sind. Neuere Ansätze wie Flugentstehung auf dem Weg über das „WAIR“-Verhalten („wing-assisted incline running“) oder ein „Sturzflug-Modell“ (Pouncing-Proavis-Modell) scheitern ebenfalls an zahlreichen Einwänden. Wie bei den Federentstehungsmodellen bleiben viele relevante Details unberücksichtigt, weshalb auch die Flugentstehungsmodelle unrealistisch sind.

Selektionsfaktoren. Bis auf wenige Ausnahmen sind die Wissenschaftler der Auffassung, dass Federn nicht von Anfang an auf Flugfähigkeit selektiert wurden, sondern zunächst eine andere Funktion erfüllt haben und später für Flugzwecke kopiert wurden. Über eine mögliche Erstfunktion (und damit zusammenhängend anfängliche Selektionsdrücke) gibt es verschiedene Auffassungen, ein Konsens ist nicht in Sicht, und Fossilien ermöglichen dazu keine Klärung. Mit dem Umweg über eine andere Erstfunktion von Federn als die der Flugtauglichkeit wird zudem nur sehr wenig gewonnen, weil ein Großteil der für das Fliegen erforderlichen Einrichtungen für alle anderen diskutierten Zwecke nicht benötigt wird.

Methodische Fragen. Die Frage nach der Testbarkeit von Feder- und Flugentstehungstheorien wird in der Fachliteratur nur selten behandelt. Ein direkter (experimenteller) Test ist grundsätzlich nicht möglich, da es sich um historische Prozesse handelt, die anders als im experimentellen Bereich durch möglichst viele bestätigende Befunde (im Vergleich zu konkurrierenden Hypothesen) geprüft werden. Diskutiert werden folgende Kriterien: Änderungsschritte müssen realistisch, kontinuierlich und in der zeitlichen Abfolge passend sein, zu Cladogrammen passen, die funktionelle Ganzheit der Organismen muss berücksichtigt werden. Diese Testkriterien sind jedoch weich, in der Praxis meist vage. Vor allem fallen die vorgeschlagenen Modelle dem Kriterium der Kontinuität und der Berücksichtigung der funktionellen Ganzheit durch.

Schöpfung. Ein grundlegendes Kennzeichen von Wissenschaft ist Wahrheitsorientierung und somit Offenheit auch für grundsätzlich verschiedene Ansätze. Die Möglichkeit einer Schöpfung – einer willentlichen, zielorientierten Hervorbringung durch einen geistbegabten Schöpfer – kann nicht grundsätzlich ausgeschlossen werden. Die Festlegung auf den naturalistischen Ansatz, wonach nur Naturgesetze, Zufall und plausible Randbedingungen in Erklärungen zugelassen, ist wissenschaftstheoretisch nicht zu rechtfertigen und führt zu Zirkelschlüssen. Zahlreiche Befunde im Bau von Federn und in der Fossilüberlieferung sowie das nachhaltige Scheitern naturalistischer Entstehungshypothesen zur Entstehung von Vogelfeder und Vogelflug können als Indizien für einen Schöpfer gewertet werden.

1. Erfordernisse für Federn und Flug

Wenn aufgeklärt werden soll, auf welchem Weg Vogelfeder und Vogelflug entstanden sind, müssen das Erklärungsziel und die Anforderungen an eine gültige Erklärung klar beschrieben sein. Das heißt: Grundlegende Voraussetzungen hinsichtlich der strukturellen Anforderungen an Federn, einschließlich ihrer Verankerung im Körper, ihrer Beweglichkeit und Steuerung, ihrer Ontogenese, aber auch an das gesamte Federkleid und die Anatomie des Tieres als notwendige Bedingungen für die Flugtauglichkeit von Federn bzw. die Flugfähigkeit des Vogels allgemein müssen zusammengetragen und beachtet werden. Im Folgenden werden dazu einige Punkte detailliert betrachtet.

Aufbau, Material, Pflege

Federn erfüllen gleichzeitig mehrere Funktionen, allem voran ermöglichen sie im Zusammenwirken mit vielen anderen morphologischen und verhaltensbiologischen Voraussetzungen die Flugfähigkeit, dienen aber auch der Thermoregulation, dem Tastsinn, der Brutpflege, dem physikalischen Schutz, der Wasserabstoßung und sie besitzen Signalfunktion (z. B. hinsichtlich Balz, Territorialverhalten) (vgl. **Abb. 1**). „Mehr als 20 Funktionen werden von Federn maßgeblich oder teilweise bestritten“ (KÄMPFE 2003, 42). Dafür müssen der Aufbau und das Material besondere Anforderungen erfüllen. Federn sind sehr filigrane Gebilde und trotz ihrer Leichtigkeit höchst robust und flexibel (PRUM & BRUSH 2003, 34). Der Leichtbau ist unverzichtbar für die Flugfähigkeit. Der Federschaft ist dementsprechend im ausgewachsenen Zustand mit einem sehr leichten schaumartigen Material gefüllt und die Federproteine (β -Keratine, eine bedeutende Klasse der Strukturproteine) ermöglichen ein sehr geringes Gewicht, und das bei gleichzeitig hoher struktureller Stabilität. Das Federkeratin bildet faserige Strukturen, die fest miteinander verbunden sind (zum Aufbau von Keratinen allgemein siehe MCKITTRICK et al. 2012; Weiteres im Abschnitt „Feder-Mikrostruktur“).

Konturfedern (**Abb. 2, 3**) sind aus einem Schaft (Rachis), Federästen und über 1 Million Haken- und Bogenstrahlen (**Abb. 4, 5**) aufgebaut (BERGMAN 2003, 34). Ohne Haken an den Hakenstrahlen (wie zum Beispiel beim Vogel Strauß) sind die Federn nicht flugtauglich. Die Verhakung der Hakenstrahlen mit den gegenüberliegenden Bogenstrahlen kann bei Bedarf (z. B. bei mechanischer Beanspruchung) gelöst und in einer Art Reißverschlussverfahren wieder verknüpft werden. Aufgrund des Verhakungsme-

chanismus verhalten sich Schwungfedern trotz feiner Untergliederung der Federfahne wie eine geschlossene Tragfläche und sind erstaunlicherweise kaum luftdurchlässig. Eventuelle Risse können aufgrund dieses Bauprinzips mit Hilfe des Schnabels schnell repariert und die Geschlossenheit der Fläche wiederhergestellt werden.¹ „Nur durch diese Eigenschaft ist eine Feder als Element eines effizienten Flugapparats überhaupt tragbar“ (PETERS 1994, 404). Federn können also kontrolliert nachgeben, wenn starke Kräfte auf sie wirken, wodurch irreparable Risse vermieden werden. „Gegenüber einer tatsächlichen Festfläche hat die Technologie einer Federfahne einen beträchtlichen Vorteil. Sie besitzt sozusagen vorgefertigte Trennlinien, an denen sie bei Extrembelastungen oder beim Anstoßen an irgendwelche Hindernisse aufreißen kann. Durch diesen Effekt des ‚eingebauten Nachgebens‘ wird verhindert, daß sich die Feder bei jeder akuten Überbelastung selbst zerstört“ (NACHTIGALL 1985, 38).

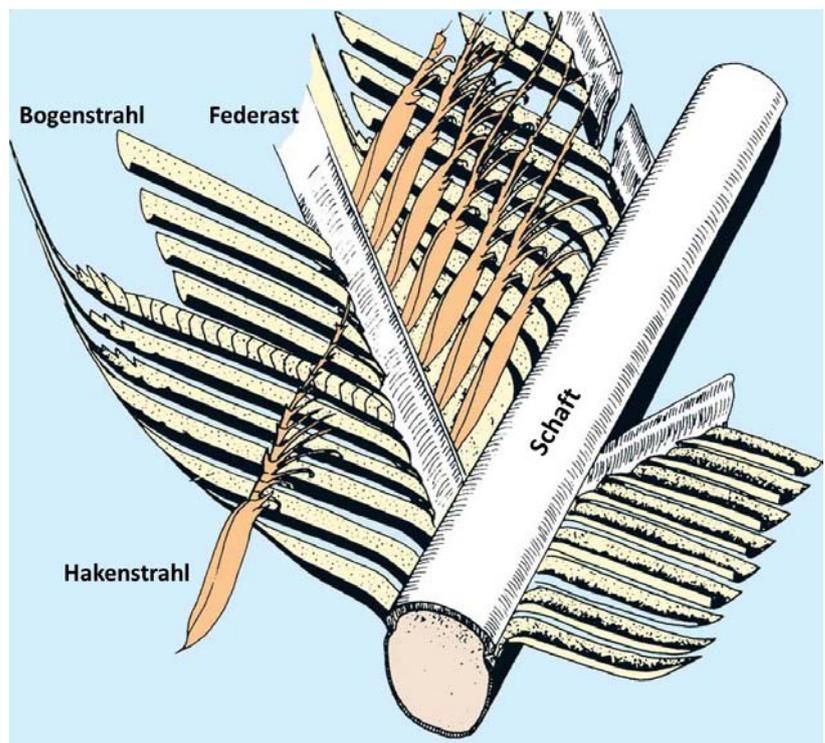
Federn können kontrolliert nachgeben, wenn starke Kräfte auf sie wirken.

Die Abgangswinkel von Federästen und Federstrahlen betragen weniger als 60° , so dass Haken- und Bogenstrahlen in einem zweckmäßigen Winkel von unter 90° aufeinander treffen, was vermutlich das Verankern und Gleiten der Haken in den Bogenstrahlen begünstigt (STE-

Hinweis

In den Anmerkungen (ab S. 102) sind vor allem Originalzitate und ergänzende Informationen zur Vertiefung enthalten.

Abb. 2 Schaft, Federäste, Haken- und Bogenstrahlen. (Aus JUNKER & SCHERER 2013)



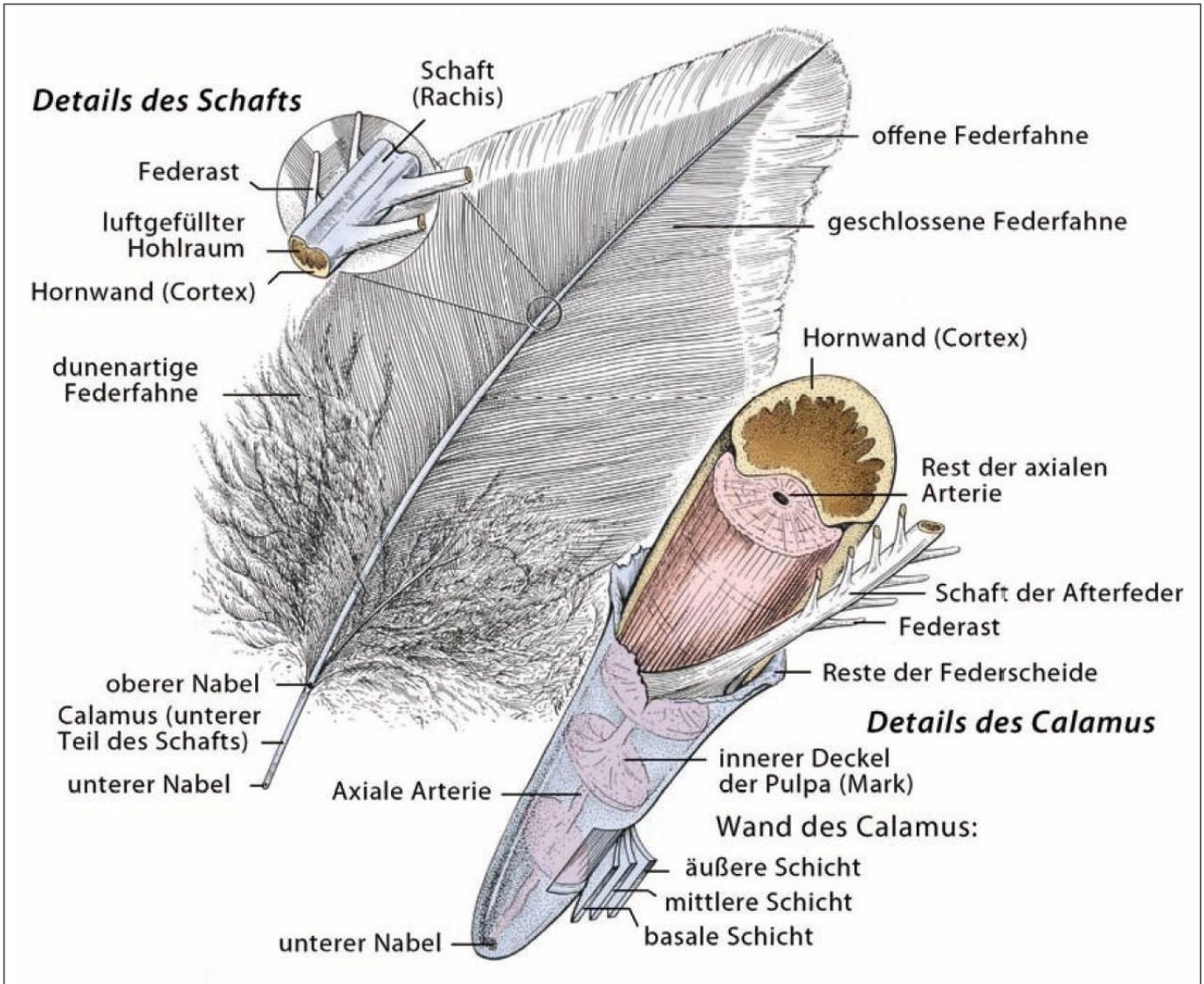


Abb. 3 Aufbau einer Konturfeder (Nach PROCTOR & LYNCH 1993 bzw. LUCAS & STETTENHEIM; mit freundlicher Genehmigung)

Abb. 4 Details eines Federastes (Nach PROCTOR & LYNCH 1993 bzw. LUCAS & STETTENHEIM 1972, mit freundlicher Genehmigung)

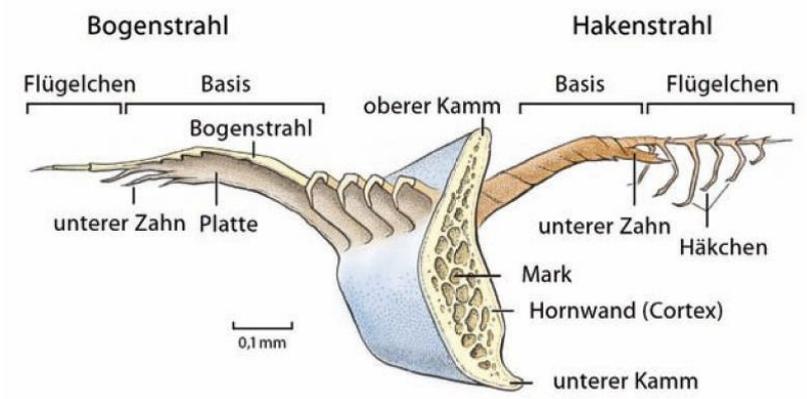
PHAN 2003, 184). Die Bogenstrahlen entspringen an den Federästen tiefer als die Hakenstrahlen (STEPHAN 2003, 185).

Das Bogen-Hakenstrahlen-System als strukturelle Voraussetzung würde allerdings noch nicht eine dauerhafte Flugtauglichkeit der Feder garantieren. Es sind auch Instandhaltung, Wartung und Pflege durch eine Art Schmieröl erforderlich, damit die Gelenke an den Bogen- und Hakenstrahlen intakt bleiben und Unebenheiten geglättet werden, was die Funktionalität

der Federn erhält. Das Gefiederfett entnehmen die Vögel aus der im Bereich des Steißes befindlichen Bürzeldrüse. Mit Hilfe des Schnabels bringen die Vögel die Lage der Federn und ihre Feinstruktur in Ordnung (STEPHAN 2003, 186) und verteilen sie das Fett, was gleichzeitig der Imprägnierung dient, die Federn geschmeidig erhält und sie gegen Bakterien und Pilze schützt. Für die Gefiederpflege verbringen Vögel viel Zeit², damit die Federn in gutem Zustand bleiben.³

Feder-Mikrostruktur

In den letzten Jahren wurden mithilfe neuer Untersuchungstechniken erhebliche Fortschritte in der Aufklärung des Feinbaus und der Mikrostrukturen der Federn gemacht (LAURENT et al. 2014; LINGHAM-SOLIAR et al. 2010; LINGHAM-SOLIAR & MURUGAN 2013; LINGHAM-SOLIAR 2015a; b; 2016b; 2017; WANG & MEYERS 2017). Der Feinbau von Schaft und Federästen ist so kompliziert, dass bis vor kurzem viele Details noch nicht bekannt waren. Die Aufklärung der Federfeinstruktur konnte in den letzten Jahren durch Computertomographie (LAURENT et



al. 2014) und mithilfe federzersetzender Pilze (LINGHAM-SOLIAR et al. 2010) weiter vorangebracht werden. Durch die Pilze konnten Keratinfasern und Faserbündel freigelegt werden, und dadurch wurden ganz neue Einblicke in die Anordnung der Fasern und ihren Feinbau gewonnen (LINGHAM-SOLIAR 2015a; 2017).

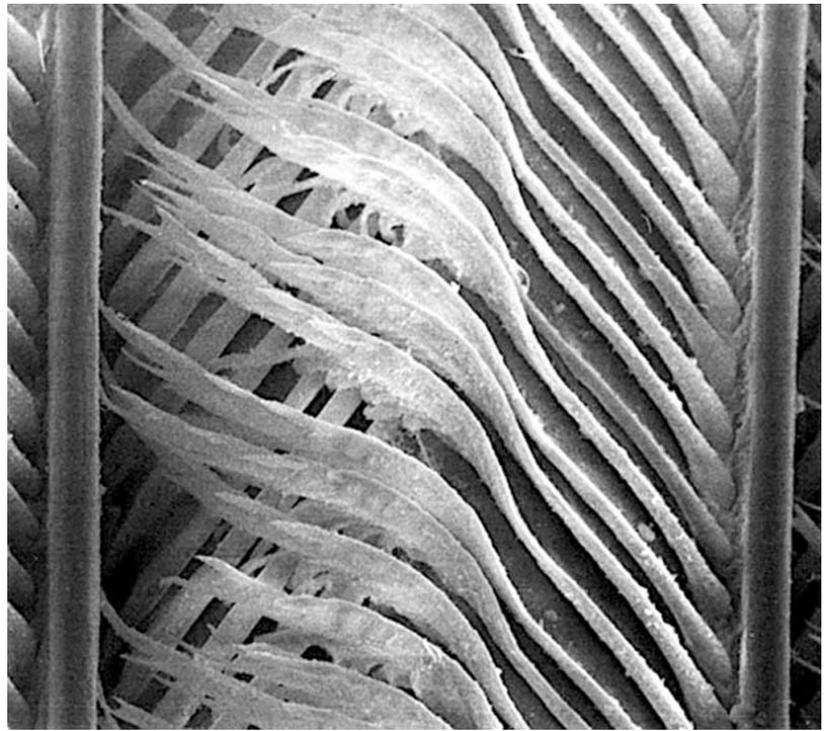
Dabei hat sich Folgendes gezeigt: Die Fasern sind mit der Matrix zementartig verbunden, was zu ihrer Stabilität beiträgt (vgl. LINGHAM-SOLIAR 2017, 1). Die β -Keratin-Fasern bestehen aus feineren Fäserchen und sind selbst in Bündeln angeordnet. Diese können verschiedene Schichten bilden, in denen die Fasern unterschiedlich orientiert sind. WANG & MEYERS (2017, 6) geben einen Durchmesser von 3 nm für die einzelnen Filamente an; diese sind in amorphe Matrixproteine eingebettet, mit denen zusammen sie Makrofäserchen von 200 nm bilden, die wiederum durch amorphes Material umgeben sind. Diese beiden Komponenten organisieren sich zu Fasern von 3-5 μ m Durchmesser.⁴

DIETRICH-BISCHOFF (2014) fasst die bis 2014 bekannten Befunde zur Anordnung der Fasersysteme wie folgt zusammen: „Nun sind zwei verschiedene Fasersysteme mit unterschiedlicher Orientierung nachgewiesen worden, die unterschiedliche mechanische Eigenschaften verleihen. Im größten Teil des Federschafts laufen die Keratinfasern in Längsrichtung, wodurch die Feder verdreht werden kann, ohne zu brechen. In den Seitenwänden des Schafts hingegen liegen die Fasern über Kreuz, was der Feder größere Steifheit verleiht. ... Die Keratinfasern weisen zudem in gewissen Abständen Knötchen auf, die zu denen benachbarter Fasern versetzt angeordnet sind. Diese Anordnung trägt dazu bei, dass sich ein Riss im Federschaft schlecht ausbreiten

Die Biomechanik der Federn ist „genial“.

kann. Zudem konnte gezeigt werden, dass Federschaft und -äste keineswegs hohl sind, sondern ein ‚schaumähnliches‘ Inneres aufweisen – ein poröses Netzwerk von Fasern, die mit einem Polymer beschichtet sind, das Gase bindet. So steht die Feder unter schwachem Druck, was dazu beiträgt, dass sie weniger leicht einknickt. Der Schaum wirkt wie ein Energieabsorber und sorgt vermutlich dafür, dass die Feder nach Verbiegen

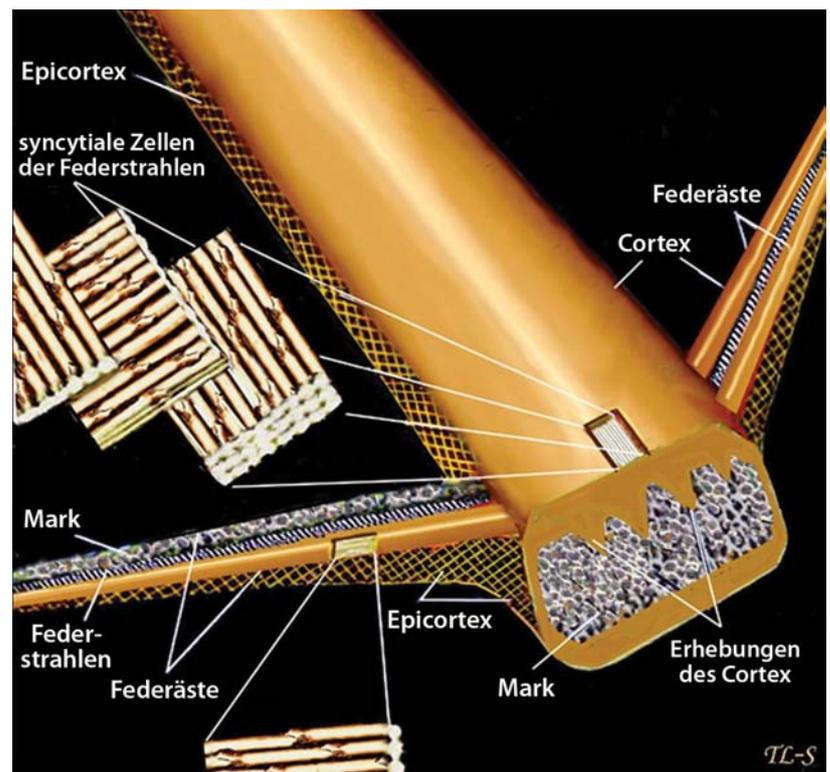
Abb. 6 Komplexes, verschachteltes System von überkreuzten Keratinfasern in der Proteinmatrix im Federschaft und den Federästen in verschiedenen Lagen des Epicortex (seitliche Wände des Schafts) gegenüber angeordnet. Die Fasern bilden eine ununterbrochene strukturelle Verbindung zwischen dem Cortex des Schafts und der Federstrahlen. (Nach LINGHAM-SOLIAR & MURUGAN 2013; Creative Commons Attribution License)



oder Verdrehen wieder in ihre ursprüngliche Position zurückspringt.“

In einer neueren Arbeit legt LINGHAM-SOLIAR (2017) weitere interessante Befunde zur Anordnung der Keratinfasern in den sich verjüngenden Federschaften vor. Er konnte zeigen, wie die Verjüngung erfolgt, ohne dass die Faserverläufe in den Wänden (Cortex) des Schafts auslaufen. Die Keratinfasern biegen vielmehr links und rechts in die Wände der Federäste ab, wodurch die Äste tief im Schaft gleichsam „verwurzelt“ sind (Abb. 6). Das ermöglicht Reißfestigkeit und verringert gleichzeitig die Gefahr von Brüchen

Abb. 5 Bogen- und Hakenstrahlen im elektronenmikroskopischen Bild. (Foto: Brigitte FRIEDRICH)



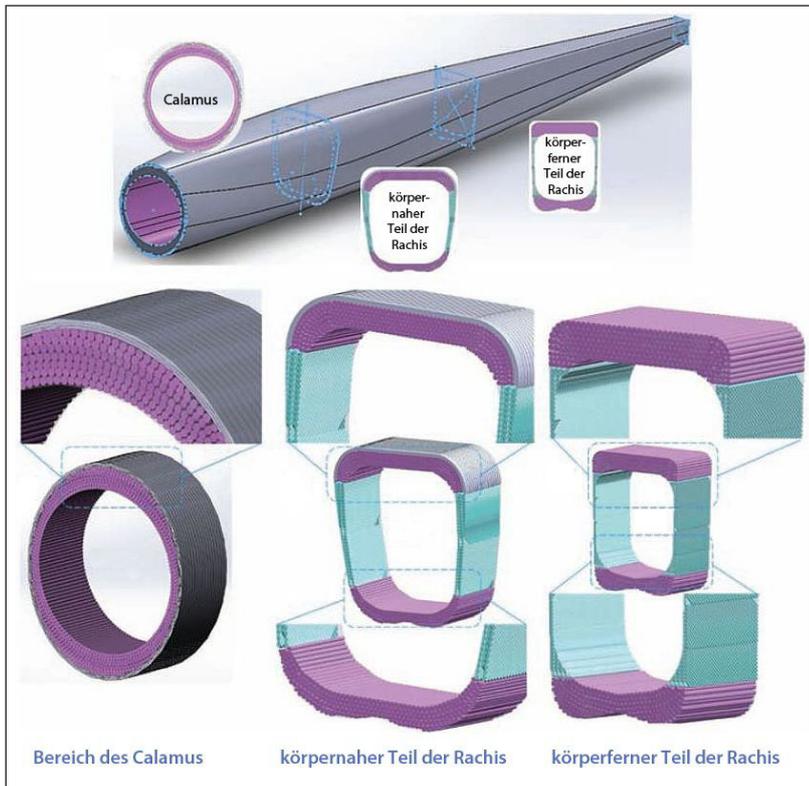


Abb. 7 Strukturmodell des Cortex des Federschafts. Die Form des Querschnitts verändert sich von unten rund nach oben nahezu rechteckig, oben Überblick, darunter Details mit der mehrlagigen Struktur und unterschiedlichen Orientierung der Faserbündel. (Nach WANG & MEYERS 2017; CC BY 4.0)

oder Knicken im Schaft; die Kräfte, die beim Flug auf die Federn wirken, werden so auf die Federn gleichmäßig verteilt. Ein Auslaufen (bzw. ein Abbruch) der Fasern im Cortex würde – so LINGHAM-SOLIAR – aus mechanischen Gründen die Gefahr von Beschädigungen erhöhen.⁵ Diese Grundstruktur des Abzweigens in die Federäste erwies sich bei den verschiedenen untersuchten Arten als sehr ähnlich (S. 4). LINGHAM-SOLIAR (2017, 7f.) lobt diese Lösung als „biomechanisch genial“ („ingenious“); durch diese neu entdeckte Architektur des Cortex der Schaftes und der Äste, wo Hunderte von Fasern in die Äste abzweigen statt beendet zu werden, würden auf einen Schlag viele Sollbruchstellen vermieden.

Die seitlichen Wände des Cortex (= Epicortex), von denen die Federäste ausgehen, sind

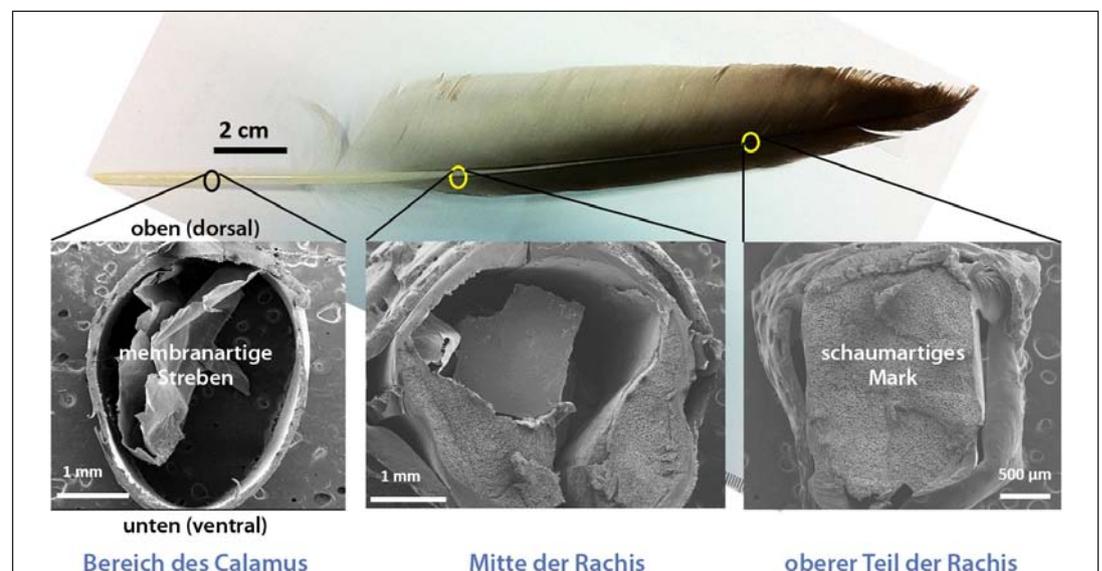
viel dünner als die Ober- und Unterseite, ebenso auch die Seitenwände der Federäste (vgl. Abb. 6). Die Fasern sind in mehreren 100-800 nm dicken Lagen des Epicortex überkreuzt angeordnet (LINGHAM-SOLIAR & MURUGAN 2013, LINGHAM-SOLIAR 2014, WANG et al. 2016, 284). Die Zellen des Cortex des Schafts und der Federäste sind syncytial (vielkernig), was zu den speziellen Materialeigenschaften beiträgt (vgl. LINGHAM-SOLIAR 2015b, 248f.). Dieses ausgeklügelte System in Bau und Anordnung der Keratinfasern

Die Federfeinstruktur ist viel komplexer als früher angenommen.

ermöglicht die sehr verschiedenen, unabdingbaren Qualitäten von Federn: Starrheit und Festigkeit einerseits und Leichtigkeit, Biegsamkeit und Elastizität andererseits.⁶ Die Fasern des β -Keratin kombinieren Bruchsicherheit, Steifheit, Dehnbarkeit und Stauchbarkeit, Drehbarkeit und Reißfestigkeit (LINGHAM-SOLIAR 2015a, 329). Das ganze System teilweise überkreuzter Fasern und der Verbindungen zwischen Cortex des Federschafts und den Federästen erweist die Federfeinstruktur als viel komplexer als früher angenommen, stellt LINGHAM-SOLIAR (2015a, 333) fest.⁷

Ein weiteres interessantes Detail beschreiben WANG et al. (2016, 283) und WANG & MEYERS (2017). Im körpernahen, in die Haut eingesenkten Teil flugtauglicher Federn (Calamus) hat der Schaft einen runden Querschnitt und wird im körperferneren Bereich zunehmend viereckig (Abb. 7, 8). Die Viereckigkeit ermöglicht höhere Biegefestigkeit und bessere Beibehaltung der Form der Feder, während runde Röhren bei Biegung oval werden. Der allmähliche Übergang von rundlichem zu viereckigem Querschnitt verstärkt die Fähigkeit der Flugfedern,

Abb. 8 Feder der Kalifornischen Möwe und Querschnitte des Schafts an drei verschiedenen Zonen im rasterelektronenmikroskopischen Bild. Im Bereich des Calamus ist die Röhre hohl und mit Streben ausgestattet und hat weiter oben kürzer werdende Streben und eine zunehmend schaumartige Füllung. (Aus WANG et al. 2016; mit freundlicher Genehmigung von M. A. MEYERS)



Biegungen zu widerstehen, und minimiert das Gewicht. Die Autoren kommen aufgrund ihrer Untersuchungen zur Schlussfolgerung, dass die Veränderung der Form der Rachis von unten nach oben eine ausgeklügelte („ingenious“) Lösung ist, um gleichzeitig Biegefestigkeit und Reduktion des Gesamtgewichts zu erreichen (WANG & MEYERS 2017, 4). Die runde Querschnittsform des Calamus ist wichtig für eine reibungsfreie Verankerung und Verbindung im Gewebe zu gewährleisten.

Da Federn aus organischem Material, aber nicht aus Zellen bestehen und tote Strukturen sind, können alle ihre Eigenschaften nur während der Ontogenese beeinflusst und ermöglicht werden; nachträgliche Änderungen sind nicht mehr möglich.

Federform

Eine weitere notwendige Voraussetzung für die Flugtauglichkeit von Federn ist ihre äußere Form (Umriss). Um Auftrieb zu ermöglichen muss die Luft oberhalb der Oberfläche der Feder schneller strömen als unterhalb (Bernoulli-Effekt). Dies wird dadurch erreicht, dass die Außenfahne, die gegen die Luftströmung steht, schmaler und steifer ist als die Innenfahne.⁸ Nur asymmetrische Federn sind tauglich für aktiven Flug. Bei flugunfähig gewordenen Vögeln gehen die Asymmetrie und der Verhakungsmechanismus der Federn schnell verloren.

Beweglichkeit und Steuerung

Zur Funktionalität der Federn gehört auch ihre Beweglichkeit. Sie wird dadurch ermöglicht, dass Federn in die Körperoberfläche eingesenkt sind (Abb. 9). An einer eingesenkten Tasche, dem Federfollikel, setzt ein komplexes Geflecht von Muskeln und elastischen Sehnen an (Abb. 10-12). Dabei sind mehrere benachbarte Follikel (und damit die Federspulen, Calami, die eingesenkten Teile der Federn) miteinander verbunden (BOCK 2000a, 479).⁹ KÄMPFE (2003, 41f.) beschreibt diese Muskeln wie folgt: „Zur Beweglichkeit der Federn heften sich am Federfollikel glatte Muskeln an und verbinden benachbarte Follikel. Die Faserzüge kreuzen sich und bilden Netzwerke. Hinzu treten quergestreifte Hautmuskeln. Dabei ist interessant, dass die Hebermuskeln der Feder weniger kräftig sind als die Depressormuskeln. Letztere werden nicht nur als Antagonisten der Heber, sondern vor allem zum Stabilisieren bei Luftströmungen benötigt. Ein gut entwickelter Fettkörper in den Vertiefungen der Körperoberfläche wirkt bei der Bewegung der Federn wie ein hydraulisches Kissen und trägt zur optimalen Federbewegung und -stellung bei.“ Durch dieses Geflecht von kräftigen Muskelstrahlen

Abb. 9 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 Epidermalkragen 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 Epidermalkragen teilt sich beim Hochwachsen gleich in Säulen, aus denen später die Federäste werden. Die Federentwicklung verläuft fast komplett anders als die Entwicklung von Reptilschuppen. (Aus JUNKER & SCHERER 2013)

können die Einzelfedern aufgerichtet, gedreht und wieder niedergezogen werden (BURCKHARDT et al. 1979, 13). Die Konturfedern sind (anders als die Daunenfedern) in einen Komplex von drei Gewebeschichten eingebettet, das ein verschachteltes hydraulisches skeleto-muskuläres System mit Fettkörper bildet (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 554, 560).¹⁰ PETERS (2001, 397) beschreibt dieses System so: „Die Follikel der Konturfedern heutiger Vögel sind durch ein sinnvolles System glatter Muskeln verbunden. Die Bewegungen der Federn ergeben sich aus einem komplexen Zusammenwirken dieser Muskeln mit einem Hydroskelett aus elastischen Faszien und inkompressiblen Fettpolstern.“ Jeder Federfollikel ist „von 2-6 solcher glatten Muskeln gehalten, wobei jeder Muskel jeweils in mehreren Bündeln zwischen 2 Federfollikeln liegt und mit diesen Follikeln verbunden ist“ (BURCKHARDT

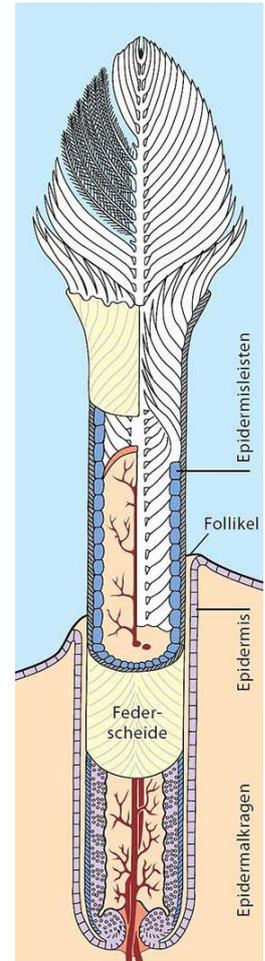


Abb. 10 Quervernetztes Muskel- und Fasergeflecht setzt an den Follikeln an. (Nach PETERS 2001; in Anlehnung an OSBORNE 1968)

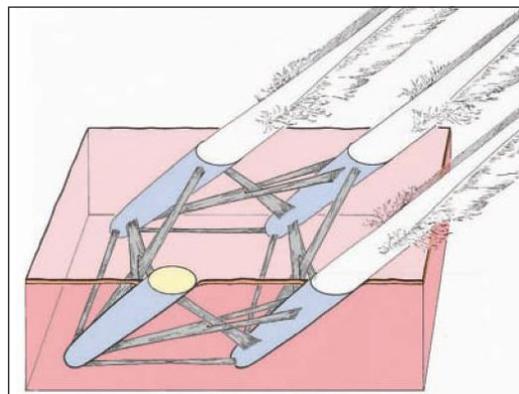
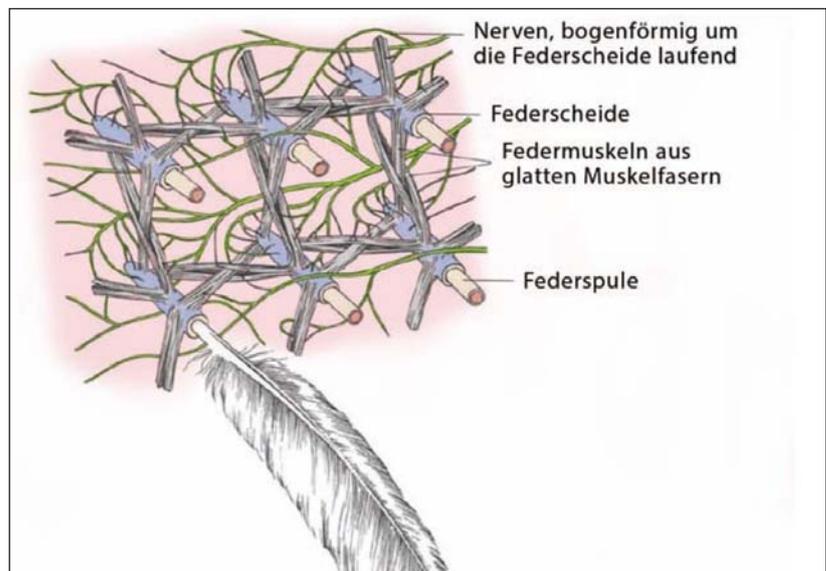


Abb. 11 Muskel- und Fasergeflecht im Bereich der Follikel. (Nach BURCKHARDT et al. 1979; mit freundlicher Genehmigung)



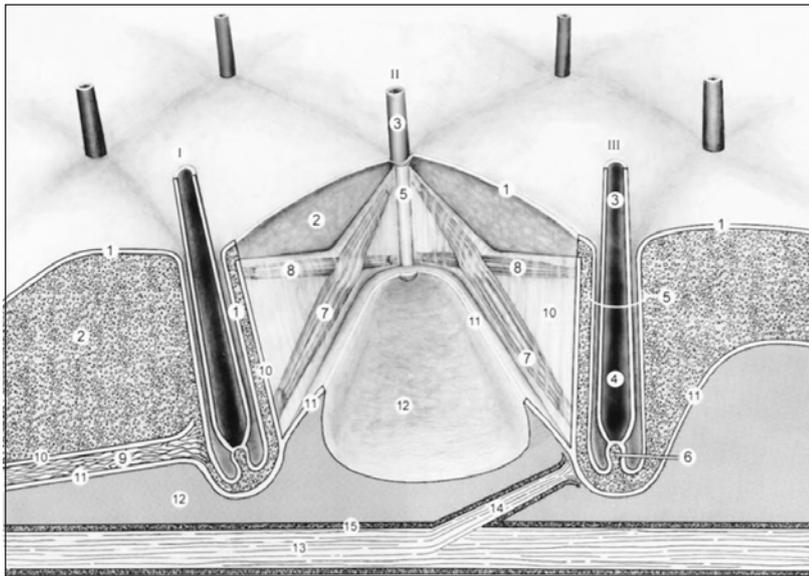


Abb. 12 Schematischer Querschnitt durch das federtragende Integument etwa in der Mitte des Halses des Truthuhns (*Meleagris gallopavo*). 1 Epidermis, 2 Dermis; 3 Federrachis (Querschnitt), 4 Calamus, 5 Follikel, 6 Federpapille, 7 glatter aufrichtender Federmuskel, 8 glatter absenkender Federmuskel, 9 glatter federloser Muskel, 10 elastisches Epimysium (faseriges Gewebe, das einen Muskel umgibt), 11 Lamina elastica, 12 Fascia superficialis, 13 gestreifter Unterhautmuskel (*M. constrictor colli*), 14 Pars pennae des gestreiften Unterhautmuskels, 15 kollagenes Epimysium des gestreiften Unterhautmuskels, I–III Federn. (Aus HOMBERGER & DE SILVA 2000; mit freundlicher Genehmigung)

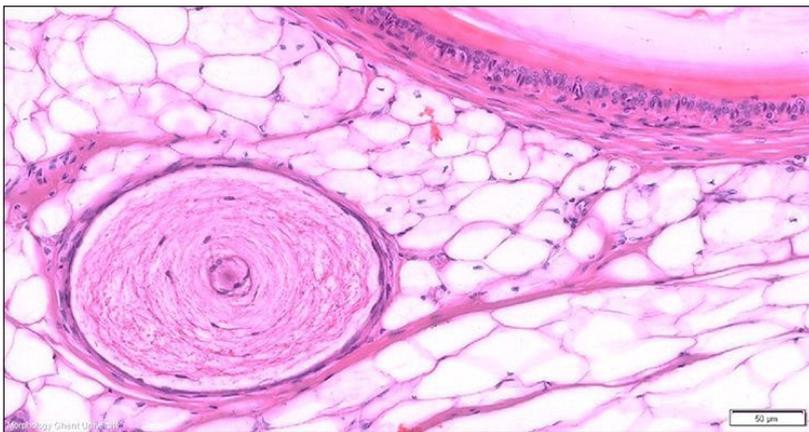


Abb. 13 Herbst'sches Körperchen, Tastsinnesorgan im Bereich der Follikel (www.histology-of-birds.com)

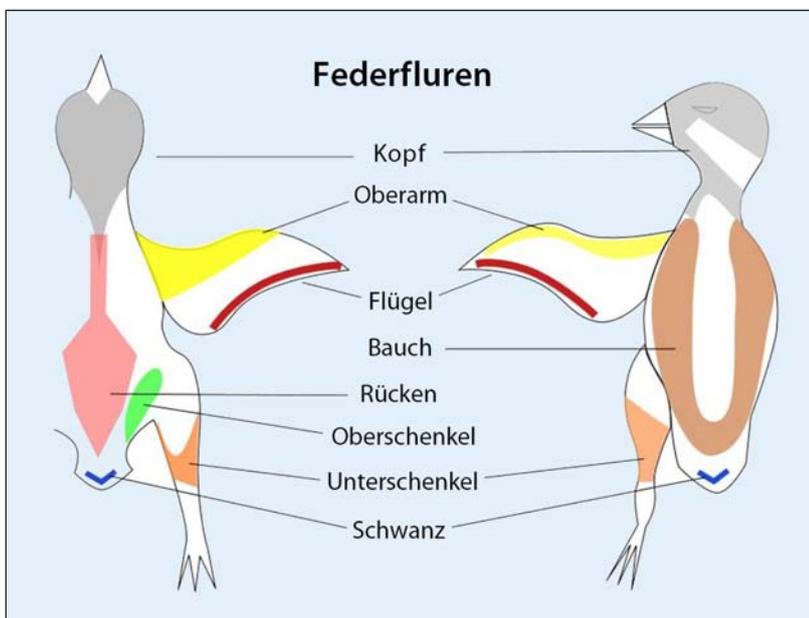


Abb. 14 Federfluren: Befiederte Bereiche der Haut. (CC BY-SA 3.0)

Die Steuerung der Federn erfolgt durch einen Feedbackmechanismus mit kompliziertem Nerven-Netzwerk.

et al. 1979, 13). Lediglich den Fadenfedern fehlt die Muskulatur (MADERSON et al. 2000, 705).¹¹ Deren Rezeptoren informieren den Vogel über die Stellung der Federn (BOSSERT 2000). „Die Federn sitzen normalerweise sehr fest in ihren Follikeln, sowohl in der Wachstumsphase als auch nachher: die Federfollikel werden durch die Federmuskeln und ihre elastischen Sehnen zusammengesogen, was ... auf motorische Impulse vom Hirn zurückzuführen ist“ (BURCKHARDT et al. 1979, 13). Schwung- und Schwanzfedern sind auch mit Knochen verbunden (BACHMANN et al. 2012, 405).

Muskeln benötigen Innervierung und Energiezufuhr durch das Blut; die Steuerung der Muskeln bedarf auch der Information über die Stellung der Federn; dafür sorgen besondere Tastsinnesorgane. An den Muskeln und Federbälgen sitzen zahlreiche Sensoren, insbesondere zahlreiche Tastkörperchen (**Abb. 13**). „Sie registrieren vor allem die Bewegungen der Konturfedern. Die Erregungsmuster werden in Rückenmark und Kleinhirn verarbeitet“ (KÄMPFE 2003, 42). HOMBERGER & DE SILVA (2000, 563) sprechen von einem Feedbackmechanismus durch ein kompliziertes Nerven-Netzwerk mit Tastrezeptoren und Innervation für die Bewegung, so dass passende Reaktionen auf die sich ständig und unvorhersehbar ändernden Luftströme möglich sind.¹² Verschiedene Experimente legen nahe, dass die Bewegungen der Konturfedern Impulse bzw. Reize erzeugen, die durch verschiedene Rezeptoren und Fadenfedern registriert und weitergeleitet werden und im Rückenmark und im Kleinhirn gesammelt und ausgewertet werden (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 564).¹³

Einen Überblick über Federmuskeln und Innervierung geben z. B. YU et al. (2004¹⁴); ausführliche Beschreibungen finden sich bei LUCAS & STETTENHEIM (1972).

Federkleid

Flugtaugliche Federn mit den beschriebenen Bewegungs- und Steuermöglichkeiten würden aber immer noch keine Flugfähigkeit ermöglichen. Die Federn müssen auch sinnvoll auf der Körperoberfläche verteilt sein. Dementsprechend sind Federn nicht wahllos auf der Körperoberfläche angeordnet.

Anordnung und Bau der Federn sind je nach Position aus flugtechnischen Gründen individuell verschieden. „Die benachbarten Schwungfedern und auch die benachbarten Schwanzfedern

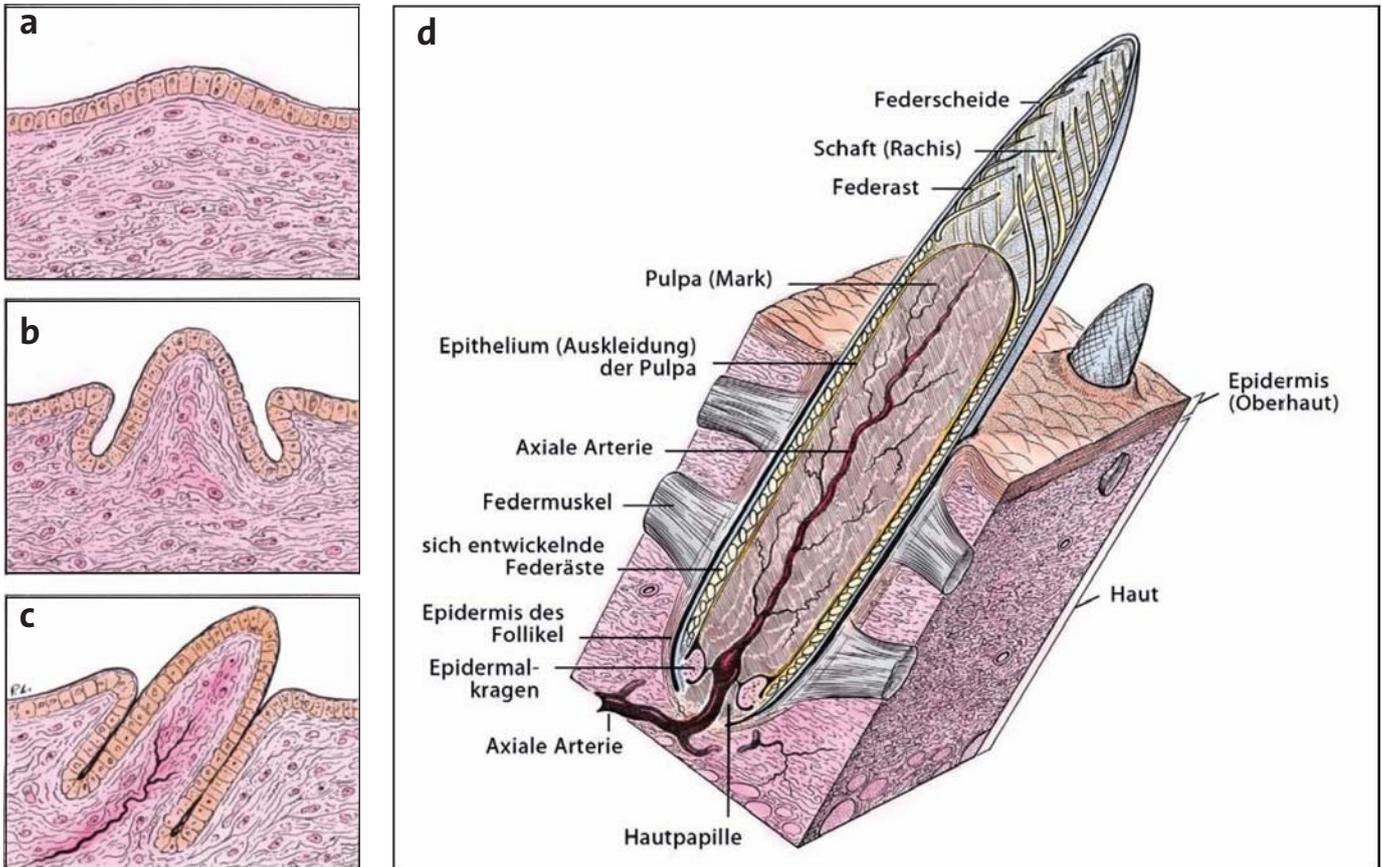


Abb. 15 Vier ontogenetische Stadien der Federentwicklung. (Aus PROCTOR & LYNCH 1993; mit freundlicher Genehmigung)

sind jeweils so angeordnet, dass diese Federn beim Ausbreiten der Flügel und Spreizen des Schwanzes zum Erreichen einer großen Fläche sowie beim Zusammenlegen der Flügel und des Schwanzes auf ein raumsparendes Ausmaß übereinandergleiten. ... Die Federn bleiben auch im maximal gespreizten Flügel resp. Schwanz an der Basis überlagert, so dass ihr Übereinandergleiten stets gewährleistet ist – auch beim fliegenden Vogel, der auf Änderungen von Luftströmungen und Windverhältnissen sofort reagieren muss“ (STEPHAN 2003, 184f).

Befiederte Bezirke der Körperoberfläche werden als Federfluren bezeichnet, die unbefiederten als Federraine (Abb. 14); die Federn stehen relativ weit auseinander (MARTIN 2008, 46¹⁵). Neben den bereits beschriebenen an den Follikeln ansetzenden Muskeln sind auch Muskelbezirke aus willkürlich beherrschten Hautmuskeln zur Bewegung der Federfluren notwendig. Weitere Hautmuskeln dienen als Spanner der Flughäute, als Spreizmuskeln der Flügelschwingen und als Aufrichter der Schwanzfedern (BURCKHARDT et al. 1979).¹⁶

Ontogenese

Federn wurden früher evolutionstheoretisch häufig mit Reptilschuppen in Verbindung gebracht, wachsen aber ganz anders als diese. Schuppen bilden sich aus Hautfalten, Federn dagegen erheben sich aus einer röhrenförmigen

Hauteinsenkung (PRUM & BRUSH 2003, 35). Nur die ersten Stadien der Schuppen- bzw. Federontogenese – die Bildung einer Papille bzw. Placode (Aufwölbung der Haut; Abb. 15a) – sind vergleichbar. Die Federanlagen bilden sich bereits etwa ab dem 5. Lebenstag im Ei.

Die Papille wächst zu einem Zapfen aus, um den sich in der Folge ein tiefes Ringfeld bildet, wodurch der Zapfen eingesenkt wird – der Follikel (bzw. Federbalg) entsteht (Abb. 15b-d). In der weiteren Folge dreht sich der Zapfen schräg nach hinten. Die Epidermis im Zapfen differenziert sich in die Federscheide (äußere Malpighische Schicht, sie fungiert als verhornde Schutzschicht) und in die Federanlage

Federwachstum ähnelt der Art, wie ein Bildhauer eine Statue aus einem Marmorblock herausmeißelt.

(innere dreiteilige Schicht). Der innere Teil des Zapfens – die Pulpa (das Mark) aus Hautgewebe – versorgt die wachsende Feder mit Nährstoffen und wird später hohl.

Nun bilden sich die Rachis und die Federfahne sowie ggf. die Federstrahlen in einem komplizierten Prozess. „Die Wachstumsmuster folgen ... einer besonders komplizierten Choreografie“ (PRUM & BRUSH 2003, 35); „eine komplexe Abfolge von Ereignissen vermittelt der Feder ihren Charakter als entweder weiche Daunenfeder oder als Flugfeder mit einer steifen Fahne“

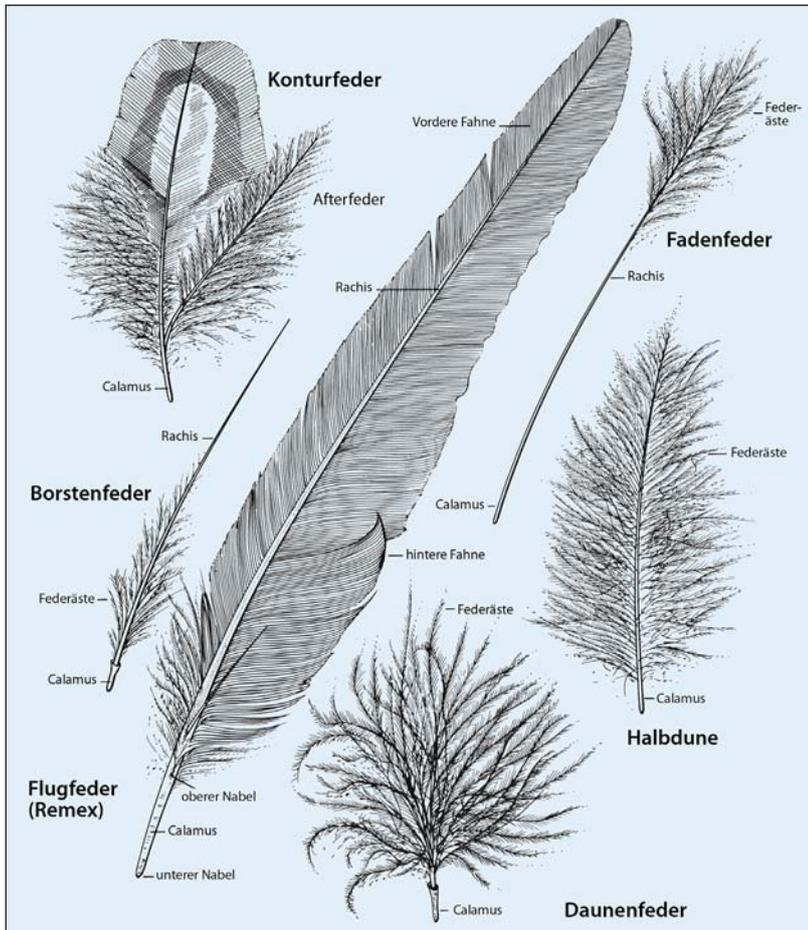


Abb. 16 Vögel besitzen verschiedene Federtypen, die unterschiedliche Aufgaben erfüllen: Konturfedern, verschiedene Typen: Körperfedern, Flugfedern (Schwungfedern: Hand- und Armschwingen, Steuerfedern: Schwanzfedern, Deckfedern: übrigen Federn an Flügel und Schwanz); Daunen (bzw. Dunen): Unterkleid (Wärmedämmung), Halbdunen (entlang der Rainränder); Fadenfedern (Wahrnehmung der Federstellung); Borstenfedern. Manche Vogelarten besitzen außerdem Puderfedern (produzieren einen feinen, wasserabweisenden Staub aus Keratingranula). (AUS PROCTOR & LYNCH 1993; mit freundlicher Genehmigung)

(PROCTOR & LYNCH 1993, 86).¹⁷ Die Federn wachsen von der Basis her; im dort befindlichen Epidermalkragen (Bildungszone) teilen sich Keratinzellen und schieben ältere Zellen nach oben, die zu Teilen der Feder werden. Die am weitesten differenzierten Teile der wachsenden Feder befinden sich also oben. Die Feder entwickelt sich zunächst als Zylinder in der anfänglich noch geschlossenen Federscheide. Der Epidermalkragen teilt sich beim Hochwachsen gleich in Säulen (innerer Ring), aus denen später die Federäste werden. Bei den Konturfedern entsteht der Schaft dadurch, dass „die unteren Säulenenden an einer Seite der Röhre eine nach der anderen miteinander verschmelzen. Gleichzeitig schieben sich an einer Stelle der Gegenseite von unten neue Säulen nach. Sie drücken dabei die schon vorhandenen Säulen schräg zur Seite, sodass sich diese spiralförmig um die Röhre legen“ (PRUM & BRUSH 2003, 36). Schließlich reißt die schützende Federscheide oben auf und entlässt die Feder. Im jungen Zustand wird die Federscheide auch als Blutkiel bezeichnet, da in frühen Stadien bei Verletzungen Blut austritt. Steve HUNTER beschreibt den Vorgang der Federbildung durch ein interessantes Bild: „Federwachstum ähnelt mehr der Art, wie ein Bildhauer eine Statue aus einem Marmorblock herausmeißelt – die Statue von David war schon im Felsen, Michelangelo entfernte lediglich alles, was nicht David war. In

ähnlicher Weise startet eine Feder nicht als Schaft, aus dem Zweige sprießen, sie beginnt vielmehr als sich verzweigender Zylinder, und Zelltod formt die Strukturen.“¹⁸

LIN et al. (2006) unterscheiden bei der ontogenetischen Federbildung fünf Prozesse, in denen allesamt komplexe molekulare Vorgänge beteiligt sind: Bildung der Makrostrukturen, Bildung der Feinstrukturen, Formbildung innerhalb der Einbuchtung, Formbildung des Follikels, Regeneration.¹⁹

Genetische Untersuchungen zeigten, dass für die korrekte Formung von Federn während der Ontogenese eine Balance zweier entgegengesetzt wirkender Proteine, *noggin* und *BMP4* (bone morphogenetic protein 4), erforderlich ist. Wenn die Balance gestört ist, kommt es zu Deformationen der sich entwickelnden Feder (YU et al. 2002). FLANNERY (2003, 4) kommentiert: „Die außergewöhnliche Balance eines Vogels im Flug ist hier auf die molekulare Ebene heruntergebrochen.“ Das Protein *sonic hedgehog* (*Shh*) wird für den Zelltod benötigt, durch den die Federstrahlen voneinander getrennt werden. Auch hier ist eine feine Balance und ein komplexes Zusammenspiel erforderlich: Durch *noggin* werden die Verzweigungen vermehrt, indem die Zahl der *Shh*-positiven Zellen vermehrt wird, während *BMP4* die Expression von *Shh* verhindert.

Mauser

Federn nutzen sich im Laufe eines Jahres ab und müssen daher regelmäßig erneuert werden; diesen Vorgang nennt man Mauser. Die alten Federn fallen aus den Follikeln heraus und es wachsen aus den gleichen Follikeln neue Federn nach. Die Bildungszone wird dabei wieder aktiv. Die Mauser erfordert einen periodischen Wachstumsstillstand und eine Desorganisation des Epidermalkragens (vgl. **Abb. 15**), anschließend die Reorganisation des Kragens und Wiederaufnahme des Wachstums der neuen Feder (PRUM 1999, 301).²⁰ Es ist offensichtlich, dass dieser Vorgang hochkomplex ist (Details bei LUCAS & STETTENHEIM 1972; YU et al. 2004, 188f.).

Nicht nur der Ersatz der einzelnen Federn erfolgt koordiniert, sondern auch die Abfolge des Austausches der Federn: „Wenn sich Vögel mausern, ersetzen sie ihre Flugfedern gewöhnlich nach einem festgelegten Schema, das von Art zu Art variiert. Die meisten wechseln ihre Arm- und Handschwingen beiderseits in Paaren, um während der Mauser flugfähig zu bleiben. Viele Wasservögel jedoch mausern alle Handschwingen gleichzeitig und sind dann für einige Wochen flugunfähig“ (KAMPHUIS 2008, 29).

Federn als eigenständige, unvergleichbare Gebilde

Der Vergleich der Ontogenesen von Reptilschuppen und Vogelfedern lässt heute kaum einen Zweifel daran zu, dass Federn eigenständige, unvergleichbare Gebilde sind – sie werden im Rahmen des Evolutionsparadigmas als „evolutionäre Neuheit“ interpretiert. Genaue gesagt kommen – evolutionstheoretisch gesehen – mehrere Neuheiten zusammen: der Follikel, die röhrenförmige Federanlage und die komplexe Federstruktur (PRUM & BRUSH 2002, 265; vgl. STETTENHEIM 2000, 471).²¹ Aber auch das Muskelgeflecht, das an den Federn ansetzt, und die damit verbundenen Gewebe erfordern gegenüber den Verhältnisse bei Reptilschuppen eine erhebliche Neuorganisation. Der Follikel

Überlegungen zur Federevolution müssen auch die Verankerung der Federn in der Körperoberfläche und ihre Steuerung berücksichtigen.

hat besondere Bedeutung. Er ist ein komplexes Organ, dessen Aufbau die Bildung und das Wachstum der Federn ermöglicht. Die Positionierung des Follikels und die Regulation der Entwicklung innerhalb des Follikels werden durch eine komplexe Abfolge von Induktionen und Kommunikation zwischen Haut und Epidermis festgelegt. Mit wenigen Ausnahmen werden alle Follikel, die die Federn im Laufe des Lebens eines Vogels hervorbringen, während der ersten 12 Lebenstage noch im Ei angelegt (PRUM 1999, 293).²² Dabei entwickeln sich die verschiedensten Federtypen aus derselben Grundstruktur des Follikels; dieses Organell kann somit sehr vielseitige Strukturen hervorbringen (PRUM 1999, 301).²³ Obwohl also der Aufbau der Follikel (abgesehen von ihrer Größe) sehr einheitlich ist, kann daraus eine enorme Vielfalt von Federtypen (**Abb. 16**) hervorgehen.

Synorganisation

Schon den Bau der einzelnen Feder kommentiert DIETRICH-BISCHOFF (2014) wie folgt: „All diese einzelnen Elemente sind hervorragend an ihre jeweilige Funktion angepasst und wirken zusammen, um der Feder die notwendigen Gesamteigenschaften zu verleihen.“ Doch für den Flugapparat bilden die Federn nur einen Teil eines sehr viel größeren Ganzen. Viele Vogelkundler weisen darauf hin, dass Federn nicht als isolierte Strukturen betrachtet werden dürfen, sondern als Teil eines komplexen Organs, des Integuments (BOCK 2000a, 479; YU et al. 2004, 188).²⁴ Überlegungen zur Federevolution

müssen daher auch die Verankerung der Federn in der Körperoberfläche und ihre Steuerung berücksichtigen (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 554).²⁵ Die Körperhülle besteht in federtragenden Bezirken wie erwähnt aus drei Schichten: einem hydraulischen skeleto-muskulären Apparat der Federn, einem System von Muskeln in der Unterhaut und einem hydraulischen System aus Fettgewebe (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 556²⁶). Die Haut- und Unterhautmuskeln bilden ein integriertes Muskelsystem, in welchem jeder Muskel eine spezifische Rolle spielt, um die korrekte Position und Anordnung der Federfluren auf der Oberfläche des sich bewegenden Körpers sicherzustellen, was notwendig ist für die einwandfreie Funktionsweise des hydraulischen skeleto-muskulären Apparats der Federn (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 560²⁷). Alle Elemente des Integuments stehen miteinander im Zusammenhang und ihre Evolution kann nicht isoliert betrachtet werden (HOMBERGER & DESILVA 2000, 561).²⁸

Die Strukturen, die für die Flugfähigkeit erforderlich sind, sind vielfach und über mehrere Ebenen vernetzt und aufeinander abgestimmt.

Den Aspekt der Synorganisation stellt auch (BOCK 2000a, 479) heraus: „Federn existieren nicht als isolierte Strukturen auf der Oberfläche des Vogelkörpers, sondern sind zusammen mit anderen Strukturen miteinander verbunden, um das Federkleid zu bilden. Das Gefieder bildet zusammen mit der Haut, einschließlich einer Fettschicht, Haut- und Unterhautmuskeln, Bändern und Sinnesorganen ... eine vernetzte Folge verschiedener Merkmale – ein Organ.“²⁹

Aus diesen Gründen ist es nicht realistisch, eine Evolution der Federn unabhängig von der Evolution des Vogelinteguments und aller seiner quervernetzten Strukturen zu diskutieren (BOCK 2000a, 479³⁰). Die Evolution der Vogelfedern sei von größeren damit verbundenen Innovationen ihrer Körperversankerung, Färbung, Anordnung, Betätigung, Wachstum und Mauser begleitet, so STETTENHEIM (2000, 461).³¹ Struktur und Komplexität des Follikels sind dabei ebenfalls zu berücksichtigen, wie PRUM (1999, 292) bemerkt: „[J]ede vollständige Theorie über den Ursprung der Federn muss nicht nur die Struktur der Feder selbst erklären, sondern auch die Struktur und Komplexität des Follikels.“³² Ähnlich argumentieren MADERSON et al. (2000, 705): „Der Follikel und die Feder evolvierten zusammen, sie entwickeln sich zusammen und der Follikel ist eine genauso wichtige Erfindung wie die Feder.“³³ Die interstrukturellen Zusammenhänge der



- Geeignetes Material (Federproteine, Leichtbau)
- Federfeinstruktur
- Feinbau
- Einsenkung in der Haut
- Muskulatur, Innervierung, Versorgung
- Sinnesorgane
- Steuerungsmechanismen
- Federkleid
- Instandhaltung, Wartung, Pflege
- Mauser
- Flugmuskulatur
- Viele Details des Körperbaus und der Physiologie

Vielfache Abstimmungen über mehrere Ebenen hinweg

Abb. 17 Einige der Mindestanforderungen für die Flugfähigkeit von Vögeln. (Bild: fotolia.com)

Federorganisation bzw. -funktionalität müssen letztlich im Kontext der Gesamtentwicklung des Organismus gedeutet werden: „Darüber hinaus muss die Erklärung der Körperhülle der Vögel und der Federn in einer ähnlich ganzheitlichen Weise im Zusammenhang der Evolution des ganzen Tieres betrachtet werden“ (BOCK 2000a, 480).³⁴

Der Besitz flugtauglicher Federn auf der Körperoberfläche bei Vögeln kann selektiv kaum vorteilhaft sein ohne Steuerung durch ein effektives Kontroll- und Regulationssystem. (Und solange Flugtauglichkeit nicht zum funktionellen Repertoire der Federn gehört, braucht es keine ausgefeilten Federstrukturen.) Ebenso wenig können Federn als individuelle Strukturen evolviert sein, sondern müssen von Anfang an als gesamte Körperbedeckung entstanden sein, da der skeleto-muskuläre Apparat nicht als isolierte Einheit funktionieren kann, so HOMBERGER & DE SILVA (2000, 561). Aus demselben Grund – so diese beiden Autoren – konnten Federn nicht in isolierten Reihen von Flugfedern an den Vorderextremitäten oder am Schwanz von postulierten reptilartigen Vogelvorläufern entstanden sein, wie manchmal angenommen wird.³⁵

Für die Flugfähigkeit sind weiterhin Körperkontrolle und gute Manövrierbarkeit sehr

wichtig. Diese Fähigkeiten müssen ebenfalls bereits von Anfang an vorhanden gewesen sein; dazu gehören auch Start und Landung (CAPLE et al. 1983, 456, 466).³⁶

Die vorstehenden Ausführungen machen deutlich, dass die Strukturen, die als Mindestvoraussetzungen für die Flugfähigkeit erforderlich sind, vielfach und über mehrere Ebenen vernetzt und aufeinander abgestimmt sind. Aufgrund der zahlreichen nur für die Flugfähigkeit gleichzeitig erforderlichen Voraussetzungen kann man daher im Falle von Vogelfedern (inklusive ihrer Verankerung und Steuerung) in gewissem Sinne von „nichtreduzierbarer Komplexität“ sprechen.

Dass Synorganisation beim Bau der Feder eine wichtige Rolle spielt, bringen LINGHAM-SOLIAR & MURUGAN (2013, 2) wie folgt zum Ausdruck: „Unser Verständnis der funktionalen Biologie der Feder und ihrer Rolle in der Evolution des Vogelflugs erfordert implizit eine Integration der Befunde über ihre faserige Mikrostruktur und die besser erkennbare grobe Anatomie.“³⁷ Und weiter: „Biologische Materialien wie die Feder sind hierarchisch organisiert und detailliert konstruiert, so dass das endgültige Design es schwierig macht,

die einzelnen Aspekte ihrer Funktionen vom Ganzen zu trennen. Es ist eine Art Fluidität zwischen den Funktionen und ihren Teilen (Multifunktionalität), die eine größere Anpassungsfähigkeit an verschiedene Stressfaktoren ermöglicht“ (LINGHAM-SOLIAR 2014, 324).³⁸

Zusammenfassung: Erklärungsbedarf

Eine Erklärung der Entstehung der Vogelfeder muss folgende Aspekte berücksichtigen (vgl. **Abb. 17**):

- Die Vogelfeder ist ein unvergleichliches komplexes Gebilde – evolutionstheoretisch als Neuheit aus mehreren Innovationen interpretiert: Follikel (Art des Federwachstums), röhrenförmige Federanlage, Federstruktur mit Haken- und Bogenstrahlen, Federmuskeln und andere Teile.

- Federmaterial, Federbau, Federkleid, Steuerungssysteme u. a. sind vielfach verschachtelt synorganisiert, wobei ganz verschiedene Ebenen aufeinander abgestimmt sein müssen: vom passenden Baumaterial über die Form von Konturfarn, deren Feinbau, Verankerung, Bewegung, Steuerung, Koordination im Verbund des ganzen Federkleids, der Skelettanatomie bis zum Verhalten und der Gehirnorganisation. Daher ist eine Diskussion zur Evolution der Vogelfeder ohne

Berücksichtigung des Integuments unrealistisch (BOCK 2000a, 479), aber auch alle anderen Ebenen von „Material“ bis zum Verhalten müssen jederzeit beachtet werden: „Die Tatsache, dass Veränderungen auf mehreren Ebenen vorkommen, muss beachtet werden“ (BRUSH 2001, 71³⁹).

- Die Struktur und Komplexität des Follikels (PRUM 1999, 292).

- Die Gefiederpflege mit den dafür erforderlichen Pflegemitteln und Verhaltensweisen.

- Die komplexen und koordinierten Vorgänge bei der Mauser, gerade auch in Bezug auf die perfekte zeitliche Koordination mit saisonal bedingten Verhaltensweisen der Vögel (Brutzeit, Migration).

Man kann im Sinne der Evolutionstheorie argumentieren, dass für die Flugfähigkeit nicht alle genannten Fähigkeiten ausgebildet sein müssen. Sofern es dafür aus der rezenten Vogelwelt keine Analogie gibt, wäre das aber spekulativ. Aber selbst wenn dies zugunsten evolutionärer Ansätze zugestanden wird, ändert das nichts daran, dass auch einzelne Strukturen hochkomplex sind und nach allem unserem Wissen auch sein müssen, um funktional zu sein. So ist beispielsweise die Mauser ein hochkomplexer, koordinierter Vorgang, der nur in seiner Gesamtheit funktional und selektierbar ist und als nichtreduzierbares Subsystem gelten kann. Ähnliches gilt für andere Subsysteme.

2. Modelle zur Entstehung von Federn

2.1 Methodische Fragen

Fragen der methodischen Herangehensweise bei Versuchen, vergangene Abläufe zu rekonstruieren, werden in der Fachliteratur relativ selten aufgeworfen. Eine der wenigen Autoren, die sich im Rahmen von Hypothesen der Entstehung des Vogelflugs mit methodischen Fragen befassen, ist Walter BOCK (1985; 2000a, b; 2001; 2007). Er fordert, dass bei Modellen über evolutionäre Abfolgen berücksichtigt werden muss, dass die Lebewesen in jedem Stadium funktionelle Ganzheiten darstellen, die den Umwelтанforderungen und daraus resultierenden Selektionsbedingungen gerecht werden müssen (BOCK 2000a, 482).⁴⁰ Eine realistische evolutionäre Abfolge müsse drei Bedingungen erfüllen (BOCK 2000a, 482): 1. Die evolutionären Schritte der Änderungen von Merkmalen müssen realistisch und in der zeitlichen Abfolge passend sein, 2. Die Organismen müssen als Ganze funktional („functional wholes“) sein, 3. Die Abfolge evolutionärer Schritte muss kontinuierlich und graduell sein, ohne größere Sprünge.⁴¹

Neuerdings rücken einige Biologen von der dritten Forderung ab und halten größere Sprünge durch Änderungen in Regulationsgenen oder durch Neuerschaltung von Genen für möglich (Evo-Devo-Ansatz). Allerdings sind solche Überlegungen spekulativ und haben bezüglich der Entstehung evolutiver Neuheiten keinen Anhaltspunkt in der experimentellen Forschung. Evo-Devo-Studien sind fast ausnahmslos vergleichender Art; aus ihnen können keine Schlussfolgerungen über mögliche Mechanismen abgeleitet werden; das gilt auch für die relativ wenigen Evo-Devo-Arbeiten zur Entstehung der Vogelfeder (z. B. CHUONG et al. 2003, WU et al. 2004, CHEN et al. 2015). Unter dem Label „Evo-Devo“ werden in diesem Zusammenhang molekulare Signalwege bei der ontogenetischen Federentwicklung untersucht, bei verschiedenen Federtypen miteinander verglichen, und die ontogenetischen Abfolgen werden auf die Phylogenie hypothetisch übertragen (CHUONG et al. 2003, 54).⁴² Diese Übertragung ist zum einen völlig spekulativ, zum anderen bilden angesichts der Komplexität der Federdetails (vgl. Kapitel 1) Regulationsgene nur einen kleinen Teil eines komplexen Ganzen. Wie verschiedene komplexe morphogenetische Prozesse so kombiniert werden können, dass neue morphologische Strukturen resultieren, wurde experimentell nicht gezeigt.⁴³ Die Aufklärung ontogenetischer

Abfolgen steuert daher bis heute nichts zur Aufklärung evolutionärer Entstehungsmechanismen bei, sondern wirft weitere Fragen auf und erhöht die Anforderungen an eine Erklärung.

BOCK (1985; 2000b; 2001; 2007) trifft eine hilfreiche und notwendige Unterscheidung zwischen „**nomologisch-deduktiven Erklärungen**“ (N-DE) und **historisch-narrativen Erklärungen** (H-NE) (vgl. Tab. 1).

N-DE nehmen auf Gesetzmäßigkeiten (gr. *nomos* = Gesetz) Bezug, aus welchen konkrete testbare Schlussfolgerungen abgeleitet (*deduziert*) werden. Diese werden dann durch Freilandbeobachtungen oder Laborexperimente überprüft und können ggf. falsifiziert werden. N-DE gelten universell, hängen nicht von der vergangenen Geschichte der Objekte ab, die erklärt werden sollen, und ihre Prämissen werden als generell gültig angenommen.

H-NE dagegen versuchen das vorhandene Belegmaterial durch ein mutmaßliches *historisches* Ablaufszenario (eine Erzählung = lat. *narratio*) zusammenzufügen. Solche Szenarien dürfen bekannten Gesetzmäßigkeiten nicht widersprechen (BOCK 2000a, 482) und müssen im Falle der Entstehung von Feder und Flug nomologische aerodynamische Theorien und die funktionalen Eigenschaften des Muskel-Skelett-Systems, des Stoffwechsels, der Atmung usw. berücksichtigen (BOCK 2007, 100f.⁴⁴). Außerdem müssen sie auf detaillierten Analysen funktioneller und ökologischer Eigenschaften beruhen (BOCK 1985, 201⁴⁵).

Die Plausibilität von historisch-narrativen Erklärungen hängt also davon ab, ob und wie sie nomologisch-deduktive Aspekte (N-DE) berücksichtigen und ob sie auf einer realistischen funktionellen und ökologischen Analyse des Erklärungsgegenstandes fußen. Die Objekte der H-NE sind Singularitäten und betreffen definierte räumlich-zeitliche Positionen (BOCK 2000b, 35). H-NE beinhalten dementsprechend

Tab. 1 Vergleich von nomologisch-deduktiven Erklärungen (N-DE) und historisch-narrativen Erklärungen (H-NE). Nach Bock (2000a; b; 2001; 2007).

* „Ablaufszenario“ ist im weitesten Sinne gemeint, nicht von vornherein als evolutives Szenario.

Nomologisch-deduktive Erklärungen (N-DE)	Historisch-narrative Erklärungen (H-NE)
Gesetzmäßigkeiten	einmaliges historisches Ablaufszenario*
Deduktion, empirische Tests	Test: Kein Widerspruch zu bekannten Gesetzmäßigkeiten
Falsifikation im Prinzip möglich	Falsifikation schwierig; Verifizierung durch bestätigende Befunde
universelle Geltung	keine universelle Geltung
unabhängig von vorausgegangenen Prozessen	abhängig von vorausgegangenen Prozessen
Prämissen generell gültig	Prämissen nicht generell gültig

keine allgemeingültigen Aussagen, sondern beschreiben einmalige Ereignisse. Beispielsweise könnte eine Erklärung der Entstehung des Fledermausfluges nicht auf die Entstehung des Vogelfluges angewendet werden (BOCK 1985, 200). Schließlich gilt für H-NE, dass – anders als bei N-DE – vorausgegangene Ereignisse den Verlauf der nachfolgenden Ereignisse beeinflussen (können), denn die früheren Ereignisse bilden die Ausgangsbedingungen für die Erklärung der späteren Ereignisse (BOCK 2007, 98).⁴⁶

Evolutionäre Szenarien müssen auf detaillierten Analysen funktioneller und ökologischer Eigenschaften beruhen.

H-NE können abgewiesen werden, wenn die N-DE, auf die Bezug genommen wird, sich nicht als Erklärung der betreffenden H-NE bewährt haben. Zu den N-DE gehören insbesondere die experimentell nachgewiesenen Variationsmechanismen. Es gibt Hinweise darauf, dass diese begrenzt sind. Beispielsweise sind die Gen-Regulationsnetzwerke (GRN), die für die korrekte Ausbildung der Frühstadien verschiedenster Organe benötigt werden, sehr empfindlich gegen Mutationen. Änderungen der GRN führen zum Zusammenbruch des betreffenden Organs und zu schweren Missbildungen. Mutationen, die die frühe Embryogenese (und damit die Regulationsgene und -netzwerke) betreffen, könnten zwar größere Auswirkungen haben, weil sie frühe Weichenstellungen betreffen, erwiesen sich im Experiment aber durchweg als destruktiv (DAVIDSON 2011, 40).⁴⁷ Auf der anderen Seite sind geringe Änderungen zwar selektierbar, ermöglichen aber nicht die Entstehung neuer Baupläne – ein Umstand, den der Genetiker John F. McDONALD (1983, 92f.) als „Großes Darwin'sches Paradoxon“ bezeichnet hat. Befunde dieser Art müssen in H-NE berücksichtigt werden.

