

SIND VÖGEL DINOSAURIER? EINE KRITISCHE ANALYSE FOSSILER BEFUNDE

Reinhard Junker



August 2019



https://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-19-4_dinos-voegel.pdf

Bild: Ein rekonstruiertes und künstlerisch dargestelltes Paar von *Microraptor gui* (Dromaeosauridae, Microraptorinae). (durbed.deviantart.com, CC BY-SA 3.0)

Sind Vögel Dinosaurier?

Inhalt

1. Einleitung.....	3
<i>kompakt</i>	4
Methodische Vorbemerkungen	5
<i>Zitate zu schrittweisem Erwerb von Vogelmerkmalen</i>	6
2. Vogelmerkmale bei Theropoden: Vorläufer oder Konvergenzen	9
2.1 Federtypen und Flugfähigkeit	9
2.2 Zähne und Schnabel	14
<i>Zitate zu Konvergenzen bei Zahnverlust und Ausbildung eines Schnabels</i>	15
2.3 Gehirn und EQ.....	17
2.4 Furkula.....	18
2.5 Gastralia, Rippenkorb, Brustbein.....	20
2.6 Hohle Knochen, Luftsacksystem und Atmung.....	25
2.7 Becken und rückwärts orientiertes Schambein.....	31
2.8 Pygostyl	33
2.9 Reduziertes Wadenbein	37
2.10 Handgelenk mit einem halbmondförmigen Carpale	38
2.11 Eier, Gelege, Brutpflege	41
2.12. Allgemeine Schlussfolgerungen aus den Einzelstudien	44
<i>Zitate zum verbreiteten Auftreten von Konvergenzen</i>	44
<i>Zitate zu unübersichtlichen Verwandtschaftsverhältnissen</i>	45
2.13 Theropodenmerkmale / Fehlen von Vogelmerkmalen bei basalen Vögeln.	45
3. Vogelvorläufer oder sekundär flugunfähig?.....	47
4. Markante Sprünge	49
5. Frühe Vielfalt und Mosaik.....	51
<i>Jianianhualong und Sinusonasus</i>	53
6. Passende Vorläufer? Unpassende Mosaikformen.....	55
7. Zusammenfassung und Indizien für Schöpfung	64
<i>Schöpfung</i>	66
Glossar	68
Literatur	69
Originalzitate und weitere Informationen.....	81

Sind Vögel Dinosaurier?

Eine kritische Analyse fossiler Befunde

von Reinhard Junker

1. Einleitung

„Vögel sind heute lebende Dinosaurier“ (ERICKSON et al. 2017). „In Wahrheit sind Vögel Dinosaurier“ (BRUSATTE 2017, 53¹). Man mag diese Gleichsetzung von Vögeln und Dinosauriern sonderbar oder gar abwegig finden, aber in den letzten Jahrzehnten hat sich die mutmaßliche Abstammung der Vögel von Dinosauriern als einer der populärsten evolutionären Übergänge etabliert – jedenfalls nach Überzeugung der Mehrheit der Paläontologen (z. B. BRUSATTE et al. 2015, R888²). Dieser behauptete Übergang wird gegen Kritik fast so entschieden verteidigt wie das zugrundeliegende Evolutionsparadigma selbst. Grundlage für die Bestimmung der Abstammungsverwandtschaft sind dabei Merkmalsvergleiche verschiedener Taxa*. Dass Vögel sogar als „Dinosaurier“ identifiziert werden hat mit der Methodik des Cladismus* zu tun, die ebenfalls fast unangefochten in der Evolutionsforschung verwendet wird. Demnach werden das System der Lebewesen und damit die mutmaßlichen Abstammungsbeziehungen auf der Basis sogenannter abgeleiteter* („fortschrittlicher“) Merkmale in ein gabelig verzweigtes (cladistisches) System gebracht, in dem die Vögel einen Zweig im „Dinosaurier-Baum“ darstellen – daher die paradox klingende Aussage, dass Vögel nicht nur von Dinosauriern abstammen, sondern sogar Dinosaurier *sein*. Entsprechend werden viele Dinosaurier-Gattungen, die in die Nähe der Vögel gestellt werden, als „Nicht-Vogel-Dinosaurier“ („non-avian dinosaurs“) bezeichnet (vgl. zu diesem Begriff **Tab. 1**). **Abb. 2** zeigt die wichtigsten Gruppen des angenommenen evolutiven Übergangsbereichs von Dinosauriern und Vögeln in einem Cladogramm.³

In den letzten Jahren wurde eine Reihe von Studien veröffentlicht, die einen *schrittweisen* Übergang von Dinosauriern zu Vögeln dokumentieren sollen. Die Hauptaussage lautet: Die Merkmale, die charakteristisch für Vögel sind, seien im Wesentlichen in unterschiedlicher Häufigkeit bereits bei verschiedenen Dinosaurier-Gattungen aus mehreren Familien der Theropoden ausgebildet gewesen. Man könne daher heute keine Grenze mehr zwischen Dinosauriern und Vögeln ziehen (BRUSATTE 2017, 55⁴). So

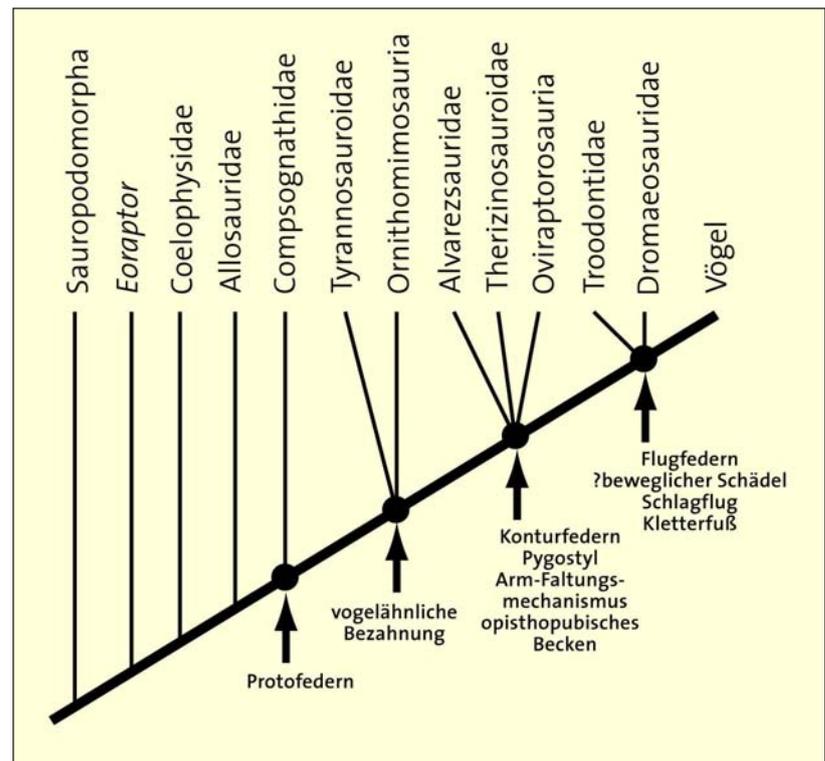
sind zahlreiche „Nicht-Vogel-Dinosaurier“-Gattungen bekannt, die vogeltypische Merkmale besitzen. Zu diesen Merkmalen gehören allen voran Federn oder federartige Körperanhänge⁵, das Gabelbein (Furcula), ein großes Brustbein, verknöcherte Brustbeinplatten, ein vergrößerter Encephalisations-Quotient, lange Arme, der Bau des Handgelenks (mit einem halbmondförmigen Carpale in der Handwurzel⁶), eine dreifingrige Hand mit langem zweitem Finger⁷, hohle Knochen, das Luftsacksystem, hakenförmige, nach hinten gerichtete Fortsätze an den vorderen Rippen⁸, ein nach hinten gerichtetes Schambein, zweibeinige Fortbewegung, lange Hinterbeine mit dreizehigem Fuß, ein reduziertes Wadenbein, verschmolzene Schwanzwirbel, Brutpflege, eine deutlich verringerte Körpergröße und andere (PADIAN & CHIAPPE 1998, 44; ORGAN et al. 2007; XU 2006; XU et al. 2014; vgl. **Abb. 1**).

Umgekehrt besitzen viele Vögel aus dem Oberjura (allen voran *Archaeopteryx*) und aus der Unterkreide Merkmale, die für heutige Vögel untypisch sind, jedoch bei vielen Theropoden-Gattungen ausgebildet sind. Dazu gehört der Besitz von Zähnen (weit verbreitet, wobei es unterschiedlich starke Reduktionen von Zähnen

Hinweis

In den Anmerkungen am Ende des Dokuments sind vor allem Originalzitate und ergänzende Informationen zur Vertiefung enthalten.

Abb. 1 Schrittweiser Erwerb von Vogelmerkmalen nach Xu (2006).



Vögel gelten heute in der Fachwelt als „lebende Dinosaurier“. In den letzten Jahrzehnten hat sich die mutmaßliche Abstammung der Vögel von Dinosauriern als einer der populärsten evolutionären Übergänge etabliert. In den letzten Jahren wurden zunehmend vogeltypische Merkmale bei Theropoden-Dinosauriern nachgewiesen. Es hat sich herausgestellt, dass ein Großteil von Vogelmerkmalen bei verschiedenen Dinosauriergruppen vertreten ist. Daher gilt ein *schrittweiser* Übergang von Dinosauriern zu Vögeln als fossil gut belegt. Nur wenige Merkmale eignen sich demnach, um zwischen Vögeln und Dinosauriern zu unterscheiden. Man könne daher heute keine Grenze mehr zwischen Dinosauriern und Vögeln ziehen.

In dieser Arbeit wird das Auftreten einer Reihe vogeltypischer Merkmale bei Dinosauriern und mesozoischen Vögeln genauer analysiert: In welchen Theropodengruppen kommen die betreffenden Merkmale vor und welche phylogenetische und welche stratigraphische Position nehmen die betreffenden Gattungen ein? Bewahrheitet es sich, dass die Vogelmerkmale Schritt für Schritt hinzugekommen sind?

Untersucht werden folgende Merkmale bzw. Merkmalskomplexe: Federtypen und Flugfähigkeit, Zähne und Schnabel, Gehirn und Encephalisations-Quotient, Furkula, Gastralia (Bauchrippen), Rippenkorb, Brustbein, hohle Knochen, Luftsacksystem und Atmung, Becken und rückwärts orientiertes Schambein, Pygostyl, Wadenbein, Handgelenk sowie Eier, Gelege und Brutpflege.

Ergebnisse. Die Analyse zeigt, dass eine Reihe von vogeltypischen Merkmalen, die bei Theropoden-Dinosauriern vorkommen, mehrfach konvergent entstanden ist und in Phylogenien an der Basis der jeweiligen Gruppen mutmaßlich gar nicht ausgeprägt war (vgl. Tab. 2). Bei nahezu allen untersuchten Merkmalen müssen aufgrund der mosaikartigen Verteilungen mehr oder weniger häufig Konvergenzen angenommen werden. Dabei werden teilweise je nach zugrundgelegtem Merkmal verschiedene Verwandtschaftsverhältnisse nahegelegt. Dies äußert sich z. B. darin, dass eine Reihe von Gattungen gemessen an etablierten Phylogenien widersprüchliche Merkmalskombinationen aufweist, die eine phylogenetische Einordnung mehr oder weniger stark erschweren. Diese häufig mosaikartige Verteilung begünstigt auch die umstrittene Deutung, dass manche Gattungen, die als Vogelvorläufer interpretiert werden, sekundär flugunfähige Vögel sein könnten. Deren Merkmale würden in diesem Falle als Belege für einen schrittweisen Übergang von Dinosauriern zu Vögeln ausscheiden. Bei einigen Merkmalen sind weiterhin deutliche Sprünge zu verzeichnen.

Aufgrund dieser Befunde ist die Behauptung eines schrittweisen evolutionären „Aufbaus“ des Vogelbauplans anhand des Fossilbefundes stark in Frage gestellt und wird bei einigen Merkmalen durch den Fossilbefund nicht unterstützt.

Darüber hinaus entsprechen diese und andere häufig anzutreffenden Befunde nicht evolutionstheoretischen Erwartungen und können als Anomalien angesehen werden:

- Auf der Basis der Merkmalskonstellationen bei frühen Vögeln und den ihnen nahestehenden Dinosauriern und ihrer stratigraphischen Positionen ergibt sich ein Bild aus unterschiedlichen Mosaiken und folglich eines Netzwerkes von Ähnlichkeitsbeziehungen.

bei verschiedenen Gattungen gibt), eine lange Schwanzwirbelsäule (bei *Archaeopteryx* und *Jeholornis*), das Fehlen eines Brustbeinkiels, relativ wenige Knochenverwachsungen und weitere Merkmale.

So gesehen scheint es gut begründet, dass es einen fast durchgehend graduellen Übergang von

- Es ist nicht klar, welche Gruppe an der Basis der Vögel steht.
- Das große Ausmaß an Homoplasien hat zur Folge, dass die Cladogramme nicht stabil sind und neue Funde zu größeren Änderungen führen können.
- Die ältesten Vogelgruppen sind schon an der Basis stark differenziert und es gibt teilweise auch „moderne“ Merkmale bei den ältesten Vertretern einer Gruppe.
- Speziell bei Gefiedermerkmalen zeigt sich das größte Ausmaß an Vielfalt nahe der Basis der Vogelgruppen.
- Die meisten Theropoden-Dinosaurier-Gattungen, die vogelartige Merkmale besitzen, sind geologisch jünger als die geologisch ältesten Vögel.

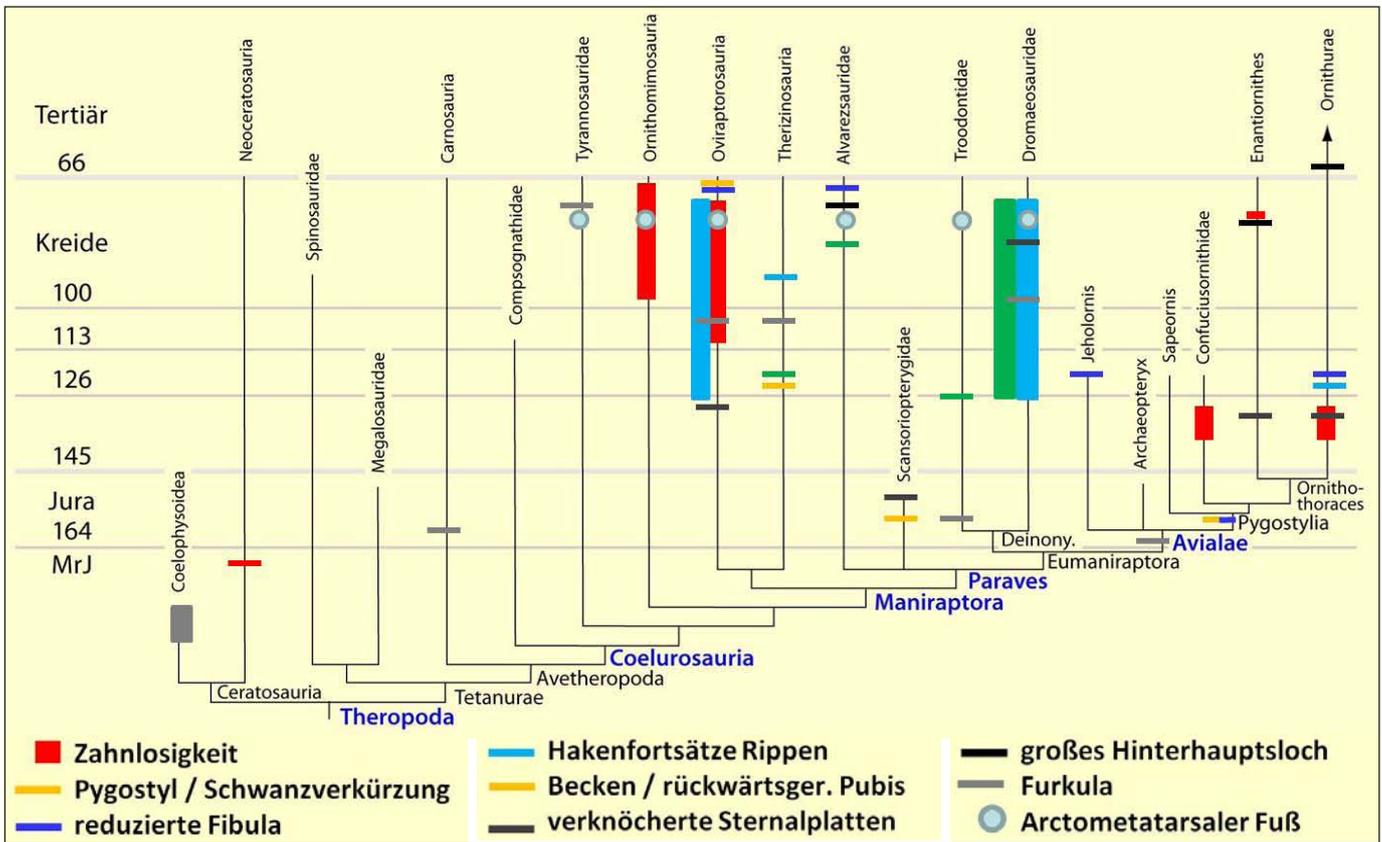
Einige Befunde sind evolutionstheoretisch gut interpretierbar. Manche (aber bei weitem nicht alle) Mosaikformen könnten evolutionären Übergangsformen nahestehen. In einigen Gruppen können im Verlaufe der Kreide Tendenzen der Veränderung von Merkmalsausprägungen nachvollzogen werden. Auch die Tatsache, dass viele Vogelmerkmale bei verschiedenen Dinosaurier-Gruppen der Theropoden vorkommen, kann mit gewissen Einschränkungen (z. B. Konvergenzproblematik) evolutionär gedeutet werden.

„Evolutionäre Experimente“. Der Mosaikcharakter der Merkmalsverteilungen und besonders die Vielfalt an früh etablierten Federtypen und Arten des Flugs (mit vierflügeligen Formen und teilweise unklaren Flugfähigkeiten) veranlasst viele Forscher, eine Art „evolutionäre Experimentierung“ anzunehmen. Diese Begrifflichkeit ist jedoch evolutionstheoretisch fragwürdig, da sie eine Zielorientierung impliziert, die einem Naturprozess jedoch nicht innewohnt. Die Rede von experimentellen Phasen in der Evolution kaschiert das evolutionstheoretische Problem einer schnell etablierten Vielfalt von unterschiedlichen Mosaiken.

Schöpfung. In den Ursprungsfragen der Biologie werden gewöhnlich nur Erklärungen diskutiert, die dem naturalistischen Paradigma verpflichtet sind. Für diese Festlegung gibt es weder eine naturwissenschaftliche noch eine philosophische Begründung, sondern es handelt sich um eine Konvention, die auch verlassen werden kann. Unter der Annahme einer Erschaffung flexibler, anpassbarer Grundtypen lassen sich die evolutionstheoretischen problematischen Befunde erklären:

- Das explosive Auftreten der Formenvielfalt spiegelt die Existenz von Grundtypen wieder, die in fertig ausgeprägter und vielfältiger Form erschaffen wurden.
- Die zahlreichen, unterschiedlichsten Mosaikformen sind Ausdruck vielfältiger Kombinationen von Merkmalen, deren Ausprägung durch die jeweilige Lebensweise und nicht durch eine vorausgegangene Evolution erklärt wird.
- Die Schwierigkeiten, die sich für evolutionstheoretische Modellierungen der Entstehungsweise der verschiedenen Mosaikformen ergeben, erübrigen sich, wenn die Merkmale frei und entsprechend der Anforderungen für bestimmte Lebensweisen und Lebensräume kombiniert werden können.
- Die diskutierte Problematik einer „Experimentierung“ entfällt. Es gibt keine „Experimente“, sondern eine anfängliche Vielfalt von Formen, die ursprünglich in mancher Hinsicht am größten war (besonders bei Federtypen und Flugformen).

theropoden Dinosauriern zu den Vögeln gibt. Diese Einschätzung wird dadurch unterstützt, dass es innerhalb der einzelnen relevanten Merkmale auch noch unterschiedliche Ausprägungen gibt, beispielsweise ein unterschiedliches Ausmaß der Reduktion von Zähnen oder unterschiedlich



ausgeprägte Pygostyle (Details siehe **Kapitel 2**).