H-NE müssen, um plausibel zu sein, möglichst kleine Schritte in einer hypothetischen Abfolge angeben können, die durch bekannte evolutionäre Mechanismen (bekannte N-DE) bewältigt werden können. Wünschenswert, wenn auch nicht zwingend erforderlich ist es, dass es für die einzelnen hypothetischen Stadien Modelle aus der heutigen Biologie gibt (BOCK 1985, 202).⁴⁸

BOCK (2000b, 34) betont, dass sich H-NE scharf von N-DE unterscheiden und daher beide separat analysiert werden müssen. Er weist weiter darauf hin, dass sich die beiden Arten von Erklärungen u. a. darin unterscheiden, wie sie getestet werden (BOCK 2000b, 35). Tests von H-NE durch Falsifikation seien oft extrem schwierig und nicht

beweiskräftig. Allgemein würden H-NE nicht durch Falsifikation getestet (entgegen zahlreicher Statements in der Literatur), sondern gewöhnlich dadurch, dass mehr und mehr *bestätigende* Befunde hinzukommen und diesbezüglich die Erklärungskonkurrenten unterlegen sind (BOCK 2000b, 35; BOCK 2007, 99; vgl. dazu auch die Arbeiten von CLELAND 2001; 2002; zusammenfassend dargestellt von JUNKER 2009b).⁴⁹

Aus dem Gesagten folgt: Hypothesen zur Entstehung von Vogelfedern gehören zu H-NE. Es handelt sich um einen einmaligen Vorgang (neuerdings wird diskutiert, ob er auch mehrere Male abgelaufen sein könnte), der nicht aus Gesetzmäßigkeiten abgeleitet werden kann. Eine plausible Entstehungstheorie sollte den hypothetischen Weg zur Vogelfeder in möglichst kurze Schritte unterteilen, die durch bekannte evolutionäre Mechanismen (N-DE) überbrückbar sind. Dabei müssen die einzelnen Stadien funktional und die Organismen jederzeit überlebensfähig sein. Und das Erklärungsziel – Aufbau, Verankerung, Bewegung, Steuerung der Feder usw. – muss realistisch formuliert (s. Kapitel 1) und erreicht werden (vgl. GUTMANN 2005, ULLRICH 2010).

2.2 Federn als umgewandelte Reptilschuppen: Modell von REGAL (1975)

Aus welchen Vorstufen könnten sich Federn evolutiv entwickelt haben? Der erste Ansatz ist gewöhnlich, von einem „Umbau“ bisher schon vorhandener Strukturen auszugehen. Für die Vogelfeder bieten sich naheliegenderweise Reptilschuppen als Vorläuferstrukturen an. Diesen Ansatz verfolgt ein Modell, das REGAL (1975) veröffentlicht und einige Zustimmung erfahren hat (**Abb. 18**). Auch wenn es heute aufgrund neuerer Erkenntnisse weithin als widerlegt gilt, soll es vorgestellt werden.

REGAL (1975) legt Wert darauf, dass geklärt wird, ob intermediäre Stufen der Federentstehung adaptiv und somit selektierbar sind und beansprucht für sein Modell, dass es diese Bedingung erfüllt. Er bezeichnet es selbst dennoch als „spekulativ“.

Ausgangspunkt sind nach REGALs Modell Reptilschuppen. In einem ersten Stadium sollen sich Schuppen verlängert haben und es soll zu einer dachziegelartigen Überlappung der Schuppen gekommen sein. Der adaptive Wert soll darin bestanden haben, dass die Haut vor zu starker Sonneneinstrahlung geschützt wird – eine Funktion, die bei heutigen Reptilien

nachgewiesen werden konnte. In einem zweiten Stadium sollen sich die Schuppen mit Muskeln verbunden haben. Dadurch konnten sie bewegt werden, z. B. wäre damit ein Herunterklappen möglich, wodurch Luft eingeschlossen werden kann, was die Wärmedämmung verbessert und eine Regulierung des Wärmehaushalts unterstützt. In der weiteren Folge vermutet REGAL, dass die Schuppen seitlich eingekerbt wurden. Dies bedeutete einen Schutz vor unkontrollierten Rissen und habe die Federung und die Flugfähigkeit eingeleitet.

Nach REGALs Modell war der erste evolvierte Federtyp eine Konturfeder, also eine flächige Feder mit zentralem Schaft; andere Federtypen sind davon evolutionär abgeleitet.

Kritik

Legt man die oben erläuterten Anforderungen von BOCK an H-NE zugrunde, muss erhebliche Kritik angemeldet werden. PETERS (2001, 396) meint zwar, dass REGALs Modell „durch die sprunglosen Übergänge der Entwicklungsstadien“ bestehe, „wobei für jedes Stadium die Selektionsvorteile genannt werden können“, doch ist eine solche Einschätzung abgesehen vom ersten Schritt nicht nachvollziehbar. Schuppen können zwar mit Muskeln bereits verbunden sein, doch ist eine koordinierte Steuerung der Muskelaktivität im Hinblick auf den Wärmehaushalt kein kleiner Schritt. Das erfordert ein Regelkreissystem zur Regulierung der Körpertemperatur mithilfe unterschiedlicher Stellungen der verlängerten Schuppen. Die Zerfransung der Schuppen könnte man sich dann zwar eher als graduellen Prozess vorstellen, aber der Weg zur Flugtauglichkeit ist dann noch extrem weit, denn wie im 1. Kapitel dargelegt ist dafür das System von Haken- und Bogenstrahlen unerlässlich und die Bildung des Follikels gleichzeitig ebenfalls erforderlich. In REGALs Modell ist nicht einmal klar, welcher Selektionsdruck die Entstehung des Follikels begünstigt haben könnte. PETERS (1994, 404), der REGALs Modell positiv gegenübersteht (s. o.), meint dazu: „Die typische Zerschlitung der Feder in zahlreiche feine Äste und Strahlen konnte nur im Rahmen des Wärmehaushalts, nämlich bei der Entwicklung einer wärmeisolierenden, Luft einschließenden Körperhülle einen Selektionsvorteil bringen. Für eine Optimierung des Flugapparats wäre eine einfache Verlängerung der Schuppen zu erwarten.“ Der weitere Weg von der Zerfransung zu einer flugtauglichen Feder ist vollkommen vage und unplausibel.

Als weitere Kritik an REGALs Modell wird das Fehlen entsprechender Fossilformen genannt (PETERS 2001, 396) und es gibt auch nur für die erste Stufe Vorbilder in der heutigen Fauna. Nach BOCK (1985, 202) ist das zwar keine zwingende

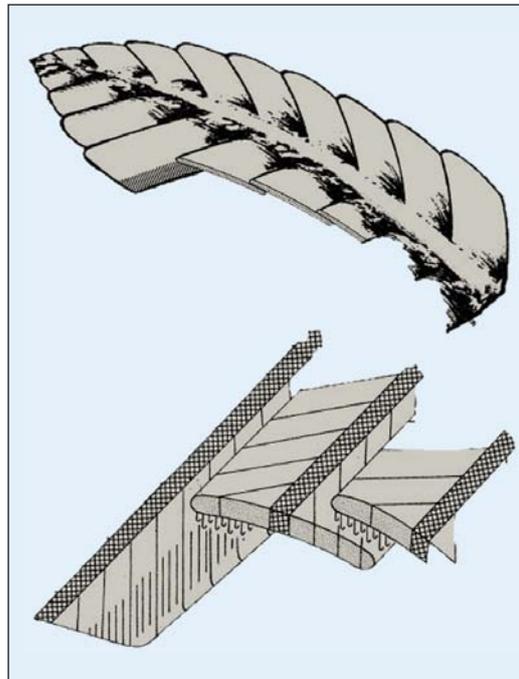


Abb. 18 REGALs Modell der Federentwicklung. Einzelheiten im Text. (Nah REGAL 1975)

Voraussetzung für ein vertretbares Modell, aber das Fehlen von Zwischenstadien bei heutigen Arten bedeutet doch eine Schwächung. Unter Fossilformen wird zwar das triassische Fossil *Longisquama* (Abb. 19) als Beispiel eines Reptils mit verlängerten Schuppen genannt, aber die Körperanhänge waren ungewöhnlich lang und kaum für eine Thermoregulation – wie in REGALs Modell vorgesehen – geeignet.

Der Weg von der Zerfransung zu einer flugtauglichen Feder ist vollkommen vage und unplausibel.

Außerdem sprechen Befunde aus der Entwicklungsbiologie und neuerdings aus der Entwicklungsgenetik deutlich gegen REGALs Modell. Schuppen entstehen aus flächigen, ebenen Hautfalten; Federn sind dagegen zylindrische, hohle, epidermale Anhängsel, die sich aus einem Follikel entwickeln (WELLNHOFER 2002, 466). Nach der Bildung der Placode verlaufen die ersten Stadien des Federwachstums ganz anders als die ersten Stadien nach dem Schuppe-zu-Feder-Modell. Wie beschrieben bilden sich zuerst der Follikel und eine darin eingesenkte Röhre. Ontogenese und mutmaßliche evolutionäre Abfolge sind in REGALs Modell also grundverschieden.⁵⁰ „Protofedern, die strukturell intermediär zwischen Schuppen und fertigen flächigen Federn stehen, können nicht durch irgendeinen plausiblen Entwicklungsmechanismus aus einem Federfollikel wachsen“ (PRUM 1999, 302⁵¹). PRUM & BRUSH (2003, 41) schreiben dazu: „Wären Federn aus Schuppen entstanden, müssten ihre Vorder- und Rückseite deren einstiger Ober- und Unterseite entsprechen. Die obere und

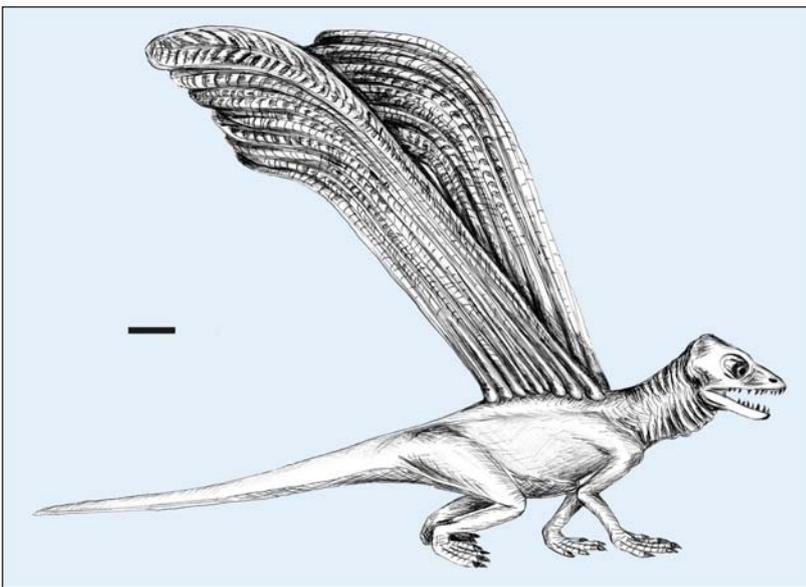
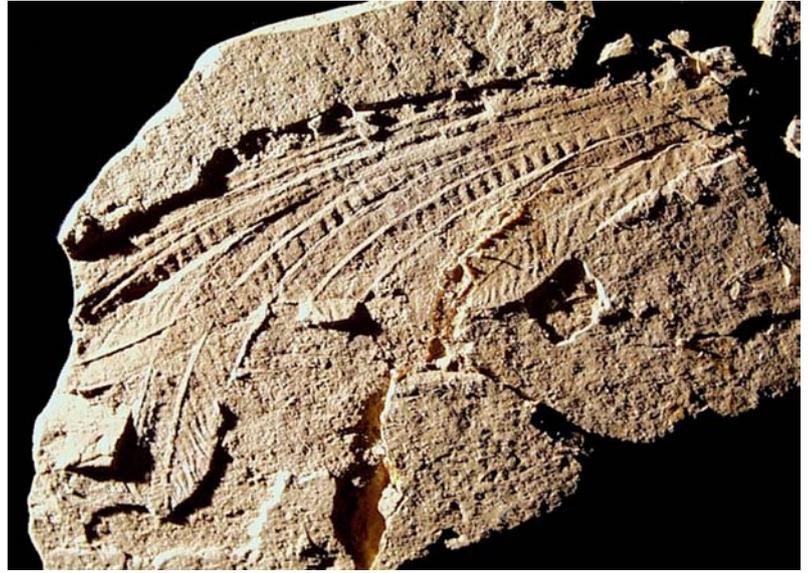


Abb. 19 *Longisquama insignis*, oben links: Holotyp (Dinosaurium Prag; Gheorghedo, CC-BY-SA 4.0), oben rechts: isolierte längliche Strukturen (verlängerte Schuppen) auf den Rücken (Oregon State University, CC BY-SA 2.0); unten: Rekonstruktion auf der Grundlage des Skelettexemplars. Anordnung der verlängerten Rückenschuppen in Anlehnung an HAUBOLD & BUFFETAUT (1987). Balken: 1 cm. (CC BY-SA 3.0). Zur Geschichte der Rekonstruktion von *Longisquama* siehe FISCHER et al. (2012).

untere Fläche einer Schuppe sind die Ober- beziehungsweise Unterseite der herauswachsenden Hautpartie. In Gegensatz dazu zeigen sich bei einer Feder Vorder- und Rückseite erst, wenn sich die Fahne entrollt. Ihre beiden Flächen entsprechen der Außen- beziehungsweise Innenseite der Röhre. Federn sind also nicht abgewandelte Schuppen, sondern zunächst Röhren.“ HANSON (2016, 47) stellt fest: „Während ... fertige Federn und Schuppen beide flach erscheinen, haben sie gänzlich verschiedene Oberflächen.“

Auch neuere molekulare Studien unterstützen eine Homologisierung von Schuppen und Federn nicht, da in der jeweiligen ontogenetischen Entwicklung außer in ganz frühen Stadien bis zur Bildung der Placode (HARRIS et al. 2002, 173f.⁵²; DI-POÏ & MILINKOVITCH 2016) unterschiedliche molekulare Module aktiviert sind (PRUM 2003, 559). „Einige Modelle des evolutionären Ursprungs der Federn, die auf entwicklungsbiologischen Daten beruhen, legen nahe, dass der Ursprung der Federn ein komplett innovatives Ereignis ist und dass die ersten Federn

nichts mit Reptilschuppen zu tun haben“ (XU & GUO 2009, 311⁵³; vgl. PRUM & BRUSH 2002, 285⁵⁴). Allerdings weist WAGNER (2014, 316f.) darauf hin, dass es in der histologischen Organisation früher Stadien von Federn und Schuppen Ähnlichkeiten gebe, die eine Homologie von Federn und Schuppe begründeten (vgl. SAWYER et al. 2005).

2.3 Federn als Neuheit: Ontogenese-Modell von PRUM (1999)

Das neuere Modell der Federentstehung von PRUM (1999) soll hier als Ontogenese-Modell bezeichnet werden, da es sich an der ontogenetischen Entwicklung orientiert. Es gilt heute weithin als Standard. In fünf Schritten soll die Entstehung flugtauglicher Federn plausibel gemacht werden. Gegenüber dem Modell von REGAL (1975) weist PRUMS Modell wesentliche Unterschiede auf:

- Die ersten Federstadien sind haarartig und dunenfederartig.
- Federn sind Neubildungen und nicht mit Reptilschuppen homolog.
- Die Federevolution begann mit Bildung des Follikels.
- PRUM merkt ausdrücklich an, dass in seinem Modell funktionelle Aspekte nicht berücksichtigt werden.

Die fünf Schritte von PRUMS Modell sind wie folgt (**Abb. 20**):

1. Es bildet sich eine fadenförmige Röhre, die sich in die Haut einsenkt; diese Einsenkung wird später zum Follikel. Außerdem bildet sich an der Basis der Epidermalkragen (vgl. **Abb. 15**).
2. Daraus entwickelt sich eine dunenartige büschelige Feder ohne Verzweigungen. Außer-

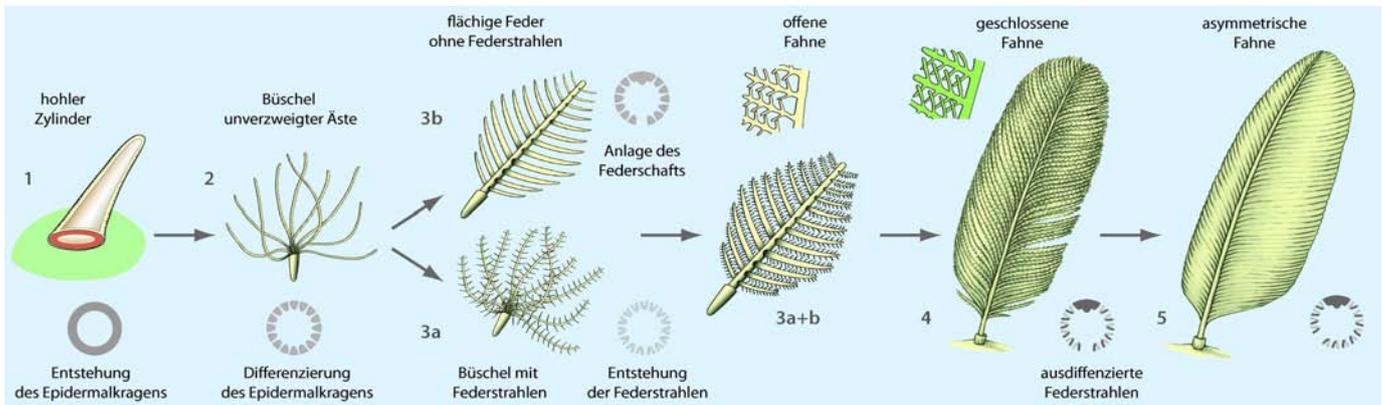


Abb. 20 PRUMS Modell der Federentwicklung. Einzelheiten im Text. (1-3 zusammengestellt nach PRUM & BRUSH 2003 und PERRICHOT et al. 2008; 4-5 von Emily WILLOUGHBY, <https://emilywilloughby.com>, mit freundlicher Genehmigung)

dem differenziert sich der Epidermalkragen in zwei Schichten, deren äußere später zur schützenden Federscheide und aus deren innere die Feder hervorgeht. PRUM & BRUSH (2003, 37) formulieren dies geradezu teleologisch, d. h. die Veränderungen werden im Hinblick auf *späteren* Nutzen beschrieben: Die Zellen der inneren Schicht ordneten sich so, dass Säulen (die späteren Federäste) herauswuchsen.

3. Das dritte Stadium stellt PRUM (1999) zweigleisig dar, und er lässt offen, in welcher Reihenfolge die Änderungen auftraten. Zum einen sei es zur Bildung des Federschafts und zur Entstehung von Seitenästen und deren flächigen Anordnung gekommen, wobei die Äste noch nicht verhakt waren, zum anderen hätten sich an den Daunenfedern Nebenstrahlen gebildet. Beide Veränderungen zusammen würden dann zur ersten Deckfeder mit unverbundenen Federstrahlen führen.

4. Im vierten Stadium bildet sich das System aus Bogen- und Hakenstrahlen, die Konturfedern waren anders als heutige Flugfedern symmetrisch und somit nicht für einen aktiven Flug tauglich. Für diesen Schritt war eine weitere Differenzierung der Vorgänge im Follikel und im Epidermalkragen notwendig, so dass entsprechend kompliziert strukturierte Säulen gebildet wurden, die zu den mit Bogen- und Hakenstrahlen versehenen Federästen wurden. Erst damit konnten die Federn der Luft Widerstand bieten.

PRUMS Modell berücksichtigt funktionale Aspekte ausdrücklich nicht.

5. Schließlich bildete sich eine Asymmetrie der Flugfeder heraus, womit aktiver Flug möglich wurde.

PRUM & BRUSH (2003, 37) betrachten es als eine Stärke ihres Modells, dass sich auch bei den heutigen Vögeln Federn aller fünf Stadien finden (vgl. auch PRUM 1999, 299⁵⁵), merken allerdings auch an, dass es sich bei den einfacheren Federtypen um nachträglich vereinfachte Formen handeln dürfte, da bereits *Archaeopteryx* komplexe Federn des Stadiums 5 besaß.

Nach dem Modell von PRUM entstanden Federn ursprünglich nicht im Kontext des Flugerwerbs (PRUM 1999, 301f.), da die Flugtauglichkeit für aktiven Flug erst im letzten Stadium erreicht wird und Gleitflug erst mit Federn des vierten Stadiums möglich ist. Daher sollen Federn zunächst andere Funktionen ausgeübt haben: Thermoregulation, Kommunikation (Signalgebung, „display“), Verteidigung oder Wasserabweisung (PRUM 1999, 291).

PRUM (1999, 299) meint, es könnten weitere intermediäre Stadien bei der Federstruktur vorgekommen sein, macht dazu aber nur kurze und vage Ausführungen und weist darauf hin, dass die zusätzlichen hypothetischen Stadien keine Entsprechungen mit Strukturen heute vorkommender Federn hätten.

Kritik

Hält man sich vor Augen, welche strukturellen und histologischen Details bei Federn ausgebildet sein müssen, wird schnell deutlich, dass die Schritte in PRUMS Modell sehr weit sind. Viele Aspekte bleiben zudem außer Betracht, insbesondere die Details des Baus des Follikels, die Federmuskulatur, die Federfeinstruktur, die Rückkopplungsmechanismen für die Bewegung der Federn u. v. a. (vgl. Kapitel 1). Darüber hinaus sind plausible Selektionsdrücke, die kein evolutionäres Modell übergehen darf, unklar. PRUM hat im Wesentlichen einige Vorgänge während der ontogenetischen Entwicklung in eine hypothetische phylogenetische Abfolge übersetzt. Diese Übersetzung und die Existenz von Federtypen aller fünf Stufen bei heutigen Vögeln betrachtet er als Stütze für sein Modell, ebenso den Fossilbefund (s. dazu Kapitel 3), während er Fragen nach Selektionsbedingungen ausdrücklich außer Acht lässt und kaum in die Details geht. Darauf soll im Folgenden eingegangen werden. Zunächst soll festgehalten werden, dass die Basis von PRUMS Modell vergleichend-biologische sowie fossile Daten sind. Diese ermöglichen jedoch keine Erklärung der Entstehungsweise. Und es ist evolutionstheoretisch fragwürdig, die ontogenetischen Prozesse auf eine hypothetische phylogenetische

Entwicklung zu projizieren. Betrachten wir die einzelnen Stadien etwas eingehender.

Stadium 1: Die Entstehung des Follikels, also die Einsenkung einer röhrenförmigen Feder-Vorstruktur in die Haut, kann im PRUM'schen Modell geradezu als Schlüsselereignis der Federentstehung angesehen werden. „Prum erklärt die Follikelbildung geradezu zum Hauptkriterium der Definition, was eine Feder sei“ (PETERS 2001, 396). Doch die Entstehung des Follikels mit eingesenkter hohler Röhre erfordert einen enormen Sprung. Die Einsenkung macht nur Sinn, wenn die darin befindliche Röhre bewegt werden kann, sonst bräuchte es keine Einsenkung; für die Beweglichkeit werden Muskeln, Sehnen, Innervierung, Sinnesorgane usw. benötigt – wie im 1. Kapitel beschrieben –, zwar nicht in der heutigen ausgeklügelten Form, aber ohne ein Mindestmaß an Vernetzung und Abstimmung der verschiedenen Strukturen ist keine Funktionalität zu gewährleisten und somit keine Selektion möglich. Eine Modellierung einer Evolution des Follikels ohne Beachtung dieses Zusammenhangs ist wertlos, weil sie wesentliche Fragen nicht berücksichtigt.

Zwar weisen HOMBERGER & DESILVA (2000, 565) darauf hin, dass auch Reptilienhaut Hautmuskulatur zum Bewegen von Schuppen und zur Bewegung der Hautschichten gegeneinander besitzen, stark innerviert sein kann und Tast-Rezeptoren besitzt. Doch zum einen erfordert die Verbindung mit Federn bzw. deren einfacheren mutmaßlichen Vorstufen eine sehr weitreichende Neu- oder Umorganisation dieser Strukturen, zum anderen beinhaltet das Modell von PRUM nicht, dass Federn aus umgewandelten Schuppen entstanden, sondern im Wesentlichen Neubildungen sind.

Unklar sind auch die Selektionsdrücke, die zur Einsenkung und zur hohlen Röhre geführt haben könnten (vgl. PETERS 2001, 396f.). „Schon die allereinfachsten Röhrenfedern müssen einen Überlebensvorteil bedeutet haben“, stellen PRUM & BRUSH (2003, 41) fest, ohne dazu konkrete Überlegungen anzustellen. Dass ein Überlebensvorteil gegeben sein musste, ist trivial; die Frage ist, worin er bestanden haben soll. Auf die Frage, warum der Follikel evolvierte, gibt (PRUM 1999, 300) nur die vage Antwort, dass der Follikel durch Selektion auf dessen komplexes und nicht-determiniertes Entwicklungspotential entstanden sein könnte.⁵⁶ Die zylindrische Form des Follikels sei praktisch bzw. nützlich für die nachfolgende Evolution; nachfolgende Neuerungen der Entwicklung hätten zur Evolution einer erstaunlich komplexen Vielfalt von Strukturen geführt, die von einem einzigen zylindrischen Organ gebildet werden können.⁵⁷

Das klingt zielorientiert – für natürliche Evolutionsmechanismen jedoch ein Tabu.⁵⁸ Denn wie kann ein Entwicklungspotential, das seinen Nutzen erst in der Zukunft entfalten kann, in der Gegenwart selektiv bewertet werden?

PETERS (2001, 397) meint, es gebe „einen recht naheliegenden Grund für die Follikelentstehung: die Muskeln, die die Federn und ihre Vorläufer bewegen. Die Arbeit der Muskeln kann sich auf die Feder viel effektiver auswirken, wenn die Muskeln an einem in die Haut versenkten Hebel angreifen können“ (PETERS 2001, 397). Auch das ist in die Zukunft gedacht, und PETERS selbst kritisiert diese Argumentation. Ein späterer Nutzen kann in evolutionären Modellen nicht berücksichtigt werden; nur geistbegabte Wesen können Zukünftiges vorausschauen und ihr Handeln entsprechend darauf einrichten. Die röhrenförmige Struktur und der grundsätzliche Federaufbau sollen für die weitere Evolution zweckmäßig gewesen sein, meint auch PRUM (2005, 573ff.).⁵⁹ Der röhrenförmige Bau der Federanlage stelle mehrere anatomische Achsen zur Verfügung, die eine Differenzierung ermöglichen, woraus ein enormes Potential für evolutionäre Innovation resultiere.⁶⁰ Diese Differenzierung betrifft aber erneut erst die Zukunft, noch nicht Stadium 1.

Bei der Diskussion des Prum'schen Modells wird mit zukünftigen Nutzen argumentiert – für evolutionsbiologische Hypothesen ein Tabu.

Man kann also feststellen, dass die Federkonstruktion mit Follikel zweckmäßig eingerichtet ist, um eine große Variationsmöglichkeit von Federtypen zu ermöglichen. Wenn PRUM (2005, 574) die Frage „Warum röhrenförmig?“ aufwirft, darf eine naturwissenschaftliche Antwort sich nur aber auf Vergangenes beziehen, aus dem der gegenwärtige Zustand hergeleitet werden kann. Damit tut sich PRUM offensichtlich schwer. Die Konstruktion erscheint gleichsam geschickt eingefädelt und vorteilhaft im Hinblick auf weitere Entwicklungsmöglichkeiten, wenn PRUM (2005, 575) weiter schreibt: „Hierarchy of modules – either morphological or developmental nestedness of morphological entities – can create additional opportunities for phenotypic complexity, diversity, and morphological innovation.“ Und: „The inherent tubularity of the feather germ was the initial morphological innovation that created inherent opportunities for differentiation over multiple spatial axes and fostered the evolution of subsequent innovation“ (PRUM 2005, 578). Diese Formulierungen implizieren

einen zukünftigen Nutzen im Hinblick auf weitere Evolutionsmöglichkeiten (vgl. auch das o. g. Zitat von PRUM 1999).

Fossil sind Follikel nicht eindeutig überliefert; das fossile Material liefert hierzu keinen klaren Befund. Nicht gesichert ist auch, ob wenigstens manche fossile haarartige Strukturen, die als Protofedern und Belege für Stadium 1 interpretiert werden, hohl waren; einige Forscher sehen die hohle Form zwar als gut begründet an, doch sind die Nachweise nur indirekt möglich (vgl. dazu die Angaben bei den betreffenden Gattungen in Abschnitt 3.1).

Stadium 2: Neu hinzu kommen bei diesem Stadium das Auftreten von ganzen Büscheln hohler Haare und die Differenzierung des Epidermalkragens in zwei Schichten. Gegenüber Stadium 1 erscheinen die Neuerungen weniger umfangreich als die Neuerungen, die für Stadium 1 erforderlich sind. Doch auch die Bildung einer Schutzhülle ist ein neues Strukturelement und macht erst Sinn, wenn es etwas Schützenswertes im Inneren gibt, und das ist hier eine (allerdings erst zukünftig) sich darin differenzierende Feder. Damit wird erneut gleichermaßen in die Zukunft gedacht.

Für Wärmedämmung würde ein Fell aus einfachen Haaren genügen.

Auch hier stellt sich die Frage nach Selektionsvorteilen gegenüber Stadium 1. PETERS (2001, 397) weist darauf hin, dass ein dunenartiges Büschel ohne steifen Schaft keine effiziente Bewegung ausüben kann und gegenüber einfachen Haaren kein Vorteil erkennbar sei. „Nimmt man den geschilderten Zusammenhang von Muskelansatz und Follikelentstehung an, dann müßte das von Prum postulierte erste Stadium des hohlen Filaments auch schon beweglich gewesen sein. Diese Eigenschaft wäre dann im nächsten Stadium wieder verschwunden, da ein Büschel gleichlanger Fäden, die zwar einer in der Haut steckenden Spule aufsitzen, aber keinen steifen Schaft haben, keine effiziente Bewegung ausführen kann ...“ (PETERS 2001, 397).

Wie Säugetiere zeigen, ist für eine Wärmedämmung ein Fell aus einfachen Haaren effektiv. Warum also bildeten Vögel nicht einfach eine Körperhülle aus Haaren und membranartige Flügel wie Fledermäuse oder Flugsaurier, fragen PROCTOR & LYNCH (1993, 88⁶¹) Die Verzweigung bringt keinen weiteren Vorteil. Im Gegenteil: Büschelige Haare können leichter benetzt werden und verlieren dadurch ihre isolierende Wirkung (FEDUCCIA et al. 2005, 147; FEDUCCIA 2012, 121f.). Eine Körperbedeckung nur mit

Daunenfedern bei ausgewachsenen Tieren ist daher unangepasst und kann sich nicht selektiv durchsetzen. Daunenfedern kommen folglich als evolutive Vorstufe von flugtauglichen Federn kaum in Frage, denn sie sind nur dann effektiv, wenn sie unter wasserabweisenden Deckfedern liegen bzw. bei Jungtieren, die von den Muttertieren geschützt werden. Bei heutigen Vögeln ist genau das der Fall: Die Daunenschicht ist durch die Deckfedern geschützt, die aber nach dem Modell von PRUM erst später entstanden sein sollen. Außerdem macht eine Wärmedämmung nur Sinn, wenn das Tier endotherm ist.

Stadium 3: Zum Erreichen dieses Stadiums sind mehrere Schritte erforderlich. Neu ist die Herausbildung einer zentralen Achse, des Federschafts, und die Anordnung der bisher als Büschel ausgebildeten fadenförmigen Federn als nunmehr symmetrische Federäste. Außerdem bilden sich die Federstrahlen, also die Seitenäste der Federäste, die aber noch nicht miteinander verhaken. Welche Veränderung zuerst erfolgt, bleibt in PRUMS Modell offen. Auch hier bleiben wesentliche Fragen in Bezug auf eine evolutionäre Entstehung ohne Antwort. Die Entwicklung eines Schaftes mit dicht angeordneten zweireihigen Federästen ausgehend von einem Büschel erfordert erhebliche „Umbaumaßnahmen“, insbesondere angesichts der komplizierten ontogenetischen Prozesse während der Federbildung (Kapitel 1). Die einzelnen Äste mussten nicht nur in die zweireihige Form, sondern auch in eine Ebene gebracht werden. Der Sprung zwischen büscheligen Ästen von Daunenfedern und den spiralig gedrehten Ästen bei der ontogenetischen Bildung von Konturfedern ist komplex; benötigt werden aufeinander abgestimmte Prozesse von Zellkondensation und programmiertem Zelltod bei der Bildung von Federästen und -strahlen (YU et al. 2002, HARRIS et al. 2005; zusammenfassend beschrieben bei DENTON 2016, 177f.). Wie dieser Umbau in einem graduellen oder auch sprunghaften Evolutionsprozess erfolgen konnte, ist unbekannt.

Unklar sind auch hier die Selektionsdrücke. Wenn sich zuerst die Fiederung der Federäste entwickelt hat, könnte dies die Wärmedämmung verbessert haben; allerdings ist diese Funktion wie bei Stadium 2 erläutert, bei Daunenfedern ohne darüber liegende Konturfedern fragwürdig. Einfache Haare sind dafür besser geeignet; daher ist eine Verfeinerung von Daunenfedern in diesem Kontext nicht plausibel. Nicht besser steht die Sache, wenn evolutiv zuerst die flächige Form entstanden ist. Welche Funktion soll damit erreicht oder verbessert werden?

Ontogenetisch entstehen entweder Daunenfedern oder Konturfedern (oder andere Federty-

pen) *direkt* und nicht der eine Federtyp aus dem anderen, wie es das Modell von PRUM beinhaltet.

Wie wir weiter unten sehen werden, hilft der Fossilbericht hier auch nicht weiter, denn gerade für diese entscheidenden Änderungen zur flächigen Federn finden sich keine fossilen Belege (MARTYNIUK 2012, 21).⁶² BRUSH (2000, 632) nimmt eine historisch schnelle Diversifizierung von Federn im Anschluss an den evolutionären Ursprung des Federfollikels an – eine bloße Spekulation aufgrund evolutionstheoretischer Voraussetzungen.

Stadium 4: Neu ist beim vierten Stadium das System der Haken- und Bogenstrahlen. Auch dieses System kann offensichtlich nicht mit wenigen kleinen Schritten erreicht werden, insbesondere wenn man die Anforderungen an den Feinbau berücksichtigt (vgl. Kapitel 1). Es weist erst dann eine neue Funktionalität und damit einen Selektionsvorteil auf, wenn es ziemlich ausgeklügelt gebaut ist. Das Öffnen und Schließen des „Reißverschlusses“ erfordert nicht nur passende Strukturen, sondern auch geeignete Materialeigenschaften wie z. B. ein passendes Ausmaß der Flexibilität der Haken.

Die einfacheren Federformen heutiger Federn gelten als sekundär vereinfacht.

Stadium 5: Das Bogen- und Hakenstrahlensystem wird einerseits nur benötigt, wenn die Federn flugtauglich sein müssen, andererseits wird für den Schlagflug auch die asymmetrische Form der Feder benötigt. Beide Stadien müssten also in einem einzigen evolutionären Schritt erreicht werden, wenn der aktive Flug nach der Cursorialtheorie (Bodenstart; vgl. Kapitel 4) erworben wurde. Nach der Arborealtheorie (Baumstart) könnten Stadien 4 und 5 zwar getrennt werden, da für den Gleitflug asymmetrische Federn nicht zwingend erforderlich sein dürften, aber in diesem Falle müssten erhebliche Änderungen im Bau und Verhalten gleichzeitig mit der Entstehung der Asymmetrie der Federn erfolgen, damit beim Übergang von Stadium 4 zu Stadium 5 die Fähigkeit zum aktiven Flug erworben werden könnte. Mit der Asymmetrie der Federn alleine ist es bei weitem nicht getan.

Weitere Aspekte. Das Federevolutionsmodell von PRUM orientiert sich an der Ontogenese heutiger Federn. Die Reihenfolge des ontogenetischen Auftretens von Federtypen ist jedoch umgekehrt wie die Reihenfolge der mutmaßlichen Evolution nach dem PRUM'schen Modell: In der Ontogenese erscheinen zuerst die Konturfedern,

erst danach die Pelzdunen und noch später die Fadenfedern (STEPHAN 1979, 112). Auch der frühe Zeitpunkt des Erscheinens aller Follikel am 12. Tag in der Entwicklung im Ei passt nicht zur mutmaßlichen phylogenetischen Abfolge, oder auch die ontogenetische Entstehung der Federstrahlen unter anderem durch programmierten Zelltod (vgl. HOMBERGER & DESILVA 2000, 295).

Interessanterweise werden die einfacheren Federformen heutiger Federn als sekundär abgeleitet und vereinfacht angesehen und können nicht als Belege dafür herangezogen werden, dass evolutionär primitive Federn über diese Stadien verlaufen sind (PRUM & BRUSH 2002, 275).⁶³

Molekulargenetische Untersuchungen haben gezeigt, dass die *Shh*- und *Bmp2*-Signalwege, die in den allerersten ontogenetischen Stadien der Schuppen- und Federentwicklung aktiv sind, mehrfach in verschiedenen Stadien der späteren Federentwicklung wiederverwendet werden (HARRIS et al. 2002). PRUM (2005, 578) spricht von wiederholter evolutionärer Kooptation plesiomorpher molekularer Signalsysteme.⁶⁴ Über das „Wie“ solcher rein hypothetischer Kooptationsvorgänge wird nichts gesagt; auf Kooptationen wird geschlossen aufgrund vergleichender Studien und der nicht problematisierten Vorgabe einer evolutiven Entstehung. Diese Fragen führen in die Diskussion um Evo-Devo und sollen hier nicht weiter vertieft werden (vgl. dazu JUNKER 2009a).

2.4 Weitere Modelle

Modell von Xu (2006)

XU (2006, 6f.) schlägt ein Feder-Entstehungsmodell von 5 Stadien vor, zu dem der paläontologische und ontogenetische Befund passen würden (Letzteres erscheint allerdings sehr fraglich). Danach sollen im ersten Schritt röhrenförmige Filamente entstanden sein etwa in der Art, wie sie bei *Psittacosaurus* verwirklicht sind (**Abb. 21**); diese hätten sich im Weiteren verzweigt (Stadium II; z. B. wie bei *Sinornithosaurus*). Anders als im Modell nach PRUM soll erst im dritten Stadium der Follikel entstanden sein, außerdem gehört zu diesem Stadium die Entstehung des Schafts und der planaren Form. Stadium IV ist gekennzeichnet durch die Entstehung der Konturfedern mit den Federstrahlen; XU (2006) nennt *Microraptor*, *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx* als Beispiele. Im fünften Stadium schließlich bildeten sich die Federfluren (vgl. Abb. 14) und Federspezialisierungen heraus; die Federn wurden asymmetrisch und der Federschaft gebogen.

XUs Modell weist Ähnlichkeiten mit dem PRUM'schen Modell auf, betont aber neben dem



Abb. 21 *Psittacosaurus* mit langen, borstenartigen Auswüchsen im Schwanzbereich. (Senckenberg-Museum, VINTHER et al. 2016, CC BY 4.0)

Auftreten von Innovationen auch Transformationen und somit Kontinuität mit mutmaßlichen Vorstufen. Einige Federteile sollen anders als in der Ontogenese vor dem Follikel evolviert sein. Als wesentliche Merkmale der Feder werden nicht Follikel und Röhrenstruktur angesehen, sondern der Schaft und flache Form. Die Evolution der Flugfeder sei anders als nach dem PRUM'schen Modell vor anderen Federtypen erfolgt. XU (2006, 6) sieht einige Inkongruenzen des PRUM'schen Modells mit den Fossilabfolgen; der Fossilbericht würde zu seinem Modell besser passen.

Die einzelnen Schritte sind wie auch beim PRUM'schen Modell sehr groß; die Kritik bezüglich der Übergänge im PRUM'schen Modell gilt im Wesentlichen daher auch für das Modell von XU (2006). XU nennt als Testmöglichkeiten die Überprüfung der Kongruenz mit der Fossilabfolge und der Ontogenese. Die entscheidenden Fragen nach den Mechanismen der Federentstehung werden durch solche Abgleiche jedoch nicht einmal berührt, geschweige denn beantwortet.

Molekulargenetisches Modell nach Yu et al. (2012)

Ein Modell der Feder-Verzweigungs-Evolution stellten in jüngerer Zeit YU et al. (2012, 310) zur Diskussion. Demnach soll in der Federevolution nicht zuerst die Rachis (als fadenförmige „Feder“) entstanden sein, sondern die Federstrahlen, die auch ontogenetisch zuerst gebildet werden. Die Rachis als spezialisierte Struktur aus verschmolzenen Federstrahlen evolvierte später als evolutionäre Neuheit. Die Tatsache, dass Federstrahlen und Rachis experimentell ineinander umgewandelt werden können, spreche für dieses Modell. Auch dieses Modell ist sehr vage und beantwortet nicht die Fragen, die sich bei einer Detailbetrachtung stellen (vgl. die Kritik am Modell von PRUM).⁶⁵

2.5 Methodenkritik und Testbarkeit der Modelle

PRUM stellt ausdrücklich fest, dass sein Modell funktionelle Aspekte nicht berücksichtigt: „[T]he developmental model is explicitly independent of all functional scenarios“ (PRUM 2003, 556). Das ist erstaunlich, wo doch funktionelle Fragen gleichsam das Herz der Biologie sind. Ein Modell, das davon absieht, ist daher – neben den genannten Schwierigkeiten – schon im Ansatz problematisch, wenn nicht verfehlt. Die Frage nach der Funktionalität der Strukturen ist gekoppelt mit der Frage nach Selektionsdrücken, die evolutionäre Ansätze nicht ignorieren dürfen. PRUM (2003, 556) geht auf diesem fragwürdigen Weg noch weiter und meint, das Ontogenese-Modell widerlege mühelos die Hypothese, dass Federn zum Zwecke des Fliegens evolvierten. Wie aber kann ein *Modell* eine Hypothese falsifizieren, erst recht, wenn die Frage nach der Funktionalität der Zwischenstufen gar nicht gestellt wird? Eine Evolutionshypothese wird durch widersprechende Daten oder durch unplausible Szenarien in Frage gestellt, nicht jedoch durch ein Modell. Wie in Abschnitt 2.1 erläutert, werden H-NE (historisch-narrative Erklärungen) nicht falsifiziert (dies ist kaum möglich), sondern durch möglichst viele bestätigende Befunde gestützt und dadurch ggf. gegenüber Konkurrenten gestärkt. Es sei auch an BOCKS (1985, 201) Forderung erinnert, dass H-NE auf detaillierten Analysen funktioneller und ökologischer Eigenschaften beruhen müssen.

Wie in Abschnitt 2.1 weiter erläutert, können H-NE nicht wie N-DE (nomologisch-deduktive Erklärungen) getestet werden, da sich H-NE – anders als N-DE – nicht auf allgemeine Gesetzmäßigkeiten beziehen, sondern auf singuläre (hypothetische) Ereignisse. Von einer Testbarkeit von Federentstehungsmodellen kann daher nur ein einem speziellen, eingeschränkten Sinn gesprochen werden. Nicht die eigentlichen Sze-

narien werden getestet (sie sind kaum testbar), sondern in der Regel nur *notwendige Voraussetzungen* der Szenarien (vgl. auch Abschnitt 4.6). Beispielsweise fällt der Test von REGALS Schuppezu-Feder-Modell (Abschnitt 2.2) negativ aus, weil neuere molekulargenetische Befunde einer Homologie von Schuppe und Feder weitgehend widersprechen (s. o.).⁶⁶ Eine Testmöglichkeit in diesem „weichen“ Sinne ist auch ein Abgleich mit dem zeitlichen Auftreten in der geologischen Schichtenabfolge (Abschnitt 3.3).

JAMES (2011) kritisiert, dass der Nachweis filamentöser Körperauswüchse kein Test von PRUMS Modell sei, weil deren Vorkommen auch zu anderen Entstehungstheorien passen würden und somit nicht geeignet sei, unter verschiedenen Hypothesen zu entscheiden.

Nicht die eigentlichen Szenarien werden getestet, sondern in der Regel nur notwendige Voraussetzungen der Szenarien.

PRUMS Modell beinhaltet faktisch nur *Voraussetzungen* dafür, über welche Stadien eine Federevolution laufen könnte (diese Voraussetzungen können testbar sein); es liefert aber keine Erklärungen zu Mechanismen und Selektionsdrücken. Nach CRACRAFT (1977, 492) beinhalten historisch-narrative Erklärungen typischerweise nicht eine direkte Ableitung historischer Ereignisse aus natürlichen Gesetzmäßigkeiten, weshalb einige Wissenschaftsphilosophen historische Hypothesen nicht als erklärend betrachten, sondern nur als beschreibend.⁶⁷ Ebenso weist BOCK (2000, 478) auf das Argument hin, dass ein Test von historisch-narrativen evolutionären Erklärungen einschließlich Klassifikationen und Phylogenien allgemein schwierig bis unmöglich ist, weil die dafür erforderlichen objektiven empirischen Beobachtungsdaten fehlen.⁶⁸

BRUSH (2001, 171f, 177) mutmaßt, dass evolutionäre Neuheiten schnell und durch wenige genetische Änderungen auftreten könnten, wie es sich im Fossilbericht widerspiegelt.⁶⁹ Bereits vorhandene plastische Möglichkeiten und Entwicklungsbahnen könnten genutzt und miteinander korreliert verändert werden. Physikalische

und chemische Signale könnten alternative Formausprägungen auslösen und so zu neuen Strukturen führen.⁷⁰ Eine derartige Mutmaßung ist jedoch nicht nur reine Spekulation, sondern hat auch keinerlei Stütze in der experimentellen Forschung. Korrelierte Änderungen *de novo* sind nicht nur unbekannt, sondern auch theoretisch nicht zu erwarten. Denn es ist in keiner Weise ersichtlich, wie z. B. notwendige Änderungen der Feinstruktur der Feder mit ihrer Form, mit der Entwicklung eines Federsteuerungssystems oder gar der Entstehung bzw. Anpassung von Flugmuskeln oder anderer anatomischer Veränderungen korreliert sein könnten. Korrelierte Änderungen erfordern Planung. Oder es handelt sich um programmierte Module, die gleichsam auf Abruf bereit stehen, deren Entstehung damit aber nur „nach hinten verschoben“ (auf einen früheren Zeitpunkt) wird.

2.6 Fazit

Die vorgeschlagenen Modelle zur evolutiven Entstehung der Federn beinhalten nur sehr grobe spekulative Abfolgen; die Sprünge von Stadium zu Stadium sind zum Teil erheblich. Viele relevante Aspekte wie die Federmuskulatur, deren Innervierung und Versorgung, die Tätigkeit der Sensoren und die damit gekoppelte Steuerung, Feedbackmechanismen, Gehirnleistungen usw. werden nicht oder nicht angemessen berücksichtigt.

Die Selektionsdrücke sind unklar, vage oder werden gar nicht thematisiert; das Ausblenden funktioneller Aspekte in PRUMS Modell ist biologisch unrealistisch. Die Modelle selber sind nur indirekt testbar; getestet werden können nur notwendige Voraussetzungen und Randbedingungen für einzelne Stadien der hypothetischen Federentstehung.

Insgesamt erscheinen die Federentstehungsmodelle, auch das derzeit favorisierte Ontogenese-Modell, nicht geeignet, eine evolutive Entstehung der Vogelfedern plausibel zu machen.

Eine wichtige Testmöglichkeit für eine Evolution der Vogelfedern ist der Fossilbericht. Diesem widmen wir uns im nächsten Kapitel.

3. Fossile Belege

Bei zahlreichen Gattungen, die zu Theropoden-
gruppen gestellt werden, wurden haarartige oder
federähnliche Anhänge oder auch echte flächige
Federn nachgewiesen. (Zur systematischen
Stellung der betreffenden Theropodengruppen
siehe Abb. 22 und Abb. 62.) Mit Bezugnahme
auf die mittlerweile bekannten fossilen Formen
wird oft der Eindruck einer lückenlosen Abfolge
verschiedener Stadien von einfachen Körperan-
hängen bis zur flächigen Vogelfeder erweckt.
Die Übergänge sind aber keineswegs glatt; es
bestehen deutliche Unterschiede zwischen haar-
artigen (ggf. verzweigten) Anhängen und flächigen,
flugtauglichen Federn. Bei der Beurteilung
der fossilen Überlieferung muss berücksichtigt
werden, was über die Feinstruktur und über die
Verankerung in der Haut und in der Unterhaut
bekannt ist. Flugtauglichkeit von Federn kann
nur gewährleistet werden, wenn auch ein Folli-
kel mit spezialisierter Muskulatur, Innervierung,
Blutzufuhr usw. ausgebildet ist (vgl. Kapitel 1).
Es gibt Indizien dafür, dass manche Federn als
Rückbildungen zu interpretieren sind; die betref-
fenden Formen könnten damit nicht als Vorläufer
von Vögeln (sog. „Nicht-Vogel-Dinosaurier“)
interpretiert werden, sondern es handelte sich
um flugunfähig gewordene Nachfahren von
Vögeln. Die taxonomische Einordnung einiger
befiederter fossiler Formen ist entsprechend
umstritten. Zudem passen die unterschiedlich
befiederten Gattungen stratigraphisch kaum in

evolutionäre Abfolgen (vgl. Abschnitt 3.8) und
es muss evolutionstheoretisch mit Konvergenzen
gerechnet werden.

Was ist eine Vogelfeder?

Wenn von „Dino-Federn“ die Rede ist, muss
geklärt werden, welche Kriterien minimal erfüllt
sein müssen, damit Körperanhänge als Federn
klassifiziert werden können. Haarartige, faserige,
einfach verzweigte Anhänge und flächig ausge-
bildete Anhänge gleichermaßen als Federn zu
bezeichnen ist nicht sinnvoll, sondern Begriffs-
verwirrung. Solch unterschiedliche Körperan-
hänge begrifflich in einen Topf zu werfen, dürfte
evolutionstheoretisch motiviert sein, weil es mit-
terweile fast Standard ist, Vögel als überlebenden
Zweig der Dinosaurier anzusehen. Weil also eine
Abstammung der Vögel von Dinosauriern als
gesichert gilt, gelten Körperanhänge von Dino-
sauriern als Federvorstufen. Es führt dann aber
zu einem Zirkelschluss, wenn man faserige oder
einfach verzweigte Anhänge als Belege dafür
anführt, dass Vögel von Dinosauriern abstammen.

Haare besitzen bekanntlich auch Säugetiere
und Flugsaurier. Auch deshalb ist es nicht
sinnvoll, bei haarartigen Bildungen von einfa-
chen Federn oder Vorfedern zu sprechen, nur
weil sie bei Dinosauriern angetroffen werden.
Vielmehr entscheidet sich die Federnatur einer
Integumentstruktur an ihrem Bau. So definie-

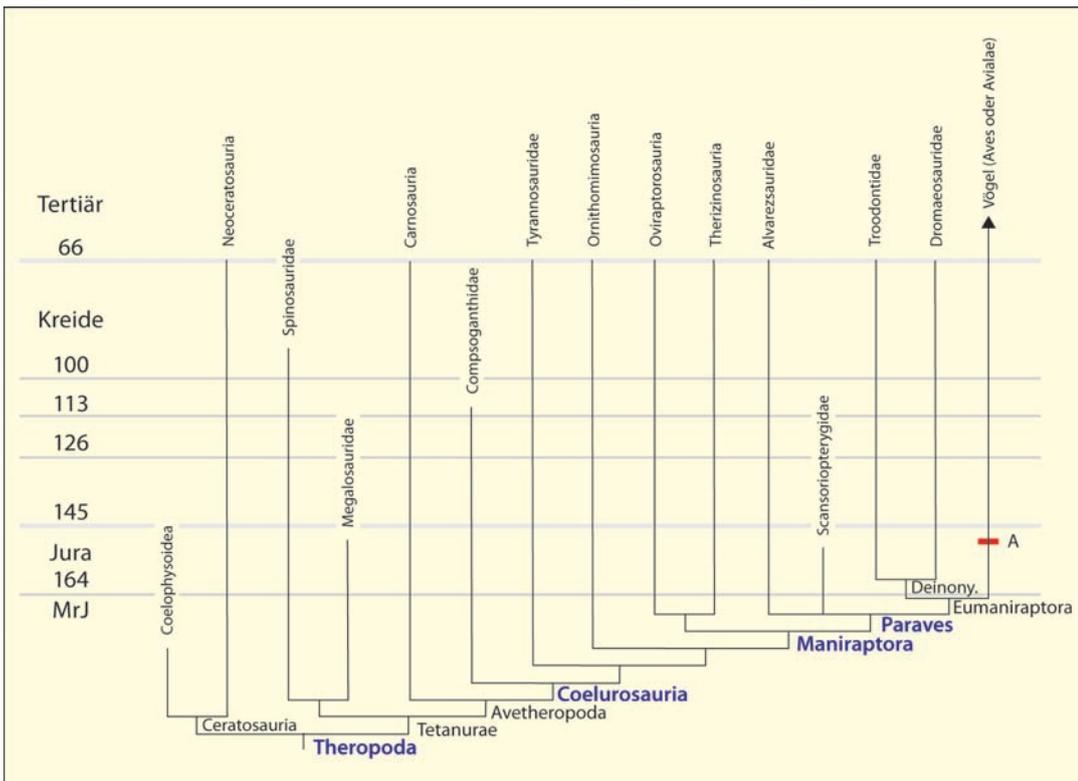
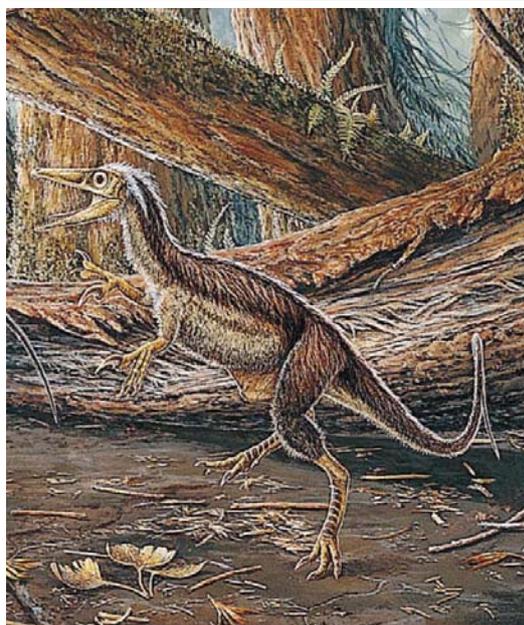


Abb. 22 Cladogramm der
Theropoden-Dinosaurier
(nach der deutschen Wiki-
pedia, Stand: 11. 11. 2016)
umgezeichnet in die geolo-
gische Säule; Positionierung
der Gabelungen entspre-
chend der stratigraphischen
Positionen der ältesten
Gattungen der jeweiligen
Gruppen (vgl. **Abb. 56-61**).
Die Scansoriopterygidae
wurden ergänzt. Die Posi-
tion der Alvarezsauridae ist
sehr umstritten, aber auch
sonst können sich die Clado-
gramme von Bearbeiter zu
Bearbeiter unterscheiden, in
Abhängigkeit unterschiedlicher
Gewichtung von Merkmalen
und der zugrunde
gelegten Gattungen.
A = *Archaeopteryx*.

ren CHUONG et al. (2003) Federn als komplexe Integumentanhänge, die hierarchisch verzweigt sind, aus Rachis, Federästen und Federstrahlen bestehen und aus einem Follikel heraus wachsen und besondere biochemische, morphologische und entwicklungsbiologische Eigenschaften besitzen.⁷¹ Um Zirkelschlüsse zu vermeiden, sollen diese Kennzeichen im Folgenden generell zugrunde gelegt werden. An Fossilien können in der Regel zwar nicht alle diese Kennzeichen nachgewiesen werden, aber in den Fällen, in denen keines von ihnen vorliegt bzw. nachgewiesen ist, ist die Bezeichnung „Feder“ nicht angebracht.

Abb. 23 *Sinosauropteryx prima*, Fossil mit faserigen Abdrücken entlang der Wirbelsäule (aus CHEN et al. 1998, CC BY-SA 2.0) und Rekonstruktion von Michael W SKREPNIK (aus UNWIN 1998, mit freundlicher Genehmigung).



3.1 Gattungen mit Dino-Flaum

Haarartige Strukturen sind seit Mitte der 1990er Jahre bei einer Reihe fossiler Theropoden-Gattungen gefunden worden und gelten für viele Paläontologen als eindrucksvolle Belege für die heutige Mehrheitsauffassung, dass Vögel von Dinosauriern abstammen. Außerdem werden sie als Belege für die Existenz von Stadium 1 und 2, eventuell auch von Stadium 3 von PRUMS Ontogenese-Modell gewertet (vgl. Abschnitt 2.3). Die entsprechenden Körperanhänge werden häufig als „dino fuzz“ („Dino-Flaum“) bezeichnet.

Im Folgenden sollen die bisher bekannten Gattungen mit Dino-Flaum aufgelistet und ihre Körperbedeckung beschrieben werden. Die meisten Gattungen gehören zu unterschiedlichen Theropodenfamilien aus der Ordnung der Saurischia („Echsenbecken-Dinosaurier“), die zum Teil nicht näher verwandt sind; mittlerweile wurden auch bei einigen Gattungen der Ornithischier („Vogelbecken-Dinosaurier“) filamentöse Anhänge nachgewiesen (vgl. Abschnitt 3.3). Bereits an dieser Stelle sei angemerkt, dass eine kleine Minderheit von Forschern der Deutung der betreffenden filamentösen Strukturen als Körperanhänge widerspricht und Indizien anführt, dass es sich um Kollagenfasern der Haut handelt (s. Abschnitt 3.2). Bei der folgenden Übersicht wird die Auffassung der Mehrheit unter den Bearbeitern wiedergegeben.

Sinosauropteryx (Compsognathidae)

Einer der ersten Funde von Theropoden mit haarartigen, mähenförmigen Anhängen ist *Sinosauropteryx* (CHEN et al. 1998; **Abb. 23**). Das Tier besaß einen maximal 2 cm hohen dichten und parallel angeordneten Besatz feiner „Fasern“ oder Borsten entlang der Wirbelsäule und auf beiden Seiten des Schwanzes. Die Fasern sind so dicht zusammengepackt, dass sie nicht einzeln isoliert werden konnten (CHEN et al. 1998, 151) und es schwierig ist, ihre genaue Struktur zu erkennen (CURRIE & CHEN 2001, 1724). CURRIE & CHEN (2001, 1724) sind dennoch der Auffassung, dass die Befunde die Interpretation begünstigten, dass die Fasern eine einfache Verzweigung hätten.⁷² Auch CHEN et al. (1998, 152) charakterisieren die Anhänge zwar als einfach („simple“), aber auch als vielverzweigt („multibranched“). Aus den von ihnen veröffentlichten Abbildungen geht das aber nicht klar hervor. Diese beiden Autoren beschreiben die Fasern als meist deutlich dünner

Die Integumentbedeckung von *Sinosauropteryx* zeigt keine federspezifischen Strukturen.

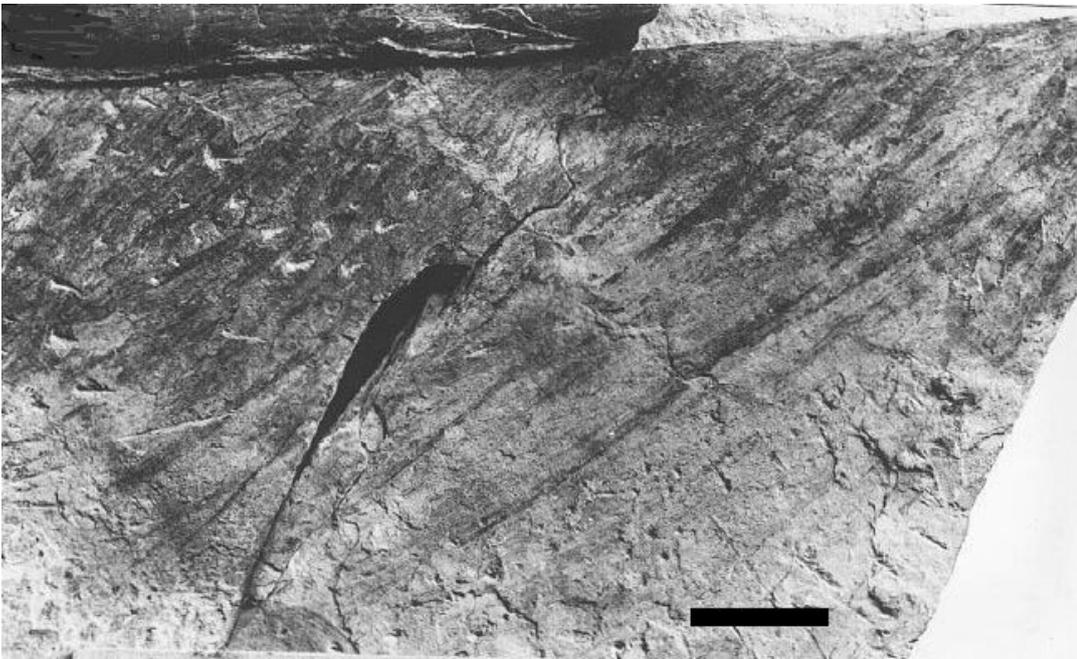


Abb. 24 *Beipiaosaurus inexpectus*, Fossil mit Abdrücken faseriger Strukturen. Balken: 1 cm. (Aus Xu et al. 1999; mit freundlicher Genehmigung)

als 0,1 mm, selten dicker als 0,2 mm, und 2 mm bis gelegentlich über 40 mm lang. WITMER (2002, 10) hält angesichts des Fehlens von Calamus, Schaft und Ästen die Identifikation dieser Fasern als „Federn“ für nicht gerechtfertigt; der Schluss, es handle sich um „Protofedern“ sei problematisch.⁷³ PETERS (2001, 399) mahnt, man solle von (unverzweigten) Filamenten sprechen, nicht von Federn oder Haaren, da ihre Natur noch unklar ist. UNWIN (1998) ist noch vorsichtiger: Die Integumentbedeckung zeigt überhaupt keine federspezifischen Strukturen (vgl. BENTON 1998, 303; SAWYER et al. 2003, 31⁷⁴). Klare Indizien, dass die Fasern hohl gewesen seien und in dieser Hinsicht Stadium 1 von PRUMS Modell repräsentieren könnten, fehlen (vgl. HUNTER o. J.). Kürzlich konnte auf der Basis des Vorkommens und der Verteilung von fossilisiertem Melanin gezeigt werden, dass *Sinosauropteryx* eine Tarnfärbung besaß, die für ein Leben in offenen Habitaten spricht (SMITHWICK et al. 2017).

Beipiaosaurus (Therizinosauria)

Bei dieser 1999 beschriebenen Gattung (Abb. 24, 25) wurden in enger Verbindung mit den Unterarmen, Hinterbeinen und dem Brustbereich faserförmige Strukturen gefunden, die denen von *Sinosauropteryx* gleichen. Sie sind 50–70 mm lang, zeigen flache Furchen und zweigen sich an ihrem Ende auf (WELLNHOFER 2002, 474; XU et al. 1999, 351). XU et al. (1999, 354) halten es für unwahrscheinlich, dass es sich bei den Fasern um Muskelfasern oder zerfranstes Kollagen handelt. Wie bei *Sinosauropteryx* ist es nicht möglich, einzelne Fasern zu isolieren (XU et al. 1999, 351).

Zehn Jahre später beschreiben XU et al. (2009a) einen neuen „Federtyp“ (besser: neuer Typ einer Körperbedeckung), der als einzelnes



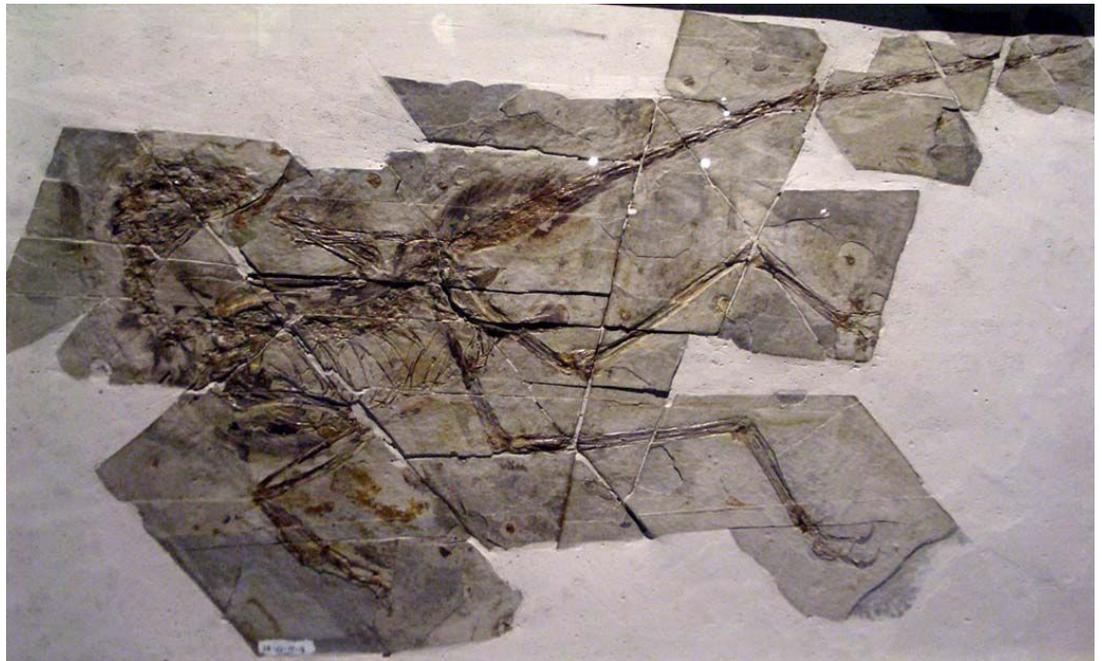
Abb. 25 Rekonstruktion von *Beipiaosaurus inexpectus*. (Matt MARTYNIUK, CC BY-SA 3.0)

breites Filament ausgebildet ist („elongated broad filamentous feathers“, EBFF); dieser Federtyp entspreche dem Stadium 1 des Modells von PRUM, unterscheide sich davon aber in einigen Merkmalen, z. B. in der planaren Form; die Anhänge könnten basal hohl gewesen sein, aber es gibt dafür nur indirekte Hinweise (XU et al. 2009a, 832f.). XU et al. (2009a, 833) halten es für wahrscheinlich, dass die Anhänge von *Beipiaosaurus* aus einem Epidermalkragen wuchsen, und begründen dies mit der Ontogenese heutiger Federn.⁷⁵ Das ist ein Zirkelschluss, da die Federnatur keineswegs klar ist. Ein Epidermalkragen ist fossil offenbar nicht nachgewiesen, daher kann auch nichts über seine Form gesagt werden (vgl. die Kritik von LINGHAM-SOLIAR 2015b, 275f.)

Anhänge von *Beipiaosaurus*, *Sinosauropteryx* und *Sinornithosaurus* Bartborsten ähneln könnten, die nicht mit Federn homolog sind.

Die EBFF sind nicht am ganzen Körper nachzuweisen, sondern nur an Teilen des Kopfes, Halses und Schwanzes und werden daher mit einer Schmuckfunktion (Balz) in Verbindung gebracht (s. auch Abschnitt 3.7). Die EBFF sind bis zu 15 cm lang, relativ starr und 2–3 mm breit (YU & GUO 2009, 315).

Abb. 26 *Sinornithosaurus millenii*, Fossil, Hong Kong Science Museum (I. LAIKAYIU, CC BY-SA 3.0)



Eine Studie von SAWYER et al. (2003) zeigte, dass die Anhänge von *Beipiaosaurus*, *Sinosauropteryx* und *Sinornithosaurus* Bartborsten ähneln könnten, die nicht mit Federn homolog sind (vgl. die Ausführungen zu *Psittacosaurus* weiter unten). Zur Klärung wären zelluläre und molekulare Details von den fossilen Strukturen nötig, ebenso müsste herausgefunden werden, ob Follikel ausgebildet waren (SAWYER et al. 2003, 30).

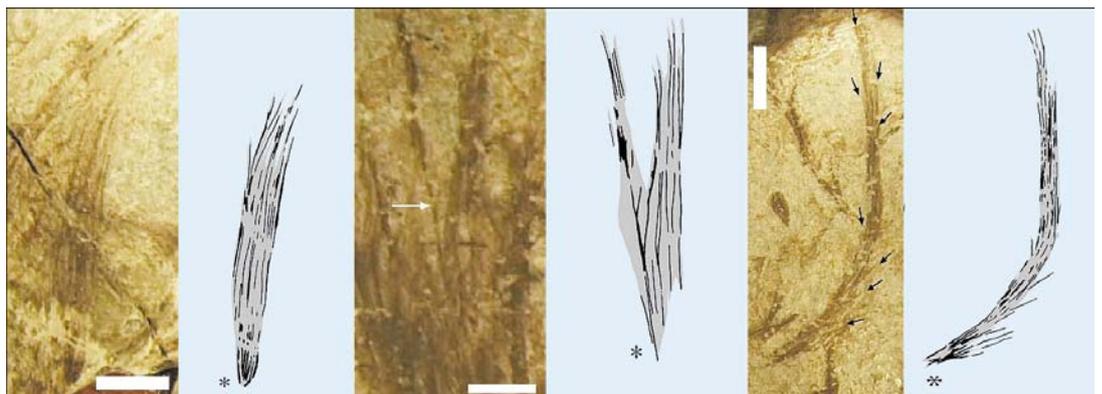
Sinornithosaurus (*Dromaeosauridae*)

Die Integumentstrukturen von *Sinornithosaurus* (Abb. 25) sind besonders interessant, weil es Hinweise darauf gibt, dass Stadium 3 nach PRUMS Modell repräsentiert sein könnte. Die fossilen Reste von *Sinornithosaurus* sind von kohligen, 3–4 cm langen Integumentfasern eingehüllt, die zwei verschiedenen Typen zugeordnet werden konnten: büschelige und fiederige Filamente (XU et al. 2001; WELLNHOFER 2002, 471; JI et al. 2001; das von JI et al. beschriebene Fossil wird mittlerweile zu *Sinornithosaurus* gestellt). Erstere gleichen Jungvogeldunen. Nach dem Federentstehungsmodell von PRUM repräsentieren die Federn von *Sinornithosaurus* die Stadien

2 und 3a.⁷⁶ WELLNHOFER (2001b) beschreibt drei Typen: einzelne Fasern, lange Faserbüschel und Filamente, die in fischgrätenartigem Muster um eine zentrale Achse angeordnet sind (Abb. 27). Ein Nachweis der Anhänge fehlt an den Händen und am Schwanz; das könnte aber auf schlechte Erhaltung zurückzuführen sein (WITMER 2002, 14). Ein später gemachter, unbenannter Fund, der wahrscheinlich zu *Sinornithosaurus* gestellt werden kann, besitzt jedoch faserige Strukturen an den Händen und am Schwanz (JI et al. 2001). Eine Verankerung in der Körperoberfläche ist nicht dokumentiert, vielmehr sind die Integumentstrukturen abgelöst von der Körperoberfläche fossilisiert (XU et al. 2001, 201). Aufgrund der Art der Erhaltung schließen XU et al. (2001, 201) aus, dass es sich um interne Strukturen handelt.

Die Zuordnung einiger Integumentstrukturen zu Stadium 3 ist allerdings kaum gerechtfertigt. Die nachweisbaren Verzweigungen sind geringfügig und bilden keine flächige Struktur. Zudem bezweifeln Kritiker trotz der genannten Argumente von XU et al. (2001), dass es sich überhaupt um Anhänge handelt. Darauf wird in Abschnitt 3.2 eingegangen.

Abb. 27 *Sinornithosaurus millenii*, verschiedene Konstellationen der faserigen Körperanhänge. Die Sterne zeigen die körpernahen Enden der Anhänge an. Jeder Anhang besteht aus vielen einzelnen Filamenten. Balken: 5 mm. (Aus XU et al. 2001; mit freundlicher Genehmigung)



Shuvuuia (Alvarezsauridae)

Diese Gattung aus der Familie Alvarezsauridae, deren Verwandtschaft mit den Vögeln kontrovers diskutiert wird⁷⁷, ist erst aus der Oberkreide der Mongolei bekannt (**Abb. 28**). Mit ca. 60 cm Länge ist *Shuvuuia* einer der kleinsten Dinosaurier. SCHWEITZER et al. (1999) fanden Fasern von unterschiedlicher Länge und unterschiedlichem Durchmesser (im Durchschnitt ca. 0,2 mm), in Büscheln erhalten, die senkrecht zur Achse der Knochen standen. Sie beschreiben die Fasern als extrem fein, dennoch hohl und interpretieren sie als federartige Strukturen (SCHWEITZER et al. 1999, 146). Dass die Fasern hohl gewesen sein könnten, geht aus der Mikrofotographie eines Querschnitts einer einzelnen, mit 0,5 mm besonders dicken Faser hervor, die im Zentrum heller erscheint. Außerdem wurde beta-Keratin nachgewiesen, was ebenfalls typisch für Federn ist. WITMER (2002, 14) äußerte sich jedoch skeptisch: „These findings are more provocative than conclusive, and, given the controversial phylogenetic position of alvarezsaurids (...), one should be hesitant to make too much of these findings.“ Der Hinweis auf die phylogenetische Position der Alvarezsauridae tut allerdings nichts zur Sache, welche genaue Struktur die Faserstrukturen von *Shuvuuia* hatten.

Haplocheirus (Alvarezsauridae)

Diese Gattung machte im Jahr 2010 von sich reden als erster befiederter Fund, der in älterem Schichten als *Archaeopteryx* im Oberjura geborgen wurde (CHOINIERE et al. 2010). Der Fund war auch deshalb bemerkenswert, weil Alvarezsauriden-Gattungen zuvor nur aus der sehr viel jüngeren obersten Oberkreide bekannt waren. Deren systematische Stellung ist sehr umstritten (handelt es sich um sekundär flugunfähige Vögel oder sind die vogeltypischen Merkmale konvergent entstanden?). Die Natur der Körperbedeckung von *Haplocheirus* ist jedoch unklar. *Haplocheirus* besaß möglicherweise faserige Strukturen an den Armen (so in einer Rekonstruktion bei STONE 2010; **Abb. 29**), ein Flaumbesatz wird auch in anderen Rekonstruktionen dargestellt; in der Originalarbeit (CHOINIERE et al. 2010) ist davon jedoch nicht die Rede.

Sciurumimus (Megalosauroida)

Bei dieser oberjurassischen Gattung (**Abb. 30**) unklarer systematischer Stellung wurden faserige Strukturen an der Basis des Schwanzes und an Teilen des Körpers gefunden. RAUHUT et al. (2012, 11746) beschreiben sie als identisch mit Typ-1-Federn (nach PRUMS Modell). Das erscheint etwas gewagt, da Details über den Bau und die Verankerungen im Körper nicht klar

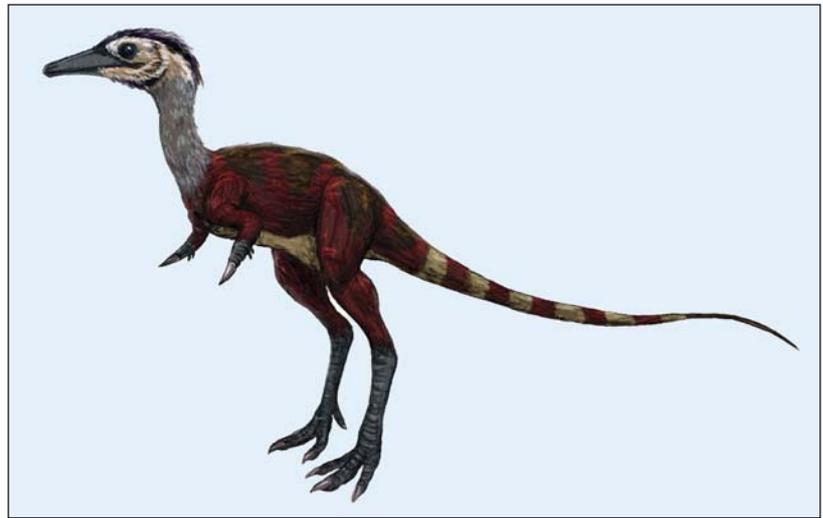


Abb. 28 *Shuvuuia deserti*, Rekonstruktion. (FunkMonk, CC BY-SA 3.0)

erkennbar sind. RAUHUT et al. (2012, 11749) beschreiben die teils gut erhaltenen Anhänge, die sie als Protofedern bezeichnen, als wahrscheinlich fädig („monofilaments“), Verzweigungen seien nicht erkennbar oder eher Artefakte aufgrund der Kompaktion des Fossils. Aufgrund des Erhaltungszustandes könne nicht nachgewiesen werden, dass die Fasern hohl waren. Möglicherweise seien Follikel nachweisbar; die Interpretation der betreffenden Strukturen sei aber unsicher (RAUHUT et al. 2012, 11751).

Abb. 29 Rekonstruktion von *Haplocheirus sollers*. Der Besitz von Federn ist allerdings nicht gesichert. (Aus STONE 2010, mit freundlicher Genehmigung)





Abb. 30 Präparierter Holotyp von *Sciuromimus alberdoerferi*. (CC BY-SA 3.0)

Dilong (Proceratosauridae, Tyrannosauroidae)

Dilong ist eine weitere Gattung mit filamentösen Strukturen, die nicht näher mit den Vögeln verwandt ist. Bei einem Exemplar wurden am Schwanz über 20 mm lange einfache Anhänge gefunden, die in einem Winkel von 30° bis 40° abstehen und am Ende wahrscheinlich verzweigt sind. Auch in der Nähe des Kiefers wurden Filamente nachgewiesen (WELLNHOFER 2004; XU et al. 2004).⁷⁸ Die ursprünglich zu basalen Tyrannosauriden gestellte Gattung wurde inzwischen als Proceratosauride identifiziert (PORFIRI et al. 2014).

Yutyranus (Tyrannosauridae)

Die Körperbedeckung von *Yutyranus* bestand aus langen Filamenten von mindestens 15 cm

Abb. 31 Schwanz-Fragment von *Yutyranus*, links mit faserigen Anhängen. (Kumiko, CC BY-SA 2.0)



Länge, die im Bereich der Schwanzwirbelsäule erhalten sind (**Abb. 31**). Morphologische Details sind nicht erhalten (XU et al. 2012). Die Bezeichnung als „Federn“ erscheint nicht gerechtfertigt, zumal *Yutyranus* eine Körperlänge von etwa neun Metern erreichte und über eine Tonne schwer war. Für eine stammesgeschichtliche Verbindung mit Vögeln ist ein derart großes Tier völlig ungeeignet.

Ornithomimus (Ornithomimidae)

In den Jahren 2012 und 2016 wurden bei den „Vogel-Nachahmern“ unter den Dinosauriern, den Ornithomimidae, schnellen Läufern vergleichbar den heutigen Laufvögeln, Reste federartiger Anhänge bei juvenilen Tieren und eine flügelartige Struktur mit verlängerten Federn (ein sogenanntes „Pennibrachium“⁷⁹) bei ausgewachsenen Exemplaren nachgewiesen (ZELENITSKY et al. 2012, VAN DER REEST et al. 2016a) (**Abb. 32**). Die schlechte Erhaltung erlaubt keine sichere Klärung darüber, ob es sich bei den Anhängen bei den adulten Exemplaren um flächige Federn handelt; die Abbildungen bei ZELENITSKY et al. (2012) lassen keine flächigen Strukturen erkennen.

VAN DER REEST et al. (2016a) fanden an einem ca. 4 m großen *Ornithomimus*-Fund aus der Oberkreide Nordamerikas (Dinosaur Park Formation of Alberta, Kanada) eine federartige Körperbedeckung. Die Autoren beschreiben die Strukturen als unzweideutige Federn, es handelt sich aber nur um Fasern mit einer Länge von 25 bis 87 Millimetern und nur 0,2–0,5 mm Durchmesser. In Figure 3 der Autoren (**Abb. 33**) werden die Körperanhänge als „filamentous“ beschriftet, auch in den weiteren Abbildungen werden die Anhänge faserig dargestellt. Die Fasern sind als dunkle kohlige Abdrücke erhalten. Daher ist es problematisch, dass die Autoren die Anhänge als „Federn“ bezeichnen.

Die Art der Körperbedeckung und die nackten Bereiche ähneln stark den Verhältnissen heutiger großer Laufvögel.

Der bereits 2009 gemachte Fund ist besonders bemerkenswert, weil nicht nur die Körperbedeckung in sehr guter Erhaltung überliefert ist, sondern auch klar erkennbar ist, welche Körperteile nicht bedeckt waren, da im Bereich des Fußes auch fossile Spuren von Hautresten sehr gut sichtbar sind. Die Körperbedeckung an Schwanz und an den Beinen und die nackten Bereiche ähneln stark den Verhältnissen heutiger großer Laufvögel wie Strauß oder Emu. So sind die Unterseite des Schwanzes und die Beine ab etwa der Mitte des Oberschenkels unbedeckt.

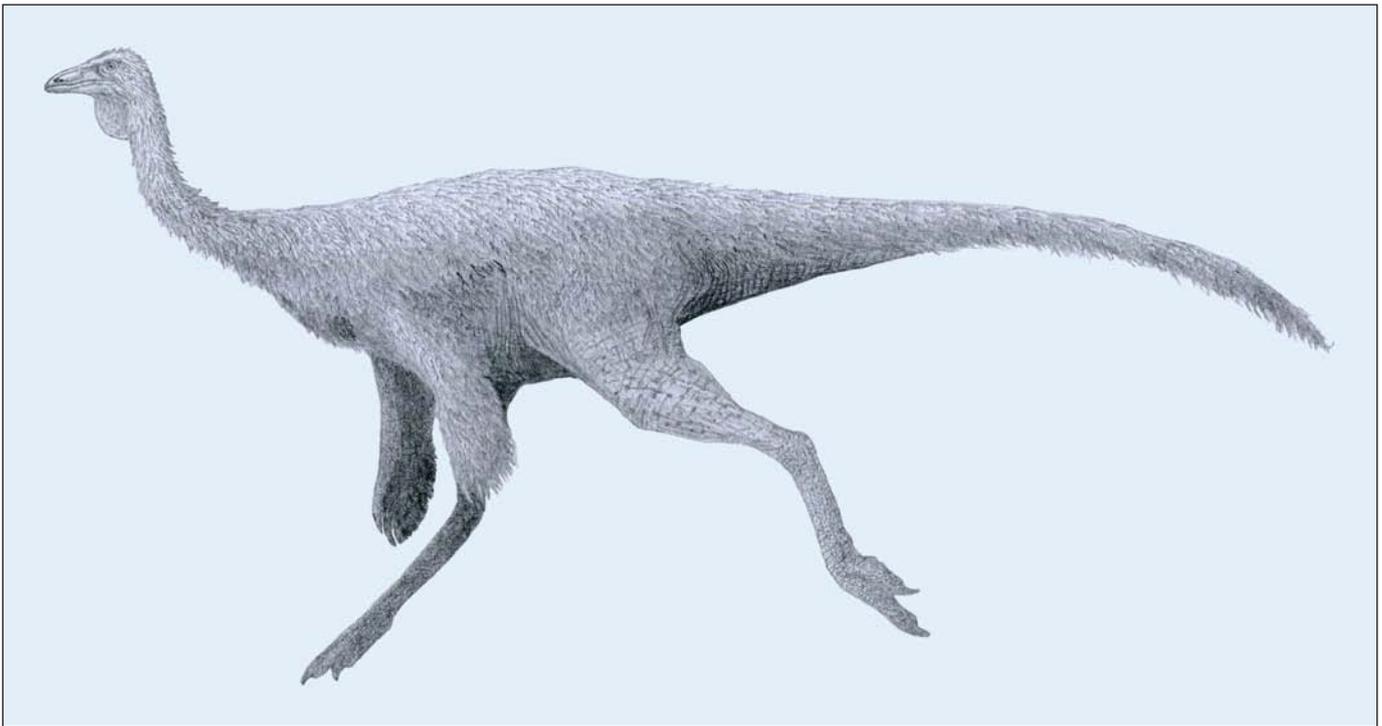


Abb. 32 Rekonstruktion von *Ornithomimus*. (Tom PARKER, CC-BY-SA 4.0)

Die Forscher schließen aus der gesamten Befund-situation auf eine ähnliche Thermoregulation bei *Ornithomimus* wie bei den heutigen Strau-ßen.

Da die Ornithomimiden und die heuti- gen großen Laufvögel im aktuell favorisierten Evolutionsmodell auf relativ weit entfernten Ästen angeordnet sind, werden die genannten weitreichenden Ähnlichkeiten als Konvergenzen (=unabhängig entstandene Ähnlichkeiten) inter-pretiert, also nicht als Indizien für gemeinsame Abstammung.

Aurornis (Troodontidae?)

Der etwa 50 cm lange *Aurornis xui* (**Abb. 34**) wurde in oberjurrassischen Sedimenten der Tiao-jishan-Formation Chinas gefunden (160 Milli- onen radiometrische Jahre) und 2013 erstmals beschrieben (GODEFROIT et al. 2013a). Die sys- tematische Einordnung (Avialae? Troodontidae?) ist umstritten (GODEFROIT et al. 2013a, BRUSATTE et al. 2014). *Aurornis* war vermutlich vollständig befiedert, allerdings nur mit flaumartigen Fed- ern, die als Filamentbüschel ausgebildet waren. Konturfedern sind nicht erhalten (GODEFROIT et al. 2013a⁸⁰). Ob man unter diesen Umständen überhaupt von „Befiederung“ spre- chen sollte, sei dahingestellt. Dennoch gibt es Rekon- struktionen von *Aurornis*, bei denen Konturfedern angedeutet sind (**Abb. 34, links**); und es wird vermutet, dass *Aurornis* einen Gleitflug ausüben konnte (WOOLSTON 2013⁸¹). Angesichts der Art der nachgewiesenen Körperbedeckung erscheint das jedoch als sehr fraglich und spekulativ. Neu- erdings betrachten PEI et al. (2017) aufgrund detaillierter Analysen osteologischer Merkmale *Aurornis* als Juniorsynonym von *Anchiornis*.

Die stratigraphische Position (Oberjura) scheint nicht gesichert zu sein; der Fund wurde von einem Händler erworben und könnte auch aus der Unterkreide stammen und 35 Millionen radiometrische Jahre jünger als berichtet sein (BALTER 2013⁸²).

Scansoriopteryx (*Scansoriopterygidae*)

Die Scansoriopterygiden mit den Gattungen *Scansoriopteryx*, *Epidexipteryx* und der merk-

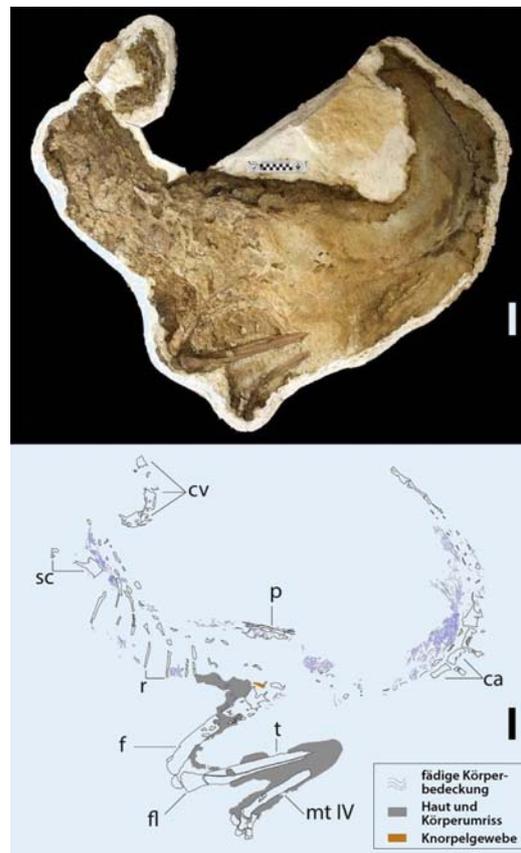


Abb. 33 Fossil erhaltenes partielles Skelett von *Ornithomimus* und Liniendiagramm vom erhaltenen Material mit Hervorhebung der fädigen Anhänge. Balken: 10 cm. Abkürzungen unten: ca Schwanzwirbel, cv Brustwirbel, f Femur, fl Fibula, mt IV Metatarsale IV, p Beckenelemente (Ilium und Sacrum), r Rippen, sc Schulterblatt. (AUS VAN DER REEST et al. 2016; mit freundlicher Genehmigung)



Abb. 34 Links: *Aurornis*-Fossil. Balken: 5cm (aus GODEFROIT et al. 2013a, mit freundlicher Genehmigung). Rechts: Irreführende Rekonstruktion von *Aurornis* mit Fiederung, die durch den fossilen Befund nicht gedeckt ist. (El fosilmaníaco, CC BY-SA 3.0)

würdigen Gattung *Yi* werden bezüglich ihrer systematischen Zugehörigkeit und ihrer möglichen Bedeutung als Vogelvorfahren kontrovers diskutiert. Sie weisen einige Merkmale auf, die für ein Leben in Bäumen sprechen, z. B. der Bau von Hand und Fuß (ZHANG et al. 2002, CZERKAS & FEDUCCIA 2014; das motivierte auch die Namensgebung für *Scansoriopteryx*: „kletternder Flügel“). Einige Forscher sehen

sie aufgrund ihrer Anpassungen ans Baumleben fast als Kronzeugen dafür, dass der Vogelflug von Bäumen und nicht vom Boden aus seinen Start nahm (CZERKAS & YUAN 2002, 65; CZERKAS & FEDUCCIA 2014; vgl. Abschnitt 4.2). Nach der Überzeugung von CZERKAS & FEDUCCIA (2014) liegen daher die Ursprünge der Vögel außerhalb der Dinosaurier und reichen zurück zu urtümlichen Archosauriern. Falls die (immer noch umstrittene) Datierung in den unteren Oberjura korrekt sein sollte, würde diese Sicht wegen der zeitlichen Passung zusätzlich gestützt.⁸³

Abb. 35 *Scansoriopteryx heilmanni*, CAGSO2-IG-gausa-1/DM 607, © The Dinosaur Museum und Stephen A. CZERKAS, 2002. Am Kopf, an der Wirbelsäule und an den Beinen sind faserige Strukturen erkennbar. Balken: 1 cm.. Unten: Zwei Rekonstruktionen (beide Zeichnungen: Matt MARTYNIUK, links CC BY 3.0, unten CC BY 2.5). Flächige Federn sind nicht nachgewiesen.



Die Scansoriopterygiden waren nur spatzen- bis taubengroß. Hervorstechendes Merkmal ist der stark verlängerte dritte Finger, typisch sind auch der kurze, hohe Schädel, große Frontzähne und lange Arme.

Die Fossilien aller drei Scansoriopterygiden-Arten weisen Spuren eines Federkleids auf. Bei zwei jugendlichen Exemplaren von *Scansoriopteryx* wurden Spuren daunenartiger Federn gefunden, besonders an Hand und Arm (Abb. 35). CZERKAS & YUAN (2002) vermuten, dass die Tiere im erwachsenen Zustand gleiten konnten (ebenso auch CZERKAS & FEDUCCIA 2014⁸⁴), allerdings sind nur dünne fadenförmige Federn in V-förmiger Anordnung nachgewiesen mit Ausnahme langer bandförmiger Schwanzfedern (s. Abschnitt 3.1). Rekonstruktionen, die die Ausbildung flächiger Federn an der Peripherie der Vorderextremitäten andeuten, gehen über den fossilen Befund hinaus; solche Federn sind nicht nachgewiesen, sondern werden nur von manchen Forschern vermutet. Bei CZERKAS & YUAN (2002) und CZERKAS & FEDUCCIA (2014) sind nur faserige Strukturen in den Abbildungen und Nachzeichnungen zu sehen.



Epidexipteryx (*Scansoriopterygidae*)

Auch diese Gattung (Abb. 36) wurde in der Daohugou-Formation entdeckt, deren geologisches Alter bislang nicht geklärt ist (mutmaßlich unterer Oberjura, evtl. aber Unterkreide).⁸⁵ Der Fund stammt ebenfalls von einem Jungtier. *Epi-*

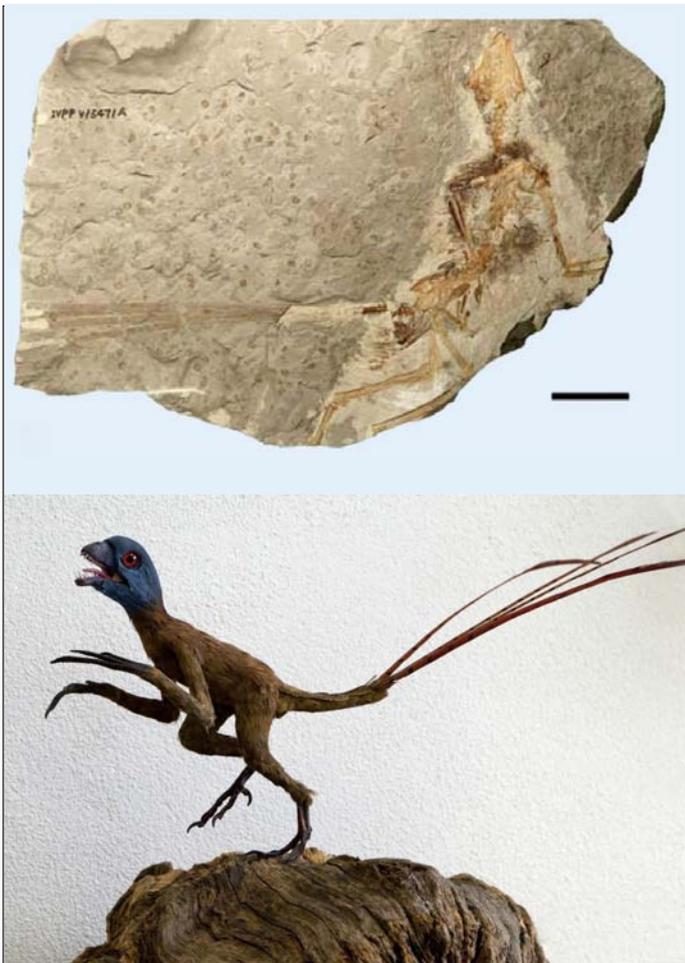


Abb. 36 Oben: *Epidexipteryx*-Fossil; die bandartigen Federn sind gut zu sehen. Balken: 5 cm (aus Xu & Guo 2009; mit freundlicher Genehmigung); unten: Rekonstruktion (Foto: LWL-Museum für Naturkunde)

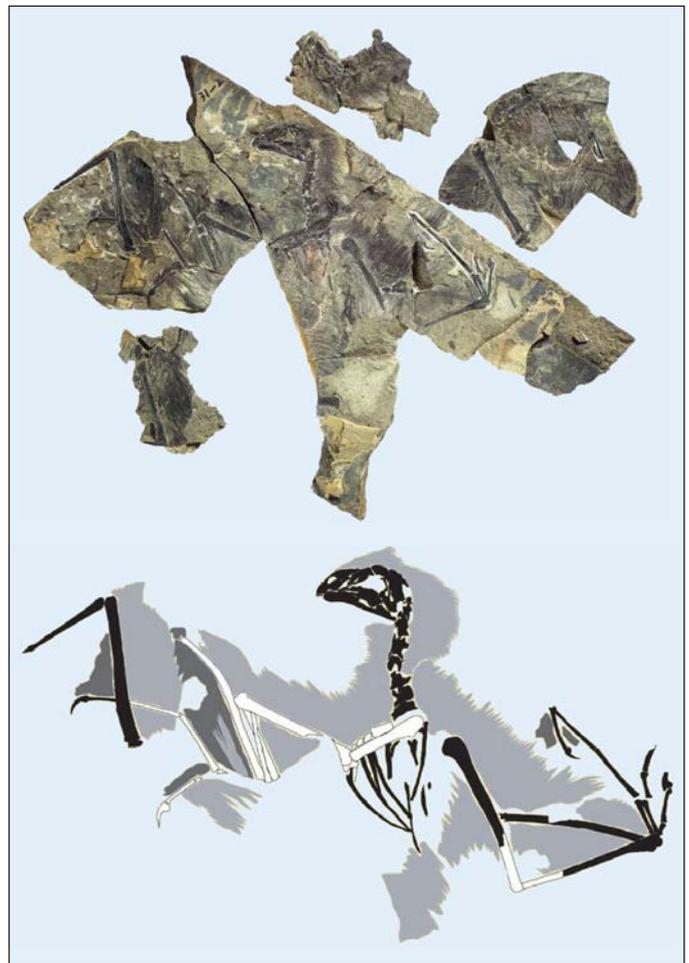


Abb. 37 Oben: Fossil von *Yi qi* mit deutlich erkennbaren faserigen Abdrücken; unten Zeichnung mit Andeutung der Körperbedeckung. (Aus Xu et al. 2015; Bild oben aus online-Zusatz; mit freundlicher Genehmigung)

dexipteryx hui ist taubengroß, besitzt wie *Scansoriopteryx* einen dünnen, faserigen Körperbesatz („Federn“) am Rumpf und am Hals sowie am Schwanz zwei Paar bis zu 19 cm lange bandartige Federn; flugtaugliche Federn sind nicht erhalten (ZHANG et al. 2008, 1105, 1107; XU & GUO 2009⁸⁶; SULLIVAN et al. 2014). An den Extremitäten wurde allerdings keine Körperbedeckung gefunden, was aber ein Erhaltungsartefakt sein kann (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 844; SULLIVAN et al. 2014). ZHANG et al. (2008, 1107) schließen nicht aus, dass *Epidexipteryx* sekundär flugunfähig gewesen sein könnte; CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 600) vertreten dies sogar ausdrücklich.

Yi (Scansoriopterygidae)

Eine dritte erst in jüngerer Zeit entdeckte Art, die zu den Scansoriopterygidae gestellt wird, ist der merkwürdige *Yi qi* („merkwürdiger Flügel“ in der Mandarin-Sprache) aus dem Grenzbereich Mittel-/Oberjura der Tiaojishan-Formation in der Hebei-Provinz in China.⁸⁷ Eigenartig an dieser Art ist vor allem ein langer stabförmiger Knochen, der vom Handgelenk ausgeht und an dem vermutlich eine Flughaut aufgespannt war, worauf fossilisierte Reste membranartiger



Abb. 38 Rekonstruktion von *Yi qi*. (Emily WILLOUGHBY; CC BY-SA 4.0)

(häutiger) Strukturen im Bereich der Hand und der Vorderextremitäten hindeuten (XU et al. 2015; **Abb. 37**). Die Rekonstruktion als quasi fledermausähnliches Tier (**Abb. 38**) gilt aber nicht als eindeutig gesichert. *Yi qi* war auch mit büscheligen haarartigen Anhängen ausgestattet, deren Federnatur wie bei den anderen Arten dieser Familie fragwürdig ist.

Die faserigen Körperanhänge waren extrem dünn, büschelig und pinselartig, sie konnten kaum eine aerodynamische Bedeutung besessen haben. Die Federnatur der Körperanhänge wird auch durch den mutmaßlichen Nachweis von Melanosomen sehr unterschiedlicher Größe begründet (XU et al. 2015; vgl. aber Abschnitt 3.3; XU et al. weisen selbst darauf hin, dass der Nachweis, dass es sich tatsächlich um Melanosomen handelt, schwierig und umstritten ist).

Serikornis (Paraves, inc. sedis)

Diese jüngst (2017) beschriebene, sehr gut erhaltene Gattung (**Abb. 39**) aus der oberjurassischen Tiaojishan-Formation (Liaoning-Provinz, China) besitzt neben Dino-Flaum auch Körperanhänge, die als Stadium 3 nach dem Modell vom PRUM interpretiert werden können – gefiederte Haare – und kann am ehesten in Bezug auf Federentstehung als Übergangsform gewertet werden.

Serikornis war etwa 60 cm groß, vermutlich ein Waldbewohner, der wahrscheinlich auch auf niedriges Geäst klettern könnte (wofür die Existenz stark gebogener Klauen sprechen könnte) (LEFÈVRE et al. 2017, 11). Unterschiedlich ge-

staltete flaumige oder fiederige Körperanhänge bedeckten den ganzen Körper, auch Beine und Füße bis zu den Fußphalangen (LEFÈVRE et al. 2017). Neben Regionen mit flaumartigen, unverzweigten und dünnen, büscheligen Haaren sind an den Armen, Beinen, auf dem Rücken und am Ende des Schwanzes auch flächig-fiederige Anhänge mit zentraler Achse überliefert. Die Vorderextremitäten waren mit mehreren Lagen relativ kurzer, schlanker, symmetrischer und wenig differenzierter federartiger Anhänge besetzt (eine ähnliche Situation wie bei *Anchiornis*, bei aber echte Federn ausgebildet waren, s. Abschnitt 3.6). Die Beschreiber erwähnen auch ein großes Propatagium (Flughaut); dessen Existenz scheint aber nur indirekt erschlossen und nicht fossil nachgewiesen zu sein (LEFÈVRE et al. 2017, 7⁸⁸). Schwung- und Deckfedern – wenn man von „Federn“ sprechen möchte – sind nicht unterscheidbar (anders als beim „Urvogel“ *Archaeopteryx*, bei der vierflügeligen Gattung *Microraptor*, bei *Confuciusornis* und bei modernen Vögeln).

Aufgrund der sehr guten Erhaltung und der erkennbaren feinen Details kann man nach Auffassung der Beschreiber ausschließen, dass Federstrahlen (Bogen- und Hakenstrahlen) ausgebildet waren. Vermutlich waren die Federn zudem nicht leicht und nicht steif genug, um ausreichend Schub zu erzeugen. *Serikornis* war somit flugunfähig und es ist fraglich, ob man überhaupt von Flügeln sprechen sollte.

Darüber, wie die Anhänge im Körper verankert waren, ist offenbar nichts bekannt; die Autoren äußern sich nicht dazu. Damit besteht über einen wichtigen Kennzeichen echter Federn

Abb. 39 Rekonstruktion von *Serikornis*. (Emily WILLOUGHBY; CC BY-SA 4.0)



Unklarheit. Die flächigen Federn waren klein, schlank und symmetrisch. Somit fehlen alle wesentlichen Merkmale flugtauglicher Federn (vgl. CHUONG et al. 2003; Einleitung von Kapitel 3). Daher wird *Serikornis* hier zu den Gattungen mit Dino-Flaum gestellt.

Da die Körperanhänge also mit großer Wahrscheinlichkeit nicht für Flugzwecke genutzt werden konnten und auch die Fähigkeit zum Gleitflug wahrscheinlich nicht gegeben war – allenfalls könnten die Federn bei einem Sturzflug bremsend gewirkt haben –, stellt sich die Frage nach ihrer Funktion. Die Forscher diskutieren Thermoregulation und Zurschaustellung („display“, Balz); erst später seien die „Federn“ für den Flug kooptiert worden (vgl. dazu Kapitel 5).

Auch der Skelettbau zeigt keine Anpassung an einen Flug und spricht für ein Leben am Boden. Insbesondere waren die Vorderextremitäten viel zu kurz für eine Flugfunktion. Die für einen Flügelschlag erforderlichen Bewegungen waren aufgrund der geraden Form von Elle und Speiche kaum möglich; die Beinmerkmale sprechen für eine Fortbewegung als Läufer (LEFÈVRE et al. 2017, 10f.).

Dino-Flaum bei Ornithischiern

Die bisher beschriebenen Funde mit faseriger Körperbedeckung gehören zu den Theropoden-Dinosauriern und damit zur Ordnung der Saurischia (Echsenbecken-Dinosaurier). Es sind aber auch Fossilien mit haarartiger Körperbedeckung entdeckt worden, die zur anderen Ordnung der Dinosaurier gehören, den Ornithischia (Vogelbecken-Dinosaurier). Diese werden nachfolgend vorgestellt.

Tianyulong (Heterodontosauridae)

Dieses etwa 70 cm lange Fossil (**Abb. 40**) aus der Unterkreide wird als „lebendes Fossil“ seiner Zeit angesehen, da es zur als ursprünglich geltenden Gruppe der Heterodontosauridae gestellt wird (ZHENG et al. 2009). *Tianyulong* besitzt unverzweigte fadenförmige Hautstrukturen. Die bis zu 60 mm langen und 0,4 mm dicken Filamente wurden an drei Stellen in der Nähe der Wirbelsäule vom Hals bis zum Schwanz gefunden, waren relativ starr und scheinen hohl gewesen zu sein. Die Autoren interpretieren dies als äußere Hautstrukturen; es soll sich nicht um innere Versteifungselemente der Haut handeln. WELLNHOFER (2009) ist allerdings der Auffassung, der letzte Beweis fehle, dass es sich wirklich um epidermale und nicht um innere Strukturen handle. Dazu müsse sicher geklärt werden, ob sie wirklich hohl waren, was für eine äußere Hautstruktur sprechen

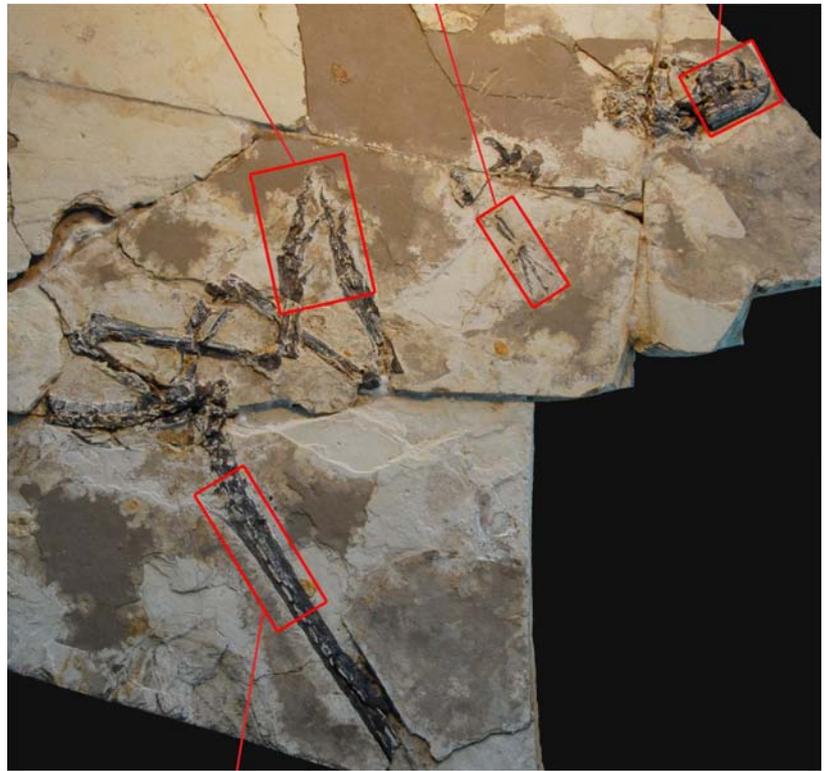


Abb. 40 Fossiles Teilskelett von *Tianyulong* (Paul C. SERENO, CC BY 3.0)

würde. Gegen eine Festigungsfunktion führt er an, dass die Filamente im Schwanzbereich extrem lang sind und die Schwanzwirbelsäule ohnehin durch verknöcherte Sehnen versteift gewesen sei. Vergleichbare epidermale Bildungen kennt man schon lange von den ebenfalls nicht näher verwandten Flugsauriern.

Die Länge der Anhänge erinnert an die langen Anhänge von *Beipiaosaurus*, die allerdings anders als die fadenförmigen Strukturen von *Tianyulong* abgeflacht waren.

Psittacosaurus (Ceratopsia)

Auch die Gattung *Psittacosaurus* (Abb. 21) wurde in der Unterkreide gefunden. Der Schwanz war von einer Reihe dicht stehender, langer, recht starrer Borsten gesäumt, die möglicherweise röhrenförmig ausgebildet und tief in der Haut verankert waren (MAYR et al. 2002). Wie bei *Tianyulong* zeigt auch dieser Fund, dass solche Strukturen nicht in direktem Zusammenhang mit dem Ursprung von Federn stehen müssen, da keine nähere Verwandtschaft mit Theropoden besteht (WELLNHOFER 2002, 474). Die Funktion der Anhänge ist unklar, zumal offenbar nur bestimmte Teile des Körpers damit bedeckt waren;⁸⁹ am ehesten wird eine Signalfunktion vermutet. Eine Homologie mit ähnlichen Strukturen bei Theropoden-Gattungen sehen MAYR et al. (2002, 364) als fraglich an.

Eine neuere Untersuchung (MAYR et al. 2016) zeigte, dass die Schwanzborsten in Bündeln zu 3–6 Borsten angeordnet sind, die meist 1,5–1,7 mm dick und bis zu 15 cm lang sind; am Schwanzende sind sie dünner (nur 0,5

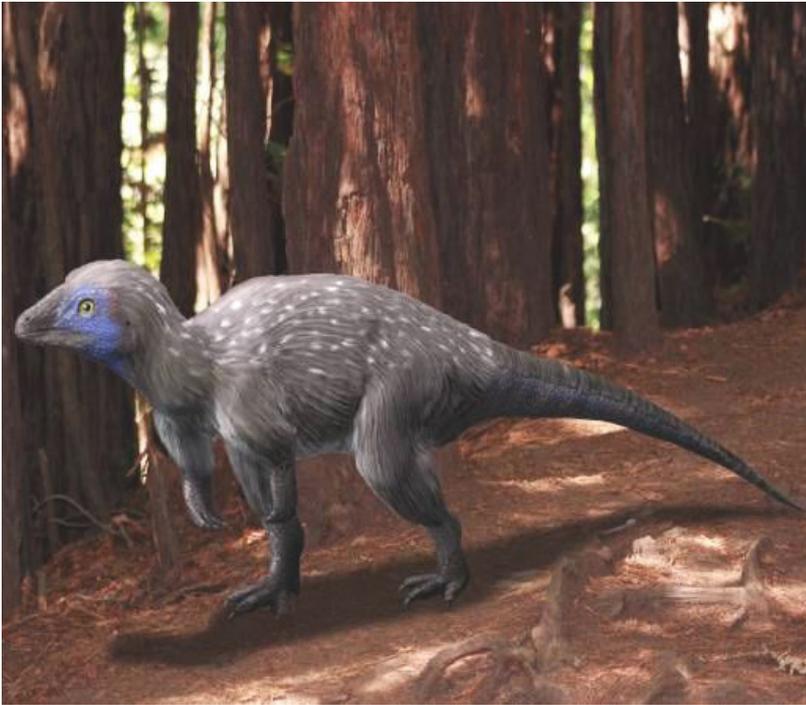


Abb. 41 Rekonstruktion von *Kulindadromeus zabaikalicus*. (Nobu TAMURA, CC BY-SA 4.0)

mm im Durchmesser an der Basis). Sie ähneln damit den EBFF von *Beipiaosaurus* (s. o.) und von *Tianyulong*. Follikel wurden nicht nachgewiesen. Nach MAYR et al. (2016, 7) ähneln die Borsten dem verhornten Stachel auf dem Kopf des Hornwehrovogels (*Anhima cornuta*) oder den Bartborsten des Truthahns, die nicht mit Federn homolog sind, da sie keine Follikel haben. Anders als Federn wachsen diese Borsten kontinuierlich. Die Bartborsten sind hohl; es kann also daraus, dass faserige oder borstige Körperanhänge hohl sind, nicht auf eine Federnatur geschlossen werden. Das gilt auch für den Nachweis von Federkeratin und für Verzweigungen, beides kommt auch bei Bartborsten vor (CHUONG et al. 2003, 47⁹⁰) und kann daher nicht als sichere Belege für echte Federn gelten.

Kulindadromeus (Neornithischia inc. sedis)

Nach Merkmalen des Beckens wird auch *Kulindadromeus* (Abb. 41) zu den Ornithischiern gestellt; es wurden Reste von mehreren hundert Exemplaren in Schichten aus dem Bereich Mittel-/Oberjura gefunden (GODEFROIT et al. 2014a). Neben Schuppen wurden auch verschiedene filamentöse und bandartige Strukturen an verschiedenen Stellen der Fossilien entdeckt. Unverzweigte fadenförmige Anhänge gab es im Kopf- und Brustbereich, sie sind kürzer und dünner als die borstenartigen Anhänge bei *Psittacosaurus* und die filamentösen Strukturen bei *Tianyulong*. Am ehesten sind sie den Anhängen von *Sinosauropteryx* und dem Stadium 1 von PRUMS Modell vergleichbar (GODEFROIT et al. 2014a, 453). Außerdem wurden am Oberarm und Oberschenkel Gruppen von 6-7 bis 15 Mil-

limeter langen Filamenten entdeckt, die gemeinsam an einer Art Grundplatte entspringen und den Typ-3-Federn vom PRUMS Modell ähneln. Sie ähneln laut GODEFROIT et al. (2014a, 453f.) Daunenfedern heutiger Küken. Schließlich wurden im oberen Bereich des Schienbeins Gruppen von 6-7 bandartigen Strukturen herauspräpariert, die 15-20 mm lang sind. Jedes dieser Bänder ist aus etwas zehn parallelen, bis zu 0,1 mm dicken Fäden zusammengesetzt. Dieser Integument-Typ ist sonst bisher bei keiner anderen Art entdeckt worden. Als Funktion der Körperbedeckung wird Wärmeschutz oder innerartliche Kommunikation vermutet.

Spezielle „Federn“ bei einem Hypsilophodontier

ALIFANOV et al. (2014) berichten von speziellen Integumentstrukturen bei einem Hypsilophodontier aus der Ornithischier-Gruppe der Ornithopoden, die sie als Borstenschuppen (bristle scales) bezeichnen. Es handelt sich dabei um relativ kleine Hornplatten, an deren Rand sich mehrere flache Borsten befanden. Eine der Varianten besteht aus nur einer Borste und wird von den Autoren als möglicherweise homolog mit „Protofedern“ angesehen, was eine Entstehung von Federn aus Reptilschuppen unterstützen würde.

3.2 Handelt es sich bei Dinosaurier-Flaum um Kollagenfasern der Haut?

Der Biologe Theagarten LINGHAM-SOLIAR von der University of KwaZulu Natal / Südafrika führte viele Jahre lang Fossilisierungsversuche mit Reptilien- und Fischhäuten durch und hat in mehreren Arbeiten gezeigt, dass Zerfallsstadien von Kollagenfasern der Haut einigen fossilen Strukturen stark ähneln, die gewöhnlich als Protofedern bzw. Federvorstufen bei Dinosauriern gewertet werden (vgl. z. B. FEDUCCIA et al. 2005, LINGHAM-SOLIAR et al. 2007; 2012; 2014; 2016a).

Erste Ergebnisse solcher Experimente veröffentlichte LINGHAM-SOLIAR bereits Anfang des neuen Jahrtausends. In einer ausführlicheren Arbeit berichten FEDUCCIA et al. (2005) von Studien an Zerfallsstadien von Geweben der Körperbedeckung verschiedener heute lebender Reptilienarten. Diese besitzen komplexe Muster von Kollagenfasern in der Haut. Im Zustand des Zerfalls gleichen sie auffallend den fossilen Überresten der mutmaßlichen sogenannten „Protofedern“ bei fossilen Dinosauriergattungen.

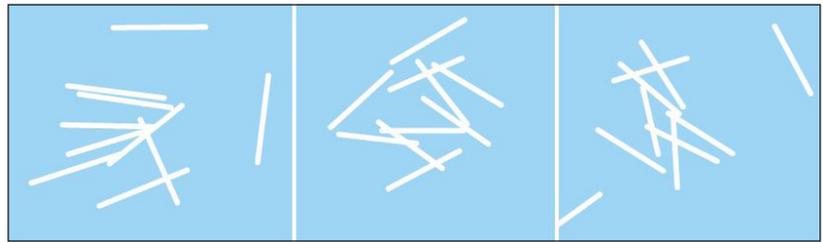
Die Autoren halten es daher für wahrscheinlich, dass es sich bei den „Dino-Federn“ um Reste eines Faser-Netzwerks handelt, welches das Integument der Dinosaurier verstärkte. Der Zerfall der Haut führe demnach zu Mustern, die den fossilen „Protofedern“ gleichen.

Die Deutungen der Integumentstrukturen einiger Theropoden als Federvorstufen halten die Autoren für weitgehend spekulativ, etwa die Interpretation, dass Helligkeitsunterschiede der größeren Strukturen bei *Sinosauroptryx* darauf schließen lassen, die Fasern seien hohl gewesen (wie es der Federentstehungs-Hypothese von PRUM entsprechen würde) (FEDUCCIA et al. 2005, 134). Auch die auffälligen V- oder Y-förmigen Verzweigungen der Fasern bei *Sinornithosaurus* (Abb. 26) sprächen nicht für ein einfaches „Protofeder“-Verzweigungsmuster, denn es gebe auch „+“- und „X“-förmige Konstellationen der Fasern, die mit dieser Deutung unvereinbar sind. FEDUCCIA et al. vergleichen die verschiedenen Positionen der Fasern bei den Fossilien mit den unterschiedlichen Konstellationen von Stäbchen eines Mikado-Spiels, die teilweise auch V- oder Y-Formationen annehmen (Abb. 42).

Im Zustand des Zerfalls gleichen Kollagenfasern auffallend den fossilen Überresten mutmaßlicher „Protofedern“ bei fossilen Dinosauriergattungen.

Sollten FEDUCCIA et al. (2005) und LINGHAM-SOLIAR (2010, 2012, 2014, 2016a) mit ihrer Kritik an der Interpretation der „Protofedern“ richtig liegen, würde das Modell zur Federentstehung von PRUM & BRUSH einen wichtigen Pfeiler verlieren. Die Autoren besprechen die fossilen Belege der fünf Stadien dieses Modells und halten die ersten drei nicht für überzeugend. Vielmehr fehlen nach ihrer Auffassung irgendwelche strukturellen biologischen Belege für die Existenz von Protofedern bei den Dinosauriern der Unterkreide vollständig (FEDUCCIA et al. 2005, 146). Die Körperanhänge von *Caudipteryx*, die das vierte Stadium repräsentieren könnten, seien aufgrund verschiedener anatomischer Merkmale dieser Gattung eher als Rückbildungen denn als Vorstufen zu betrachten – eine Deutung, die auch von anderen Forschern als wahrscheinlicher betrachtet wird (WELLNHOFER 2002, 474; PETERS 2002a, 349).

Im Falle von *Sinosauroptryx* merkt LINGHAM-SOLIAR (2012, 700) an, dass die Filamente frei stehen sollten, wenn es sich um Protofedern handelt⁹¹ (wie beschrieben sind die Fasern dagegen dicht gepackt und nicht einzeln isolierbar; dieselbe Situation ist bei *Beipiaosaurus* anzutreffen).



LINGHAM-SOLIAR hat seine Kritik an der Federnatur des Dino-Flaums mehrerer Gattungen in einer neueren Buchpublikation zusammengefasst und geht darin recht ausführlich auf die nachfolgend kurz zusammengefassten Gegenargumente seiner Kritiker ein (LINGHAM-SOLIAR 2015b, 271–291).

Kritik an Lingham-Soliar

LINGHAM-SOLIARS Hypothese, es handle sich bei den „Protofedern“ nicht um Körperanhänge, sondern um Kollagenfasern in der Haut, erfährt in der Fachwelt wenig Gegenliebe. Beispielsweise entgegnet GODEFROIT et al. (2014b) am Beispiel von *Kulindadromeus*, dass die Fasern nur in bestimmten Körperregionen überliefert sind, was bei Strukturen der Haut nicht zu erwarten sei. Außerdem hätten sie eine gleichmäßige Anordnung und Dicke; auch das sei bei Kollagenfasern der Haut nicht zu erwarten, wo eher Bündel zu erwarten seien. Und sie entspringen bestimmten Stellen, während Kollagenfasern ohne Unterbrechung in der Haut erhalten sein sollten.⁹²

PRUM (2002, 10) behauptet, dass die Filamente bei dem Therizinosaurier *Beipiaosaurus* gerade dort im Bereich der Ulna seien, wo man Flugfedern bei Vögeln erwarten könne (unter Berufung auf XU et al. 1999; was dort aber so nicht gesagt wird). Außerdem seien die vermeintlichen Kollagenfasern nicht unterscheidbar von Federn, die in denselben Ablagerungen überliefert sind; PRUM (2002, 10) vermerkt dabei leider nicht, an welches Beispiel er hier denkt. Ein weiterer Einwand von PRUM ist, dass beim Alvarezsauriden *Shuvuuia* nachgewiesen sei, dass die faserigen Integumentstrukturen beta-Keratin enthalten hätten, das nur in der Epidermis vorkomme (unter Berufung auf SCHWEITZER et al. 1999).

VAN DER REEST et al. (2016b) weisen LINGHAM-SOLIARS Kritik an der Deutung der Integumentanhänge bei *Ornithomimus* als Federn zurück und liefern Indizien dafür, dass es sich um Anhänge und nicht um Kollagenfasern der Haut handelt. Die Erhaltung von Kollagenfasern sei extrem selten, auch im Vergleich zur Erhaltung von Federkeratin. Die Details der erhaltenen Strukturen passten viel besser zu Integumentanhängen als zu Kollagenfasern.

Abb. 42 FEDUCCIA et al. (2005) verdeutlichen ihre Auffassung, dass die Kollagenfasern durch den Zerfallsprozess verschiedene Positionen einnehmen können, mit der zufälligen Anordnung von Stäbchen bei einem Wurf eines Mikado-Spiels. Einige Stäbchen zeigen eine „Verzweigung“, die der Anordnung von Integumentstrukturen der zerfallenen Haut von Ichthyosauriern und theropoden Dinosauriern ähnelt. (Nach FEDUCCIA et al. 2005)

3.3 Melanosomen – Hinweis auf Federnatur von Dino-Flaum?

Als Belege für die Federnatur von Dino-Flaum und gegen dessen Deutung als Kollagenfasern wird in jüngerer Zeit (auch) der Nachweis bestimmter Melanosomen in den betreffenden Strukturen angeführt. Melanosomen sind wenige μm große, länglich bis rundlich geformte Organelle, die Farbstoffe enthalten und für die Gefiederfärbung sorgen, aber auch zur Stabilität der Federn beitragen können. Aus ihrer Form kann mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit bei Vögeln auf die Farbe der Federn geschlossen werden, was aber nicht unumstritten ist (MOYER et al. 2014). LI et al. (2014, 351) konnten durch einen umfangreichen Vergleich von 181 Gattungen heutiger und fossiler Formen zeigen, dass die Vielfalt der Melanosomen bei flächigen Federn und bei Säugerhaaren sehr viel größer ist im Vergleich zur relativen Einförmigkeit bei faserigen Integumentstrukturen bei Archosauriern und Coelurosauriern.⁹³ ZHANG et al. (2010) werten den Nachweis von zwei Arten von Melanosomen in den als Protofedern interpretierten Integumentfasern der Gattungen *Sinosauropteryx* und *Sinornithosaurus* als Beleg für deren Federnatur.

Der Nachweis von Melanosomen ist allerdings umstritten. Bei rundlichen oder ovalen Mikrostrukturen könnte es sich auch fossilisierte Bakterien handeln (MOYER et al. 2014). Bakterien besiedeln das tote Gewebe, auch Federn toter Vögel. Die dabei entstehenden Muster können durch die lokal unterschiedliche Beschaffenheit der Federn bedingt sein. Die Autoren führten auch Experimente an heutigen Federn durch. Sie halten Bakterien für eher fossilisierbar als Melanosomen. Zwar könnte das Melanin chemisch langzeitstabil sein, doch das gelte nicht für die membranumhüllten Organellen, die das Melanin enthalten.⁹⁴

Der Nachweis von Melanosomen ist umstritten.

LINGHAM-SOLIAR (2011) hat die Arbeit von ZHANG et al. (2010) kritisch analysiert und kommt zu einem negativen Urteil über deren wissenschaftliche Qualität, und zwar in zweierlei Hinsicht. Zum einen sei der Nachweis, dass es sich bei den nachgewiesenen Gebilden wirklich um Melanosomen handelt, nicht erbracht. Er mahnt methodische Mängel an: So seien keine Quer- und Längsschnitte durchgeführt worden und es fehle eine statistische Analyse von Größe und Form der betreffenden Strukturen

(LINGHAM-SOLIAR 2011, 575). Bei stärkerer Vergrößerung zeige sich, dass Form und Größe der Strukturen nicht klar bestimmbar seien; die bei geringerer Vergrößerung erkennbare Form sei eine optische Täuschung (LINGHAM-SOLIAR 2011, 576). Zum anderen äußert LINGHAM-SOLIAR eine grundsätzliche Kritik (vgl. auch LINGHAM-SOLIAR 2015b, 279 ff.): ZHANG et al. hätten gar nicht alle denkbaren Möglichkeiten über die mögliche Natur der mutmaßlichen Melanosomen in Erwägung gezogen, sondern nur die Alternative „Melanosomen oder Bakterien“ geprüft. Daraus aber, dass sie ausschließen können, dass es sich um Reste von Bakterien handelt, könne nicht geschlossen werden, dass es sich um Melanosomen handelt; das wäre eine falsche Dichotomie. Alle denkbaren Arbeitshypothesen müssten getestet werden; und LINGHAM-SOLIAR bringt aufgrund seiner experimentellen Studien eine Reihe von Indizien dafür, dass es sich um zerfallene Reste von Kollagenfasern handeln kann und hält diese Deutung durch die Befunde für besser gestützt. Außerdem könne die Deutung nicht verallgemeinert werden. Die Deutung als Melanosomen könne zwar nicht ausgeschlossen werden, sei aber völlig spekulativ, da ZHANG et al. (2010) seiner Meinung nach keine Belege dafür bringen; so müsste z. B. der Zerfall von Melanosomen untersucht und mit den fossilen Strukturen verglichen werden.

LINGHAM-SOLIAR (2011; 2015b) weist aufgrund dieser Kritikpunkte die Schlussfolgerung von ZHANG et al. (2010) zurück, dass schlüssig gezeigt worden sei, dass die Integumentstrukturen von *Sinosauropteryx* Körperanhänge seien. Weder sei dies positiv gezeigt worden noch seien alle alternativen Deutungsmöglichkeiten geprüft worden. Die Federnatur der betreffenden Filamentstrukturen sei damit weiterhin nicht sicher belegt.

COLLEARY et al. (2015) kommen wiederum zum Urteil, es handle sich doch um Melanosomen. Sie ahmten experimentell Fossilisierung von Federn nach, indem sie diese hohen Temperaturen und Drücken aussetzten, um damit nachzuvollziehen, wie sich chemische Merkmale im Laufe von Millionen von Jahren verändert hätten. Sie verglichen die molekularen Bestandteile der umgewandelten Melanosomen mit denen aus fossilen Integumentstrukturen und fanden Ähnlichkeiten.⁹⁵ Diesen Befund halten sie für unvereinbar mit der Bakterienhypothese und werten ihn daher als Stütze für die Melanosomen-Hypothese. Andererseits weisen LINDGREN et al. (2015) darauf hin, dass manche Mikroorganismen, die zum Abbau der Lebewesen beitragen, Melanin synthetisieren.

Die Kontroverse um den Nachweis von Melanosomen ist noch nicht beendet.

3.4 Zusammenfassung zu den Gattungen mit Dino-Flaum

Auf der Basis des vorstehenden Überblicks über Gattungen mit Dino-Flaum können folgende Beobachtungen zusammengetragen werden:

- In vielen Fällen handelt es sich beim Dino-Flaum um einfache Haare; die Haare sind in manchen Fällen am oberen Ende verzweigt, bei einigen Gattungen büschelig (*Sinornithosaurus*, *Aurornis*, *Kulindadromeus*). Federn, die etwa Stadium 3b von PRUMS Modell ähneln, kommen bei *Serikornis* vor und könnten auch bei *Sinornithosaurus* und *Kulindadromeus* ausgebildet sein.

- Federn besitzen einen hohlen Schaft, entsprechend sollte die erste Stufe der Federentstehung nach dem Ontogenese-Modell von PRUM eine hohle, fädige Struktur gewesen sein. Ein eindeutiger Nachweis dafür, dass die Filamente hohl waren, liegt allerdings nicht vor oder ist in einigen Fällen umstritten, da die Nachweise nur indirekt möglich sind (XU & GUO 2009, 319). Zudem sind auch die mit Federn nicht homologen Bartborsten von Truthühnern hohl und können verzweigt sein (CHUONG et al. 2003, 47; MAYR et al. 2016, 7); daher können diese Kennzeichen nicht als sichere Indizien für eine Federnatur gewertet werden.

- Ein eindeutiger Nachweis von Follikeln konnte nicht erbracht werden. Damit ist auch nicht entscheidbar, ob die Dino-Filamente als „Federn“ von Stadium 1–3 nach PRUMS Modell interpretiert werden können. Nach Auffassung von MAYR et al. (2016, 8) kann man zum genauen Übergang von Fasern zu Federn mangels Kenntnissen über die Ontogenese bei fossilen Formen wenig sagen; wann der Follikel entstand, sei unbekannt.⁹⁶

- Daher kann nicht entschieden werden, ob die Gattungen mit Dino-Flaum als Belege für die Existenz der Stadien 1 und 2 (und eventuell 3b) des Modells von PRUM gelten können, da wesentliche Kennzeichen von Federn an den Fossilien nicht nachweisbar sind.

- Während Federn heutiger Vögel relativ weit voneinander entfernt in der Haut eingesenkt sind und nur bestimmte Bezirke des Körpers (Federfluren) bedecken, ist der Dino-Flaum oft dicht und unstrukturiert angeordnet oder bildet bei manchen Arten eine Art „Kamm“, was bei heutigen Federn nicht bekannt ist (MARTIN 2008, 46). Eine Ausnahme bildet die Gattung *Ornithomimus* mit nachweislich unterschiedlich bedeckten Integumentbezirken.

- Strukturen, die als Melanosomen interpretiert werden und damit Hinweise auf eine Federnatur geben, sind umstritten. Allerdings würde der Nachweis von Melanosomen in den faserigen Integumentstrukturen (Dino-Flaum)

keine Klärung liefern, ob aus Faserstrukturen flächige, flugtaugliche Federn entstanden sind.

- LINGHAM-SOLIAR sieht starke Indizien dafür, dass es sich bei den filamentösen Strukturen um Kollagenfasern der Haut handelt; dies wird von den meisten Forschern jedoch bestritten.

- Bei den Gattungen mit Dino-Flaum aus der Unterkreide Chinas ist das federtypische beta-Keratin bisher nicht nachgewiesen worden (LINGHAM-SOLIAR 2015b, 313), Hinweise gibt es bisher nur bei der oberkretazischen Gattung *Shuvuuia* aus der Mongolei.

Aufgrund dieser Befunde gibt es auch skeptische Stimmen bezüglich der Federnatur des Dino-Flaums. So äußert sich WELLNHOFER (2002, 474): „Natürlich muss man sich auch fragen, ob denn die überwiegend filamentöse Körperbedeckung der chinesischen Dinosaurier überhaupt etwas mit Vogelevolution zu tun hat, zumal auch bei anderen Reptiliengruppen, wie den Flugsauriern, ähnliche Strukturen („Haare“ oder Fasern) gefunden wurden.“⁹⁷ MARTIN & CZERKAS (2000, 687) kommen zum Schluss, dass die Haut einer großen Vielfalt von Dinosauriern bekannt sei, es jedoch unwahrscheinlich sei, dass ein Vorläufer eines federtragenden Integuments darunter sei.⁹⁸ Auch LINGHAM-SOLIAR (2015b, Kap. 6) kritisiert die Bezeichnung der Dinosaurier-Körperanhänge als Federn (unabhängig von der Frage, ob es sich tatsächlich um *Anhänge* handelt) und geht noch weiter, indem er die Vorgehensweise, den Dino-Flaum vorschnell als Federn zu bezeichnen, als „Konsens-Wissenschaft“ brandmarkt, die anscheinend keine überprüfbaren Nachweise für ihre Behauptungen benötigt (LINGHAM-SOLIAR 2015b, 276).⁹⁹

Zur Entstehung flächiger echter Federn (im Sinne der in der Einleitung von Kapitel 3 wiedergegebenen Definition) können den faserigen Integumentstrukturen keine klaren Hinweise entnommen werden. Es ist keine Kontinuität zwischen faserigen Integumentstrukturen und flächigen echten Federn nachweisbar. Die im Zusammenhang mit PRUMS Modell üblich gewordene Bezeichnung des Dino-Flaums als „Federn“ ist suggestiv und durch dessen Kennzeichen nicht gerechtfertigt. Genauso gut könnte man die Säugetiere als gefiedert bezeichnen. Zwar gibt es bei heutigen Vögeln auch haarartige Federn, doch werden diese als Vereinfachungen angesehen (PRUM & BRUSH 2002, 275) und sie kommen mit Ausnahme der Kiwis zusammen mit Konturfedern vor.

Der bloße Befund des Vorkommens von Dino-Flaum besteht darin (sofern man der Kritik von LINGHAM-SOLIAR nicht folgt), dass bei einer großen Zahl von Gattungen unterschiedlichster systematischer Stellungen eine

haarartige Körperbedeckung ausgebildet ist. Bei wenigen Arten (vor allem *Sinornithosaurus* und *Kulindadromeus*) sind diese Haare komplexer strukturiert, mit Verzweigungen oder als Bündel. Deren spezielle Funktionen sind nicht bekannt. Ob diese haarartigen Strukturen in irgendeinem Zusammenhang mit der Entstehung echter, d. h. flächiger Federn stehen, ist unbekannt und wird durch die Befunde an den Integumentstrukturen nicht nahegelegt.

3.5 Systematische Positionen der Gattungen mit Dino-Flaum

Bis vor nicht allzu langer Zeit hätte wohl jeder Biologe zugestimmt, dass aufgrund der Komplexität der Federn diese nur einmal evolutionär entstanden sein könnten. Dazu einige Statements: HUNTER (o. J.) schreibt: „The vast majority of researchers seem to agree that true feathers are unlikely to have evolved more than once“. BOCK (2000a, 480) argumentiert: „The complex structure of avian feathers, including all information from fossilized feathers such as those present in *Archaeopteryx*, suggests strongly that feathers evolved only once in the history of the Vertebrata. This conclusion is based on the complicated morphology present in all feathers, as well as their particular and intricate mode of embryological development.“ WELLNHOFER (zit in GIBBONS 1996, 720) äußert: „It is unlikely that a feature as unusual as feathers evolved twice.“ MARTIN & CZERKAS (2000, 688) argumentieren ähnlich: „The complex structure of feathers provides good evidence that feathers arose only once in birds and that essentially all of their major features were in place before the major dichotomy of birds into the Sauriurae (*Archaeopteryx* and the enantiornithine birds) and the Ornithurae, ...“ Und schließlich STOKSTAD (2000, 2125): „... he [Ruben] and most other scientists think structures as specialized as feathers must have evolved only once, ...“

„It is unlikely that a feature as unusual as feathers evolved twice.“

Aufgrund der Verteilung von Gattungen mit Federn oder federartigen Strukturen im System der Dinosaurier (vgl. Abb. 61–63 in Abschnitt 3.8) ist diese Überzeugung aber nicht mehr unangefochten. Wenn man die fadenförmigen Integumentstrukturen (Dino-Flaum) in die Betrachtung einschließt, erscheint angesichts der Verteilung der betreffenden Gattungen im System der Dinosaurier (Abb. 62) die Annahme einer nur einmaligen Entstehung evolutions-

theoretisch sogar unplausibel. Allerdings ist wie oben erläutert fragwürdig, ob man hier überhaupt von Federn sprechen kann. Denn wie erwähnt ist nicht geklärt, wie die filamentösen „Federn“ im Körper verankert waren, und die strukturelle Komplexität ist sehr viel geringer als bei flugtauglichen Konturfedern. Wenn also von einer mehrfachen Entstehung von Federn gesprochen wird, muss geklärt werden, was mit „Feder“ gemeint ist.

Gattungen mit filamentöser Körperbedeckung („Dino-Flaum“) sind im System der Dinosaurier weit verbreitet und in vielen Fällen nicht näher verwandt; einige Gattungen gehören sogar zur Dinosaurier-Ordnung der Ornithischia (Vogelbeckensaurier) und stehen im System weit entfernt von den Vögeln. Die Ornithischia sollen sich schon sehr früh (in der Mittel-/Obertrias) von den Saurischia getrennt haben.

Diese weite Verbreitung wirft die Frage auf, welche Aussagekraft dieses Merkmal bezüglich phylogenetischer Zusammenhänge und bezüglich seiner Bedeutung als mögliche Federvorstufe überhaupt hat. Die Verteilung der Gattungen mit Dino-Flaum im System der Dinosaurier kann evolutionär nur so erklärt werden, dass entweder haarartige Anhänge mehrfach unabhängig entstanden sind oder dass sie bereits an der Basis der Dinosaurier auftraten (MAYR et al. 2002, 364¹⁰⁰; MARTYNIUK 2012, 16¹⁰¹; GODEFROIT et al. 2014a, 451¹⁰²) und mehrfach wieder verloren gingen (BELL et al. 2013, RAUHUT et al. 2012, 11750¹⁰³; XU et al. 2004, 683). Denkbar wäre auch, dass haarartige Anhänge bei Dinosauriern viel verbreiteter sind als bisher nachgewiesen, jedoch in den meisten Fällen fossil nicht erhalten geblieben sind.

Gattungen mit „Dino-Flaum“ sind im System der Dinosaurier weit verbreitet.

Der Besitz haarartiger Körperanhänge steht in vielen Fällen offenkundig nicht im Zusammenhang mit der Entstehung von Federn, und ob das bei den Gattungen der Fall ist, die man aus anatomischen Gründen eher als Vogelvorläufer ansieht, ist fraglich. Ein Problem für die Deutung dieser Strukturen ist die Unklarheit ihrer Funktion.

Der Nachweis von faserigen Integumentstrukturen bei den Ornithomimiden war insofern überraschend, als diese Gruppe zwar aufgrund ähnlicher Merkmale als „Vogelnachahmer“ bezeichnet (s. o.), aber ansonsten mit den Vögeln nicht als näher verwandt betrachtet werden. Daher wurde die evolutionstheoretische Hypothese formuliert, dass schon bei den gemeinsamen Vorfahren der Ornithomimiden und der Vögel Federn bzw. eine flaumartige Körperbedeckung

ausgebildet waren. Daraus würde allerdings erneut folgen, dass viele Formen danach Federn bzw. Flaum wieder zurückgebildet oder verloren hätten. Außerdem müssten diese gemeinsamen Vorfahren im evolutionären Modell mehr als doppelt so alt wie die befiederten Formen der Ornithomimiden gewesen sein – alles Befunde, die evolutionstheoretisch nicht gut passen. Heute ist aber auch die Annahme nicht mehr tabu, dass echte Federn in verschiedenen evolutionären Linien mehrfach unabhängig entstanden sein könnten (BRUSATTE et al. 2015, R892), was nicht-zielgerichtete evolutionäre Mechanismen vor noch größere Herausforderungen stellt als die Erklärung einer einmaligen Entstehung.

3.6 „Nicht-Vogel-Dinosaurier“-Gattungen mit echten Federn

Die bisher beschriebenen Gattungen besaßen augenscheinlich keine flächigen, flugtauglichen Federn. Auch die Integumentstrukturen der Gattungen *Sinornithosaurus* und *Kulindadromeus*, die an flächige Federn am nächsten herangekommen sein könnten, waren weit davon entfernt, flächig zu sein. Nachgewiesen sind bestenfalls relativ einfache Verzweigungen fadenförmiger Körperanhänge, denen zudem der komplette Muskel- und Steuerungsapparat für Flugtauglichkeit gefehlt hat (es gibt dafür jedenfalls keine Nachweise).

Zwischen diesen Formen und Gattungen mit flächigen Federn besteht eine deutliche Kluft. In den letzten Jahren wurde eine Reihe von fossilen Funden sogenannter „Nicht-Vogel-Dinosaurier“ und „primitiver“ Vögel im Oberjura und in der Unterkreide gemacht, die flächige Federn und ein Federkleid besaßen, deren Flugtauglichkeit aber unklar und umstritten ist. Zum Teil wird kontrovers diskutiert, ob diese Gattungen möglicherweise sekundär flugunfähige Vögel waren (siehe Diskussion zu den einzelnen Gattungen). Unter diesen Arten könnten am ehesten mögliche evolutionäre Zwischenstufen zu finden sein, daher sollen sie im Folgenden vorgestellt werden. Da es in diesem Kapitel um die Entstehung der Federn geht, soll besonderes Augenmerk auf den Bau der Federn dieser Arten gelegt werden; dagegen soll hier nur am Rande die Flugfähigkeit der betreffenden Arten diskutiert werden.

Wir beginnen die Reihe mit dem Federbau und dem Federkleid des mit großem Abstand prominentesten fossilen Vogels, *Archaeopteryx*.

Archaeopteryx

Der sogenannte „Urvogel“ *Archaeopteryx* (Abb. 43) gehört zu den berühmtesten Fossilien und

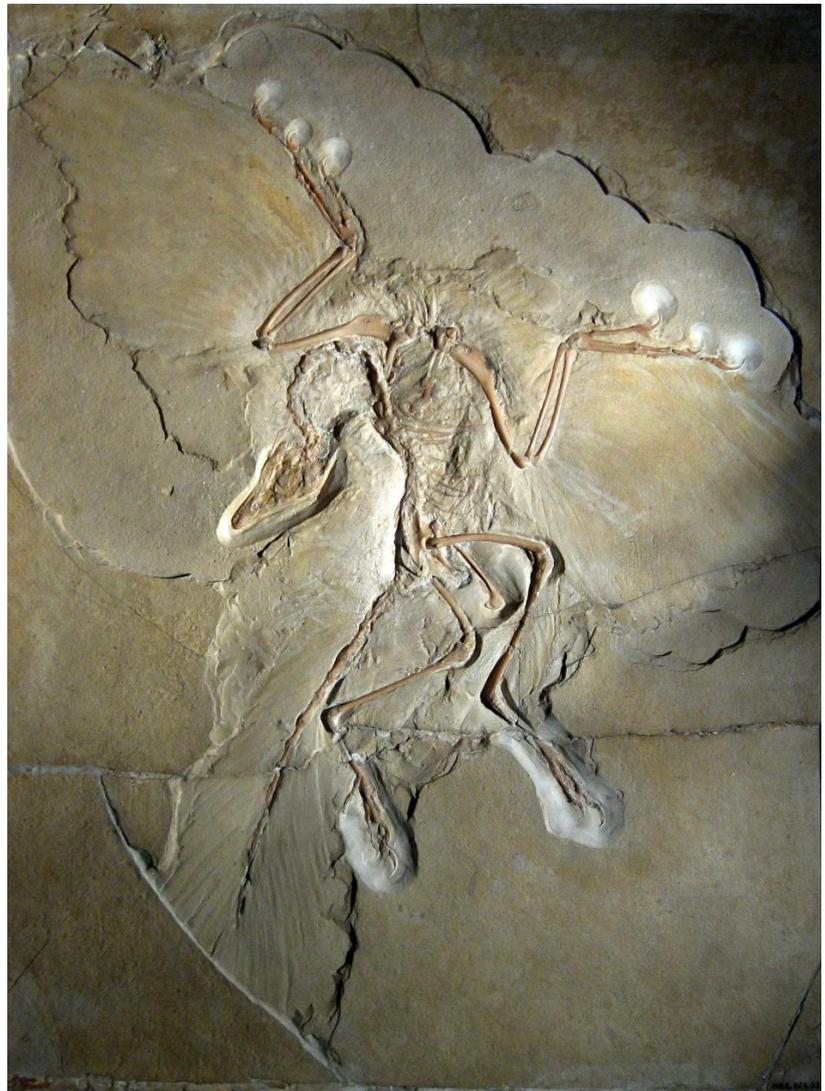


Abb. 43 Oben: Das Berliner Exemplar von *Archaeopteryx lithographica* (H. RAAB, CC BY-SA 3.0); unten: Neuere Rekonstruktion; nach Befunden von CARNEY et al. (2012) dürfte mindestens ein Teil des Gefieders schwarz gewesen sein (Nobu TAMURA, CC BY-SA 3.0).

es gibt ein unübersehbares Schrifttum zu dieser Gattung aus dem fränkischen Oberjura. Die systematische Stellung von *Archaeopteryx* ist umstritten; auch die Frage, ob er aktiv fliegen konnte, wird bis heute kontrovers diskutiert. *Archaeopteryx* muss an dieser Stelle aufgrund seiner Bekanntheit und historischen Bedeutung in jedem Fall Erwähnung finden, aber auch weil er eine der ältesten Formen ist, die eindeutig Konturfedern besaßen, und man sehr viel über seine Federn weiß.

Zur Frage nach der Entstehung von Vogelfedern kann *Archaeopteryx* praktisch nichts beisteuern, weil nach übereinstimmender Ein-

Abb. 44 Die *Archaeopteryx*-Feder aus den Solnhofener Plattenkalken ist deutlich asymmetrisch. (H. RAAB, CC BY-SA 3.0)



schätzung der Bearbeiter seine Federn „modern“ waren (vgl. **Abb. 44**). Die Federn gleichen im Wesentlichen den Federn heutiger Vögel, wie die nachfolgenden Zitate belegen. Die 1860 in den Solnhofener Plattenkalken gefundene Feder ist knapp 6 cm lang, etwa 1 cm breit und besitzt eine betont asymmetrische Fahne, sie „ist in ihrem Aufbau von rezenten Vogelfedern nicht zu unterscheiden“ (KREMER et al. 2000, 323). Flügel- und Schwanzfedern „sind in ihrer äußeren Form und ihrem strukturellen Aufbau von den Federn heutiger Vögel nicht zu unterscheiden“ (WELLNHOFER 2002, 465). „Bei *Archaeopteryx* waren die Federn bereits ‚fertig‘, entsprachen doch seine Schwung- und Schwanzfedern denen heutiger Vögel. Ihre aerodynamisch bedingte, asymmetrische Form, ihre Länge und Anordnung zu einer Flügelfläche lässt keinen Zweifel daran, dass *Archaeopteryx* bereits flugfähig war“ (WELLNHOFER 2002, 466). „Feathers first appear in the fossil record in *Archaeopteryx* in completely modern form“ (PRUM 1999, 291). „Die Schwungfedern entsprechen der bei *Archaeopteryx* schon bekannten, typisch vogelartigen Ausbildung und Anordnung, was auf relativ gute Flugleistungen schließen lässt“ (WELLNHOFER 2000, 4 über *A. bavarica*). Auch PRUM & BRUSH (2002, 262) stellen fest, dass die Federn von *Archaeopteryx* eine völlig moderne Morphologie aufweisen. Daher wür-

„Bei *Archaeopteryx* waren die Federn bereits ‚fertig‘, entsprachen doch seine Schwung- und Schwanzfedern denen heutiger Vögel.“

den die ältesten bekannten fossilen Federn nicht mehr Hinweise über den Ursprung der Federn geben als Federn heutiger Vögel.¹⁰⁴ Einige Details zur *Archaeopteryx*-Feder fasst STEPHAN (2003) zusammen. Er kommt zum Schluss, dass „Form und Struktur der Federn von *Archaeopteryx* und der Konturfedern rezenter flugfähiger Vögel“ prinzipiell übereinstimmen. Zweifel daran hätten keine objektive Basis (STEPHAN 2003, 189).

NUDDS & DYKE (2010) veröffentlichten allerdings eine Studie, wonach verglichen mit heute lebenden Vogelarten die Schäfte der *Archaeopteryx*-Federn deutlich zu schwach für einen kontinuierlichen Ruderflug gewesen seien. Ihre Messdaten und Methodik wurden jedoch von PAUL (2010) und LINGHAM-SOLIAR (2015a; 2015b, 175f., 320f.) in Frage gestellt bzw. kritisiert und ihre Schlussfolgerungen daher zurückgewiesen. Auch FOTH et al. (2014, 80) halten die Deutung, die Federn seien angesichts eines schwach entwickelten Federschaftes kaum flugtauglich gewesen, für falsch und möglicherweise auf schlechte Erhaltung der von ihnen untersuchten fossilen Federabdrücke zurückzuführen. Die neueren Erkenntnisse zum stärkenden Schaumkern des Schafts (vgl. Kapitel 1) stellen nach DIETRICH-BISCHOFF (2014) die Einschätzung, die Federschäfte von *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* seien zu schwach für einen Schlagflug gewesen, ebenfalls in Frage.

SCHWEIGERT et al. (2010) berichten über eine isolierte, 8,2 mm lange fossile Feder aus dem schwäbischen Nusplingen, die sie als „sehr modern“ beschreiben. Die Nusplinger Plattenkalke werden etwas älter datiert als die Solnhofener Schichten, in denen *Archaeopteryx* gefunden wurde.

Anchiornis (Troodontidae)

Von *Anchiornis huxleyi* (**Abb. 45**) wurden über 200 Exemplare in Oberjura-Schichten gefunden, die mit 151–161 Millionen radiometrischen Jahren etwas älter als *Archaeopteryx* datiert werden (HU et al. 2009, XU et al. 2009b). *Anchiornis* wurde von den Erstbeschreibern zur Familie Troodontidae gestellt, eine Zuordnung, die von PEI et al. (2017) aufgrund genauerer Analysen von vier sehr gut erhaltenen Exemplaren in Frage gestellt wurde; diese Autoren stellen die Gattung ohne genauere Zuordnung zu den Paraves. Das Tier war mit ca. 35 cm Länge und geschätzten ca. 100 g Gewicht ziemlich klein und hatte gut ausgebildete Federn an Armen und Beinen, ähnlich wie der Dromaeosaurier *Microaptor* und die Gattung *Pedopenna*, die zu den Avialae gerechnet wird. Vorderarm, Hand, Unterschenkel und Fuß hatten jeweils 10–13 lange Schwungfedern. Anders als bei *Archaeopteryx* und bei *Microaptor* (s. u.) lag der breitere

Teil des Flügels zum Körperzentrum hin. Außer den Konturfedern wurden auch daunenähnliche Büschelfedern nachgewiesen.

Trotz der reichhaltigen Befiederung halten die Beschreiber HU et al. (2009) *Anchiornis* nicht für flugfähig, da die sehr langen Unterschenkel eher auf eine laufende Lebensweise hinweisen würden. Das lange und umfassende Federkleid passe allerdings wiederum dazu nicht. Federn an den Beinen kommen bei vielen heutigen Vögeln wie auch sehr wahrscheinlich bei *Archaeopteryx* vor und haben Schutzfunktion und dienen dem Wärmehaushalt. Sie sind dort aber nicht wie bei *Anchiornis*, *Microraptor* und *Pedopenna* in einer zusammenhängenden ebenen Oberfläche angeordnet. Daher ist zu vermuten, dass die Beinfedern dieser fossilen Formen eine andere Funktion hatten, so HU et al. (2009). SULLIVAN et al. (2014, 262) halten die Fähigkeit zum Gleitflug für naheliegend. Die Biologie von *Anchiornis* war bis vor kurzem angesichts des ungewöhnlichen Merkmalsmosaiks unverstanden.

Anchiornis konnte offenbar sehr viel besser fliegen als bisher angenommen.

Mittels Laserlicht¹⁰⁵ neu rekonstruierte Details offenbarten jüngst aber überraschend „moderne“ Vogelmerkmale, darunter auch eine Flughaut (WANG et al. 2017b). Die Forscher fanden Reste einer kräftigen Hautmembran, die Ober- und Unterarme verbindet (ein sogenanntes Propatagium); dieser Befund legt nahe legt, dass das Tier entgegen bisheriger Auffassung doch flugfähig gewesen sein könnte (allerdings wurden keine asymmetrischen Federn nachgewiesen). Die Flughaut am Ellenbogen hilft heutigen Vögeln beim Start vom Boden aus; somit könnte sie auch *Anchiornis* zu dieser Fähigkeit verholfen haben, so die Wissenschaftler; sicher kann das aber nicht festgestellt werden. Die Flügel waren demnach den Flügeln heutiger Vögel bemerkenswert ähnlich. Regulär angeordnete Punkte auf der Körperoberfläche werden als Federfollikel interpretiert, diese bilden allerdings nicht wie bei heutigen Vögeln ein deutliches Muster von Federfluren und Federrainen (befiederte und unbefiederte Regionen), was neben der Symmetrie der Federn ein weiterer Hinweis auf eine besondere Art des Fluges hinweist (WANG et al 2017, 4). Die Forscher schließen aus der Existenz der Flughaut, dass *Anchiornis* den Arm relativ gerade ausrichten konnte, wie das bei heutigen Gleitern typisch ist; der Bau der Arme sei vermutlich auf eine bislang unter den Paraves unbekannt Weise gestaltet gewesen (WANG et al. 2017b, 3). Die Forscher schließen aus den neuen Befunden,



dass *Anchiornis* offenbar sehr viel besser fliegen konnte als bisher angenommen.

Bezüglich der zeitlichen Stellung würde *Anchiornis* in eine Vorfahrenstellung zu den Vögeln passen, allerdings ist diese Gattung vierflügelig, was der Vorstellung widerspricht, dass Vögel von zweibeinig sich fortbewegenden Dinosauriern abstammen. Aufgrund des Besitzes vogeltypischer Merkmale wurde auch schon vorgeschlagen, *Anchiornis* zu den Vögeln zu stellen (FEDUCCIA 2012, 163; AGNOLÍN & NOVAS 2013, 23). Da es an dieser Stelle um die Entstehung von Federn gehen soll, sollen phylogenetische Hypothesen hier nicht diskutiert werden (die Situation wird hier zunehmend widersprüchlicher; vgl. dazu JUNKER 2009c).

Jianianhualong (Troodontidae)

Aufgrund zahlreicher morphologischer Merkmale wird auch die kürzlich beschriebene Gattung *Jianianhualong* aus der Yixian-Formation der Unterkreide Chinas zu den Troodontidae gestellt (XU et al. 2017, **Abb. 46**). Der Fund ist außergewöhnlich, weil erstmals bei einem Troodontiden asymmetrische Federn nachgewiesen wurden.

Abb. 45 *Anchiornis huxleyi*, links Fossil mit gut erkennbaren Federn (CC BY-SA 2.0); rechts Rekonstruktion (Museum für Naturkunde, Berlin, CC-BY-SA 4.0).



Abb. 46 *Jianianhualong tengi*. Fossil aus Xu et al. (2017) (CC BY 4.0); Rekonstruktion: Julius T. CSOTONYI, CC BY 4.0)

Federn sind entlang fast der ganzen Wirbelsäule, an den Armen, an den Beinen (war somit vierflügelig) und am Schwanz erhalten, der als Fiederschwanz ausgebildet ist und an dem auch



die deutlich asymmetrischen Federn entdeckt wurden. An den bis zu 12 cm langen und bis 1 cm breiten Federn sind allerdings nicht viele morphologische Details erkennbar. Etwas ungewöhnlich ist, dass die Federn distal (am Ende) z. T. abgerundet („blunt“) und breiter sind als im proximalen Bereich. Aufgrund dieses Fundes nehmen XU et al. (2017) an, dass asymmetrische Federn ein ursprüngliches (anzestrales) Merkmal der Paraves waren. Das würde aber bedeuten, dass manche Gattungen asymmetrische Federn möglicherweise wieder verloren haben.

Jianianhualong besitzt ein Mosaik aus ursprünglichen (plesiomorphen) und abgeleiteten (apomorphen) Merkmalen und steht nach phylogenetischen Analysen dementsprechend zwischen ursprünglichen und abgeleiteten Troodontiden. Plesiomorph sind Merkmale des Beckens und der Vorderextremitäten, während Schädel und Hinterextremitäten apomorph sind. Dagegen sind bei der Troodontiden-Gattung *Sinusoanator* die Verhältnisse teilweise umgekehrt (XU et al. 2017, 9).

***Jinfengopteryx* (Troodontidae?)**

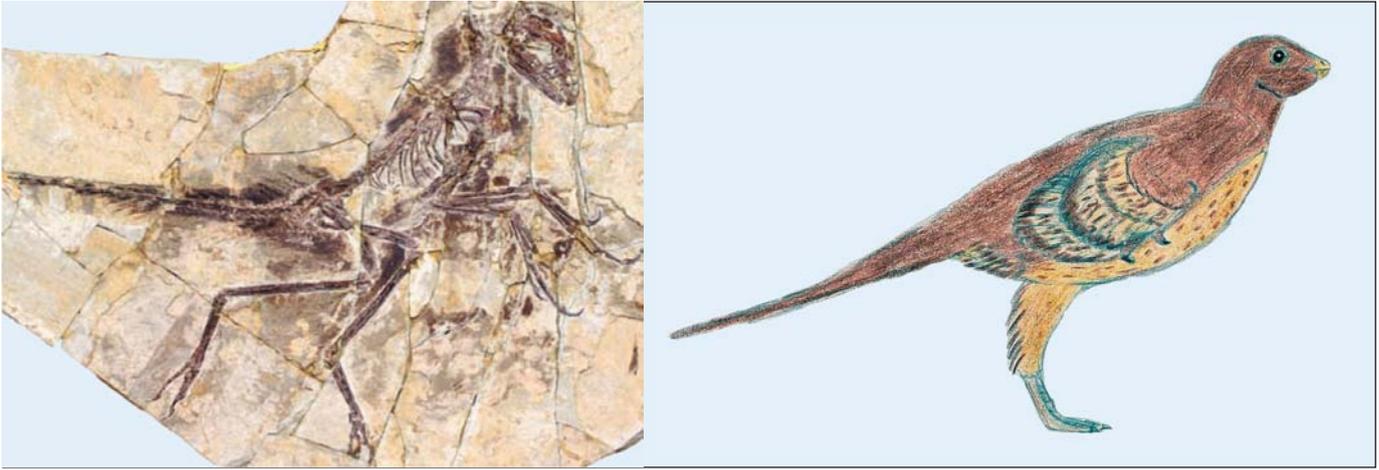
Der gefiederte *Jinfengopteryx* (Abb. 47) aus der Unterkreide Chinas wird ebenfalls zu den Troodontidae gestellt, was allerdings nicht unumstritten ist (vgl. AGNOLIN & NOVAS 2013). Federn sind um den Hals, am Rumpf, im Bereich der Hüfte, am oberen Bereich der Hinterextremität, am Schwanz und an der Hand erhalten. Die meisten Federn sind kurz und morphologisch einfach und einige sind nicht flächig (XU & GUO 2009); die Schwanzfedern sind symmetrisch und ähneln den Schwanzfedern von *Archaeopteryx* (ZHOU & ZHANG 2006, 93).

***Eosinopteryx* (Troodontidae?)**

Die oberjurassische Gattung *Eosinopteryx* (Abb. 48) aus der Tiaojishan-Formation Chinas wird zu Troodontidae gestellt; ihre systematische Stellung ist aber ebenfalls nicht gesichert. Im Skelettbau ist sie *Anchiornis* ähnlich, doch ist im Vergleich zu dieser Gattung das Gefieder weniger ausgeprägt, vor allem an den Beinen und am Schwanz, wodurch *Eosinopteryx* besser laufen konnte als *Anchiornis* (GODEFROIT et al. 2013b; die Autoren schließen allerdings nicht aus, dass das Fehlen ein Erhaltungsartefakt sein könnte [S. 5]). *Eosinopteryx* erweitert damit die Vielfalt oberjurassischer gefiederter Formen.¹⁰⁶

Wie bei *Anchiornis* sind die längsten Schwungfedern von *Eosinopteryx brevipenna* mindestens 1 ½ mal so lang wie der Humerus und symme-

Abb. 47 Rekonstruktion von *Jinfengopteryx elegans* (MATT MARTYNIUK, CC BY 2.5)



trisch, während flächige Schwanzfedern fehlen. Daunenartige Federn sind an Kopf, Hals, Brust, Rücken und Schwanz ausgebildet (GODEFROIT et al. 2013b, 4).

Aufgrund des kürzeren Humerus und kürzeren Hand und der geringeren Befiederung hatte *Eosinopteryx* eine viel kürzere Flügelspannweite als *Anchiornis* oder *Archaeopteryx* (GODEFROIT et al. 2013b, 5).

Weitere Gattungen unter den Troodontiden könnten befiedert gewesen sein, doch eine Fiederung wird bei diesen nur indirekt erschlossen (*Mei*, *Sinornithoides*).

***Protarchaeopteryx* (Oviraptorosauria)**

Der befiederte truthahngröße *Protarchaeopteryx robusta* (Ji et al. 1998; **Abb. 49**) aus der Yixian-Formation Chinas (Unterkreide) wurde zunächst für einen Vorfahren von *Archaeopteryx* gehalten,

wird mittlerweile jedoch aufgrund genauerer Untersuchungen zu den Oviraptorosauria gestellt. *Protarchaeopteryx* war an Brust, Oberschenkeln sowie an beiden Seiten des Wirbelschwanzes befiedert. Auch Halbdaunen und daunenartige Federn wurden gefunden (Ji et al. 1998, 760f.; XU & GUO 2009). Die körperfernsten Federn sind modern mit zentralem Schaft, von dem symmetrisch zu beiden Seiten Federäste abzweigen, die eine Fahne bilden (NORELL & XU 2005, 286; vgl. WITMER 2002, 11). Die Konturfedern waren symmetrisch und das Armskelett war nur gut halb so lang wie das Beinskelett; aus beidem folgt, dass *Protarchaeopteryx* kein aktiver Flieger sein konnte. Die Federn waren bis zu 5 cm lang; nur die (nicht vollständig erhaltenen) Schwanzfedern waren vermutlich bis über 15 cm lang.