Doch dieses Bild ist unvollständig und mehr oder weniger irreführend und zwar aus folgenden Gründen:

1. Viele Vogelmerkmale bei Dinosauriern treten mehrfach unabhängig (konvergent) auf, also nicht nur in einer einzigen, sondern in verschiedenen Abstammungslinien ohne gemeinsamen Vorfahren. Außerdem sind die einzelnen Vogelmerkmale teilweise auf verschiedenen Ästen der Theropoden verteilt (**Abb. 2**).

2. Die stratigraphischen Positionen der Dinosaurier-Gattungen, die eine unterschiedliche Anzahl vogeltypischer Merkmale besitzen, entsprechen vielfach nicht den evolutionär anzunehmenden Abfolgen (vgl. **Abb. 3-5**). Bei der Zunahme vogeltypischer Merkmale handelt es sich nur um eine grobe Tendenz bei der gleichzeitigen Betrachtung mehrerer Abstammungslinien.

3. Entsprechendes gilt für Dinosauriermerkmale und ihre Abfolgen bei den Oberjura- und Unterkreidevögeln.

4. Manche Gattungen, die als Vogelvorläufer interpretiert werden, könnten sekundär flugunfähige Vögel sein. Deren Merkmale würden in diesem Falle als Belege für einen schrittweisen

Übergang von Dinosauriern zu Vögeln ausscheiden.

5. Bei manchen Merkmalen gibt es mehr oder weniger markante Sprünge (wo schrittweiser Umbau funktionell problematisch wäre).

6. Eine Reihe von Gattungen hat widersprüchliche Merkmalskombinationen, die eine phylogenetische Einordnung mehr oder weniger stark erschweren.

Diese Situation äußert sich z. B. darin, dass keine konkrete Gattung als (letzter) Vorfahr der Vögel angegeben werden kann: „Although virtually all recent analyses put Dromaeosauridae or Troodontidae (or the two together as Deinonychosauria) as the sister group of Aves, neither is truly the ancestor, and hence known forms like *Deinonychus* or *Troodon* can only go so far as models for the true avian ancestor“ (WITMER 2002, 16).

Die genannten Punkte sollen im Folgenden genauer ausgeführt und mit zahlreichen Beispielen belegt werden.

Methodische Vorbemerkungen

Die Argumentation der nachfolgenden Analysen erfolgt im Rahmen des Evolutionsparadigmas, das vom Autor jedoch nicht als fix angesehen wird. Das Evolutionsparadigma ist in der Forschung so fest etabliert, dass oft nicht (mehr) klar zwischen Daten und Deutungen unterschieden wird und dafür vermutlich auch weitgehend

Abb. 2 Zeitkalibriertes Cladogramm der Theropoden-Dinosaurier-Gruppen und Vögel und Zusammenschau der konvergenten Verteilung einiger in Kapitel 2 besprochenen vogeltypischen Merkmale.

Die stammesgeschichtlichen Rekonstruktionen verschiedener Bearbeiter ergeben häufig unterschiedliche Anordnungen einzelner Gruppen. An der vielfachen Konvergenz ändern die verschiedenen Cladogramm-Varianten jedoch nichts Wesentliches. Die Merkmalsverteilungen sind vielfach so unsystematisch, dass die Annahme zahlreicher Konvergenzen unvermeidbar ist. MrJ: Millionen radiometrische Jahre. (Nach zahlreichen Quellen zusammengestellt, vgl. die einzelnen Abschnitte in Kapitel 2)

Das Bild von einem fast durchgehend graduellen Übergang von theropoden Dinosauriern zu den Vögeln ist unvollständig und irreführend.

Zitate zu schrittweisem Erwerb von Vogelmerkmalen

Hauptaussage: Vogelmerkmale erscheinen einzeln nach und nach schon vor der Entstehung der Vögel bei Dinosauriern.

- „In summary, a great many skeletal features that were once thought of as uniquely avian innovations—such as light, hollow bones, long arms, three-fingered hands with a long second finger, a wishbone, a backward-pointing pelvis, and long hind limbs with a three-toed foot—were already present in theropods before the evolution of birds. Those features generally served different uses than they did in birds and were only later co-opted for flight and other characteristically avian functions, eventually including life in the trees“ (PADIAN & CHIAPPE 1998, 44).
- „Preliminary analysis of character evolution suggests that the major avian osteological characters were acquired during the early evolution of maniraptoran dinosaurs“ (XU 2006, 4).
- „However, nearly every single character that at one time was thought to make something a ‘bird’ is now known to occur progressively earlier in theropod evolution. Therefore, ‘bird’ is a colloquial term that lacks a meaningful taxonomic or scientific basis as it has no precise phylogenetic meaning“ (TURNER et al. 2012, 14).
- „When placed together on a family tree, these fossils show that many anatomical components of the modern-bird flight apparatus evolved piecemeal over tens of millions of years of dinosaur evolution, for reasons unrelated to flight“ (BRUSATTE 2017, 793).
- „Indeed, if we look at theropod history across the whole of the Triassic, Jurassic and Cretaceous, we see a gradual, cumulative acquisition of bird-like features, ranging from wishbones and a pneumatized skeleton to complex feathers, a reduced, three-fingered hand, an enlarged sternum (breastbone) and tiny size. ... „... a robust and well-supported model showing a prolonged, directional trend in size reduction in the theropod lineage leading to birds: a trend that is continuous across 50 million years of

theropod history, and which shows the animals at successive nodes becoming ever-smaller as we get closer to birds in the phylogeny. ... Then there’s the fact that, as we get closer to birds in the phylogenetic tree, we see an increasingly elaborate plumage, a more bird-like system of body and hindlimb orientation linked to a shift in the centre of gravity, a stiffer, slimmer tail, and a number of behaviours that involve a degree of climbing (BIRN-JEFFERY et al. 2012) and gliding (Dyke et al. 2013)“ (NAISH 2014).

- „... most of the 30 or more characteristics that distinguished the small, flying *Archaeopteryx* from ground-dwelling, carnivorous dinosaurs (theropods) emerged much earlier“ (BENTON 2014, 508).
- „Birds evolved significantly faster than other theropods, but they are indistinguishable from their closest relatives in morphospace. Our results demonstrate that the rise of birds was a complex process: birds are a continuum of millions of years of theropod evolution, and there was no great jump between nonbirds and birds in morphospace, but once the avian body plan was gradually assembled, birds experienced an early burst of rapid anatomical evolution“ (BRUSATTE et al. 2014, 2386).
- „In general anatomical terms, birds are a continuum of millions of years of theropod evolution. There is no great jump between nonbirds and birds in morphospace. Instead, those features that today combine to set birds apart from other vertebrates—feathers, wishbones, air sacs, and hundreds more—evolved piecemeal in Mesozoic theropods“ (BRUSATTE et al. 2014, 2389).
- „What was once seen as a rapid adaptive radiation, in which *Archaeopteryx* rapidly acquired 30 or more avian apomorphies, is now seen as a stepwise process of more than 50 million years“ (PUTTICK et al. 2014, 1497).
- „Recent discoveries of spectacular dinosaur fossils ... demonstrate that distinctive bird characteristics such as feathers,

flight, endothermic physiology, unique strategies for reproduction and growth, and a novel pulmonary system originated among Mesozoic terrestrial dinosaurs.

... The iconic features of extant birds for the most part evolved in a gradual and stepwise fashion throughout archosaur evolution“ (XU et al. 2014).

- „Thus, there is no sharp line demarcating bird and nonbird—the distinction has become entirely arbitrary“ (WITMER 2002, 6).
- „Currently, Aves is without a character-based definition; the last notable attempt—more than half a century ago—employed three skeletal features (the presence of a furcula, retroverted pubes, and a reversed hallux) and the presence of feathers (de Beer 1954). However, these features no longer define Aves, being either present in non-avian dinosaurs (furcula, feathers) or absent in basalmost birds (retroverted pubis, reversed hallux)“ (O’CONNOR & ZHOU 2015, 334). Die Autoren sehen aber Möglichkeiten für eine biologische Definition der Vögel: Besitz eines Kropfes und Verlust des rechten Ovariums.
- „... many features that are commonly associated with birds, flight, and arboreal life, such as the thin-walled bones, the furcula, the long forelimbs, the sideways-flexing wrist, and feathers, evolved in animals other than birds and for purposes other than flight; they were later exapted for other functions“ (DE RICQLÈS et al. 2003, 373).
- „... many of the traits that are considered uniquely avian among extant amniotes actually arose before the origin of birds themselves“ (MAKOVICKY & ZANNO 2011, 10). „The fact that scientists are having a difficult time distinguishing the earliest birds from their closest dinosaur relatives illustrates just how bird-like some non-bird dinosaurs were (...), and how the transition between non-bird dinosaurs and birds was gradual“ (BRUSATTE et al. 2015, 889).

eine Sensibilität fehlt. Formulierungen wie „schrittweises Auftreten“, „Kreidevögel“, „frühe Vögel“, „basale Arten“, „ursprünglich“ (plesiomorph), „abgeleitet“ (apomorph); „bereits ausgebildet“, „experimentelle Phase“ und andere sind theoriegeladen. Es wäre nicht praktikabel, diese Begrifflichkeiten ständig zu hinterfragen, daher werden sie teilweise verwendet, sollen aber in einem beschreibenden Sinne verstanden werden. Beispielsweise sind „frühe Vogel“ solche, die in geologischen Sedimenten gefunden werden,

denen im System der Historischen Geologie ein relativ hohes Alter zugewiesen wird. „Früh“ soll hier aber *nicht* implizieren, dass es um eine frühe Phase der hypothetischen Evolution geht (vgl. zu anderen theoriegeladenen Begriffen **Tab. 1**).

Auf die Spitze getrieben ist die Theoriegeladenheit bei der heute gängigen Bezeichnung „Nicht-Vogel-Dinosaurier“ (non-avian dinosaurs).⁹ Sie wird hier nicht verwendet, sondern stattdessen von „Theropoden-Dinosaurier“ ge-

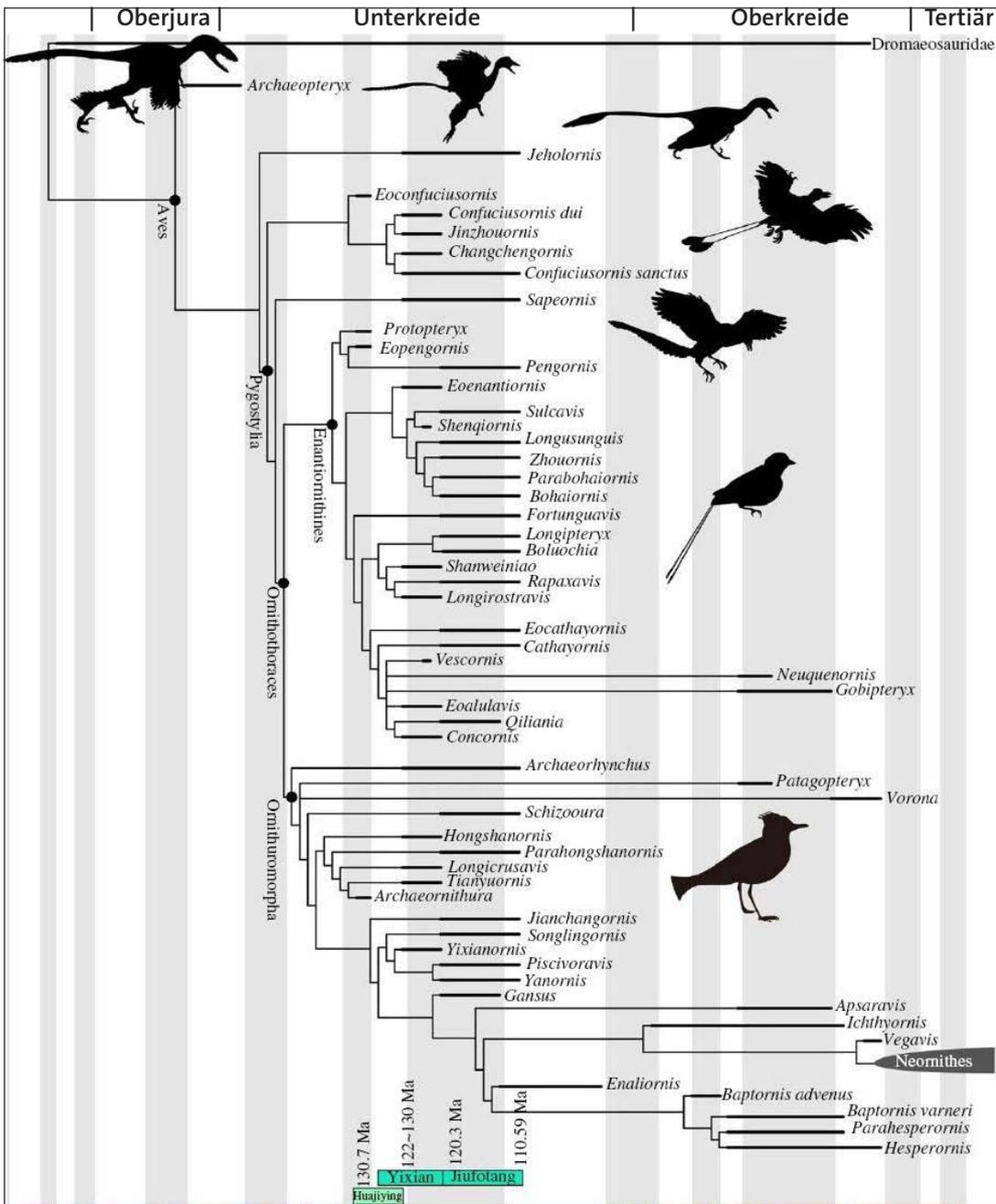


Abb. 3 Detaillierte zeitskalierte Phylogenie mesozoischer Vögel nach WANG & LLOYD (2016). Das Cladogramm ist der Konsensus-Baum, der aus der phylogenetischen Analyse gewonnen wurde. Die dickeren Linien repräsentieren die Datierung der oberen und unteren Grenzen der geologischen Schichten, in denen die betreffenden Gattungen gefunden wurden. (© 2016 National Academy of Sciences)

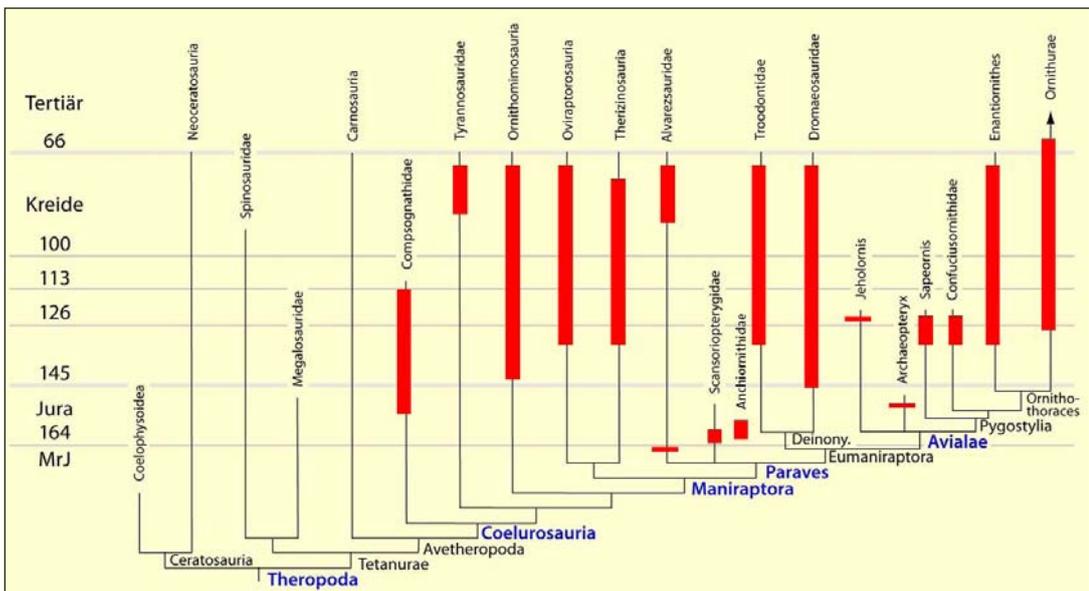


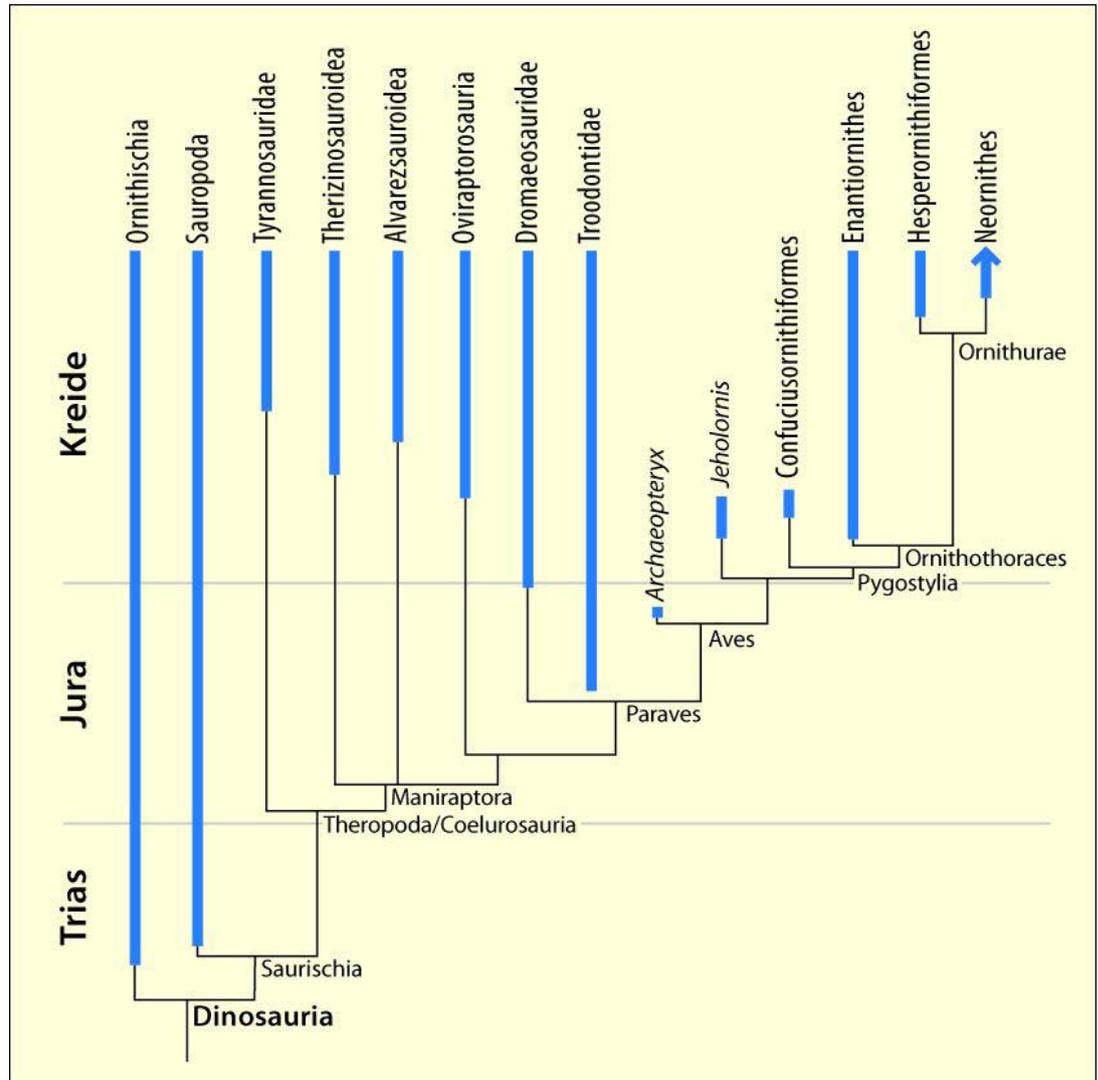
Abb. 4 Zeitskalierte Phylogenie der Theropoden-Dinosaurier-Gruppen und Vögel. Die roten Balken repräsentieren die oberen und unteren Grenzen der geologischen Schichten, in denen die betreffenden Gruppen gefunden. (Nach zahlreichen Quellen zusammengestellt; vgl. auch die Anmerkung bei Abb. 2)

sprochen. In diesem Artikel werden Vögel nicht als Dinosaurier bezeichnet.