Einige Forscher sind der Auffassung, dass es sich um einen flugunfähig gewordenen Vogel handelt. So argumentiert PETERS (2001,

Abb. 48 *Eosinopteryx brevipenna*, Fossil (aus GODEFROIT et al. 2013b; mit freundlicher Genehmigung) und Rekonstruktion (CC BY-SA 3.0)

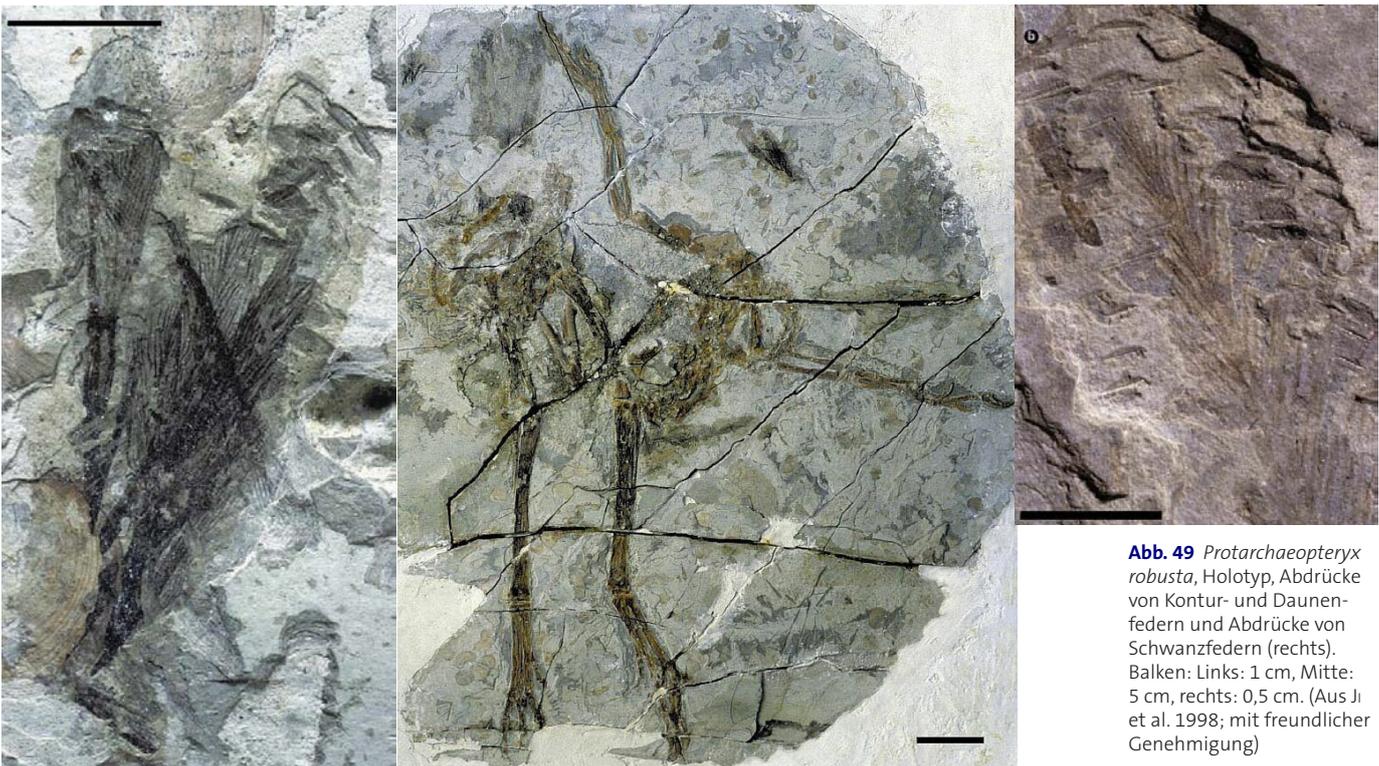


Abb. 49 *Protarchaeopteryx robusta*, Holotyp, Abdrücke von Kontur- und Daunenfedern und Abdrücke von Schwanzfedern (rechts). Balken: Links: 1 cm, Mitte: 5 cm, rechts: 0,5 cm. (Aus Ji et al. 1998; mit freundlicher Genehmigung)

400): „Diese Federn haben offenbar eine dicht geschlossene Fahne. Nach unseren obigen Überlegungen bietet nur der Flug die nötigen Selektionsdrucke für eine solche Bildung. Der Schluss liegt demnach sehr nahe, dass es sich hier um sekundär flugunfähige Vögel handelt, deren

Der Schluss liegt nahe, dass es sich um sekundär flugunfähige Vögel handelt.

Federn noch nicht wieder ihre feste Struktur völlig verloren haben.“ MARTIN & CZERKAS (2000, 691) halten *Protarchaeopteryx* aufgrund der großen Hand dennoch für begrenzt flugfähig; und diese Gattung sei aufgrund der typisch vogelartigen taillierten Zähne, des verkürzten Schwanzes und der Fibula sowie des gegenständigen Hallux fast sicher ein Vogel gewesen¹⁰⁷ (ebenso MARTIN 2004). FEDUCCIA (2012, 175) ist der Auffassung, dass die Merkmale von *Protarchaeopteryx* (ebenso wie von *Caudipteryx*) bestens in das Muster von Flugunfähigkeit aufgrund von Pädomorphy passe, wie es Gavin de Beer bei Ratiten gezeigt habe. Die meisten Paläontologen stellen *Protarchaeopteryx* jedoch außerhalb der Avialae (z. B. Ji et al. 1998, 761; NORELL & XU 2005, 286).

Caudipteryx (Oviraptorosauria)

Große Ähnlichkeit zu *Protarchaeopteryx* zeigt *Caudipteryx* („Schwanzfeder“, Abb. 50) und wird daher ebenfalls zu den Oviraptorosauria gestellt. *Caudipteryx* ist mit einer Länge von 70 cm ein relativ kleiner Vertreter dieser Gruppe. Schwungfedern sind fossil erhalten am zweiten Mittelhandknochen und Finger sowie am Ende der Schwanzwirbelsäule (Ji et al. 1998), außerdem scheinen Schwungfedern entlang der Vorderarme erhalten zu sein (XU & GUO 2009, 316). Die längste Feder ist etwa 16 cm lang.¹⁰⁸ Der Federschaft ist gut entwickelt, die Federfahne symmetrisch. „Der übrige Körper scheint von kleinen Kontur- und Dunenfedern bedeckt gewesen zu sein“ (WELLNHOFER 2002, 470). Arm- und Handskelett sind wie bei *Protarchaeopteryx* allerdings ziemlich kurz. Wegen der Kleinheit der Federn und der Vorderextremitäten konnte *Caudipteryx* wie *Protarchaeopteryx* nicht flugfähig gewesen sein (PETERS 2002, 349).

Eine ganze Reihe von Bearbeitern betrachtet *Caudipteryx* als sekundär flugunfähig. So meinen MARTIN & CZERKAS (2000, 691), dass die Form der Hand nur als abgeleitet von einem flugfähigen Vorfahren verstanden werden könne. JONES et al. (2000) kommen zu diesem Schluss aufgrund der Körperproportionen und durch einen Vergleich mit flugunfähigen Vögeln und Theropoden¹⁰⁹, während DYKE & NORELL (2005)

in einer Entgegnung zu JONES et al. zu einer anderen Einschätzung gelangen und *Caudipteryx* außerhalb der Vögel platzieren. FEDUCCIA et al. (2005) und OSMÓLSKA et al. (2004) wiederum ordnen die Oviraptorosauria, zu denen *Caudipteryx* gerechnet wird, innerhalb der Vögel ein.

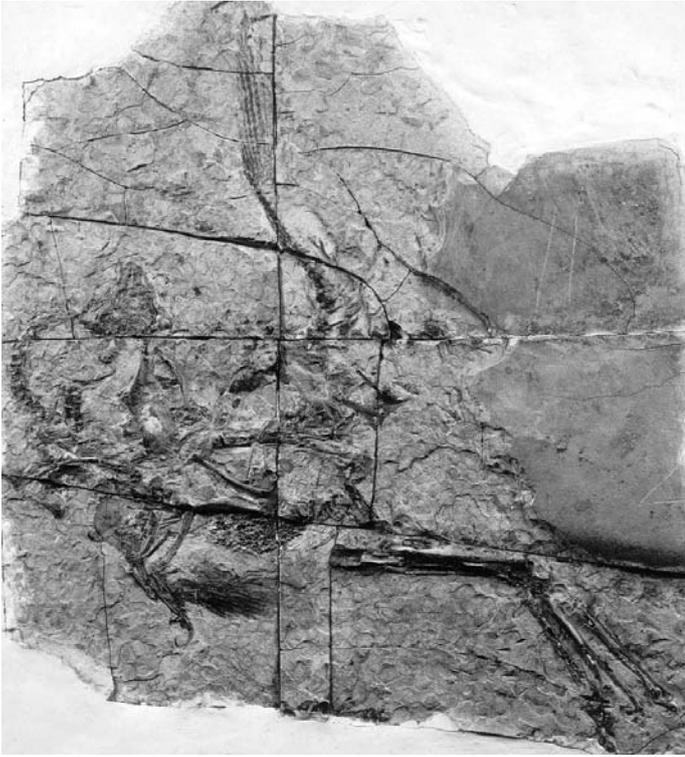
Für WELLNHOFER (2002, 470) deuten Schädelmerkmale darauf hin, dass die Oviraptorosaurier flugunfähige Vögel sind; er schreibt: „*Caudipteryx* darf nun wohl als sekundär flugunfähig gewordener Vogel eingestuft werden, obwohl er seinem Skelettbau nach urtümlichere theropodenartige Merkmale aufweist, als sie bei *Archaeopteryx* vorliegen“ (WELLNHOFER 2002, 474).

Auch PETERS (2002, 349) hält es nicht für plausibel, dass *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx* Vogelvorläufer seien. *Caudipteryx* habe anatomische Merkmale, die sehr ähnlich zu flugunfähigen Laufvögeln sind, was einen deutlichen Hinweis darauf abgibt, dass *Caudipteryx* ein Vogel sei und flugfähige Vorfahren hatte (PETERS 2002, 350). Auch FEDUCCIA (1999, 4742), OLSON (2002, 1204), GEIST & FEDUCCIA (2000, 668), MARTIN & CZERKAS (2000, 691) und FEDUCCIA & CZERKAS (2015) plädieren aufgrund vogeltypischer Merkmale für einen Vogelstatus bei *Caudipteryx*; RUBEN & JONES (2000, 594) sind der Auffassung, dass die Merkmale, die für einen Status als „Noch-nicht-Vogel“ sprechen, nicht eindeutig seien.

Es gibt Hinweise darauf, dass *Caudipteryx* flugfähige Vorfahren hatte.

Dagegen bestreitet WITMER (2002, 11, 12) die Vogel-Hypothese wegen (zu vieler) pleiomorpher dinosaurierartiger Merkmale (vgl. NORMILE 2000). Für ZHOU & HOU (2002, 180) stellt sich die Situation so dar: *Caudipteryx* habe zwar einige „unerwartete“ Vogelmerkmale, sei aber andererseits im Grundsatz anderen kleinen „Nicht-Vogel-Theropoden“ ähnlich.¹¹⁰ DYKE & NORELL (2005) sehen keinen Grund dafür, *Caudipteryx* als etwas anderes als einen „Nicht-Vogel-Dinosaurier“ anzusehen.¹¹¹ CHIAPPE & DYKE (2002, 107) kritisieren, dass die Befürworter des Vogelstatus Merkmale zugrunde legen, die entweder fehlerhaft oder zirkulär seien oder auch bei „Nicht-Vogel-Dinosauriern“ vorkommen; außerdem müssten in diesem Fall einige Rückentwicklungen angenommen werden (CHIAPPE & DYKE 2002, 109).¹¹²

PAUL (2002, 124) wiederum listet 6 Merkmale auf, die unter Zugrundelegung der Cursorialhypothese bei Vogelvorläufern verwirklicht sein sollten¹¹³, und stellt fest, dass keines bei *Caudipteryx* vorkomme, sondern das dessen Merkmale



direkt diesen Erwartungen widersprechen. Die symmetrischen Federn seien ungeeignet, um Auftrieb oder Schub zu ermöglichen; *Caudipteryx* habe so wenig *beginnende* Flügel gehabt wie der Vogel Strauß. Aber auch als Räuber, der (gemäß dem Flugentstehungsmodell von GARNER et al. 1999; vgl. Abschnitt 4.4) auf seine Beute herabstürzt, komme *Caudipteryx* wegen der kurzen Vorderextremitäten und fehlender Raubtiermerkmale nicht in Frage. Der Vergleich seiner Merkmale mit heutigen Vögeln lege eine sekundäre Flugunfähigkeit nahe.¹¹⁴

Man kann aus alledem schließen, dass die Oviraptorosauria eine Gruppe eigener Art mit spezieller Merkmalskombination sind. Die morphologischen Daten sind offenbar unterschiedlich interpretierbar und scheinen keine sichere Positionierung im System zu erlauben. Mit einer nennenswerten Anzahl von Konvergenzen und/oder Reversionen muss im evolutionstheoretischen Rahmen in jedem Fall gerechnet werden.

Gigantoraptor (Oviraptorosauria)

Diese Gattung aus der Oberkreide wird trotz des geschätzten enormen Gewichts von 1.400 kg zu den Oviraptorosauria gestellt. Sie weist noch mehr Vogelmerkmale als die anderen Gattungen dieser Gruppe auf (XU et al. 2007) – entgegen dem Trend der Verkleinerung bei zunehmender Vogelähnlichkeit. Da einige Oviraptorosauria gefiedert sind, wird dies auch bei *Gigantoraptor* vermutet (XU et al. 2007; Suppl. Inform.), doch ist der Besitz von Federn nicht nachgewiesen worden.

Nomingia (Oviraptorosauria)

Auch die Gattung *Nomingia* aus der Oberkreide soll Federn besessen haben; sind allerdings wie bei *Gigantoraptor* nicht nachgewiesen, sondern deren Vorkommen wird indirekt daraus geschlossen, dass *Nomingia* ein vogeltypisches Pygostyl besaß (OSMÓLSKA et al. 2004, 182; BARSBOLD et al. 2000).

Yixianosaurus (Maniraptora inc. sedis; Scansoriopterygidae? Dromaeosauridae?)

Von dieser ca. 1 m großen Gattung aus der Unterkreide sind Bruchstücke von Brustgürtel, der Vorderextremitäten und einige Rippen erhalten. Die systematische Zugehörigkeit ist unklar. Die verlängerten vorletzten Fingerglieder dürften eine Kletteranpassung sein (XU & WANG 2003). An den Vorderextremitäten wurden schlecht erhaltene Integumentstrukturen gefunden, bei denen es sich um Reste von Konturfedern handeln könnte (NORELL & XU 2005).

Microraptor (Dromaeosauridae)

Zu dieser Gattung der Dromaeosauriden aus der Unterkreide werden zwei relativ kleine Arten gerechnet, *Microraptor zhaoianus* (krähengroß, **Abb. 51**) und *Microraptor gui* (ca. 77 cm Gesamtlänge, **Abb. 52**). Letztere erlangte einige Aufmerksamkeit, weil es sich sehr wahrscheinlich um einen Doppeldecker-Flieger handelt, einem Bauplan also, der in dieser Hinsicht nicht vogeltypisch ist, da beide Extremitätenpaare zum Fliegen, vermutlich einem Gleitflug mit Auf- und Abschwin-

Abb. 50 *Caudipteryx zoui*, Holotyp (Gareth J. DYKE and Mark A. NORELL, CC BY 2.0) und Rekonstruktion (James REECE © Australian Museum, <http://australianmuseum.net.au/caudipteryx-zoui>)

gen dienten (CHATTERJEE & TEMPLIN 2007). Bemerkenswerterweise gehört ausgerechnet die gefiederte Gattung *Microraptor* zu den ältesten Dromaeosauriden. Außer bei *Microraptor*, *Sinornithosaurus*, *Changyuraptor* und *Zhenyuanlong* sind Federn oder federartige Körperbedeckungen bei Dromaeosaurier-Gattungen fossil nicht belegt, ihre Existenz wird aber evolutionstheoretisch vermutet, weshalb bei Rekonstruktionen von Dromaeosauriern trotz fehlenden Nachweises oft Federn gezeichnet werden.¹¹⁵

Microraptor gui war mit zum Teil asymmetrischen, langen Schwungfedern an den Vorderarmen, an der Hand, am Schienbein, am Metatarsus und an der vorderen Hälfte des Schwanzes befiedert. Der ganze Körper war mit 25–30 mm langen daunenartigen Federn bedeckt, das Federkleid insgesamt vogelartig (XU et al.

2003; WELLNHOFER 2003, 208f.). PRUM (2003, 323) bezeichnet die Konturfedern als „fully modern“. Auf dem Kopf waren bis zu 40 mm lange Federn, die vermutlich als Schmuck- oder Imponierfedern dienten. „Die Schwungfedern (Remiges) an den Vordergliedmaßen sind dabei nach einem vogelähnlichen Muster angeordnet und umfassen etwa 12 lange Handschwingen und 18 deutlich kürzere Armschwingen. Der Grad der Asymmetrie nimmt zum Körper hin ab, wie bei rezenten Vögeln“ (WELLNHOFER 2003, 209). Praktisch das gesamte Hinterbein war bis auf die Füße befiedert; die Beinfedern waren 12–19 cm lang (CHATTERJEE & TEMPLIN 2007, 1576). Neu ist der Nachweis von asymmetrischen langen Schwungfedern am Mittelfuß (WELLNHOFER 2003, 209). HONE et al. (2010) zeigten, dass die Federn wie bei Vögeln an den Knochen ansetzten, und schließen, dass sich die Federn des *Microraptor*-Holotyps in einer natürlichen Position befanden.

Abb. 51 Holotyp-Fossil von *Microraptor zhaoianus*, Hong Kong Science Museum (CC BY-SA 3.0) und Rekonstruktion (Matt MARTYNIUK, CC BY 3.0)



Microraptor war wahrscheinlich ein Doppeldecker-Flieger und gehört zu den ältesten Dromaeosauriden.

Die Federn bei *Microraptor zhaoianus* sind nicht so gut erhalten. Typische Konturfedern seien nicht zu erkennen, manche Abdrücke könnten aber von Federschäften echter Konturfedern stammen (XU et al. 2000, 707).

Lange Beinfedern an Beinen und Füßen und somit mutmaßliche Vierflügeligkeit sind mittlerweile bei einer ganzen Reihe weiterer „Nicht-Vogel-Dinosaurier“ bekannt: *Pedopenna*, *Anchiornis*, *Changyuraptor*, *Xiaotingia*, *Jianianhualong* (LEFÈVRE et al. 2017, 2; siehe auch bei den einzelnen Gattungen).

Microraptor hatte ausgeprägte Klauen und konnte vermutlich trotz Beinbefiederung klettern (MARTIN 2008; BURNHAM et al. 2009). Daher wird diese Gattung auch als Kronzeuge für die Baumtheorie der Flugentstehung angeführt (vgl. Abschnitt 4.2).

Cryptovolans. Als artgleich mit *Microraptor* wird heute die von CZERKAS et al. (2002) beschriebene Gattung *Cryptovolans* eingestuft. CZERKAS et al. (2002, 118) beschreiben die Federn des von ihnen beschriebenen Exemplars als asymmetrisch und eindeutig vogelartig (ebenso NORELL et al. 2002, 36¹¹⁶). Diese Autoren betrachten die Dromaeosauridae, zu denen *Cryptovolans* bzw. *Microraptor* gehören, wegen des Besitzes von flugtauglichen Federn als Vögel und nicht als Vogelvorfahren – eine Auffassung, der die Mehrheit der Paläontologen allerdings nicht folgt.



Changyuraptor (Dromaeosauridae)

Changyuraptor yangi (Abb. 53) aus der Unterkreide Chinas (Yixian-Formation) wird ebenfalls zu den Microraptorinae (Dromaeosauridae) gestellt und war wie *Microraptor gui* vierflügelig und vermutlich ein Gleitflieger. Mit ca. 1,30 m Länge und einem geschätzten Gewicht von ca. 4 kg handelt es sich um den mit Abstand größten Vertreter der Microraptorinae. Die Federn waren denen heutiger Vögel vergleichbar. Die Schwanzfedern waren fast 30 cm lang und die längsten bei einer Gattung, die nicht zu den Vögeln gerechnet wird, und waren vermutlich für den Landevorgang wichtig (HAN et al. 2014).

Zhenyuanlong (Dromaeosauridae)

Mit über 1,50 m Größe ist *Zhenyuanlong* (Abb. 54) aus der Yixian-Formation der Unterkreide Chinas die größte Dinosaurier-Gattung mit Federn, die der Fiederung heutiger Vögel gleichen (LÜ & BRUSATTE 2015) – falls diese Gattung wirklich ein Dinosaurier war. Einige Merkmale sprechen eher dafür, dass es sich um einen sekundär flugunfähigen Vogel handelt.

Zhenyuanlong besaß zwar einerseits Federn wie heutige Vögel, mehrlagig angeordnet, mit Schaft, Feinstrukturen und z. T. mit asymmetrischer Form, was als Indiz für die Flugtauglichkeit zu werten ist. Andererseits aber sind seine Vorderextremitäten viel zu kurz, um einen Flug zu ermöglichen. Wofür unter diesen Umständen die gut ausgebildeten Federn dienten, ist unklar, daher wird auch die Deutung erwogen, dass es sich um eine sekundär flugunfähige Form handeln könnte (wie bei *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx*). *Zhenyuanlong* wäre dann kein befiederter

Dinosaurier, sondern Abkömmling eines Vogels, was nach Auffassung von CZERKAS & FEDUCCIA (2014, 2) und CZERKAS et al. (2002, 118) für alle Dromaeosaurier gilt.

Unenlagia (Dromaeosauridae)

Wie bei *Gigantoraptor* und *Nomingia* wird auch beim Dromaeosauriden *Unenlagia comahuensis* die Existenz von Federn nur anhand indirekter Indizien wahrscheinlich gemacht. So sind NOVAS & PUERTA (1997, 391) der Auffassung, dass die Größe von *Unenlagia*, kombiniert mit kurzen Vorderextremitäten für Flugunfähigkeit sprechen, dass aber aus der phylogenetischen Position geschlossen werden könne, dass *Unenlagia* von flugfähigen Formen abstammt. In Rekonstruktionen wird *Unenlagia* entsprechend als teilweise befiedert dargestellt, obwohl Federn nicht direkt nachgewiesen wurden (z. B. http://www.dinosaur-world.com/feathered_dinosaurs/unenlagia_comahuensis.htm).

Abb. 52 Holotyp-Fossil von *Microraptor gui*. Die weißen Pfeile deuten auf Federabdrücke (aus HONE et al. 2010; CC BY 2.5) und Rekonstruktion als Doppeldecker-Flieger (durbed.deviantart.com, CC BY-SA 3.0).

Abb. 53 Rekonstruktion von *Changyuraptor yangi* (Emily WILLOUGHBY, CC BY-SA 4.0)





Abb. 54 Holotyp von *Zhenyuanlong zhengi* (aus LU & BRUSATTE 2015; CC BY 4.0) und Rekonstruktion (Emily WILLOUGHBY; CC BY-SA 4.0)

Velociraptor (Dromaeosauridae)

Einen indirekten Hinweis auf den Besitz von Federn gibt es bei *Velociraptor*. TURNER et al. (2007) wiesen an einer Elle von *Velociraptor* Ansätze (quill knobs) für zwölf Federkiele der Armschwingen nach. Diese Papillen befinden sich an den Stellen, an denen sie auch bei heutigen Vögeln vorkommen. Federn selber wurden allerdings nicht direkt nachgewiesen. Die Forscher schließen, dass 14 Armschwingen ausgebildet waren, was gut zur Anzahl von 12 oder mehr Armschwingen bei *Archaeopteryx* passe. Die Funktion der mutmaßlichen Federn ist unklar. TURNER et al. (2007) halten es für möglich, dass es sich um Reste von kleineren, möglicherweise flugfähigen Vorfahren handelt.¹¹⁷

Abb. 55 Holotyp von *Pedopenna daohugouensis*. (Aus XU & ZHANG 2005; mit freundlicher Genehmigung)



Pedopenna (Avialae inc. sedis)

Von der Gattung *Pedopenna* (Abb. 55) sind nur die Hinterbeine fossil überliefert (XU & ZHANG 2005); sie wird zu den Maniraptoren (vgl. Abb. 22) gestellt; eine genauere Zuordnung (Avialae? Paraves?) ist unsicher (SULLIVAN et al. 2014). Sie hat ihren Namen von langen symmetrischen Konturfedern, die an ganzer Länge am Mittelfuß ansetzen. Die Daohugou-Schichten Chinas, in denen *Pedopenna* entdeckt wurde, werden neuerdings in den Oberjura gestellt (SULLIVAN et al. 2014). Lange Konturfedern an den Beinen werden als Indiz für einen vierflügeligen Gleitflug gewertet (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 844; XU & ZHANG 2005, 173); XU & ZHANG (2005, 176) diskutieren die Hypothese, dass *Pedopenna* ein Evolutionsstadium vom Gleiten zum Fliegen durch Reduktion der Hinterflügel repräsentiert; sie halten aber auch eine Ornamentfunktion für möglich. Eine Änderung der Funktion, etwa vom Fliegen zur Ornamentierung, zum Schutz oder Wärmedämmung oder die relative Bedeutung bezüglich der Aerodynamik könnte die Variation in der Morphologie der Fußfedern unter den Eumaniraptoren und basalen Vögeln erklären.¹¹⁸ Gattungen wie *Pedopenna* werden von XU & ZHANG (2005, 176) als Belege für die Hypothese gewertet, dass zuerst ein Gleitflug evolvierte und im Verlauf der weiteren Evolution des Schlagflugs die Befiederung der Hinterextremitäten reduziert wurde. Für SULLIVAN et al. (2014) ist unklar, in welchem Umfang die Federn an den Hinterbeinen von *Pedopenna* zu einem Flug beigetragen haben könnten.

Xiaotingia (Avialae inc. sedis)

Die im Jahr 2011 beschriebene Gattung *Xiaotingia* (Abb. 56) aus der oberjurassischen Tiaojishan-Formation Chinas erlangte einige Bekanntheit, weil ihr Einbezug in die stammesgeschichtliche Analyse dazu führte, dass *Archaeopteryx* näher zu

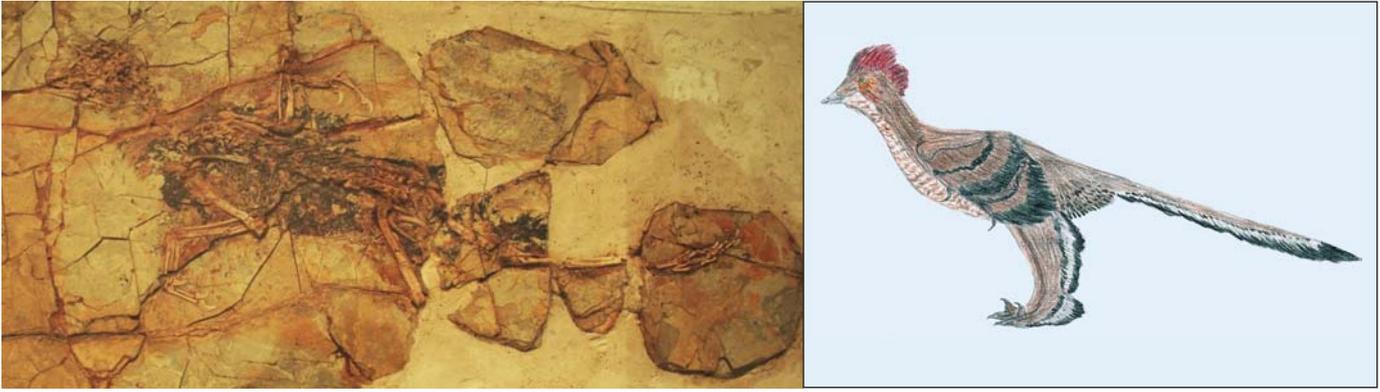


Abb. 56 *Xiaotingia zhengi* Fossil (CC BY-SA 2.0) und Rekonstruktion (El fossilmaniac, CC BY-SA 3.0).

den Deinonychosauriern als zu späteren Vögeln gestellt wurde (XU et al. 2011), was später jedoch revidiert wurde (TURNER et al. 2012). SULLIVAN et al. (2014) berichten von einem undeutlich erhaltenen Gefieder mit besonders langen Federn am Femur. Auch an den Phalangen des Fußes sind Federn nachweisbar. Die Erhaltung ist allerdings zu schlecht, um Details erkennen zu können. Da die Vorderextremitäten ziemlich lang sind und die Furkula robust ist (XU et al. 2011), können die Federn dennoch als Indiz für eine Flugfähigkeit von *Xiaotingia* gewertet werden.

3.7 Arten mit speziellen Federtypen

Neben haarartigen Integumentstrukturen und Konturfedern sind von fossil überlieferten Vögeln und Dinosauriern auch spezielle Federtypen bekannt. Einer dieser ungewöhnlichen Federtypen wird als „proximately ribbon-like pennaceous feather“ (mit PRPF abgekürzt) bezeichnet, was man als „Konturfeder mit körpernaher bandartiger Ausprägung“ übersetzen könnte. Gemeint sind damit Federn, die bandartig lang, am Ende jedoch konturfederartig flächig sind (**Abb. 35, 36**). Bemerkenswerterweise muss evolutionstheoretisch eine mindestens vier Mal unabhängige Entstehung dieses Federtyps angenommen werden (XU et al. 2010): bei den Confuciusornithiden, bei einigen Enantiornithinen („Gegenvögel“), beim Oviraptorosauriden *Similicaudipteryx* (PRUM 2010) und dem Dromaeosaurier *Epidexipteryx* (**Abb. 36**), der am Schwanz vier lange, bis zu 19 cm lange bandartige Federn besaß (ZHANG et al. 2008).

Außer den PRPF wurde ein weiterer Typ von bandartigen Federn entdeckt, sogenannte „elongate broad filamentous feathers“ (EBFF), d. h. „verlängerte breite fadenförmige Federn“, bei denen wie bei den PRPF eine Schaufunktion vermutet wird. So wurden wie oben bereits erwähnt bei *Beipiaosaurus* (**Abb. 25**) außer kurzen, faserigen Federn auch bis zu 15 cm lange

schmale bandartige Anhänge nachgewiesen, die unverzweigt und relativ steif waren; sie weisen damit Ähnlichkeiten mit *Psittacosaurus* und einigen Flugsauriern auf (XU et al. 2009b, 834; CLARKE 2013, 690).

Eine Vielfalt von Federtypen war früh etabliert und trat recht abrupt auf.

Erst jüngst wurde bei der neu beschriebenen Gattung *Cruralispennia* aus der Gruppe der Gegenvögel (Huajiying-Formation Nordwestchinas, Unterkreide, 131 Millionen radiometrische Jahre) ein weiterer neuer Federtyp entdeckt (WANG et al. 2017a). Diese Federn befanden sich an den Schenkeln, waren im körpernahen Bereich drahtartig und besaßen distal fädige Spitzen. WANG et al. (2017a) bezeichnen diesen Federtyp als „PWFDT“ – „proximally wire-like part with a short filamentous distal tip“ (**Abb. 57**). Auffällig variationsreich sind auch Schwanzfedern der ältesten Pygostylia aus der Unterkreide: einige Enantiornithinen besaßen ein Paar verlängerter Schwanzfedern, *Sapeornis* besaß einen abgestuften Fächer von Konturfedern, *Schizoura* einen gegabelten Schwanz aus Konturfedern und *Hongshanornis* einen fächerförmigen Schwanz wie heutige Vögel (LEFÈVRE et al. 2017, 10).

Ein weiterer Mosaikstein zur großen Vielfalt bei den ältesten fossilen Vögeln und nahestehenden Dinosauriern ist auch der Befund



Abb. 57 Ungewöhnliche Form einiger Federn an den Schenkeln von *Cruralispennia*. Näheres im Text. Balken links: 10 mm. (Aus WANG et al. 2017; CC SA 4.0)

ontogenetischer Unterschiede bei Federn von *Similicaudipteryx*, ein Phänomen, das sonst bei Vögeln nicht bekannt ist (XU et al. 2010, 1339).

Insgesamt kann man feststellen, dass eine Vielfalt von Federtypen früh etabliert war und dass diese Vielfalt recht abrupt auftritt. Diese Vielfalt übertrifft sogar die Vielfalt heutiger Federtypen; einige Federtypen sind demnach später verloren gegangen (XU et al. 2010, 1338).¹¹⁹

3.8 Dinosaurier-Gattungen mit Flaum und Federn im Cladogramm und in der Stratigraphie

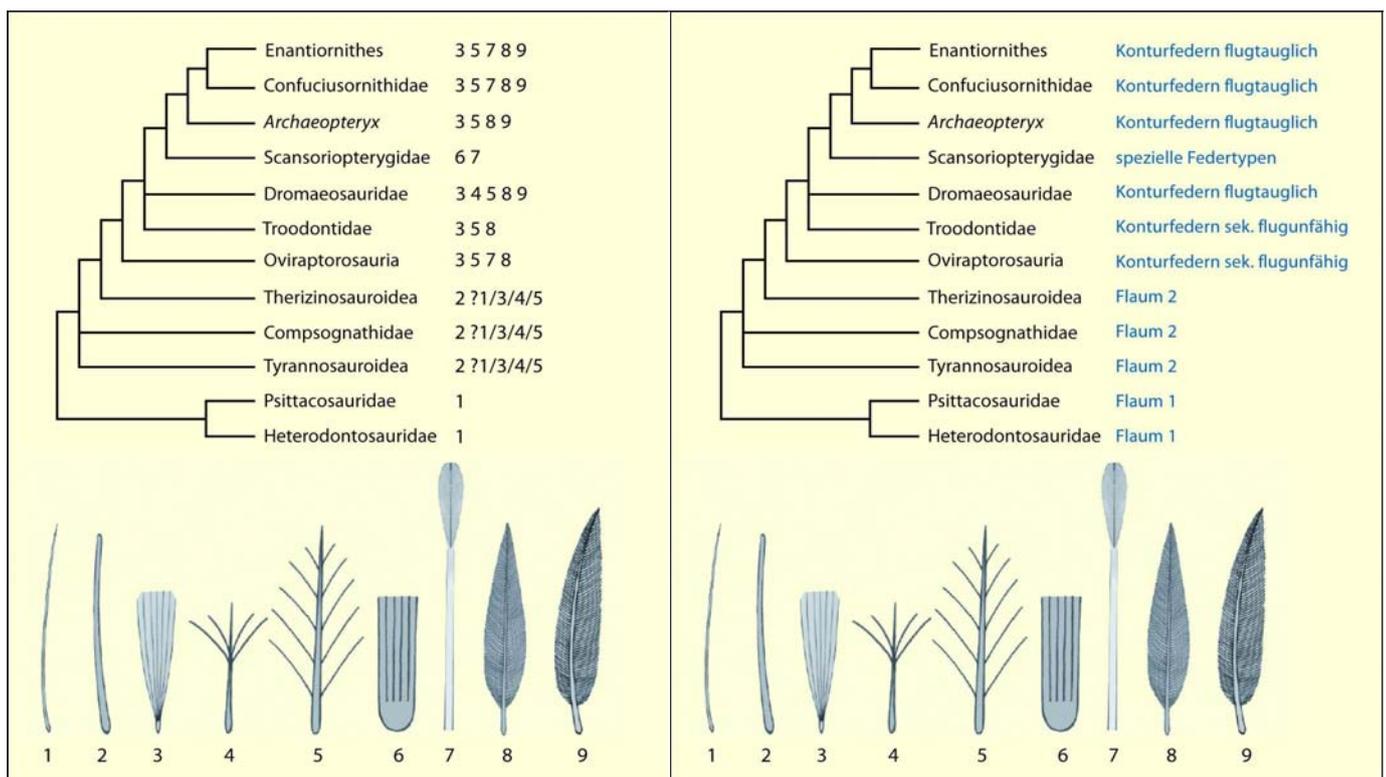
Die Theropoden-Dinosaurier bilden eine verwirrende Vielfalt an Formen und Merkmalsmosaik. Die Merkmalsverteilungen sind in einem erheblichen Ausmaß „unsystematisch“, d. h. es muss mit einer enormen Anzahl an Konvergenzen gerechnet werden, gleichgültig welches Cladogramm aus einer phylogenetischen Analyse resultiert. Viele Merkmale sind auf eine Weise unter den Gruppen der Theropoden und kreidezeitlichen Vogelgruppen verteilt, dass eine mehrfach unabhängige Entstehung angenommen werden muss. Wenn also im Folgenden ein Überblick gegeben werden soll, wie die „Nicht-Vogel-Dinosaurier“ im System der Theropoden verteilt sind, muss beachtet werden, dass Cladogramme Momentaufnahmen sind, die durch neue Funde oder auch durch andere Gewichtungen von Merkmalen geändert werden können.

XU et al. (2010) veröffentlichten ein Cladogramm (Abb. 58) von Dinosaurier-Gruppen mit Federn oder federartigen Strukturen, die sie verschiedenen Federtypen zuordneten (wobei dem Modell von PRUM entsprechend auch Strukturen der Art von Stadium 1-3 als Federn bezeichnet werden). Dabei wurden nicht nur die 5 Stadien des Modells unterschieden, sondern auch spezielle Federtypen aufgenommen wie die langen, abgeflachten EBFF-Filamente (s. o. bei *Beipiaosaurus*) und die bandartigen Federn mit konturfederartiger Spitze (PRPF; vgl. Abschnitt 3.7). Außerdem wurden die Stadien 1 und 3 noch differenziert, so dass insgesamt 9 Typen von Integumentstrukturen unterschieden wurden.

Auf den ersten Blick passt das Cladogramm sehr gut zu einer wachsenden Komplizierung der Federn. Eine genauere Analyse zeigt jedoch, dass es eine deutliche Trennung zwischen Gattungen mit Flaum und solchen mit echten Federn gibt, insbesondere wenn die Unsicherheiten bei den Therizinosauroida (*Beipiaosaurus*), Compsognathidae (*Sinosauropteryx*) und Tyrannosauroida (*Dilong, Yutyranus*) in Rechnung gestellt werden („?“ in der Aufstellung rechts in Abb. 58).¹²⁰ Nach den in der Fachliteratur vorliegenden Beschreibungen sind bei den betreffenden Gattungen nur filamentöse Integumentstrukturen nachgewiesen (vgl. die Ausführungen bei den betreffenden Gattungen in Abschnitt 3.1).

Weiter muss man in Abb. 58 berücksichtigen, dass beim Vergleich zwischen verschiedenen Taxa die jeweils anspruchsvollste Federausprägung zugrunde gelegt werden muss. Beachtet man beide Aspekte, dann zeigt sich ein enormer Sprung

Abb. 58 Feder- bzw. Flaumtypen fossiler Gattungen von Dinosauriern, angeordnet in einem vereinfachten Cladogramm. Die Varianten 1-5 als Federn zu bezeichnen ist gemessen an einer realistischen Definition von „Vogelfeder“ nicht gerechtfertigt (vgl. Eingangsabschnitt von Kapitel 3). Zwischen Stadium 5 und Stadium 8 besteht ein erheblicher morphologischer Unterschied. Stadien 6 und 7 sind spezielle Federtypen (vgl. Abschnitt 3.7), die nicht in eine evolutive Abfolge passen. Das „?“ zeigt Unsicherheiten aufgrund schlechter Erhaltung an, ob die betreffenden Federtypen ausgebildet waren. (Aus XU et al. 2010; rechts sind die jeweils sicher nachgewiesenen und jeweils komplexesten Federtypen der jeweiligen Gruppen angegeben; Näheres im Text)



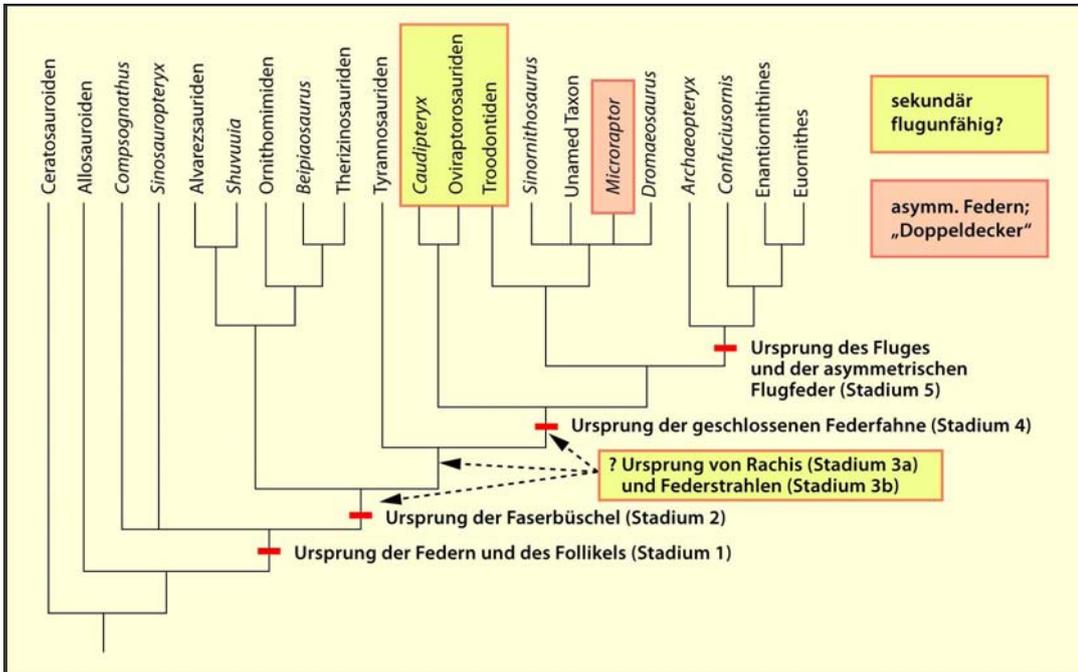


Abb. 59 Cladogramm nach PRUM & BRUSH (2002). Näheres im Text.

zwischen den Therizinosauroiden und den Oviraptorosauria (von Stufe 2 zu Stufe 8). Dazu kommt, dass es gute Gründe für die Deutung der Oviraptorosauria und Troodontidae als sekundär flugunfähig gibt (s. o.). Dann gäbe es sogar einen Sprung von Stufe 2 zu Stufe 9. Lediglich *Sinornithosaurus* könnte diesen Sprung überbrücken, da möglicherweise Typen 3 und 5 vorkommen (siehe Diskussion dazu bei *Sinornithosaurus*).

Die Federtypen 6 und 7 sind spezialisierte Federn der Scansoriopterygidae und anderer Gruppen, mutmaßlich Ornamentfedern; sie eignen sich nicht als evolutionäre Übergangsformen und werden auch nicht als solche diskutiert.

PRUM & BRUSH (2002) veröffentlichten ein Cladogramm, das in **Abb. 59** mit einigen Her-

vorhebungen wiedergegeben ist. Auch dieses Cladogramm suggeriert eine im Wesentlichen stufenlose Entstehung zunehmend komplexerer Federtypen. Doch ein genauerer Blick zeigt erneut ein anderes Bild. Der Übergang zu Stufe II ist durch den Fossilbefund von *Beipiaosaurus* nicht belegt, da Filamentbüschel (= Stufe II) nicht nachgewiesen sind, lediglich mögliche Verzweigungen am Ende der Filamente, was nicht gleichbedeutend mit Stufe II ist. Der Übergang zu Stufe III ist in der Abbildung von PRUM & BRUSH mit Fragezeichen versehen. Die Gattungen der Oviraptorosauriden und Troodontiden sowie *Caudipteryx* besaßen (sprunghaft) Federn der Stufe IV (wobei es wie erwähnt Indizien dafür gibt, dass deren Federn aufgrund sekundärer Flugunfähigkeit zurückgebildet sind). Stufe III

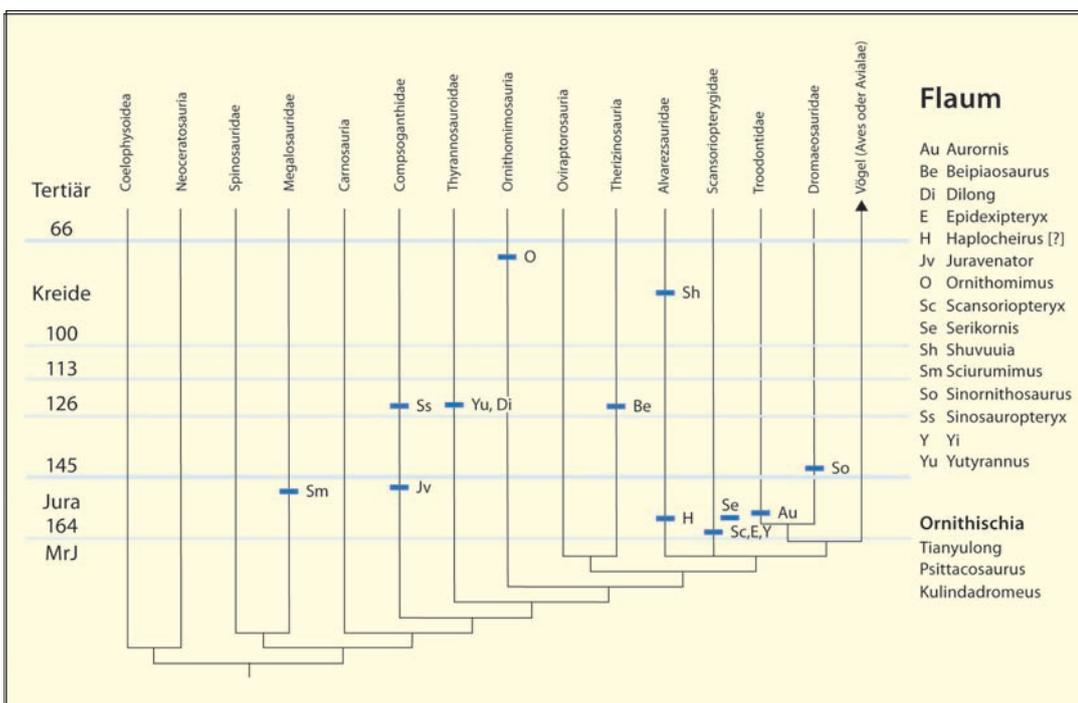
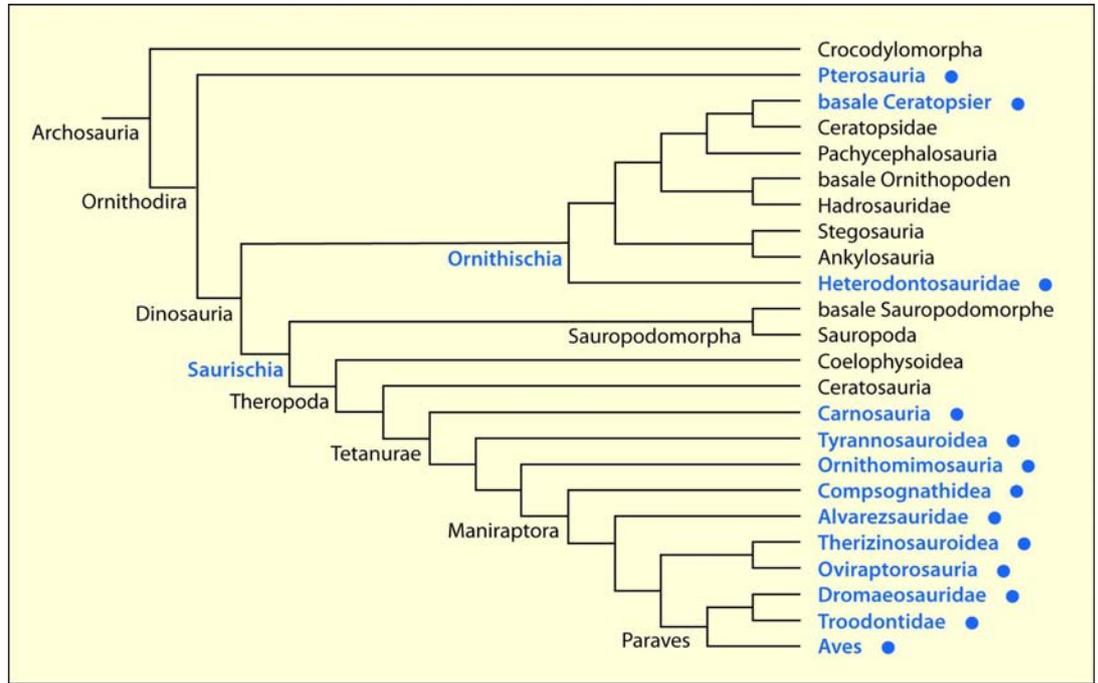


Abb. 60 Dinosaurier-Gattungen mit Dino-Flaum als Körperbedeckung in ein Cladogramm entsprechend der Darstellung der deutschen Wikipedia (Stand: 6. 11. 16) eingeordnet. Die stratigraphischen Positionen sind nach der englischen Wikipedia eingetragen.

Abb. 61 Gruppen mit Gattungen, die Dino-Flaum oder echte Federn besitzen, nach O'CONNOR et al. 2012, modifiziert (auch unter den Ornithomimosauria und den Alvarezsauridae gibt es Gattungen mit Dino-Flaum). Auch einige Gattungen der Ornithischier besitzen Flaum als Körperbedeckung: *Psittacosaurus* (basale Ceratopsier), *Tianyulong* (Heterodontosauridae) und *Kulindadromeus*, dessen systematische Position unklar ist.



(mit Einschränkung!) ist nur bei *Sinornithosaurus* ausgebildet, das zu den Dromaeosauriden gehört und an einer abgeleiteteren Position im Cladogramm steht. Folgt man also dem Cladogramm vom PRUM & BRUSH, zeigt sich auch hier ein Sprung von Stufe I zu Stufe IV (entsprechend dem Sprung von Typ 2 zu Typ 8 im Cladogramm vom XU et al. 2010; **Abb. 58**).

Ein Jahr nach der Veröffentlichung dieses Cladogramms wurde *Microraptor gui* entdeckt, der allem Anschein nach als Doppeldecker geflogen ist und asymmetrische Konturfedern besaß.

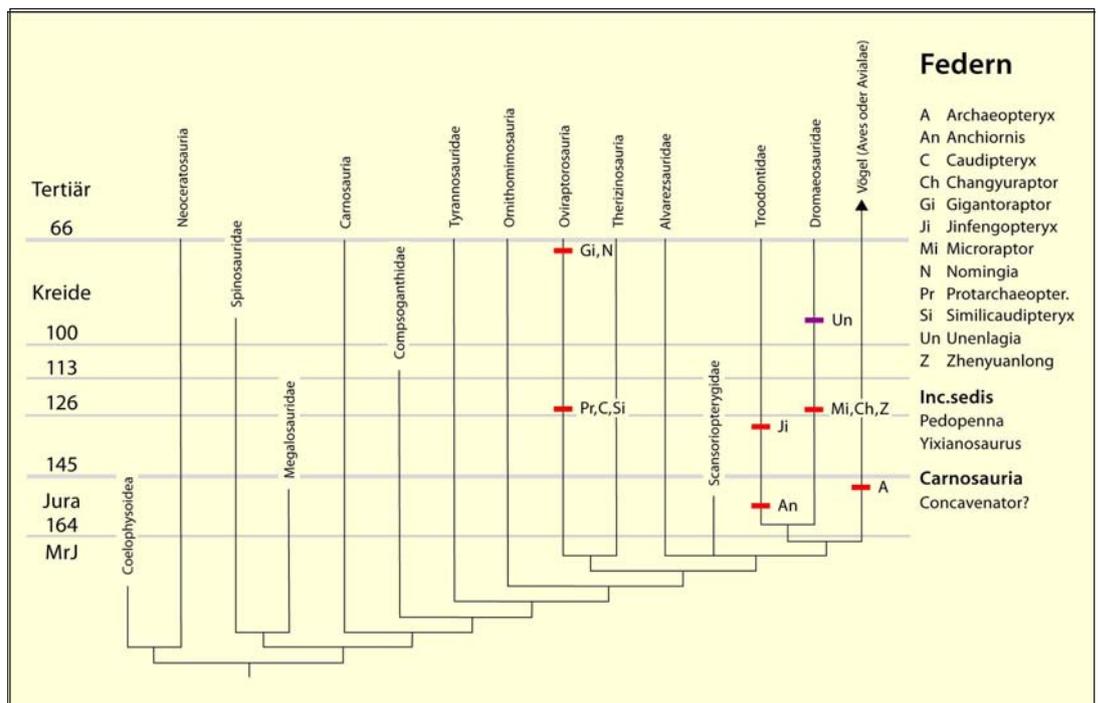
Abb. 60 zeigt ein aktuelles Cladogramm, in dem auch die stratigraphischen Positionen der betreffenden Gattungen dargestellt sind. In dieser Darstellung wird deutlich, dass die Gattungen

mit Dino-Flaum systematisch weit verteilt sind, wobei **Abb. 60** nur Theropoden-Dinosaurier beinhaltet (und den Ast „Vögel“). Es kommen wie oben zusammengestellt weitere Gattungen aus dem Ornithischia hinzu (vgl. dazu **Abb. 61**).

Abb. 62 gibt eine Übersicht über Gattungen mit echten Konturfedern, die (mit Ausnahme von *Archaeopteryx*) nicht zu den Vögeln gestellt werden (sog. „Nicht-Vogel-Dinosaurier“); allerdings werden einige dieser Gattungen von manchen Forschern nicht als „Nicht-Vogel-Dinosaurier“, sondern als sekundär flugunfähige Vögel angesehen (vgl. Diskussion bei einzelnen Gattungen in Abschnitt 3.7).

Ein bemerkenswertes Bild ergibt sich, wenn in das Cladogramm auch die ältesten Gattungen mit Konturfedern eingetragen werden (**Abb. 63**).

Abb. 62 Übersicht über Gattungen mit echten Konturfedern, die (mit Ausnahme von *Archaeopteryx*) von der Mehrheit der Forscher nicht zu den Vögeln gestellt werden (sog. „Nicht-Vogel-Dinosaurier“).



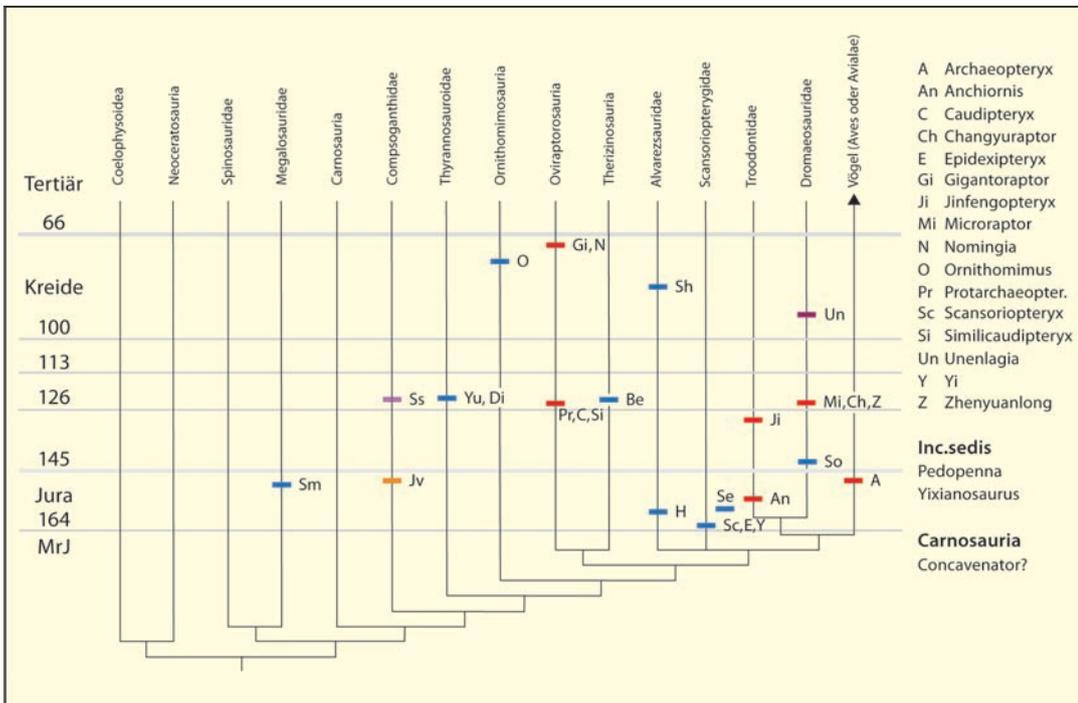


Abb. 63 Theropoden-Gattungen mit Flaum und mit echten Federn (Kombination aus Abb. 60 und 62). Bei *Gigantoraptor*, *Nomingia*, *Unenlagia* sind Federn allerdings nicht direkt nachgewiesen worden, sondern werden aufgrund indirekter Indizien als wahrscheinlich angesehen (siehe Ausführungen in Abschnitt 3.6). Nicht eingetragen sind wegen unklarer systematischer Stellung: *Pedopenna* und *Yixianosaurus*. Es fehlen auch die Gattungen mit Flaum, die zu den Ornithischia, der anderen Untergruppe der Dinosaurier gehören.

Dazu kommen in der Unterkreide noch zahlreiche weitere Gattungen mit voll ausgebildeten Federn wie *Jeholornis*, *Sapeornis* und die großen Gruppen der Enantiornithes („Gegenvögel“) und Ornithurae („Vogelschwänze“).

Abb. 64 gibt einen Überblick über die Gattungen und Familien aus Jura und Unterkreide, bei denen echte Federn nachgewiesen wurden. Sie zeigt, dass es keine Korrelation zwischen cladistischer Stellung und stratigraphischer Position gibt.

3.9 Fazit

- Gattungen mit echten Federn (*Anchiornis*, *Archaeopteryx*) werden geologisch früher überliefert als die meisten Gattungen mit haarartigem „Dino-Flaum“ („Protofedern“). Einige Gattungen mit Dino-Flaum (*Scansoriopterygiden*, *Kulindadromeus*, *Aurornis*) sind etwa zeitgleich wie die ältesten Gattungen mit Konturfedern fossil überliefert.

- Aufgrund der systematischen Positionen der Gattungen mit Dino-Flaum muss entweder konvergente Entstehung des Dino-Flaums angenommen werden oder dessen frühe Entstehung und entweder nachfolgender Verlust oder verbreitetes Fehlen einer fossilen Überlieferung bei zahlreichen Gattungen, bei denen Dino-Flaum nicht gefunden wurde.¹²¹

- Haarartige Integumentanhänge könnten daher bereits an der Basis der Dinosaurier (in der Trias) ausgebildet gewesen sein (CLARKE 2013, 690¹²²; XU et al. 2009b, 834¹²³); sie wären dann ein plesiomorphes („primitives“) Merkmal und

damit ungeeignet, um eine nähere Verwandtschaft bestimmter Dinosaurier-Gruppen mit Vögeln bzw. Gattungen mit echten (flächigen) Federn anzuzeigen.

- Bartborsten bei Truthühnern, die Federn nicht homolog sind (wegen Fehlens eines Follikels), sind aus federtypischem beta-Keratin aufgebaut, können sich verzweigen und sind teilweise hohl (CHUONG 2003, 47; MAYR et al. 2016, 7). Diese drei Merkmale alleine können somit keine sicheren Belege für die Federnatur von Körperanhängen sein.

- Zwischen Dino-Flaum und echten Federn ist ein deutlicher Sprung zu verzeichnen (ZHOU 2004, 461).¹²⁴ ZHANG et al. (2006, 395) sind der Auffassung, dass Federn und „federartige“ Strukturen in zwei größere Strukturkategorien fallen: Mit Schaft oder ohne Schaft.¹²⁵ (Echte) Federn seien zudem schon immer „fertig“ und kaum von Federn heutiger Vögel unterscheidbar (ZHANG et al. 2006, 395, 398, 400).¹²⁶ In diesem Sinne äußern sich auch KAISER & DYKE (2015, 607), dass die Befunde an fossilen Formen und heutigen Vögeln nahelegen, dass alle gefiederten Flügel denselben grundlegenden Bauplan widerspiegeln.¹²⁷ Der Vogelflügel sei eine extrem konservierte (kaum veränderliche) Struktur, vermutlich bedingt durch strikte Begrenzungen aufgrund der Aerodynamik (KAISER & DYKE 2015, 613).¹²⁸ Neuerdings verkleinern die Körperanhänge von *Serikornis* (einfach gefiederte Haare) diesen Sprung. Doch auch den Körperanhängen von *Serikornis* fehlen außer einer zentralen Achse alle wichtigen Kennzeichen echter Federn nach CHUONG et al. (2003) (vgl. Beschreibung von *Serikornis* in Abschnitt 3.1). Der Schritt zu flugtauglichen Federn wäre von

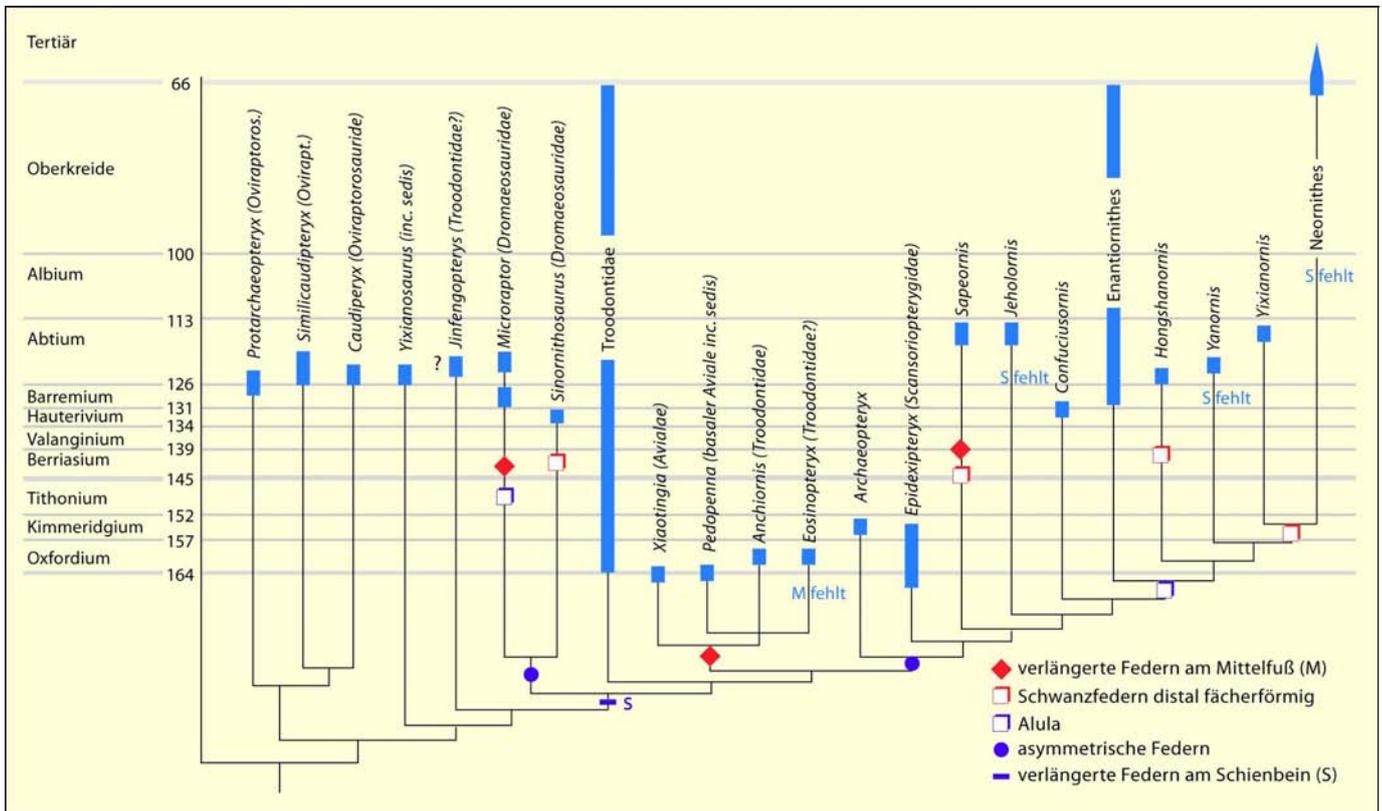


Abb. 64 Gattungen von Dinosauriern mit Konturfedern sowie von Kreide-Vögeln. Das Cladogramm wurde nach FOTH et al. (2014) so umgezeichnet, dass die stratigraphische der betreffenden Gattungen angegeben werden kann (dicke Balken). Die Gattung *Sinornithosaurus* ist im Cladogramm zu Unrecht enthalten, da Konturfedern nicht nachgewiesen (und auch nicht wahrscheinlich) sind (vgl. Diskussion in Abschnitt 3.1). Auch bei *Epidexipteryx* sind keine Konturfedern nachgewiesen; sie werden nur aufgrund indirekter Indizien vermutet; Die Gattung besaß allerdings nachweislich lange, bandartige Schwanzfedern (vgl. Diskussion in Abschnitt 3.1). Die Zuordnung einiger Gattungen zu den Familien ist kontrovers. In der Abbildung fehlen einige der in Abschnitt 3.6 beschriebenen Gattungen, die aber das Gesamtbild nicht verändern: *Changyuraptor* und *Zhenyuanlong* werden wie *Microraptor* zu den Dromaeosauriden gestellt und auf 125 Millionen radiometrische Jahre datiert. Es fehlen auch *Gigantoraptor* und *Nomingia* (beide Oviraptorosauridae) sowie *Unenlagia* (Dromaeosauridae), bei denen Federn allerdings nicht direkt nachgewiesen wurden.

Serikornis ausgehend immer noch enorm. Denn die einfache Fiederung bringt – gemessen an den zahlreichen Anforderungen für Flugtauglichkeit – gegenüber einfachen oder büscheligen Haaren kaum etwas.

- Die symmetrischen Federn von *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx* eignen sich kaum als Vorstufen für asymmetrische, flugtaugliche Federn. Zum einen treten diese beiden Gattungen in der Fossilabfolge deutlich später auf als *Archaeopteryx* und *Anchiornis* mit asymmetrischen Federn, zum anderen gibt es anatomische Hinweise darauf, dass es sich um sekundär flugunfähige Formen handelt.

- Die frühere Erwartung einer nur einmaligen Entstehung von Federn wird zunehmend

in Frage gestellt. Mindestens eine Konvergenz verschiedener Federtypen muss angenommen werden. Aber auch eine konvergente Entstehung von Konturfedern ist nicht mehr tabu. FOTH et al. (2015, 30) stellen fest, dass sich abzeichne, dass das „Flugvermögen vermutlich mehrmals getrennt in verschiedenen Zweigen von gefiederten Raubdinosauriern“ entstand.

- Die größte Vielfalt an unterschiedlichen, z. T. heute nicht mehr vorkommenden Integumentanhängen (Dino-Flaum, bandartige Federn, Konturfedern) ist entgegen der evolutionären Logik gerade zu Beginn der fossilen Überlieferung der betreffenden Formen verwirklicht. verwirklicht.

4. Modelle zur Entstehung des Vogelflugs

Im Kapitel 1 wurde gezeigt, dass Federn und ihre Verankerung und Steuerung eine Reihe von Bedingungen erfüllen müssen, um flugtauglich zu sein. Aber auch die Flugtauglichkeit von Federn ist für die Flugfähigkeit noch nicht ausreichend, da gleichzeitig ein passendes Federkleid und auf den Flug abgestimmte Flugmuskulatur erforderlich ist. Darüber hinaus müssen Anatomie und Verhalten (Gehirnleistungen) auf die Flugfähigkeit abgestimmt sein.

Im Folgenden sollen evolutionäre Hypothesen der Entstehung des Vogelflugs vorgestellt und diskutiert werden. Die Entstehung flugtauglicher Federn ist dabei nur *ein* Aspekt. Die Federn müssen im Zusammenhang der gesamten Biologie der betreffenden Tiere gesehen werden und es ist offensichtlich, dass die verschiedenen Erfordernisse für die Flugfähigkeit, angefangen vom geeigneten Baumaterial für die Federn bis hin zu dafür erforderlichen Verhaltensweisen und Manövrierfähigkeiten aufeinander abgestimmt sein müssen (vgl. EVANGELISTA et al. 2014, 20¹²⁹). Um fliegen zu können braucht es nach CAPLE et al. (1983, 455) integrierte Fähigkeiten: Der Start muss bewältigt werden, es braucht Schub- und Antriebskraft und Körperkontrolle in allen drei Achsenrichtungen, und auch die Landung muss funktionieren.¹³⁰ Eine Evolution des Fluges kann nicht Stück für Stück „abgearbeitet“ werden; es muss Vieles gleichzeitig berücksichtigt werden – und darin besteht die Herausforderung an einen natürlichen evolutionären Prozess. Ein Konstrukteur kann an den einzelnen Bauteilen und an ihrer Steuerung gesondert arbeiten; er kann solange Tests durchführen, Verbesserungen am Material oder an der Anordnung der Bauteile vornehmen, Abstimmungen ändern usw., bis seine Konstruktion funktioniert und marktreif ist. Natürliche Evolution bedeutet dagegen in zwei Bildern gesprochen: „Operation am offenen Herzen“ und ständig – auch in der Entwicklungsphase – „auf dem Markt“ zu sein, sprich von Generation zu Generation überleben zu müssen. Schließlich kann Evolution nicht wegen Umbau schließen (G. OSCHÉ).

Bezüglich der Entstehung des Vogelflugs stehen sich klassischerweise die Cursorialtheorie (evolutiver Beginn des Fluges mit schnellen Läufers vom Boden aus) und die Arborealtheorie (evolutiver Beginn des Fluges von Bäumen aus) gegenüber. Es fällt auf, dass die Begründungen für die verschiedenen Modelle vor allem auf Gegenargumenten gegen konkurrierende Modelle beruhen. Beide Hypothesen haben mit schwerwiegenden Problemen zu kämpfen, weshalb seit

einigen Jahren neue Ansätze verfolgt werden, die zum Teil die beiden klassischen Hypothesen zu kombinieren versuchen. Wie bei Hypothesen zur Entstehung der Vogelfeder werden auch hier Anleihen aus der Ontogenese gemacht und ontogenetische Stadien als Modelle für evolutionäre Stufen herausgegriffen (ganz im Sinne von Ernst HAECKELS Biogenetischem Grundgesetz). Außerdem wird auf Verhaltensweisen von Arten zurückgegriffen, die keine guten Flieger sind, z. B. das flügelunterstützte Erklimmen steiler Hänge („WAIR“, „wing-assisted incline running“). Die älteren und neueren Szenarien sollen vorgestellt und es soll diskutiert werden, inwieweit sie bezüglich einer evolutionären Entstehung des Vogelflugs realistisch sind.

Methodische Grenzen

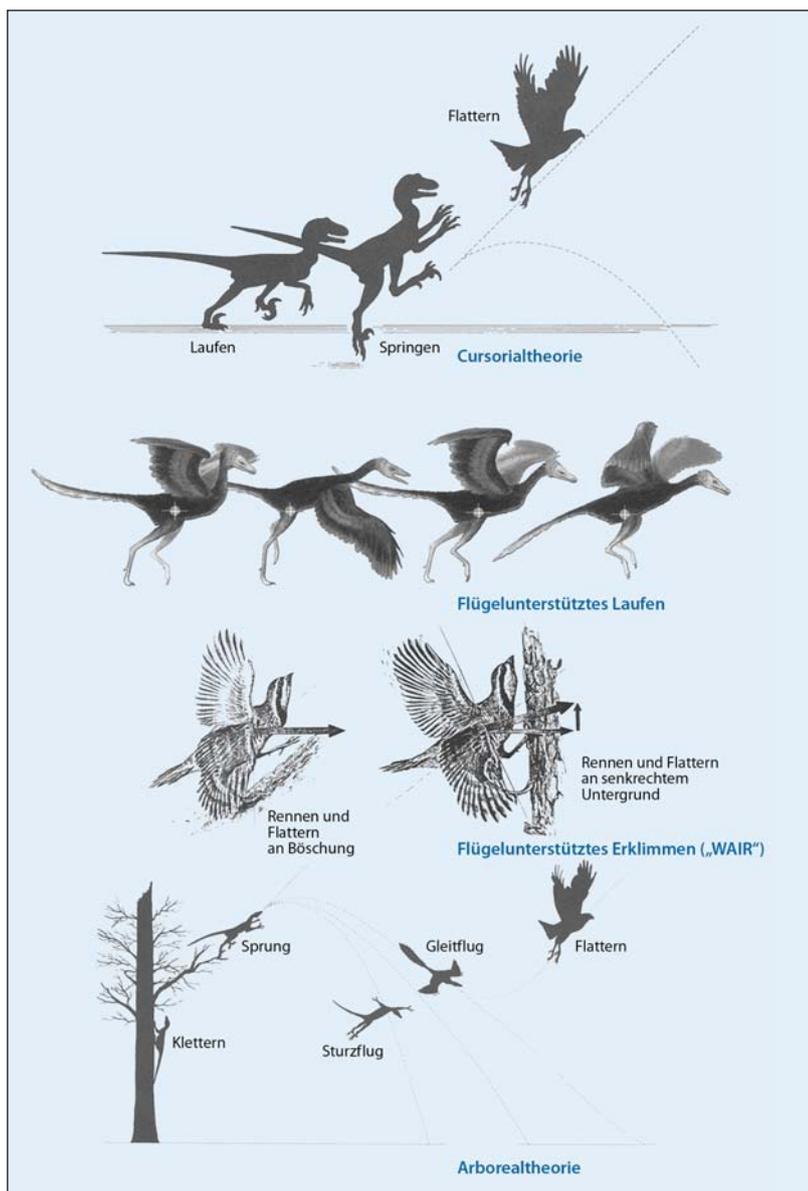
Da die Flugentstehung nicht experimentell erforscht werden kann und auch keine Gesetzmäßigkeiten bekannt sind, aus denen die Entstehung von Federn und Flug hergeleitet werden könnten, sind auch hier historisch-narrative Erklärungen (H-NE) gefragt (Abschnitt 2.1). Es sei an die drei Bedingungen erinnert, die nach BOCK (2000, 482) für eine H-NE erfüllt sein müssen: 1. Die evolutionären Schritte der Änderungen von Merkmalen müssen realistisch und in ihren zeitlichen Abfolgen passend sein, 2. Die Organismen müssen als Ganze funktional („functional wholes“) sein, 3. Die Abfolge evolutionärer Schritte muss kontinuierlich und graduell sein, ohne größere Sprünge. Einige Autoren halten Flugentstehungstheorien für kaum testbar (z. B. CAPLE et al. 1983, 455; PADIAN 2003, 452; BOCK 2000a, 482¹³¹). Es ist nur möglich, Szenarien für Entstehung und Evolution des Fluges daraufhin zu prüfen, ob sie physikalischen Gesetzen entgegenstehen. Das ist aber nur ein Test auf Randbedingungen, kein Test auf den eigentlichen hypothetischen evolutionären Prozess. PADIAN & CHIAPPE (1998a, 19) drücken ihre Skepsis so aus: „We will never know all the details of this adaptive breakthrough, of course, and no hypothesis can be summarily excluded.“ Der Frage der Testbarkeit von Flugentstehungs-Hypothesen wird ein eigener Abschnitt (4.6) gewidmet.

4.1 Start vom Boden aus: Cursorialtheorie

Die Cursorialtheorie („ground up“) wurde seit Mitte der 1970er-Jahre vor allem von John

OSTROM stark vertreten (z. B. OSTROM 1976; 1979; 1986; **Abb. 65**). Danach startete die Evolution des Vogelflugs ausgehend von schnell laufenden, bodenlebenden Dinosauriern, vermutlich aus der Gruppe der Maniraptoren (vgl. **Abb. 22**). Eine distale Verbreiterung der Arme (im vorderen Bereich) könnte zum Zwecke des Beuteerwerbs (OSTROM) oder des Gleichgewichts und der Körperkontrolle evolviert und später für den Flug genutzt (exaptiert) worden sein (CAPLE et al. 1983). Letzteres könnte dadurch erfolgt sein, dass die Tragflächenfunktion verbessert wurde, um größere Sprünge steuern zu können, woraus sich schließlich der aktive Flug entwickelte (CAPLE et al. 1983, 456¹³ HEDENSTRÖM 1999, 375¹³³). Als Argument für die Cursorialtheorie wird vor allem angeführt, dass Vögel Zweibeiner sind und es daher wahrscheinlich sei, dass die Evolution des Vogelflugs ihren Ausgang mit zweibeinigen Läufern nahm (z. B. OSTROM 1979, 48).¹³⁴ Evolutionär gesehen erscheint es nämlich seltsam, dass die Hinterbeine nicht in den Flug einbezogen wurden wie bei den Fledermäusen und Flug-

Abb. 65 Vier Modelle der Entstehung des Vogelflugs. Näheres im Text. (Nach CHATTERJEE & TEMPLIN et al. 2012; mit freundlicher Genehmigung)



Da Vögel Zweibeiner sind, wird als naheliegend betrachtet, dass die Evolution des Vogelflugs ihren Ausgang mit zweibeinigen Läufern nahm.

sauriern. Man sollte erwarten, dass ursprünglich ein starker Selektionsdruck herrschte, die Beine auch als Stütze für Tragflächen zu nutzen (vgl. PETERS 2002a, 349). Daher sei die Annahme naheliegend, dass zur Zeit der Evolution des Fluges die Hinterextremitäten evolutionär bereits bewegungstechnisch von den Vorderextremitäten abgekoppelt waren und das spreche klar für zweibeinig laufende Vorfahren. Mittlerweile ist die Situation diesbezüglich nicht mehr so klar, seit sich herausgestellt hat, dass es mit *Microaptor gui* eine Art gab, die sehr wahrscheinlich als eine Art Doppeldecker ausgebildet war, in dem auch die Hinterbeine zum Flugapparat gehörten; wahrscheinlich war auch *Anchiornis* vierflügelig (vgl. Abschnitte 3.6 und 4.6).

Als Argument für die Cursorialtheorie gelten außerdem die auffälligen anatomischen Ähnlichkeiten zwischen *Archaeopteryx* und kleinen Theropoden (z. B. OSTROM 1986, 81). Die Präferenz für die Cursorialtheorie wurde lange Zeit stark an *Archaeopteryx* festgemacht (z. B. OSTROM 1979, 48f.) – damals mangels weiterer geeigneter Fossilfunde. Ein wichtiger Aspekt war dabei die Frage, ob *Archaeopteryx* klettern konnte, da Kletterfähigkeit meist als notwendige Voraussetzung für die Baumtheorie angesehen wurde. Für OSTROM (1979, 53) schloss die vermeintlich Kletterunfähigkeit die sonst durchaus plausible Baumtheorie aus; doch gerade diese Fähigkeit war und ist bei *Archaeopteryx* umstritten (z. B. HOWGATE 1985; YALDEN 1985; 1997; RAYNER 1988; MARTIN 1991; 1995; FEDUCCIA 1993; MARTIN et al. 1998; PADIAN & CHIAPPE 1998a; HOPSON 2001; CHIAPPE & DYKE 2002; WITMER 2002; CHATTERJEE & TEMPLIN 2003; LINGHAM-SOLIAR 2015b, 168-170; vgl. auch die Diskussion um Testbarkeit in Abschnitt 4.6). *Archaeopteryx* wurde von OSTROM noch aus einem weiteren Grund als Kronzeuge für die Cursorialtheorie ins Feld geführt: Die funktionelle Trennung der Vorder- und Hinterextremitäten war klar gegeben (Hinterextremitäten: Laufen, evtl. Klettern; Vorderextremitäten: Fliegen). Die Hinterextremität war recht ähnlich der Situation bei heutigen Vögeln, anders als die Vorderextremität (OSTROM 1979, 51). Das schien besser zur Cursorialtheorie zu passen als zur Baumtheorie, die kletternde Vorfahren der Vögel benötigt.

Kritik an der Cursorialtheorie

Eine Reihe von Befunden und Argumenten spricht gegen die Cursorialtheorie.

- Zweibeinige Läufer machen mit ihren Vorderextremitäten alternierende Bewegungen; für den Flügelschlag ist jedoch eine symmetrische Bewegung erforderlich (NUDDS & DYKE 2004, 994¹³⁵). Der Übergang dürfte kein triviales Problem sein, zumal kein Selektionsdruck auf Symmetrie der Bewegung ersichtlich ist, solange die Flugfähigkeit nicht erreicht ist. CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 589) halten Vorderextremitäten, die zum Überwältigen und Töten der Beute geeignet sind und entsprechend nach vorne bewegt werden, als Vorläufer für das Fliegen mit vertikalem Auf- und Abschlagen nicht für denkbar.¹³⁶

- Um vom Boden aus einen Flug starten zu können, ist für einen Läufer (als evolutionärer Ausgangsform) eine große Geschwindigkeit erforderlich. Es ist äußerst fraglich, ob eine ausreichende Geschwindigkeit von den Dromaeosauriern erreicht werden konnte, die als Vogelvorläufer diskutiert werden (GEIST & FEDUCCIA 2000, 664; TARSITANO et al. 2000, 682f.). In einer viel zitierten Arbeit kalkulieren BURGERS & CHIAPPE (1999), dass bei *Archaeopteryx* durch Rennen und Flügelschlagen eine ausreichende Geschwindigkeit erreicht werden konnte, so dass der Übergang vom Laufen zum Fliegen möglich war. „Der Vortrieb der Flügel erzeugt dann eine zusätzliche Beschleunigung, und gleichzeitig bewirkt der Auftrieb eine Entlastung der Hinterbeine“ (WELLNHOFER 1999, 415). Allerdings besaß *Archaeopteryx* bekanntlich bereits ein Federkleid mit flugtauglichen Federn und kann daher kaum als Modell für flugunfähige Vogelvorfahren dienen, die ohne diese Ausstattung den Flugstart schaffen mussten (vgl. RAYNER 2001, 378¹³⁷). MARTIN (2004, 979) gibt zu bedenken, dass schnelle Läufer eher kurze Vorderextremitäten besitzen, die beim Lauf angewinkelt werden – das ist das Gegenteil dessen, was ein Tier benötigt, das mit Hilfe seine Vorderextremitäten den Vortrieb steigern können soll.¹³⁸ Zu bedenken ist auch, dass der Start als der anspruchsvollste Teil des Flugvorgangs gilt (RAYNER 2001, 378¹³⁹); ausgerechnet diese Fähigkeit müsste nach der Cursorialtheorie am Anfang der Evolution des Fluges gestanden haben. Und heutige Vögel legen ihre Flügel zusammen, wenn sie schnell laufen; Beispiele aus der heutigen Vogelwelt, die das Szenario von BURGERS & CHIAPPE stützen könnten, sind unbekannt (PAUL 2002, 115).¹⁴⁰

- Es kommt ein Selektionsproblem hinzu: Tiere rennen am schnellsten bei Beuteerwerb und Flucht (NORBERG 1985, 323), das ist kein günstiges Szenario, um dabei gleichsam nebenbei die Flugfähigkeit zu erwerben. Zu diesem Zweck sind ohnehin bereits federartige Strukturen mit einem Bau erforderlich (TARSITANO et al. 2000, 680). Eine Vergrößerung der Fläche der Hand und der Arme aber würde bremsend wirken

(TARSITANO et al. 2000, 680f.¹⁴¹; FEDUCCIA 2001, 143; NORBERG 1985, 323¹⁴²; BOCK 1986, 67). Auch die Idee, dass die Jagd nach fliegender Beute den Erwerb der Flugfähigkeit begünstigt haben könnte, ist untauglich. Denn solange ein Tier nicht selber fliegen kann, ist ein Rennen nach fliegender Beute sinnlos, weil diese sehr schnell problemlos entwischen kann (vgl. NORBERG 1985; siehe dazu das Modell von CAPLE et al. 1983 weiter unten).

- Vögel besitzen an den Armen Gleitflächen (Flugmembranen, Patagien), die die verschiedenen Teile des Vogelflügels miteinander verspannen und die Freiräume zwischen den Knochen ausfüllen. Deren Entstehung ist ebenfalls zu klären. Für einen Läufer sind solche Membranen eher hinderlich.

- Der Körperschwerpunkt bei Läufern ist für den Flug ungünstig (TARSITANO et al. 2000, 680); seine Verschiebung macht andererseits nur für fliegende Tiere Sinn; auch die Annahme eines Gleitflugs als Übergangsflugform hat mit diesem Problem zu kämpfen (TARSITANO et al. 2000, 676¹⁴³).

- Die Körperform von zweibeinigen Läufern ist nicht geeignet, um eine für ein Gleiten passende Fläche zu ermöglichen, außerdem verursachen der Bau der Hinterbeine und des Beckengürtels starke Luftturbulenzen (TARSITANO et al. 2000, 682f.).

- CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 591, 595ff.) argumentieren, dass die Gehirnarchitektur, die Gehirngröße und das Sehvermögen bei Coelurosauriern gute Voraussetzungen für ein Baumleben seien, das verbesserte Gehirnleistungen erfordere; die Cursorialtheorie könne diese Befunde nicht adäquat erklären.¹⁴⁴ Mittlerweile sind vogelähnliche Dromaeosaurier bekannt, die Anpassungen ans Baumleben besitzen.

- Der 2003 entdeckte Dromaeosaurier *Microaptor gui* war vollständig befiedert und besaß vier Flügel (XU et al. 2003). Als Läufer war er damit sicher nicht geeignet, gehört aber zu der Gruppe, deren Vertreter als besonders geeignet für Vogelvorläufer gelten.¹⁴⁵ Auch *Archaeopteryx* hatte Federn an den Beinen (FOTH et al. 2014), ebenso *Pedopenna* (XU & ZHANG 2005). Der Besitz von Federn an den Beinen spricht gegen die Cursorialtheorie (XU et al. 2003).

- Ein Vergleich der Füße von Theropoden legt eher eine allmähliche Anpassung an ein Baumleben nahe (XU & ZHANG 2005, 176¹⁴⁶), was der Cursorialtheorie widerspricht.

- Für den Erwerb von Vorstufen einer Flugfähigkeit vom Boden aus gibt es keine Modelle aus der heutigen Vogelwelt; es ist nicht bekannt, dass zweibeinige Läufer ihre Vorderextremitäten benutzen, um schneller zu laufen, zu rennen und zu gleiten oder um Beute zu fangen (DIAL

et al. 2006, 444¹⁴⁷; PAUL 2002, 114¹⁴⁸). Es gibt unter heutigen Vögeln keine Modelle dafür, dass Flattern oder Rudern mit den Flügeln einen Vortrieb verursachen würde, und wenn Vögel beim Laufen mit ihren Flügeln schlagen, tun sie das nicht, um die Geschwindigkeit zu erhöhen; ausgebreitete Flügel würden zudem den Luftwiderstand auf das laufende Tier erhöhen (FEDUCCIA 2012, 92).¹⁴⁹

- Dromaeosauriden, unter denen am ehesten nach Vorläufern für die Vögel gesucht wird, haben kurze Arme, die somit als Vorstufe für Flügel ungeeignet sind (FEDUCCIA 2012, 225f.). Alle bekannten spätriassischen primitiven Theropoden, die die primitive Ausprägung repräsentieren sollen, sind obligate zweibeinige Läufer mit massiven Hinterbeinen und stark reduzierten Vorderbeinen.¹⁵⁰ Wenn Vögel von Theropoden abstammen, müssten also verlängerte Vorderarme ausgehend von bereits stark verkürzten und stark modifizierten Extremitäten reevolviert werden (FEDUCCIA 2012, 226). Auch TARSITANO et al. (2000, 684¹⁵¹) und CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 589¹⁵²) sind der Auffassung, dass Theropoden nicht den passenden Körperbau hätten, der nach der Cursorialtheorie erforderlich ist.

- Für alle Modelle stellt sich die Frage, wie es zur notwendigen Verhaltensänderung gekommen ist. TARSITANO et al. (2000, 679) sind der Auffassung, dass der erste Schritt in der Evolution des Vogelflugs eine Verhaltensänderung war.¹⁵³

- Es sind viele Vogelgattungen aus der Unterkreide bekannt; darunter sind keine spezialisierten langbeinigen Läufer. Solche Formen wären aber zu erwarten, wenn die Vogelvorfahren spezialisierte Läufer waren (PAUL 2002, 117).¹⁵⁴

Das Modell von Caple et al. (1983)

Ein spezielles Cursorialmodell, das einige Beachtung fand, haben CAPLE et al. (1983) entwickelt. Sie beschreiben sechs evolutionäre Schritte vom Bodenläufer zum Vogel (CAPLE et al. 1983, 473). Die ersten Schritte betreffen die Körperkontrolle, auf die in diesem Modell besonderes Augenmerk gelegt wird. 1. Ein kleiner zweibeiniger Läufer springt nach fliegenden Insekten und fängt sie mit seinem Maul; die Vorderextremitäten dienen der Stabilität und der Körperkontrolle. 2. Die körperfernen Bereiche der Vorderextremitäten werden allmählich vergrößert, was die Körperkontrolle und Manövrierbarkeit sowie die Fähigkeit des Insektenfangs verbessert. 3. Die Bewegungen der Vorderextremitäten ändern sich in ein Auf- und Abschlagen. 4. Die Tragflächen werden größer, was den Auftrieb verbessert. 5. Dadurch werden auch die Körperkontrolle und die Landung verbessert. 6. Die Tragflächen werden weiter optimiert. Das Resultat dieser gesammelten Änderungen führe zum Kraftflug,

so die Autoren.¹⁵⁵ Der positive Feedback-Mechanismus der Vergrößerung der Extremitäten, die zur verbessertem Auftrieb und effektiverem Nahrungserwerb führe, könnte die schnelle Evolution von einem schnellen Läufer zu einem aktiven Flieger ermöglicht haben, kommentiert LEWIN (1983, 39).

Dieses Szenario ist sehr grob geschnitten und lässt im Detail fast alle Fragen offen. Der erste Schritt ist kein eigentlicher Schritt zur Flugfähigkeit hin, sondern eine günstige Ausgangsposition. Aber schon diese ist sehr fragwürdig, denn es ist in der heutigen Tierwelt kein Beispiel dafür bekannt, dass bodenlebende Formen Insekten in der Luft jagen außer bei gelegentlichen günstigen Umständen (PAUL 2002, 114). Außerdem sind bei heutigen bodenlebenden Vierbeinern mit vergleichbarer Größe wie *Archaeopteryx* keine Beispiele dafür bekannt, dass Vorderextremitäten bei schnellem Lauf oder beim Springen für die Balance eingesetzt werden (BOCK 1986, 68¹⁵⁶; CHATTERJEE 1997, 155). Für den zweiten Schritt werden bereits flächige Federn benötigt, was einen großen Sprung erfordert. Vergrößerte Schuppen wären zwar auch hilfreich, aber ein evolutiver Weg von Schuppen zu Federn wird heute ausgeschlossen (vgl. Abschnitt 2.1). Zugleich würden Federn oder vergrößerte Schuppen den Luftwiderstand beim Jagen nach Insekten vergrößern und wären im Rahmen dieses Modells paradoxerweise kontraproduktiv (CHATTERJEE 1997, 155).¹⁵⁷ Nach Berechnungen von RAYNER (1988, 280) geht beim Übergang vom Laufen zum Springen 30–40% der Ge-

Cursorialhypothesen sind wegen der Fülle von Problemen unplausibel und erfordern in Bezug auf den Erwerb von Federn sprunghafte Änderungen.

schwindigkeit verloren.¹⁵⁸ RAYNER (1988, 276, 278) sieht das Modell von CAPLE et al. kritisch, zum einen weil Analogien aus der heutigen Tierwelt fehlen (s. o.), zum anderen weil unklar ist, wie von einem eher unkoordinierten Flügelschlagen für Gleichgewicht und Beuteerwerb die Flugfähigkeit erworben worden soll, die „extreme morphologische, physiologische und verhaltensbiologische Spezialisierungen“ erfordert. Ob Verbesserung des Beuteschlagens nach diesem Szenario überhaupt den Flugerwerb fördern kann, ist demnach unwahrscheinlich.

Völlig außen vor bleiben in diesem Modell die Details der Anforderungen an die Federn für eine Flugtauglichkeit, ihre Verankerung, Bewegung, Steuerung, Koordination des Federkleids und vieles mehr (vgl. Kapitel 1). Ebenso unklar ist

der Übergang vom Beuteschlagen zum Fliegen (Schritt 3). Beuteschlagen während des Fliegens erfordert eine besonders ausgeprägte Manövrierbarkeit. Dazu kommt noch, dass gerade langsames Fliegen (was als Startsituation bei diesem Modell angenommen werden muss), besonders anspruchsvoll ist (vgl. CHATTERJEE 1997, 155¹⁵⁹). Entgegen LEWIN (1983) erfordert dieses Szenario einen enormen „Glaubenssprung“.

Fazit

Insgesamt sind die Cursorialhypothesen wegen der Fülle von Problemen unplausibel. Das gilt auch dann, wenn einige dieser Probleme entschärft werden können. Die vorgeschlagenen Szenarien beinhalten zudem in Bezug auf den Erwerb von Federn sprunghafte Änderungen. Die im 2. Kapitel geschilderten Probleme des Erwerbs von Vogelfedern schlagen auch hier zu Buche. Für viele postulierte Stadien und Verhaltensweisen fehlen außerdem Modelle aus der heutigen Tierwelt.

4.2 Start von Bäumen aus: Arborealtheorie

Nach der Arborealtheorie (Baumtheorie) entstand der Vogelflug bei Tieren, die Bäume oder Felsen erklettern konnten, von wo aus sie mit einer Art Sturzflug erste Schritte hin zum aktiven Fliegen gemacht haben (HEILMANN 1926, BOCK 1965, 1986, CHATTERJEE 1997, 157ff.; FEDUCCIA 2012; vgl. **Abb. 65**). Nach dieser Theorie wird angenommen, dass vor dem aktiven Flug ein Gleitflug erworben wurde, aus dem dann der aktive Flug entstand (z. B. BOCK 1986, 58, 69f.). CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 600ff.) schlagen gemäß der Baumtheorie sechs Stadien zum aktiven Flug vor: 1. Springen von Baum zu Baum; zur Verbesserung der Körperkontrolle werden die Vorderextremitäten ausgebreitet (Modell: *Sinosauropteryx*). 2. Sturzflug (Modell: *Sinornithosaurus*¹⁶⁰). 3. Doppeldecker-Gleitflug (Modelle: *Anchiornis*, *Microraptor*, *Pedopenna*). 4. Eindecker-Gleitflug (Modell: *Archaeopteryx*). 5. Undulierender Flug (Modell: *Confuciusornis*). 6. Manövrierbarer Schlagflug (ähnlich CHATTERJEE 1997, 175ff.).

Der große Pluspunkt für die Baumtheorie ist offensichtlich der energetische Aspekt. Eine hohe Startgeschwindigkeit wird hier durch die Schwerkraft sozusagen gratis angeboten, die Startsituation ist also energetisch viel günstiger.¹⁶¹

Ein ähnliches Modell hatte schon früher BOCK (1986, 69f.) präsentiert, das viele kleine, selektierbare Schritte beinhaltet: So könnte das 1. Stadium, Leben in Bäumen, in viele kleine

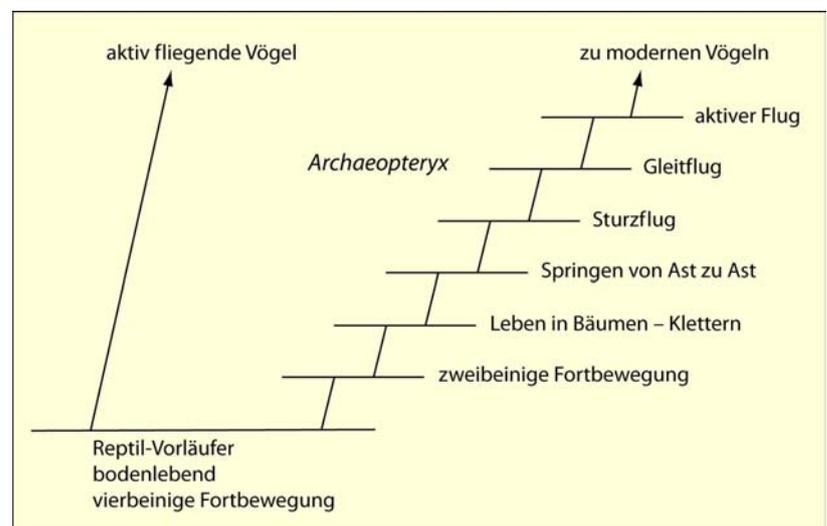
Schritte unterteilt werden (dieses Stadium hat allerdings noch nichts mit Fliegen an sich zu tun, sondern ist nach der Baumtheorie nur dessen Startpunkt). Für diesen Schritt erwähnt BOCK auch Federn¹⁶² – alles andere als ein kleiner Schritt (vgl. Kapitel 1 und 2). Als 2. Schritt sieht BOCK einen Sturzflug an, dem im 3. Stadium ein Gleitflug folgt, was seiner Auffassung nach wiederum in vielen kleinen Schritten erreicht worden sein könnte.¹⁶³ Ausgehend vom Gleiten sei schließlich der aktive Flug entstanden (**Abb. 66**).

Der große Pluspunkt für die Baumtheorie ist der energetische Aspekt.

Früher wurde im Rahmen der Baumtheorie angenommen, dass Vorläuferformen nicht zu den Theropoden-Dinosauriern gehörten, sondern zeitlich weiter zurück unter „primitiven“ Archosauriern zu suchen seien, da unter diesen am ehesten Formen zu finden seien, die ein für den Erwerb des Gleitflugs passendes Körperprofil besaßen.¹⁶⁴ Nachdem aber auch (sehr wahrscheinlich) baumlebende Maniraptoren gefunden wurden (*Scansoriopteryx*, *Epidexipteryx*, *Microraptor*, *Pedopenna*; vgl. **Abb. 22, 62**), scheint die Baumtheorie nicht mehr im Widerspruch zur Theropodentheorie der Entstehung der Vögel zu stehen – im Gegenteil: Der vierflügelige Dromaeosauride *Microraptor* und Kletteranpassungen bei den Scansoriopterygiden werden von manchen Forschern als Unterstützung der Baumtheorie gewertet.¹⁶⁵ Der mutmaßlich baumlebende *Microraptor gui* war mit asymmetrischen flugtauglichen Konturfedern ausgestattet und als eine Art „Doppeldecker“ ausgebildet (s. o.). Als spezialisierte Form mit flugtauglichen Federn kann diese Gattung in der Frage nach dem *Flugenerwerb* jedoch kaum weiterhelfen.

Umstritten ist in diesem Zusammenhang die Lebensweise von *Archaeopteryx* (HOWGATE 1985;

Abb. 66 Rechts; Modell nach Bock (1965). Kritiker halten die Darstellung für tendenziös, da die Cursorialtheorie (links) so dargestellt wird, als seien keine Zwischenstufen möglich. Weiteres im Text.



FEDUCCIA 1993; PETERS 1994, 406f.; PADIAN & CHIAPPE 1998,15; CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 595, u. a.); die Meinungen darüber, ob er baumlebend war und somit die Arborealtheorie unterstützt oder nicht, gehen bis heute auseinander (vgl. Abschnitt 4.1).

Wie bei der Kritik der Cursorialtheorie bereits erwähnt, halten CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 591, 594ff.) die Gehirnarchitektur der Coelurosaurier, ihre Gehirngröße und ihr aus großen Augenhöhlen erschlossenes gutes Sehvermögen für gute Voraussetzungen für ein Baumleben. Einige Maniraptoren wie *Sinornithosaurus* hätten Kletterfähigkeiten besessen, was an einigen anatomischen Merkmalen insbesondere der Vorderextremitäten, des Beckens und des Schädels und daraus ableitbaren Fähigkeiten des Gehirns erkennbar sei.¹⁶⁶ Allerdings sind die Baumanpassungen bei Theropoden mindestens teilweise umstritten. So sind GLEN & BENNETT (2007) beispielsweise der Auffassung, dass die Form der Klauen der Vorderextremitäten bei mesozoischen Vögeln und den mit ihnen verwandten Dinosaurier-Arten sich von denen heutiger Vögel signifikant unterscheiden und eher denen von heutigen bodenlebenden Vögeln entsprechen.

Für die Baumtheorie führt PAUL (2002, 117) ins Feld, dass zahlreiche Vögel aus der Unterkreide baumlebend waren; das gilt z. B. für einen Großteil der Gegenvögel (Enantiornithes) (ZHOU & ZHANG 2005, 19001).

Ein Vorteil des Baumlebens wird darin gesehen, dass Flucht vor manchen Feinden, ein sicheres Schlafen und der Schutz des Geleges besser möglich seien (BOCK 1985, 203; BOCK & BÜHLER 1995, 10). BOCK (1985, 203; 1986, 60f.) und BOCK & BÜHLER (1995, 8) diskutieren im Zusammenhang mit der Arborealtheorie den Erwerb der Endothermie (Homoiothermie), die sie als Voraussetzung für den aktiven Flug sehen, besonders für den Start.¹⁶⁷ In Bäumen ist Endothermie wegen der größeren Ausgesetztheit besonders nützlich, weil dieser Standort im Vergleich zum Boden kühler ist (BOCK 1985, 203¹⁶⁸; BOCK & BÜHLER 1995, 10¹⁶⁹; vgl. KAISER & DYKE 2015, 611¹⁷⁰). Damit wird aber auch zugleich eine Körperbedeckung zur Wärmedämmung benötigt; es muss aber auch trotz Besitzes einer Körperbedeckung möglich sein, überschüssige Wärme abzugeben, was weiteren Regulationsbedarf mit sich bringt (BOCK & BÜHLER 1995, 8). Außerdem ist der Nahrungsbedarf höher und es ist eine größere Umorganisation des Herzens, der Lungen und des Blutkreislaufs erforderlich (BOCK 1985, 203; 1986, 61; BOCK & BÜHLER 1995, 8). Insgesamt handelt es sich also um einen ganzen Komplex von Änderungen¹⁷¹ und damit um einen enorm großen Schritt, dessen

evolutive Bewältigung völlig unklar ist. BOCK & BÜHLER (1995, 6) weisen darauf hin, dass die drei Aspekte Endothermie, Federn und Flug im Zusammenhang gesehen werden müssen, was bei evolutionären Modellierungen beachtet werden müsse (vgl. die Ausführungen zu Synorganisation in Kapitel 1). BOCK & BÜHLER (1995) benennen das Problem, ohne Lösungen zu diskutieren und begnügen sich in ihrer „Conclusion“ mit einem sehr groben Szenario. Fossilfunde liefern keine klaren Indizien dafür, dass Endothermie bei Theropoden bereits vorgekommen ist (BOCK & BÜHLER 1995, 7).¹⁷²

Für die Arborealtheorie spreche nach BOCK (1986, 62) auch, dass auf diesem Wege das für den Flug unerlässliche gute räumliche Orientierungsvermögen eher erworben worden sein könne als beim Flugerwerb vom Boden aus (vgl. KAISER & DYKE 2015, 611).

Ansonsten verweisen die Befürworter der Baumtheorie auf die Probleme des Flugerwerbs von laufenden Vorfahren vom Boden aus. Die oben genannten Probleme der Cursorialtheorie werden häufig als Argumente für die Baumtheorie angesehen. Allerdings sind Probleme der einen Theorie nicht automatisch Argumente für einen Konkurrenten, da die Alternativen nicht ausschließlich sind (s. Methodendiskussion in Abschnitt 4.6).

Kritik der Arborealtheorie

Auch die Arborealtheorie hat mit einer Fülle verschiedenster Schwierigkeiten zu kämpfen.

- Nach der Arborealtheorie soll sich der aktive Flug aus einem Gleitflug entwickelt haben, da der direkte Weg zum aktiven Flug einen viel zu großen Sprung benötigt. Aber auch der rein hypothetische Übergang vom Gleit- zum Schlagflug ist kompliziert und aufwändig, da beide Flugarten sehr unterschiedlich sind (PADIAN 1982, 11¹⁷³). Gleiter haben abgesehen vom Besitz von Flughäuten vergleichsweise wenige Änderungen im Bauplan, während alle aktiven Flieger im Skelettbau und in ihrer Physiologie stark abgewandelt sind; beispielsweise sind viele Gelenke stark spezialisiert, viele Knochen verschmolzen und der Stoffwechsel auf hohem Level; anders als Gleiter können aktive Flieger ihre Vorderextremitäten kaum für mehr als für den Flug verwenden (PADIAN 1982, 11). Ein Gleitflieger setzt sein flexibles Axialskelett ein, um die Form der Tragfläche und den Anströmwinkel bei Bedarf zu verändern, dagegen haben Vögel und Fledermäuse eine steife Wirbelsäule und nutzen die distalen (vom Zentrum entfernten) Körperteile zur Kontrolle der Körperform und des Anströmwinkels (CAPLE et al. 1983, 474¹⁷⁴). Wenn heutige Vogel vom Gleiten und

Schlagflug umschalten, erfolgt dies abrupt und total, da sonst zu wenig Schubkraft erzeugt wird (PAUL 2002, 121).¹⁷⁵

Modellversuche von CAPLE et al. (1983)¹⁷⁶ legen ebenfalls nahe, dass Gleitflug keine gute Vorläufersituation für eine Evolution des aktiven Flugs ist; die erforderlichen Änderungen sind erheblich (s. o.) und die Bauplan-Anpassungen für aktiven Flug stehen im Gegensatz zu den Anpassungen für einen Gleitflug.¹⁷⁷ SHIPMAN (1998, 187) gelangt zur Schlussfolgerung, dass die markanten Unterschiede zwischen Gleitfliegern und aktiven Fliegern bedeuten, dass die Evolution des aktiven Flugs ausgehend vom Gleitflug fast genauso viele anatomische Änderungen erfordern dürfte wie die Evolution des Schlagflugs ausgehend von einem landlebenden Zwei- oder Vierbeiner.¹⁷⁸

Auch ökologisch sind die Unterschiede beträchtlich. Gleiter nutzen die Luft nur für einen Ortswechsel, um Feinden zu entkommen; aktive Flieger dagegen jagen nach Beute und fangen sie, verteidigen ihre Reviere und begatten sich sogar zum Teil im Flug. Ihr ganzes Verhalten, nicht nur ihr Bauplan, steht im Zusammenhang mit dem Fliegen (PADIAN 1982, 11).¹⁷⁹ Gleiter können ihren Flug nicht aktiv steuern, dafür fehlt ihnen die nötige Muskulatur; die Flughäute sind viel einfacher gebaut als Flügel (PADIAN 1982, 12).¹⁸⁰

Auch die Arborealtheorie hat mit einer Fülle verschiedenster Schwierigkeiten zu kämpfen.

NORBERG (1985) referiert neun Einwände gegen einen Übergang von Gleitflug zum Schlagflug, hält diese aber nicht für stichhaltig und argumentiert mit Ergebnissen eigener Simulationen dagegen.¹⁸¹ Die von ihr beschriebenen Übergänge sind aber recht weit und die Szenarien vage (NORBERG 1985, 324f.). Zum Beispiel könne ein Gleitflug mit Federn verbessert werden – aber woher kommen die Federn?¹⁸² Auch PAUL (2002, 112) behauptet (unter Berufung auf NORBERG), den Einwänden gegen einen Übergang vom Gleiten zum Fliegen könne begegnet werden, aber seine Vorschläge dazu (S. 121f.) sind ebenfalls recht allgemein gehalten und PAUL (2002, 122) merkt selber an, dass sie nicht getestet seien.¹⁸³ Die Problematik und Lösungsvorschläge werden auch von DUDLEY et al. (2007) und BAHLMAN et al. (2013) diskutiert (kurze Zusammenfassung dazu bei LINGHAM-SOLIAR 2015b, 128f.¹⁸⁴). PADIAN (2016) ist auch heute noch der Auffassung, dass niemand überzeugend dargelegt habe, wie ein Gleitflieger in einen aktiven Flieger umgewandelt werden könne oder dass ein solcher Umbau je erfolgt sei.¹⁸⁵

- Es gibt keinerlei Indizien dafür, dass sich irgendeine Gruppe gleitender Tiere (von denen es hunderte gibt) auf dem Weg zum aktiven Flug befindet oder jemals befand (PADIAN 1982, 12¹⁸⁶; CAPLE et al. 1983, 475¹⁸⁷; PAUL 2002, 117¹⁸⁸; PADIAN 2003, 451¹⁸⁹; DIAL et al. 2006, 443f.¹⁹⁰) oder dass irgendein Gleiter seine Extremitäten benutzen würde, um aktiv Vor- oder Auftrieb zu erzielen (DIAL et al. 2008, 988¹⁹¹). Gleiter und aktive Flieger befinden sich auf ganz verschiedenen Ästen des Wirbeltierstammbaums und ihre Ökologie ist komplett verschieden (PADIAN 2016, 417). Gleitflug an sich ist eine perfekte Anpassung auf einem adaptiven Plateau (PADIAN 1982, 13). Heutige Gleitflieger sind im Körperbau sehr verschieden von Vögeln (PROCTOR & LYNCH 1993, 88).¹⁹²

DUDLEY et al. (2007, 179) meinen zwar, dass die Existenz von über 30 phylogenetisch unabhängigen Linien den Übergang vom Gleit- zum Schlagflug machbar erscheinen lassen¹⁹³, doch die Tatsache, dass keine diesen Übergang tatsächlich vollzogen hat, spricht gegen dieses an sich schon unlogische Argument.

- Damit zusammen hängt die Problematik, dass die Selektionsbedingungen bei Gleitern und aktiven Fliegern z. T. zuwiderlaufen. Ein Gleitflieger benötigt von Anfang eine möglichst große Tragfläche. Diese gewinnt er am besten dadurch, dass er alle Extremitäten ausstreckt, wie es heutige Gleitflieger auch machen. „Bei den Vögeln deutet aber nichts darauf hin, dass ihre Beine jemals eine große Rolle als Teil der Tragfläche spielten“ (PETERS 2002b, 425) – mittlerweile mit der Ausnahme von *Microraptor gui* und vermutlich *Anchiornis* (s. o.). Der Doppeldecker-Bauplan von *M. gui* ist aber aufgrund seiner Spezialisierung als Vorläuferkonstruktion für den aktiven Vogelflug kaum geeignet (s. o.).

PAUL (2002, 121) weist darauf hin, dass Gleiten und Segeln von Baum zu Baum sehr viel energieeffizienter sind als aktives Fliegen über dieselbe Distanz¹⁹⁴, was einen Übergang vom Gleiten zum aktiven Flug ebenfalls unplausibel erscheinen lässt.¹⁹⁵

- Bereits Gleitflug ist nicht gratis, sondern benötigt Kontrollmechanismen, das gilt selbst für schlechte Gleitflieger. Der Selektionsdruck auf Kontrolle und Stabilisierung bei einem gleitenden „Proto-Vogel“ muss hoch gewesen sein (NORBERG 1985, 305f.¹⁹⁶). Selektionsdruck ist aber nur eine der notwendigen Voraussetzungen, nicht hinreichend für den Erwerb einer neuen Fähigkeit, insbesondere in diesem Fall, da Kontrollmechanismen aufwändig sind.

- Gleit- und Segelflug kommen bei den meisten basalen Vogelgruppen (Tinamiformes, Galloanserae) nicht vor, ebenso wenig während der ontogenetischen Entwicklung. DIAL et al.

(2008, 988) halten den Gleitflug daher für abgeleitet gegenüber dem Schlagflug; ebenso RAYNER (2001, 366): Gleiten und Segeln ist bei heutigen Vögeln ein abgeleitetes Verhalten, das vor allem bei größeren Arten vorkommt; bis dato sei kein einziger mesozoischer Vogel bekannt, dessen Flug hauptsächlich im Gleiten und Segeln bestand.¹⁹⁷

• DECECCHI & LARSON (2011) haben durch eine vergleichende Studie einer größeren Anzahl von Theropodengattungen gezeigt, dass nach phylogenetischen Analysen evolutionäre Trends nicht Richtung Baumleben verlaufen.¹⁹⁸ Dagegen kamen XU & ZHANG (2005, 176) zum Ergebnis, dass ein Vergleich der Füße von Theropoden eher eine allmähliche Anpassung an ein Baumleben nahe lege.

• Die Untersuchung von DECECCHI & LARSON (2011) ergab außerdem, dass bei den mutmaßlichen Vorläufern der ersten Vögel Baumanpassungen fehlten.¹⁹⁹ Dazu kommt, dass mesozoische Vögel im Gegensatz zu den nicht-flugfähigen Theropoden mit an Ästen aufsitzenden Vögeln gruppieren und Beinmaße und Hinterfuß-Anpassungen aufweisen, die eine Anpassung an das Umklammern von Ästen zeigen (DECECCHI & LARSON 2011, 9²⁰⁰). Hier scheint ein evolutionärer Sprung im Bau der Beine vorzuliegen.

• Nach der Baumtheorie müssten die Vogelvorläufer in der Lage gewesen sein, auf Bäume zu klettern. Die Selektionsbedingungen für den Erwerb der Flugfähigkeit stehen aber im Widerspruch zu den Selektionsbedingungen für den Erwerb der Kletterfähigkeit, da verschiedene Muskelpartien benötigt und sehr verschiedenartige Bewegungen ausgeübt werden (OSTROM 1974, 35²⁰¹). Die Beweglichkeit des Handgelenks ist bei Vögeln einzigartig, da Vögel die Hand gegen die ulnare Seite des Vorderarms abwinkeln können und andere Winkel fast unmöglich sind; diese Konstruktion des Handgelenks ist für Klettern jedoch kontraproduktiv (PETERS 1985, 244f.²⁰²). Die sehr spezialisierte Konstruktion des Vogelflügels mit ihren knöchernen Zwangsführungen konnte sich nach PETERS (2002) schwerlich aus einem Kletterorgan heraus entwickeln²⁰³; die Flugfähigkeit musste daher von anderen erhöhten Standorten aus erworben worden sein.

Abprungpunkte mussten zweibeinig erreichbar sein, wenn die Vogelvorfahren zweibeinig waren. Aber zum Klettern ist Vierbeinigkeit sehr viel praktischer; Kletterfähigkeit und Flugfähigkeit der Vorderextremität widerstreiten folglich einander auch in dieser Hinsicht (PETERS 1994, 406). Die Finger von *Archaeopteryx* waren befiedert und nicht frei beweglich, weshalb *Archaeopteryx* nicht als Kronzeuge für die Baumtheorie gelten kann (PETERS 1994, 406). Die Fußkrallen von *Archaeopteryx* können nicht

als besonders klettertauglich gelten (PETERS 1994, 407), deren genauer Bau und Klettertauglichkeit sind aber umstritten (s. o.; FEDUCCIA 2012; PADIAN & CHIAPPE 1998b, 46²⁰⁴; NAISH 2000 u. v. a.).

• Wenn der Flug von Bäumen aus seinen Ausgang nahm, sind vierbeinige Kletterer als Ausgangsformen wahrscheinlicher als zweibeinige Formen (s. o.) und der Flug müsste mit Sturz- und Gleitflug begonnen haben. Dafür müsste angenommen werden, dass die Hinterbeine in den Flug integriert waren. Folglich war später beim Übergang zum aktiven Flug eine Entkopplung der Vorder- und Hinterextremität erforderlich²⁰⁵, was einen erheblichen Umbau erfordern würde. Es stellt sich auch die Frage nach den Selektionsdrücken für diese Entkopplung (OSTROM 1991, 481). Alle flugfähigen Formen außer den Vögeln nutzen oder nutzten alle vier Extremitäten für den Flug mit entsprechenden Einschränkungen für Bewegungsmöglichkeiten am Boden (OSTROM 1991, 481²⁰⁶). Daher müsse man nach PETERS (1985, 246) annehmen, dass Vögel von Zweibeinern ihren Ausgang nahmen, die ihre Füße nicht in den Flugapparat einbeziehen konnten; Füße und Arme blieben dann unter verschiedenen Selektionsregimes (vgl. Begründung für die Cursorialtheorie in Abschnitt 4.1). Die vierflügeligen Gattungen *Anchiornis* und *Microraptor* können als Modelle für einen Gleitflug-Beginn der Vogelevolution gelten, aber es ist evolutionstheoretisch keineswegs klar, ob es sich dabei um evolutionäre Übergangsformen oder um evolutionäre Sackgassen handelt. Von diesen neueren Funden abgesehen hatte PETERS (2002a) geschrieben, dass es keinerlei Hinweis darauf gebe, dass die Hinterextremitäten jemals Teil des Flugapparats gewesen seien, was seltsam sei, da man annehmen sollte, dass der Flug mit größtmöglicher Tragfläche und möglichst geringen energetischen Kosten begonnen haben sollte.²⁰⁷

• Ohne Unterstützung mit verlängerten Schuppen oder Protofedern müssten Formen, die erste Gleitversuche starteten, klein gewesen sein, ein abgeflachtes Brustbein und passende Körperproportionen besessen haben. Die bekannten Coelurosaurier (vgl. Abb. 22) erfüllen allesamt diese Bedingungen nicht (TARSITANO et al. 2000, 682).²⁰⁸

• Die Fähigkeit zur sicheren Landung nach anfänglichen Sturzflügen oder beim Springen von Ast zu Ast als Vorstufe für einen Gleitflug muss erworben und kann nicht von vornherein vorausgesetzt werden (vgl. SHIPMAN 1998, 178).²⁰⁹

• Der Besitz von Beinfedern bei einigen Gattungen der Paraves, die keine Vögel waren, ermöglicht kein Argument pro oder contra Baumtheorie. Federn an den Beinen sind nicht nur für Läufer hinderlich, sondern auch beim

Klettern, wobei sie leicht beschädigt werden könnten. Für Arten, die bereits flugfähig sind, wären Beinfedern zwar kein Nachteil, aber wenn das Fliegen von Bäumen aus erst noch erwerben werden müsste, wären Beinfedern eher ungünstig.²¹⁰

- Bekannte baumlebende Theropoden eignen sich nicht als Kronzeugen für die Baumtheorie. So war der wahrscheinlich baumlebende Dromaeosauride *Microaptor gui* (Abb. 52) mit asymmetrischen Federn ausgestattet, vermutlich ein Doppeldecker-Gleitflieger (s. o.) und in dieser spezialisierten Flugart nicht als Vorform oder Übergangsform im Bereich des Flugerwerbs geeignet.

Die Probleme der Entstehung des Vogelflugs von Bäumen aus sind so zahlreich und schwerwiegend, dass dieser Weg evolutiv nicht gangbar erscheint.

Baumlebend waren auch die nur spaten- großen Scansoriopterygidae (vgl. **Abb. 35–38**); sie wären damit die kleinsten Theropoden, doch ist ihre taxonomische Zuordnung umstritten. CZERKAS & FEDUCCIA (2014, 849) sind der Auffassung, dass *Scansoriopteryx* zu viele plesiomorphe Merkmale („Primitivmerkmale“) besitze, um zu den Theropoden gestellt werden zu können. Andererseits hatte diese Gattung einige vogeltypische Merkmale; insgesamt passt sie nicht in eine Übergangstellung zwischen Theropoden und Vögeln. Besonders kennzeichnend war ein extrem langer dritter Finger; ZHANG et al. (2002, 397) halten die relativ lange Hand für ein Greifen für besser geeignet als fürs Fliegen und daher sei eine Anpassung ans Baumleben nicht unbedingt als Voranpassung an das Fliegen zu werten. Von *Scansoriopteryx* und den verwandten Formen *Epidexipteryx* und *Yi* sind Abdrücke faseriger Anhänge bekannt (manchmal zu Unrecht als einfache Federn bezeichnet), so dass vermutet wird, dass die Scansoriopterygiden zu einem Gleitflug fähig waren.²¹¹ *Yi qi* besaß wahrscheinlich zusätzlich eine Flughaut und war besonders spezialisiert (XU et al. 2015; Abb. 38). Unter anderem weil die jurassischen Scansoriopterygiden älter sind als die Dromaeosauriden, sind CZERKAS & FEDUCCIA (2014, 842) sogar der Auffassung, dass die Maniraptoren, die als Vogelvorläufer gelten, gar nicht zu den Theropoden gestellt werden sollten, sondern von Vögeln abzuleiten und sekundär flugunfähig seien (vgl. dazu auch CZERKAS & YUAN 2002).²¹²

Der Besitz von langen Beinfedern und das vogelartige Beinskelett bei der oberjurassischen Gattung *Pedopenna* (XU & ZHANG 2005; Abb. 55)

werden auch als Hinweise auf einen Gleitflug bei einer baumlebenden Form interpretiert. Allerdings ist nur die Hinterextremität fossil überliefert und die taxonomische Einordnung ist schwierig (SULLIVAN et al. 2014).

Bewertung

Die Probleme der Entstehung des Vogelflugs von Bäumen aus sind so zahlreich und schwerwiegend, dass dieser Weg evolutiv nicht gangbar erscheint (vgl. auch Tab. 2, S. 73). Die vorgeschlagenen Szenarien sind vage, beinhalten größere Sprünge und geben keine Rechenschaft über die Details der im Einzelnen erforderlichen Änderungsschritte.²¹³

Andere Startpunkte

Statt von Bäumen aus könnte ein erster Gleitflug auch von irgendwelchen anderen erhöhten Positionen aus erfolgt sein. Dieser Ansatz könnte mit Elementen der Cursorialtheorie kombiniert werden. PETERS (1985) stellt sich vor, dass die Vorfahren der Vögel in einem bergigen oder hügeligen Lebensraum lebten, wo sie über kleinere Erhebungen abwärts springen konnten (Hanggleiter), um dadurch die nötige Geschwindigkeit für den Erwerb des aktiven Flugs zu erreichen (in Anlehnung an CAPLE et al. 1983; vgl. PADIAN & CHIAPPE 1998a, 19). „Aus Sprüngen wurden gebremste Sprünge und daraus Gleitflüge“ (PETERS 1994, 408). Damit könnten manche Probleme der Baumtheorie (aber nicht alle) entschärft werden. Die funktionsmorphologische Interpretation anatomischer Befunde und die Beachtung physikalischer Limitationen für fliegende Tiere würden den Schluss auf die Bodentheorie erzwingen, allerdings sei aus eigener Kraft die nötige Abfluggeschwindigkeit nicht erreichbar gewesen, daher musste an Gebirgshängen die nötige Abfluggeschwindigkeit erreicht werden. „Steuerbewegungen mit den Vorderextremitäten, die schon beim Rennen in zerklüftetem Gelände eine Rolle gespielt haben mochten und zur Verlängerung der distalen Teile der Vorderextremitäten führten, konnten bei Gleitsprüngen eingesetzt werden und gewannen mit wachsender Geschwindigkeit immer größere Wirkung. Aus solchen Bewegungen konnte der aktive Flügelschlag entstehen“ (PETERS 1985, 243). Sehr wahrscheinlich seien Steuerungsmechanismen und Balance Vorläufer des Flugs gewesen (PETERS 1985, 247).

Allerdings gibt PETERS (1985, 247) selbst zu bedenken, dass die Detail kaum rekonstruierbar seien.²¹⁴ Auf die Details kommt es aber gerade an, wenn eine Hypothese mehr sein soll als eine vage Spekulation und wenn sie mehr als nur Rechenschaft über die *Rahmenbedingungen*

(hier des Flugerwerbs) geben will.²¹⁵ Und da die Abhang-Theorie eine modifizierte Cursorialtheorie ist, muss sie sich mit den meisten ihrer o. g. Probleme auseinandersetzen. BOCK & BÜHLER (1995, 10) sehen die Abhang-Theorie kritisch, weil in diesem Fall der von ihnen für notwendig erachtete Selektionsdruck auf Endothermie und dreidimensionale räumliche Orientierung entfällt; Endothermie halten diese beiden Autoren aber für eine notwendige Voraussetzung für aktiven Flug (s. o.).²¹⁶

PADIAN (2001) hält es nicht für notwendig, zwischen Baum- und Cursorialtheorie zu entscheiden, entscheidend sei vielmehr, wie der Schlagflug entstanden ist. Die Evolution des Vogelflugs zu untersuchen bedeute, die Evolution des Schlagflugs zu ermitteln (PADIAN 2001, 261; PADIAN 2003, 452)²¹⁷; dieser soll sich aus dem Beuteschlagen entwickelt haben (PADIAN 2001, 255). Arme und Hände hätten sich verlängert, die Orientierung des Schultergelenks habe sich geändert, ebenso Innervation und Verhalten in Anpassung an die veränderte Flugmuskulatur, und die Federn seien zu einer effektiven Tragfläche zusammengefügt worden.²¹⁸ Offensichtlich ist diese Abfolge sehr grob, die Schritte sind extrem groß – ein solch vages Szenario bietet keinerlei Erklärungen.²¹⁹ Keine Rede davon, woher die Federn mit den Follikeln kommen, wie sich die komplexe spezielle Muskulatur entwickelt hat usw. (vgl. Kapitel 1).

Zudem kann man die Frage „cursorial oder arboreal“ in einem evolutionstheoretischen Szenario nicht einfach als irrelevant übergehen – und tatsächlich unterzieht PADIAN die Baum- und Cursorialtheorie diversen Tests, indem er sie auf Plausibilität überprüft. Dabei bringt er selber viele Argumente für die Cursorialtheorie und gegen die Baumtheorie und setzt sich mit diversen Argumenten gegen die Cursorialtheorie auseinander.²²⁰

4.3 Wing-assisted incline running (WAIR)

Die beiden klassischen Ansätze zur evolutiven Entstehung des Vogelflugs haben wie gezeigt mit sehr schwerwiegenden Problemen zu kämpfen und die Schlussfolgerung scheint nicht überzogen, dass beide evolutive Wege – von Bäumen oder vom Boden aus – nicht gangbar sind, auch nicht in modifizierten Versionen. Ein Symptom für diese Aporie ist die Suche nach neuen Ansätzen. Darauf soll im Folgenden eingegangen werden.

Nach einem neueren Ansatz verlief der evolutive Flugerwerb über ein Verhalten, das manche

Vögel heute zeigen und auch als ontogenetisches Stadium (**Abb. 67**) vorkommt. Gemeint ist die Fähigkeit, unter Einsatz von Flügelbewegungen sehr steile Hänge oder auch Baumstämme zu erklimmen, wenn das bloße Laufen dafür nicht ausreicht (DIAL 2003, BUNDLE & DIAL 2003, DIAL et al. 2006, TOBALSKE & DIAL 2007, JACKSON et al. 2011 u. a.; **Abb. 68**). Im Englischen wird dafür der Fachbegriff „Wing-assisted incline running“ (WAIR) verwendet; eine eingebürgerte deutsche Bezeichnung dafür gibt es nicht. Die Befürworter des WAIR-Ansatzes verstehen ihn als Variante der Cursorialtheorie, die auch Aspekte der Baumtheorie beinhaltet. Cursorial- oder Arborealtheorie betrachten sie als falsche Alternative.

Ein Ontogenese-Stadium soll ein phylogenetisches Übergangsstadium gewesen sein.

WAIR soll also ein Zwischenstadium auf dem Weg zu einem aktiven Flug sein. Entstehende Flügel mit noch nicht flugtauglichen Federn sollen helfen, Hänge, Klippen oder Bäume zu erklimmen. Als ontogenetisches Übergangsstadium²²¹ vor dem adulten Fliegen ist es energiesparsamer als das direkte Hochfliegen. Dieses Ontogenese-Stadium könnte auch ein phylogenetisches Übergangsstadium gewesen sein (DIAL et al. 2006, 437²²²; HEERS & DIAL 2012, 296; HEERS et al. 2014, 436²²³). WAIR ermögliche somit funktionelle Zwischenstufen, die jeweils selektiv begünstigt wären. DIAL et al. (2006, 443) sind der Auffassung, dass mit WAIR ein adaptives Kontinuum zwischen federlosen Vorderextremitäten, Proto-Flügeln mit symmetrischen Federn und flugtauglichen Flügeln mit asymmetrischen Federn möglich sei.²²⁴

Kritik am WAIR-Ansatz

Nicht anders als bei der Cursorial- und Arborealtheorie stehen auch der WAIR-Theorie schwerwiegende Probleme entgegen.

- Das WAIR-Verhalten dient primär dazu, den Bodenkontakt zu verbessern, es wirkt wie ein Spoiler (DIAL 2003²²⁵). Insofern ist es paradox, dass ein solches Verhalten phylogenetisch den ersten Flugversuchen vorausgegangen sein soll. Denn wenn die Flügel für Bodenhaftung evolviert wären, wäre das kontraproduktiv, wenn daraus ein gegenteiliges Verhalten – das Abheben – evolviert sollte. Es gibt allerdings auch Untersuchungen, wonach WAIR den Auftrieb erhöht.

- Ein großes Problem ist die Übertragung von Ontogenese auf Phylogenese. Eine *vorübergehende* Konstruktion (z. B. noch unfertige Federn) oder unfertiges Verhalten (Hochflattern) ist ontogenetisch relativ unproblematisch, solange

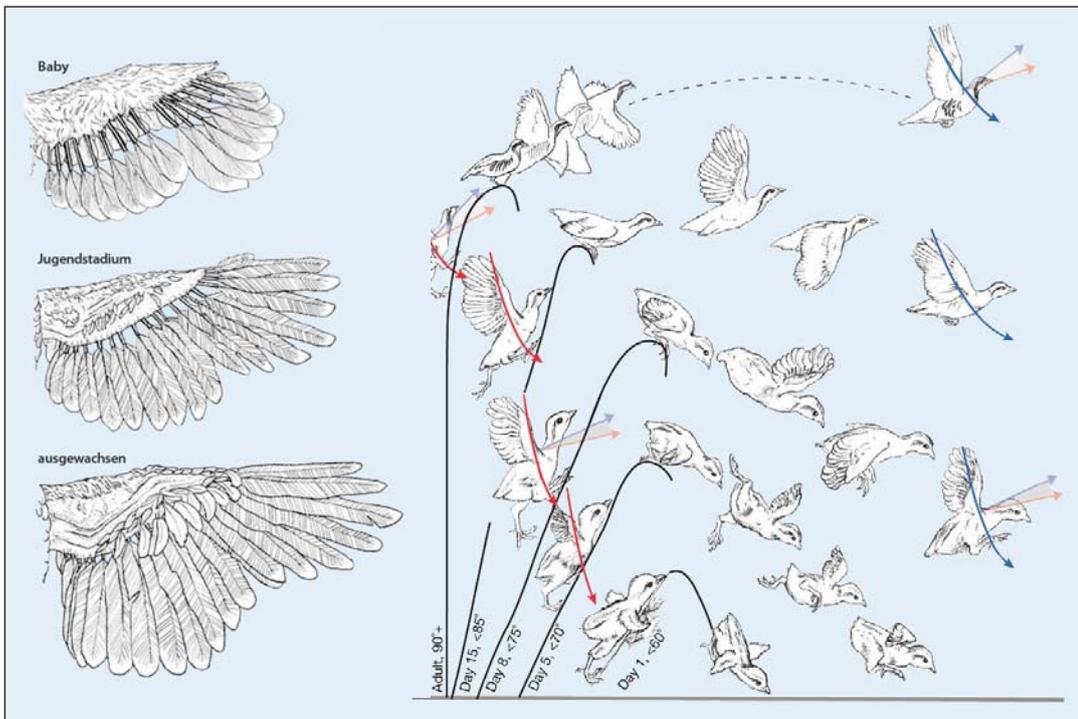


Abb. 67 Links: Ontogenetische Stadien der Flügelentwicklung beim Chukarhuhn. Vom 6. bis 14. Tag sind die Federn symmetrisch. Mit diesen Proto-Flügeln aus symmetrischen Federn können nach DIAL et al. (2006, 440) substantielle aerodynamische Kräfte erzeugt werden, um die Beine von juvenilen Vögeln beim Erklimmen von steilen Hängen und die Landung zu unterstützen. (Aus TOBVALSKE & DIAL 2007, mit freundlicher Genehmigung) Rechts: Ontogenetische Stadien Flugerwerbs. (Aus DIAL et al. 2008; mit freundlicher Genehmigung)

das Tier noch nicht selbständig überlebensfähig sein muss und noch nicht mit verschiedensten Umweltbedingungen konfrontiert wird. Aber das kann nicht ohne Weiteres auf einen Dauerzustand über eine große Zahl von Generationen übertragen werden. Die Selektionsbedingungen sind sehr verschieden von der Situation während der Ontogenese und sie sind für das WAIR-Verhalten als Evolutionsstufe über viele Generationen hinweg eher abträglich.

- Ohne bereits recht weit entwickelte Federn, ohne entsprechende Muskulatur und ohne ein passendes Verhalten funktioniert WAIR nicht (CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 591²²⁶; vgl. HEERS et al. 2014, 460²²⁷; WANG & ZHOU 2017, 18²²⁸). Wie konnten also ausgehend von unbefiederten oder nur mit einfacher haarartiger Körperbedeckung ausgestatteten Formen eine „WAIR-Ausstattung“ und „WAIR-Verhalten“ evolvieren? Die bereits bei der Cursorialtheorie angesprochenen Probleme treten auch hier auf. Ebenso bleibt vage, wie aus dem WAIR-Verhalten im Laufe der Evolution die Fähigkeit zu aktivem Flug erreicht wird.

Bei WAIR handelt es sich um ein komplexes Verhalten *sui generis* (DIAL et al. 2006, 438), das nicht zum Fliegen überleitet, sondern Flugverhalten und einen entsprechenden Flügelbau schon voraussetzt. WAIR benötigt einen voll entwickelten und kraftvollen Flugschlag (DECECCHI & LARSSON 2011, 9).²²⁹ Es gibt daher keinen Anlass zur Annahme, dass WAIR phylogenetisch zum Fliegen übergeleitet haben könnte. Die Mutmaßung von HEERS et al. (2014, 460), dass es auch mit schlechten Federn und ungenügender Anatomie Vorteile für verschiedene Bewegungsmöglichkeiten gebe, ist spekulativ.

- CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 592) halten die anatomischen Merkmale wie z. B. fehlende Starrheit im Beckenbereich der als Vogelvorfahren diskutierten gefiederten Coelurosaurier (vgl. Abb. 22) für ungeeignet für das WAIR-Verhalten.²³⁰

- SENTER (2006) kritisiert an der WAIR-Hypothese, dass die Schulterblattgelenkspfanne bei frühen Vögeln wie *Archaeopteryx* und ihren mutmaßlichen Theropoden-Vorläufern seitwärts orientiert sei, so dass schnelles, kraftvolles Schlagen für ein Hochfliegen nicht möglich gewesen sei und diese Formen somit auch das WAIR-Verhalten nicht ausüben konnten.²³¹



Abb. 68 Aufsteigender Flug und WAIR. (Aus JACKSON et al. 2011; mit freundlicher Genehmigung)

- Jede Form von Flug, ob Gleitflug oder Schlagflug, erfordert eine Reihe von Manövrierfähigkeiten (EVANGELISTA et al. 2014, 20). Es ist unklar, wie diese über das spezialisierte Verhalten einer WAIR-Zwischenstufe evolvieren konnten.²³²

- Sollte der Weg zur Flugfähigkeit über Formen geführt haben, deren Hinterextremitäten befiedert waren, käme WAIR als Übergangsverhalten nicht in Frage, da Beinfedern für die Entwicklung von WAIR hinderlich gewesen wären (LONGRICH 2006, 429).

- NUDDS & DYKE (2004, 994) kritisieren, dass das Chukar-Huhn (*Alectoris chukar*), an dem WAIR intensiv studiert wurde, aktiv fliegen kann und dass auch die juvenilen Stadien die nötige Morphologie besaßen, die bei den mutmaßlichen Vogelvorläufern nicht verwirklicht war.²³³

- Ein allgemeine Schwierigkeit bei der Theropodentheorie der Vogelevolution, die auch WAIR trifft, ist die geringe Länge der Vorderextremitäten und geringe Brustmuskelmasse der mutmaßlichen Vogelvorfahren (FEDUCCIA 2012, 90).

- BUNDLE & DIAL (2003, 4563), die die WAIR-Theorie selber vertreten, halten sie „eindeutig für nicht direkt testbar.“²³⁴ Man könne lediglich sagen, dass Übergangsstadien von „Vorflügeln“ adaptiv sein könnten (BUNDLE & DIAL 2003, 4562). Das gilt wohl für alle Szenarien (vgl. Abschnitte 2.1 und 4.6): Der hypothetische evolutionäre Prozess kann nur auf Stimmigkeit mit Randbedingungen und plausiblen Selektionsdrücken geprüft werden und daraufhin, wie groß die Sprünge von einem adaptiven Zustand zum nächsten sind.

Das WAIR-Verhalten erfordert flächige Federn.

- DECECCHI et al. (2016) haben jüngst durch eine aufwändige biomechanische Studie gezeigt, dass erst kleine Vertreter der Paraves zum WAIR-Verhalten in der Lage sein konnten. Das gilt auch für andere Verhaltensweisen mit Flattern bzw. Flügelschlag wie Flatter-Rennen (flap running) und das flügelunterstützte Springen (wing-assisted leaping). Setzt man die phylogenetischen Abfolgen der Theropoden-Dinosaurier voraus, so zeigt sich kein kontinuierlicher Trend einer Verfeinerung der biomechanischen Leistungsfähigkeit in Bezug auf diese drei Verhaltensweisen.²³⁵ Ein deutlicher Einfluss dieser Flatter-Fortbewegungsmodelle auf den Erwerb von Flug-Merkmalen ist nicht nachweisbar.

DECECCHI et al. (2016) stellen fest, dass WAIR bei Nicht-Vogel-Dinosauriern nicht ausgebildet gewesen sei, nur möglich bei *Microraptor* und

Archaeopteryx; diese beiden Gattungen besitzen allerdings asymmetrische flugtaugliche Federn und tragen nichts Wesentliches zum Verständnis der Flugfähigkeit bei. Wichtiger als Verhaltensweisen wie WAIR sei eine große Flügelfläche; diese könne aufgrund anderer Selektionsfaktoren vergrößert worden sein als durch solche, die die Fortbewegung betreffen. Das heißt: Zuerst große Flügel, danach WAIR. Die Fähigkeit zu WAIR ist Folge der Fähigkeit zu aktivem Flug, nicht eine seiner Voraussetzungen (DECECCHI et al. 2016, 28).²³⁶ Die Ontogenese heutiger Vögel rekapituliert daher die mutmaßliche Phylogenese nicht; juvenile Vögel haben zudem keine plesiomorphe Anatomie (DECECCHI et al. 2016, 27).²³⁷ Das WAIR-Verhalten juveniler Vögel erleichtert ihnen, Feinden zu entkommen, bevor sie die volle Flugfähigkeit erreicht haben (DECECCHI et al. 2016, 3).

Die Fülle der Einwände macht eine Evolution des Fluges mit dem WAIR-Verhalten als Zwischenstufe unwahrscheinlich.

4.4 „Pouncing Proavis“-Modell und weitere Modelle

GARNER et al. (1999) stellten ein weiteres Modell zur Diskussion, das sie als Pouncing Proavis-Modell bezeichneten (vgl. auch HEDENSTRÖM 1999). Sie mutmaßen, dass Vogel-Vorläufer lauerner Räuber waren, die von erhöhten Plätzen aus Sprünge auf Beute gemacht haben. Dabei habe es eine Selektion auf verbesserte Körperkontrolle während des Sprungs gegeben, was zu einer Verbreiterung der vorderen Teile der Extremitäten geführt habe. Das wiederum habe eine Art Sturzflug durch verbesserten Auftrieb ermöglicht. Die weitere Selektion auf Verbesserung des Sturzflugs führte schließlich zum aktiven Flug.²³⁸ Das Modell kombiniert Elemente der Baumtheorie (Angriffe von erhöhten Plätzen aus) mit einer modifizierten Version der Cursorialtheorie (Sprünge vom Boden aus).

Nach Auffassung von GARNER et al. (1999) hat dieses Modell gegenüber anderen Ansätzen einige Vorzüge: 1. Es passe (anders als Cursorial- und Arborealtheorie) zur Abfolge des Merkmalserwerbs der Vogelevolution (Ausgangssituation, Asymmetrie der Federn, Platzierung der Flügel, Reduktion des Gewichts und Übergang zum vogelartigen Laufstil). 2. Es sage ein *Archaeopteryx*-ähnliches Tier voraus mit einem Skelett wie bei Theropoden, aber mit Fluganpassungen und aerodynamischen asymmetrischen Federn. 3. Es erkläre die Koexistenz primitiver Springer mit fortschrittlichen Fliegern (wie z. B. *Confuciusornis*

oder *Sapeornis*), da die verschiedenen Lebensweisen zu einer Konkurrenzvermeidung führten. 4. Es erkläre die Evolution verlängerter Federn mit Schaft durch verbesserten Luftwiderstand. Spätere Verfeinerungen ermöglichten den Auftrieb.

Das Modell hat nicht viel Beachtung erfahren, wird aber nach wie vor z. B. bei der englischen Wikipedia erwähnt. Seine Erklärungskraft ist trotz der vier von den Autoren aufgezählten Vorzüge praktisch null. Die Probleme beginnen schon damit, dass unklar ist, wie es im Zuge einer Verbesserung der Steuerung beim Sprung auf Beute überhaupt zur Bildung von Federn kommen sollte. Diese müssten eine stabile Fläche besitzen²³⁹, um überhaupt einen nennenswerten Effekt in der Steuerung und Verbesserung des angenommenen Sturzfluges zu haben; das würde einen großen Schritt erfordern. Die bei den anderen Modellen genannten Probleme sind hier nicht kleiner oder geringer an Zahl. Erst recht ist nicht nachvollziehbar, wie sich auf diesem Wege die ganze Palette von Anforderungen für einen aktiven Flug entwickelt haben sollte (vgl. Kapitel 1). Die Behauptung von GARNER et al., das Modell sage bestimmte Stadien wie einen *Archaeopteryx*-ähnlichen Vogel voraus, ist daher nicht nachvollziehbar. Es genügt nicht, dass ein bestimmter Aspekt vorhergesagt (oder wenigstens mit dem Modell als kompatibel betrachtet) wird, wenn viele andere Aspekte nicht passen oder unberücksichtigt bleiben. So ist z. B. nicht nachvollziehbar, wie sich nach dem Pouncing-Proavis-Modell überhaupt Federn und ein ganzes Federkleid wie bei *Archaeopteryx* evolutiv entwickeln sollten. HEDENSTRÖM (1999, 375) merkt außerdem kritisch an, dass unbekannt sei, warum ein zweibeiniger Dinosaurier zu einem lauernden Räuber werden sollte, der an erhöhten Plätzen sitzen und auf Beute warten sollte.²⁴⁰

Weitere Modelle

Es wurden noch weitere Flugentstehungshypothesen vorgeschlagen, die jedoch kein komplettes Szenario beinhalten, sondern einzelne Flugtechniken als wichtige Stufe der Entstehung des aktiven Flugs betrachten; sie leiden insgesamt im Wesentlichen an denselben Problemen wie die bisher geschilderten Modelle. LONG et al. (2003) bringen ein sogenanntes „Flutter-Gleiten“ („flutter-gilding“) ins Spiel; das ist ein synchrones Flügelschlagen während des Herabgleitens von erhöhten Standorten, möglicherweise ausgeübt von *Archaeopteryx* und *Microraptor*.²⁴¹ FOWLER et al. (2011) halten eine Art „Stabilisierungs-Flügelschlagen“ („stability flapping“) bei der Überwältigung von Beute für eine mögliche Vorstufe des aktiven Flugs.²⁴² Solche hypothetischen Verhaltensweisen als Stadien einer evolutiven

Entstehung des aktiven Flugs zu interpretieren, erklärt nichts. Woher kommen die dafür erforderlichen Federn, woher der Follikel mit seinen Bestandteilen, wie entstanden die spezifischen Flugmuskeln, die Manövrierbarkeit in der Luft usw.? Gleicht man die Hypothesen mit dem Erklärungsziel (Kapitel 1) ab, werden ihre Unzulänglichkeiten schnell erkennbar.

Andere Modelle beinhalten eine Kombination von Boden- und Baumtheorie; demnach könnte die Entstehung des Fluges über Formen erfolgt sein, die klettern konnten (entsprechend der Baumtheorie) und zunächst durch Sprünge (entsprechend der Bodentheorie) von Ast zu Ast segelten (PAUL 2002, 112). Dabei habe sich Körperkontrolle durch Verbreiterung der körperfernen Teile der Extremitäten verbessert, wodurch auch die Sprünge weiter werden konnten. Durch weitere Vergrößerung der Tragfläche und allmähliche Zunahme des Kraffteinsatzes beim Flattern sei schließlich der aktive Flug erreicht worden.²⁴³

4.5 Bewertung der Flugentstehungstheorien

Die vorgeschlagenen Modelle zur Entstehung des Vogelflugs sind durchweg vage und beinhalten große Schritte, die von einer selektierbaren Fortbewegungsweise zur nächsten überwunden werden müssten. In den vorgeschlagenen Szenarien wird nicht nennenswert auf die zahlreichen Details und die hierarchische Organisation und Synorganisation des Integuments und des Flugapparats eingegangen. Das gilt auch für die neueren Hypothesen „WAIR“ und „Pouncing-Proavis“-Modell. OSTROM (1979, 47) räumt ein, dass seine Cursorialtheorie spekulativ ist, aber das gelte auch für die Arborealtheorie.²⁴⁴

Die Modelle verbuchen vor allem die Einwände gegen den jeweiligen Konkurrenten für sich.

Sowohl gegen das Cursorial- als auch gegen das Arborealmodell gibt es wie geschildert so gravierende und zahlreiche Einwände, dass beide Modelle faktisch ausgeschlossen sind (**Tab. 2**). Es fällt auf, dass beide Modelle vor allem die Einwände gegen den jeweiligen Konkurrenten für sich verbuchen (das stellen z. B. auch OSTROM 1986²⁴⁵ und PADIAN 2001 fest). Da es sich jedoch nicht um die einzigen Alternativen handelt, können Einwände gegen ein Konkurrenzmodell nicht als Argumente für das eigene Modell gewertet werden (vgl. Abschnitt 4.6 und Kapitel 6).

Neuere Modelle oder Modellvarianten versuchen Elemente aus dem Cursorial- und

Arborealmodell zu kombinieren, dabei werden aber die jeweiligen Probleme mit kombiniert und auch hier sind die Szenarien vage und beinhalten große Sprünge.

Einige Autoren bringen die Situation durch entsprechende Einschätzungen auf den Punkt: „But perhaps we will never know for certain how birds took off, whether from the ground, a tree or because of a predatory habit“ (HEDENSTRÖM 1999, 375). „[V]irtually all models on the origin of avian flight are so speculative and so data-poor that any satisfactory resolution is unlikely any time soon. ... It is conceivable that the origin of flight – as a matter of scientific discourse – is out of reach. We may simply never have the appropriate data to adequately test any models ... All ideas remain active because almost none can be falsified“ (WITMER 2002, 17).

„[P]erhaps we will never know for certain how birds took off, whether from the ground, a tree or because of a predatory habit.“

Für alle evolutionstheoretischen Modelle ist das Fehlen irgendeiner Zielorientierung evolutionärer Mechanismen und ihrer Rahmenbedingungen ein grundsätzliches Problem. Manchmal werden Szenarien beschrieben, wonach Änderungen eingetreten sein sollen, um etwas zu erreichen. Das aber würde Zielorientierung beinhalten, die nicht vorausgesetzt werden kann, solange nur natürliche Prozesse zugelassen werden.

Das Beispiel *Serikornis*. Trotz des Besitzes einfach gefiederter Körperanhänge ist *Serikornis* (Abb. 39) in einem evolutionstheoretischen Rahmen schwer einzuordnen. Die Merkmalskombination aus einfachen Federn, befiederten Beinen, kurzen Vorderextremitäten und Merkmalen, die auf ein Bodenleben hinweisen, ist evolutionstheoretisch unerwartet.²⁴⁶ Denn für einen Bodenstart eines schnellen Läufers sind befiederte Beine nachteilig; für den Baumstart passen die kurzen Vorderextremitäten und das Leben auf dem Waldboden nicht. Problematisch sind die Selektionsdrücke, ohne die evolutionstheoretische Modellierungen kaum auskommen²⁴⁷, und zwar in zweierlei Hinsicht: 1. Welcher Selektionsdruck könnte die Art der Befiederung bei *Serikornis* begünstigt haben; 2. wie könnte es Richtung Flugfähigkeit weitergegangen sein? Für eine Schaufunktion (Balz) und Thermoregulation erscheinen die fiederigen Anhänge und ihre Art ihrer Anordnung auf der Körperoberfläche nicht notwendig zu sein; sexuelle Selektion als Erklärung ist ein Notbe-

half. Selektion auf *zukünftige* Flugfähigkeit ist nicht möglich, da auf potentiellen zukünftigen Nutzen nicht ausgelesen werden kann. *Serikornis* ist aus diesen Gründen als Startpunkt für spätere Flugfähigkeit wenig überzeugend.

4.6 Testbarkeit der Flugentstehungsmodelle

Verschiedene Autoren haben hin und wieder festgestellt, dass Theorien zur Entstehung des Vogelflugs nicht testbar seien. Beispielsweise äußern BURGERS & CHIAPPE 1999, 62), dass Erklärungen der Entstehung des Fluges auf Mutmaßungen beruhen und es unwahrscheinlich sei, dass sie jemals überprüft werden können.²⁴⁸ Diesbezüglich kann man folgende Feststellung geradezu als Offenbarungseid lesen: „Unfortunately, we can never know how the different forms of animal flight began“ (OSTROM 1986, 81). Wenn dem wirklich so ist, dann bedeutet das auch, dass nicht klar ist, ob es überhaupt einen evolutiven Weg gab, auch wenn OSTROM das sicher nicht zum Ausdruck bringen wollte. PADIAN (2001, 257, 260) nennt die Alternative zwischen Baum- und Cursorialtheorie eine „unlösbare Frage“, da die relevanten Vorgänge nicht fossil festgehalten werden könnten (vgl. PADIAN 2003, 452).²⁴⁹ Beide Theorien seien größtenteils nicht testbar, aber sie seien auch nicht falsifiziert.

Es gibt keine Gesetzmäßigkeiten, aus denen die Entstehung von Vogel-
flügeln abgeleitet werden kann, die man irgendwie überprüfen könnte.

Was aber heißt hier überhaupt „testbar“? Und wie kann eine Flugerwerbs-Hypothese falsifiziert werden? Testkriterien, die im experimentellen Bereich Standard sind, kann man nicht anwenden, denn es gibt keine Gesetzmäßigkeiten, aus denen die Entstehung von Vogelflügeln abgeleitet werden können, die man irgendwie überprüfen könnte. Daher sind alle Theorien zur Entstehung des Vogelflugs weit davon entfernt, experimentell testbar zu sein. Das liegt an der grundsätzlichen Schwierigkeit, dass wir es mit einem hypothetischen Vorgang in der Vergangenheit zu tun haben. Singuläre vergangene Ereignisse sind anders zu testen als regelhaft ablaufende Prozesse, die experimentell erforscht werden können. Im Abschnitt 2.1 wurde entsprechend im Anschluss an Walter BOCK zwischen N-DE und H-NE unterschieden. Tatsächlich kann man nur notwendige *Randbedingungen* testen, nicht den hypothetischen Vorgang selbst. Beispielsweise argumentiert PAUL (2002, 123), dass die

Gegenargumente / Probleme Cursorialtheorie	Gegenargumente / Probleme Arborealtheorie
Bewegungen der Vorderextremitäten bei zweibeinigen zweibeinigen Läufern alternierend, beim Flügelschlag symmetrisch	Übergang vom Gleit- zum Schlagflug ist kompliziert und aufwändig, da beide Flugarten sehr unterschiedlich sind
ausreichende Startgeschwindigkeit bei Dromaeosauriden fraglich	Übergang von Gleitflug zu Schlagflug bei keiner der vielen Tiergruppe mit Gleitern bekannt
Vorderextremitäten bei schnellen Läufern eher kurz und beim Lauf angewinkelt	Bereits Gleitflug benötigt Kontrollmechanismen
Start am anspruchsvollsten, müsste als erstes entwickelt worden sein	Landung muss von Anfang an funktionieren
Vergrößerung der Fläche der Hand und der Arme wirkt bremsend	Gleitflug ist eher ein gegenüber dem Schlagflug abgeleitetes Verhalten
Flugmembranen sind beim Laufen hinderlich	Gleit- und Segelflug kommen bei den meisten basalen Vogelgruppen nicht vor, auch nicht während der ontogenetischen Entwicklung
Körperschwerpunkt bei Läufern für den Flug ungünstig	Körperproportionen bei Coelurosauriern eher
Körperform von zweibeinigen Läufern für Flug eher ungünstig	Körperproportionen und Form des Brustbeins bei Coelurosauriern eher ungünstig
Vierflügelige Formen passen nicht zur Cursorialtheorie	Spätere Entkopplung Hinter- / Vorderextremitäten erforderlich
Verbesserte Gehirnleistungen für Flug erforderlich, Läufer brauchen das nicht	Den mutmaßlichen Vorläufern der ersten Vögel fehlten Baumanpassungen
Vergleich der Füße von Theropoden legt eher eine allmähliche Anpassung an ein Baumleben nahe	Evolutionäre Trends verlaufen bei Theropoden insgesamt nicht Richtung Baumleben
keine Modelle aus der heutigen Tierwelt	Vierflügelige Formen zu spezialisiert als Vorläufer für zweiflügelige Formen
Langbeinige Vögel unter den ältesten Arten nicht bekannt	Mesozoische Vögel mit vornehmlich Gleit- und Segelflug nicht bekannt
Selektionsfaktoren unklar oder für Flugerwerb kontraproduktiv	Selektionsbedingungen bei Gleitern und aktiven Fliegern z. T. widersprüchlich
	Selektionsbedingungen für den Erwerb der Flugfähigkeit im Widerspruch zu den Selektionsbedingungen für den Erwerb der Kletterfähigkeit
Unklar, wie die Verhaltensänderung erworben wurde	Unklar, wie die Verhaltensänderung erworben wurde

Tab. 2 Probleme der Cursorial- und Arborealtheorie in Gegenüberstellung. Erläuterungen dazu in den Abschnitten 4. 1 und 4.2.

Baumhypothese unterstützt würde, wenn Vogelvorläufer gut ans Klettern angepasst waren. Die Ausbildung von symmetrischen distalen Federn würde die Sturzflug-Hypothese stützen, während asymmetrische distale Federn die Gleitflug- oder Springer-Hypothese favorisieren würde. Hinweise auf eine schwache Flugmuskulatur sprächen für die Gleitflug-Hypothese.²⁵⁰ SHIPMAN (1998, 189ff.) nennt als Testmöglichkeiten dafür, ob Vogelvorfahren Baumbewohner waren, die Klärung, ob es ihrem Lebensraum Bäume gab und ob die Anatomie der betreffenden Arten ein Baumleben ermöglicht. (Damit verknüpft ist die oft schwierige Frage, ob die Einbettungssituation dem damaligen Lebensraum oder um einen Sedimentationsraum handelt.) Das sind Beispiele für Tests auf *Randbedingungen* hypothetischer Szenarien – mehr nicht. In diesem Sinne äußern sich DECECCHI & LARSON (2011, 1), dass zwar keine diese Theorien direkt getestet werden können, aber dass es möglich sei, eine der *Erfordernisse* für die Baumtheorie zu überprüfen, nämlich ob es baumlebende Paraves-Gattungen gebe.²⁵¹ Die lange Liste der Probleme der jeweiligen Modelle hat aber gezeigt, dass die *Erfordernisse* nicht als erfüllt gelten können. Und darüber hinaus sind

auch die erforderlichen Randbedingungen oft kaum nachweisbar. Man denke beispielsweise an die Unsicherheiten über die Lebensweise von *Archaeopteryx* (Leben am Boden oder auf den Bäumen oder beides?²⁵²) oder auch an Unsicherheiten bezüglich der damaligen Umwelt.

Welche Tests müsste eine Evolutionshypothese als H-NE „bestehen“? Und wie könnte sie ggf. falsifiziert werden?

In der Diskussion werden vor allem Stimmigkeit mit Fossilfunden, Stimmigkeit mit der Phylogenie sowie Kleinschrittigkeit und Selektierbarkeit genannt. Doch diese Kriterien sind entweder nicht als Tests geeignet oder die vorgelegten Modelle bestehen den Test nicht. Das soll im Folgenden gezeigt werden.

Stimmigkeit mit Fossilfunden

Mit diesem Kriterium ist gemeint, dass Fossilformen gefunden werden sollten, die zu den jeweiligen Theorien passen (MARTYNIUK 2012, 28). So verweisen Befürworter der Baumtheorie auf neuerdings entdeckte baumlebende Theropoden. Umgekehrt wurde früher deren Fehlen

Bei vielen Szenarien werden zwar einige adaptive Stadien aneinandergereiht, diese sind aber oft durch enorme Sprünge getrennt.

(oder wenigstens das Fehlen eines sicheren Nachweises) oft als Argument gegen die Baumtheorie ins Feld geführt (z. B. GAUTHIER & PADIAN 1985, 193²⁵³; PADIAN 2001, 264²⁵⁴), wobei zudem auf eher passende bodenlebende Vorläuferformen verwiesen wurde (z. B. PADIAN 2001, 265).²⁵⁵ Lange Zeit war dagegen nach Auffassung der meisten Paläontologen die Cursorialtheorie aus dem Rennen, weil keine Theropoden bekannt waren, die eine Furkula (Gabelbein) oder deren mutmaßliche Vorläuferstruktur, das Schlüsselbein, besessen haben (was sich mittlerweile geändert hat) (HALL & VICKARYOUS 2015, 443).²⁵⁶

Das indirekte Kriterium der Stimmigkeit mit Fossilfunden ist als vorläufiges Ausschlusskriterium durchaus brauchbar. Solange beispielsweise keine baumlebenden Maniraptoren bekannt waren, bedeutete das mindestens einen Schwachpunkt für die Baumtheorie. Das Kriterium könnte umso größeres Gewicht bekommen, je systematischer ein relevanter Befund ist, etwa wenn man *viele* mit Vögeln nah verwandte bodenlebende Formen, aber keine baumlebenden kennen würde. Denn dann könnte man das Fehlen eines fossilen Nachweises nicht ohne weiteres auf den Mangel an Fossilien zurückführen, sondern als *systematisch* werten. Dieses Kriterium ist dennoch grundsätzlich weich, zum einen, da neue Funde die Situation schlagartig ändern können, aber vor allem weil es nur einen notwendigen oder wünschenswerten Befund als Stütze für eine Hypothese beschreibt, jedoch nichts über den Vorgang selbst aussagt, der rekonstruiert werden soll. Wenn beispielsweise die Baumtheorie zum Fossilbefund passen würde, wäre dies kein Beleg dafür, dass es einen evolutionären Prozess von Baumleben zum Flug gegeben hat. Diese Hypothese wäre dann lediglich aufgrund des Fossilbefundes nicht von vornherein ausgeschlossen.

Außerdem kann ein Befund, der als Test verwendet wird, selbst umstritten sein. Beispielsweise ist umstritten, ob *Archaeopteryx* (auch) baumlebend war und klettern konnte (vgl. Abschnitt 4.1). Oder es ist umstritten, welche Fähigkeiten der Fortbewegung bestimmte Formen besaßen.²⁵⁷

Stimmigkeit mit Phylogenie

Wenn der Fossilbericht keine Entscheidung über konkurrierende Hypothesen ermöglicht (wie z. B. PADIAN 2011, 256 meint²⁵⁸), könnte als zweite Möglichkeit geprüft werden, ob die

hypothetischen Schritte des Flugerwerbs zu den Cladogrammen passen (PADIAN 2001, 256; vgl. Abb. 63). Cladogramme werden – ohne Berücksichtigung des Fossilbefundes – auf der Basis der Verteilung der Merkmale in verschiedenen Taxa konstruiert: An ihnen kann abgelesen werden, wann welche Merkmale entstanden sein müssten. Dies wird als Testmöglichkeit für die Flugentstehungstheorien genutzt. So wurde in der Vergangenheit als Einwand gegen die Baumtheorie öfter genannt, dass sie nicht zur Abfolge der für den Flug erforderlichen Merkmale in akzeptierten Phylogenien passe (z. B. GAUTHIER & PADIAN 1985²⁵⁹; PADIAN 2001, 255).

Dieses Kriterium ist jedoch ebenfalls vage und noch fragwürdiger als das Fossilien-Kriterium. Denn die Cladogramme ändern sich häufig mit neuen Funden und können daher nicht als hartes Testkriterium gelten. Außerdem sind die Cladogramme gerade im Bereich Theropoden / Urvögel mit Konvergenzen geradezu übersät (WITMER 1991, 460; PETERS 2002, 353; XU et al. 2009b, 434; XU et al. 2010, 3975; TURNER et al. 2012, 137)²⁶⁰; wenn aber auch relativ komplexe Merkmale mehrfach unabhängig entstehen können, kann deren Verteilung im Cladogramm keine klare Orientierung in Bezug auf eine Stimmigkeit mit der Phylogenie geben. Damit ist mit diesem Kriterium auch keine Falsifizierung möglich.

Stimmigkeit mit Kenntnissen über Mechanismen; kleinschrittige, adaptive Stadien.

Bereits in Abschnitt 2.1 wurde ausgeführt, dass plausible H-NE möglichst kleine Schritte in einer hypothetischen Abfolge aufweisen müssen, die durch bekannte evolutionäre Mechanismen (bekannte N-DE) bewältigt werden können. Die Kritik der einzelnen Modelle hat gezeigt, dass die Kleinschrittigkeit vielfach nicht gegeben ist und dass es bestenfalls unklar ist, wie die bekannten Evolutionsmechanismen die erforderlichen Schritte bewältigen könnten. Man muss sich die Details (Kapitel 1) vor Augen halten, die jeweils erforderlich sind, um einen nächsten selektionspositiven Schritt zu schaffen. Das wird kaum gemacht. Bei vielen Szenarien werden zwar einige adaptive Stadien aneinandergereiht, diese sind aber oft durch enorme Sprünge getrennt. Es fehlen regelmäßig Detailbetrachtungen darüber, welche Änderungen von Stadium zu Stadium im Einzelnen erforderlich sind, um ein neues adaptives (selektierbares) Stadium erreichen zu können. So aber ist das Kriterium der Kleinschrittigkeit zur Prüfung evolutiver Szenarien viel zu ungenau bzw. die Szenarien erfüllen dieses Kriterium nicht. Beispiele dafür wurden bei der Kritik der einzelnen Modelle ausgeführt.

Gibt es heute Formen mit postulierten Verhaltensweisen?

Als Testkriterium für Szenarien zur Entstehung des Vogelfluges wird auch die Existenz von Modellen für Übergangsformen oder -verhaltensweisen in der heutigen Tierwelt genutzt. Wenn Verhaltensweisen postuliert werden müssen, die man heute nicht beobachtet, kann das als Schwächung der betreffenden Hypothese gewertet werden. Bei der Besprechung der vorgeschlagenen Szenarien wurden Autoren genannt, die dieses Kriterium anwenden, z. B. wenn gegen die Cursorialtheorie eingewendet wird, dass keine Beispiele dafür bekannt sind, dass am Boden lebende Tiere Insekten in der Luft zu fangen versuchen (PAUL 2002, 114) oder dass Vögel ihre Flügel zusammenlegen, wenn sie rennen, und nicht ausbreiten (PAUL 2002, 115). PAUL (2002, 123) schreibt zusammenfassend zu diesem Punkt: „One of the most vexing problems with figuring out exactly how birds, and for that matter bats and pterosaurs, evolved flight is the absence of living examples of transitional types. That there are no ground-to-air insectivores, few glider-flappers, few leaper-flappers, and few glider-leaper-flappers suggests that the transitional type, whatever it may be, is relatively rare and is quickly displaced by more aerially capable descendants“ (Hervorhebung hinzugefügt).

Sind Gegenargumente gegen ein Modell Argument für seinen Konkurrenten?