Der paradigmatische Rahmen einer allgemeinen Evolution wird in **Kapitel 7** verlassen,

wenn die diskutierten Befunde im Rahmen eines Schöpfungsparadigmas interpretiert werden.

Abb. 5 Zeitskalierte Phylogenie einiger Dinosauriergruppen und Vögel nach VARRICCHIO & JACKSON (2016).



Tab. 1 Theoriegeladene Begriffe und Redewendungen und ihre Übersetzung in theoriefreie Form.

schrittweise Evolution	Gattungen mit einer zunehmenden Anzahl vogeltypischer Merkmale sind in geologisch zunehmend jünger datierten Schichten überliefert
Kreidevögel	Vögel, die nur im geologischen System der Kreide fossil überliefert sind
frühe Vögel	die geologisch ältesten Vögel
basale Arten	Arten, die aufgrund ihrer Merkmale bzw. Merkmalsausprägungen nach cladistischen Analysen an die Basis der Cladogramme gestellt werden.
ursprünglich (plesiomorph)	auch „primitiv“. Merkmale, die als anfänglich in der mutmaßlichen Evolution (an der Basis stehend) interpretiert werden
abgeleitet (apomorph)	auch „fortschrittlich“. Merkmale, die als spät auftretend in der mutmaßlichen Evolution (tief eingeschachtelt) interpretiert werden
bereits ausgebildet	Formulierung, die zum Ausdruck bringt, dass ein Merkmal in evolutio-nstheoretischer Deutung geologisch früh etabliert ist
experimentelle Phase	Annahme einer evolutionären Frühphase, in der noch keine klaren evolutionären Linien erkennbar sind
Nicht-Vogel-Dinosaurier	Dinosaurier, die zu Gruppen gestellt werden, die in Cladogrammen den Vögeln nahestehen. Der Begriff suggeriert, dass Vögel evolvierte Dinosaurier sind.

2. Vogelmerkmale bei Theropoden: Vorläufer oder Konvergenzen?

Im Folgenden soll für eine Reihe von wichtigen vogeltypischen Merkmalen bei Gattungen, die zu Dinosauriern gestellt werden, untersucht werden, was über ihre Verteilung bei verschiedenen Gattungen bekannt ist. Hintergrund ist die eingangs dokumentierte Behauptung, die meisten Vogelmerkmale seien *Schritt für Schritt* in Dinosaurierlinien entstanden. Lässt sich das anhand der Merkmalsverteilung verifizieren? Und passen die stratigraphischen Positionen derjenigen Gattungen, die als Vorläufer interpretiert werden, zu den stammesgeschichtlichen Rekonstruktionen?

Bei einigen Merkmalen wird gleichzeitig untersucht, inwieweit dinosauriertypische bzw. vogeluntypische Merkmale bei Vögeln schrittweise abnehmen. Es geht in diesem umfangreichen Kapitel somit um die ersten drei der oben genannten Punkte. Es werden nicht alle Merkmale behandelt, sondern eine größere repräsentative Auswahl wichtiger Merkmale, für die ausreichend aussagekräftiges Datenmaterial zusammengestellt werden konnte (s. **Abschnitt 2.13**).

2.1 Federtypen und Flugfähigkeit

Bei einer großen Anzahl von Theropodengattungen, die systematisch in die Nähe der Vögel gestellt werden, wurden haarartige oder federähnliche Anhänge oder auch echte flächige Federn fossil nachgewiesen. Die mittlerweile bekannten fossilen Formen sollen sogar eine ziemlich lückenlose Abfolge verschiedener Stadien von einfachen Körperanhängen bis zur flächigen Vogelfeder belegen (**Abb. 11**). Die Übergänge sind aber keineswegs glatt; es bestehen deutliche Unterschiede zwischen haarartigen, flaumigen (ggf. verzweigten) oder borstenartigen Anhängen einerseits und flächigen, flugtauglichen Federn andererseits (Überblick und Quellenbelege: JUNKER 2017). Es gibt Indizien dafür, dass manche flächige Federn als Rückbildungen zu interpretieren sind; die betreffenden Formen wären damit flugunfähig gewordene Nachfahren von Vögeln (Näheres in JUNKER 2017).

Nach BRUSATTE (2017, 792) war die Entwicklung der Flugfähigkeit „chaotisch“; verschiedene Dinosaurier hätten mit verschiedenen luftgestützten Verhaltensweisen und verschiedenen

Feder-Anordnungen „experimentiert“, bis schließlich nur die modernen Vögel überlebt haben.¹⁰ Abgesehen davon, dass der Begriff „experimentieren“ evolutionstheoretisch höchst problematisch ist (s. **Kap. 7**), geht aus diesem Zitat hervor, dass von einer linearen, schrittweisen Entwicklung nicht die Rede sein kann. Vielmehr sind (in evolutionstheoretischer Lesart)

Von einer linearen, schrittweisen Entwicklung des Vogelflugs kann nicht die Rede sein.

in verschiedenen Linien unterschiedliche Ausprägungen von Flugfähigkeit anzutreffen, die mindestens zum Teil nicht in eine evolutionäre Abfolge gebracht werden können. Beispielsweise wird angenommen, dass vierflügelige Formen wie der Dromaeosauride *Microaptor* eine eigene ausgestorbene Linie repräsentieren, die nicht als Vorläufer zweiflügeliger Formen interpretiert werden können. Das gilt auch für die ausgefallenen Arten *Yi qi* (XU et al. 2015) und *Ambopteryx longibrachium* (WANG et al. 2019) aus der Familie der Scansoriopterygidae, die eine ausgeprägte Flughaut besaßen und nicht schlüssig in eine Abstammungsbeziehung zu anderen Paraves* gebracht werden kann.

Außerdem haben DECECCHI et al. (2016) durch eine biomechanische Studie gezeigt, dass bei Verhaltensweisen mit Unterstützung von Flattern bzw. Flügelschlag (wing-assisted incline-running, flap running, wing-assisted leaping) unter Zugrundelegung der phylogenetischen Abfolgen der Theropoden-Dinosaurier kein kontinuierlicher Trend einer Verfeinerung der biomechanischen Leistungsfähigkeit in Bezug

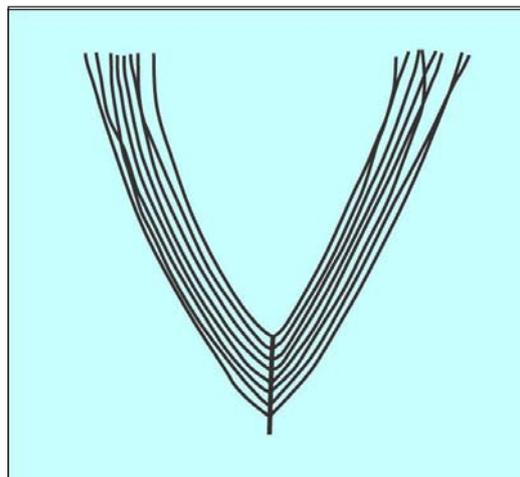


Abb. 6 Neu entdeckter, nur fossil bekannter Federtyp bei *Anchiornis*. (Nach SAITTA et al. 2017)

Abb. 7 Rekonstruktion von *Serikornis*. Diese Gattung besaß sowohl flaumartig-büschelige als auch einfach gefiederte Körperanhänge. Die Deutung als Zwischenform, die zu Vögeln überleitet, ist dennoch problematisch. Näheres dazu in JUNKER (2017). Zeichnung: Emily WILLOUGHBY. (CC BY-SA 4.0)



auf diese Verhaltensweisen erkennbar ist.¹¹ Manche Arten der Paraves konnten wahrscheinlich fliegen oder gleiten, andere konnten jedoch sehr wahrscheinlich beides nicht. Legt man die vielen morphologischen Unterschiede unter den geflügelten Paraves und den in Oberjura und Unterkreide überlieferten Vögeln zugrunde, folgt daraus evolutionstheoretisch, dass der

Am Anfang der mutmaßlichen Evolution der Vögel ist eine große Vielfalt von Federtypen fossil überliefert.

aktive Flug nicht nur einmal, sondern in vielen verschiedenen Gruppen unabhängig entstanden ist (BRUSATTE 2017, 793; WANG et al. 2019)¹² – vor nicht allzu langer Zeit wäre die Möglichkeit einer mehrfach unabhängigen Entstehung des aktiven Vogelflugs evolutionstheoretisch noch

ausgeschlossen worden. FOTH et al. stellen fest (2015, 28): „Neue Stammbaumanalysen der Raubdinosaurier (Theropoden) zeigen: Flügel mit *asymmetrischen* Schwungfedern entstanden im Verlauf der Evolution mehrmals.“ Und weiter (S. 33): „Wir vermuten allerdings, dass derartige Handschwingen mehrmals getrennt entstanden sind, denn andere Dromaeosaurier (*Sinornithosaurus*) und frühe Vertreter der Vogellinie (*Anchiornis*) besaßen immer noch die ursprünglichen symmetrischen Konturfedern an den Armen. Auf Grund der besseren aerodynamischen Eigenschaften des asymmetrischen Federtyps lässt sich weiterhin annehmen, dass sich folglich auch die Flugfähigkeit innerhalb der Pennaraptora mehrfach, wenigstens zweimal, unabhängig entwickelte – eine wichtige neue Erkenntnis“ (vgl. **Abb. 12, 13**; vgl. FOTH & RAUHUT 2017). Mit der Entdeckung von *Ambopteryx* (WANG et al. 2019) ist evolutionstheoretisch gesehen eine weitere unabhängige Linie flugfähiger Formen hinzugekommen (bzw. deren Existenz hat sich bestätigt¹³).

Dazu kommt, dass gerade am Anfang der mutmaßlichen Evolution der Vögel eine große Vielfalt von Federtypen fossil überliefert ist, auch solche, die sonst und unter heutigen Vögeln nicht bekannt sind. Das gilt z. B. für den Troodontiden *Anchiornis*, der u. a. einen Federtyp besaß, der weder typisch daunenartig war noch in seiner Form typische Kennzeichen einer Konturfeder aufwies und auch nicht intermediär zwischen diesen beiden Federtypen ausgeprägt war (SAITTA et al. 2017, **Abb. 6**). Zudem war das gesamte Federkleid von *Anchiornis* ebenso einzigartig wie dasjenige der jüngst entdeckten Gattung *Serikornis* (LEFÈVRE et al. 2017; **Abb. 7**)

Abb. 8 Rekonstruktion von *Epidexipteryx*. (Foto: LWL-Museum für Naturkunde)



„Flügel mit *asymmetrischen* Schwungfedern entstanden im Verlauf der Evolution mehrmals.“

aus derselben Familie mit wiederum anderem Merkmalsmosaik bezüglich der Befiederung, das evolutionstheoretisch schwer eingeordnet werden kann.¹⁴

Weiterhin wurden bei der oberjurassischen Gattung *Epidexipteryx* bandartige Federn („proximately ribbon-like pennaceous feathers“) entdeckt (**Abb. 8**). Evolutionstheoretisch muss eine mindestens vier Mal unabhängige Entstehung dieses Federtyps angenommen werden (XU et al. 2010): außer bei *Epidexipteryx* auch bei den Confuciusornithiden, bei einigen Gegenvögeln (so bei einer deren ältesten Gattungen, *Protopteryx*) und beim Oviraptorosauriden *Similicaudipteryx* (PRUM 2010). Bei *Protopteryx* waren die Schwanzfedern ungewöhnlich und einmalig ausgebildet: Sie waren im körperrahmen Bereich unverzweigt (ZHANG & ZHOU 2000, 1957¹⁵). Weitere Federtypen sind verlängerte breite fadenförmige Federn („elongate broad filamentous feathers“) beim Therizinosaurier *Beipiaosaurus* (XU et al. 2009, **Abb. 9**) und eine bisher unbekannte Ausprägung bei der Unterkreide-Gattung *Cruralispenia* aus der Gruppe der Gegenvögel. Deren Federn waren im körperrahmen Bereich drahtartig und be-



Abb. 9 Rekonstruktion von *Beipiaosaurus inexpectus*. (Matt MARTYNIUK, CC BY-SA 3.0)



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

saßen distal fädige Spitzen („proximally wire-like part with a short filamentous distal tip“; WANG et al. 2017; **Abb. 10**). Eine größere Vielfalt von Federtypen als heute war früh etabliert¹⁶ und trat recht abrupt auf. Und sie lässt sich nicht ohne

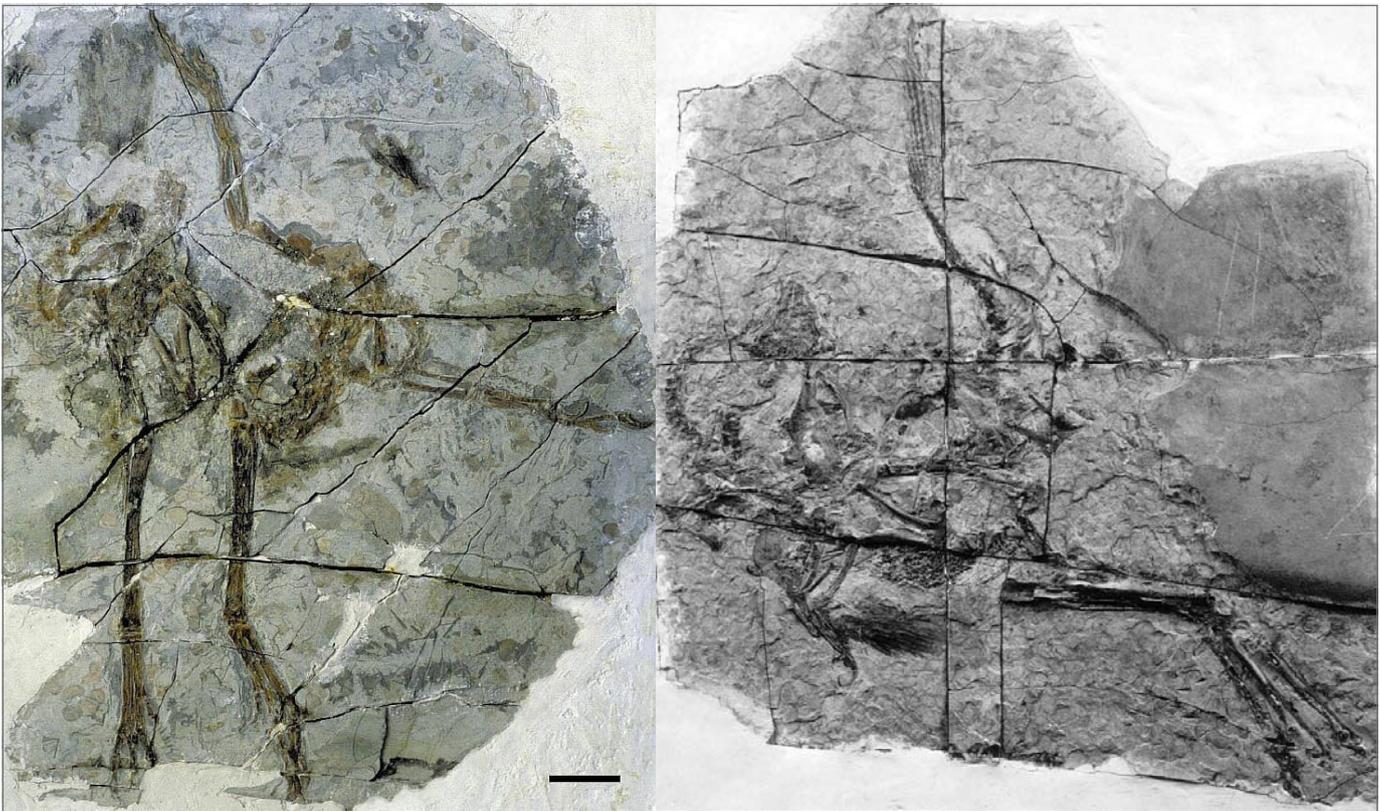


Abb. 11 Oviraptoriden-Gattungen mit symmetrischen flächigen Federn: Links *Protarchaeopteryx robusta*, Holotyp (aus JI et al. 1998, mit freundlicher Genehmigung); rechts *Caudipteryx zoui*, Holotyp (Gareth J. DYKE and Mark A. NORELL, CC BY 2.0). In evolutionstheoretischer Deutung spricht einiges dafür, dass die Symmetrie der Federn sekundär ist (vgl. Kapitel 3 und JUNKER 2017)

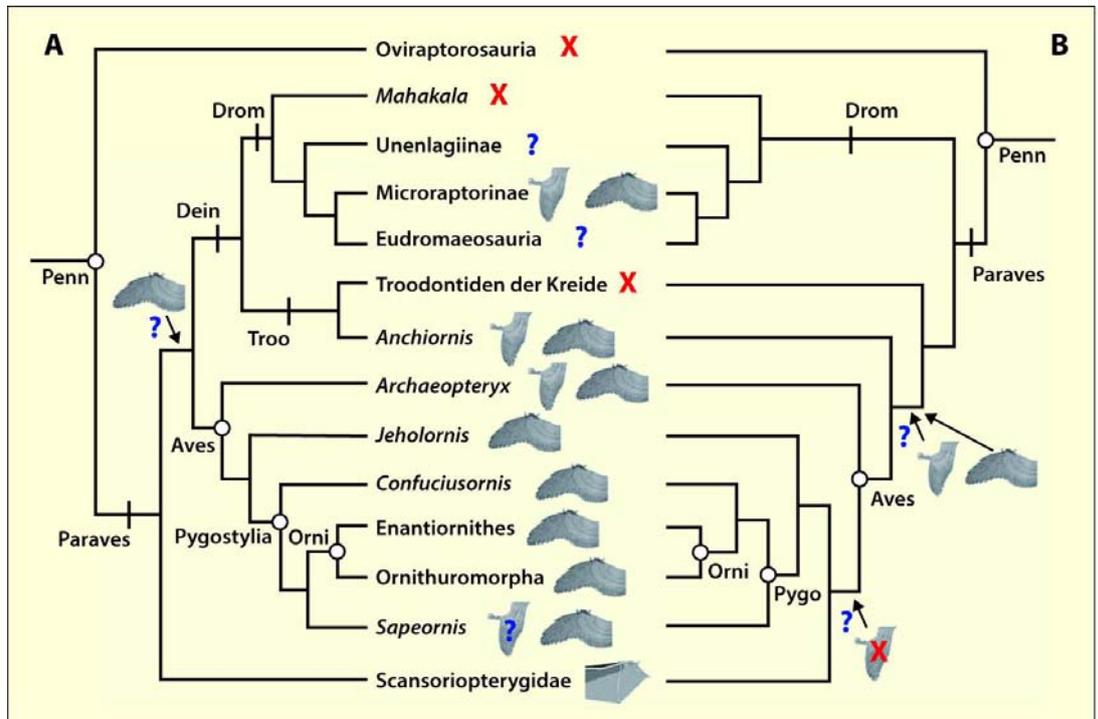


Abb. 12 Verteilung der Flügelformen unter Theropoden und frühen Vögeln und ihre Einordnung in zwei mögliche phylogenetische Topologien. Die Flügelsymbole neben den Taxonnamen stehen für die mutmaßliche Form von Vorderflügeln (Microraptorinae, *Anchiornis*, *Aves*), Hinterflügeln (Microraptorinae, *Anchiornis*, *Archaeopteryx*) und Flughaut (Scansoriopterygidae). „X“ steht für das Fehlen von Flügelflächen, „?“ für einen unsicheren Befund. **A** Diese Topologie impliziert einen mehrfachen unabhängigen Erwerb von Hinterflügeln und einen frühen einmaligen Erwerb von Vorderflügeln mit nachfolgendem mehrfachem Verlust. **B** Diese Topologie impliziert einen Erwerb von Vorderflügeln und möglicherweise Hinterflügeln bei einem gemeinsamen Vorfahren von *Anchiornis* und den Vögeln und einen unabhängigen Erwerb sowohl von Vorderflügeln als auch von Hinterflügeln bei den Dromaeosauriern. Der Erwerb von Hinterflügeln am Knoten *Anchiornis*+*Aves* würde einen nachfolgenden Verlust innerhalb der Vögel bedeuten. Abkürzungen: Dein, Deinonychosauria; Drom, Dromaeosauridae; Penn, Pennaraptora; Orni, Ornithothoraces; Pygo, Pygostylia; Troo, Troodontidae. (Nach SULLIVAN et al. 2016)

Weiteres in ein evolutionstheoretisches Schema einfügen (vgl. **Abb. 13**).