In den Diskussionen Pro und Contra Arboreal- und Cursorialtheorie wird *für* das jeweils favorisierte Modell häufig durch *Kritik am Konkurrenten* argumentiert. PAUL (2002, 123) meint beispielsweise, dass die Cursorialtheorie verifiziert (!) würde, wenn Vogelvorläufer sich als wenig fürs Klettern erweisen würden.²⁶¹ Wenn sich Alternativen gegenseitig ausschließen, ist dieses Verfahren zulässig (wobei „verified“ dennoch zu stark wäre). Doch in der Diskussion um die Entstehungsweise des Vogelflugs ist das nicht der Fall. Die Tatsache, dass sehr stark mit den Schwächen konkurrierender Modelle argumentiert wird, ist gleichzeitig ein Indiz für die Schwäche des jeweils bevorzugten Modells.²⁶² Einwände können zudem in der Summe so stark sein, dass die Modelle extrem unplausibel werden und sich gegenseitig ausschließen. Genau diese Situation scheint bei Flugentstehungshypothesen zuzutreffen und liefert neben anderen Aspekten genügend Anlass, die grundsätzliche Alternative einer Schöpfung in Betracht zu ziehen (siehe Kapitel 6).

Die Fixierung auf einen natürlichen, nicht-geistigen Entstehungsprozess im Rahmen des

naturalistischen Paradigmas kann seltsame Blüten bei der Beweisführung hervorbringen: „The best evidence that climbing creatures can learn to power fly is provided by bats. ... It is ... widely recognized that bats evolved from climbing ancestors (...). Although there is no direct evidence for this contention, it is so well founded, and the terrestrial alternative so implausible, that barring a clear demonstration otherwise, bats can serve as an example of a group of climbers that learned to power fly, in spite of the hypothetical barriers that have been proposed. The possibility that climbers evolved powered flight must therefore be ranked as less speculative than ground-based alternatives“ (PAUL 2002, 113). Aus diesem Zitat kann man folgern, dass klare Belege für die Entstehungsweise des Vogelflugs fehlen; daher wird auf die Fledermäuse verwiesen. Von den Fledermäusen wisse man, dass Flugerwerb ausgehend von kletternden Formen möglich sei. Dafür gebe es aber auch keine direkten Belege, die Alternativen seien jedoch extrem unplausibel. Das heißt, es gibt gar keine überzeugenden Belege *für* eine bestimmte Hypothese; doch genau das müsste für H-NE eingefordert werden. Vor diesem Hintergrund ist es widersinnig, dass PAUL einen offenbar ungenügend durch Daten belegten Vorgang als „well founded“ charakterisiert. *Welche Rolle spielt angesichts einer solchen Vorgehensweise überhaupt die Beweislage?* Einen weiteren Zirkelschluss begeht PAUL dadurch, dass er statt ein nachvollziehbares Szenario vorzulegen, allgemein auf die „transformierende Kraft der Evolution verweist: „At a fundamental level, the basic notion that gliders cannot evolve into power fliers is in danger of denying the transforming power of evolution. Fish have evolved into amphibians; continental ungulates have evolved into marine whales. In comparison to these changes, the shift from gliding to flapping flight seems a modest one, and indeed there is evidence that it did in fact occur“ (PAUL 2002, 113).

Es sei hier auch an das Zitat von WITMER (2002, 17) erinnert, wonach alle Flugentstehungshypothesen im Rennen blieben, weil fast keine von ihnen falsifiziert werden könnte.²⁶³ Davon abgesehen, dass klar bestimmt werden müsste, was zu einer Falsifizierung führen würde, wird einfach die Beweislast umgedreht: Es werden nicht Belege *für* eine Hypothese gefordert, sondern gleichsam ein Unmöglichkeitsbeweis („because almost none can be falsified“). Nach BOCK (Abschnitt 2.1) müssen sich H-NE aber dadurch bewähren, dass sie möglichst viele bestätigende Befunde für sich verbuchen können. Daran gemessen fallen die vorgeschlagenen Hypothesen allesamt durch.

5. Selektionsfragen

5.1 Der Funktionsaspekt und die mutmaßliche Rolle der Selektion

Evolutionäre Hypothesen müssen neben den Mechanismen und Abläufen auch plausible Selektionsfaktoren angeben können, jedenfalls wenn es sich um neodarwinistische Hypothesen handelt, in denen Anpassung und Selektion wesentliche Faktoren sind. In jüngerer Zeit werden zwar auch nicht-darwinistische Evolutionstheorien diskutiert; im Zusammenhang mit Hypothesen zur Evolution von Vogelfeder und Vogelflug scheinen sie allerdings – wenn man die Fachliteratur zum Thema zugrunde legt – keine nennenswerte Rolle zu spielen. Neben dem Evo-Devo-Ansatz (vgl. Abschnitt 2.1) kämen als nicht-darwinistische Faktoren neutrale Evolution oder Konstruktionszwänge in Frage. Neutrale Evolution spielt im molekularen Bereich eine wichtige Rolle; eine Bedeutung für Makroevolution und für morphologische Evolution ist jedoch nicht nachgewiesen (vgl. JUNKER & SCHERER 2013, 79f.). Konstruktionszwänge sind ebenfalls kaum als Ursachen für die Entstehung von Vogelfedern und Vogelflug plausibel. Federn beinhalten mehrere Innovationen (vgl. Kapitel 1), bauen also nicht auf Vorkonstruktionen auf, die als „Zwangsführungen“ für weitere evolutive Entwicklungen und evolutionäre Neuheiten in Anschlag gebracht werden könnten. Im Rahmen des Evo-Devo-Ansatzes (Evolutionäre Entwicklungsbiologie) wird diskutiert, dass Änderungen von Regulationsgenen sprunghaft große Auswirkungen haben könnten. Es gibt jedoch keinerlei experimentelle Belege dafür, dass auf diesem Wege konstruktive Neuheiten entstehen können – im Gegenteil: Mutationen von Regulationsgenen führen meist zu schweren Missbildungen (DAVIDSON 2011, 40).

Fragen zu Selektionsfaktoren werden in der Literatur zur Evolution des Vogelflugs öfter aufgeworfen. Beispielsweise schreiben PRUM & BRUSH (2003, 41) über ihr Federentstehungsmodell (Abschnitt 2.3): „Anzunehmen ist aber, dass jede der einzelnen Neuerungen, die bei dieser Evolution aufeinander aufbauten, einen eigenen Zweck erfüllt haben. Schon die allereinfachsten Röhrenfedern müssen einen Überlebensvorteil haben.“ Obwohl der ursprüngliche funktionelle Vorteil der ersten Federn ein Geheimnis bleibe, müsse die letztgültige Erklärung für den Ursprung der Feder einen Selektionsvorteil beinhalten.²⁶⁴ Das sind eigentlich triviale Aussagen,

denn wenn neutrale Evolution oder Konstruktionszwänge keine Erklärung liefern, muss es notwendigerweise irgendwelche Selektionsdrücke und Selektionsvorteile gegeben haben; die Zitate machen aber deutlich, dass hier ein Problem gesehen wird. Die Frage bleibt, ob die anzunehmenden Selektionsdrücke auch plausibel gemacht werden können. Wenn PRUM & BRUSH von einem „Geheimnis“ sprechen, scheint das nicht der Fall zu sein.

Auf die Frage nach Selektionsvorteilen wurde in den vorausgegangenen Ausführungen mehrfach eingegangen. Das muss hier nicht im Einzelnen wiederholt werden, sondern es folgt ein Überblick darüber, welche Selektionsfaktoren Evolutionsbiologen bei den ersten Stadien der Entstehung der Vogelfeder diskutieren.

Federn sollen ursprünglich nicht auf Flugtauglichkeit selektiert worden sein, weil der direkte Weg zur Flugtauglichkeit meist für zu weit erachtet wird.

Meistens wird heute angenommen, dass Federn ursprünglich nicht auf Flugtauglichkeit selektiert wurden, denn die meisten Biologen halten den Weg *direkt* zur Flugtauglichkeit für zu weit. Es müssten einfach zu viele Änderungen erfolgt und Neuheiten entwickelt worden sein, damit eine anfangs einfach gebaute Integumentstruktur Teil eines Flugapparats sein kann. Folglich sollen Protofedern zunächst eine andere Funktion gehabt haben. Dazu wiederum gibt es verschiedene Auffassungen, und ein Konsens zeichnet sich bis heute nicht ab, was als Symptom dafür gelten kann, dass diese Frage nicht geklärt ist. Im Folgenden werden hypothetische Anfangsfunktionen zusammengestellt und diskutiert.

Ein generelles Problem bezüglich der Selektionsfaktoren ist, dass für verschiedene Funktionen der Federn bzw. „Vorfedern“ teilweise widersprüchliche Erfordernisse gegeben sind. Deshalb muss angenommen werden, dass es im Verlaufe der Federevolution einen (evtl. mehrfachen) Wechsel des Selektionsregimes gegeben hat. Beispielsweise erfordert Selektion auf Wärmedämmung andere Eigenschaften der Federn als Selektion auf Flugfähigkeit. Heutige Vögel besitzen für diese beiden Funktionen *gleichzeitig* verschiedene Federtypen. Die wärmedämmenden Daunenfedern sind als eigene „Schicht“ den Konturfedern unterlagert und entfalten ihre

Wirkung bei Nässe auch nur unter dem Schutz der darüber liegenden Konturfedern.

Als weitere Beispiele für widersprüchliche Selektionsdrücke aus der Fachliteratur werden genannt:

- Für ein zweibeiniges Wirbeltier wäre es kein Vorteil, seine Vorderextremitäten auszubreiten, während es rennt. Denn für ein Flattern wäre das zwar günstig, jedoch kontraproduktiv in Bezug auf Luftwiderstand (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 568²⁶⁵).

- Es ist schwer vorstellbar, wie die Feder- und Hakenstrahlen der Konturfedern aus entsprechenden Fiederungen der Daunenfedern entstanden sein könnten oder umgekehrt, da beide für verschiedene Zwecke spezialisiert sind, im einen Fall dafür, dass sie verhaken können und dadurch einen Zusammenhalt ermöglichen, im anderen Fall, um die Federstrahlen auseinanderzuhalten (STETTENHEIM 2000, 469²⁶⁶).

- Es ist höchst unwahrscheinlich, dass eine Hand, die nur nach innen abspreizen kann (ulnare Abduktion), für Laufen oder Klettern genutzt werden kann; die Einschränkung bestimmter Handbewegungen ist dagegen sehr praktisch für das Fliegen (PETERS 2002, 350²⁶⁷).

Allgemein haben Modelle zur Entstehung von Federn mit dem Dilemma zu kämpfen, dass Federn, die nicht fürs Fliegen selektiert werden, sozusagen in eine falsche Richtung evolvieren, die für die Flugfähigkeit kontraproduktiv ist. Daher ist auch fraglich, ob das vor allem im Rahmen von Evo-Devo-Ansätzen beliebte Konzept der Kooption (Neuverwendung in anderem als dem bisherigen Zusammenhang) einen Erklärungsansatz bieten kann. Beispielsweise ist nicht ersichtlich, wie beim o. g. Beispiel von Daunen- und Konturfedern die Fiederungen zweiter Ordnung bei Daunenfedern angesichts der erwähnten widerstrebenden Erfordernisse als Vorläufer von Haken- und Bogenstrahlen Verwendung finden konnten. Es wird deutlich, dass Abstimmungen des ganzen Flugsystems (angefangen vom „Material“ bis zum Verhalten) und zahlreiche andere Synorganisation erforderlich sind. Zukunftsblinde Selektion und zufällige Mutationen scheinen dafür hoffnungslos überfordert zu sein.

Ist der Funktionsaspekt in evolutionären Szenarien unwichtig?

Wie in Abschnitt 2.3 erwähnt nennt PRUM sein Modell „funktionell neutral“, da die Funktionen der einzelnen Stadien nicht berücksichtigt werden (vgl. PETERS 2001, 396): PRUM (1999, 292) ist der Auffassung, man brauche eine Theorie über den Ursprung der Federn, die auf vorhandenen Befunden gründe und unabhängig sei von Hypothesen über ihre anfängliche Funktion.²⁶⁸ Das

ist eine erstaunliche Aussage, denn die Frage nach der Funktion und damit zusammenhängend nach den Selektionsdrücken ist für die aktuell dominierenden Evolutionstheorien unverzichtbar, es sei denn es werden andere plausible Ursachen bzw. Rahmenbedingungen angegeben.

Im Folgenden sollen nun Vorschläge für Erstfunktionen von Federn oder „Protofedern“ zusammengestellt und kommentiert werden.

5.2 Erstfunktionen von Federn oder „Protofedern“

Flug

Die Auffassung, Federn seien direkt für Flugfähigkeit evolviert, wird von manchen Forschern im Zusammenhang mit der Baumtheorie (Abschnitt 4.2) vertreten. Als Begründung wird angeführt, dass die ganze Struktur der Konturfedern auf eine aerodynamische Funktion hin ausgebildet sei und dass andere primäre Funktionen unplausibel seien (FEDUCCIA 1996, 130; RUBEN & JONES 2000, 592; FEDUCCIA 2016, 24f.).²⁶⁹ Ähnlich hat sich bereits STEINER (1917) geäußert: „Der morphologische Bau der Vogelfeder ist derart an die Flugfunktion angepaßt, daß es eigentlich selbstverständlich sein sollte, daß nur unter Berücksichtigung dieses Hauptmomentes alle ihre Eigentümlichkeiten erklärt werden können“ (zitiert in STEPHAN 1979, 111). Außerdem degenerieren Federn schnell bei sekundär flugunfähigen Formen, was darauf hindeutet, dass andere Selektionsdrücke nicht die Entstehung von Konturfedern begünstigen (RUBEN & JONES 2000).

Die große Mehrheit der Forscher hält es dagegen für ausgeschlossen, dass Federn direkt – von Anfang an – auf Flugfähigkeit hin evolvierten und entsprechende Selektionsdrücke herrschten. Fliegen ist energetisch extrem „teuer“, was sich eben gerade daran zeigt, dass diese Fähigkeit bei negativer Selektion sehr schnell wegfallen kann, was zahlreiche sekundär flugunfähige Formen beweisen (WRIGHT et al. 2016). Da dies auf effizient flugfähige heutige Vögel zutrifft, stellt sich die Frage, wie eine *noch nicht* flugfähige Form diese negative Selektion überhaupt überwinden konnte, um die Flugfähigkeit zu erwerben.²⁷⁰ Dieses Problem stellt sich nicht nur für den Ansatz, dass Selektion von Anfang an auf Flugfähigkeit „zielte“, sondern generell, also auch dann wenn man annimmt, dass Federn zuerst für andere Zwecke evolviert sind und später für Flugfähigkeit kooptiert wurden, wie heute fast einhellig angenommen wird.

PETERS (2001, 393) weist darauf hin, dass „Schwungfedern und Steuerfedern nur dann als solche tauglich“ sind, „wenn sie schon so

konstruiert sind, wie wir sie kennen“. Das ist ein weiterer Grund, warum die erste Funktion von Federn nach Auffassung der Mehrheit der mit dieser Frage befassten Wissenschaftler nicht der Flug gewesen sein kann. Der Weg dahin ist einfach viel zu weit. Es werden also Zwischenstationen mit anderen Funktionen benötigt.²⁷¹

Thermoregulation

Eine der zahlreichen Funktionen der Federn heutiger Vögel ist Thermoregulation. Diese Funktion wird häufig als Erstfunktion in der Evolution von Federn genannt. Das ist insofern naheliegend, als zu diesem Zwecke sehr viel einfachere Strukturen genügen als flugtaugliche Konturfedern. Doch auch gegen die „Wärmedämmung zuerst“-Hypothese gibt es Einwände.

Zum Zwecke der Wärmedämmung würden Haare genügen, und für deren Verzweigung, Fiederung oder Büschelung (Stufe 2 in PRUMS Modell, vgl. Abschnitt 2.3) gäbe es keinen Anlass (vgl. TARSITANO et al. 2000, 683²⁷²; PETERS 2001, 397²⁷³). Einfache Haare bieten Säugetieren einen effektiven Kälteschutz.

Daunenfedern sind bei heutigen Vögeln den Konturfedern unterlagert und entfalten wie erwähnt ihre wärmedämmende Wirkung nur in dieser Konstellation; und in diesem Fall ist Verzweigung der Federn auch nützlich. Ungeschützt sind Daunenfedern sogar kontraproduktiv, weil sie leicht durchnässt werden können (leichter als unverzweigte Haare) und dann ihre isolierende Wirkung verlieren (FEDUCCIA 2012, 121f.). Die Nestlingsdunen, das Federkleid der Jungvögel, sind keine echten Daunen, sondern modifizierte Konturfedern. Sie schützen ebenfalls vor Kälte, sind im Nest aber vor Durchnässung geschützt.

Da Daunenfedern anders als Konturfedern kein komplexes hydraulisches skeleto-muskuläres System in der Haut besitzen und ein solches auch nicht brauchen (MADERSON et al. 2000, 695), müsste dieses System in der weiteren hypothetischen Evolution zu Konturfedern evolvieren – angesichts seiner Komplexität (vgl. Kapitel 1) ein enorm großer Schritt. Der Übergang zur Flugtauglichkeit wäre aus diesem Grund und auch aufgrund der komplexen Struktur flugtauglicher Federn alles andere als trivial.

Für ein ektothermes Tier wäre ein Federkleid zudem kontraproduktiv für den Wärmehaushalt, da die Wärme von außen abgeschirmt würde (RUBEN & JONES 2000, 590; PETERS 2001, 394). Andererseits ist Endothermie ohne Behaarung (und umgekehrt) wiederum problematisch. Der Erwerb einer wärmedämmenden Körperbedeckung wird daher im Zusammenhang mit Endothermie gesehen werden. PETERS (1985, 244) sieht das Problem, dass Endothermie und Körperbedeckung einander bedingen, ja sich

sogar nur „parallel und in einem peniblen Zusammenspiel entwickelt haben“ konnten (PETERS 2001, 394). Trotzdem hält er „Coevolution“ von Endothermie und Körperbedeckung für eine Pseudoerklärung.²⁷⁴ Wann Endothermie entstanden ist, ist evolutionsbiologisch umstritten und nicht geklärt. Nicht zu vergessen ist, dass Endothermie einen erheblichen anatomischen und kybernetischen Aufwand erfordert (BOCK & BÜHLER 1995, 8).

PERSONS & CURRIE (2015, 859) weisen darauf hin, dass einfache, haarartige „Federn“ nur dann für die Thermoregulation genutzt werden können, wenn sie in großer Zahl angelegt werden, um ein dichtes Kleid zu ermöglichen. Daher könne Thermoregulation nicht die Erstfunktion gewesen sein, der evolutive Schritt dahin sei zu groß gewesen.²⁷⁵ Das kann für andere in Federentstehungsmodellen anzunehmenden Schritte erst recht eingewendet werden (vgl. die Diskussion zu den Federentstehungsmodellen in Kapitel 2).

Hitzeschild

Eine weitere Funktion von Federn ist Hitzeschutz. Diese Erstfunktion wird diskutiert im Zusammenhang mit REGALS Modell (Abschnitt 2.2), wonach Vogelfedern aus umgewandelten, zunächst verlängerten Reptilschuppen entstanden sind. Verlängerte Reptilschuppen können eine Hitzeschild-Funktion ausüben. Allerdings wäre eine weitere Evolution zur Flugtauglichkeit kaum denkbar. Denn die verlängerte Schuppe müsste zu diesem Zweck zerschlitzt werden, was keinen Selektionsvorteil bringen würde, sondern eher nachteilig wäre. Bis zur Flugtauglichkeit wären enorme Umgestaltungen erforderlich, womit fast alle Probleme bewältigt werden müssten, die auch die Flugfähigkeit-direkt-Hypothese aufwirft.²⁷⁶

Schauapparat, Schmuck, Balz

Federn dienen vielfach auch der Kommunikation, etwa als Schauapparat und bei der Balz. Diese Funktion als Primärfunktion von Federn wird von vielen Bearbeitern angenommen (z. B. COWEN & LIPPS 1982; ZHANG et al. 2008, 1107²⁷⁷; DIMOND et al. 2011; KOSCHOWITZ et al. 2014a; FOTH et al. 2015²⁷⁸; BRUSATTE 2017). Mittlerweile sind Gattungen entdeckt worden, die zwar flächige Federn mit zentralem Schaft besaßen, aber höchstwahrscheinlich flugunfähig waren (z. B. *Zhenyuanlong*; LÜ & BRUSATTE 2015). Einige Gattungen hatten möglicherweise kein komplettes Federkleid (*Beipiaosaurus*, *Ornithomimus*²⁷⁹), sondern waren nur an einigen Körperregionen befiedert, was ebenfalls zu einer Deutung als Schmuckfunktion passen würde; das trifft besonders auf die in Abschnitt 3.7 erwähnten

ungewöhnlichen bandartigen Schwanzfedern zu. Da einige dieser Gattungen zu den ältesten bekannten befiederten Formen zählen, würde diese Erklärung auch relativ gut zur mutmaßlichen Phylogenese passen (KOSCHOWITZ et al. 2014b²⁸⁰). Könnte also eine Schaufunktion („display“) die Existenz derartiger Federn erklären und die anfängliche Funktion von Federn gewesen sein? Die genannten Argumente sind jedoch wenig aussagekräftig und besagen insbesondere nichts über den Modus der Entstehung flächiger Federn. Unklar sind auch die Selektionsdrücke: Warum sollten zum Zwecke der Balz überhaupt Federn erstmals entstehen? Dafür genügen mit sehr viel weniger Aufwand entsprechend gefärbte und ggf. geformte Schuppen. Federfeinstruktur, Verankerung im Körper und Beweglichkeit der Federn u. a. müssten erst noch hinzukommen, um zur Flugtauglichkeit zu gelangen.

PETERS (1985, 246) wirft ein, dass eine Schaufunktion als primärer Selektionsfaktor nur Größerverwerden der Schuppen erkläre, nicht aber deren weitere Ausarbeitung. Ein Beispiel dafür könnte *Psittacosaurus* (Abb. 22) sein, der im Schwanzbereich ganz eigenartig verlängerte Anhänge besaß, die vielleicht eine Signalfunktion hatten (MAYR et al. 202, 364²⁸¹). Als Federvorstufen waren diese speziellen Anhänge jedoch kaum geeignet.

Für eine Schaufunktion genügen bereits auffällige Schuppen; deren weitere „Ausarbeitung“ kann damit kaum erklärt werden.

MAYR (2014) gibt als Argument gegen „Display“ als Selektionsfaktor zur Entstehung von Federn zu bedenken, dass bei den meisten sekundär flugunfähigen Vögeln die Federn ihre Fahne verlieren, was unterstreiche, dass die Fahne für die aerodynamische Funktion evolvierte (s. o.). Bei heutigen Vögeln sind Signalfedern auf einen kleinen Bereich des Körpers beschränkt, was ebenfalls dagegen spreche, dass die anfängliche Funktion von Federn eine Signalfunktion gewesen sei. Zudem haben Schmuckfedern oft keine flächige Form, sondern bestehen aus losen Federbündeln oder aus aufwändigen Ornamentstrukturen. Und sie sind fast ausschließlich auf ein Geschlecht, meistens das Männchen beschränkt (MAYR 2014).²⁸²

KOSCHOWITZ et al. (2014a, 417f.) mutmaßen, dass flächige Federn als Ausgleich für den Strukturverlust bei Profedern zum Zwecke der Signalgebung evolviert seien. Denn haarartige Federn verringerten gegenüber Schuppen wegen ihrer geringeren Fläche die „Display“-Möglichkeiten; dies sei durch die Evolution flächiger Anhänge ausgeglichen worden, wodurch zum einen

die Thermoregulation aufrechterhalten und die Signalgebung wiedergewonnen werden konnte.²⁸³ Ein solches Szenario erscheint spekulativ, unprüfbar und scheint eine evolutionstheoretisch nicht akzeptable teleologische Komponente zu erfordern. Zudem bemerken diese Autoren selber kritisch, dass die Erzeugung von Strukturfarben zur Erzeugung optischer Signale eine präzise Anordnung lichtbrechender Elemente im Nanometerbereich erfordern (KOSCHOWITZ 2014, 417²⁸⁴), deren Evolution nicht trivial ist.

Für bandartige Federn wie die PRPF (proximately ribbon-like pennaceous feathers) bei *Similicaudipteryx* oder *Epidixipteryx* und die EBFF (elongated broad filamentous feathers) bei *Beipiaosaurus* ist eine Schaufunktion zwar naheliegend, diese Federtypen sind aber ausgesprochen spezialisiert, ihre Entstehungsweise ist unbekannt und zur Klärung der Entstehung flugtauglicher Federn und der dafür nötigen Einrichtungen inklusive eines Federkleids tragen sie nichts bei.

COWEN & LIPPS (1982) schlugen vor, dass die ursprüngliche Funktion der Federn als Schauapparat zusammen mit der Funktion der Thermoregulation entstanden sein könnte. Sexuelle Selektion habe Vergrößerung der Integumentstrukturen und der sie tragenden Fläche begünstigt und dadurch die Wirkung bei der Balz verbessert, was zugleich für die Wärmedämmung zuträglich gewesen sei. Die Balz sei umso erfolgreicher gewesen, je höher die Sprünge dabei gewesen seien, was zu weiterer Vergrößerung der Vorderextremitäten und der Federn geführt und damit indirekt die Flugfähigkeit begünstigt habe. Dafür gibt es allerdings keine Modelle in der heutigen Tierwelt (PAUL 2002, 115); vor allem aber ist in keiner Weise nachvollziehbar, weshalb auf diesem Wege flächige Federstrukturen entstanden sein sollen und wie die für die Flugfähigkeit erforderlichen zahlreichen ausgefeilten Details des Feder- und Follikelbaus entstehen konnten. Auch dieses Modell ist sehr vage und unplausibel.

Wasserabweisung

Die Eigenschaft der Wasserabweisung als ursprüngliche Funktion von Federn wird von DYCK (1985) vertreten. Er betrachtet Federn als homolog mit Reptilschuppen und als umstrukturierte Schuppen (vgl. Abschnitt 2.2). Die Fähigkeit der Wasserabweisung habe sich durch Bildung von Furchen auf der Schuppenoberfläche, die später zu Spalten wurden, entwickelt (DYCK 1985, 146). Die Wasserabweisung habe einige Selektionsvorteile. Bei Nässe seien die Tiere leichter, weniger anfällig gegen Mikrobenbefall und Salzbelastung und bräuchten weniger Energie für das Verdunsten des Wassers (DYCK 1984, 148).

PETERS (2001, 394) hält diesen Weg der Federentstehung nicht für möglich, weil diese Funktion erst ab einer bestimmten Struktur von Federn möglich sei, die die Federn nicht von Anfang an gehabt haben können. Wie und warum daraus ein System von Bogen- und Hakenstählen werden konnte, ist DYCK (1985, 147) selber unklar.²⁸⁵ Der Selektionsvorteil ist eben erst im fertigen funktionalen Zustand gegeben, wie DYCK hier selber feststellt.²⁸⁶

PETERS (2001, 394) hält DYCKs Szenario auch deshalb für unglaublich, weil Federn erst durch ihre Pflege mit dem öligen Sekret aus der Bürzeldrüse wasserabweisend würden, das die Vögel mit dem Schnabel verteilen (vgl. BURCKHARDT et al. 1979, 20²⁸⁷). DYCK (1985, 149) bestreitet das allerdings unter Hinweis auf einige Experimente, wonach für eine gewisse Zeit auf die Bürzeldrüse verzichtet werden könne.

Wie in Abschnitt 2.3 erläutert, gilt aufgrund ontogenetischer Befunde die Homologie von Schuppen und Federn (außer bis zum Placodienstadium) als widerlegt; Folgt man dieser Widerlegung, würde das auch DYCKs Hypothese treffen. Völlig unklar ist, wie aus Federn, die für Wasserabweisung optimiert wurden, flugtaugliche Federn wurden, da der Komplex des Follikels und der daran anhängenden Strukturen nicht im Blickfeld ist.

Beute schlagen („Fangnetz“)

Während die bisher für die Erstfunktion vorgeschlagenen Funktionen von Federn bei heutigen Federn vorkommen, beinhalten zwei weitere Vorschläge Funktionen, die heute nicht ausgeübt werden. OSTROM (1974) schlug vor, dass die Federn im Kontext des Beuteerwerbs evolvierten (**Abb. 69**). Die Vorderextremitäten könnten zum Fang von Insekten eingesetzt worden sein; zu diesem Zweck seien eine Ausstattung mit Federn und die dadurch erzielte Vergrößerung der Fangfläche vorteilhaft gewesen (vgl. OSTROM 1979, 54–56).

Auch dieses Szenario ist nicht glaubhaft. Die Federn müssten schon recht gut entwickelt sein, damit sie den Beuteerwerb unterstützen konnten. Die Vorderextremitäten hätten luftdurchlässig sein müssen, um als Fangorgan genutzt werden zu können, weil die Beute sonst durch die Luftbewegung vertrieben worden wäre (BOCK 1986, 68; MARTIN 1985, 182; CHATTERJEE 1997, 153). Das aber würde Flügel für den Flug untauglich machen. Auch sonst sind die Erfordernisse fürs Fliegen ganz andere als für das Fangen; Selektion hätte nicht zur Verbesserung der Flugfähigkeit geführt, da das Fangen dem Fliegen abträglich ist (PADIAN 1982, 13f). COWEN & LIPPS (1982, 111) halten das Modell für unbrauchbar, weil es keine Vorbilder dafür in der heutigen Tierwelt gibt, weil

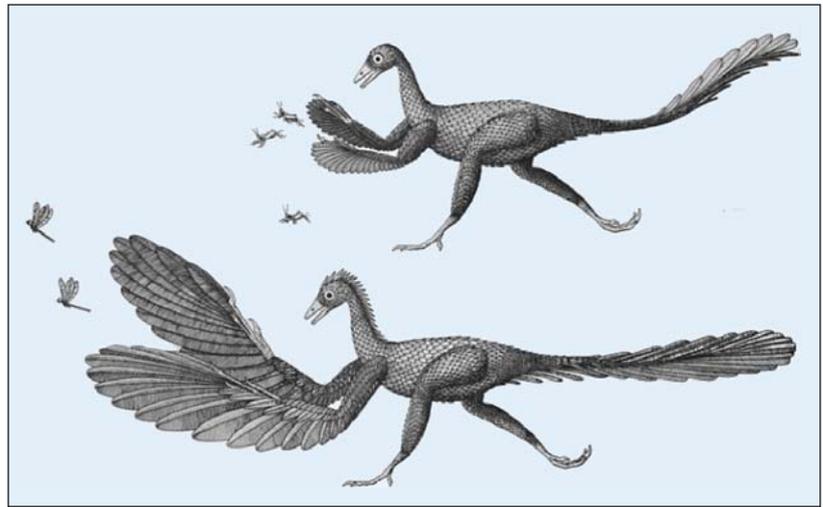


Abb. 69 Vom Insektenfangnetz zum Flügel? (Aus OSTROM 1979; mit freundlicher Genehmigung)

ein Insektennetz beim Laufen bremsend wirken würde und weil der Flügelschlag beim Fangen anders sein müsste als beim Fliegen (vgl. auch CHATTERJEE 1997, 153). Der hypothetische evolutive Weg zum Fangnetz ist aus einem weiteren Grund sehr unplausibel: Die Vorfahren der Vögel sollen räuberisch gelebt haben, mussten aber insgesamt kleiner werden, um mit Insektennahrung auszukommen, andererseits mussten die Arme jedoch größer werden, um die Insekten eher oder überhaupt fangen zu können (OSTROM 1979, 54).

OSTROM hat die Fangnetztheorie in vielen Beiträgen vertreten, später aber zugunsten der Theorie von CAPLE et al. 1983 (vgl. Abschnitt 4.1) aufgegeben (LEWIN 1983²⁸⁸, FEDUCCIA 2012).

Entsorgung

Eine sehr ausgefallene Idee für eine mögliche Erstfunktion von Federn publizierte REICHHOLF (1996; 1997; 2011; 2014, 184ff.). Federn sollen demnach ursprünglich eine Art Mülldeponie gewesen sein und dazu gedient haben, überschüssige Eiweiße mitsamt ihren schwefelhaltigen Bestandteilen sowie giftige Farbstoffe aufzunehmen. „Die Feder ist ein Produkt des Stoffwechsels, und zwar entstanden aus Eiweißbestandteilen, die Schwefel enthalten. Würden die, wie bei Säugetieren, im Körper abgebaut werden müssen, entstünde giftiger Schwefelwasserstoff“ (REICHHOLF 2011). Die Abfallprodukte entstünden bei Vögeln wegen ihrer hohen Stoffwechselintensität in so großen Mengen, dass eine besondere Entsorgung nötig wurde und anders als bei Säugetieren die Ausscheidung nicht ausreichte. REICHHOLF (1996, 29) weist darauf hin, dass bei der Mauser die Mehrzahl der Federn in gutem Zustand ist und auch diese gemausert werden; das spreche dafür, dass die Mauser auch eine Rolle bei der Entsorgung spiele.

REICHHOLFS Idee zur Entsorgung ist originell, aber in Bezug auf die Entstehung späterer Flugtauglichkeit ist sie ohne jeden Erklärungswert, da weder die filigrane Struktur noch die

Verankerung und Beweglichkeit der Federn auch nur ansatzweise erklärt werden. Für die Entsorgungsfunktion ist nicht einmal erforderlich, dass die gleichsam als Mülleimer dienenden Anhänge speziell strukturiert sein müssten. Es ist daher verständlich, dass REICHHOLFS Idee in der Diskussion um die Entstehung der Vogelfeder nie eine nennenswerte Rolle gespielt hat. Wenn die Mauser wirklich auch eine Rolle für die Entsorgung spielt, wäre dies ein weiteres Indiz für die Synorganisation und die komplexen Zusammenhänge verschiedenster Aspekte beim Vogelbauplan (vgl. Kapitel 1).

Brüten

Als Erstfunktion von Federn vermuten HOPP & ORSEN (2004) eine Unterstützung beim Brüten. Schon kurze Körperanhänge hätten hierfür einen Selektionsvorteil geboten und sie hätten zur Verbesserung des Brütens schrittweise länger und komplexer werden können. Dabei seien auch ein Schaft und flächige Form entstanden, ebenso ihre Bewegungsfähigkeit, die die optimale Positionierung der Federn beim Brüten ermöglicht habe. Die Asymmetrie sei entstanden, weil kürzere Unterseiten der Federn in der Brutposition sinnvoll gewesen seien. Auch die Fähigkeit zum Einklappen der Vorderextremitäten sei auf diese Weise entstanden. All das sei später für den Flug kooptiert worden.

Der Schaft sei entstanden, damit die Federn in die passenden Positionen beim Brüten gebracht werden konnten (HOPP & ORSEN 2004, 241). Das Bogen-/Hakenstrahlen-System habe den Federn Stabilität verliehen, die nötig ist aufgrund von Beanspruchung und Beschädigung z. B. durch Nestbaumaterial.

Die Idee von HOPP & ORSEN (2004) ist zweifellos originell, aber gleichermaßen speku-

lativ und nicht prüfbar. Die Autoren verweisen auf Nester von Oviraptoriden als fossile Belege (Abb. 70), doch ist das ein deutlicher Hinweis, zumal bei den betreffenden Oviraptoriden keine Federn entdeckt wurden (HOPP & ORSEN 2004, 236²⁸⁹). Die Annahme, das Bogen-/Hakenstrahlensystem sei entstanden, um Beschädigungen zu vermeiden, ist hergeholt und unwahrscheinlich, da dieser Effekt auf einfacherer Weise erreicht werden könnte, und es ist vom Ziel einer späteren Kooption für den Flug her gedacht, was für eine evolutionstheoretische Erklärung tabu ist. Ähnliches gilt für die Entstehung des Schafts.

Taktile Borsten

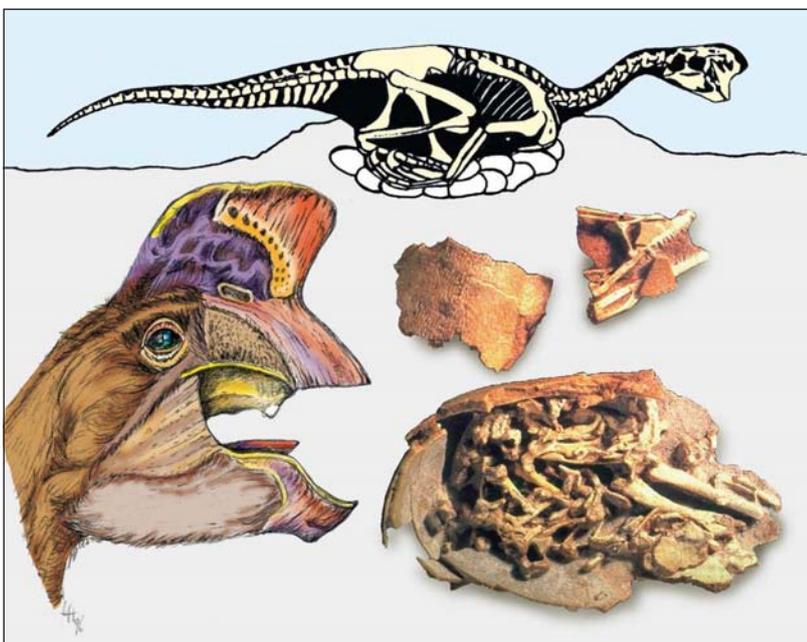
PERSONS & CURRIE (2015) schlagen vor, dass die Erstfunktion von Federn die Vermittlung von Berührungsreizen durch Borsten war. Borsten mussten zu diesem Zweck dicht stehen und besonders lang gewesen sein. Borsten seien hypothetischen ersten Federstrukturen ähnlicher als Daunenfedern.²⁹⁰ Ein einfacher Beginn wäre damit denkbar. Einfache Borstenfedern gebe es auch bei heutigen Vögeln. Diese werden allerdings als rückgebildete Federn interpretiert; die Autoren halten diese Deutung allerdings nicht für zwingend. Der Übergang zur Thermoregulationsfunktion habe vonstattengehen können, sobald genügend Tasthaare sich entwickelt hätten (PERSONS & CURRIE 2015, 860). Ohne Selektionsdruck auf Wärme

Kritisch anzumerken ist auch, dass eine Sinnesfunktion eine erhebliche evolutive Neuheit darstellt, da eine solche Funktion gleichzeitig Reizaufnahme (mittels an der Basis sitzenden Mechanorezeptoren), Reizübersetzung und -weiterleitung sowie die Fähigkeit zu passenden Reaktionen erfordert (ein Regelkreissystem). Das zu erreichen ist kein kleiner Schritt, auch wenn mutmaßlich schon auf vorhandene Tastsinnessysteme zurückgegriffen werden konnte. Fossile Belege für das Vorkommen von Tasthaaren bei Dinosauriern fehlen laut PERSONS & CURRIE (2015, 861), doch meinen sie, dass sie schwer nachweisbar seien (was allerdings angesichts der häufigen Erhaltung von Dino-Flaum bezweifelt werden kann).

5.3 Schlussfolgerungen

Bis auf wenige Ausnahmen sind die Wissenschaftler der Auffassung, dass Federn nicht von Anfang an auf Flugfähigkeit selektiert wurden, sondern zunächst eine andere Funktion erfüllt und später für Flugzwecke kooptiert wurden. Über die mögliche Erstfunktion (und damit zusammenhängend anfängliche Selektionsdrücke) gibt es

Abb. 70 Mehrfach wurden Nester von Dinosauriern gefunden. Funde von auf ihren Nestern sitzenden Oviraptoren (A; B Kopf eines Tieres) lieferten Hinweise auf schnelle, gewaltsame Verschüttung. Selbst in den Eiern wurden Embryonen fossilisiert (C). (Nach NORELL et al. 1994; PAUL in WEISHAMPEL 1995 und NORELL et al. 1995, mit freundlicher Genehmigung, © American Association for the Advancement of Science)



verschiedene Auffassungen, ein Konsens ist nicht in Sicht und Fossilien ermöglichen dazu keine Klärung. So resümiert CHIAPPE (2009, 252), dass wir schlussendlich die ursprüngliche Funktion einfach nicht kennen, aber immerhin könne man die Flugfähigkeit als Erstfunktion ausschließen.²⁹¹ Und XU & GUO (2009, 312) stellen fest: „Mainly due to the diverse morphologies and functions of modern feathers, there is little consensus on the possible earliest morphology and initial function of feathers. Early fossil feathers also fail to provide relevant information.“ SHIPMAN (1998, 159) ist der Auffassung, dass sowohl Flugtauglichkeit als auch Wärmedämmung als ursprüngliche Funktion zwar eine gute logische Basis hätten, die

Letztlich wird mit dem Umweg über eine andere Erstfunktion von Federn als die der Flugtauglichkeit nicht viel gewonnen.

sie plausibel machen würden, aber für keine der beiden ursprünglichen Federfunktionen gebe es viel Unterstützung durch harte Fakten. Praktisch jeder Aspekt bei jedem Argument könne auch als Gegenargument gebracht werden; die Sachlage sei unbefriedigend.²⁹²

Die Begründungen für alle Vorschläge sind relativ vage und gehen kaum oder überhaupt nicht in die Details. Letztlich wird mit dem Umweg über eine andere Erstfunktion von Federn als die der Flugtauglichkeit nicht viel gewonnen. Der Grund dafür ist, dass ein Großteil der für das Fliegen erforderlichen Einrichtungen (vgl. Kapitel 1) für alle anderen diskutierten Zwecke nicht benötigt wird. Hinzu kommt bei der Kooptions-Hypothese noch die Schwierigkeit, dass ein Wechsel des Selektionsregimes angenommen werden muss, da die Selektion auf die Erstfunktion einer Weiterentwicklung Richtung Flugtauglichkeit abträglich ist. Dieser Umstand macht das Kooptionsmodell sehr kompliziert.

PROCTOR & LYNCH (1993, 88) bringen das Problem treffend auf den Punkt: „Ironically, birds are so well adapted to their aerial way of life that few evolutionary traces are left to show us how they evolved their many adaptations to flight.“ Und: „Feathers are a little too perfect – that’s the problem.“ Die Teilnehmer eines Symposiums wurden im Rahmen einer Diskussionsrunde gefragt, wie ihrer Meinung nach die ursprüngliche Feder aussah.²⁹³ Die Antworten sind durchweg ausweichend und vage oder drücken Unkenntnis aus (MADERSON et al. 2000, 704f.): „Probably there were all kinds of feathers right away when they first appeared, ...“ (HOMBERGER). „I choose not to reveal my ignorance“ (FARLOW). „I do not think there was an original kind of feather. In fact, I think maybe what we had happen was hundreds, maybe thousands of phenotypes, and out of those we had the selection of some very highly sophisticated, very highly specialized kind of structures. I think the original feathers were probably the whole landscape of them“ (PORTER). „I choose to demonstrate my ignorance. ... I can tell you what I do not think it will look like“ (SUMIDA). „[I]t depends where you look on the body. ... So the issue is not what was the original morphology of a feather, because there was no single, individual morphology, but the potential to produce a whole series of morphologies with some constraints“ (BRUSH). „It is a very difficult question to comment upon. ... ‘I don’t know, you tell me.’“ (TARSITANO).

In einem nicht-evolutionären Deutungsrahmen entfällt die Frage nach Selektionsdrücken, die eine erstmalige Entstehung von Federn oder deren mutmaßlichen Vorstufen begünstigt haben könnten. Arten müssen zwar überlebensfähig sein, nicht aber hypothetische Vor- oder Zwischenformen, weil diese nicht benötigt werden. Außerdem müssen nicht alle Merkmale unbedingt unter dem Zweckmäßigkeitsaspekt gesehen werden, es können auch Schönheit oder Phantasie reichum eine Rolle spielen (vgl. Kapitel 6; evolutionstheoretisch wird hier mit sexueller Selektion argumentiert).

6. Vogelfedern und Vogelflug als Indiz für Schöpfung

In den Ursprungsfragen, denen sich die Biologie stellt, ist seit DARWIN Standard, *grundsätzlich* nur Erklärungen zu diskutieren, die dem naturalistischen Paradigma verpflichtet sind.²⁹⁴ Das heißt: Zugelassen sind nur (rein) natürliche, blinde, nichtgeistige Naturprozesse, die gesetzmäßig oder regelhaft (ggf. durch statistische Gesetzmäßigkeiten) beschreibbar sind, sowie zufällige Randbedingungen. Erklärungen im Rahmen des Naturalismus können lediglich auf drei Faktoren Bezug nehmen: Naturgesetze, (statistisch qualifizierter!) Zufall und plausible Randbedingungen. Jedwede Form eines zielorientierten Eingreifens, von Zwecksetzungen und von einer überlegten Wahl der eingesetzten Mittel werden nicht berücksichtigt (WIDENMEYER & JUNKER 2016). Die Diskussionen zu den Feder- und Flugentstehungsmodellen haben gezeigt, dass die Erklärungsversuche im Rahmen des Naturalismus bisher faktisch gescheitert sind, auch wenn das von den meisten Wissenschaftlern nicht so gesehen wird, was mit ihrer Fixierung auf den Naturalismus zusammenhängen dürfte. Begründungen für das bisherige Scheitern wurden in den Abschnitten 2.2, 2.3, 2.5 sowie an verschiedenen Stellen in Kapitel 4 und Kapitel 5 gegeben und seien hier in Kurzform zusammengefasst:

- Die Federentstehungsmodelle sind sehr vage und nehmen kaum Bezug auf die vielfältigen, detaillierten und miteinander verwobenen Anforderungen für die Flugtauglichkeit der Federn. Modelle, die nur fünf, sechs oder vielleicht acht Abschnitte einer hypothetischen Federevolution beschreiben, sind angesichts der Komplexität des zu erklärenden Gegenstandes völlig unrealistisch und viel zu einfach.

- Gegen alle diskutierten Vogelflug-Entstehungsmodelle gibt es eine Fülle von schwerwiegenden Einwänden, von denen die meisten schon für sich alleine das jeweilige Modell in Frage stellen.

- Selektionsdrücke, die eine evolutive Entstehung von Federn wahrscheinlich machen, konnten nicht plausibel gemacht werden; entsprechend gibt es keinen Konsens über die hypothetische Erstfunktion von Vogelfedern.

- Es sind keine regelhaften oder gar als Naturgesetze beschreibbaren biologischen Zusammenhänge bekannt, die – selbst in kleinen Schritten – eine natürliche Entstehung flugtauglicher Federn, des Vogelflugs und der damit zusammenhängenden Synorganisationen plausibel machen.

Im Rahmen des naturalistischen Ansatzes wird oft argumentiert, es handle sich nur um ein vorläufiges Nichtwissen oder um vorläufig noch offene Fragen bezüglich der Entstehungsvorgänge. Doch woher will man das wissen? Der Wissensfortschritt könnte die Situation genauso gut verschärfen und das ist in der Vergangenheit auch geschehen. So haben z. B. die neueren Forschungen zum Federfeinbau einen äußerst komplizierten Bau der Federn offenbart (LINGHAM-SOLIAR & MURUGAN 2013; LINGHAM-SOLIAR 2015a; 2017; LAURENT et al. 2014; WANG & MEYERS 2017; vgl. Kapitel 1). (Zur Problematik der Argumentation mit Nichtwissen und zum Lückenargument siehe JUNKER 2015.)

Vor diesem Hintergrund kann man sagen: Die evolutionären Modelle zur Entstehung von Federn von Flug bleiben nur deshalb im Rennen, weil die grundsätzliche Alternative einer Schöpfung ausgeschlossen wird (s. Kasten). Es spricht einiges dafür, dass hier lauter tote Pferde im Rennen sind. Bestünde Offenheit für die Option „Schöpfung“, müsste die Indizienlage im Rahmen eines *Vergleichs* zwischen Schöpfung

Schöpfung

Mit „Schöpfung“ ist allgemein eine geistige Verursachung gemeint. Geistbegabte Wesen (Personen wie wir oder auch Gott) haben Ich-Bewusstsein, Wertekategorien, Denkvermögen, setzen Ziele und verfolgen sie überlegt usw. Sie können sich Dinge vergegenwärtigen, also gedanklich vorstellen (Intentionalität), entsprechend planen, Mittel zum Erreichen des Zieles auswählen, Hindernisse und ggf. Umwege einkalkulieren, Zwischenschritte setzen und können im Prinzip beliebige viele Erfordernisse *im Voraus* bedenken und ihr Handeln entsprechend organisieren. Intentionalität ermöglicht es einem Subjekt auch, schöpferisch und technisch umsetzend tätig zu sein. Dabei kann es technische Mittel, die es aus der Betrachtung und Analyse seiner Zielsetzung sowie aus seinem Hintergrundwissen abgeleitet hat, wieder als Unterziele *antizipieren* und systematisch zur Anwendung

bringen (WIDENMEYER & JUNKER 2016). All das können nichtgeistige, rein natürliche Prozesse nicht. Sie sind sozusagen „blind“ in Bezug auf Ziele oder das Erreichen eines Zieles durch geeignete Mittel, haben also keine Fähigkeiten der Zielsetzung, der Analyse von Zielen in Bezug auf Mittelwahl und entsprechend der systematischen Zielverfolgung. Welche Randbedingungen auch immer gegeben sind, die Dinge laufen einfach den Naturgesetzen entsprechend ab. Erklärungen, die nicht auf Intentionalität, d. h. Zwecksetzung und überlegte Mittelwahl beruhen, können lediglich auf drei Faktoren Bezug nehmen: Naturgesetze, (statistisch qualifizierter!) Zufall und plausible Randbedingungen. Daher sind die Merkmale von Produkten geistiger oder nicht-geistiger Verursachung in der Regel sehr verschieden und leicht auseinanderzuhalten.

H-NE und Schöpfung

Walter Bock, der die hilfreiche Unterscheidung von N-DE (nomologisch-deduktive Erklärungen) und H-NE (historisch-narrative Erklärungen) in die wissenschaftstheoretische Diskussion in der Biologie eingeführt hat (s. Abschnitt 2.1), ist der Auffassung, dass ein Schöpfungsansatz aus dem Konzert der konkurrierenden Ansätze herausfalle, weil darin kein Bezug auf N-DE genommen wird. Er schreibt (Bock 2007, 98): „Any explanation of historical events that is not based on pertinent N-D Es is not scientific. This includes ... approaches such as scientific creationism and intelligent design,“ Damit abschließt Bock eine mögliche Erklärung grundsätzlich aus, unabhängig von vorliegenden Indizien und verstößt damit gegen ein Grundprinzip von Wissenschaft, nämlich der Wahrheitsorientierung und Offenheit für verschiedene Antworttypen. Wie gezeigt liegt überhaupt keine auch nur halbwegs brauchbare H-NE sowohl der Feder- als auch der Vogelflugentstehung vor, u. a. weil die vorgeschlagenen H-NE genau daran scheitern, dass sie nicht auf passenden N-DE basieren (was Bock ja einfordert) bzw. weil empirisch belegte N-DE gegen sie sprechen. Bock (2007, 99) schreibt: „If no N-D Es exist or if these N-D

Es have not been well corroborated, then that H-NE lies outside of science.“ Genau das trifft auf die naturalistisch-evolutionären Feder- und Flugentstehungshypothesen zu. Eine N-DE als Basis der H-NE fehlt. Während evolutionäre Hypothesen jedoch eine oder mehrere N-DE benötigen, beinhaltet der Schöpfungsansatz gerade, dass es eine N-DE nicht gibt, weil ein kreativer Vorgang zugrunde liegt und ein anderer Erklärungstyp benötigt wird. Und da unspezifizierte Schöpfung und natürliche Evolution sich ausschließende Alternativen sind, bedeutet das Fehlen einer N-DE einen Pluspunkt für den Schöpfungsansatz. Die Forderung einer N-DE als Basis für den Schöpfungsansatz wäre ein logischer Widerspruch und somit eine unsinnige Forderung. Die Forderung nach einem Ausschluss dieses Ansatzes aus der Wissenschaft bedeutet daher nichts anderes als eine Festlegung auf den Naturalismus. Diese Festlegung kann aber durch nichts gerechtfertigt werden. Wenn aber nur der naturalistische Erklärungsansatz und die damit verbundene naturalistische Weltsicht zugelassen werden, dann ist eine Verifizierung von Hypothesen durch bestätigende Befunde nicht viel wert. Denn wenn es bei H-NE

darum geht, im Vergleich zu Konkurrenten die meisten bestätigenden Befunde vorweisen zu können, dann erfordert das eine echte Konkurrenz, nicht ein Rennen nur im Rahmen des einen der beiden grundsätzlichen möglichen Ansätze. Erst dann kann man untersuchen, welcher Konkurrent sozusagen die meisten Punkte holt. In einer Frage: Was ist eine Verifizierung durch bestätigende Befunde wert, wenn es nur eine grundsätzliche Hypothese gibt und nur deren Varianten diskutiert werden? Wenn es nur einen Konkurrenten gibt, kann man nachvollziehen, dass DIETRICH-BISCHOFF (2014) schreibt, die neuen Befunde zur erstaunlich ausgeklügelten Feinstruktur von Federn könnten möglicherweise dazu beitragen, ein evolutionäres Rätsel, die Entstehung des Vogelflugs, zu lösen, oder dass LINGHAM-SOLIAR (2017, 6) meint, es sei klar, dass die außergewöhnliche Mikrostruktur des Wand des Schafts und der Äste über die Millionen Jahre der Vogelevolution perfektioniert worden sei.²⁸⁶ Zunächst aber zeigen die neuen Befunde, dass das Rätsel größer ist als je zuvor, denn die Federn erweisen sich als komplizierter gebaut als bisher bekannt. Und damit steigen auch die Anforderungen an eine Entstehungshypothese.

und natürlicher Evolution bewertet werden und nicht alleine innerhalb des Naturalismus. Und bei diesem Vergleich hätte der Ansatz „Schöpfung“ (s. Kasten) folgende Argumente auf seiner Seite:

- Allein die in Kapitel 1 beschriebene Synorganisation der Federstruktur samt Follikel, Federmuskeln, Sinnesorganen in der Haut ist ein klares Schöpfungsindiz. Denn es müssen viele Aspekte und Details über mehrere Ebenen hinweg aufeinander abgestimmt sein, damit Flugtauglichkeit gewährleistet ist.²⁹⁵ Die bekannten natürlichen Mechanismen sind mit der dafür erforderlichen Koordination überfordert.

- Die Flugtauglichkeit der Federn – so anspruchsvoll die Voraussetzungen dafür sind – ist aber nur eine notwendige und noch keine hinreichende Voraussetzung für die Flugfähigkeit. Dafür müssen *gleichzeitig* viele weitere morphologische Strukturen, ausgefeilte Steuerungen und angepasste Verhaltensweisen verwirklicht sein, die wiederum mit den Eigenschaften der Federn abgestimmt sein müssen. Dass dafür enormer planerischer und ingenieurtechnischer Aufwand betrieben werden muss, weiß jeder Flugzeugkonstrukteur. In Kapitel 5 wurde gezeigt, dass die Annahme, Federn hätten ursprünglich eine

andere Funktion als die Flugfunktion gehabt, nicht wesentlich weiterhilft, weil die zusätzlichen Anforderungen für die Flugtauglichkeit kaum geringer sind, als wenn Federn bereits ursprünglich die Flugfunktion besessen haben sollten.

- Die Flugentstehungshypothesen haben sich nachhaltig als unplausibel erwiesen (Kapitel 4).

- Abgesehen von der Frage nach den Mechanismen kann noch angeführt werden, dass es einen recht klaren Unterschied zwischen Gattungen mit Flaum und Gattungen mit echten (flächigen) Federn gibt. Zudem erscheint eine Vielfalt verschiedenster Formen ziemlich plötzlich in einem relativ engen geologischen Zeitfenster.

„Schöpfung“ oder „natürlicher Mechanismus“ sind sich gegenseitig ausschließende, echte Alternativen.

Vom letzten Punkt abgesehen handelt es sich bei der Frage „Schöpfung oder natürlicher Mechanismus“ um sich gegenseitig ausschließende (also echte) Alternativen. Der Schöpfungsansatz geht im Gegensatz zum naturalistischen Ansatz

sondern dass ein geistiger Input wesentlich ist. Für sich gegenseitig ausschließenden Sichtweisen gilt: Nachhaltiges Scheitern eines Ansatzes (hier: natürliche Evolution) trotz intensiver Lösungsbemühungen ist zugleich ein Argument für den Alternativansatz (hier: Schöpfung). Das gilt im Falle von Vogelfedern und Vogelflug umso mehr, als hier eine Fülle typischer Design-Indizien nachweisbar ist, die mit dem Fortschritt

der Forschung kontinuierlich zugenommen hat. Während die Option „Schöpfung“ also klare Indizien für sich verbuchen kann, steht die Option „Natürliche Mechanismen“ mit ziemlich leeren Händen da. (Zur Definition von „Design-Indizien“ und zur Argumentation damit siehe WIDENMEYER & JUNKER [2016]. Diese grundsätzliche Thematik ist nicht Gegenstand dieses Artikels.)

7. Fazit

Die wesentlichen Fragen zur Evolution von Vogelfedern und Vogelflug sind unbeantwortet. Anhand mehrerer Beispiele wurde gezeigt, dass die vorgeschlagenen Evolutionsszenarien zu vage sind und den Details dessen, was zu erklären ist, nicht gerecht werden. Die Entstehung der entscheidenden „evolutionären Neuheiten“ ist auch fossil nicht belegt, auch wenn es viele Mosaikformen mit unterschiedlichsten Merkmalskombinationen gibt. Im Einzelnen:

- Hypothesen zur Entstehung der Vogelfeder müssen deren komplexe Struktur und Synorganisation berücksichtigen. Dies geschieht kaum. Dabei ist zu berücksichtigen, dass verschiedene Aspekte der Voraussetzungen für eine Flugfähigkeit in vielfacher Wechselwirkung über verschiedene Ebenen hinweg stehen. Evolutionäre Hypothesen, die diese Synorganisation nicht angemessen beachten, können nicht realistisch sein. So ist die an sich schon sehr komplexe Steuerung der Federbewegungen und ihre Regulation in die Koordination des Fluges eingebettet, wäre zugleich aber wirkungslos, wenn die Federn nicht geeignet strukturiert wären und keinen geeigneten Feinbau besäßen (vgl. Abb. 3–8). Oder es sei daran erinnert, dass für den Erwerb von Endothermie (Abschnitt 4.2) mehrere anspruchsvolle aufeinander abgestimmte Änderungen erforderlich sind.

- Federn sind gegenüber Reptilschuppen in mehrerer Hinsicht qualitativ andersartige Strukturen und mit diesen bis auf die ersten ontogenetischen Stadien nicht homolog. Ihre hypothetische evolutionäre Entstehung erfordert mehrere Innovationen.

- Das heute weitgehend als Standard akzeptierte Feder-Entstehungsmodell von PRUM (1999) ist mit seinen nur fünf Schritten sehr oberflächlich und übergeht weitgehend die relevanten Fragen, welche Änderungen *im Einzelnen* von Schritt zu Schritt erforderlich sind und welche Selektionsdrücke diese Schritte begünstigt haben könnten.

- Eindeutige Vorstufen flächiger Federn sind fossil nicht belegt. Zwischen fädigen (und ggf. büscheligen und gering verzweigten) Strukturen und flächigen Federn liegt eine erhebliche morphologische Lücke. Ob man die verschiedenen Formen von Dino-Flaum als Federn bezeichnen kann, ist mindestens fragwürdig und auch eine Frage der Definition. Alle Körperanhänge von Dinosauriern als Federn zu bezeichnen, nur weil aus ihnen evolutiv die Vögel hervorgegangen sein sollen, ist dem Gegenstand nicht angemessen

und offenkundig evolutionstheoretisch motiviert und führt zu Zirkelschlüssen. Um diese zu vermeiden, sollte die Bestimmung dessen was eine Feder ist, unabhängig von Ursprungskonzepten erfolgen, wie CHUONG et al. (2003) es gemacht haben: Federn sind komplexe Integumentanhänge, die hierarchisch verzweigt sind, aus Rachis, Federästen und Federstrahlen bestehen und aus einem Follikel heraus wachsen und besondere biochemische, morphologische und entwicklungsbiologische Eigenschaften besitzen. Legt man diese Definition zugrunde, sind die verschiedenen Ausprägungen des Dino-Flaums keine Federn. Dino-Flaum jedweder Ausprägung ist weit davon entfernt, wenigstens einen Beitrag zur Flugfähigkeit zu leisten.

- Gattungen mit flächigen Federn (Konturfedern) sind fossil vor oder etwa gleichzeitig mit Gattungen mit fädigen oder büscheligen Hautanhängen überliefert. Ein Großteil der Gattungen, die Dino-Flaum besitzen und zu Vogelvorläufer-Gruppen gestellt werden, sind stratigraphisch deutlich jünger positioniert als die ältesten Gattungen mit völlig entwickelten, „modernen“ Federn (*Archaeopteryx*, *Anchiornis*). Die stratigraphische Abfolge der Gattungen mit Federn oder einfacheren Integumentstrukturen zeigt keine klare Tendenz, die evolutionäre Hypothesen bzw. Abfolgen stützen würde (Abb. 60, 61). Stratigraphisch erscheint eine erhebliche Vielfalt verschiedenster Formen und Baupläne in einem relativ engen Fenster (vgl. CZERKAS & YUAN 2002, 92).²⁹⁷

- Gegen alle Hypothesen zur Entstehung des Vogelflugs – Arborealtheorie, Cursorialtheorie, WAIR-Ansatz u. a. – wurden zahlreiche schwerwiegende Einwände formuliert. Selbst wenn einige diese Einwände eventuell entkräftet werden können, sprechen die Fülle und die Schwere der jeweiligen Einwände gegen alle diese Hypothesen. Die einzelnen Hypothesen punkten für sich vor allem durch Einwände gegen ihre(n) Konkurrenten und kaum durch stützende Befunde. Die Kontroverse ist bis heute nicht beendet. Da sie sich ausschließlich im Rahmen des naturalistischen Paradigmas bewegt, kann gefolgert werden, dass sich dieses Paradigma für die Erklärung des Vogelflugs bislang nicht bewährt hat.

- Die Selektionsdrücke, die die Entstehung von Vogelfedern begünstigt haben könnten, sind unklar. Es wurde eine Reihe verschiedenster Vorschläge gemacht. Gegen alle Selektionshypothesen können schwerwiegende Einwände geltend gemacht werden.

- Die Entstehung bzw. Herkunft von Vogelfedern und Vogelflug ist nicht direkt testbar, da es sich um singuläre Ereignisse in der Vergangenheit handelt. Aber auch indirekte Tests sind nur eingeschränkt möglich. So kann eventuell geprüft werden, ob für eine bestimmte Theorie die dafür notwendigen Randbedingungen erfüllt sind

(bei der Arborealtheorie z. B., ob es geeignete kletternde Vogelvorläufer und geeignete Lebensräume gab). Solche Tests auf Randbedingungen ermöglichen jedoch keine Bestätigung der zu testenden eigentlichen Theorie eines evolutiven Entstehungsvorgangs.

Anhang: Federn in Bernstein

MCKELLAR et al. (2011) berichten über unterschiedliche Federn und federähnliche Strukturen in kanadischem Bernstein aus der Oberkreide. Es handelt sich zum einen um haarähnliche Strukturen, in denen einzelne Filamente eng zusammen gelagert erscheinen. Die einzelnen Filamente erscheinen hohl (ca. 60% des Durchmessers, es ist kein Mark im Inneren erkennbar) und sind unterschiedlich pigmentiert (fast transparent bis dunkel). MCKELLAR et al. ordnen diese beiden Strukturtypen den Stadien I und II in Prums Federentstehungs-Modell zu. Eine vermutete Verbindung zu Dinosauriern ist allerdings spekulativ.

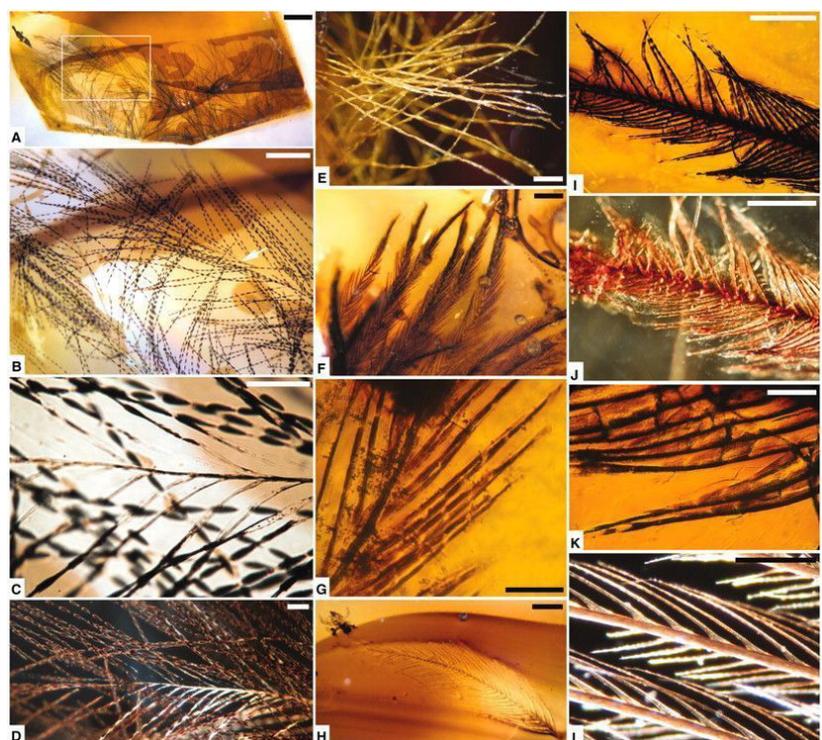
Zum anderen handelt es sich um Fragmente mit Federstrahlen, die um den Federschaft angeordnet und an ihrer Basis zu einer Spirale geformt sind (vgl. **Abb. A1**). BINDER (2012) fasst die Befunde zusammen: „Die Federstrahlen weisen drei und mehr Windungen auf und die einzelnen Strahlen sind in ihrem Querschnitt abgeflacht und zeigen verdickte, knotenartige Bereiche. Da nur besondere Bereiche der Federstrahlen spiralgig verdrillt sind, gehen die Autoren davon aus, dass diese Strukturmerkmale original sind und nicht erst nachträglich von Wechselwirkungen zwischen Harz und Feder durch die Polymerisationsprozesse verursacht worden sind. Heutige Höhenläufer (Thinocoridae) und Flughühner (Pteroclididae) besitzen Deckfedern, die ähnliche spiralgige Strukturen am Ansatz der Federstrahlen aufweisen. Diese Besonderheit in der Federstruktur dient den Vögeln zum Transport von Wasser z. B. zum Nest für die Brut oder zur Kühlung des Geleges. Auch Lappentaucher (Podicipedidae) bilden derartige Federn aus, die Wasser im Gefieder adsorbieren und damit Tauchgänge begünstigen. MCKELLAR und Mitarbeiter vermuten aufgrund dieser besonderen Ähnlichkeit, dass Tauchen auch zum Verhaltensrepertoire des Trägers dieses Federkleids aus der Kreide gehörte. Damit wären diese Federn Hinweise auf die Existenz von in Anatomie und Verhalten bereits spezialisierten Vogelformen. Unter den in Kanadischem Bern-

stein gefundenen Federfragmenten finden sich auch alle Strukturmerkmale, die für die Ausbildung der flächigen Federfahne erforderlich sind. Die Autoren ordnen diese Federn flugfähigen Tieren – Vögeln aus der Kreidezeit – zu.“

Weitere Fragmente weisen wie eine Bernsteininkluse aus der oberen Unterkreide Frankreichs (PERRICHOT et al. 2008, s. u.) eine kurze Hauptachse auf, die nur schwach ausgeprägt und im Querschnitt abgefacht ist; die Achsen laufen in sich verzweigende Federäste aus. Bei den Federresten aus der Kreide Kanadas fällt eine ausgeprägte perlschnurartig erscheinende Pigmentierung auf (**Abb. A2**). In allen Fällen ist eine begründete Zuordnung anderweitig bekannten zu fossilen Gattungen nicht möglich.

Bei dem von PERRICHOT et al. (2008) beschriebenen Fund handelt es sich um sieben identische Federn, die Seite an Seite im Bernsteinstück liegen (**Abb. A3**). Ihre Basis scheint zu fehlen. Die drei am besten untersuchbaren Federn sind winzig – nur 2,3, 1,6 und 1,1 mm

Abb. A1 Verschiedene Details von Federn in Kanadischem Bernstein, die auch Hinweise auf die farbliche Erscheinung des Gefieders geben. Aus MCKELLAR et al. (2011); Abdruck mit freundlicher Genehmigung.



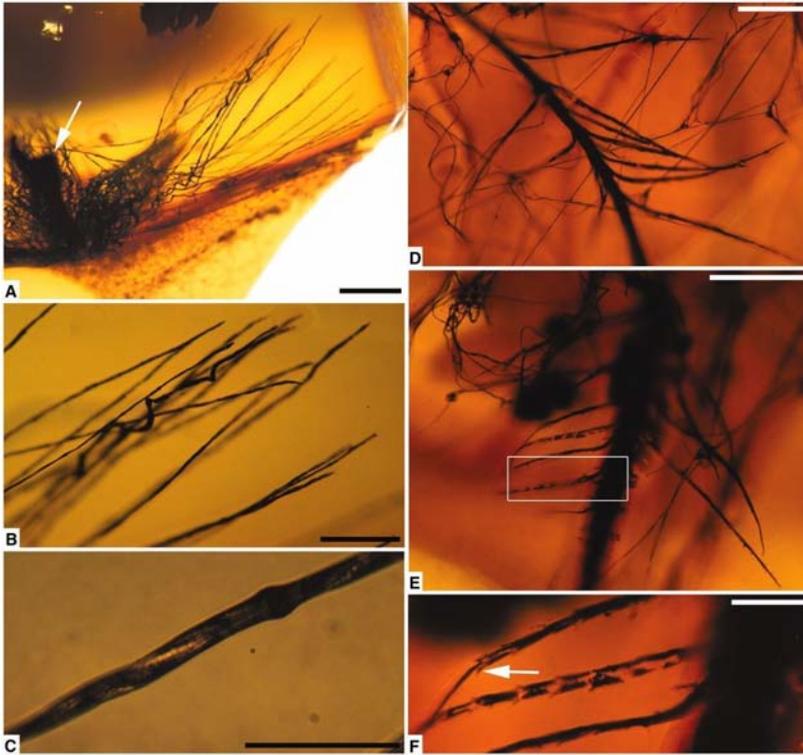
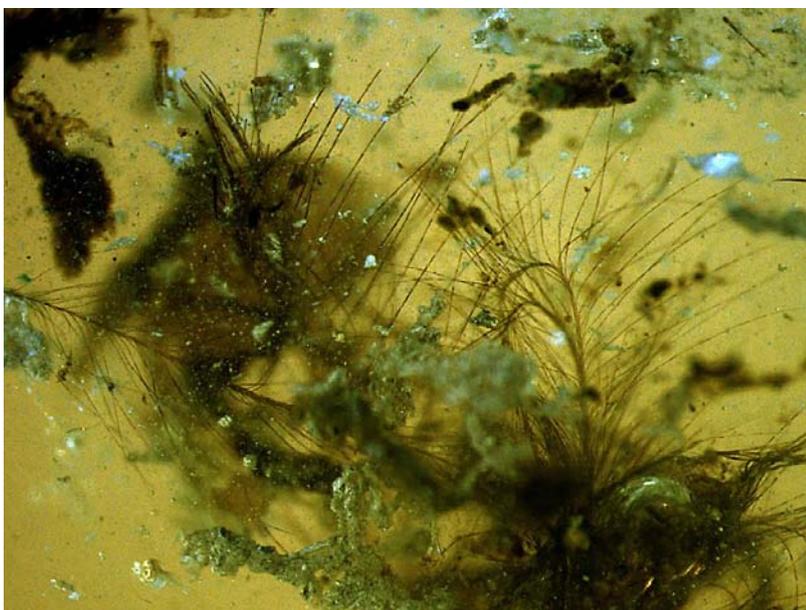


Abb. A2 Federstrahlen mit auffälligen Strukturmerkmalen aus Kanadischem Bernstein; A: Federstrahlen umhüllen einen verdickten Schaft (Rachis; Pfeil zeigt auf Rachis); B: vergrößertes Detail aus A mit spiralisierten Federstrahlen; C: abgeflachte Bereiche und verdickte Knoten; D: einzelnes Federästchen in einem Spinnennetz; E: Federstrahlen nahe der Spitze des Federastes von D; F: einzelner Federstrahl aus (E); das Muster der dunklen Pigmentierung dürfte eine graue bis schwarze Feder bewirken. Die jeweils eingeblendeten Größenangaben betragen: 0,4 mm (A), (B); 0,2 mm (B), (D) und (E); 0,05 mm (C) und (F). Aus McKellar et al. (2011); Abdruck mit freundlicher Genehmigung.

lang und fiederig verzweigt. Die Rachis (Schaft) ist abgeflacht. Den Federästen fehlen die Federstrahlen, die die Äste der Federn bei vielen heutigen Vögeln miteinander verknüpfen. Ihre Form kommt Daunenfedern, Schmuck- oder Doppelfedern (Feder mit zwei Schäften, an der Basis verzweigt) morphologisch am nächsten; diese sind jedoch Konturfedern nicht ähnlich. Anders als typische Daunenfedern haben sie eine dicke und lange Rachis, deren Äste allgemein

Abb. A3 Winzige federähnliche Strukturen in Bernstein. (© Museum für Naturkunde Berlin, <http://www.uni-protokolle.de/nachrichten/id/151999/>; Abdruck mit freundlicher Genehmigung)



von der sehr kurzen Spitze der Rachis abgehen (PERRICHOT et al. 2008, 1198). Die Autoren betrachten den Fund als intermediäre Ausprägung in der hypothetischen Federevolution (Stufen II-III) nach PRUM (1999).

Ob es sich um eine evolutive Übergangsform handelt, ist aber aus mehreren Gründen fraglich. Da die fossilen Federn morphologisch Daunenfedern stark ähneln, könnte es sich auch um solche Federn handeln, auch wenn eine Entsprechung mit heutigen Daunenfedern nicht durchweg vorliegt. Da die Fossilien so klein sind, müssten sie mit Daunenfedern frisch geschlüpfter Küken verglichen werden, nicht mit denen ausgewachsener Vögel. Es könnte sich auch um sekundär vereinfachte Federn handeln. Federn mit einem Schaft, aber ohne Federstrahlen an den Ästen, sind von heutigen Vögeln wie den Kiwis bekannt.

Die kanadischen Bernsteinfossilien werden dem Campanium zugeordnet, das auf etwa 83 bis etwa 71 Millionen radiometrische Jahre datiert wird und damit viel jünger als zahlreiche Vogelgattungen mit voll ausgebildeten Federn und auch deutlich jünger als viele befiederte Theropoden-Dinosaurier ist. Auch die Bernsteininkluse aus Frankreich ist erheblich jünger als Gattungen mit modernen Federn.

Als Federvorstufen sind diese Funde daher nicht geeignet; diesbezüglich könnten sie allenfalls modellhaften Charakter haben. Aber auch diese Deutung steht angesichts der Unkenntnis über das dazugehörige Tier auf sehr schmalen Fundament.

Im Jahr 2016 wurde erstmals ein kurzer Abschnitt (ca. 36 mm) eines Schwanzstückes in Bernstein entdeckt, an dem sich Wirbel abzeichnen (XING et al. 2016a). An der Oberfläche der Wirbel ist auch ein Besatz von federähnlichen Anhängen erhalten. Damit wurden erstmals federähnliche Strukturen *zusammen mit Knochen in Bernstein* entdeckt (**Abb. A4**). Außerdem bietet der Fund Einblicke in die räumliche Anordnung der fiederigen Strukturen. Auch in dieser Hinsicht ist der detailreiche Fund aus Schichten der mittleren Kreide Myanmars, die radiometrisch auf 99 Millionen Jahre datiert werden, interessant.

Aufgrund von wenigen und wenig spezifischen Merkmalen der erkennbaren Wirbel wagen die Autoren eine Zuordnung des Fossils zu den Coelurosauriern („Hohlschwanzechsen“); die abgeleitete geringe Körpergröße interpretieren sie als Hinweis ein Jugendstadium. XING et al. vermuten, dass das Tier spatzengroß war; wie groß es in ausgewachsenem Zustand war, ist schwer abzuschätzen. Eine präzisere Zuordnung zu einer Familie innerhalb der Coelurosaurier ist nicht möglich.

Aus Größe und Form der Wirbel des erhal-

tenen Bruchstücks schließen die Autoren, dass das Tier mindestens 15, wahrscheinlich über 25 Wirbel besaß. Zum Vergleich: *Archaeopteryx* besaß 23 Schwanzwirbel, *Jeholornis* bis zu 27 (ZHOU & ZHANG 2003). Die Autoren halten es aufgrund morphologischer Details der Wirbel allerdings für unwahrscheinlich, dass der Fund zu Fiederschwanz-Vögeln gestellt werden könnte.

Sporadisch sind am Fossil Weichgewebe, vermutlich Muskeln, Bänder und Haut erkennbar. Die Federn weisen einen Aufbau auf, der in dieser Form bisher nicht bekannt war. Ein Schaft ist nur undeutlich ausgebildet, im Durchmesser kaum verschieden von den Federästen; die Federäste sind wechselständig (alternierend) und nur an der Basis fast gegenständig, zur Spitze hin ist die Verzweigung fast dichotom (gabelig) (**Abb. A5**). Die ebenfalls gut erhaltenen, ca. 0,1 mm langen Federstrahlen sitzen nicht nur an den Ästen, sondern in gleicher Ausprägung auch an der Rachis; das kennt man bei heutigen Federn nur von der Basis des Schafts. Die Autoren erwähnen mehrmals auch Follikel; eine nähere Beschreibung findet sich dazu nicht in ihrer Arbeit; auch aus den Abbildungen geht nicht hervor, woran deren Existenz erkennbar ist.

Die Federn des von XING et al. (2016a) beschriebenen Bernsteinfundes sind deutlich komplexer strukturiert als alle bekannten flauartigen Strukturen bei Kompressionsfossilien. Denn immerhin gibt es zwei Ordnungen von Verzweigungen, wenn auch nicht in einer Ausgestaltung wie bei eindeutig Dennoch erfüllen sie die Kriterien für Federn nach CHUONG et al. (2003; vgl. Einleitung von Kapitel 3) nur zu einem kleinen Teil oder es ist unsicher, ob die Kriterien erfüllt sind. Klar ist, dass die Federn nicht flugtauglich waren. Über ihre Funktion kann nur spekuliert werden und die Funktion dürfte ohne Kenntnis des ganzen Tieres nicht bestimmbar sein.

Die Zuordnung des Fundes zu einem Dinosaurier ist nicht gesichert. XING et al. (2016, 3354) stellen fest, dass nur zwei Wirbelkörper gut zu erkennen seien, da das erhaltene Weichgewebe so hoch verdichtet ist, dass es nur schwer von den weiteren Skelettelementen unterscheidbar ist. Daher blieben viele diagnostische Details der Knochen unklar. Der Schluss auf die Existenz von acht oder neun Wirbeln im erhaltenen Bernsteinstück erscheint daher unsicher und die Extrapolation auf die Existenz von wahrscheinlich mehr als 25 Wirbeln steht somit auf schwachem Fundament. Dass die Form der Wirbel auf einen Theropoden hinweise, begründen die Autoren mit dem Nachweis einer bauchseitigen Kerbe auf dem Centrum (Wirbelzentrum) der Wirbelkörper, was typisch für Theropoden sei; im online-Zusatzmaterial merken die Autoren

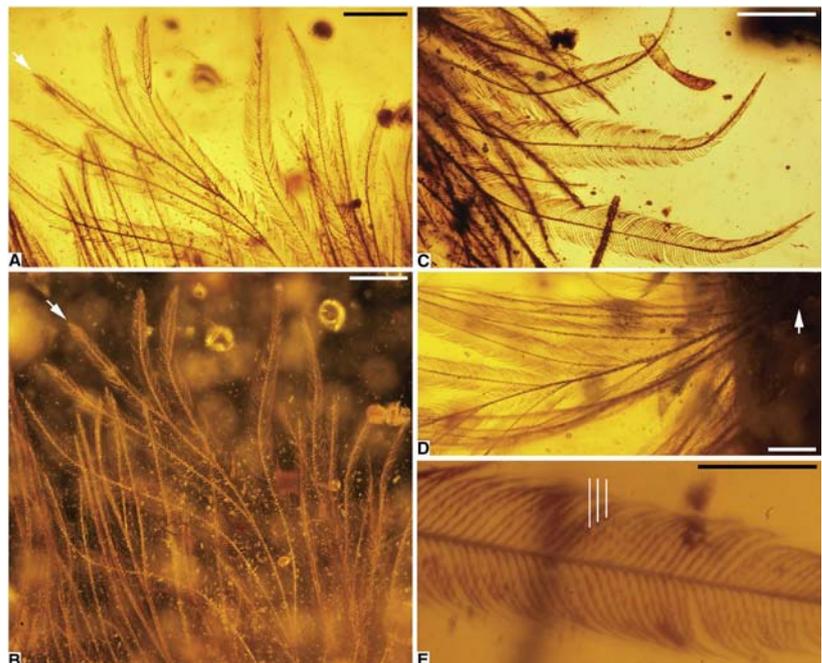


Abb. A4 In Bernstein erhaltenes mutmaßliches Schwanzfragment mit Befiederung. (Aus XING et al. 2016a, mit freundlicher Genehmigung)

allerdings an, dass nicht ausgeschlossen werden könne, dass eine solche Kerbe auch bei *Archaeopteryx* und *Jeholornis* ausgebildet war. Auch die sehr geringe Größe des Tieres ist für einen Theropoden ungewöhnlich. Die Bestimmung des Fossils als Coelurosaurier-Theropode kann daher nicht als sicher gelten.

XING et al. (2016a) ordnen die Federstruktur des neuen Fundes in das derzeit favorisierte Federentstehungsmodell von PRUM (1999) ein. Die Struktur der beschriebenen „Schwanzfedern“ passen aber zunächst einmal zu keiner der

Abb. 2 Details der Federn. (Aus XING et al. 2016a, mit freundlicher Genehmigung)



dort hypothetisch angenommenen Formen; die Autoren ordnen sie in die Nähe von Stadium IIIB dieses Modells ein (vgl. Abb. 20). Die Autoren sehen die Bernsteinfedern als Beleg dafür, dass zuerst Federstrahlen entstanden sind, bevor die Federn flächig wurden. Allerdings sind die Federn wie beschrieben einzigartig ausgebildet und passen nicht in jeder Hinsicht in PRUMS Modell, sie stehen eher im Zwischenbereich der als Alternativen beschriebenen hypothetischen Stadien IIIA und IIIB. XING et al. (2016a, 3358) halten es daher für möglich, dass es sich um eine spezialisierte Federform handelt, die außerhalb der Federevolutionslinie steht.

Die Bedeutung des neuen Fundes für Hypothesen zur Entstehung von Vogelfedern muss aber ohnehin als sehr gering eingestuft werden. Denn der Fund ist nach gängiger zeitlicher Einordnung ca. 60 Millionen Jahre (radiometrisch) jünger als die älteste Vogelgattung, die unzweifelhaft flächige Federn heutiger Bauart besaß (*Anchiornis*) und ca. 50 Millionen radiometrische Jahre (MrJ) jünger als *Archaeopteryx*, dessen Federn von Federn heutiger Vögel kaum zu unterscheiden sind. Aus der Unterkreide sind ab etwa 130 MrJ mit den sogenannten Gegenvögeln (Enantior-

nithes) und den Ornithurae („Vogelschwänze“) Dutzende von Vogelgattungen mit „fertigen“ Federn bekannt. Daher kann dem auf 99 MrJ datierten Bernsteinfund kaum eine Bedeutung für die Federevolution zugemessen werden. Darstellungen in der Wissenschaftspresse, wonach der Fund zeige, dass der Federschaft später entstand als die feinsten Federhärchen (<http://www.scinexx.de/wissen-aktuell-20926-2016-12-09.html>), sind daher fehl am Platz.

Problematisch ist auch, dass nur ein kleines Bruchstück erhalten ist, das zudem vermutlich von einem noch nicht ausgewachsenen Tier stammt. Rekonstruktionen eines ganzen Tieres, wie sie in Pressmeldungen verbreitet werden, sind nicht seriös. Hatte das Tier vielleicht an anderen Körperstellen „moderne“ Federn wie sie bei einer anderen Gattung aus denselben Schichten gefunden wurden (XING et al. 2016b)? Wie waren die Federn beim ausgewachsenen Tier ausgebildet? Angesichts der Existenz verschiedenster Mosaikformen ist auch die Frage angebracht, ob es sich wirklich um einen Dinosaurier handelt. Acht oder neun Schwanzwirbel sind zu wenig, um auf den Körperbau und die Befiederung des ganzen Tieres schließen zu können.

Glossar

distal: körperfern

Endothermie: Fähigkeit, die Körpertemperatur unabhängig von der Umwelttemperatur auf einen konstanten Wert zu halten.

Epidermis: Oberhaut

Femur: Oberschenkelknochen

Follikel (Federbalg): (bei Vögeln) die Bildungsstelle der Federn, in die Haut eingesenkter Zapfen (Papille), der von → Epidermis (Oberhaut) umhüllt ist. An der Basis des Follikels entsteht die Federanlage.

Furcula: Gabelbein, verwachsene Schlüsselbeine, hält als Spannfeder die beiden Schultergelenke beim Fliegen auseinander.

Homologie: Gleichwertigkeit (z.B. gleiches Bauprinzip) ähnlicher, z.T. aber auch unähnlicher Strukturen, Organe oder Prozesse

Integument: Körperbedeckung, entsteht ontogenetisch aus der Haut

Konvergenz: gleichartige Entwicklung ähnlicher Strukturen und Funktionen einzelner Organe nicht abstammungsmäßig verwandter

Organismen.

Melanosom: Wenige μm großes, länglich bis rundlich geformtes Organell, das Farbstoffe enthält und für die Gefiederfärbung sorgen, aber auch zur Stabilität der Federn beitragen kann.

Metatarsus: Mittelfuß

Ontogenese: Entwicklung eines Individuums von der befruchteten Einzelle bis zur Geburt

Placode: Aufwölbung der Haut

Plesiomorphie: Als → primitiv bzw. ursprünglich gedeutetes Merkmal.

Pygostyl: Verschmolzene letzte Schwanzwirbel von Vögeln, an deren Seiten sich ein Fett-Muskel-Komplex und der Fächerschwanz ansetzen. Einige der stratigraphisch ältesten Vögel besitzen kein Pygostyl.

primitiv/Primitivmerkmal: Merkmal, das in evolutionstheoretischer Deutung im Vergleich zu anderen Merkmalen oder Merkmalsausprägungen als zuerst entstanden interpretiert wird.

proximal: körpernah

Verzeichnis der Gattungsnamen

- Alectoris* 70
Anchiornis 33, 36, 44-47, 45, 50, 57-58, 60, 63, 65-66, 88, 92
Archaeopteryx 21, 27, 31, 36, 42-48, 43, 44, 52, 56, 56-58, 60, 61-63, 66, 69-71, 73-74, 88, 91-92
Aurornis 33, 34, 41, 57
Beipiaosaurus 29-30, 29, 37-39, 53-55, 79-80
Caudipteryx 24, 39, 48-49, 49, 51, 55, 58
Changyuraptor 50-51, 51, 58
Confuciusornis 36, 44, 63, 70
Cruralispennia 53, 53
Cryptovolans 50
Dilong 32, 54
Epidexipteryx 33-35, 35, 53, 58, 63, 67, 80
Eosinopteryx 46-47, 47
Gigantoraptor 49, 51, 57, 58
Haplocheirus 31, 31
Hongshanornis 53,
Jeholornis 57, 91
Jianianhualong 45-46, 46, 50
Jinfengopteryx 46, 46
Kulindadromeus 38-39, 38, 41-43, 56, 57
Longisquama 19, 20
Mei 47
Microraptor 24, 36, 44-45, 49-51, 50, 51, 56, 58, 60-61, 63, 65-67, 70-71
Nomingia 49, 51, 58
Ornithomimus 32-33, 33, 39, 41
Pedopenna 44-45, 50, 52, 52, 57, 61, 63, 67
Protarchaeopteryx 24, 47-48, 47, 51, 58
Psittacosaurus 24, 25, 30, 37-38, 53, 56, 80
Sapeornis 53, 57, 71
Scansoriopteryx 33-35, 34, 63, 67
Schizoooura 53
Sciurumimus 31, 32
Serikornis 36-37, 36, 41, 57-58, 72
Shuvuuia 31, 31, 39, 41
Similicaudipteryx 53-54, 80
Sinornithoides 47
Sinornithosaurus 24, 29, 30, 30, 39-43, 50, 54-56, 58, 64
Sinosauropteryx 28-30, 38-40, 54, 63
Sinusonasus 46
Tianyulong 37-38, 37, 56
Unenlagia 51, 57, 58
Velociraptor 52,
Yi 34-36, 35, 67
Yixianosaurus 49, 57
Yutyrannus 32, 32, 54
Xiaotingia 50, 52-53, 53
Zhenyuanlong 51, 52, 58, 79

Literatur

- Alifanov VR, Saveliev SV, Tereshchenko EY, Artemoc VV & Seregin AY (2014) Integument structure in Ornithischian dinosaurs (Hypsilophodontia, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Transbaikalia. *Paleont. J.* 48, 523-533.
- Agnolín FL & FE Novas (2013) Avian ancestors: A review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptorina, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Springer: Dordrecht, Heidelberg, New York, London.
- Bachmann T, Emmerlich J, Baumgartner W, Schneider JM & Wagner H (2012) Flexural stiffness of feather shafts: geometry rules over material properties. *J. Exp. Biol.* 215, 405-415.
- Balda RP, Caple G & Willis WR (1985) Comparison of the gliding to flapping sequence with the flapping to gliding sequence. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) *The beginnings of birds*. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 267-277.
- Balter M (2013) Authenticity of China's fabulous fossils gets new scrutiny. *Science* 340, 1153-1154.
- Barsbold R, Osmólska H, Watabe M, Currie PJ & Tsogtbaatar K (2000) A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with a pygostyle. *Acta Palaeont. Polon.* 45, 97-106.
- Bell PR, Campione NE, Persons IVWS, Currie PJ, Larson PL, Tanke DH & Bakker RT (2017) Tyrannosauroid integument reveals conflicting patterns of gigantism and feather evolution. *Biol. Lett.* 13: 20170092.
- Binder H (2012) Federfragmente in Kanadischem Bernstein aus der Oberen Kreide. *Stud. Integr. J.* 19, 42-44.
- Bock WJ (1985) The arboreal Theory for the origin of birds. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) *The Beginnings of Birds*. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp199-207.
- Bock WJ (1986) The arboreal origin of avian flight. *Mem. Calif. Acad. Sci.* 8, 57-72.
- Bock WJ (2000a) Explanatory history of the origin of feathers. *Amer. Zool.* 40, 478-485.
- Bock WJ (2000b) Explanations in a historical science. In: Peters DS & Weingarten M (Hg) *Organisms, Genes and Evolution*. Stuttgart, S. 33-42.
- Bock WJ (2001) Explanations in Systematics. In: Williams DM & Forey PL (eds) *Milestones in Systematics*. CRC Press, Boca Raton, S. 49-56.
- Bock WJ (2007) Explanations in evolutionary theory. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45, 89-103.
- Bock WJ & Bühler P (1995) Origin of birds: Feathers, flight and homiothermy. *Archaeopteryx* 15, 5-13.
- Bossert B (2000) Untersuchung einer Vogelfeder. *Unterricht Biologie* 256, 20-22. (Online: <http://www.bossert-bcs.de/biologie/feder.htm>)
- Brusatte S (2017) Taking wing. *Sci. Am.* 316, 48-55.
- Brusatte SL, Lloyd GT, Wang SC & Norell MA (2014) Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. *Curr. Biol.* 24, 2386-2392.
- Brusatte SL, O'Connor JK & Jarvis ED (2015) The origin and diversification of birds. *Curr. Biol.* 25, R888-R898.
- Brush AH (2000) Evolving a protofeather and feather diversity. *Am. Zool.* 40, 631-639.
- Brush AH (2001) The beginnings 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.
- Bundle MW & Dial P (2003) Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). *J. Exp. Biol.* 206, 4553-4564.
- Burckhardt C, Fölsch DW & Scheifele U (1979) *Das Gefieder des Huhnes*. Animal Management / Tierhaltung Volume 9.
- Burgers P & Chiappe LM (1999) The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. *Nature* 399, 60-62.
- Burnham DA, Feduccia A, Martin LD & Falk AR (2009) Tree climbing – a fundamental avian adaptation. *J. Syst. Palaeont.* 9, 103-107.
- Caple G, Balda RP & Willis WR (1983) The physics of leaping animals and the evolution of preflight. *Am. Nat.* 121, 455-476.
- Carney RM, Vinther J, Shawkey MD, D'Alba L & Ackermann J (2012) New evidence on the colour and nature of the isolated *Archaeopteryx* feather. *Nature Comm.* 3, Art.-No. 637, doi:10.1038/ncomms1642
- Chatterjee S (1997) *The rise of birds*. Baltimore, Maryland: John Hopkins Univ. Press.
- Chatterjee S & Templin RJ (2003) The flight of *Archaeopteryx*. *Naturwissenschaften* 90, 27-32.
- Chatterjee S & Templin RJ (2012) Palaeoecology, aerodynamics, and the origin of avian flight. In: Talent JA (ed) *Earth and life*. International Year of Planet Earth. Springer, pp 585-612.
- Chen P, Dong Z & Zhen S (1998) An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391, 147-152.
- Chen CF, Foley J, Tang PC, Li A, Jiang TX, Wu P, Widelitz RB & Chuong CM (2015) Development, regeneration, and evolution of feathers. *Ann. Rev. Anim. Biosci.* 3, 169-195.
- Chiappe LM (1995) The first 85 million years of avian evolution. *Nature* 379, 349-355.
- Chiappe LM (2009) Downsized dinosaurs: The evolutionary transition to modern birds. *Evo. Edu. Outreach* 2, 248-256.
- Chiappe LM & Dyke GJ (2002) The mesozoic radiation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 91-124.
- Choiniere JN, Xu X, Clark JM, Forster CA, Guo Y & Han F (2010) A Basal Alvarezsauroid Theropod from the Early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science* 327, 571-574.
- Chuong CM, Wu P, Zhang FC, Xu X, Yu M, Widelitz RB, Jiang TX & Hou L (2003) Adaptation to the sky: Defining the feather with integument fossils from Mesozoic China and experimental evidence from molecular laboratories. *J. Exp. Zool.* 298B, 42-56.
- Clarke J (2013) Feathers before flight. *Science* 340, 690-692.
- Cleland CE (2001) Historical science, experimental science, and the scientific method. *Geology* 29, 987-990.
- Cleland CE (2002) Methodological and Epistemic Differences between Historical Science and Experimental Science. *Phil. Sci.* 69, 474-496.
- Colleary C, Dolocan A et al. (2015) Chemical, experimental, and morphological evidence for diagenetically altered melanin in exceptionally preserved fossils. *PNAS* 112, 12592-12597.
- Cowen R & Lipps JH (1982) An adaptive scenario for the origin of birds and of flight in birds. *Proceedings of the Third North American Paleontological Convention, Volume 1*, 109-112. Montreal, Canada, August

- 5–7, 1982.
- Cracraft J (1977) John Ostrom's study on *Archaeopteryx*, the origin of birds, and the evolution of avian flight. *Wilson Bull.* 89, 488–492.
- Currie PJ and Chen P (2001) Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. *Can. J. Earth Sci.* 38, 1705–1727.
- Czerkas (o.J.) Are birds really dinosaurs? http://www.dinosaur-museum.org/featheredinosaurs/Are_Birds_Really_Dinosaurs.pdf
- Czerkas SA & Feduccia A (2014) Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird. *J. Orn.* 155, 841–851.
- Czerkas SA & Yuan C (2002) An arboreal maniraptoran from northeast China. In: Czerkas SJ (ed) Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight. The Dinosaur Museum Journal 1. The Dinosaur Museum, Blanding, USA, pp 63–95.
- Czerkas SA, Zhang D, Li J & Li Y (2002) Flying dromaeosaurs. In: Czerkas SJ (ed) Feathered dinosaurs and the origin of flight. The Dinosaur Museum, Blanding, pp 97–126.
- Davidson EH (2011) Evolutionary bioscience as regulatory systems biology. *Dev. Biol.* 357, 35–40.
- Dececchi TA & Larsson HCE (2011) Assessing arboreal adaptations of bird antecedents: Testing the ecological setting of the origin of the avian flight stroke. *PLoS ONE* 6(8): e22292; doi:10.1371/journal.pone.0022292.
- Dececchi TA, Larsson HCE & Habib MB (2016) The wings before the bird: an evaluation of flapping-based locomotory hypotheses in bird antecedents. *PeerJ* 4:e2159; DOI 10.7717/peerj.2159
- Denton M (2016) Evolution: Still a theory in crisis. Seattle: Discovery Institute Press.
- Dietrich-Bischoff V (2014) Wunderwerk Feder. *Die Vogelwarte* 52, 59.
- Di-Poi N & Milinkovitch MC (2016) The anatomical placode in reptile scale morphogenesis indicates shared ancestry among skin appendages in amniotes. *Sci. Adv.* 2016; 2: e1600708.
- Dial KP (2003) Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* 299, 402–404.
- Dial KP, Randall & Dial TR (2006) What use is half a wing in the ecology and evolution of birds? *BioScience* 56, 437–445.
- Dial KP, Jackson BE & Segre P (2008) A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight. *Nature* 451, 985–990.
- Dimond CC, Cabin RJ & Brooks JS (2011) Feathers, dinosaurs, and behavioral cues: defining the visual display hypothesis for the adaptive function of feathers in non-avian theropods. *Bios* 82, 58–63.
- Dudley R, Byrnes G, Yanoviak SP, Borrell B, Brown RM & McGuire JA (2007) Gliding and the functional origins of flight: Biomechanical novelty or necessity? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 179–201.
- Dyck J (1985) The evolution of feathers. *Zool. Scripta* 14, 137–154.
- Dyke GJ & Norell MA (2005) *Caudipteryx* as a non-avian theropod rather than a flightless bird. *Acta Palaeontol. Pol.* 50, 101–116.
- Evangelista D, Cam S, Huynh T, Kwong A, Mehrabani H, Tse K & Dudley R (2014) Shifts in stability and control effectiveness during evolution of Paraves support aerial maneuvering hypotheses for flight origins. *PeerJ* 2:e632; DOI 10.7717/peerj.632
- Falk AR, Kaye TG, Zhou Z & Burnham DA (2016) Laser fluorescence illuminates the soft tissue and life habits of the Early Cretaceous bird *Confuciusornis*. *PLoS ONE* 11(12):e0167284. doi:10.1371/journal.pone.0167284
- Feduccia A (1993) Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx*. *Science* 259, 790–793.
- Feduccia A (1996) The origin and evolution of birds. Yale University Press, New Haven.
- Feduccia A (1999) 1,2,3 = 2,3,4: Accommodating the cladogram. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 4740–4742.
- Feduccia A (2001) The problem of bird origins and early avian evolution. *J. Ornithol.* 142 Sonderheft 1, 139–147.
- Feduccia A (2012) The riddle of the feathered dragons. New Haven & London: Yale Univ. Press.
- Feduccia A (2016) FANTASYVS REALITY: A Critique of Smith et al.'s Bird Origins. *Open Ornithol. J.* 9, 14–38.
- Feduccia A, Lingham-Soliar T & Hinchliffe JR (2005) Do Feathered Dinosaurs Exist? Testing the Hypothesis on Neontological and Paleontological Evidence. *J. Morphol.* 266, 125–166.
- Feduccia A & Czerkas SA (2015) Testing the neoflightless hypothesis: propatagium reveals flying ancestry of oviraptorosaurs. *J. Orn.*, doi:10.1007/s10336-015-1190-9
- Fischer J, Buchwitz M, Voigt S & Kogan I (2007) Lebensbilder von *Longisquama insignis* SHAROV, 1970 (Diapsida, Eureptilia) – eine wissenschaftshistorische Betrachtung. *Hallesches Jahrb. Geowiss. Beiheft* 23, 141–144.
- Flannery MC (2003) Fingers & feathers: A closer look. *Amer. Biol. Teacher* 65, 142–147.
- Foth C, Tischlinger H & Rauhut OWM (2014) New specimen of *Archaeopteryx* provides insights into the evolution of pennaceous feathers. *Nature* 511, 79–82.
- Foth C, Rauhut O & Tischlinger H (2015) Als die Federn fliegen lernten. *Spektr. Wiss.* 4/2105, 28–33.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB & Kambic ER (2011) The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in birds. *PLoS ONE* 6(12):e28964.
- Garner JP, Taylor GK, Thomas ALR (1999) On the origins of birds: the sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. *Proc. R. Soc. Lond.* 266, 1259–1266.
- Gauthier JA & Padian JK (1985) Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses on the origin of birds and their flight. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) The beginnings of birds. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp 185–197.
- Geist NR & Feduccia A (2000) Gravity-defying behaviors: Identifying models for protoaves. *Am. Zool.* 40, 664–675.
- Gibbons A (1996) New feathered fossil brings dinosaurs and birds closer. *Science* 274, 720–721.
- Glen GL & Bennett MB (2007) Foraging modes of Mesozoic birds and non-avian theropods. *Curr. Biol.* 17, R911–R912.
- Godefroit P, Cau A, Hu DY, Escuillié F, Wu W & Dyke G (2013a) A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. *Nature* 498, 359–362.
- Godefroit P, Demuynck H, Dyke G, Hu D, Escuillié F & Claeyes P (2013b) Reduced plumage and flight ability of a new Jurassic paravian theropod from China. *Nat. Comm.* 4:1394, doi:10.1038/ncomms2389
- Godefroit P, Sinitza SM et al. (2014a) A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. *Science* 345, 451–455.
- Godefroit P, Sinitza SM et al. (2014b) Response to Comment on „A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales“. *Science* 346, 434.
- Gutmann M (2005) Begründungsstrukturen von Evolutionstheorien. In: Krohs U & Toepfer G (Hg) Philosophie

- der Biologie. Frankfurt a.M., S. 249-266.
- Hall BK & Vickaryous MK (2015) Merrythoughts of the past and present: revisiting the homology of the furcula. In: Bininda-Emonds ORP, Powell GL, Jamniczky HA, Bauer AM & Theodor J (eds) *All Animals are Interesting: A Festschrift in Honour of Anthony P. Russell*. BIS Verlag, Oldenburg, pp 439-454.
- Han G, Chiappe LM, Ji SA, Habib M, Turner AH, Chinsamy A, Liu X & Han L (2014) A new raptorial dinosaur with exceptionally long feathering provides insights into dromaeosaurid flight performance. *Nat. Comm.* 5:4382, doi: 10.1038/ncomms5382.
- Hanson T (2016) *Federn. Ein Wunderwerk der Natur*. Berlin.
- Harris MP, Fallon JF & Prum RO (2002) Shh-Bmp2 signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers. *J. Exp. Zool.* 294, 160-176.
- Harris MP, Williamson S, Fallon JF, Meinhardt H & Prum RO (2005) Molecular evidence for an activator-inhibitor mechanism in development of embryonic feather branching. *PNAS* 102, 11734-11739.
- Haubold H & Buffetaut E (1987) A new interpretation of *Longisquama insignis*, an enigmatic reptile from the Upper Triassic of Central Asia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Sér. 2*, 305, 65-70.
- Hedenström A (1999) How birds became airborne. *Trends Ecol. Evol.* 14, 375-376.
- Heers AM & Dial KP (2012) From extant to extinct: locomotor ontogeny and the evolution of avian flight. *Trends Ecol. Evol.* 27, 296-305.
- Heers AM, Dial KP & Tobalske BW (2014) From baby birds to feathered dinosaurs: Incipient wings and the evolution of flight. *Paleobiology* 40, 459-476.
- Heilmann G (1926) *The Origin of Birds*. Witherby, London.
- Holtz TR Jr (2001) Arctometatarsalia revisited: The problem of homoplasy in reconstructing theropod phylogeny. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 99-121.
- Homburger DG & De Silva KN (2000) Functional microanatomy of the feather-bearing integument: implications for the evolution of birds and avian flight. *Amer. Zool.* 40, 553-574.
- Hone DWE, Tischlinger H, Xu X & Zhang F (2010) The extent of the preserved feathers on the four-winged dinosaur *Microraptor gui* under ultraviolet light. *PLoS ONE* 5(2):e9223. doi:10.1371/journal.pone.0009223
- Hopp TP & Orsen MJ (2004) Dinosaur brooding behavior and the origin of flight feathers. In: Currie PJ, Koppelhus EB, Shugar MA & Wright JL (eds) *Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds*. Bloomington: Indiana University Press, pp. 234-250.
- Hopson JA (2001) Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: Implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, 211-234.
- Howgate ME (1985) Back to the trees for a *Archaeopteryx* in Bavaria. *Nature* 313, 435-436.
- Hu D, Hou L, Zhang L & Xu X (2009) A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature* 461, 460-463.
- Hunter S (o.J.) Feathers: What's flight got to do - got to do with it? <http://ncsce.org/pages/feathers.html>.
- Jackson BE, Tobalske BW & Dial KP (2011) The broad range of contractile behaviour of the avian pectoralis: functional and evolutionary implications. *J. Exp. Biol.* 214, 2354-2361.
- James FC (2011) Book Review: *Feathers, The Evolution of a Natural Miracle*. *Condor* 113, 924-925.
- Ji Q, Currie PJ, Norell MA & Ji SA (1998) Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393, 753-761.
- Ji Q, Norell MA, Gao KQ, Ji SA & Ren D (2001) The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature* 410, 1084-1088.
- Jones TD, Farlow JO, Ruben JA, Henderson DM & Hillenius WJ (2000) Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature* 406, 716-718.
- Junker R (2009a) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 2: Wiederverwendung, Umfunktionierung und Neuprogrammierung. *Stud. Integr. J.* 16, 17-21.
- Junker R (2009b) Methodologie der Naturgeschichtsforschung. Internetartikel. <http://www.wort-und-wissen.de/fachgruppen/wt/naturgeschichtsforschung.pdf>
- Junker R (2009c) Vierflügelige Vögel am Anfang? http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n137.php
- Junker R (2009d) Protobufedern in Bernstein? *Stud. Integr. J.* 16, 120-121.
- Junker R (2015) Das Design-Argument in der Biologie – ein Lückenbüßer? <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/a19/a19.pdf>
- Kämpfe L (2003) Federentstehung und Vogelflug – neue evolutionsbiologische Gesichtspunkte. *Praxis Nat. – Biol. in der Schule* 6, 40-46.
- Kaiser G & Dyke G (2015) The development of flight surfaces on the avian wing. *Biol. Bull.* 42, 607-615.
- Kamphuis A (2008) *Vögel: Die große Bild-Enzyklopädie*. München: Dorling Kindersley.
- Koschowitz MC, Fischer C & Sander M (2014a) Beyond the rainbow. *Science* 346, 416-418.
- Koschowitz MC, Lambert M, Fischer C & Sander PM (2014b) On the origin of feathers. Reply. *Science* 346, 1466-1467.
- Kremer BP, Welsch U & Wink M (2000) *Archaeopteryx* auch nach 140 Jahren in den Schlagzeilen. *Biol. in uns. Zeit* 30, 322-331.
- Laurent CM, Palmer C, Boardman RP, Dyke G & Cook RB (2014) Nanomechanical properties of bird feather rachises: exploring naturally occurring fibre reinforced laminar composites. *J. R. Soc. Interface* 11: 20140961; doi:10.1098/rsif.2014.0961
- Lefèvre U, Cau A, Cincotta A, Hu D, Chinsamy A, Escuillie F & Godefroit P (2017) A new Jurassic theropod from China documents a transitional step in the macrostructure of feathers. *Sci. Nat.* 104:74.
- Lewin R (1983) How did vertebrates take to the air? *Science* 221, 38-39.
- Li Q, Clarke JA, Gao KQ, Zhou CF, Meng Q, Li D, D'Alba L & Shawkey MD (2014) Melanosome evolution indicates a key physiological shift within feathered dinosaurs. *Nature* 507, 350-353
- Lin CM, Jiang TX, Widelitz RB & Chuong CM (2006) Molecular signaling in feather morphogenesis. *Curr. Opin. Cell Biol.* 18, 730-741.
- Lindgren J, Moyer A et al. (2015) Interpreting melanin-based coloration through deep time: a critical review. *Proc. R. Soc. B* 282: 20150614.
- Lingham-Soliar T (2010) Dinosaur protofeathers: pushing back the origin of feathers into the Middle Triassic? *J. Ornithol.* 151, 193-200.
- Lingham-Soliar T (2011) The evolution of the feather: *Sinosauropteryx*, a colourful tail. *J. Ornithol.* 152,

- 567-577.
- Lingham-Soliar T (2012) The evolution of the feather: *Sinosauropteryx*, life, death and preservation of an alleged feathered dinosaur. *J. Orn.* 153, 699-711.
- Lingham-Soliar T (2014) Comment on „A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales“. *Science* 346, 434.
- Lingham-Soliar T (2015a) Feather structure, biomechanics and biomimetics: the incredible lightness of being. *J. Ornithol.* 155, 323-336; doi:10.1007/s10336-013-1038-0.
- Lingham-Soliar T (2015b) The vertebrate integument. Vol. 2. Structure, design and function. Heidelberg.
- Lingham-Soliar T (2016a) A densely feathered ornithomimid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada: A comment. *Cret. Res.* 62, 86-89.
- Lingham-Soliar T (2016b) How microbes helped solve a complex biomechanical problem associated with bird flight. *J. Microb. Biochem. Technol.* 8, 177-182. doi: 10.4172/1948-5948.1000282.
- Lingham-Soliar T (2017) Microstructural tissue-engineering in the rachis and barbs of bird feathers. *Sci. Rep.* 7:45162; doi:10.1038/srep45162.
- Lingham-Soliar T, Bonser RHC & Wesley-Smith J (2010) Selective biodegradation of keratin matrix in feather rachis reveals classic bioengineering. *Proc. R. Soc.* 277B, 1161-1168.
- Lingham-Soliar T, Feduccia A & Wang X (2007) A new Chinese specimen indicates that 'protofeathers' in the Early Cretaceous theropod dinosaur *Sinosauropteryx* are degraded collagen fibres. *Proc. R. Soc. Lond.* 274B, 1823-1829.
- Lingham-Soliar T & Murugan N (2013) A new helical crossed-fibre structure of β -keratin in flight feathers and its biomechanical implications. *PLoS ONE* 8(6): e65849. doi:10.1371/journal.pone.0065849
- Long CA, Zhang GP, George TF & Long CF (2003) Physical theory, origin of flight, and a synthesis proposed for birds. *J. Theor. Biol.* 224, 9-26.
- Longrich N (2006) Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica*. *Paleobiology* 32, 417-431.
- Lü J & Brusatte SL (2015) A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. *Sci. Rep.* 5:11775, doi: 10.1038/srep11775.
- Maderson PFA, Homberger D et al. (2000) Symposium on evolutionary origin of feathers: Panel discussion. *Amer. Zool.* 40, 695-706.
- Martin LD (1985) The relationship of *Archaeopteryx* to other birds. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (Hg) *The beginnings of birds*. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 177-183.
- Martin LD (1991) Mesozoic birds and the origin of birds. In: Schultze HP & Trueb L (eds): *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Ithaca: Cornell Univ. Press, pp 485-540.
- Martin LD (1995) A new skeletal model of *Archaeopteryx*. *Archaeopteryx* 13, 33-40.
- Martin LD (2004) A basal archosaurian origin for birds. *Acta Zool. Sin.* 50, 978-990.
- Martin LD (2008) Origins of avian flight – a new perspective. *Oryctos* 7, 45-54.
- Martin LD, Zhou Z, Hou L & Feduccia A (1998) *Confuciusornis sanctus* compared to *Archaeopteryx lithographica*. *Naturwissenschaften* 85, 286-289.
- Martin LD & Czerkas SA (2000) The fossil record of feather evolution in the Mesozoic. *Amer. Zool.* 40, 687-694.
- Martyniuk MP (2012) A field guide to Mesozoic birds and other winged dinosaurs. Vernon, NJ: Pan Aves.
- Mayr G (2014) On the origin of feathers. *Science* 346, 1466.
- 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.
- Mayr G, Pittman M, Saitta E, Kaye TG & Vinther J (2016) Structure and homology of *Psittacosaurus* tail bristles. *Palaeontology* doi: 10.1111/pala.12257.
- McDonald JF (1983) The molecular basis of adaptation: A critical review of relevant ideas and observations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 77-102.
- McKellar, Chatterton BD, Wolfe AP & Currie PJ (2011) A diverse assemblage of late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber. *Science* 333, 1619-1622.
- McKellar R.C, Chatterton BDE, Wolfe AP & Currie PJ (2012) Response to comment on „A diverse assemblage of late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber“. *Science* 335, 796-c.
- McKittrick J, Chen PY, Bodde SG, Yang W, Novitskaya EE & Meyers MA (2012) The Structure, Functions, and Mechanical Properties of Keratin. *JOM* 64, 449-468.
- Moyer AE, Zheng W, Johnson EA, Lamanna MC, Li DQ, Lacovara KJ & Schweitzer MH (2014) Melanosomes or microbes: Testing an alternative hypothesis for the origin of microbodies in fossil feathers. *Sci. Rep.* 4:4233.
- Nachtigall W (1985) Warum die Vögel fliegen. Hamburg – Zürich.
- Naish D (2000) Theropod dinosaurs in the trees: a historical review of arboreal habits amongst nonavian theropods. *Archaeopteryx* 18, 35-41.
- Navalón G, Marugán-Lobón J, Chiappe LM, Sanz JL & Buscalioni A (2015) Soft-tissue and dermal arrangement in the wing of an Early Cretaceous bird: Implications for the evolution of avian flight. *Sci. Rep.* 5:14864.
- Norberg UM (1985) Evolution of vertebrate flight: An aerodynamic model for the transition from gliding to active flight. *Am. Nat.* 126, 303-327.
- Norell MA, Clark JM, Dashzeveg D, Rinchin B, Chiappe LM, Davidson AR, McKenna MC, Altangerel P & Novacek MJ (1994) A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs. *Science* 266, 779-782.
- Norell MA, Clark LM, Chiappe LM & Dashzeveg D (1995) A nesting dinosaur. *Nature* 378, 774-776.
- Norell M, Ji Q, Gao K, Yuan C, Zhao Y & Wang L (2002) 'Modern' feathers on a non-avian dinosaur. *Nature* 416, 36-37.
- Norell MA & Xu X (2005) Feathered dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 33, 277-299.
- Normile D (2000) New feathered dino firms up bird links. *Science* 288, 1721.
- Novas FE & Puerta PF (1997) New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387, 390-392.
- Nudds RL & Dyke GJ (2004) Forelimb posture in dinosaurs and the evolution of the avian flapping flight-stroke. *Evolution* 63, 994-1002.
- Nudds RL & Dyke GJ (2010) Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight Ability. *Science* 328, 887-889.
- O'Connor JK, Chiappe LM, Chuong CM, Bottjer CJ & You H (2012) Homology and potential cellular and molecular mechanisms for the development of unique feather morphologies in early birds. *Geosciences* 2, 157-177.

- O'Connor JK & Chang H (2015) Hindlimb feathers in paravians: Primarily „wings“ or ornaments? *Biol. Bull.* 42, 616-621.
- Olson SL (2002) Review: „New perspectives on the origin and early evolution of birds. Proceedings of the International Symposium in Honor of J.H. Ostrom.“ *Auk* 119, 1202-1205.
- Osmólska H, Currie PJ & Barsbold R (2004) Oviraptorosauria. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds) *The Dinosauria*. 2nd ed., University of California Press, Berkeley CA, S. 165-183, online: <http://tinyurl.com/oghn3bt>
- 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.
- Ostrom JH (1979) Bird flight: How did it begin? *American Scientist* 67, 46-56.
- Ostrom JH (1986) The cursorial origin of avian flight. *Mem. Calif. Acad. Sci.* 8, 73-82.
- Ostrom JH (1991) The question of the origin of birds. In: Schultze HP & Trueb L (eds) *Origins of the higher groups of tetrapods: Controversy and consensus*. Cornell: Cornell Univ. Press, pp 467-484.
- Padian K (1982) Running, leaping, lifting off. *The Sciences* 22, 10-15.
- Padian K (2001) Stages in the origin of bird flight: Beyond the arboreal-cursorial dichotomy. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 255-272.
- Padian K (2003) Four-winged dinosaurs, bird precursors, or neither? *BioScience* 53, 450-452.
- Padian K (2016) Doing the locomotion. *Nature* 530, 416-417.
- Padian K & Chiappe LM (1998a) The origin an early evolution of birds. *Biol. Rev.* 73, 1-42.
- Padian K & Chiappe LM (1998b) The origin of birds and their flight. *Sci. Am.* 2/1998, 38-47.
- Paul GS (2002) *Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Paul GS (2010) Comment on „Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight ability“. *Science* 330, 320b.
- Pei R, Li Q, Meng Q, Norell MA & Gao K (2017) New specimens of *Anchiornis huxleyi* (Theropoda, Paraves) from the late Jurassic of northeastern China. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 411, 66pp.
- Persons WS & Currie PJ (2015) Bristles before down: A new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution* 69, 857-862.
- Perrichot V, Marion L, Neraudeau D, Vullo R & Tafforeau P (2008) The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proc. R. Soc.* 275B, 1197-1202.
- Peters DS (2001) Probleme der frühen Vogelevolution. I. Die Sache mit den Federn. *Nat. Mus.* 131, 387-401.
- Peters DS (2002a) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347-354.
- Peters DS (2002b) Der undeutliche Beginn – die frühe Vogelevolution. *Ornithol. Mitt.* 54, 421-427.
- Porfiri JD, Novas FE, Calvo JO, Agnolín FL, Ezcurra MD & Cerda IA (2014) Juvenile specimen of Megaraptor (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretaceous Res.* 51, 35-55.
- Proctor NS & Lynch PJ (1993) *Manual of ornithology. Avian structure & function*. Yale Univ. Press.
- Prum RO (1999) Development and evolutionary origin of feathers. *J. Exp. Zool.* 285, 291-306.
- Prum RO (2002) Why ornithologists should care about the theropod origin of birds. *The Auk* 119, 1-17.
- Prum RO (2003) Are current critiques of the theropod origin of birds science? Rebuttal to Feduccia (2002). *The Auk* 120, 550-561.
- Prum RO (2005) Evolution of the morphological innovations of feathers. *J. Exp. Zool.* 304B, 570-579.
- Prum RO (2010) Moulting tail feathers in a juvenile oviraptorosaur. *Nature* 468, E1.
- Prum RO & Brush AH (2002) The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quart. Rev. Biol.* 77, 261-295.
- Prum RO & Brush AH (2003) Zuerst kam die Feder. *Spektr. Wiss.* 10/03, 32-41.
- Rauhut OWM, Foth C, Tischlinger H & Norell MA (2012) Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 11746-11751.
- Rayner JMV (1988) The evolution of vertebrate flight. *Biol. J. Linn. Soc.* 34, 269-287.
- Rayner JMV (2001) On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 363-383.
- Regal PJ (1975) The evolutionary origin of feathers. *Quart Rev. Biol.* 50, 35-66.
- Reichholf JH (1996) Die Feder, die Mauser und der Ursprung der Vögel. Eine neuere Sicht zur Evolution der Vögel. *Archaeopteryx* 14, 27-38.
- Reichholf JH (1997) Die Vogelfeder – ein Eiweiß-Endlager? *kosmos* 4/97, p.68-71.
- Reichholf JH (2011) *Der Ursprung der Schönheit: Darwins größtes Dilemma*. München.
- Reichholf JH (2014) *Ornis. Das Leben der Vögel*. München.
- Ruben J (2010) Paleobiology and the origin of avian flight. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 2733-2734.
- Ruben JA & Jones TD (2000) Selective factors associated with the origin of fur and feathers. *Amer. Zool.* 40, 585-596.
- Sawyer RH, Washington LD, Salvatore BA, Glenn TC & Knapp LW (2003) Origin of archosaurian integumentary appendages: The bristles of the wild turkey beard express feather-type ? keratins. *J. Exp. Zool.* 297B, 27-34.
- Sawyer RH, Rogers L, Washington L, Glenn TC & Knapp LW (2005) Evolutionary origin of the feather epidermis. *Dev. Dyn.* 232, 256-267.
- Schweigert G, Tischlinger H & Dietl G (2010) The oldest fossil feather from Europe. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 256/1, 1-6.
- Schweitzer MH, Watt JA, Avci R, Knapp L, Chiappe LM, Norell MA & Marshall M (1999) Beta-keratin specific immunological reactivity in feather-like structures of the Cretaceous alvarezsaurid *Shuvuuia deserti*. *J. Exp. Zool.* 285, 146-157.
- Senter P (2006) Scapular orientation in theropods and basal birds, and the origin of flapping flight. *Acta Palaeont. Polon.* 51, 305-313.
- Shipman P (1998) *Taking Wing: Archaeopteryx and the evolution of bird flight*. New York: Simon and Schuster.
- Smithwick FM, Nicholls R, Cuthill IC & Vinther J (2017) Countershading and stripes in the Theropod dinosaur *Sinosauropteryx* reveal heterogeneous habitats in the Early Cretaceous Jehol Biota. *Curr. Biol.* 27, 1-7.
- Stephan B (1979) *Urvögel*. Wittenberg-Lutherstadt.

- Stephan B (2003) Die nachweisbaren Strukturen der Federn von *Archaeopteryx* mit Anmerkungen zu *Longisquama* und diversen Proavis-Modellen. Mitt. Mus. Nat.kd. Berl. Geowiss. Reihe 6, 183-194.
- Stettenheim PR (2000) The integumentary morphology of modern birds – an overview. Amer. Zool. 40, 461-477.
- Stokstad E (2000) Feathers, or flight of fancy? Science 288, 2124-2125.
- Stone R (2010) Bird-dinosaur link formed up, and in brilliant technicolor. Science 327, 508.
- Sullivan C, Hone DWE, Xu X & Zhang F (2010) The asymmetry of the carpal joint and the evolution of wing folding in maniraptoran theropod dinosaurs. Proc. R. Soc. B, doi:10.1098/rspb.2009.2281.
- Sullivan C, Wang Y, Hone DWE, Wang Y, Xu X & Zhang F (2014) The vertebrates of the Jurassic Daohugou biota of Northeastern China. J. Vertebr. Paleont. 34, 243-280.
- Ullrich H (2010) Evolution und Evolutionstheorien. Irrtümliche Selbstverständnisse und Fehldarstellungen naturalistischer Ursprungsmodelle. Stud Integr. J. 17, 76-87.
- Unwin DM (1998) Feathers, filaments and theropod dinosaurs. Nature 391, 119-120.
- Tarsitano SF, Russell AP, Horne F, Plummer C & Millerchip K (2000) On the evolution of feathers from an aerodynamic and constructional view point. Amer. Zool. 40, 676-686.
- Tobalske BW & Dial KP (2007) Aerodynamics of wing-assisted incline running in birds. J. Exp. Biol. 210, 1742-1751.
- Turner AH, Makovicky PJ & Norell MA (2007) Feather quill knobs in the dinosaur *Velociraptor*. Science 317, 1721.
- Turner AH, Makovicky PJ & Norell MA (2012) A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 371, 206 pp.
- Van der Reest AJ, Wolfe AP & Currie PJ (2016a) A densely feathered ornithomimid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada. Cretaceous Res. 58, 108-117.
- Van der Reest AJ, Wolfe AP & Currie PJ (2016b) Reply to comment on: „A densely feathered ornithomimid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada.“ Cret. Res. 62, 90-94.
- Vinther J, Nicholls R, Lautenschlager S, Pittman M, Kaye TG, Rayfield E, Mayr G & Cuthill IC (2016) 3D Camouflage in an Ornithischian Dinosaur. Curr. Biol. 26, 2456-2462.
- Wellnhofer P (1999) *Archaeopteryx*: Vom Boden in die Luft. Nat. Rdsch. 52, 414-415.
- Wagner GP (2014) Homology, genes, and evolutionary innovation. Princeton and Oxford.
- Wang B, Yang W, McKittrick J & Meyers MA (2016) Keratin: Structure, mechanical properties, occurrence in biological organisms, and efforts at bioinspiration. Progr. Materials Sci. 76, 229-318.
- Wang B & Meyers MA (2017) Light like a feather: A fibrous natural composite with a shape changing from round to square. Adv. Sci. 2017, 4, 1600360.
- Wang M, O'Connor JK, Pan Y & Zhou Z (2017a) A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with unique crural feathers and an ornithuromorph plough-shaped pygostyle. Nat. Comm. 8:14141, doi: 10.1038/ncomms14141
- Wang X, Pittman M, Zheng X, Kaye TG, Falk AR, Hartman SA & Xu X (2017b) Basal paravian functional anatomy illuminated by high-detail body outline. Nat. Comm. 8:14576, doi: 10.1038/ncomms14576.
- Weishampel DB (1995) Brooding with the best. Nature 378, 764-765.
- Wellnhofer P (2000) Der bayerische Urvogel, *Archaeopteryx bavarica*. AvH-Mitteilungen 75, 3-10.
- Wellnhofer P (2001a) Neues zum Ursprung der Vogelfeder. Nat. Rdsch. 154, 366-367.
- Wellnhofer P (2001b) Ein neuer Dinosaurier mit Federn. Nat. Rdsch. 154, 489-490.
- Wellnhofer P (2002) Die befiederten Dinosaurier Chinas. Nat. Rdsch. 55, 465-477.
- Wellnhofer P (2003) *Microaptor gui* – ein vierflügeliger Dinosaurier. Nat. Rdsch. 156, 208-210.
- Wellnhofer P (2004) Basale Tyrannosaurier mit „Protofedern“. Nat. Rdsch. 58, 85-86.
- Wellnhofer P (2009) Protofedern bei Vogelbeckensauriern? Nat. Rdsch. 62, 311-312.
- Widenmeyer M & Junker R (2016) Der Kern des Design-Arguments in der Biologie und warum die Kritiker daran scheitern. Internetpublikation, <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/a22/a22.pdf>
- Witmer L (1991) Perspectives on avian origins. In: Schultze HP & Trueb L (eds) Origins of the higher groups of tetrapods. Ithaca: Cornell University Press, pp 427-466.
- 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: University California Press, pp 3-30.
- Witmer LM (2009) Fuzzy origins for feathers. Nature 458, 293-295.
- Witmer LM (2011) An icon knocked from its perch. Nature 475, 458-459.
- Woolston C (2013) New contender for first bird. Nature News, doi:10.1038/nature.2013.13088.
- Wright NA, Steadman DW & Witt CC (2016) Predictable evolution toward flightlessness in volant island birds. Proc. Natl. Acad. Sci. 113, 4765-4770.
- Wu P, Hou L, Plikus M, Hughes M, Schemnet J, Suksaweang S, Widelitz RB, Jiang TX & Chuong CM (2004) Evo-Devo of amniote integuments and appendages. Int. J. Dev. Biol. 48, 248-267.
- Xing L, McKellar RC et al. (2016a) A feathered dinosaur tail with primitive plumage trapped in mid-Cretaceous amber. Curr. Biol. 26, 3352-3360, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.10.008>
- Xing L, McKellar RC, et al. (2016b) Mummified precocial bird wings in mid-Cretaceous Burmese amber. Nat. Comm. 7:12089, doi: 10.1038/ncomms12089.
- Xu X (2006) Feathered dinosaurs from China and the evolution of major avian characters. Integr. Zool. 1, 4-11.
- Xu X, Currie P, Pittman M, Xing L, Meng Q, Lü J, Hu D & Yu C (2017) Mosaic evolution in an asymmetrically feathered troodontid dinosaur with transitional features. Nat. Comm. 8:14972, doi:10.1038/ncomms14972.
- Xu X & Guo Y (2009) The origin and early evolution of feathers: Insights from recent paleontological and neontological data. Vertebrata Palasiatica 47, 311-329.
- Xu X, Norell MA, Kuang X, Wang X, Zhao Q & Jia C (2004) Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. Nature 431, 680-684.
- Xu X, Ma QY, Hu DY (2010) Pre-*Archaeopteryx* coelurosaurian dinosaurs and their implications for understanding avian origins. Chinese Sci. Bull. 55, 3971-3977.
- Xu X, Tan Q, Wang J, Zhao X & Tan L (2007) A gigantic bird-like dinosaur from the Late Cretaceous of China. Nature 447, 844-847.
- Xu X & Wang X (2003) A new maniraptorian dinosaur

- from the early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning. *Vertebrata Palasiatica* 41, 195–202.
- Xu X, Tang ZL & Wang XL (1999) A therizinosaurid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature* 399, 350–354.
- Xu X, Wang K, Zhang K, Ma Q, Xing L, Sullivan C, Hu D, Cheng S & Wang S (2012) A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China. *Nature* 484, 92–95.
- Xu X, You H, Du K & Han F (2011) An *Archaeopteryx*—like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature* 475, 465–470.
- Xu X & Zhang F (2005) A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus. *Naturwissenschaften* 92, 173–177.
- Xu X, Zheng X & You H (2009a) A new feather type in a nonavian theropod and the early evolution of feathers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 832–834.
- Xu X, Zhao Q, Norell M, Sullivan C, Hone D, Erickson G, Wang XL, Han FL & Guo Y (2009b) A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chin. Sci. Bull.* 54, 430–435.
- Xu X, Zheng X & You H (2010) Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature* 464, 1338–1341.
- Xu X, Zheng X, Sullivan C, Wang X, Xing L, Wang Y, Zhang X, O'Connor JK, Zhang F & Pan Y (2015) A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature* 521, 70–73.
- Xu X, Zhou ZH & Prum RO (2001) Branched integumentary structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature* 410, 200–204.
- Xu X, Zhou ZH, Wang X, Kuang X, Zhang F & Du X (2003) Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421, 335–340.
- Yalden DW (1985) Forelimb function in *Archaeopteryx*. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) *The Beginnings of Birds*. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp 91–97.
- Yalden DW (1997) Climbing *Archaeopteryx*. *Archaeopteryx* 15, 107–108.
- Yu M, Wu P, Widelitz RB & Chuong CM (2002) The morphogenesis of feathers. *Nature* 420, 308–312.
- Yu M, Yue Z, Wu P, Wu DY, Mayer JA, Medina M, Widelitz RB, Jiang TX & Chuong CM (2004) The developmental biology of feather follicles. *Int. J. Dev. Biol.* 48, 181–191.
- Zelenitsky DK, Therrien F, Erickson GM, DeBuhr CL, Kobayashi N, Eberth DA & Hadfield F (2012) Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins. *Science* 338, 510–514.
- Brush AH (1996) On the origin of feathers. *J. Evol. Biol.* 9, 131–142.
- Zhang F, Kearns SL, Orr PJ, Benton MJ, Zhou Z, Johnson D, Xu X & Wang X (2010) Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature* 463, 1075–1078.
- Zhang FC, Zhou ZH & Dyke G (2006) Feathers and 'featherlike' integumentary structures in Liaoning birds and dinosaurs. *Geol. J.* 41, 395–404.
- Zhang F, Zhou Z, Xu X & Wang X (2002) A juvenile coelurosaurian tetrapod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften* 89, 394–398.
- Zhang F, Zhou Z, Xu X, Wang X & Sullivan C (2008) A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455, 1105–1108.
- Zheng XT, You HL, Xu X & Dong ZM (2009) An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures. *Nature* 458, 333–336.
- Zhou Z (2004) The origin and early evolution of birds: Discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455–471.
- Zhou Z, Barrett PM & Hilton J (2003) An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature* 421, 807–814.
- Zhou Z & Hou L (2002) The discovery and study of Mesozoic birds in China. In: Chiappe LM & Witmer LM (eds) *Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs*. University of California Press, Berkeley CA u. a., S. 160–183.
- Zhou Z & Zhang F (2003) *Jeholomis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften* 90, 220–225.
- Zhou Z & Zhang F (2005) Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *PNAS* 102, 18998–19002.
- Zhou Z & Zhang F (2006) Mesozoic birds of China – a synoptic review. *Vertebr. Palasiatica* 44, 74–98.

Originalzitate und weitere Informationen

- ¹ „Das Staunenswerte der Schwungfederkonstruktion besteht ja darin, daß sie sich wie eine geschlossene Tragfläche verhält, obwohl sie sehr fein untergliedert ist, wobei die wechselseitigen Verschlußmechanismen der Federteile garantieren, daß eventuelle Einrisse schnell zu reparieren sind und damit die Geschlossenheit der Fläche wieder hergestellt wird“ (PETERS 1994, 404). – Zur geringen Luftdurchlässigkeit: NACHTIGALL (1985, 38).
- ² „Birds groom and repair their feathers regularly because it is vital to maintaining efficient aerodynamic surfaces“ (LINGHAM-SOLIAR & MURUGAN 2013, 1). Vgl. auch <http://www.birds-online.de/verhalten/gefiederpflege.htm>
- ³ „Federn müssen ständig gereinigt und gepflegt werden, damit sie in gutem Zustand bleiben. Viele Vögel baden regelmäßig in frischem Wasser. Arten trockener Lebensräume nehmen Sand- oder Staubäder. Häufig – besonders nach dem Baden – pflegt ein Vogel seine Federn, arrangiert sie korrekt und fettet sie mit öligem Sekret aus der Bürzeldrüse nahe der Schwanzbasis ein. Manche Vögel, die keine Bürzeldrüse besitzen, wie Reihe und Papageien, pflegen ihr Gefieder mit speziellen Federn, der Puderdüse, die zu feinem Staub zerfallen, der wie Talk wirkt“ (KAMPHUIS 2008, 29). „Die meiste Zeit nimmt die Pflege der einzelnen Federn in Anspruch. Sie werden durch den Schnabel gezogen, vorsichtig beknabbert und eventuell mit Sekreten der Bürzeldrüse eingeölt. Dadurch wird die Federstruktur geordnet und wieder hergestellt, anhaftender Schmutz und Parasiten werden entfernt und durch das Öl wird nicht nur das Gefieder wasserdicht, sondern die Einzelfeder wird geschmeidig, bakterizid und fungizid. ... Bei der Pflege der Einzelfeder mit dem Schnabel wird die Feinstruktur geordnet“ (BOSSERT 2000).
- ⁴ „The feather cortex can be considered as a fiber reinforced composite: at the nanoscale, it consists of crystalline α -keratin filaments ($H^{\circ}3$ nm in diameter) embedded in amorphous matrix proteins; both compose microfibrils ($H^{\circ}200$ nm in diameter), which are surrounded by amorphous inter-macromolecular material. These two components further organize into fibers (3–5 μ m in diameter)“ (WANG & MEYERS (2017, 6).
- ⁵ „This novel morphology adds significantly to knowledge of α -keratin self-assembly in the feather and helps solve the potential problem of fatal crack-like defects in the rachis cortex. Furthermore, this new complexity, consistent with biology’s robust multi-functionality, solves two biomechanical problems at a stroke. Feather barbs deeply ‘rooted’ within the rachis are also able to better withstand the aerodynamic forces to which they are subjected.“
- ⁶ „The flight feathers of birds must possess among their most important characteristics two almost paradoxical qualities—they must first, be composed of extremely light materials and second, be strong enough to withstand the immense aerodynamic loads experienced during flight“ (LINGHAM-SOLIAR & MURUGAN 2013, 1).
„In the feather, the cross-fibre architecture may provide a key mechanism for preventing damage to the rachis and barbs. However, a rigid system risks being loaded with dangerously high forces during flight. In this context, it is noteworthy that the longitudinal fibre system of the cortex not only provides stiffness but, in contrast to the cross-fibre system of the epicortex, importantly, allows torsion, which would help to lower the critical bending moment needed to cause local buckling failure (Corning and Biewener 1998). At the core of this understanding is the presence of two distinctive fibre systems, that of the epicortex and of the cortex, which in given circumstances will inevitably function in synergy to promote ideal feather aerodynamics. The potential for future biomechanical discussions are clear“ (LINGHAM-SOLIAR 2015a, 333).
- ⁷ „We now know, with the discovery of a cross-fibre system in the epicortex of the barbs and rachis, that the feather microfibre structure is far more complex than previously thought and highly anisotropic“ (LINGHAM-SOLIAR 2015a, 333).
- ⁸ „Feathers must be designed to give the bird lift by causing the air on the top surface to flow faster than the air on the bottom surface (a situation known as the Bernoulli Effect). Flight feathers (often called contour feathers) accomplish lift with the smaller vane on the leading edge in direct contact with the air during flight“ (<http://espanol.apologeticspress.org/articles/2610>).
- ⁹ „A complex pattern of feather muscles connects the calami of neighboring feathers“ (BOCK 2000a, 479).
- ¹⁰ „... the microanatomy of the avian feather-bearing integument as a complex, integrated organ system that includes an intricate, hydraulic skeleto-muscular apparatus of the feathers, a dermo-subcutaneous muscle system of the integument, and a subcutaneous hydraulic skeletal system formed by fat bodies“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 554).
„Thus, all fat bodies of both fasciae, despite their different structure, are located strategically to even out depressions under the *Fascia superficialis* so that the hydraulic skeleto-muscular apparatus of the feathers is supported by an even surface without abrupt elevations and depressions. This ensures an even orientation of the feathers and a smooth surface of the coat of feathers“ (HOMBERGER & DESILVA 2000, 561).
- ¹¹ „Now the curious thing about follicles is that while they produce an enormous variety of feathers, they are extremely conservative. You can look at all follicles for all kinds of feathers, anywhere on the body, in various kinds of birds, and the follicles are virtually identical except in size, and in the case of filoplumes, they do not have muscles“ (MADERSON et al. 2000, 705).
- ¹² „For the integument to be able to react appropriately to the ever-changing and unpredictable air currents during flight, a feedback mechanism through an intricate nervous network with sensory receptors and motoric innervation is necessary“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 563).
- ¹³ „Various experiments (...) suggest that the movements of contour feathers create the stimuli that are received and transmitted by the various receptors and filiform feathers, and collected and processed in the spinal cord

- and cerebellum“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 564).
- ¹⁴ „Mature feathers are richly connected with muscles, nerves and blood vessels in the dermis (Stettenheim and Lucas, 1972). A network of muscles lies in the dermis that encircles each feather follicle ... Most feathers also are innervated by an arcade of sensory nerve fibers, which form ring-like structures under the skin (...), with the rings encircling each follicle (Saxod, 1978; Saxod et al., 1995). The arcade may serve the purpose of sensory innervation for feather. The extensive sensory nerve arcade appears at the time of the emergence of feather follicles during skin development“ (YU et al. 2004, 188).
- ¹⁵ „Feathers are hollow, widely spaced from each other and usually arranged in distinct ‘tracts’, but not long ‘crests“ (Martin 2008, 46).
- ¹⁶ „Zwei Arten von Muskeln sind für die Bewegung der Federn notwendig. Erstens willkürlich beherrschte Hautmuskeln: Gesichts- und Kehlganghautmuskeln, am Hals und in der Nackengegend der M. sphincter colli und am Rumpfe ausgedehnte Muskelbezirke, die zur Bewegung der Federfluren dienen. Auch die Spanner der Flughäute, die Spreizmuskeln der Flügelschwingen und die gut entwickelten Aufrichter der Schwanzfedern sind Abkömmlinge der Hautmuskeln“ (BURCKHARDT et al. 1979, http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-0348-5304-0_4)
- ¹⁷ „[A] complex series of events gives the feather its character as either a soft, downy feather or a flight feather with a strong vane“ (PROCTOR & LYNCH 1993, 86).
- ¹⁸ „Feather growth is more akin to the story of the way a sculptor produces a figure from a block of marble – the statue of David was already in the rock, Michelangelo simply removed anything that wasn’t David. Similarly, a feather does not start as a shaft which sprouts branches, it begins as a tapered cylinder and cell-death creates the structures“ (Steve HUNTER, Feathers: What’s flight got to do - got to do with it? <http://ncsce.org/pages/feathers.html>)
- ¹⁹ „[M]acro-patterning, micro-patterning, intra-bud morphogenesis, follicle morphogenesis and regenerative cycling“.
- ²⁰ „Molt involves the periodic cessation of growth and disorganization of the follicle collar followed by the subsequent reorganization of the collar and the resumption of growth of a new feather“ (PRUM 1999, 301). Weiteres dazu bei BERGMAN (2003, 34).
- ²¹ „Feathers, however, are hierarchically complex assemblages of numerous evolutionary novelties – the feather follicle, tubular feather germ, feather branched structure, interacting differentiated barbules – that have no homolog in any antecedent structure“ (PRUM & BRUSH 2002, 265).
„Many features of feathers and feather development meet this definition and qualify as evolutionary novelties. The follicle, the differentiated sheath and feather germ, differentiated barb ridges, barb rami, barbules, differentiated pennulae of the proximal and distal barbules, and the rachis are all evolutionary novelties, as are the derived mechanisms by which these novel structures develop“ (PRUM & BRUSH 2002, 265).
„Since follicles and their accessories are not known in reptilian skin, they are an important innovation associated with feathers“ (STETTENHEIM 2000, 471).
- ²² „The feather follicle is the complex organ that provides the spatial organization required to grow feathers. The positioning of the follicle and the control of development within the follicle is determined by a complex cascade of induction and communication between the dermis and epidermis (Sengel, ’76; Wolpert, ’98). With few exceptions, the follicles that produce all the feathers in a bird’s life develop during the first 12 days of life in the egg“ (PRUM 1999, 293).
- ²³ „Last, Brush (’99b,c) cites the extraordinary diversity of structures produced by single modern follicles as evidence of the omnipotence of this novel integumental organelle, and he advocates a historically rapid diversification of feathers following the initial origin of the feather follicle“ (PRUM 1999, 301). In den Entwicklungsmöglichkeiten eines Federfollikels heutiger Vögel liegt das Potential, die verschiedensten Federtypen hervorzubringen.
- ²⁴ „Feathers are, therefore, not isolated features in the avian body, but are part of the complex organ, the integument“ (BOCK 2000a, 479).
„Muscles, tendons, blood vessels, and other connective tissues that connect feather follicles with each other and with other parts of the body gradually form. These tissues are invaded by axon terminals for sensory and motor innervation. Functionally, these neuro-muscular connections make feathers more than simple skin appendages, but unique motile and sensory organs essential for flight“ (YU et al. 2004, 188).
- ²⁵ „Therefore, any scenario that reconstructs the evolutionary history of feathers must deal with the entire integument and its subcutaneous structures“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 554).
- ²⁶ „... the featherbearing avian integument can be subdivided conceptually into three functional components, namely (1) a hydraulic skeleto-muscular apparatus of the feathers, (2) a dermosubcutaneous muscular system of the integument, and (3) a subcutaneous hydraulic skeletal system formed by fat bodies“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 556).
- ²⁷ „Thus, the dermal and subcutaneous muscles, despite being separated by the Fascia superficialis, create an integrated muscular system in which each muscle performs a specific role in ensuring the proper positioning and configuration of feather tracts on the surface of the moving body. This role is necessary for the proper functioning of the hydraulic skeleto-muscular apparatus of the feathers“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 560). „In conclusion, all cutaneous and subcutaneous structural elements of the feather-bearing integument are integral parts of a single coherent biomechanical machinery that is responsible for stabilizing and moving feathers and for integrating them into the overall body construction of a bird“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 561).
- ²⁸ „The sprouting of feathers on the surface of the skin without a machinery to control and regulate their positions is unlikely to have been selectively advantageous for a reptilian organism ... Feathers are also unlikely to have evolved as individual structures and must have evolved as a coat of feathers from their very inception, because their supporting skeleto-muscular apparatus cannot function as isolated units. For the same reasons, feathers could also not have originated in isolated rows of flight feathers along the edges of the forelimbs and tail of reptilian ancestors of birds“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 561).
- ²⁹ „Feathers do not exist as isolated structures on the surface of the avian body, but are connected together, along with other structures, to form the plumage. The plumage together with the skin, including a layer of fat, dermal and subdermal cutaneous muscles, ligaments and sense organs ... forms an interconnected series

- of separate features – an organ“ (BOCK 2000a, 479). Vgl. auch Homberger & De Silva (2000, 561): „In conclusion, all cutaneous and subcutaneous structural elements of the featherbearing integument are integral parts of a single coherent biomechanical machinery that is responsible for stabilizing and moving feathers and for integrating them into the overall body construction of a bird. This biomechanical machinery must have evolved in conjunction with the evolutionary development of feathers through modification of structural elements that were already present in the integument of reptilian ancestors of birds.“
- ³⁰ „...it is not realistic to discuss the evolution of avian feather independently of the evolution of the avian integument with all of its interconnected features“ (BOCK 2000a, 479).
- ³¹ „In addition, it will demonstrate that the evolution of avian feathers has been accompanied by major adjunct innovations in their implantation, coloration, arrangement, operation, growth, and molting“ (STETTENHEIM 2000, 461).
- ³² „[A]ny complete theory of the origin of feathers must account not only for the structure of feathers themselves but for the structure and complexity of the follicle“ (PRUM 1999, 292).
- ³³ „The follicle and the feather evolved together, they develop together, and the follicle is as important an invention as the feather“ (MADERSON et al. 2000, 705).
- ³⁴ „Moreover, explanation of the evolution of the avian integument and of feathers must be considered with the evolution of the entire animal in a similar holistic way“ (BOCK 2000a, 480).
- ³⁵ „The sprouting of feathers on the surface of the skin without a machinery to control and regulate their positions is unlikely to have been selectively advantageous for a reptilian organism (cf. Parke, 1966; but see also Regal, 1975, p. 48). Feathers are also unlikely to have evolved as individual structures and must have evolved as a coat of feathers from their very inception, because their supporting skeleto-muscular apparatus cannot function as isolated units. For the same reasons, feathers could also not have originated in isolated rows of flight feathers along the edges of the forelimbs and tail of reptilian ancestors of birds, as was variously suggested“ (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 561). — HOMBERGER & DE SILVA (2000) schildern viele Details zum Aufbau der Haut und das Hautuntergewebe bei Vögeln und seine Bedeutung für die Federn und damit fürs Fliegen.
- ³⁶ „[T]he transition from forelimb to wing first incorporated the mechanisms for control of lift, thrust, and drag, in response to gravitational forces on the body of the animal“ (CAPLE et al. 1983, 456).
- ³⁷ „Our understanding of the functional biology of the feather and its role in the evolution of bird flight implicitly requires an integration of data on its fibrillar microstructure and the more discernable gross anatomy“ (LINGHAM-SOLIAR & MURUGAN 2013, 2).
- ³⁸ „Biological materials such as the feather are hierarchically organised and intimately constructed such that the final design makes it difficult to separate the parts or their functions from the whole. Rather, there is a fluidity between the functions of the parts (multifunctionality) enabling greater adaptability to different stresses ...“ (LINGHAM-SOLIAR 2015a, 324).
- ³⁹ „The fact that changes occur at multiple levels must be appreciated“ (BRUSH 2001, 71)
- ⁴⁰ „[O]rganisms at every stage in the evolutionary sequence must be functional wholes interacting successfully with selective demands arising from the particular environment of the organisms at each stage in the evolutionary sequence“ (BOCK 2000a, 482).
- ⁴¹ „First the modifications of the features and the organisms must be arranged in a series of realistic evolutionary steps ... arranged in a proper chronological sequence. ... Second, the organisms at every stage in the evolutionary sequence must be functional wholes ... Third, the sequence of evolutionary steps must be continuous and gradual with no large saltational changes“ (BOCK 2000a, 482).
- ⁴² „Through these experiments, we now are able to tackle the molecular pathways underlying feather morphogenesis and alter feather forms ...“ (CHUONG et al. 2003, 47). „Together the results favor an evolutionary sequence of feather filaments splitting to form primitive barbs without barbules → radially symmetric downy feathers with plumulaceous barbs → bilaterally symmetric plumulaceous feathers → bilaterally symmetric pennaceous vanes → bilaterally asymmetric vanes (Fig. 5B). This order occurs in development, and we feel that it should have occurred in evolution too, in a broad sense of ontogeny repeating phylogeny“ (CHUONG et al. 2003, 54).
- ⁴³ CHEN et al. (2015, 187) schreiben dazu: „[F]eather formation is achieved by multiple evolutionarily novel tissue morphogenetic processes, for instance, follicle formation, tube generation, branching morphogenesis, anterior-posterior polarity formation, and proximal-distal temporal regulation.“ Und weiter: „Selective combinatorial usage of these processes leads to the formation of complex feather forms and diverse functions“ (CHEN et al. 2015, 189).
- ⁴⁴ „A historical evolutionary theory on the origin of avian flight must also be tested with nomological aerodynamic theories as well as those concerning functional properties of vertebrate muscle-bone systems, metabolism, respiration, etc. „ (BOCK 2007, 100f.).
- ⁴⁵ „H-NE of evolutionary changes must be based on detailed analyses of functional and ecological properties“ (BOCK 1985, 201).
- ⁴⁶ „These explanations are historical in character, which means that earlier events affect later events – earlier events form the initial conditions for explaining later events“ (BOCK 2007, 98).
- ⁴⁷ „Es gibt *immer* eine beobachtbare Auswirkung, wenn ein Teil eines Entwicklungs-GRNs unterbrochen wird. Da die Folgen *immer* katastrophal schlecht sind, ist ihre Flexibilität minimal, und da alle Teile miteinander verbunden sind, hat das ganze Netzwerk daran Anteil, dass es nur einen Weg gibt, wie die Sache funktioniert. Und tatsächlich entwickeln sich die Embryonen jeder Art in derselben Weise“ (DAVIDSON 2011, 40; Hervorhebungen nicht im Original).
- ⁴⁸ „The greater the gaps between successive steps in an evolutionary H-NE, the more difficult it is to provide a convincing argument. ... Given the pseudophylogeny, one must be able to show that change can progress from one stage to the next using the known causal agents of evolutionary change, ... It is desirable, but not essential to have known organisms as analogues for the stages in an evolutionary H-NE, i. e., in the pseudophylogeny“ (BOCK 1985, 202).
- ⁴⁹ BOCK (2000b, 36) schreibt außerdem: „Phylogenetic systematics who claimed that phylogenies and classifications fall under the strict Popperian concept of deductive science and its testing simply do not understand the spectrum of explanations in science.“ „When debating evolutionary theories, few workers

- have distinguished between N-D and H-N evolutionary explanations, resulting in much confusion.“
- ⁵⁰ „Elongate scale theories of feather evolution were falsified on the basis of developmental evidence more than a century ago, and no proponent of the elongate scale theory has ever countered Davies’ (1889) fatal developmental observations (Prum 1999, Prum and Brush 2002). ... Any theory of the origin of feathers should also explain the evolution of how feathers grow, and elongate scale theories have entirely failed that test“ (PRUM 2003, 557). – „[T]he developmental similarities between scales and feathers essentially ends with the origin of the follicle“ (PRUM 1999, 301). – „The upper and lower planar surfaces of complex pennaceous feathers are developmentally equivalent to the outer and inner surfaces of this original tubular form (Prum 1999). This pattern of development is contradictory to the theory that feathers evolved from raised platy scales (PERSONS & CURRIE 2015, 858f.).
- ⁵¹ „[P]rotofeathers which appear to be structurally intermediate between scales and mature pennaceous feathers, cannot be grown from feather follicles by any plausible developmental mechanism“ (PRUM 1999, 320).
- ⁵² „However, we emphasize that the feather and archosaurian scale are homologous only at the placode stage. Essentially all feather structures formed after the placode stage are evolutionary novelties that have no homologs within archosaurian or reptilian scales“ (HARRIS et al. 2002, 173f.).
- ⁵³ „Several models of evolutionary origin of feathers based on developmental data suggest that the origin of feathers is a completely innovative event and the first feathers have nothing to do with reptilian scales“ (XU & GUO 2009, 311).
- ⁵⁴ „[T]he morphological and molecular developmental details shared by avian feather and scales support homology between these structures at the level of the placode. The morphology and development of all subsequent structures within the feather are evolutionary novelties that have no homologs in avian or reptilian scales“ (PRUM & BRUSH 2002, 285).
- ⁵⁵ „Unlike most previous hypotheses of feather origins, all of the morphologies hypothesized by this developmental model exist among the feathers of extant birds, and are thus known products of avian feather follicles“ (PRUM 1999, 299).
- ⁵⁶ „The follicle may have originated through selection for this complex and indeterminate developmental potential rather than for the cylindrical shape of its products“ (PRUM 1999, 300).
- ⁵⁷ „Rather, subsequent developmental novelties led to the evolution of an astoundingly complex diversity of structures that can be grown from a single cylindrical organ“ (PRUM 1999, 300),
- ⁵⁸ Potentieller Nutzen scheint auch implizit der Einschätzung von BRUSH (2000, 637) zugrunde zu liegen: „... the most primitive feather, whatever its morphology, had an innate potential for structural variation.“ Wie sollte ausgerechnet der einfachste Federtyp zu diesem Potential evolutiv gekommen sein? Wie kann sich dieser Pool von Möglichkeiten aufgebaut haben?
- ⁵⁹ „The tubular feather germ creates an appendage that can grow out of and emerge from the skin without actually increasing the size of the skin itself. With the evolution of periodic pulp caps, the tubular epidermal appendage can continue to grow without continued expansion of the dermal pulp. This proliferative capacity of tubular organization likely provided the first, initial selection advantage to the first feathers and led to the evolutionary fixation and proliferation of these structures around the body“ (PRUM 2005, 575).
- ⁶⁰ „In summary, the tubular organization of the feather germ provides multiple anatomical axes over which differentiation can occur, resulting in a tremendous potential for morphological innovation“ (PRUM 2005, 574).
- ⁶¹ „So why didn’t birds simply develop a coat of fur and membranous wings like a bat or a pterosaur?“ (PROCTOR & LYNCH 1993, 88)
- ⁶² „The fossil evidence is uninformative on this point, as neither barbules down feathers nor semiplumes have been definitively identified in fossils of non-aviremigians“ (MARTYNIUK 2012, 21).
- ⁶³ „These extant feathers are secondarily derived or simplified, however, and their existence does not constitute evidence that primitive feathers actually had these predicted morphologies“ (PRUM & BRUSH 2002, 275).
- ⁶⁴ „Concurrently, the evolution of the hierarchical, modular morphological innovations of feathers occurred through the repeated evolutionary co-option of plesiomorphic molecular signaling systems“ (PRUM 2005, 578). HARRIS et al. 2002: „Based on our results, we hypothesize that feathers originated and diversified from a primitive archosaurian scale through the repeated cooption, or reutilization, of a plesiomorphic Shh-Bmp2 signaling module in new developmental contexts (Fig. 7)“ (HARRIS et al. 2002, 172).
- ⁶⁵ „Alternatively, because barbs form first during development, it was proposed that barbs appeared first in integument evolution, and the rachis, a specialized form of fused barbs, appeared later as an evolutionary novelty. The fact that the barbs and the rachis can be converted experimentally in the laboratory favours the barb to rachis model. Our data suggest that a radially symmetric feather is more primitive than the bilaterally symmetric feather in terms of molecular and developmental mechanisms, and may have been the prototype of feathers (Fig. 5c). Some fossilized primitive skin appendages on *Sinornithosaurus* also favour this model“ (YU et al. 2002, 311).
- ⁶⁶ Ohne diese neueren Kenntnisse hielt BOCK (2000a, 483) REGALS Modell für gar nicht testbar: „Even though the series of stages from reptilian scales to the avian feather proposed by Regal is reasonable, no empirical evidence exists with which to test it.“ Der Grund dafür sein, dass nichts über die ökologischen Beziehungen von „Protovögeln“ und primitive Vögeln zur Zeit, als Federn entstanden, bekannt sei. Vergleiche allgemein PADIAN & CHIAPPE (1998a, 11): „Most of these hypotheses are difficult to test directly, and some are untestable although not necessarily implausible.“
- ⁶⁷ „Historical narrative explanation typically does not involve direct deduction of historical events from natural laws, hence some philosophers of science claim that historical narration is not explanation, but merely description“ CRACRAFT (1977, 492).
- ⁶⁸ „[I]t is argued that test of historical-narrative evolutionary explanations, including classifications and phylogenies, is generally difficult to impossible because of the lack of the necessary objective empirical observations“ (BOCK 2000, 478).
- ⁶⁹ „The appearance of an evolutionary novelty implies that complex, coordinated and adaptive phenotypes may originate rapidly with little genetic change“ (BRUSH 2001, 171). „What happened, happened

quickly, as reflected in the observation that the earliest fossil record of feathers reflects morphological variation“ (BRUSH 2001, 177).

⁷⁰ Such events reflect the amplification of preexisting capacities and pathways and involve correlated shifts in the expression of plastic traits. One proposition is that there are physical and chemical signals that can drive alternative morphologies and thus lead to novel structures“ (BRUSH 2001, 171f.).

⁷¹ „[C]omplex integumentary appendages formed by hierarchical branches of rachis, barbs, and barbules which are composed of F-keratins and grow from a follicle. Such a structure is characteristic of a set of unique biochemical, morphological, and developmental features“ (CHUONG et al. 2003). Über diese summarische Definition hinaus stellen CHUONG et al. (2003, 42) folgende Kriterien zusammen: „1) possessing actively proliferating cells in the proximal follicle for proximo–distal growth mode; 2) forming hierarchical branches of rachis, barbs, and barbules, with barbs formed by differential cell death and bilaterally or radially symmetric; 3) having a follicle structure, with mesenchyme core during development; 4) when mature, consisting of epithelia without mesenchyme core and with two sides of the vane facing the previous basal and supra-basal layers, respectively; and 5) having stem cells and dermal papilla in the follicle and hence the ability to molt and regenerate“ (CHUONG et al. 2003, 42).

⁷² „Preserved mostly as multi-layered carbonized traces, it is difficult to see the detailed structure. However, the evidence does favour the interpretation that each has a simple branching structure“ (CURRIE & CHEN (2001, 1724).

⁷³ „In the acknowledged absence of calamus, rachis, and barbs, the identification of these structures as true „feathers“ in *Sinosauropteryx* is clearly unjustified. Also problematic is the inference of ‘protofeathers.’ Although true feathers certainly had epidermal precursors that lacked such definitive attributes as rachis and barbs, how would we recognize them?“ (WITMER 2002, 10).

⁷⁴ „However, the ‘filamentous integumentary appendages’ of *Beipiaosaurus* (Chen et al., ’98) and *Sinosauropteryx* (Xu et al., ’99a, b) are simple, un-branched structures, which do not resemble scales nor do they resemble hollow, conical structures with follicles or embryonic feather filaments“ (SAWYER et al. 2003, 31). Dass PRUM & BRUSH (2003, 39f.) die Filamente als „kleine röhrenförmig-längliche, womöglich sogar verzweigte Gebilde“ beschreiben, ist nicht nachvollziehbar.

⁷⁵ „Based on the ontogeny of feathers in modern birds, it is probable that the composite feathers of a typical feathered coelurosaur each grew from a collar of epidermal tissue that became differentiated into multiple barb ridges, each of which produced one of the filaments. By contrast, each EBFF on the body of *Beipiaosaurus* presumably grew from an epidermal collar that never underwent differentiation, so that subsequent growth produced a monofilamentous feather. The cross-section of the epidermal collar was probably elliptical, ...“ (XU et al. 2009b, 833).

⁷⁶ „The integumental appendages of *Sinornithosaurus* are compound structures composed of multiple filaments with two types of branched structure. First, the tufts of filaments joined at their bases are identical in structure to avian natal down feathers in which multiple filamentous barbs are basally fused to a single calamus.

Among modern vertebrate integumental appendages, this type of branched structure is unique to avian feathers“ (XU et al. 2001, 202). „Second, the serial branching of filaments along a central shaft is identical in structure to the barbs and the rachis of a pennaceous feather, and is also unique to avian feathers. The integumental appendages of *Sinornithosaurus* are different from most modern avian feathers in their apparent lack of barbules. Thus *Sinornithosaurus* appendages could not have formed a closed pennaceous vane“ (XU et al. 2001, 202).

„An den Armen sind die einzelnen Fasern am Ende eines zentralen Schaftes so angeordnet, dass sie ein dichtes Fischgrätenmuster ergeben. Sie ähneln darin Vogelfedern mit ihrem zentralen Kiel und den in Serie daran ansetzenden Federstrahlen“ (WELLNHOFER 2001b, 489; weitere Details zu Ähnlichkeiten mit heutigen Vogelfedern dort; vgl. auch WELLNHOFER 2001a).

„Unlike *Sinosauropteryx*, the structure and distribution of filaments are heterogeneous. There are three basic types of filamentous structure: single fibres, long ‘sprays’ of fibres that resemble the plumulaceous feathers of *Protarchaeopteryx*, and fibres oriented around a central axis in a herring-bone pattern that resembles the remiges of *Caudipteryx*“ (Ji et al. 2001, 1087).

„Recent models of feather evolution based on development predict that feathers went through evolutionary stages of unbranched ules, followed by the development of a rachis and finally barbs. The shape of the filaments on NGMC 91 meet these predictions, as several of these patterns are present on the specimen“ (Ji et al. 2001, 1087).

„The most interesting integumentary areas are those on the arms and tail (Figs 5a, e and 6). In these areas the filaments are complex, bunched and tightly organized. Most of these filaments originate from a single point, forming a radiating spray“ (Ji et al. 2001, 1087).

⁷⁷ „The phylogenetic placement of the Alvarezsauridae is controversial. Alvarezsaurids are highly specialized creatures and the rapid rate of new discoveries of early birds and non-avian maniraptoriforms has kept phylogenetic hypotheses about this segment of theropod evolution highly dynamic“ (SCHWEITZER et al. 1999, 154).

⁷⁸ „Furthermore, the filamentous protofeathers are branched as in other coelurosaurians. This is a distinctive morphological feature of modern feathers, suggesting that this important modification occurred early in coelurosaurian evolution. Large, derived tyrannosauroids were reported to have scaled skin, but the presence of two kinds of body covering is not unexpected“ (XU et al. 2004, 683).

⁷⁹ Nach SULLIVAN et al. (2010) ist ein Pennibrachium „a forelimb bearing long feathers that form a planar, wing-like surface but are not necessarily used in aerial locomotion.“

⁸⁰ „Traces of plumulaceous feathers, comprising a bundle of filaments joined together proximally and remaining almost parallel as they extend distally, are preserved along the proximal third of the tail, in YFGP-T5198 above the neck and around the chest (Fig. 1). Pennaceous feathers are not preserved“ (GODEFROIT et al. 2013a, 360).

⁸¹ „Godefroit says that *Aurornis* probably couldn’t fly, but that it’s hard to be sure because the feathers of the fossil are not well-preserved. Instead, he says, it probably used its wings to glide from tree to tree“ (WOOLSTON 2013).