Auch der Erwerb langer Federn am Lauf soll mehrfach unabhängig erworben worden sein. Die Anchiornithiden-Gattungen *Xiaotingia*, *Pedopenna* und *Anchiornis* besitzen lange Federn am Mittelfuß. „Dieses besondere Merkmal wurde jedoch offenbar mindestens noch zweimal parallel von *Microraptor* und *Sapeornis* entwickelt“ (MOSER 2014, 416f.). Auch bei *Archaeopteryx* wurden

in jüngerer Zeit Beinfedern nachgewiesen (FOTH et al. 2014). SULLIVAN et al. (2016, 13) rechnen damit, dass Beingefieder viermal unabhängig entstanden ist (*Anchiornis*, *Archaeopteryx*, einige Dromaeosauriden, evtl. *Sapeornis*).

Der Enantiornithine *Schizoura* aus der Unterkreide besaß ungewöhnliche gegabelte Schwanzfedern, was unter den Gegenvögeln der Unterkreide ungewöhnlich ist, bei denen sonst nur fächerförmige Schwänze bekannt sind.

Abb. 13 Clado-Phylogramm mit Federtypen, die konvergent auftreten (z. T. mehrfach). rot: Schwungfedern (asymmetrisch): *Microraptor*; *Anchiornis*; Avialae; blau: Daumenfittich: *Caihong*, *Microraptor*, Ornithothoraces (in dieser Gruppe zweimal konvergent bei *Eoalulavis* und *Archaeornithura*); orange: Federn am Lauf: *Microraptor*, *Sapeornis*, Anchiornithidae; hellgrün: bandartige Federn: Oviraptorosauria, Scansoriopterygidae, Confuciusornithidae, Enantiornithes. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)

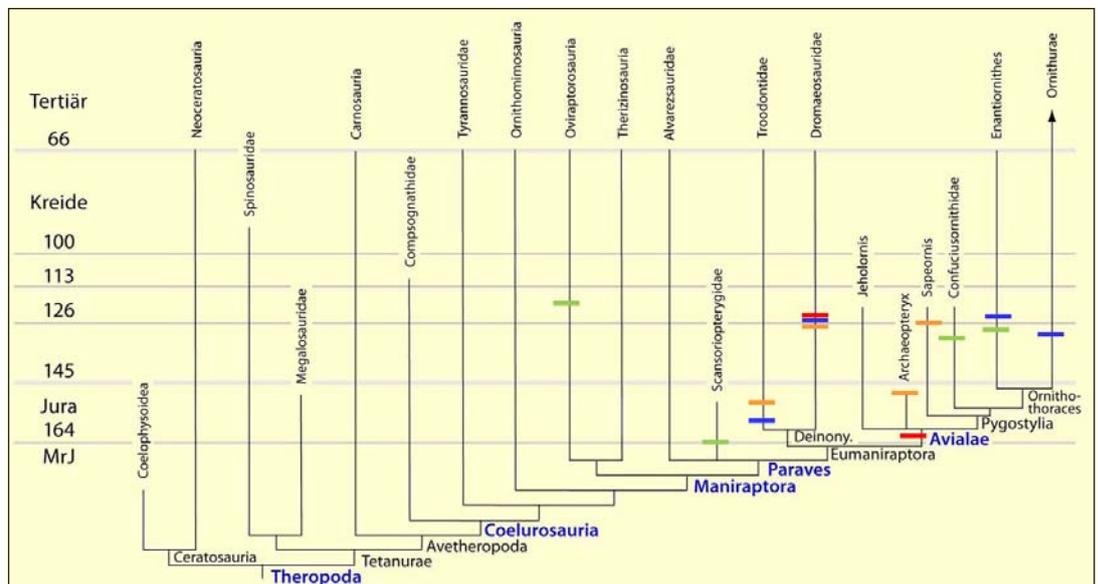


Abb. 14 Konsensus-Baum mit Angabe von Federtypen auf der Basis der phylogenetischen Analyse von LEFFÈVRE et al. (2017). Der Baum offenbart zahlreiche Homoplasien.

ZHOU et al. (2012) merken dazu an, dass diese Schwanzfedermorphologie bei modernen Vögeln die aerodynamische Effizienz im Vergleich zum fächerförmigen Schwanz zwar verringert, jedoch eine Rolle bei der Balz gespielt haben könnte.

SULLIVAN et al. (2016) schließen aus den vorliegenden Befunden zur Befiederung der Paraves und früher Vögel, dass eine schnelle Diversifizierung aerodynamischer Strukturen

Auch beim Daumenfittich wird eine mehrfach unabhängige Entstehung angenommen.

denkbar sei. Entweder müsse Flugfähigkeit ein Primitivmerkmal bei Paraves und mehrfach verloren gegangen sein oder es müsse mehrfach unabhängig erworben worden sein (Abb. 12). Und wenn Flugfähigkeit unter Paraves und Aves ein ursprüngliches Kennzeichen war, müsse sie extensiv in verschiedenen Linien transformiert worden sein (SULLIVAN et al. 2016, 12). Weiterhin folgern sie, dass die Reduktion der Schwanzbefiederung zu einer kleinen Anzahl von Schwanzfedern bei Confuciusornithiden und Enantiornithes unabhängig erfolgt sei (SULLIVAN et al. 2016, 9).

Auch das Vorkommen eines Daumenfittichs (Alula¹⁷) ist so unsystematisch verteilt, dass eine mehrfach unabhängige Entstehung angenommen wird (Abb. 13). Der Daumenfittich ist bei heutigen Vögeln wichtig für die Steuerung bei langsamem Flug (LEE et al. 2015).¹⁸ So war eine Alula zwar beim vierflügeligen Dromaeosauriden *Microraptor gui* ausgebildet (XU et al. 2003), fehlte aber bei den meisten basalen Vögeln wie z. B. *Archaeopteryx*, was ZHOU & ZHANG (2006, 93) „rätselhaft“ finden. Die ältesten Nachweise einer Alula unter den Kreidevögeln gibt es bei den Enantiornithinen *Eoalulavis* (SANZ et al. 1996) und *Protopteryx* (ZHANG & ZHOU 2000).

Abb. 15 Vereinfachte Cladogramme abgeleiteter Coelurosaurier mit Angaben, welche Federtypen bei den einzelnen Gruppen vorkommen. A Cladogramm nach GIANECHINI et al. (2017), B nach AGNOLIN & NOVAS (2013). 0 Merkmal fehlt, 1 haarige oder flaumige Anhänge, 2 flächige Federn, ? unsicher. Besonders bei Variante B ist weitgehend keine klare Systematik der Verteilungen erkennbar. AGNOLIN et al. (2019, 21) kommentieren die Situation wie folgt: „In sum, some of the diverse phylogenetic analyses put forward by different authors indicate that each feather type may have evolved convergently two or three different times, whereas other analyses indicate a single origin for flight feathers. For this reason, the origin and early evolution of the different feather types is far from being well-known and largely depends on the phylogenetic scheme adopted.“ (Nach AGNOLIN et al. 2019)

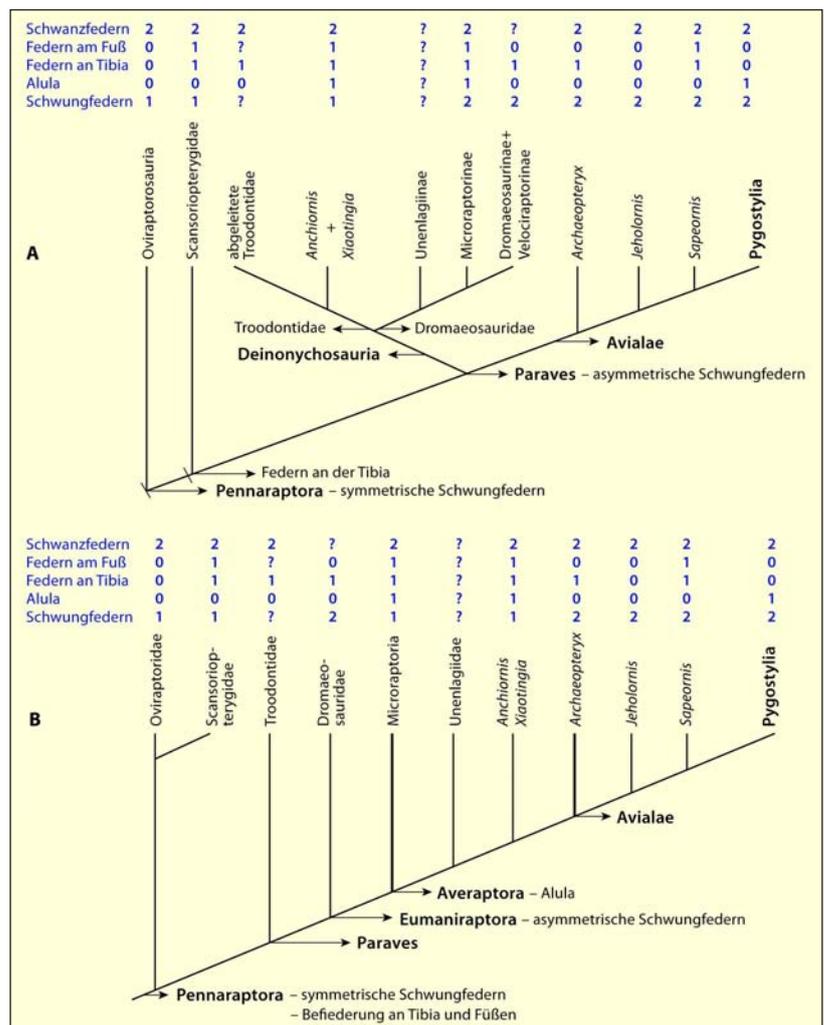
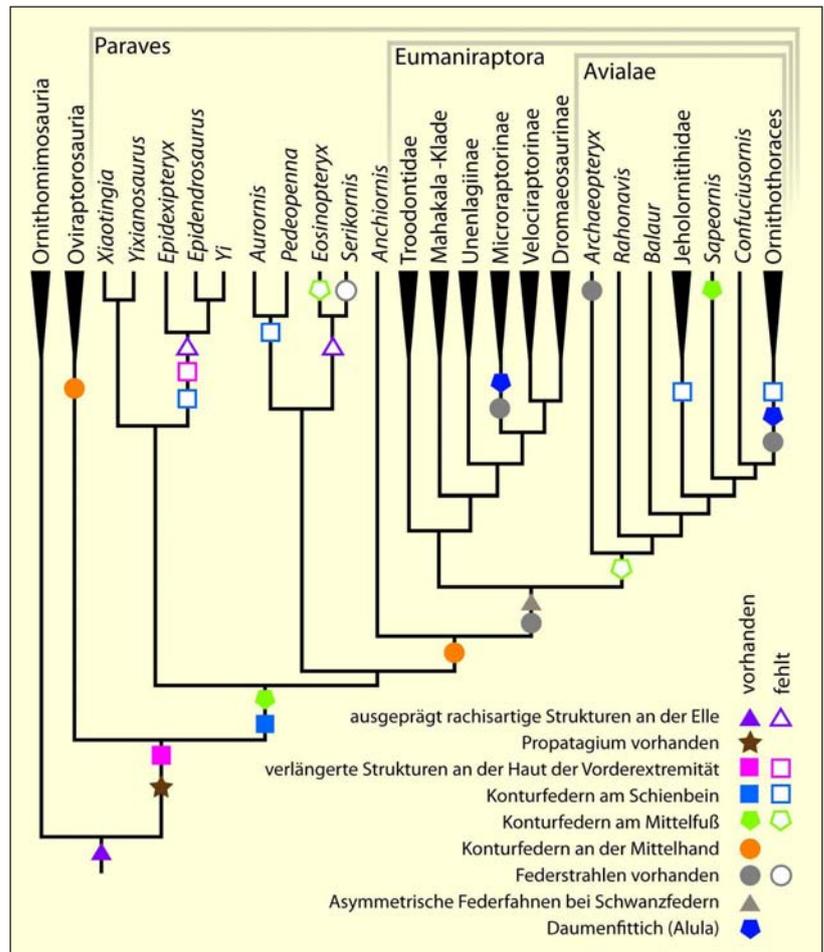
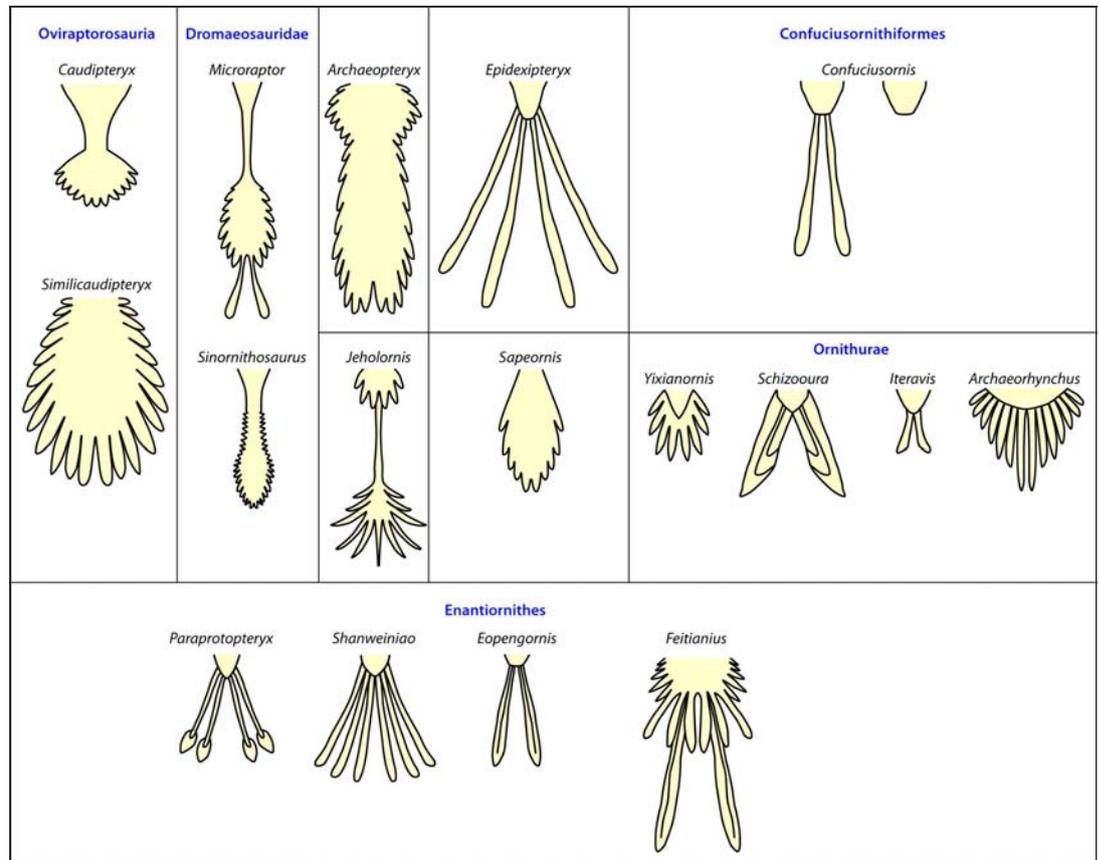


Abb. 15 Vielfältige unterschiedlichste Ausprägungen von Schwänzen von Vögeln und befiederten (mutmaßlichen) Dinosauriern aus der Unterkreide und Oberjura (*Archaeopteryx*). (Nach www.deviantart.com/albertonykus/art/Pennaraptor-Tails-465558142)



Möglicherweise muss auch eine konvergente Entstehung einer Alula bei der anderen großen Gruppe der Kreidevögel, der Ornithuren, angenommen werden; der älteste Nachweis erfolgte bei der Gattung *Archaeornithura* (WANG et al. 2015). ZHENG et al. (2017, 448) vermuten aber, dass eine Alula und die damit verbundenen Flugfähigkeiten schon an der Basis von Ornithothoraces (Enantiornithes und Ornithurae) und damit sehr früh verwirklicht waren (vgl. **Kapitel 4**). Möglicherweise besaß auch die erst vor kurzem entdeckte oberjurassische Gattung *Caihong*, die zu den Anchiornithidae und damit zu den Paraves gestellt wird, eine Art Alula (HU et al. 2018); auch hier müsste eine konvergente Entstehung angenommen werden.

Aktuelle Cladogramme (**Abb. 14, 15**) verdeutlichen die unsystematische Verteilung verschiedener Federtypen und Federpositionen und **Abb. 16** zeigt die enorme Vielfalt von Schwanztypen, die bei Theropoden-Gattungen und Vögeln der Unterkreide relativ zeitgleich vorkam und nicht schlüssig in evolutionäre Abfolgen eingeordnet werden kann.

2.2 Zähne und Schnabel

Ein herausragendes Merkmal der Vögel ist der Schnabel. „Aside from feathers the bill is surely the most quintessentially birdlike feature of the

avian body“ (PROCTOR & LYNCH 1993, 66). Vögel benutzen ihre Schnäbel nicht nur zur Nahrungsaufnahme, sondern auch zur Pflege ihres Gefieders, zum Nestbau, zur Verteidigung und bei der Balz. Die knöcherne Grundlage des Schnabels – Ober- und Unterkiefer – ist mit einer Hornsubstanz aus Keratin überzogen, die als Rhamphotheca bezeichnet wird. Der Oberschnabel wird von der Maxilla (Oberkiefer) und anderen Schädelknochen unterstützt und ist über eine Art Scharniergelenk mehr oder weniger beweglich. Bei den meisten Vögeln enthält der Oberschnabel auch zwei Nasenlöcher.

Der Vogelschnabel muss im größeren Zusammenhang der Vogelanatomie und der Ernährung gesehen werden. Da ein Zerkauen von Nahrung mit dem Schnabel kaum möglich ist, braucht es dafür als „Ersatz“ einen Kaumagen; damit wird zugleich der Schwerpunkt der Nahrungsverarbeitung an eine aerodynamisch günstigere Position verschoben (PROCTOR & LYNCH 1993, 62).