- ⁸² In der Online-Zusatzinformation schreiben GODEFROIT et al.: „... only known specimen of *Aurornis xui* was acquired by the Yizhou Fossil & Geology Park from a Chinese fossil dealer, according to whom the specimen was collected at the Yaolugou locality (Jianchang county, western Liaoning, China), not far from Daxishan village where *Anchiornis huxlei* specimen LPM (Liaoning Paleontological Museum)-B00169 was discovered. The Tiaojishan Formation is widely exposed in this area though it also has limited outcrops of the Early Cretaceous Yixian Formation. The *Aurornis xui* specimen is preserved in a shale slab, the sedimentary structures of which closely resemble those of the specimens of *Anchiornis huxlei* and *Xiaotingia zhengi* also described from the Tiaojishan Formation; it is in fact extremely difficult to distinguish between Tiaojishan and Yixian shale slabs on the basis of macro-sedimentary features. It is therefore necessary to study in detail the micro-sedimentary structures and the pollen assemblages within the shale slabs to certify the age of the specimen, ...“
- ⁸³ CZERKAS & FEDUCCIA (2014, 850) gehen in ihren Schlussfolgerungen so weit, dass sie Dromaeosaurier und Troodontiden mit (Proto-)Federn als Vogelabkömmlinge, und nicht als deren Vorfahren betrachten: „Dromaeosaurs and troodontids with flight feathers should not be regarded as non-avian dinosaurs, because they are derived after *Scansoriopteryx* which makes them birds regardless of what degree of flight ability they might have possessed. This also indicates that larger flightless forms, including dromaeosaurs and other maniraptorans, are not simply precursors to extant birds but should be recognized as basal secondarily flightless birds. Instead of regarding Aves as a sub-Class derived from dinosaurs, *Scansoriopteryx* reinstates the validity of regarding Aves as a separate Class uniquely avian and non-dinosaurian.“
- ⁸⁴ „However, in contrast to its significant plesiomorphic characteristics, *Scansoriopteryx* does have sufficient avian characters to be considered as a basal bird, at a four-winged gliding stage in the evolution of flight (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 849).
- ⁸⁵ Dokumentation unter https://en.wikipedia.org/wiki/Tiaojishan_Formation.
- ⁸⁶ „*Epidexipteryx hui* holotype has well preserved feathers around nearly the whole skeleton. Two morphotypes of feathers have been identified in this specimen. Short plumulaceous feathers are similar to those of other feathered dinosaurs in having branched structures, but their nearly parallel barbs appear to arise from the edge of a membranous structure (Zhang et al., 2008b). Four long tail feathers which miss the distal ends have a central rachis and unbranched vanes, a morphology similar to highly specialized tail feathers of several basal birds (Zhang and Zhou, 2006)“ (XU & GUO 2009, 316).
- ⁸⁷ Der genaue Fundort ist nicht bekannt, da das Fossil nicht durch die Paläontologen *in situ* (=an Ort und Stelle, am ursprünglichen Fundort) geborgen, sondern von einem Bauern erworben wurde. Die Autoren haben sich aber große Mühe gegeben, den Fundort zu rekonstruieren und sicherzustellen, dass es sich nicht um eine Fälschung handeln kann.
- ⁸⁸ LEFÈVRE et al. (2017, 7) schreiben: „... forelimb feathers are arranged in several rows in *Serikornis*, suggesting the presence of a large propatagium, ... The development of a large propatagium in basal paravians is therefore supported by the presence of numerous layers of feathers along the forearm in *Serikornis* ...“
- ⁸⁹ „Apart from their existence per se, it is very unusual that the ‘bristles’ of *Psittacosaurus* are **restricted to the dorsal midline of the proximal part of the tail**. ... they had **no thermoregulatory function**, as they only cover a very small part of the integument. A possible explanation is that these ‘bristles’ were used in some sort of **display behavior**“ (MAYR 2002, 364).
- ⁹⁰ „Turkey beard bristles are structures distinct from feathers, although they express feather-type beta keratin and show simple branching patterns (Sawyer et al., 2003b). These appendages are hollow at the distal end, and the branching may be due to partial separation (Lucas and Stettenheim, '72). They lack follicles, yet grow continuously“ (CHUONG et al. 2003, 47).
- ⁹¹ „If the tissue represents protofeathers, then it should comprise independent, freestanding filaments“ (LINGHAM-SOLIAR 2012, 700).
- ⁹² <http://dml.cmnh.org/2014Oct/msg00112.html>
- ⁹³ „Only two shifts in integumentary structure in amniotes, the origin of pinnate feathers and mammalian hairs, are associated with shifts in melanosome diversity (Fig. 4). CDA indicates that colour and melanosome morphology are linked in the extant parts of these clades (Supplementary Methods). By contrast, no similar shift is observed in the transition to filamentous integument in archosaurs or in the transition from single hollow filaments to branched and basally joined bundles of filaments in Coelurosauria“ (LI et al. 2014, 351).
- ⁹⁴ MOYER et al. (2014, 7f.) kommen zum Ergebnis: „The initially proposed hypothesis of a microbial origin for these microstructures observed in multiple fossilized feathers, as well as other fossil material from the Messel deposits has not been refuted, or indeed addressed, with data presented in previous studies, but is supported by the data we present herein. The present data do not support the melanosome hypothesis for these fossilized microstructures.“
- ⁹⁵ Beschreibung unter <https://vtnews.vt.edu/articles/2015/09/092915-research-fossilcolor.html>
- ⁹⁶ MAYR et al. (2016, 8): „The exact evolutionary transition of dinosaurian filaments into true feathers is poorly known, not least because data on the ontogenetic development of these structures in fossil taxa is lacking. In particular, it is unknown, when a follicle evolved.“
- ⁹⁷ Außerdem meint WELLNHOFER (2002, 475): „Die am einfachsten gebauten Federn bei rezenten Vögeln sind modifizierte Borstenfedern. Es sind einfache, hohle Röhren, die oberflächlich an Säugerhaare erinnern. Ob aber die ähnlich aussehenden Filamente von *Sinosauropteryx* oder *Sinornithosaurus* diesen entsprechen, oder ob sie als ‘Protofedern’ bezeichnet werden können, ist nicht zu entscheiden.“
- ⁹⁸ „The skin of a wide variety of dinosaurs in now known and is unlikely to represent a predecessor to a feather bearing integument“ (MARTIN & CZERKAS 2000, 687).
- ⁹⁹ „The *Beipiaosaurus* story of yet another ‘feathered’ dinosaur clearly belonged to a new form of consensus science that required no testable evidence at all as evident from the first descriptive sentence on the structures, ‘In STM31-1, *feathers* [my italicization] are preserved along the skull and neck, and trunk, arround the forelimbs.’“ (LINGHAM-SOLIAR 2015b, 276).
- ¹⁰⁰ „If the ‘bristles’ of *Psittacosaurus* can be shown to be homologous to the filamentous structures of theropod dinosaurs, similar structures may have already been present in a more comprehensive clade including

- ornithischian dinosaurs. At present, however, this conclusion would be premature“ (MAYR et al. 2002, 364).
- ¹⁰¹ „It is possible that these were present in the bird/pterosaur concestor [= common ancestor] and represent the earliest stage (Stage I ...) of feather evolution“ (MARTYNIUK 2012, 16).
- ¹⁰² „The discovery of these branched integumentary structures outside theropods suggests that featherlike structures coexisted with scales and were potentially widespread among the entire dinosaur clade; feathers may thus have been present in the earliest dinosaurs“ (GODEFROIT et al. 2014a, 451).
- ¹⁰³ „*Sciuromimus* thus helps bridge the considerable gap between basal ornithischians, for which monofilaments have been reported (4), and coelurosaurs, for which protofeathers [morphotype 1 (39)] or feathers generally seem to be present. ... Large adult dinosaurs might have lost feathers secondarily ...“ (RAUHUT et al. 2012, 11750).
- ¹⁰⁴ „The closed pennaceous structure of the remiges and retrices of *Archaeopteryx* demonstrates an entirely modern morphology. ... Thus the oldest known fossil feathers give no more clues as to the ancestral morphology and ultimate origin of feathers than do the feathers of extant birds“ (PRUM & BRUSH 2002, 262).
- ¹⁰⁵ Mit dieser Untersuchungsmethode kann viel besser als bisher der Körperumriss und das die Knochen umgebende Gewebe sichtbar gemacht werden.
- ¹⁰⁶ „The plumage of paravian theropods was already diversified by the Late Jurassic, obviously adapted to different ecological niches“ (GODEFROIT et al. 2013b).
- ¹⁰⁷ „[H]as a large hand, and given long enough feathers it might have had limited flight capabilities“. „*Protarchaeopteryx* has a shortened tail and fibula, as well as a reflexed hallux. It is almost certainly a bird“ (MARTIN & CZERKAS 2000, 691).
- ¹⁰⁸ In *Caudipteryx*, remiges are preserved along metacarpal II, phalanx II-1, and the base of phalanx II-2 and also appear to be along the forearms. The longest remex is about 160 mm long in IVPPV 12344 with an about-150-mm-long femur. The remiges have symmetrical vanes on either side of the rachis. As in *Protarchaeopteryx*, retrices are attached to posterior caudal vertebrae“ (XU & GUO 2009, 316).
- ¹⁰⁹ Die relativen Proportionen der Hinterextremitäten von *Caudipteryx* stehen in scharfem Kontrast mit anderen bipeden Dinosauriern; sie sind nicht unterscheidbar von Laufvögeln. Ebenso ist der Schwerpunkt deutlich weiter vorn er im Körper als bei allen bipeden Dinosauriern. Daher ist die Deutung von *Caudipteryx* als sekundär flugunfähiger Vogel aufgrund dieses Gesichtspunktes am plausibelsten – auch wenn cladistische Analysen die Gattung zu den Coelurosaurn stellen (JONES et al. 2000, 717).
- ¹¹⁰ ZHOU et al. (2000, 251f.) konstatieren: „Therefore *Caudipteryx* retained an unexpected combination of primitive and derived characters. ... it must be admitted that we have no compelling evidence to exclude it from being a flightless bird; in other words, theoretically there is no single dinosaurian character in *Caudipteryx* that could not have been reversed from its presumable avian ancestor.“
- ¹¹¹ „There is no reason — phylogenetic, morphometric or otherwise — to conclude that *Caudipteryx* is anything other than a small non-avian theropod dinosaur“ (DYKE & NORELL 2005, 101).
- ¹¹² „Morphological arguments in favor of an avian placement of *Caudipteryx* have relied on characters that are either incorrect, circular, or also found among other non-avian coelurosaurn“ (CHIAPPE & DYKE 2002, 107). „For example, if Feduccia’s (1999) interpretation of *Caudipteryx* as a flightless enantiornithine were correct, it would require the re-elongation of a bony tail, separation of the vertebral elements co-ossified into a pygostyle, development of new phalanges and finger re-elongation, substantial transformations in the sternum (from the single large and keeled element of Enantiornithes to the two small and separate plates of *Caudipteryx*), and loss of fusion of several compound bones (e.g., carpometacarpus, tibiotarsus, tarsometatarsus)“ (CHIAPPE & DYKE 2002, 109).
- ¹¹³ „• Tail longer or no shorter than in *Archaeopteryx*.
• Sternum shorter or no longer than in *Archaeopteryx*.
• Arms longer than usual in dino-avepods, because the arms were evolving into wings.
• Long arm contour feathers asymmetrical and streamlined, in order to maximize aero-dynamic effectiveness.
• Size small, under 1 kilogram, in order to facilitate ease of development of flight.
• Insectivorous or otherwise predaceous, as per the terrestrial leaping hypotheses“ (PAUL 2002, 124).
- ¹¹⁴ „The argument by Garner et al. (1999) that *Caudipteryx* is an example of a pouncing predator that used its symmetrical distal feathers to control ambush leaps is contradicted by the combination of its atrophied arms and nonpredaceous habits. Without lift, thrust, or strong drag-inducing proto-wings, *Caudipteryx* cannot in any way be described as a protoflier. One could argue that this avepod descended from running protofliers and that herbivory lead to the shortening of its arms. But this argument neither explains the shortness of the tail nor constitutes positive evidence for the running or pouncing hypothesis. How then do we explain the flight-related features of *Caudipteryx*? By considering the modern avepods that combine short arms and tails, symmetrical feathers, large size, a small head, and herbivory with long legs. These are ratites and other birds that have lost flight, a point that we pursue in greater depth later in this book“ (PAUL 2002, 124).
- ¹¹⁵ Bei *Velociraptor* wurden Strukturen an der Elle nachgewiesen, die als Federknubbel (Quill knobs) und somit als deutliche indirekte Hinweise auf Federn interpretiert werden (TURNER et al. 2007).
- ¹¹⁶ „Here we describe the occurrence of pinnate feathers, which clearly feature a rachis and barbs, on a small, nonavian dromaeosaur from northern China. This finding indicates that feathers of modern aspect evolved in dinosaurs before the emergence of birds and flight“ (NORELL et al. 2002, 36).
- ¹¹⁷ „An examination of the living families of birds shows a significant correlation between the absence of ulnar papillae and the loss and/or reduction in volancy, even though some strong flyers lack papillae (7). This raises the possibility that ulnar papillar reduction or absence in large-bodied derived dromaeosaurids reflects loss of aerodynamic capabilities from the clade’s ancestral members. Quill knobs in *Velociraptor* could reflect retention of feathers from smaller possibly volant ancestors, but such feathers may have had other functions“ (TURNER et al. 2007).
- ¹¹⁸ „A shift in function (from flight to ornamentation, protection or insulation) and/or relative importance in aerodynamics might explain the variation in leg feather morphology among eumaniraptorans including basal birds“ (XU & ZHANG 2005, 176).

- ¹¹⁹ „In combination with the wide distribution of proximally ribbon-like pennaceous feathers and elongate broad filamentous feathers among extinct theropods, this find suggests that early feathers were developmentally more diverse than modern ones and that some developmental features, and the resultant morphotypes, have been lost in feather evolution“ (XU et al. 2010, 1338).
- ¹²⁰ XU et al. (2010) schreiben dazu: „Preservational factors make it difficult to observe the detailed structure of the filamentous feathers in available specimens of compsognathids, tyrannosauroids, and therizinosauroids, and thus we use a ‘?’ to indicate uncertainty regarding the presence of morphotypes 1, 3, 4 and 5 in these groups.“
- ¹²¹ „Were there at least three independent and convergent shifts from scales to filaments in Archosauria, with only one of these linked to the origin of feathers and flight? Or was there a single ancient origin of filaments, with subsequent losses in some species and, much later, a second period of novelty seen in the evolution of a branching feather form?“ (CLARKE 2013, 691).
- ¹²² „Ornithischian dinosaurs, sauropod dinosaurs, and pterosaurs are on evolutionary branches that split from that of theropod dinosaurs and birds about 230 million years ago in the Triassic. If these structures have the same evolutionary origin, a form of filamentous integumentary structure evolved from scales nearly 100 million years before the locomotor transition that we call the origin of birds (see the figure)“ (CLARKE 2013, 690).
- ¹²³ „These points of resemblance [bei *Beipiaosaurus*] suggest a potential primary homology among the integumentary features of these three disparate taxa. This reinforces the intriguing possibility, mentioned by some recent studies (1), that monofilamentous integumentary structures might have evolved early in archosaurian evolution and might characterize a clade far more inclusive than the Coelurosauria“ (XU et al. 2009b, 834).
- ¹²⁴ „It is notable that integumentary structures in these dinosaurs can be roughly classified into two categories: one mostly fiber-like and unbranched, and the other including unambiguous true feather structures“ (ZHOU 2004, 461).
- ¹²⁵ „We consider that integumentary feathers and ‘feather-like’ structures fall within two major structural categories (‘shafted’ and ‘non-shafted’)“ (ZHANG et al. 2006, 395).
- ¹²⁶ „It has also been well documented for more than a century that hardly any known difference exists in feathers between the 10 000 or so extant taxa, and the most primitive known bird *Archaeopteryx*. In addition, the preserved feathers found to-date in other fossil birds are also generally similar to those of living birds“ (Zhang et al. 2006, 395). „The feathers of Mesozoic birds were generally similar to those of extant birds (Hecht et al. 1985; Feduccia 1999; Zhang and Zhou 2000)“ (ZHANG et al. 2006, 398). „Almost all feathers known from these birds, those of the Jurassic *Archaeopteryx*, and isolated feathers from Mesozoic rocks, are similar in structure to those of living birds“ (ZHANG et al. 2006, 400).
- ¹²⁷ „Evidence from both the fossil record and from living birds suggests that all feathered wings reflect the same basic structural plan“ KAISER & DYKE (2015, 607).
- ¹²⁸ „[T]he avian wing is an extremely conservative structure, perhaps constrained by rigorous limitations imposed by aerodynamics“ (KAISER & DYKE 2015, 613).
- ¹²⁹ „In studies of extant animals, it is clear that, despite preconceptions some associate with terms like parachuting, gliding, and ‘true powered’ flight, all flight includes highly dynamic situations which require means to accomplish maneuvers, whether or not force generation exceeds weight. All flight is maneuvering flight, and the patterns here are consistent with maneuvering and control playing a major role in flight evolution“ (EVANGELISTA et al. 2014, 20).
- ¹³⁰ „In order for an animal to fly it must perform three critical and integrated functions. The animal must have means of achieving lift, it must be able to produce thrust and power, and it must have control over its body along the pitch, roll, and yaw axes“ (CAPLE et al. 1983 455).
- ¹³¹ „However for most groups and/or features of living organisms, fossil or Recent, the second type of explanation are generally well beyond the possibilities for objective empirical testing because the needed empirical observations, such as information on the biological roles and the selective demands are not available to the biologist“ (BOCK 2000a, 482).
- ¹³² „[T]he transition from forelimb to wing first incorporated the mechanisms for control of lift, thrust, and drag, in response to gravitational forces on the body of the animal“ (CAPLE et al. 1983, 456). „We emphasize that control of body orientation (pitch, roll, yaw) is paramount for any animal that *experiments* with aerial locomotion“ (CAPLE et al. 1983, 456; Hervorhebung hinzugefügt). „Mass movements for control of the body during a jump are very similar to the aerodynamic movements for control and propulsion used during powered flights. Thus, there is no need for the development of new and different neuromuscular pathways to perform powered flight as must be the case if an arboreal glider is to make the transition (CAPLE et al. 1983, 475).
- ¹³³ „The ground-up theory assumes that the bird ancestor, proavis, was a cursorial dinosaur (i.e. adapted for running), probably a maniraptor, that evolved distal lifting surfaces for increased control when running and catching flying insects^{1,3}. Subsequently, the aerofoil function developed further to allow extended jumps and eventually self-powered flight evolved“ (HEDENSTRÖM 1999, 375).
- ¹³⁴ „Birds, on the other hand, are skilled bipeds ... I seems to me that only one conclusion is possible: avian flight evolved by a very different sequence of adaptive stages than did that of all other fliers“ (OSTROM 1979, 48).
- ¹³⁵ „More fundamental to the origin of the avian flapping flight-stroke is the question of how a symmetrical forelimb posture—required for gliding and flapping flight—evolved from an alternating forelimb motion, evident in all extant bipeds when running except birds“ (NUDDS & DYKE 2004, 994).
- ¹³⁶ „... forelimbs being used to subdue and kill prey—these predatory motions are viewed as giving rise to the flight stroke ... The predatory movements of the forelimbs would be directed forward to grasp the prey, whereas flight movement is essentially dorsoventral; ...“ (CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 589).
- ¹³⁷ „It may be a plausible model for takeoff in *Archaeopteryx*, ... It should not, however, be interpreted as a model for the evolution of flight“ (RAYNER 2001, 378).
- ¹³⁸ „Because the wings would have to pull the animal faster than it could run, it is difficult to understand how this could work, particularly as running birds

- usually have small wings that are held against the body to reduce drag rather than flapped“ (MARTIN 2004, 979). CHATTERJEE & TEMPLIN 2003, 28) kritisieren außerdem: „[Burgers & Chiappe 1999] proposed that the generation of thrust, not lift, was crucial during the ground takeoff. However, it is not clear from their argument how *Archaeopteryx*, lacking a modern avian SC pulley, could generate enough thrust to get airborne before it had reached full flying speed. Moreover, they use the loon (*Gavia* sp.), which lifts off from the water’s surface, as a modern analog for the ground-effect mechanism of *Archaeopteryx*.“ Vgl. auch CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 591).
- ¹³⁹ „Takeoff is generally accepted to be the most demanding mode of flight on extant birds“ (Rayner 2001, 378).
- ¹⁴⁰ „As theoretically viable as these two hypotheses may be, the absence of living animals that use protowings to increase running speed works against them. The living examples we do have, like birds, tend to fold up rather than flap their wings when they run, and it is unclear why protofliers would have been any different“ (Paul 2002, 115).
- ¹⁴¹ „It seems clear that during running, a bipedal cursorial coelurosaur would benefit most by presenting the least amount of surface area to the air, in order to minimize profile drag“ (Tarsitano et al. 2000, 681). „How would elongating the scales (or forming protofeathers) in the earliest stages of a cursorial model benefit such an ancestor? For an animal running to gain speed, exposure of as much surface area as possible would be counterproductive and unlikely to favor elongated scales or protofeathers“ (TARSITANO et al. 2000, 680). „Therefore, by running, a cursorial proavis would expend energy only to induce detrimental drag“ (TARSITANO et al. 2000, 680).
- ¹⁴² „If a cursorial animal with extended forelimbs begins to run, the drag on the body and wings increases with the speed squared and with body and wing area, just as in flight. This drag will retard the animal, which has to work even harder to reach the speed needed to generate the lift and thrust required for takeoff“ (NORBERG 1985, 323).
- ¹⁴³ „... coelurosaurs have a center of mass located in the pelvic region and an elongated pubis that is ventrally or anteriorly directed. Both of these characteristics make it difficult to postulate an origin of flight that would involve a gliding phase because the abdomen cannot be flattened into an aerodynamic shape. Moreover, the cursorial model must counteract gravity using the hindlimb and, thus, selection for the power requirement for lift-off would not focus on the forelimb“ (TARSITANO et al. 2000, 676).
- ¹⁴⁴ „The cursorial theory does not adequately explain the origin of encephalization and the neurosensory specializations associated with three-dimensional perceptual control or the transition between rudimentary and fully developed flight“ (CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 591). – „The architecture of the brains of coelurosaurs, their relatively large brains, and their visual acuity are good indicators of arboreal habitats in the vertebrates ... Compared with all the other dinosaurs, the coelurosaurs have larger brains (Hopson 1980) and larger eye sockets, ...“ (595). – „The architecture of the avian brain begins to appear in arboreal coelurosaurs; it is a good index with which to distinguish between terrestrial and arboreal forms of theropods“ (596). – „Brain architecture and vision provide the strongest evidence for the arboreal lifestyle of the coelurosaurs“ (597).
- ¹⁴⁵ „In 2003, Xu et al. (11) described a fully feathered specimen of the small basal dromaeosaur *Microaptor* that bore four wings of fully modern, asymmetrical flight feathers on its forelimbs and legs. ... It is unlikely that a small dromaeosaur could run fast with such an unusual integument and this provides negative evidence for the ground-up hypothesis for the origin of avian flight“ (RUBEN 2010, 2733). „The metatarsus feathers are inconsistent with the suggestions that basal dromaeosaurs are cursorial animals because such long feathers on the feet would be a hindrance for a small cursorial animal“ (XU et al. 2003, 339).
- ¹⁴⁶ „Comparisons of feet in theropods (Fig. 1c) suggest a gradual adaptive modification towards the arboreal habit“ (XU & ZHANG 2005, 176).
- ¹⁴⁷ „... there are no known contemporary analogs of cursorial bipeds that use their forelimbs to run faster, to run and glide, or to swipe at or capture prey, assumptions proposed among various cursorial hypotheses“ (443f.). „Commonly held assumptions within the cursorial school about the plausible function of proto-wings are inconsistent with the ontogenetic biology of extant forms; for example, no extant species uses its wings to run faster, to secure prey or run-glide“ (DIAL et al. 2008, 988).
- ¹⁴⁸ „Not one living species, avian or otherwise, obtains the majority of its food by leaping up after insects. ... All modern animals that regularly pursue airborne insects are themselves adept fliers, ...“ (PAUL 2002, 114).
- ¹⁴⁹ „... critical flaws in theories of the cursorial origin of flight, notably that most models postulate that flapping or rowing the wings would produce additional forward thrust. There is just no recent analogue for this behavior in modern birds, and even birds that flap their wings when running do not use them to increase running speed. Most important, outstretched wings would increase drag on the running animal, necessitating additional force to overcome increased resistance“ (FEDUCCIA 2012, 92). – Vgl. CZERKAS (o.J., 1): „[N]o unequivocal explanation as to how the small arms of ground dwelling dinosaurs could inexplicably become larger and develop the unique anatomy and mobility of the avian flight stroke. Grasping for prey, or extending the arms for balance are, at best, insufficient explanations for how the avian wing could have developed.“
- ¹⁵⁰ Größe Vorderbeine im Vergleich zu Hinterbeinen: 50% bei *Juravenator* und *Huaxiagnathus*, 39% bei *Compsognathus*, 36% bei *Sinosauropteryx*. Zudem Humerus deutlich länger als Elle und Hand meist sehr kurz (FEDUCCIA 2012, 226).
- ¹⁵¹ „Since coelurosaurs are well represented in the fossil record, we should be able to find theropods whose morphology fits the aerodynamic constraints of evolving flight in birds. Instead, we discover that theropods differ from the aerodynamic form that would fit the model that Caple et al. (1983) postulated. Coelurosaurs are too large and are anatomically specialized for cursorial locomotion“ (TARSITANO et al. 2000, 684).
- ¹⁵² „The cursorial theory is untenable because the skeletal anatomy of the progenitors of *Archaeopteryx* show no adaptations necessary for taking off from the ground and remaining airborne, such as large wings or a capacity for vigorous flapping. ... It does not explain the origin of the various pre-flight adaptations, such as small size, the origin of feathers, brain enlargement, large eyes, vision and hearing acuity, neuromuscular

- coordination, elongation of the forelimb, and dorso-ventral flight strokes“ (CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 589).
- ¹⁵³ „The first step in the evolution of bird flight was a change in behavior that resulted in the proavis leaping between branches“ (TARSITANO et al. 2000, 679).
- ¹⁵⁴ „A wide array of Mesozoic birds have recently been discovered; not one of the Early Cretaceous examples found so far is a specialized long-legged runner, contrary to what would be expected if their dinosaurian ancestors were specialized runners. Instead, these early birds often show the adaptations for arboreal habits“ (PAUL 2002, 117).
- ¹⁵⁵ „The result of these collective changes will lead to powered flight“ (CAPLE et al. 1983, 473).
- ¹⁵⁶ „I know of no small tetrapods about the size of *Archaeopteryx* that are primarily terrestrial (e.g., not flying-running forms, or secondarily flightless or degenerate flying forms) and use their forelimbs for balance during fast running or during a leap. And I know of none using the forelimbs as flapping structures to provide forward thrust to increase the length of its leap“ (BOCK 1986, 68).
- ¹⁵⁷ CHATTERJEE (1997, 155) weiter: „Thus, the use of forelimbs for jumping is minimal in these animals and does not mimic a rudimentary flight stroke. As a consequence, selection has favored relatively shorter forelimbs in these animals quite opposite the trend supposed by Caple and associates.“
- ¹⁵⁸ Vgl. CHATTERJEE (1997, 155) „In a fluttering model (...), as soon as the proavians jumped into the air, they would lose airspeed and fall down.“
- ¹⁵⁹ „Flight at low speed is aerodynamically more sophisticated and complex than is flight at high speed. It is unlikely that early birds acquired this sophisticated slow speed flight at the beginning. Foraging in flight requires very fine coordination between the senses and muscles, implying instability and a great degree of manoeuvrability. It is unlikely that such a fine control developed in jumping proavians with a long stabilizing tail“ (CHATTERJEE 1997, 155).
- ¹⁶⁰ Die beiden Autoren halten es aber für möglich, dass *Sinornithosaurus* sekundär flugunfähig ist. Seltsamerweise erwähnen sie für diesen zweiten Schritt auch *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx*, die flächige Federn besaßen und sicher zu mehr als zu einem Sturzflug fähig waren, allerdings noch eher als *Sinornithosaurus* sekundär flugunfähig waren.
- ¹⁶¹ „Virtually everything we know about flight (Norberg 1990) indicates that there are two requisites for the origin of flight in vertebrates: small size and high places“ (FEDUCCIA 2001, 143).
- ¹⁶² „Features that evolved as adaptations to the selective demands of arboreal life include the reversible hallux; the sharp, curved claws of the manus; feathers to regulate heat flow; obligatory homoiothermy; and three-dimensional orientation“ (BOCK 1986, 69).
- ¹⁶³ „Evolution from an unspecialized, free-falling animal to a highly specialized, gliding form can be divided into a large number of small steps; and countless analogous forms can be cited“ (BOCK 1986, 70).
- ¹⁶⁴ „The arboreal model, currently centers around non-dinosaurian taxa and is more parsimonious in that early archosaurs have short pubes that do not preclude an aerodynamic body profile. ... we must remain mindful of the complex aerodynamic dictates of gliding and powered flight and avoid formalistic approaches that coopt sister taxa, with their known body form, as functional ancestors“ (TARSITANO et al. 2000, 676).
- ¹⁶⁵ „Along with unique adaptations for an arboreal lifestyle, *Scansoriopteryx* fulfills predictions from the early twentieth century that the ancestors of birds did not evolve from dinosaurs, and instead were derived from earlier arboreal archosaurs which originated flight according to the traditional trees-down scenario“ (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 841).
- ¹⁶⁶ „Maniraptorans such as *Sinornithosaurus* (Fig. 4b) display characters for climbing vertical trunks, such as the laterally facing glenoid for dorsoventral humeral excursion, a biceps tubercle for inception of the supracoracoideus tendon, elongated forelimbs for grasping trunks, ossification of the sternum for attachment of the pectoralis and supracoracoideus muscles, swivelling wrist joints to allow movement of the hands in the plane of the forearm, longer penultimate phalanges and recurved claws for grasping and hooking onto trunks, a caudally directed pubis to flatten the body, and a stiffened tail as a supporting prop. ... The sequence of such a strong, synchronized forelimb cycle during climbing was a precursor to a flight stroke: up-and-forward and down-and-backward“ (CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 594f.). „Arboreal coelurosaurs not only developed visual acuity but also acquired an enhanced auditory system for balance and hearing to supplement their sense of smell—as is evident from the endocasts of the inner ear region containing an elaborate vestibular system and elongated cochlea (Hopson 1980; Chatterjee 1991, 1997). The large vestibular system, the built-in gyroscope required for three-dimensional orientation, is a prerequisite for active flight“ (CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 598; vgl. auch Anm. 88 im Abschnitt „Kritik der Cursorialtheorie“).
- ¹⁶⁷ „From an analysis of all flying animals, the general conclusion may be offered that flight requires elevated body temperature and the associated higher rates of metabolism – that is higher rates of muscle output both in the amount of force developed and sustained rate of force development. This appears to be especially true for the onset of flying activity (= take-off) of an individual organism“ (BOCK & BÜHLER 1995, 9).
- ¹⁶⁸ „If these suggestions are reasonable, than the evolution of homoiothermy and of feathers in early birds would be associated with maintenance of a constant high body temperature when they were arboreal and inactive“ (BOCK 1985, 203).
- ¹⁶⁹ „Life in trees as opposed to life on the ground is much cooler because trees are shady, exposed to more wind, and away from the concentrated reflected heat of the ground. If the ancestors of birds took to the trees for whatever reason, then they moved into a cooler microenvironment. If these avian ancestors used homoiothermy for a significant aspect of their life, then it could have been useful or essential to evolve a form of obligatory homoiothermy from whatever facultative homoiothermy they possessed“ (BOCK & BÜHLER 1995, 10).
- ¹⁷⁰ „However, effective insulation and protection from the environment, in the form of specialized plumage, may be particularly important to arboreal species“ (KAISER & DYKE 2015, 611).
- ¹⁷¹ „If the changes associated with the evolution of homoiothermy in birds are so expensive, which selective agents might have controlled this evolution, and which factors in the external environment of protobirds might have given rise to these selective agents? ... I postulate that obligatory homoiothermy evolved in protobirds as a result of selective

- agents associated with environmental demands and habits of these animals in trees“ (BOCK 1986, 61). „This entire suite of features is a most complex one and suggests that the evolution of obligatory homiothermy is an „expensive“ (= difficult, with the cost to the evolved organisms high in terms of energetics) evolutionary step, and hence one associated with a significant change in the overall way of life of the organisms. That is, the evolution of obligatory homiothermy is one of the most important changes in the origin of birds“ (BOCK & BÜHLER 1995, 8).
- ¹⁷² „In spite of numerous claims by many paleontologists and others, the evidence supporting obligatory homiothermy in possible reptilian ancestors of birds is exceedingly dubious. ... „Among fossil reptiles, including dinosaurs, no conclusive evidence exists supporting the idea that they were obligatory homiotherms“ (BOCK & BÜHLER 1995, 7).
- ¹⁷³ „... how a glider might evolve into an active flier, which is structurally and aerodynamically far different“ (PADIAN 1982, 11).
- ¹⁷⁴ Die Autoren nennen noch weitere Gesichtspunkte.
- ¹⁷⁵ „When a bird or bat switches from gliding to flapping, it does not do so gradually by starting with small wing beats and then increasing them to full power. Instead, the switch is immediate and total, from static wings to strong flapping strokes. The reason is that small wing flaps do not produce enough thrust to make up for the loss of lift that occurs when wings move from the horizontal plane that produces maximum lift“ (PAUL 2002, 121).
- ¹⁷⁶ „Our calculations can also be used as an argument against an arboreal, gliding precursor to powered flight. Clearly, an arboreal pathway to modern flying birds would have to commence with a quadrupedal, planar animal using stable landing mechanisms. This hypothetical Pro-avis would then have to make the following morphological changes: (1) increase its aspect ratio; (2) change to a metastable bipedal type of landing; (3) lose its planarity; (4) thicken dorsoventrally. Greenewalt's (1960, 1962) conclusions suggest a short-limbed glider would have to develop an extremely rapid wing beat to develop significant lift. This lift would need to be generated close to the animal's center of mass“ (CAPLE et al. 1983, 475). Vgl. auch BALDA et al. (1985).
- ¹⁷⁷ SHIPMAN (1998, 187) kommentiert die Analysen von CAPLE et al (1983) und BALDA et al. (1985): „Their analysis suggested that a glider would have to abandon its ability to glide in order to evolve an ability to flap, unlike a soarer which can freely alternate flapping and 'gliding'. Their research thus suggests that there is an absolute barrier to the evolution of flapping flight from a gliding form.“
- ¹⁷⁸ „The marked differences between gliders and flappers mean that evolving a flapper from a glider might involve almost as many anatomical changes as would evolving a flapper from a terrestrial biped or quadruped“ (SHIPMAN 1998, 187). Im Einzelnen schreibt sie (SHIPMAN 1998): „The 'gliding' practiced by flapping fliers is fundamentally different from true gliding“ (180). „Failure to distinguish clearly between true gliding and intermittent flapping strategies has caused much confusion in the attempts to understand the origin of bird flight“ (181). „Gliding is simply not the same as soaring, a period of non-flapping within flapping flight“ (185). „In contrast a glider and a flapper look entirely different because they have very different adaptations for moving around the world“ (185). „... flappers hypertrophy and greatly elongate the outermost segment of their forelimb, while gliders never do“ (185). „Gliders and flappers also differ dramatically in their characteristic wing and body shapes“ (185). „Flapping requires many distinctive skeletal specializations, such as changes in the shoulder and forearm anatomy, and enlarged and reinforced sternum, and the fusion of the clavicles into a furcula, to anchor flight muscles. Flappers have much larger wings (relative to body weight) than gliders“ (187).
- ¹⁷⁹ „In the first place, gliders have few external or internal modifications for flight except for the membrane stretched between their limbs to help control descent. In contrast, all flying animals are modified extensively, in skeleton and physiology. Among other things, many of their joints are highly specialized, many bones are fused, and their metabolism is high, as sustained flapping requires. Unlike gliders, they are unable to use their forelimbs for much more than flying. Finally, in an ecological sense, gliders and fliers use flight very differently; gliders use the air only for getting from one place to another and dodging predators. But true flying animals hunt for food, trap it, eat it, defend territory, and even mate on the wing. Not only their structural biology, but their entire behavior, is ultimately connected with flight“ (PADIAN 1982, 11).
- ¹⁸⁰ „Gliding have no means at all to power their flight. They are entirely dependent on height, or wind, to extend their trips. True fliers use their muscles to power their flight, employing an aerodynamically effective flight stroke and a wing that is far more complex than the glider's membranes“ (PADIAN 1982, 12).
- ¹⁸¹ „My purpose is to evaluate the supposed problems of the arboreal theory and to develop an aerodynamic model, which shows that a transition from gliding to active flight is mechanically and aerodynamically quite feasible“ (Norberg 1985, 304). Vgl. auch Rayner (1988, 284); seine Argumente für einen Übergang von Gleiten zum aktiven Flug sind sehr vage. Ähnliches trifft auf die Gegenargumente von BOCK (1986, 66) zu.
- ¹⁸² „Development of elongated feathers would have reduced the rate of fall and promoted safe landings“ (Norberg 1985, 303).
- ¹⁸³ „How such weak-winged birds make this aerodynamic transition has not been studied, so the Norberg hypothesis has not been tested“ (PAUL 2002, 122).
- ¹⁸⁴ LINGHAM-SOLIAR (2015b, 129) schreibt dazu: „Therefore, an evolutionary transition from gliding to flapping requires sensory, motor, and behavioral capabilities that can compensate for the instabilities in motion and airflow that reduce glide performance. Bahlman et al. (2013) propose that the following are particularly crucial for any gliding to flapping transition; the ability to detect the effect on airflow on body accelerations and rotations; the ability to control body accelerations and rotations in and about all three axes; and the ability to generate lift greater than body weight. A glider with these sensory, motor, and behavior abilities could be a plausible intermediate between an equilibrium glider and an animal capable of stable flapping flight, and would be exapted for powered flight.“ Der Artikel von DUDLEY et al. (2007) enthält keine näheren Ausführungen darüber, wie der Umbau zum Schlagflug bewerkstelligt werden konnte.
- ¹⁸⁵ „But gliders such as the colugo and flyers such as bats are on completely different branches of the vertebrate tree — and their ecologies are completely different. Moreover, no one has convincingly shown how to

- transform a gliding wing into a flapping one, or that this ever happened. It cannot be assumed that stiff-limbed, quadrupedal gliders evolved the specialized flight stroke“ (PADIAN 2016, 417).
- ¹⁸⁶ „Indeed there is no evidence that any group of gliding animals, living or extinct (and records of them reach back two-hundred-million years) are, or have ever been, ‘on their way’ to active flight“ (PADIAN 1982, 12).
- ¹⁸⁷ „No modern gliding animal can even approach the conditions necessary for flapping flight. It is highly unlikely that an ancestral glider could do likewise. Thus, gliding animals do not fit a plausible model (based on physical conditions and characteristics) to explain the evolutionary pathway leading to powered flight. In fact, it is highly probable that use of an arboreal habitat was one of the last (and most recent) adaptive zones to be occupied by birds“ (CAPLE et al. 1983, 475).
- ¹⁸⁸ „[T]here are no known examples of gliders having evolved directly into soarers; the latter have always evolved from powered fliers. For that matter, no gliders have evolved very large airfoils in order to extend glides to very long distances“ (PAUL 2002, 121).
- ¹⁸⁹ „[T]here is no reason to assume that a gliding animal will necessarily evolve powered flight. Birds from *Archaeopteryx* onward have not used the hind limbs as airfoils and do not involve them in the flight stroke“ (PADIAN 2003, 451).
- ¹⁹⁰ „However, of the hundreds of parachuting and gliding nonavian vertebrates, not a single extant species exhibits tendencies toward powered flight (i.e., there are no intermediates between gliders and flappers), indicating that gliding and parachuting are sufficient locomotor strategies in their own right and should not be considered a requisite pathway leading to powered flight“ (DIAL et al. 2006, 443f.).
- ¹⁹¹ „A serious flaw with the assumption of a gliding precursor transitioning towards flapping is the fact that not a single species, among hundreds of living non-avian vertebrate gliders, flaps their webbed appendages to generate powered thrust or lift“ (DIAL et al. 2008, 988).
- ¹⁹² „One of the central problems with the arboreal theory is that modern arboreal gliders look nothing like birds (and, come to think of it, neither does Heilmann’s gliding *Proavis*). Arboreal gliders, such as tree squirrels or the gliding agamid lizard *Draco*, are quadrupeds with narrow, elongated bodies and membranous gliding planes between the pectoral and pelvic appendages (Peters and Gutmann 1985). If all you simply want to do is glide from one tree to another, the easiest „solution“ is a fold of skin extending from the sides of the body and supported by all four limbs (or extended ribs in *Draco*). Minimal steering is required, and indeed modern gliding animals show little specialization for maneuvering in the air (Peterson 1985). In many respects the arboreal theory better explains how a bat or pterosaur might have evolved, with relatively simple membranous wings connected to both pectoral and pelvic limbs. Some arboreal theorists see homiothermy as a separate issue, not bound to the development of feathers and flight (Feduccia 1980). Others say that feathers and homiothermy were intimately linked and that arboreal, short-feathered proto-birds only later developed the elongated feathers necessary for gliding and flight (Bakker 1986; Paul 1988). Neither arboreal-homiothermy theory really addresses the complexity of feathers, since both bats and pterosaurs adapted well to flight with membranous wings and hairy or hairlike thermal protection, rather than anything as complex as feathers“ (PROCTOR & LYNCH 1993, 88).
- ¹⁹³ „The more than 30 phylogenetically independent lineages of arboreal vertebrate gliders lend strong indirect support to the ecological feasibility of such a trajectory“ (DUDLEY et al. 2007, 179).
- ¹⁹⁴ „After all, gliding and soaring are much more energy efficient than power flying the same distance. For a bird, the power output during gliding is only about twice the power output during rest, whereas the energy needed to sustain level flapping flight is ten to twenty times the resting level (Pennycuick 1989, Butler 1991, del Hoyo et al. 1992–99)“ (PAUL 2002, 117). Vgl. LINGHAM-SOLIAR (2015b, 105): Der Gleitflug der Heringsmöwe erfordert nur das 2,17fache des Grundumsatzes.
- ¹⁹⁵ PAUL (2002, 122) weiter: „Why, they ask, would arboreal gliders that can climb and then travel from tree to tree aerially be under selective pressure to evolve powered flight? In addition, these researchers argue that once passive gliding evolved, switching over to flapping powered flight would be difficult or impossible. These are reasonable opinions. Short-range gliding is itself a sophisticated activity that can indeed result in anatomical adaptations quite different from those seen in active fliers. ... They have further argued that the aerodynamics involved in transitioning from gliding flight to powered flight would have been so adverse as to make the transition impossible (this issue is discussed later in this chapter).“
- ¹⁹⁶ „Even poor gliders have some control and stability. The selection pressure for control and stability in a gliding proto-bird, proto-bat, and proto-pterosaur must have been high, probably tremendously higher than for a proto-bird jumping on the ground after insects, and may have evolved stepwise and simultaneously with the ability to glide. The evolution of control and stability includes the evolution of larger wings and also the ability to coordinate wing movements (twisting, retraction, etc.)“ (NORBERG 1985, 305f.).
- ¹⁹⁷ „Gliding and soaring in extant birds is a derived behavior, concentrated in larger species ... It is not at present possible to identify any Mesozoic bird that must have used gliding or soaring as its primary mode of flight“ (RAYNER 2001, 366).
- ¹⁹⁸ „Non-avian theropods, including the small, feathered deinonychosaurs, and *Archaeopteryx*, consistently and significantly cluster with fully terrestrial extant mammals and ground-based birds, such as ratites. Basal birds, more advanced than *Archaeopteryx*, cluster with extant perching ground-foraging birds. Evolutionary trends immediately prior to the origin of birds indicate skeletal adaptations opposite that expected for arboreal climbers. Results reject an arboreal capacity for the avian stem lineage, thus lending no support for the trees-down model. ... „A terrestrial origin for the avian flight stroke challenges the need for an intermediate gliding phase, ...“ (DECECCHI & LARSON 2011, 1).
- ¹⁹⁹ „Extant arboreal vertebrates have a suite of adaptations different from their terrestrial counterparts to aid in moving along thin diameter branches, such as large phalangeal indices and extremely mobile shoulder/hip and wrist/ankle joints ... Any arboreal setting for the origin of flight, ... is expected to present some degree of arboreal adaptations in avian antecedents“ (Dececchi & Larsson 2011, 2). „[N]on-avian theropods would have been unable to descend using either

head or tail first methods, a necessary function in any pre-gliding non-avian taxa“ (DECECCHI & LARSSON 2011, 8).

„All non-avian theropods lack the level of flexibility in the hindlimbs, especially the ankle joint, present in advanced climbers. Without the ability to rotate their ankles or even to slightly invert them, non-avian theropods would not have been able to grip branches with their hindfeet except when standing orthogonal to it. All non-avian theropods, and the first bird *Archaeopteryx*, lack a reversed hallux. A reversed hallux has been argued for the London specimen of *Archaeopteryx*, but this state is the result of disarticulation (pers. obs.). A definitive, reversed hallux first appeared in the basal avian *Sapeornis*, is present in many other Cretaceous birds, and is crucial for arboreal locomotion in extant birds because they cannot rotate their ankles“ (DECECCHI & LARSSON 2011, 8).

„Nearly all limb metrics have opposing evolutionary trends from what is expected in a clade evolving towards a highly arboreal lifestyle“ (DECECCHI & LARSSON 2011, 9).

²⁰⁰ „Unlike non-avian theropods and *Archaeopteryx*, other early Mesozoic birds cluster with perching birds and have limb indices and hindfoot adaptations that suggest they were adept at perching in trees“ (DECECCHI & LARSSON 2011, 9).

²⁰¹ „[C]limbing and flying involve different sets of muscles and require very different movements of the various fore- limb components. In all probability, selective forces that tended to perfect one activity would not have been optimal for the other“ (OSTROM 1974, 35).

²⁰² „An adaptive advantage of the linkage system of the elbow and the wrist is even less probable in a climbing prebird. However both constructions are very advantageous in a wing (PETERS 1985, 245). – Baumtheorie sei unplausibel, da die Tiere (wieder) auf Bäume klettern mussten, wenn sie mit Gleitflug begonnen haben; dafür sind aber Federn an den Vorderextremitäten hinderlich (PETERS 1985, 247).

„... It is most improbable that a hand which is only capable of ulnar abduction would be used for running or climbing: for such activities this hand would be a most inconvenient construction. Ulnar abduction and the prevention of other hand movements, however, are very practical qualities for wings“ (PETERS 2002, 350).

²⁰³ „It is most improbable that a hand which is only capable of ulnar abduction would be used for running or climbing: for such activities this hand would be a most inconvenient construction. Ulnar abduction and the prevention of other hand movements, however, are very practical qualities for wings“ (PETERS 2002a, 350).

²⁰⁴ „*Archaeopteryx* und seine Maniraptora-Vettern zeigen keine offenkundigen Anpassungen ans Baumleben, etwa voll ausgebildete Klammerfüße. Vielleicht vermochten einige von ihnen Bäume zu erklimmen; aber keine Analyse hat bisher überzeugend demonstriert, wie *Archaeopteryx* mit seinen Vordergliedmaßen hätte zugleich klettern und fliegen können“ (PADIAN & CHIAPPE 1998b, 46). Für eine Kletterfähigkeit sprechen sich dagegen z. B. FEDUCCIA (1993) und YALDEN (1997) aus.

²⁰⁵ Unter den heutigen Wirbeltieren sind Vögel die einzigen, bei welchen Vorder- und Hinterextremitäten Teile zweier unabhängiger Fortbewegungssysteme sind (CHIAPPE 1995, 353).

²⁰⁶ „All nonavian flyers, past and present, are or were

quadrupedal fliers with greatly diminished terrestrial locomotory mobility and versatility. Birds are the exception“ (OSTROM 1991, 481).

²⁰⁷ „[T]here is not the faintest indication that the pelvic limbs ever have been part of the flight apparatus. This is quite strange. One should expect that an organism beginning to fly should try to get the greatest possible airfoil. ‘Beginning to fly’ means here ‘beginning as a glider’... There must have been some external speed generating force which enabled early fliers to enter the stage of active flight at low energetic costs. Such an easily available force is gravity. Gravity-supported gliding could have been the beginning of flight. In this case one should expect that organisms beginning to fly should do their best to get the greatest possible airfoil as can be seen in all primitive flyers like flying frogs, flying squirrels etc... The legs never got free from this involvement. Not so in birds!“ (PETERS 2002a, 349).

²⁰⁸ „The major requirements for early gliding without help from elongated scales or protofeathers is small size, a flattened ventrum, and body proportions that do not have any massive areas to cause unbalanced rotations and pressure drag. These conditions are not met by any known coelurosaurs. The primitive, antero-ventrally directed pubes in coelurosaurs might have precluded their flattening the belly for gliding. Thus, the major source of lift—the body—is inconsistent with the demands of flight and alone may have precluded the evolution of flight in any known coelurosaurs, if our arguments hold that a gliding stage is a necessary intermediate“ (Tarsitano et al. 2000, 682).

²⁰⁹ „However, gliding tree-to-tree poses its own difficulty: landing“ (SHIPMAN 1998, 178). Unfortunately, few habitats offer trees so closely spaced that gliding is the only mode of tree-to-tree-travel needed throughout an animal’s entire lifetime“ (SHIPMAN 1998, 178f.).

²¹⁰ „The presence of long feathers on the tibia and tarsus of nonavian paravians has been cited as evidence for a four winged gliding origin of flight and an arboreal stage in avian evolution [13,16]. It has been argued these feathers would have interfered with terrestrial locomotion which would have induced feather damage [9]. This argument fails to account for the fact that even if *Microraptor* was an arboreal animal it would have to move within the branches (either as a biped or a quadruped), thus engendering the same degree of damage as in a terrestrial setting. Thus any argument that the hindlimb feathers would reduce locomotory ability are equally applicable to a terrestrial or an arboreal context“ (DECECCHI & LARSSON 2011, 8f.).

²¹¹ „Scansoriopterygids are small, arboreal archosaurs with feathered wings from the Jurassic which had plesiomorphous skeletons that do not have the salient characters necessary to be regarded as dinosaurs“ (Czerkas & Feduccia 2014, 849). *Scansoriopteryx* does have sufficient avian characters to be considered as a basal bird, at a four-winged gliding stage in the evolution of flight. These extremely basal birds were clearly arboreal with the pes having a perching ability, and a climbing function made possible by the enlarged grasping range of the manual digits“ (849).

²¹² „[T]he secondary flightless scenario necessitates that maniraptorans are not true theropods or dinosaurs because they would have been derived from birds more or less at the evolutionary level seen in *Scansoriopteryx*, or at a slightly more advanced stages“ (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 842). „Dromaeosaurs and troodontids with flight feathers should not be

- regarded as non-avian dinosaurs, because they are derived after *Scansoriopteryx* which makes them birds regardless of what degree of flight ability they might have possessed. This also indicates that larger flightless forms, including dromaeosaurs and other maniraptorans, are not simply precursors to extant birds but should be recognized as basal secondarily flightless birds. Instead of regarding Aves as a sub-Class derived from dinosaurs, *Scansoriopteryx* reinstates the validity of regarding Aves as a separate Class uniquely avian and non-dinosaurian“ (850).
- ²¹³ Vgl. „However, none of the historical theories regarding the evolution of avian flight adequately explains the functional value of a transitional wing to a protobird“ (DIAL et al. 2006, 437).
- ²¹⁴ „The details, I am afraid, are unattainable for reconstruction“ (PETERS 1985, 247).
- ²¹⁵ Die Aussage von PETERS (1985, 247), „Of course these are not strict proofs for my hypothesis but at least there are no contradictions“ ist vor diesem Hintergrund ausgesprochen schöngefärbt.
- ²¹⁶ „Moreover, the elevated land theory does not provide a good explanation for the evolution of obligatory homoiothermy. Nor does it provide an explanation for the evolution of a three-dimensional orientation which is a highly desirable or essential prerequisite for the evolution of aerial locomotion“ (BOCK & BÜHLER 1995, 10).
- ²¹⁷ The central problem of the evolution of flight is how the flight stroke evolved, because without it, flapping is not effective“ (PADIAN 2003, 452).
- ²¹⁸ „Further elongation of the arms and hands, a change in the orientation of the shoulder joint, a shift in innervation and behavior related to changing functions of the flight stroke muscles, and the elaboration of feathers into a competent airfoil are four derived states crucial to the evolution of flight“ (PADIAN 2001, 257).
- ²¹⁹ PADIAN (2001, 268) nennt einige Konstruktionsänderungen, die eintreten mussten: „The consilience of available lines of evidence suggests that the flight stroke of birds was modified from the predatory stroke of tetanuran theropods. Development of the furcula and sternum and their attendant musculature was instrumental in producing the downstroke. This was facilitated by a change in orientation of the shoulder socket and the action of muscles associated with the flight stroke, as well as by the elongation of the forelimb (especially the hand) and the evolution of individual feathers into an airworthy wing.“
- ²²⁰ Er kommt dabei zum Schluss: „Although it may have been more difficult logistically to evolve flight from the ground up than from the trees down, most of the perceived obstacles to this pathway appear less formidable than before“ (PADIAN 2001, 268).
- ²²¹ Intensiv bei Chukarhuhn untersucht. Bevor die jungen Hühner fliegen können nutzen sie WAIR als Übergang zum adulten Fliegen.
- ²²² „More simply, where else can one find an incipient avian wing but on a baby bird? Thus, extant ontogenetic transitional forms provide observable, logical functional explanations of putative adaptive intermediate stages“ (DIAL et al. 2006, 437).
- ²²³ „[P]rotowing-to-wing developmental transitions mirror the protowing-to-wing evolutionary transition in many ways“ (HEERS et al. 2014, 463).
- ²²⁴ „[O]ntogeny of WAIR demonstrate functionally adaptive intermediate stages or steps, it demonstrates an adaptive continuum between featherless forelimbs, protowings with symmetrical feathers, and derived wings with asymmetrical feathers and a complex wing stroke“ (DIAL et al. 2006, 443). „WAIR does demonstrate how transitional stages of protowings may have been adaptive, particularly to small bipedal cursors“ (BUNDLE & DIAL 2003, 4562).
- ²²⁵ „These results are consistent with the wings actively assisting the legs in ascending inclined surfaces, effectively acting like the spoilers on a race car to improve traction „ (DIAL 2003, 403).
- ²²⁶ „Lacking the supracoracoideus pulley and the keeled sternum, the protobirds, such as the feathered dromaeosaurs and *Archaeopteryx*, could not perform these complex wing movements to generate the thrust required for a vertical ascent, as proposed by Dial. It appears that the WAIR motion involves fully developed wing movement and is only possible when birds have learnt how to perform complex wing movements, after acquiring the supracoracoideus pulley, which was absent in *Archaeopteryx* and its immediate ancestors“ (CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 591).
- ²²⁷ „Many skeletal features associated with powered flight in extant adult birds (e.g., robust pectoral girdle, channelized wrist) are conspicuously absent in non-avian theropods and basal avialans“ (HEERS et al. 2014, 460), ebenso fehlt ein verknöchertes Brustbein als Ansatzstelle für Flugmuskulatur, und Federn waren nicht gut entwickelt.
- ²²⁸ „However, the WAIR is based on study of living birds; although immature and with aerodynamic incapable wings, they do have highly derived musculoskeleton that is capable of performing modern style of wing stroke, which is not the case in either *Archaeopteryx* or its theropod ancestors“ (WANG & ZHOU 2017, 18).
- ²²⁹ „WAIR also requires a full and powerful flight stroke ... „Because WAIR is a behavioural trait without osteological specializations, the phylogenetic placement of the flight stroke before the divergence of Neornithes makes it impossible to determine if WAIR is ancestral to the avian flight stroke or derived from it. ... make WAIR in and of itself insufficient to compensate for the lack of arboreal adaptations seen in non-avian theropods“ (DECECCHI & LARSSON 2011, 9).
- ²³⁰ „Moreover, the lack of fusion or rigidity in the critical regions of the pelvis, synsacrum, tibiotarsus, and tarsometatarsus indicate that feathered coelurosaurs similar to those from China (the presumed ancestors of birds) were not specialized for running uphill like a chukar“ (CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 592).
- ²³¹ „Flapping flight and WAIR both originated at or crownward of the base of the clade Ornithothoraces, in which the shoulder joint is oriented as in extant birds“ (SENER 2006, 311).
- ²³² „Past hypotheses driven by cursorial scenarios and WAIR focus on symmetric forewing flapping as a means to produce forces for traction or weight support, with maneuvering and the ability to redirect such forces only occurring later. These were not supported by the patterns we observe here, which suggest a range of maneuvering ability was present from the beginning, with changes that reflect increasing aerial ability“ (EVANGELISTA et al. 2014, 20).
- ²³³ „*Alectoris*, however, is capable of powered flight; both adults and juveniles have the necessary morphology (not yet seen in the antecedents of birds)“ (NUDDS & DYKE 2004, 994). „WAIR (...) has not yet been demonstrated in an organism using simple kinematics (so far only a bird and then using highly developed wing-kinematics), so whether WAIR provides a

- plausible scenario for the early development of the flight-stroke is not yet certain“ (NUDDS & DYKE 2004, 1001).
- ²³⁴ „The importance of WAIR to the origin and evolution of flight is clearly not a directly testable hypothesis“ (BUNDLE & DIAL 2003, 4562).
- ²³⁵ „... no thrust based locomotory method succeeded in providing an adequate evolutionary pathway with an obvious evolutionary trend that surpassed biophysical thresholds, ...“ (DECECCHI et al. 2016, 28). „Thus, the hypothesis that incremental gains in WAIR would have adaptive benefits and drove forelimb and pectoral evolution in non-avian theropods is not supported as no non-paravian maniraptoran show any capability to perform this behavior“ (DECECCHI et al. 2016, 29).
- ²³⁶ „The WAIR capabilities of extant birds may be a direct result of their advanced powered flight adaptations rather than a precursor for it. Because the factors that facilitate WAIR are the same as those that permit flight (increased wing area, muscle resources, and flapping arc), WAIR may be more of a spandrel that extant birds have capitalized on rather than a selective pathway. Thus, we propose instead that juvenile birds exapted the flight stroke for use as an escape technique before they were capable of takeoff and flight, and this derived escape response was only possible once the complex flight adaptations of derived birds evolved“ (DECECCHI et al. 2016, 28).
- ²³⁷ „Ontogenetic versus phylogenetic signals. ... As our data shows there is no evidence of WAIR in non-paravian theropods, this challenges the hypothesis that modern bird ontogeny recapitulates the pathway to the origin of flight. Although it is tempting to suppose that behaviours young, non-volant extant birds undertake can offer some insight into the origins of flight, modern bird chicks do not present plesiomorphic morphologies. ... These differences combined with those in muscle mass and neuromuscular pathways differentiate the ontogenetic [*sic!*] transitions of juvenile birds from evolutionary ones regarding avian origins. This is especially true as the exemplar non-avian theropod taxa (...) do not represent an anagenic sequence but are instead derived members of lineages separated by tens of millions of years“ (Dececchi et al. 2016, 27).
- „These embryonically established neural controls are thus available to the earliest hatchlings of modern birds (volant or not) but non-avian theropods may not have had neuromuscular control or the coordinated flapping behaviours even extant chicks do“ (DECECCHI et al. 2016, 28).
- ²³⁸ „We propose that birds evolved from predators that specialized in ambush from elevated sites, using their raptorial hindlimbs in a leaping attack. Drag-based, and later lift-based, mechanisms evolved under selection for improved control of body position and locomotion during the aerial part of the attack. Selection for enhanced lift-based control led to improved lift coefficients, incidentally turning a pounce into a swoop as lift production increased. Selection for greater swooping range would finally lead to the origin of true flight“ (GARNER et al. 1999).
- ²³⁹ „It is hard to see how useful lift could be produced by a feather any less complex than those of modern birds: without barbules to hold together adjacent barbs the integrity of the vane would be lost. The pouncing proavis model, however, proposes that selection for drag-based control initiated the evolution of aerodynamic feathers“ (GARNER et al. 1999, 1264f.).
- ²⁴⁰ „One potential problem with a pouncing proavis is that we do not know why a cursorial dinosaur became a sit-and-wait ambush predator“ (HEDENSTRÖM 1999, 375).
- ²⁴¹ „Proto-avian ancestors of *Archaeopteryx* and *Microaptor* probably flapped their sparsely feathered limbs synchronously while descending from leaps or heights, with such ‘flutter-gliding’ presented as a synthesis of the two earlier theories of flight origin (making use of the available potential energy from gravity, involving wing thrusts and flapping, coping with air resistance that slows air speed, but effecting positive fitness value in providing lift and slowing dangerous falls)“ (LONG et al. 2003, 9). – „It defines ‘flutter-gliding’ as a flapping descent from a high prominence or tree canopy. Glissading is an analogous term from mountaineering, describing rough mountain descents and lessening of the final impact“ (LONG et al. 2003, 10). – „We hypothesize that in the feathered proto-birds, flutter-gliding was functional and highly adaptive during descent from high perches, such as trees or cliffs, and preceded gliding with set wings and eventually flapping flight. Physical theory based on Newton’s principles supports this synthesis, and rules out the ground-up theory“ (LONG et al. 2003, 24).
- ²⁴² „Here we also describe ‘stability flapping’, a novel behaviour executed for positioning and stability during the initial stages of prey immobilisation, which may have been pivotal to the evolution of the flapping stroke“ (FOWLER et al. 2011, 1). – „... we present the more parsimonious ‘flapping first’ hypothesis: that basal paravians exhibited a range of flapping behaviours unrelated to flight [96,97], but that it was only in Avialae where true flapping flight evolved as a method of aerial locomotion“ (FOWLER et al. 2011, 11).
- ²⁴³ „Various hypotheses combine aspects of the arboreal and terrestrial scenarios. For example, Pennycuik (1986) and I (Paul 1988a) have suggested that flight evolved among climbers that leapt and then glided through the air. In this scenario, proto-birds achieved greater control during leaps between branches or other high places by developing distal control surfaces. The use of airfoils to increase lift extended the range of these leaps. Range was further increased by enlargement of the airfoils and by the application of gradually increasing power via flapping until sustained level flight and, eventually, climbing flight were achieved. This scenario additionally sees the climbers as having evolved from ground runners“ (PAUL 2002, 112).
- ²⁴⁴ „My cursorial predator theory is in fact speculative. But the arboreal theory is also similarly speculative“ (OSTROM 1979, 47)
- ²⁴⁵ Bis in die 1990er-Jahre, vor der Entdeckung der zahlreichen chinesischen Kreide-Fossilien, knüpften viele Argumente vor allem an der Anatomie von *Archaeopteryx* an. War dieser bodenlebend oder konnte er auch klettern? Autoren wie OSTROM (1986), die *Archaeopteryx* als ausschließlich bodenlebend rekonstruierten, betrachteten dies als Argument gegen die Baumtheorie und somit indirekt als Beleg für die Cursorialtheorie. Denn *Archaeopteryx* konnte fliegen, und wenn er nicht baumlebend war, mussten seine Vorläufer den Flug vom Boden aus erworben haben. Das ist allerdings kein gültiges Argument für die Cursorialtheorie, denn über den Modus des Flugerwerbs wird damit nichts gesagt. Durch die neueren Funde auch baumlebender Maniraptoren ist dieses „Argument“ zusätzlich in Frage gestellt. Aber auch für die Kletterfähigkeit von *Archaeopteryx* werden von einigen

- Forschern anatomische Merkmale wie z. B. die Form der Klauen (FEDUCCIA 1993, YALDEN 1997) ins Feld geführt (vgl. LINGHAM-SOLIAR 2015b, 168-170).
- ²⁴⁶ Vgl. PICKRELL (2017): „The distribution and type of feathers on its body are not consistent with the currently preferred scenario about the evolution of bird feathers and flight. That scenario assumes that long pennaceous feathers on arms and legs originated with arboreal four-winged gliders such as *Microraptor*.“
- ²⁴⁷ Evolution ohne Selektion wäre noch problematischer, weil in diesem Fall davon ausgegangen werden müsste, dass sich Voraussetzungen für die Flugfähigkeit latent zufällig entwickelt hätte, was angesichts der Fülle der dafür erforderlichen Voraussetzungen völlig unglaubhaft wäre.
- ²⁴⁸ „Explanations of flight origins are conjectural and, as such, unlikely ever to be tested“ (BURGERS & CHIAPPE 1999, 62).
- ²⁴⁹ „[T]he issue of whether birds evolved flight in trees or on the ground is effectively dead, because it isn't testable. We're not likely to find a fossilized bird in its fossilized tree, about to jump off a fossilized limb“ (PADIAN 2003, 452).
- ²⁵⁰ „If protobirds ... turn out to be well adapted for climbing, then the arboreal hypothesis will be supported. The presence of symmetrical distal feathers will confirm the drag variant of the pounce hypothesis. Asymmetrical distal feathers will favor the gliding or leaping hypothesis or both. Evidence for a weak flight musculature will favor the gliding hypothesis“ (PAUL 2002, 123).
- ²⁵¹ „Although it is impossible to directly test either of these theories, it is possible to test one of the requirements for the trees-down model, that of an arboreal paravian“ (DECECCHI & LARSON 2011, 1; Hervorhebung hinzugefügt).
- ²⁵² „The major argument against this theory is that the foot structure of *Archaeopteryx* is not adapted for perching on branches, that is, the toes of *Archaeopteryx* do not form a good grasping foot with strong opposable toes. But this could be because arboreal avian ancestors used both the forelimbs and hindlimbs to grasp the tree“ (BOCK & BÜHLER 1995, 10). Diese Problematik diskutiert auch SHIPMAN (1998, 192ff.).
- ²⁵³ „In fact, the earliest fossil birds generally lack arboreal specializations of the skeleton“ (GAUTHIER & PADIAN 1985, 193).
- ²⁵⁴ PADIAN (2001; 264) nennt hier: Die für den Beuteerwerb angepasste Vorderextremität basaler Maniraptorren passt nicht zum Klettern, die Proportionen ihrer Hinterextremitäten passen nicht zum Klettern und ihr Körperschwerpunkt passt nicht zum Gleitflug.
- ²⁵⁵ „[T]he sternum, coracoid, furcula, long arms and hands, and semilunate carpal. The character states of these features in maniraptorans differ from those in basal theropods, as described above. Most of these features ostensibly relate to improvement of the predatory stroke“ (PADIAN 2001, 265).
- ²⁵⁶ Man hätte annehmen müssen, dass das Schlüsselbein bei Theropoden verloren gegangen war, dann aber bei *Archaeopteryx*, der eine Furcula besaß, reevolvierte. Das widersprach Dollos Gesetz der Unumkehrbarkeit.
- ²⁵⁷ So schreibt OSTROM (1979, 47): „One of the key criticisms that has been leveled at this hypothesis [Cursorialhypothese] is that, once the animal is airborne, the main thrust source (i. e. traction of the hind feet against the ground) would be lost and velocity would diminish. However, at this primitive 'flight' stage there might well have been selective advantage in lifting up off the ground, at least momentarily – either for escape, or in pursuit of prey – that outweighed any disadvantage caused by loss of traction.“
- ²⁵⁸ „It is unlikely that any evidence from the fossil record could directly resolve the question of whether flight evolved in the trees or on the ground“ (PADIAN 2001, 256).
- ²⁵⁹ „[S]cansorial and arboreal adaptations are not plesiomorphic characters of birds“ (GAUTHIER & PADIAN 1985, 185); „[N]on-arboreality is also a plesiomorphic characteristic of birds“ (GAUTHIER & PADIAN 1985, 193).
- ²⁶⁰ „There has been a great deal of convergence in theropod phylogeny, as many workers have recognized, ...“ (WITMER 1991, 460).
- „Considering the distribution and combination of morphological characters in the fossil record it goes clear that many or even most characters considered typical of birds, like reduction of teeth, reduction of manual claws, the horny bill, the pygostyl, reduction of the fibula etc., evolved more than once“ (PETERS 2002a, 353).
- „An accurate phylogeny is the basis for understanding avian origins, but coelurosaurian systematics is plagued by large amounts of missing data and prevalent homoplasies, ...“ (XU et al. 2009, 434).
- „[G]iven the presence of widely distributed reversals and convergences in coelurosaurian evolution (especially with respect to bird-like features) „ (XU et al. 2010, 3975).
- „Convergent evolution and mosaicism in character evolution among paravians is commonplace“ (TURNER et al. 2012, 137).
- ²⁶¹ „If protobirds prove to be poorly suited for climbing, then the ground-up hypothesis will be *verified*“ (PAUL 2002, 123; Hervorhebung hinzugefügt).
- ²⁶² „Thus participants in the debate have often chosen their position not by endorsing that theory which they believe to be true, but by allying themselves against that which they believe to be false. ... the key factor in determining a particular scientist's stand on the origin of bird flight is often the extent of the weaknesses in the rejected theory, not the strength of the supporting evidence of the supported one. ... It is also a particularly dangerous choice if there should turn out to be a third, as-yet unimagined alternative to these two theories“ (SHIPMAN 1998, 175).
- ²⁶³ „All ideas remain active because almost none can be falsified“ (WITMER 2002, 17).
- ²⁶⁴ Und an anderer Stelle: „Although the original functional advantage of the first feathers remains a mystery, the ultimate explanation for the origin of the feather must have involved selection for epidermal appendages that emerged from the skin“ (PRUM & BRUSH 2002, 287).
- ²⁶⁵ „For a gliding vertebrate, however, there is no selective advantage to acquire streamlined body contours and surfaces. And for a bipedal vertebrate there would be no selective advantage to start to spread its forelimbs while running. Such a motion, which is a necessary first step towards flapping flight, would be counterproductive by increasing drag and unnecessary for a voluntary reduction of speed (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 568).
- ²⁶⁶ „Downy structure is taken to indicate that they arose for thermal insulation and pennaceous structure is taken to indicate flight. Both types of barbules have been said to be primary, yet it is difficult to imagine how either could have evolved from the other. They are both specialized, but for different ends, the one for

- holding the barbs together and the other for keeping them apart“ (STETTENHEIM 2000, 469).
- ²⁶⁷ „[I]t is most improbable that a hand which is only capable of ulnary abduction would be used for running or climbing: for such activities this hand would be a most inconvenient construction. Ulnary abduction and the prevention of other hand movements, however, are very practical qualities for wings“ (PETERS 2002, 350). Vgl. PETERS (2002, 351): „In connection with our discussion it is important to recognize the fact that the entire mechanism would be very unsuitable in a limb used for climbing, and that it could not possibly evolve in such a limb. A climber's hands should be movable rather in a dorso-plantar plane and independent from movements of the forearm. From an engineering point of view the mechanical conditions of avian forelimbs are far from a climber's adaptations.“
- ²⁶⁸ „What is required is a theory of the origin of feathers that is based on available evidence and that is independent of hypotheses about their presumed ancestral function“ (PRUM 1999, 292).
- ²⁶⁹ „Feathers (*i. e.*, with well-defined rachis and barbs) are, therefore, most reasonably interpreted as having evolved primarily in association with flight, rather than for thermoregulatory purposes. As Feduccia (1996, p. 130) points out, 'Feathers are the most complex appendages produced by the epidermis in any animal. ... their entire structure is oriented toward an aerodynamic end, and their structure, in both contour and flight feathers tends to degenerate in secondarily evolved flightless lineages. ... Indeed, that feathers would represent gross 'overkill' for an insulating integumentary structure is perhaps the strongest argument against their having evolved in that initial context.' (RUBEN & JONES 2000, 592).
- ²⁷⁰ „Flight, in efficient, neornithine birds, is terribly expensive. It is so expensive that the ability to fly is subject to enormous negative selection whenever circumstances permit survival without it. In the competition between the flying and non-flying descendants of island colonizers, the non-flyers seem to triumph in the blink of a geological eye. But, if this be true of efficient, highly derived neornithine flyers, how could a relatively inefficient, proto-archaeornithine almost-flyer ever overcome this negative selection and develop flight in the first place?“ (<http://palaeos.com/vertebrates/coelurosauria/alvarezsauridae.html>)
- ²⁷¹ „Man darf daraus mit großer Sicherheit schließen, daß der Einsatz als Teil des Flugapparates nicht die erste Funktion der Feder gewesen sein kann, man nähme denn an, daß die sehr ausgereifte Konstruktion der Schwung- und Steuerfedern schlagartig entstanden sei und die anderen Federformen davon abzuleiten seien“ (PETERS 2001, 393).
- ²⁷² „If feathers were evolved for insulation and then exapted for flight it is difficult to understand why such a complex structure was developed for the initial purpose. Hair-like structures would have been simpler to build. Thus the developmental complexity of feathers contradicts Regal's (1985) interpretation on both biomechanical and embryological grounds“ (TARSITANO et al. 2000, 683).
- ²⁷³ Wie Säuger zeigen, kann auch durch Haare ein effektives Fell gebildet werden (PETERS 2001, 397).
- ²⁷⁴ Da Flug energieintensiv ist, erscheint Endothermie dafür eine günstige Voraussetzung zu sein. RUBEN & JONES (2000) sehen allerdings keinen nachweisbaren Zusammenhang zwischen der Entstehung der Endothermie und Entstehung von Federn. Sie argumentieren wie folgt (S. 585): Fossile und physiologische Daten weisen darauf hin, dass eine verbesserte Thermoregulation wahrscheinlich wenig mit der Erhöhung der Stoffwechselrate bei Säuger- oder Vogelvorfahren zu tun hatte. Daher sind Federn und Krafflug wahrscheinlich lange vor der Entwicklung von Endothermie evolviert. Das hieße, dass der Selektionsdruck für Federn die Flugfähigkeit war, nicht die Thermoregulation (RUBEN & JONES 2000, 591, 592).
- ²⁷⁵ „To use the metaphor of the adaptive ramp, the step from no feathers to a sufficiently dense covering of feathers, each long enough to help trap a layer of insulating air, is too steep, and an intermediate stage that can bridge the two is needed“ (PERSONS & CURRIE (2015, 859).
- ²⁷⁶ „None of the proponents of the insulation theory argued that the primitive feather was down-like. ... but could well have served as sun shades to prevent excessive heat from entering the animal's body. ... Most proponents of the insulation theory agree that the evolution of homoiothermy predated the evolution of avian flight. ...“ (BOCK 2000a, 481).
- ²⁷⁷ „Unless *Epidexipteryx* is interpreted as secondarily flightless, the absence of pennaceous limb feathers in this taxon suggests that display feathers appeared before airfoil feathers and flight ability in basal avialan evolution“ (ZHANG et al. 2008, 1107).
- ²⁷⁸ „Nach diesen Analysen dienten den Raubdinosauriern lange Federn an Armen, Beinen und Schwanz zunächst vermutlich nicht zum Fliegen, sondern als Signalstruktur für die Kommunikation, also beispielsweise zum Imponieren“ (FOTH et al. 2015, 30). „Unseres Erachtens evolvierten die Konturfedern also zunächst nicht im Kontext des Fliegens. Vielmehr war zu Anfang wahrscheinlich die Schaufunktion die treibende Kraft“ (FOTH et al. 2015, 33).
- ²⁷⁹ Teilweise Körperbedeckung könnte allerdings auch auf schlechte Erhaltung zurückgeführt werden.
- ²⁸⁰ „Our hypothesis is grounded in the accepted phylogenetic framework for theropods, which shows that pennaceous feathers evolved before flight. ... Mayr then argues that signaling feathers are localized, whereas in modern birds pennaceous feathers cover the entire body. Yet human visual capability strongly differs from that of birds, and biologically relevant optical cues are not restricted to the plumage that attracts our eye (5). Furthermore, the first known non-avian dinosaurs with planar feathers exhibited them in limited density only on prominent portions of the body (2), consistent with a signaling function. We agree with Mayr that the „wingassisted incline running“ hypothesis (6) would provide an aerodynamic context for the evolution of pennaceous feathers, but the feathers evolved long before the potential for such behavior“ (KOSCHOWITZ et al. 2014b).
- ²⁸¹ „They might have been used in display behavior and especially if one assumes that they were colored, they may have had a signal function“ (MAYR et al. 2002, 364).
- ²⁸² „This hypothesis is, however, highly implausible ... In most flightless birds, the feather vanes lose their integrity, which indicates that pennaceous feathers evolved to serve aerodynamic functions. In extant birds, signal feathers are usually restricted to small portions of the plumage, which further challenges the hypothesis that pennaceous feathers mainly evolved for display reasons. Moreover, display feathers often do not have a pennaceous structure, but form loose

- feather bunches or elaborate ornamental structures. Display feathers are almost always restricted to one sex, usually the males“ (MAYR 2014).
- ²⁸³ „Pennaceous feathers may have been the solution to the evolutionary trade-off faced by these dinosaurs between insulation by protofeathers (4), increased metabolic rate (5), and miniaturization (2) on the one hand, and the loss of structural color signaling caused by protofeathers on the other“ (KOSCHOWITZ et al. 2014a, 417).
- ²⁸⁴ The display of structural colors (including iridescence, vivid blues and greens, and ultraviolet reflection) requires the precise arrangement of light-scattering elements at nanometer scales“ (KOSCHOWITZ et al. 2014a, 417).
- ²⁸⁵ „When and how the interlocking system of the barbules formed is difficult to suggest, but because it would maintain constant spacing the interlocking system would have been of selective advantage as soon as the barbules formed“ (DYCK (1985, 147).
- ²⁸⁶ Er schreibt außerdem nach einer Erläuterung der wasserabweisenden Funktion *heutiger Federn*: „There is thus considerable evidence in favour of the hypothesis that feathers evolved due to selection for a water-repellent integument“ (DYCK 1985, 146). Das trifft eben nur für das „fertige Produkt“ zu, kaum aber für die hypothetischen Vor- bzw. Zwischenstufen.
- ²⁸⁷ „Arten, die keine oder keine gut entwickelte Bürzeldrüse besitzen, haben statt dessen Puderdünen, deren Spitzen ständig zu sehr feinem Puder zerfallen, der ebenfalls zur Gefiederpflege dient“ (BURCKHARDT et al. 1979, 20).
- ²⁸⁸ Nach LEWIN (1983) habe die Fangnetztheorie habe ihren Dienst dadurch getan, dass sie die Modell-Untersuchungen von CAPLE et al. (1983) motiviert haben.
- ²⁸⁹ „Unfortunately, lack of any evidence for feathers on the oviraptorid specimens made it impossible to verify whether feathers could have played a part in such incubations“ (HOPP & ORSEN 2004, 236).
- ²⁹⁰ „In modern birds, a bristle consists of a single rachis with either no or a little venation at its distal tip. As such, bristles are even more similar in overall form to simple early feathers than is down“ (PERSONS & CURRIE 2015, 860).
- ²⁹¹ „In the end, however, we simply do not have an answer for what was the original function of feathers; nonetheless, we have been able to eliminate flight as an option“ (CHIAPPE 2009, 252).
- ²⁹² „Both theories – feathers-as-flight-mechanisms and feathers-as-insulation – have a good logical basis that renders them plausible. Neither can offer much support in terms of hard evidence. Practically every point in each argument can be inverted and used by the opposition. ... It is an unsatisfactory state of affairs“ (SHIPMAN 1998, 159).
- ²⁹³ „What did the original, [equal primitive] feather look like?“
- ²⁹⁴ Naturalistisches Denken ist natürlich viel älter, aber Darwins Selektionstheorie hat maßgeblich dazu beigetragen, dass es in Ursprungsfragen in der Biologie weithin selbstverständlich geworden ist und nicht mehr hinterfragt wird.
- ²⁹⁵ Es ist aus dieser Perspektive nicht überraschend, dass an einem kürzlich gemachten Fund eines Enantiornithinen (Gegenvögel) erstmals anatomische Details der Flughaut und von Muskeln, Bändern und Follikeln aus den Bereichen zwischen den Flügelteilen und Fingern in Form von Abdrücken erkennbar waren, die trotz deutlich verschiedener Anatomie im Vergleich zu heutigen Vögeln auf vergleichbare Fähigkeiten zu einem versierten Flug hinweisen (NAVALÓN et al. 2015). Und jüngst konnte durch eine genauere Analyse von Weichteilen von *Confuciusornis* gezeigt werden, dass dieser „Urvogel“ aus der Unterkreide bessere Flugfähigkeiten hatte als bisher gedacht (FALK et al. 2016).
- ²⁹⁶ „... further evidence of the conservative nature of the microstructure of the feather cortex in birds across numerous species investigated. It is clear that this extraordinary cortical microstructure of the feather has evolved and been perfected over the millions of years of bird evolution“ (6); man beachte: einerseits konserviert, andererseits von Evolution perfektioniert.
- ²⁹⁷ „But that this sole representative fossil is known from strata pertaining to the Late Jurassic or Early Cretaceous suggests that *Scansoriopteryx* was somewhat like a ‘living fossil’ in its own time. That it co-existed along with the likes of *Archaeopteryx*, dromaeosaurs, *Confuciusornis*, *Archaeovolans* and other basal birds demonstrates that there was a far greater diversity of avian and pre-avian forms which could have thrived together throughout the first half of the Mesozoic“ (CZERKAS & YUAN 2002, 92).