Während alle heutigen Vögel komplett zahnlos sind¹⁹, besaßen die meisten fossilen Vögel, die in mesozoischen Schichten überliefert sind, einen bezahnten Kiefer oder eine Kombination aus Schnabel und Zahnkiefer (z. B. *Hesperornis*, MARTYNIUK 2012, 43). Die Rhamphotheca weist auch bei fossilen Formen in keinem bekannten Fall Zahnalveolen (Vertiefungen für Zähne) auf; bei Zahnvögeln, die neben den Zähnen auch einen Schnabel besitzen, sind Schnabel und Zähne klar auf verschiedene Teile des Kiefers

verteilt und dienen verschiedenen Aufgaben bei der Nahrungsaufnahme; der manchmal verwendete Ausdruck „Zähne im Schnabel“ ist falsch (MARTYNIUK 2012, 43).²⁰

Die Ausprägung der Zähne bei bezahnten Vögeln ist variabel, offenbar in Abhängigkeit von der Art der Ernährung (LOUCHART & VIRIOT 2011, 663). Die Vielfalt der Ausprägungen der Zähne bei Zahnvögeln zeigt, dass es sich nicht um bloße Rückbildungsstadien auf einem Weg zum zahnlosen Hornschnabel handelt.

Die Ausbildung eines Schnabels wird evolutionstheoretisch im Zusammenhang mit Gewichtsersparnis gesehen; angesichts der Existenz vieler bezahnter Vögel einerseits und landlebender Formen mit Hornschnabel andererseits ist dieser Zusammenhang allerdings nicht sehr überzeugend (vgl. WANG et al. 2017a, 10930; MAYR 2017, 72; ZHOU et al. 2019).²¹

Zähne und Schnäbel bei Kreidevögeln

Die in der Kreide verbreiteten Gegenvögel waren meist voll bezahnt ohne Ansätze eines Schnabels, einzige Ausnahme ist die völlig zahnlose Gattung *Gobipteryx* aus der Oberkreide der Süd-Mongolei, die einen Schnabel besaß (MARTIN & ZHOU 1997). Dagegen besaßen die Ornithuren kleine Schnäbel am Vorderende des Kiefers und Zähne im hinteren Teil (MARTYNIUK 2012, 43f.). Bemerkenswerterweise hat ausgerechnet *Archaeorhynchus*, der an der Basis der Ornithuren steht (WANG & ZHOU 2016; ZHOU & ZHANG 2006, 367), einen völlig zahnlosen Kiefer und einen flachen, löffelförmigen Schnabel.²² Das trifft ebenfalls auf den als noch „primitiver“ eingeschätzten *Confuciusornis* zu (Abb. 17). Auch die komplett zahnlose Ornithuren-Gattung *Hongshanornis* steht relativ basal und gehört zu den ältesten Vertretern dieser Gruppe (ZHOU & ZHANG 2005). Schließlich sei der an der Basis der Vögel stehende *Jeholornis* erwähnt, der nur drei kleine Zähne am Unterkiefer besaß (ZHOU & ZHANG 2003a; Abb. 17).

Umgekehrt hat *Yanornis* aus der Unterkreide mehr Zähne als alle anderen mesozoischen Vögel, was darauf hindeutet, dass innerhalb des Ornithuromorpha sowohl Zu- als auch Abnahme der Anzahl der Zähne stattgefunden hat (O'CONNOR 2019, 192).

Der Grund für Zahnreduktion ist unklar. Es wird zwar häufig auf Gewichtsersparnis zur Unterstützung der Flugfähigkeit hingewiesen, doch einerseits gibt es große Läufer unter den zahnlosen Theropoden, für die dieser Grund nicht in Frage kommt, andererseits scheint bei vielen flugtüchtigen Arten der Besitz von Zähnen der Flugfähigkeit keinen Abbruch zu tun (O'CONNOR 2019, 192).²³

Zitate zu Konvergenzen bei Zahnverlust und Ausbildung eines Schnabels

„The loss of teeth must have appeared several times in the evolutionary history of birds because it has independently occurred in extant birds as well as more basal birds such as *Confuciusornis* and *Gobipteryx*“ (ZHOU & ZHANG 2006, 368).

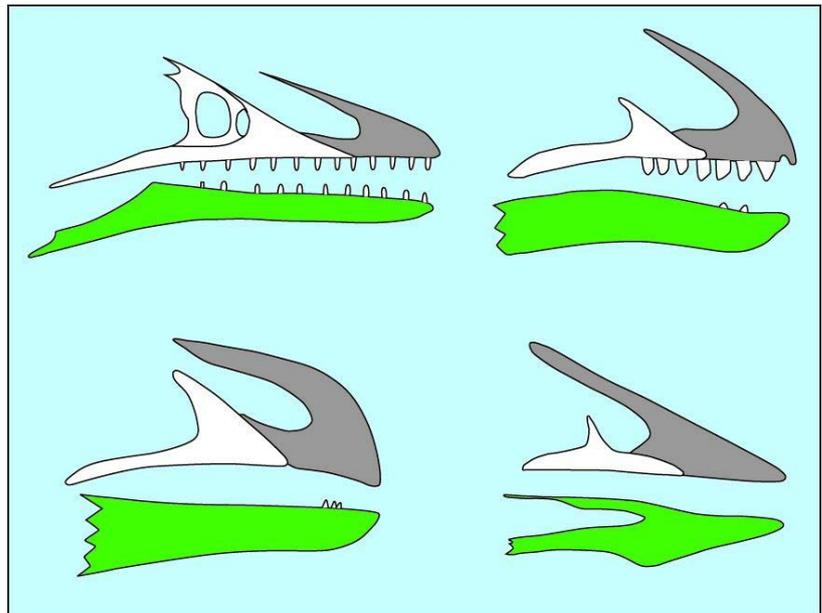
„Minimally, there are six lineages of Avialae that show evidence of tooth reduction, with four lineages exhibiting complete tooth loss. ... Among avialae [sic!] lineages exhibiting tooth reduction or loss, a rhamphotheca has also independently evolved ...“ (MEREDITH et al. 2015, 1)

„The known fossil record shows that the tooth reduction happened independently on multiple lineages of Cretaceous ornithuromorphs“ (WANG & ZHOU 2017, 13). Man beachte, dass mehrfache Konvergenz alleine innerhalb der Ornithuromorpha angenommen wird.

„At least seven transitions to edentulism occurred independently in theropod dinosaurs, all presumably accompanied by the appearance of a horny beak“ (WANG et al. 2017a, 10930).

„Teeth have been reduced or lost independently several times in various lineages of early avian evolution [e.g., *Sapeornis*, *Zhongjianornis*, *Confuciusornithidae*, *Enantiornithes* and *Ornithurae*]“ (ZHENG et al. 2011, 15905).

„Tooth reduction occurred in many avian lineages and led to complete edentulism in *Confuciusornithidae*, the enantiornithine *Gobipteryx*, the basal ornithuromorphs *Archaeorhynchus*, *Zhongjianornis*, and *Schizoura*, as well as in *Neornithes* (MAYR 2017, 71; unter Bezugnahme auf Louchart and Viriot 2011).



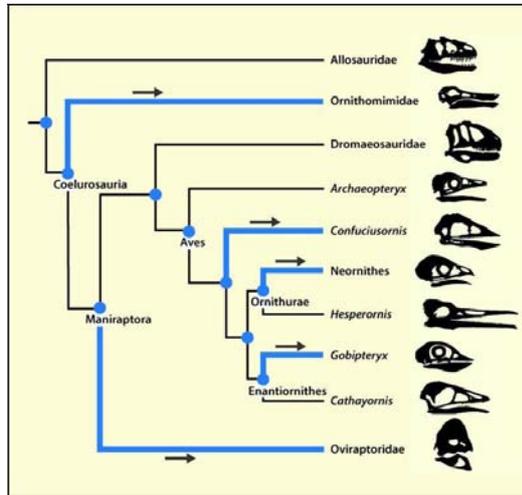
Zahnreduktion und Schnäbel bei Theropoden

Eine Zahnreduktion bis hin zu völliger Zahnlosigkeit findet sich nicht nur bei den kreidezeitlichen Vogelgruppen, sondern auch bei einer Reihe von Theropodengruppen. Hier sind zuerst die Oviraptorosauria zu nennen mit zahlreichen zahnlosen Gattungen aus der Oberkreide, während basale (und stratigraphisch ältere) Vertreter eine geringe Anzahl von Zähnen besaßen (*Avimimus*, *Caudipteryx*, *Protarchaeopteryx*, *Incisivosaurus*). *Incisivosaurus* war ausgeprägt heterodont (XU et al. 2003).

Eine ähnliche Situation findet sich bei den Ornithomimosauria. Auch hier besaßen die

Abb. 17 Vergleich der Bezahnung bei (von oben links) *Archaeopteryx lithographica*, *Sapeornis chaoyangensis*, *Jeholornis prima* und *Confuciusornis sanctus*. Prämaxilla rot, Maxilla rosa, Dentale braun. (Nach WANG et al. 2017b)

Abb. 18 Cladogramm der Hauptlinien der Coelurosaurier-Theropoden, das fünf unabhängige Fälle von Zahnverlust zeigt. Bei Vögeln gingen die Zähne in mindestens drei Linien unabhängig voneinander verloren: bei den Confuciusornithiden, beim Enantiornithinen *Gobipteryx minuta* und bei den Neornithes. (Nach CHIAPPE et al. 1999, 70)



Es wird eine vielfach unabhängige Entstehung von Schnäbeln mit Rhamphotheca bzw. von Zahnreduktion angenommen.

urtümlicheren (und älteren) Gattungen Zähne (*Pelecanimimus* trug rund 220 kleine Zähne im Oberkiefer [am Prämaxillare und Maxillare] und Unterkiefer). Bei allen anderen Gattungen war der Oberkiefer zahnlos; *Shenzhousaurus* und *Harpymimus* besaßen Zähne im Unterkiefer; alle anderen Ornithomimosauria waren völlig zahnlos.

Auch unter den Therizinosauria war bei abgeleiteten Gattungen (Erlisosaurus) ein Schnabel mit mutmaßlicher Rhamphotheca am vorderen Teil des Kiefers (Prämaxilla) ausgebildet, wobei der hintere Teil mit vielem kleinen Zähnen besetzt war (ZANNO 2010; LAUTENSCHLAGER et al. 2013, 20657).²⁴

Zahnlos war weiterhin auch *Zhongornis haoae*, eine juvenile Art unklarer systematischer Zugehörigkeit, die in den Bereich der Basis der Vögel gestellt wird (O'CONNOR & SULLIVAN 2014).

Schließlich muss noch *Limusaurus* erwähnt werden. Diese Gattung der Ceratosauria besaß einen voll entwickelten Schnabel und war komplett zahnlos, wird aber zu den basalen Theropoden und – anders als die anderen zahnlosen Formen – nicht zu den Coelurosauriern gestellt (XU et al. 2013). Wie bei den anderen Gruppen muss eine unabhängige Entstehung des Schnabels angenommen werden (Abb. 18-20).

Dass die Zahnreduktion konvergent verlaufen sein muss, wird teilweise auch dadurch unterstrichen, dass das Muster der Zahnreduktion bei verschiedenen Gruppen unterschiedlich ist. Zahnverlust begann bei basalen Vögeln und bei Taxa der Oviraptorosauria im hinteren Teil des Kiefers, während bei den Ornithuromorpha der Zahnverlust im Praemaxillare begann (MAYR 2017, 71; LOUCHART & VIRIOT 2011).

Abb. 19 Mindestens siebenfache unabhängige Entstehung von Zahnlosigkeit bei den Theropoden nach WANG et al. (2017).

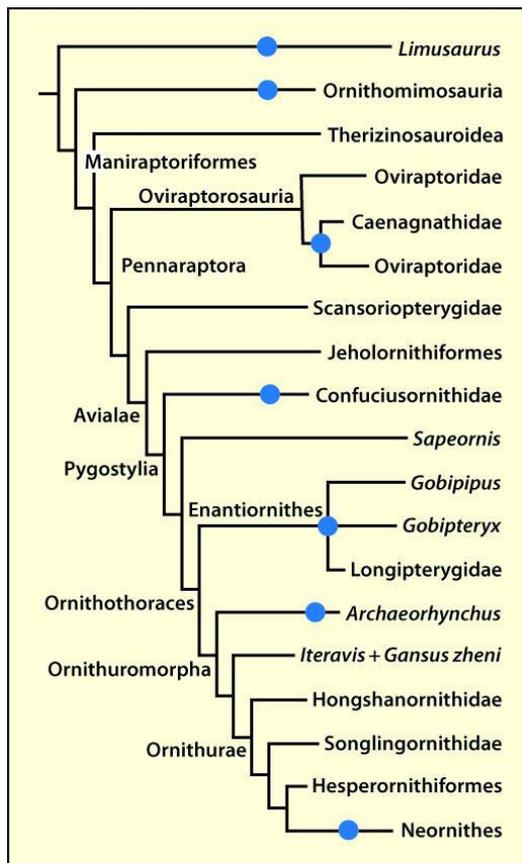
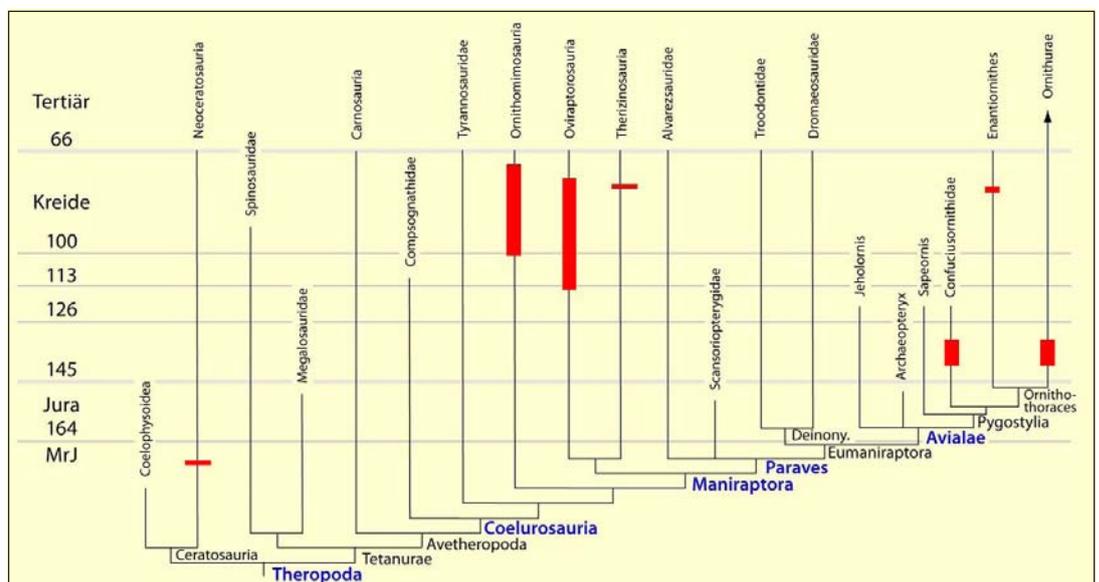


Abb. 20 Clado-Phylogramm mit Verteilung von Theropoden- und Vogelgruppen mit Schnabel. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)



Schlussfolgerungen

Zahnlose Formen oder Gattungen mit einer reduzierten Anzahl von Zähnen sind so un-systematisch im System der Theropoden und kreidezeitlichen Vögel verteilt, dass eine vielfach unabhängige Entstehung von Schnäbeln mit Rhamphotheca bzw. Zahnreduktion angenommen wird (**Abb. 18-20**, vgl. Zitate im Kasten S. 15). Während innerhalb einzelner Gruppen (Ornithomimosauria, Oviraptorosauria, Therizinosauria, Enantiornithes) grobe Trends Richtung Zahnlosigkeit erkennbar sind, stören *Confuciusornis*, *Archaeorhynchus* und *Zhongornis* dieses Bild erheblich. Denn diese Gattungen gehören zu den stratigraphisch ältesten Formen mit einem Schnabel und treten unvermittelt auf. *Archaeorhynchus* ist zudem nach phylogenetischen Analysen (Cladogramm) ausgerechnet an der Basis der Ornithomorphia statt wie aufgrund der Ausbildung eines Schnabels eher zu erwarten an einer abgeleiteten Position.

Die Verteilung der zahnlosen Formen im System widerspricht in Bezug auf das Merkmal „Schnabel“ der These, dass Vogelmerkmale bereits in den Dinosaurier-Vorläufern entstanden seien. Denn die Schnäbel bei Dinosauriern können evolutionstheoretisch nur als konvergente Bildungen interpretiert werden, die unabhängig entstanden sind und zudem stratigraphisch meist deutlich später als die ältesten komplett zahnlosen Vogelgattungen fossil überliefert sind (*Archaeorhynchus*, *Confuciusornis*, *Hangshanornis*). Mit *Confuciusornis* tauchen Vogelschnäbel plötzlich in voll ausgeprägter Form auf und sie existierten zeitgleich mit anderen Formen, die einen Zahnkiefer besaßen.

2.3 Gehirn und EQ

Vögel haben gegenüber heutigen Reptilien ein stark vergrößertes Gehirn in Relation zum Körpergewicht. Das gilt besonders für das Vorderhirn. Das Maß der Cerebralisation, das nicht vom Körpergewicht, sondern von anderen Faktoren abhängt, wird auch als *Encephalisationindex* bezeichnet.²⁵ Das Verhältnis der aufgrund der Körpergröße erwarteten relativen Gehirngröße zur tatsächlichen relativen Gehirngröße wird durch den *Encephalisation-Quotienten* (EQ) angegeben.

Bei Vögeln ist der Encephalisationindex sechs- bis elfmal höher als in anderen Tiergruppen; vergleichbar hohe Indizes sind sonst nur noch bei Säugetieren bekannt (BALANOFF et al. 2013, 93f.).²⁶

Gehirnstruktur und eine schrittweise Erhöhung des EQ wird zu denjenigen Vogelmerkmalen gerechnet, die schrittweise bereits bei Thero-

Die Verteilung von Formen mit vogelartigem EQ erfordert die Annahme mehrfacher Konvergenzen.

poden-Dinosauriern erworben wurden (MAKOVICKY & ZANNO 2011, 21).²⁷ Einige vogeltypische Gehirnmerkmale und ein hoher EQ kommen jedoch unabhängig auch bei den Oviraptorosauriden vor (KUNDRÁT 2007²⁸; MAKOVICKY & ZANNO 2011, 21, BALANOFF et al. 2014, 13²⁹). Da zudem nach einer Studie von BALANOFF et al. (2013, 93) die relative Größe der Schädelhöhle von *Archaeopteryx* eher unterdurchschnittlich im Vergleich zu einigen Theropoden-Dinosauriern war, schließen diese Autoren, dass vogelartige EQ vielfach konvergent evolvierten.³⁰

Auch die Troodontiden besitzen einen höheren EQ als *Archaeopteryx*; ihr EQ gehört zu den höchsten unter den Theropoden-Dinosauriern (MAKOVICKY & NORELL 2004, HENDRICKX et al. 2015) und der hohe Wert muss wie bei den Oviraptorosauriern als konvergent eingestuft werden.

Die Gehirnmerkmale bei basalen Vögeln und Theropoden-Dinosauriern bieten im Einzelnen auch sonst in evolutionstheoretischer Perspektive kein widerspruchsfreies Bild. So weist der Oviraptoride *Conchoraptor* einerseits vogeltypische Gehirnmerkmale auf, andererseits auch solche, die als primitiver im Vergleich zu *Archaeopteryx* eingestuft werden: „Most of the endoneurocranial attributes, however, have a less birdlike appearance in *Conchoraptor* than do corresponding structures in *Archaeopteryx* and modern birds“ (KUNDRÁT 2007, 499³¹; Liste von Merkmalen auf S. 503). Hier liegt also ein Merkmalswiderspruch vor, der die Annahme von Konvergenzen oder einer sekundären Flugunfähigkeit von *Conchoraptor* erzwingt: „The data presented in this study do not allow an unambiguous assessment whether the avianlike endoneurocranial characteristics of the flightless *Conchoraptor* evolved convergently to those of avian theropods, or indicate a derivation of oviraptorosaurs from volant ancestors“ (KUNDRÁT 2007, 499). Auch *Archaeopteryx* steht in Bezug auf Form und Merkmalen des Gehirns und Schädeldachs heutigen Vögeln nahe, weniger jedoch in Bezug auf die Gehirngröße (FABBRI et al. 2017, 1546³²; ALONSO et al. 2004³³; SERENO 2004, 996).

Bei den basalen Vögeln *Jeholornis*, *Sapeornis* und *Confuciusornis* liegen keine genaueren Kenntnisse über die Größe des Gehirns vor. Bemerkenswert ist noch der Befund, dass beim triassischen Archosaurier *Megalancosaurus* der extrem vergrößerte Hirnschädel außergewöhnlich vogelartig ist (FEDUCCIA & WILD 1993), was am ehesten als Konvergenz zu werten ist.

2.4 Furkula

Ein wichtiges vogeltypisches Merkmal ist die Furkula (Gabelbein). Sie wird mit den beiden Schlüsselbeinen homologisiert, die miteinander zu einem V- oder U-förmigen bzw. beidseitig sigmoiden Gebilde verwachsen sind (**Abb. 21**). Bei heutigen Vögeln variiert die Furkula erheblich in Größe, Form, Steifheit und Orientierung zum Rest des Schultergürtels (BOCK 2013, 1236; CLOSE & RAYFIELD 2012, 1³⁴); ihre Funktion kann entsprechend ebenfalls variieren. Die Unterschiede hängen tendenziell, aber nicht ausschließlich mit der Art des Flugs zusammen; U-förmige Furkulas sind eher bei Seglern anzutreffen, eine stärker gekrümmte V-förmige Ausprägung bei Tauchern (CLOSE & RAYFIELD 2012, 1).

Zur Funktionsweise der Furkula liegen überraschenderweise nur relativ wenige Studien vor (NESBITT et al. 2009, 859). Häufig genannt wird die Funktion der Furkula als einer gespannten Feder bzw. elastischen Spange zwischen den Schultergelenken, die Energie beim Flügelschlag speichert. Die Furkula dient außerdem als Verstärkung des Brustskeletts zur Unterstützung bei den Belastungen während des Flugs und als Ansatz für die Flugmuskeln, vor allem beim Abschlagen der Flügel. Sie stabilisiert auch das Schultergelenk und ist mit den beiden Schulterblättern verbunden. Außerdem wird der Furkula eine Funktion bei Atmungsbewegungen zugeschrieben (JENKINS et al. 1988; NESBITT et al. 2009, 859; BOCK 2013, 1236³⁵).

Zusammen mit dem Rabenbein (Coracoid) und dem Schulterblatt bildet sie eine spezielle Struktur, das Foramen triosseum (Dreiknochenkanal, triosseal canal), eine Lücke zwischen diesen drei Knochen, durch die eine starke Sehne verläuft, die den supracoracoideus-Muskel (kleiner Brustmuskel) mit dem Oberarmknochen verbindet; dieses System ist für die Hebung des Flügels verantwortlich.

Bei fossilen Vögeln war die Funktionalität der Furkula wahrscheinlich teilweise anders als bei den heutigen Vögeln. So vermuten OLSON & FEDUCCIA (1979), dass bei *Archaeopteryx* die Furkula gleichsam das schwach ausgebildete Brustbein als Ansatzstelle für die Flugmuskulatur teilweise er-

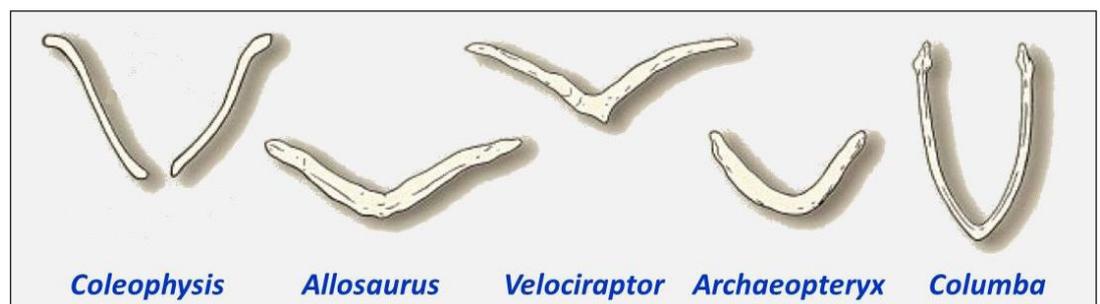
setzte, was BOCK (2013, 1238) allerdings in Frage stellt. Die Funktion als energiespeichernde Feder sei erst bei den Ornithothoraces* evolviert, so MAKOVICKY & CURRIE (1998, 147).

Homologie

Die Homologie von Furkula und Schlüsselbeinen wird begründet mit der ähnlichen Lage, weiter damit, dass Furkula und Schlüsselbeine nie gemeinsam auftreten und dass beide eine ähnliche Skelettentwicklung durchlaufen (HALL & VICKARYOUS 2015, 440).³⁶ Diese Homologie ist jedoch nicht unumstritten (BRYANT & RUSSELL 1993; FEDUCCIA 1999, 77; FEDUCCIA & MARTIN 1998; HALL & VICKARYOUS 2015). FEDUCCIA hält die Architektur der Schulter von Dinosauriern für so dramatisch verschieden von der von *Archaeopteryx* und von modernen Vögeln, dass es unwahrscheinlich sei, dass einer der Schulterknochen in ähnlicher Weise mit der Furkula verbunden gewesen sei und eine ähnliche Funktion ausgeübt habe wie bei Vögeln.³⁷ Wenn Vögel ihre Flugfähigkeit verlieren, degeneriere die Furkula, was ein weiterer Hinweis darauf sei, dass die Furkula bei Theropoden nicht homolog mit der von Vögeln sei (FEDUCCIA 1999, 77; FEDUCCIA & MARTIN 1998). Das Vorkommen einer Furkula bei *Longisquama*, einem mit Theropoden nicht näher verwandten triassischen Archosaurier, zeige, dass eine solche Struktur mehrfach unabhängig entstanden sei, so dass sie nicht als starkes Indiz für eine Verwandtschaft gelten könne. Zudem sei die Gattung *Velociraptor*, die im Zusammenhang mit der Frage nach der Homologisierung diskutiert wird, 75-80 Millionen Jahre jünger als *Archaeopteryx* (FEDUCCIA & MARTIN 1998; vgl. **Abb. 22**). NORELL et al. (1998) äußern in einer Entgegnung die Einschätzung, dass die Verbindung von Furkula und Schulterblatt bei *Velociraptor* so ausgebildet gewesen sei wie bei heutigen Vögeln. Zudem gebe es auch Maniraptoren mit Furkula schon im Oberjura, eine Angabe, die von den Autoren jedoch nicht genau belegt wird.

Auf der Basis eines Überblicks über Theropoden mit nachgewiesener Furkula kommen NESBITT et al. (2009, 875) zehn Jahre später zum Schluss, dass es mittlerweile keinen Zweifel mehr

Abb. 21 Furkulas einiger Theropoden, Bei Coleophysis sind die Schlüsselbeine getrennt. (Nach PADIAN & CHIAPPE 1998)



daran geben könne, dass die Furkula der Vögel mit den Schlüsselbeinen anderer Tetrapoden (Vierbeiner) homolog sei; das folge sowohl aus phylogenetischen als auch entwicklungsbiologischen Daten.³⁸ HALL & VICKARYOUS (2015) bestreiten später jedoch aufgrund ihrer Studien, dass die Homologie gesichert sei. Die Furkula könnte auch mit der Interclavicula homolog sein. Die traditionelle Hypothese impliziere einen dreimaligen Verlust der Schlüsselbeine bei den Crocodylia, den Ornithischia (Vogelbeckendinosaurier) und den Laufvögeln (Ratiten), während bei einer Homologisierung der Furkula mit der Interclavicula nur ein zweimaliger Verlust angenommen werden müsse (HALL & VICKARYOUS 2015, 449). Diese beiden Autoren kommen zum Schluss (S. 150): „Wir wissen immer noch nicht, ob die Furkula der Interclavicula entspricht, eine Neubildung ist oder verschmolzene Schlüsselbeine darstellen.“³⁹

Verteilung

Lange Zeit schien der Besitz einer Furkula ein vogelspezifisches Merkmal zu sein. In seinem einflussreichen Standardwerk vertrat HEILMANN (1926) die Auffassung, dass Vögel nicht direkt von Theropoden abstammen könnten, weil diese Gruppe das Schlüsselbein verloren habe und eine Neuentwicklung gemäß Dollos Gesetz der Unumkehrbarkeit der Evolution⁴⁰ ausgeschlossen sei (HALL & VICKARYOUS 2015, 443; MAKOVICKY & CURRIE 1998, 143). Mittlerweile hat sich jedoch herausgestellt, dass die Ausbildung einer Furkula bei Theropoden-Dinosauriern verbreitet war (vgl. **Abb. 23**). Daher wird heute angenommen, dass die Furkula bei den Vögeln für den Flug kooptiert wurde (z. B. NORELL et al. 1997; LIPKIN et al. 2007; BRUSATTE 2017, 54).

Die phylogenetisch älteste Gattung, bei der eine Furkula nachgewiesen wurde, ist *Syntarsus*

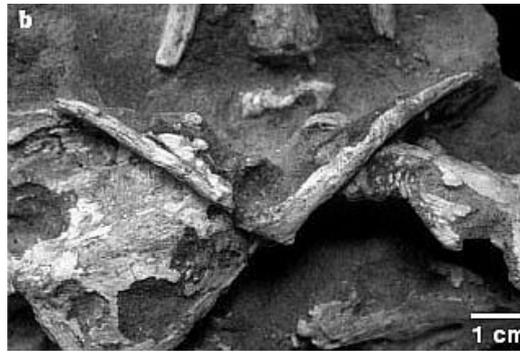


Abb. 22 Furkula von *Velociraptor*. (Aus NORELL, MAKOVICKY 1998; mit freundlicher Genehmigung)

im Unterjura, die zu den Coelophysiden gehört, einer basalen Gruppe der Theropoden (TYKOSKI et al. 2002, 728; NESBITT et al. 2009, 872).⁴¹ NESBITT et al. (2009) geben einen Überblick über die Theropodengruppen, bei denen eine Furkula nachgewiesen wurde und kommen zum Schluss, dass alle größeren Linien der Theropoden von Beginn an eine Furkula besaßen (plesiomorphes Merkmal); der Besitz einer Furkula sei daher kennzeichnend für die Theropoden.⁴² Das Fehlen einer Furkula bei den Ornithomimosauria und Alvarezsauridae könnte auf mangelhafte fossile Erhaltung zurückgeführt werden⁴³ und wäre sonst am ehesten als sekundärer Verlust interpretierbar.⁴⁴ Alternativ müsste eine vielfach konvergente Entstehung einer Furkula angenommen werden, was TYKOSKI et al. (2002, 730f.) nicht ausschließen; sie verweisen aber auf große Kenntnislücken bezüglich des Vorkommens einer Furkula bei vielen Theropodengattungen, was eine klare Schlussfolgerung verhindert.⁴⁵ Bemerkenswert ist noch, dass auch bei den Scansoriopterygiden, die in die Nähe der Vögel gestellt werden, eine Furkula nicht entdeckt wurde; vielmehr sind bei *Scansoriopteryx* zwei separate

Die Homologisierung der Furkula mit dem Schlüsselbein ist immer noch nicht gesichert.

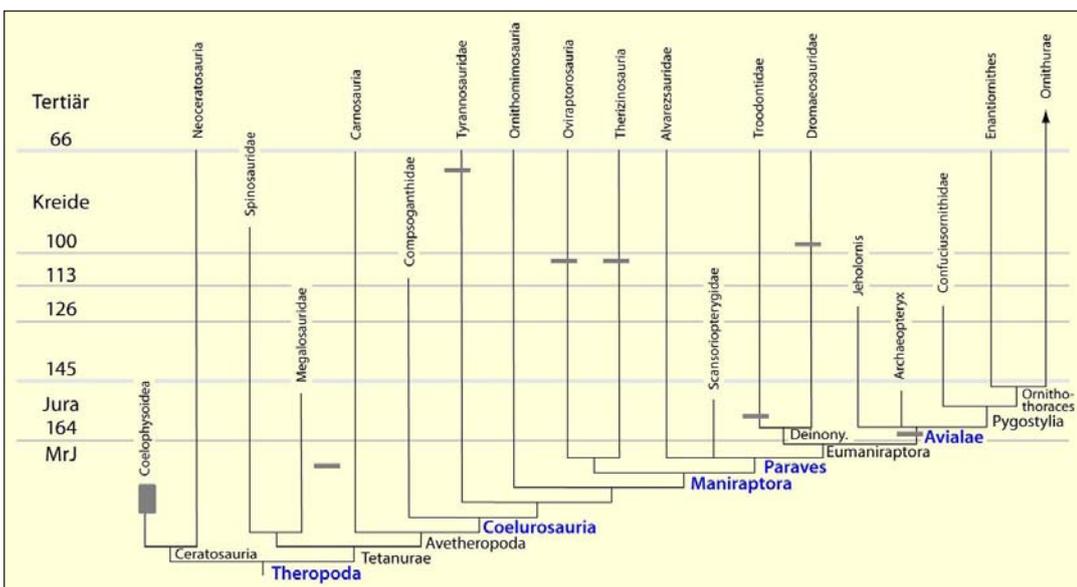


Abb. 23 Verteilungen von Theropoden- und Vogelgruppen mit Furkula. Ob in allen Fällen Konvergenz vorliegt oder ob fehlende Erhaltung vorliegt (Ornithomimosauria, Alvarezsauridae), kann derzeit nicht sicher ermittelt werden. Die Scansoriopterygiden besaßen nachweislich getrennte Schlüsselbeine. Näheres im Text. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)

Schlüsselbeine nachgewiesen worden (CZERKAS o. J., CZERKAS & YUAN 2002, 6). Aufgrund der phylogenetischen Position (s. **Abb. 23**) müsste bei dieser Gruppe die Furkula in Schlüsselbeine zurückevolviert sein – ein unplausibles Szenario.

NESBITT et al. (2009, 873) deuten die Befunde ihrer Analyse so, dass die meisten Merkmale der Furkula heutiger Vögel schon früh evolviert seien; es gebe nur geringe Unterschiede zwischen den Furkulas der frühen Theropoden und abgeleiteteren Formen wie *Archaeopteryx*.⁴⁶ Nur die frühen Ornithuren besaßen eine Furkula, die typisch gestaltet war wie bei heutigen Vogellinien.⁴⁷ Im Gegensatz zur relativen Einheitlichkeit der Form der Furkula bei den fossilen Formen gibt es unter heutigen Vögeln große Unterschiede (s. o.).

Diskussion

In die Reihe der vogeltypischen Merkmale, die *Schritt für Schritt* bereits bei den Theropoden evolviert sind, lässt sich die Furkula nur bedingt einfügen. Folgt man den phylogenetischen Analysen, war die Furkula schon an der Basis der Theropoden ausgebildet; mithin ist sie ein plesiomorphes Merkmal und als solches bezüglich genauerer Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Theropoden und Vögeln nicht aussagekräftig. Evolutionstheoretisch kann die Ausbildung einer Furkula jedoch als Voranpassung interpretiert werden.

Die Funktion der Furkula von Theropoden und frühen Vögeln und die Funktion bei heutigen Vögeln könnte recht unterschiedlich gewesen sein.

Interessanter ist die Frage, wie ausgehend von einer Theropoden-Furkula die Verhältnisse bei den Vögeln evolvierten. Die Funktion als elastische, energiespeichernde Spange erfordert viele Abstimmungen im Vogelkörper; das gilt erst recht, wenn man bedenkt, dass die Furkula polyfunktional ist. Ein Funktionswechsel bzw. die Integration neuer Funktionen dürfte für ungerichtete evolutionäre Mechanismen eine gewaltige Herausforderung sein. Welche Hürden dabei zu überwinden gewesen wären, müsste ein genauerer Vergleich von Formen zeigen, die in eine evolutionäre Linie gebracht werden. Angesichts der Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung stößt man hier allerdings auf methodische Grenzen.

Die Homologie der Furkula verschiedener Gruppen ist zwar naheliegend, wird aber nicht von allen Forschern als gesichert angesehen. Dass bei den Scansoriopterygiden, Ornitho-

mimosauria und Alvarezsauriden trotz teilweise guter Erhaltung keine Furkula gefunden wurde, ist evolutionstheoretisch problematisch, da unverständlich ist, dass eine Furkula wieder aufgegeben wird. Bekannt ist dieser Fall bei sekundär flugunfähigen Vögeln, doch wird man bei diesen drei Gruppen kaum ein solches Szenario annehmen wollen. Alternativ könnte man eine mehrfache unabhängige Entstehung einer Furkula annehmen. Konvergenzen sind aber evolutionstheoretisch immer problematisch (die mittels des Cladismus entworfenen Abstammungslinien basieren auf dem Sparsamkeitsprinzip). Daher halten es NESBITT et al. (2009) am ehesten für wahrscheinlich, dass eine Furkula wegen mangelhafter Fossilisierung bei den betreffenden Gruppen nicht nachgewiesen wurde, dass ihr Fehlen also ein Erhaltungsartefakt ist. Angesichts teilweise guter Erhaltung und erst recht angesichts der Ausbildung getrennter Schlüsselbeine bei *Scansoriopteryx* ist diese Erklärung nicht sehr überzeugend. Weitere Funde könnten hier aber Klarheit verschaffen.

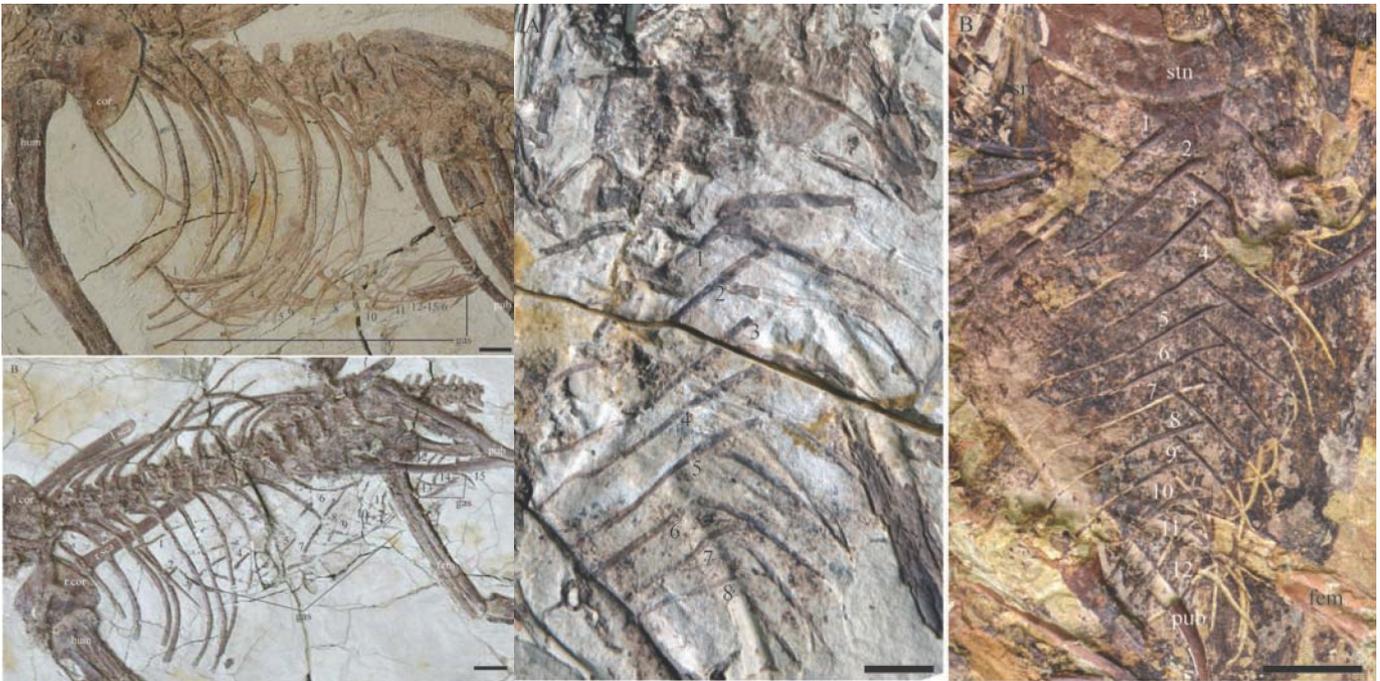
Die Rückbildung der Furkula bei heutigen flugunfähigen Vögeln wertet FEDUCCIA als Indiz dafür, dass die Furkula eine Neubildung bei Vögeln sei. Er argumentiert: „Wenn dieser [Verlust] ein allgegenwärtiges Merkmal flugunfähiger Vögel ist, warum sollte man dann erwarten, eine voll entwickelte Furkula in flugunfähigen zweibeinigen Dinosauriern zu finden?“ (FEDUCCIA 1999, 265⁴⁸). Da eine Furkula bei diesen Formen aber vorkommt, müsse sie eine andere Funktion als bei Vögeln gehabt haben, was gegen ihre Homologie mit der Vogel-Furkula spreche.

Insgesamt spricht trotz FEDUCCIAs Einwand zwar viel für eine Homologie der Furkula von Vögeln und Theropoden-Dinosauriern, doch kann dies nicht als gesichert gelten. Von der Homologisierbarkeit wiederum hängt es ab, ob die Furkula von Vögeln als Merkmal interpretiert werden kann, das bereits bei den nichtfliegenden mutmaßlichen Vorfahren ausgebildet war.

2.5 Gastralia, Rippenkorb, Brustbein

Gastralia

Zu den Merkmalen, die einige Theropoden-Dinosaurier mit frühen Vögeln verbinden, gehören auch Gastralia (auch als Bauchrippen bezeichnet; **Abb. 24**). Sie unterstützen den Brustkorb und dienen als Ansatzstellen für Muskulatur im Brustbereich (O'CONNOR et al. 2015, 133, 143); möglicherweise spielen sie auch eine Rolle bei der Atmung. Die Gastralia greifen ineinander



und bilden eine Art Korb (Gastralrippenkorb). Es handelt sich um Hautknochen (Dermalknochen), die nicht mit dem übrigen Skelett verbunden sind.

Gastralia sind aus allen Linien der frühen Vogelgruppen des Mesozoikums bekannt, einschließlich der basalen Gattungen *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Jeholornis* und *Sapeornis* (zur systematischen Stellung siehe **Abb. 4**). Mit 15–16 Paaren von Gastralia hatte der frühe Pygostylier *Sapeornis* den größten bekannten Bauchrippenkorb (O’CONNOR et al. 2015, 135; **Abb. 24**). Heutige Vögel besitzen keine Gastralia. Es wird vermutet, dass bei ihnen das stark ausgebildete Brustbein die Funktion der Gastralia erfüllt; es gibt aber viele fossile Vogelarten, die sowohl Brustbein als auch Gastralia besitzen (s. u.). Gastralia sind auch bei Theropoden-Dinosauriern und Sauropoden (*Apatosaurus*) beschrieben worden und finden sich unter den heutigen Echsen bei den Brückenechsen und den Krokodilen.

O’CONNOR et al. (2015) beschreiben die Gastralia und ihre Anzahl bei Troodontidae, Dromaeosauridae, *Archaeopteryx*, *Jeholornis*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*, Enantiornithes und Ornithuromorpha. Gastralia werden auch beim Carnosaurier *Aerosteon* (Allosauroida) (SERENO et al. 2008) und beim Oviraptoriden *Citipati* (TICKLE et al. 2012, 741) beschrieben (beide aus der Oberkreide; zur systematischen Stellung s. **Abb. 4**). Leider ist der komplette Gastralrippenkorb nur bei wenigen abgeleiteten Theropodengattungen bekannt, so dass über evolutionäre Trends in Bezug auf dieses Merkmal weithin nur spekuliert werden kann (O’CONNOR et al. 2015, 142).⁴⁹ Die Größe des Gastralrippenkorbs ist bei den basalen Vögeln nicht besonders reduziert. Der Zusammenhang zwischen der Körpergröße

und der Anzahl der Gastralia scheint bei den theropoden Dinosauriern auf der einen Seite und den mesozoischen Vögeln auf der anderen Seite deutlich unterschiedlich gewesen zu sein, woraus O’CONNOR et al. (2015, 144) schließen, dass in den beiden Gruppen unterschiedliche evolutionäre Entwicklungsverläufe gegeben sind.⁵⁰ Ihre Untersuchungen haben außerdem gezeigt, dass es bei Paraves und basalen Vögeln entgegen der intuitiven Erwartung keinen Zusammenhang zwischen der Ausbildung eines Brustbeins (Sternum) und der Anzahl der Gastralia gibt. So besaß *Anchiornis* (ohne knöchernes Brustbein) ca. 13–14 Paare von Gastralia und damit etwa so viele wie *Microraptor gui*, der ein Brustbein besaß, welches sogar rostrocaudal verlängert war.⁵¹ *Jeholornis* besaß nur 8–9 Paare von Gastralia trotz etwa gleicher Größe wie *Sapeornis* mit 15–16 Gastralia und obwohl er ein Sternum besaß, das recht ähnlich dem von *Confuciusornis* war. Diese Situation ist inkongruent mit der Situation bei anderen basalen Vögeln (O’CONNOR et al. 2015, 145; vgl. auch AGNOLIN et al. 2019, 19; siehe **Abb. 25, 29**).⁵² Lediglich unter den Ornithothoraces (Enantiornithes + Ornithuromorpha) scheint es einen Trend zu einem kleineren Gastralrippenkorb bei zunehmend komplexerem Bau des Brustbeins zu geben.⁵³

Die Mutmaßung, dass der relativ große Gastralrippenkorb bei basalen Vögeln im Zusammenhang mit dem Flug steht und das Fehlen eines knöchernen Brustbeins kompensiert, liegt zwar nahe, ist aber nicht schlüssig, da wie erwähnt unter diesen Formen kein klarer Zusammenhang zwischen der Ausbildung der Gastralia und dem Besitz eines knöchernen Sternums erkennbar ist. Es ist nicht richtig verstanden, wie die an den Gastralia ansetzende Muskulatur den Flug

Abb 24 Links der nahezu vollständige Gastralrippenkorb von *Sapeornis chaoyangensis*; Mitte Gastralia von *Jeholornis*; rechts von *Confuciusornis*. Abkürzungen: 1-16 Gastralia-Paare, cor Coracoid, fem Femur, gas Gastralia, hum Humerus, pub Pubis, sca Scapula, stn Sternum. Balken jeweils 10 mm. (Aus O’CONNOR et al. 2015)

Abb. 25 Verteilungen von Theropoden- und Vogelgruppen mit Gastralrippen. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)

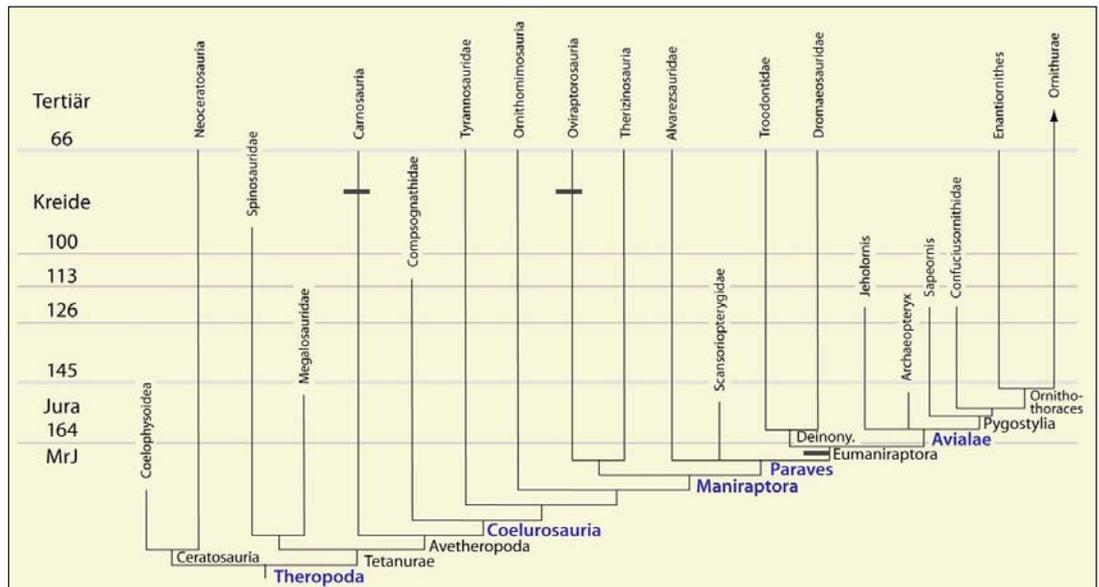


Abb. 26 Vereinfachtes Cladogramm von Theropoden mit Darstellung des Baus des Brustbeins. Die Größe des Kreises spiegelt die Körpergröße wider; blau und punktierte Linien zeigen das Fehlen einer Brustbeinverknöcherung an, gelb zeigt das Vorhandensein an. Die Zahl innerhalb des Kreises gibt die Anzahl der Gastralien an; diese fehlen beiden Neornithes (gestrichelte Linie). Der kleine helle Kreis innerhalb des Kreises für die Neornithes soll den extremen Größenunterschied bei fossilen und heute vorkommenden Mitgliedern dieser Gruppe anzeigen. (Nach ZHENG et al. 2014; © 2014 National Academy of Sciences)

unterstützt haben könnte. Möglicherweise hatte sie eine Funktion bei der Atmung (O'CONNOR et al. 2015, 145).

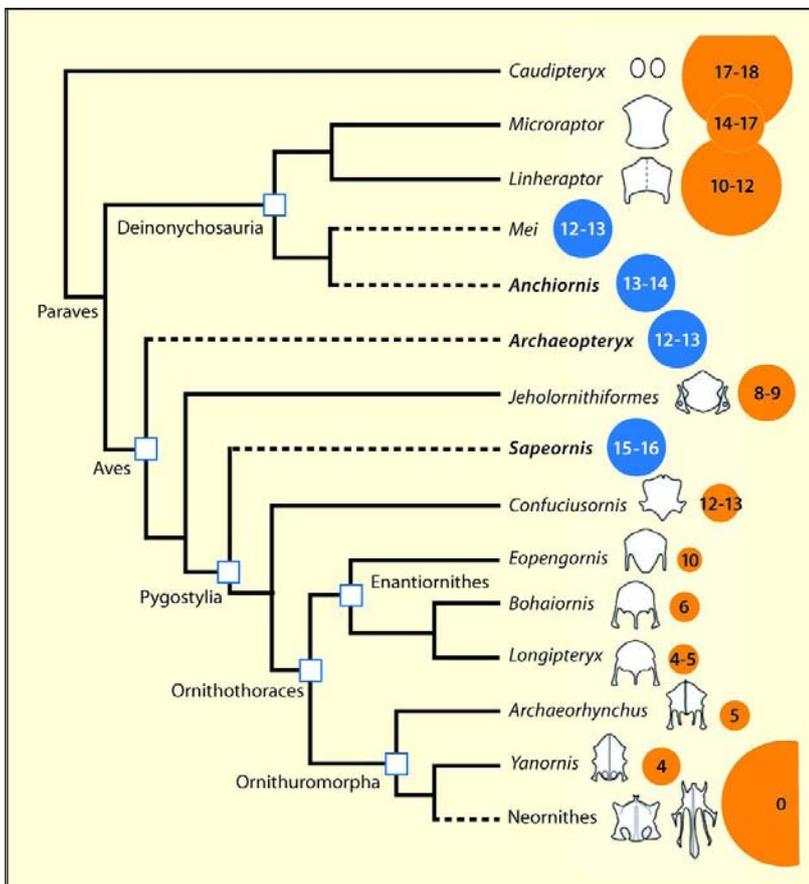
Bemerkenswert ist noch, dass die Gastralien bei den Theropoden-Dinosauriern stark abgeleitet sind; sie kreuzen die Mittellinie des Körpers und sind mit zwei Gastralien der Gegenseite gelenkig verbunden (CODD et al. 2008, 160).⁵⁴ Dagegen ist bei den Kreidevögeln – bei aller Einschränkung durch mangelnde Daten – ein Trend Richtung Vereinfachung gegeben (s. o.). Somit können die Verhältnisse bei den Theropoden-Dinosauriern nicht ohne Weiteres als Vorläuferstadien bezüglich der Verhältnisse bei den Vögeln interpretiert werden. Einer

Deutung als Vorläuferstadien steht auch die stratigraphische Position der Theropodengattungen entgegen, die Gastralien besitzen (Abb. 25).

Brustbein

Am Brustbein (Sternum) setzt die kräftige Flugmuskulatur für den Auf- und Abschlag der Flügel an, und es hat viele Funktionen, die im Zusammenhang mit dem Flug stehen. Es ist der größte Knochen, eines der wichtigsten und charakteristischsten Skelettmerkmale heutiger Vögel und weist eine große Bandbreite an Ausprägungen auf (ZHENG et al. 2012, 1, 2).⁵⁵

Die Verteilung der Arten mit verknöchertem Brustbein ist aus evolutionstheoretischer Sicht rätselhaft. Denn den basalen Vogelgattungen *Archaeopteryx*, *Sapeornis* und den nahe verwandten, zu den Paraves gestellten Troodontiden (*Anchiornis*) fehlte ein verknöchertes Brustbein, während ein solches bei den Theropoden-Gruppen der Dromaeosauridae, Oviraptorosauria und anderen nachgewiesen wurde (ZHENG et al. 2012; O'CONNOR & ZHOU 2015; O'CONNOR et al. 2015, 135; Abb. 26, 27). Angesichts von ca. 100 bzw. 200 untersuchten Individuen kann kaum angenommen werden, dass das Fehlen ein Erhaltungsartefakt ist (ZHENG et al. 2014).⁵⁶ Evolutionär gedeutet bedeutet dies einen Zickzackkurs oder anders gesagt: Die Verteilung dieses Merkmals lässt keinen Zusammenhang mit der mutmaßlichen Phylogenie erkennen. O'CONNOR et al. (2015, 135) bezeichnen diese Situation als verwirrend.⁵⁷ ZHENG et al. (2012, 5) halten es für gut möglich, dass der gemeinsame Vorfahr der



Basalen Vogelgattungen fehlte ein verknöchertes Brustbein, während ein solches bei einigen Theropoden-Dinosauriern nachgewiesen wurde.

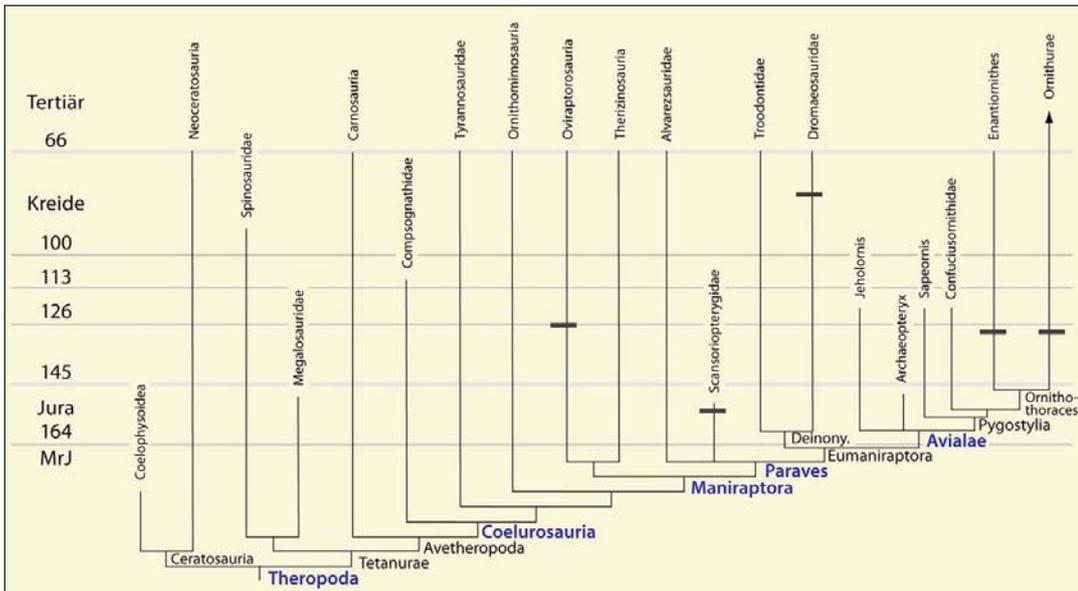


Abb. 27 Verteilungen von Theropoden- und Vogelgruppen mit verknöchertem Brustbein (Sternalplatten), (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)

Ornithothoraces (Gegenvögel und Ornithuren, zu denen auch die heutigen Vögel gehören) kein Brustbein besaß.⁵⁸ Das heißt in diesem Fall aber: *Das Brustbein bei einigen Theropoden-Dinosauriern kann nicht zu den Merkmalen gezählt werden, die die mutmaßlichen Dinosaurier-Vorfahren der Vögel mit den Vögeln verbinden.*

Komplexere Ausprägungen des Brustbeins mit nach hinten (caudal) gerichteten Fortsätzen und einem Brustbeinkiel sind nur bei den Ornithothoraces bekannt. Eine der stratigraphisch ältesten Gattungen der Gegenvögel, *Protopteryx*, besaß bereits einen Brustbeinkiel (ZHOU & ZHANG 2006). Auch unter den stratigraphisch ältesten Gattungen, die zu den Ornithuren gestellt werden, gab es mit *Ambiortus* eine Gattung mit gekieltem Brustbein (KUROCHKIN 1985).⁵⁹ Bei den basalen Arten (die außerhalb der Ornithothoraces gestellt werden) ist das Brustbein dagegen einfacher gebaut und vergleichbar dem von Theropoden-Dinosauriern. Zwischenstadien seien kaum bekannt, und die Entwicklung und Evolution des komplexen Brustbeins seien bis jetzt weitgehend unbekannt, stellen ZHENG et al. (2012, 2) fest.⁶⁰ Das Sternum der mesozoischen Ornithuren (der Linie, zu der auch die heutigen Vögel gerechnet werden) sei in seinem Erscheinungsbild mit verschiedenen Fortsätzen, Sulci (Furchen) und Fenstern im Wesentlichen modern und seine Evolution ausgehend von den einfachen Elementen der meisten Theropoden-Dinosaurier unklar (ZHENG et al. 2012, 3).⁶¹

Bei basalen Vögeln wird das Brustbein (sofern es vorkommt) wie bei Dromaeosauriden und Oviraptoriden aus zwei medial verbundenen Platten gebildet, die spät in der Ontogenese miteinander verschmelzen. Ein solches Muster ist auch von heutigen flugunfähigen Vögeln bekannt (O'CONNOR & ZHOU 2015). Bei den Gegenvögeln der Jehol-Gruppe Chinas wird das Brustbein dagegen durch proximodistal angeordnete

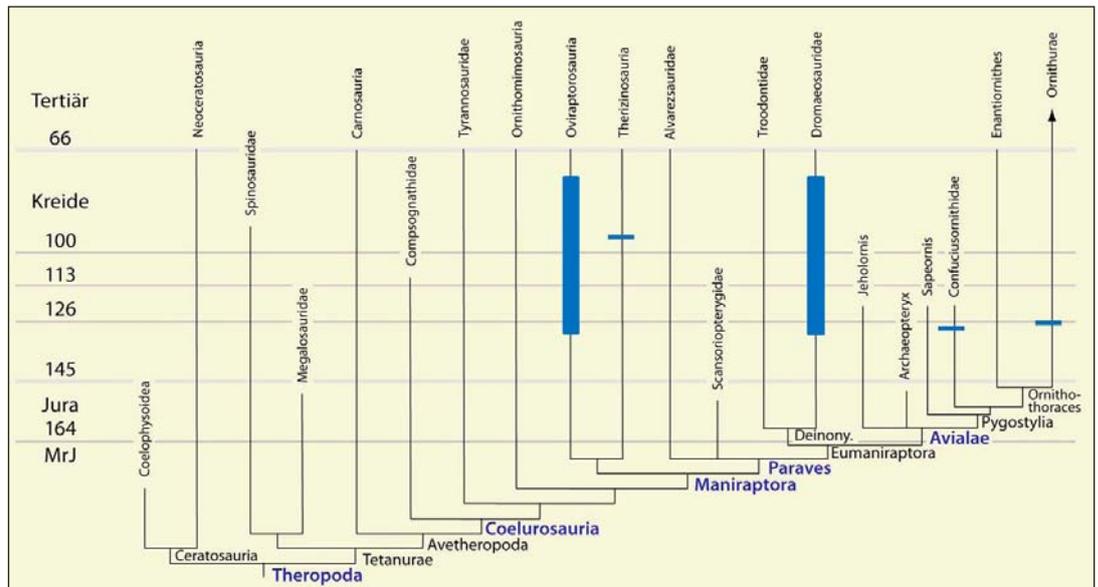
Die Ausprägung und ontogenetische Entwicklung des Brustbeins bei den Enantiornithes und den Ornithurae ist so verschieden, dass sie trotz vergleichbarer Komplexität konvergent entstanden sein dürften.

mediane Verknöcherungszentren gebildet; daher kann dieses Merkmal nicht als gemeinsames abgeleitetes Merkmal (Synapomorphie) der Vögel gewertet werden (O'CONNOR & ZHOU 2015, 337f.).⁶² Auch ZHENG et al. (2012, 1, 2) stellen so große Unterschiede in der Ausprägung und ontogenetischen Entwicklung des Brustbeins bei Enantiornithes und Ornithurae fest, dass sie trotz vergleichbarer Komplexität der Brustbeine eine konvergente Entstehung annehmen; gemeinsame Ausprägungen des Brustbeins seien als Parallelismen zu werten, nicht als Entwicklungshomologien.⁶³

Hakenfortsätze an den Rippen

Ein vogeltypisches Merkmal im Bereich des Rumpfskeletts sind nach hinten gerichtete Hakenfortsätze an den Rippen. Es ist beim ältesten bekannten Vogel mit Schnabel, *Confuciusornis*, ebenso nachgewiesen worden wie bei der ältesten bekannten Ornithuren-Gattung *Chaoyangia* (ZHOU et al. 2000, 253) und einer der ältesten Gegenvogel-Gattungen, *Longipteryx* (ZHANG et al. 2001, 948). Hakenfortsätze an den Rippen kommen auch bei Dromaeosauriden und Oviraptorosauriern vor (ZHOU et al. 2000; ZHOU 2004, 461; CODD et al. 2008, 157f.; CHATTERJEE & TEMPLIN 2012).⁶⁴ Daher werden auch sie zu den Vogelmerkmalen gezählt, die schon bei den mutmaßlichen Dinosaurier-Vorfahren ausgebildet waren (CODD et al. 2008, 157). Unter heutigen Tieren sind solche Hakenfortsätze

Abb. 28 Verteilungen von Theropoden- und Vogelgruppen mit Hakenfortsätzen an den Rippen. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)



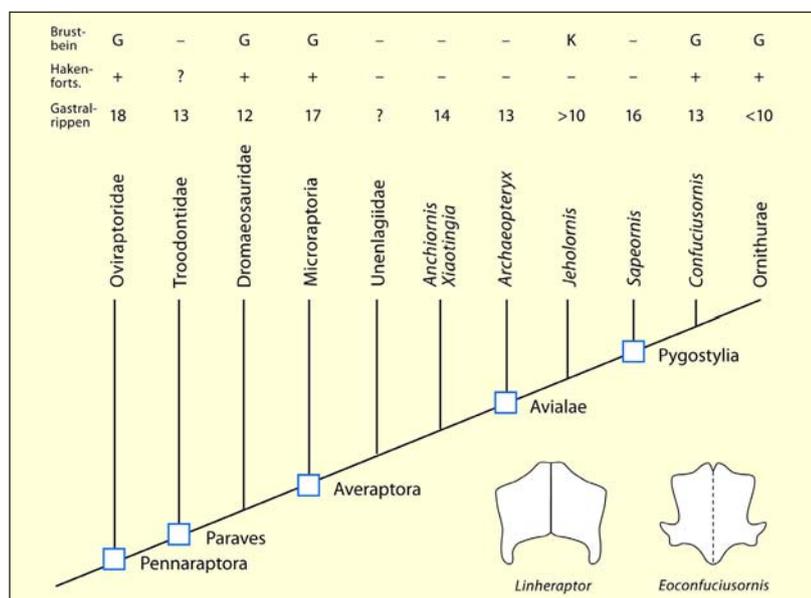
auch bei der Brückenechse (*Tuatara*) bekannt und in knorpeliger Ausprägung bei Krokodilen ausgebildet.

Die Hakenfortsätze an den Rippen tragen zur Stärkung des Brustkorbs bei, indem sie mit der nachfolgenden Rippe überlappen. Außerdem dienen sie als Muskelansatzstellen für Muskeln des Schulterblatts und spielen eine Rolle bei der Atmung, weil sie in deren Mechanik eingebunden sind (ZHANG et al. 2001, 948f.; CODD et al. 2008).⁶⁵ Das wiederum werten CODD et al. (2008) als indirekten Hinweis auf eine vogeltypische Atmung auch bei Theropoden-Dinosauriern und folglich auf eine sehr hohe Aktivität dieser Tiere.⁶⁶ Allerdings ist eine Funktion der Fortsätze bei Krokodilen und der Brückenechse als Unterstützer der Ventilation nicht nachgewiesen; die Muskelansatzstellen sind bei der Brückenechse aber immerhin ähnlich wie bei den Vögeln (CODD 2008, 159).⁶⁷ Die Funktion der Hakenfortsätze muss aufgrund dieser Unsicherheiten bei den Theropoden-Dinosauriern

mit Vorsicht eingeschätzt werden. Doch kommen CODD et al. (2008, 160) aufgrund ihrer Forschungen zum Schluss, dass bei diesen Gattungen die Hakenfortsätze im Zusammenwirken mit den spezialisierten Gastralia, dem Brustbein und dem Schultergürtel einen vogelähnlichen Atmungsmechanismus erleichtert haben.⁶⁸

Rätselhafte Verteilung. Wie bereits erwähnt sind Hakenfortsätze an den Rippen außer bei Vögeln auch bei Dromaeosauriden und Oviraptorosauriern bekannt. CODD et al. (2008) halten die Hakenfortsätze von Vögeln für homolog mit denen von Theropoden-Dinosauriern und begründen dies mit der Verteilung im System (Abb. 28) und mit dem Sparsamkeitsprinzip*.⁶⁹ Laut ZHOU et al. (2000, 253) sind die Hakenfortsätze bei den Oviraptoriden und *Caudipteryx* (Oviraptorosauria) kaum von denen bei Vögeln zu unterscheiden. TICKLE et al. (2012, 740) bestätigen, dass die Geometrie des Baus des Brustkorbs beim Theropoden-Dinosaurier *Citipati* (Oviraptoridae), bei den basalen Vogelarten *Zhongjianornis yangi* und *Confuciusornis sanctus* sowie beim Ornithuren *Yixianornis grabau* eine Bewegung der Rippen in der gleichen Größenordnung

Abb. 29 Vereinfachtes Cladogramm abgeleiteter Coelurosaurier nach AGNOLIN & NOVAS (2013) mit Angabe der Anzahl der Gastralrippenpaare, Vorkommen von Hakenfortsätzen an den Rippen (Hakenforts.) und der relativen Ausprägung des Brustbeins. Unten rechts Brustbeine des Dromaeosauriden *Linheraptor exquisitus* und des Pygostyliers *Eoconfuciusornis zhengi*. G groß, K klein, + anwesend, - fehlend, ? unsicher. (Nach AGNOLIN et al. 2019)



Nach evolutionstheoretischer Deutung müssten die Hakenfortsätze verloren gegangen sein, um später wieder erneut aufzutauchen

ermöglichte wie bei heutigen Vögeln. Diese Autoren werten dies als Hinweis darauf, dass dadurch ein Durchströmungs-Atmungssystem bei Theropoden-Dinosauriern und basalen Vögeln ermöglicht wurde und dass Hakenfortsätze an den Rippen dafür eine Schlüsselanpassung seien, die schon vor der Entstehung der Vögel etabliert war.⁷⁰

Dennoch ist dieses Merkmal nicht gut geeignet, in die Reihe der Vogelmerkmale bei Dinosauriern gestellt zu werden. Dieser Deutung steht nämlich entgegen, dass es bei den basalen Vögeln *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Jeholornis* und *Zhongornis* sowie den Alvarezsauriden (die den Vögeln nahe stehen) fehlt (NORELL & MAKOVICKY 1999, 27; TICKLE et al. 2012, 744; vgl. **Abb. 28**). Nach evolutionstheoretischer Deutung müssten die Hakenfortsätze also verloren gegangen sein, um später erneut aufzutauchen (ähnlich wie beim Brustbein, jedoch nicht durchweg bei denselben Arten). Oder die Ausbildung ist trotz großer Ähnlichkeiten konvergent (NORELL & MAKOVICKY 1999, 27⁷¹; ZHOU et al. 2000, 253⁷²). Die Möglichkeit, dass die Fortsätze bei den genannten Gattungen zwar vorhanden waren, fossil aber nicht erhalten sind (TICKLE et al. 2012, 744), kann zwar kaum definitiv ausgeschlossen werden, erscheint aber angesichts der guten Erhaltung der betreffenden Gattungen unwahrscheinlich.

PAUL (2001, 479) ist der Auffassung, dass Merkmale des Atmungsapparats wie z. B. die Hakenfortsätze an den Rippen bei Dromaeosauriden und Oviraptorosauriden (die in die Vorfahrenschaft der Vögel gestellt werden) abgeleitet als bei *Archaeopteryx* und ähnlich wie bei sekundär flugunfähigen Vögeln ausgebildet gewesen seien. Er wertet dies als eines der Indizien dafür, dass diese Formen sekundär flugfähig gewesen sein könnten.⁷³ Dann aber wären die betreffenden Gattungen in Bezug auf das Merkmal der Hakenfortsätze keine Zeugen für eine Verbindung von Dinosauriern und Vögeln.

2.6 Hohle Knochen, Luftsacksystem und Atmung

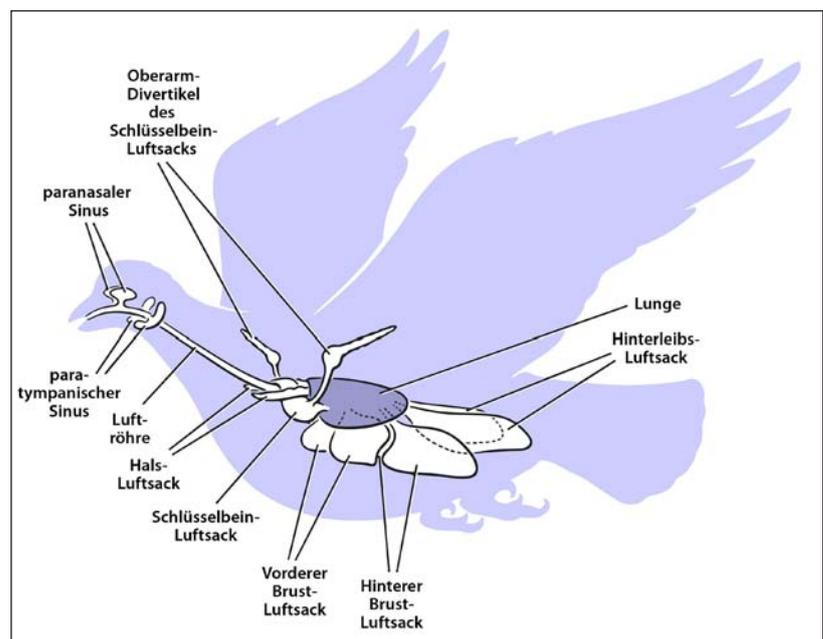
Für Vögel ist Leichtbauweise des ganzen Körpers enorm wichtig. Dazu tragen ein Luftsacksystem und hohle Knochen bei; beides ist eng mit dem Atmungssystem gekoppelt. Die Knochen sind luftgefüllt durch eindringende Divertikel (Ausstülpungen) des Luftsacksystems und somit an dieses angeschlossen. Das Luftsacksystem besteht aus Anhängen der Lungen und ermöglicht eine hocheffektive Atmung (s. u.). Die Vögel besitzen eine unterschiedliche Anzahl von Luftsäcken; meist sind es neun Luftsäcke, die in großen Teilen des Körpers verteilt sind; sie füllen ca. 15 % des Volumens von Thorax und Abdomen (BRITT 1997; PROCTOR & LYNCH 1993, 210). Über die Luftsäcke wird wie durch Blasebälge die Luft in die Lunge gedrückt. Beim Atemvorgang strömt die Luft in einer Art Einbahnstraße in die hinteren Luftsäcke und von dort in die Lunge, weiter in die vorderen Luftsäcke und anschließend in

die Luftröhre (SCHMIDT-NIELSEN 1971; **Abb. 31, 32**). Anders als bei anderen Wirbeltieren gibt es also einen Luftkreislauf, was ein sehr viel größeres Atemvolumen im Vergleich zu den Säugetieren ermöglicht, obwohl die Lungen sehr klein sind und nur 2 % des Körpervolumens ausmachen.

SCHMIDT-NIELSEN (1971) beschreibt die Details der Luftströmungen durch die Luftsäcke und die Lunge. Er zeigt, dass ein ausgesprochen ausgeklügeltes System vorliegt: Dadurch, dass beim Atemvorgang verbrauchte, CO₂-reiche Luft in der Luftröhre verbleibt, strömt beim Einatmen zuerst diese Luft in den hinteren Luftsack, bevor die frische Luft hinzukommt. Das ist kein Fehler, sondern wichtig für die Konsistenz des Blutes und der Regulation der Atmung: „Hier treffen wir auf eine der elegantesten Eigenschaften des Systems. Würde die nur 0,03 % Kohlendioxid enthaltende, völlig frische Außenluft durch die Lunge geleitet werden, würde das Blut zu viel Kohlendioxid verlieren, was schwerwiegende Folgen für die Säure-Basen-Regulation des Vogelkörpers hätte. Eine weitere Folge des übermäßigen Kohlendioxidverlustes ergibt sich aus der Tatsache, dass die Atmung vor allem durch die Konzentration von Kohlendioxid im Blut reguliert wird“ (SCHMIDT-NIELSEN 1971, 76).⁷⁴

Ungewöhnlich ist auch, dass die Lungen volumenkonstant sind. Ein Netzwerk von Blutgefäßen umgibt die feinsten Verzweigungen des Bronchialsystems (Parabronchien) der Lunge, wodurch sie ein dichtes Organ ist und sehr verschieden von der leicht konstruierten Lunge anderer Wirbeltiere. Der Durchmesser der Parabronchien ist so gering, dass, wenn sich ihre inneren Wände berühren würden, eine erneute Befüllung aufgrund der Oberflächenspannung nicht mehr möglich wäre und der Vogel ersticken würde. Das ist der Grund, warum das Lungengewebe mithilfe des

Abb. 30 Lunge-Luftsacksystem bei Vögeln. (Nach SERENO et al. 2008, C. Abraczinskas, Creative Commons Attribution 2.5 Generic license.)



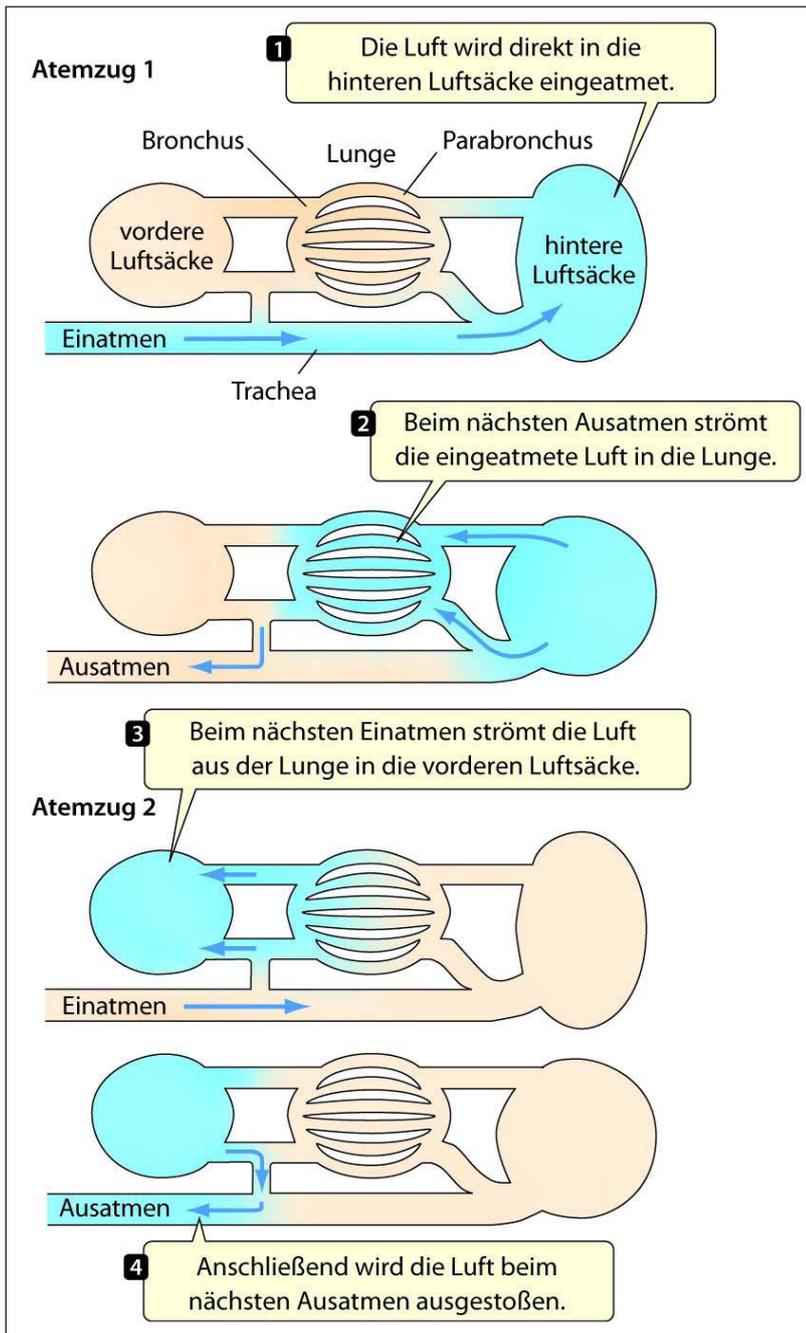


Abb. 31 Atemzyklus bei Vögeln. (Nach PURVES et al., Biologie. 7. Aufl., Elsevier)

Rippenkorbs und durch Bindegewebe fixiert sein muss, damit das Lungenvolumen konstant gehalten werden kann (BRITT 1997, 591; SCHACHNER et al. 2011, 1532).⁷⁵

Die Atmung erfolgt durch seitliches Auseinanderweichen der Rippen, was zu Bewegungen der Luftsäcke führt. Dadurch verlässt die Luft paradoxerweise beim Einatmen die Lunge und füllt sie beim Ausatmen. Anders als Säugetiere besitzen Vögel kein muskuläres Zwerchfell zum Antrieb der Atmung; dafür wird die Zwischenrippenmuskulatur verwendet (PROCTOR & LYNCH 1993, 205). Ein Zwerchfell wäre wegen des Luftsacksystems hinderlich. Der Luftaustausch ist also grundlegend verschieden von der Atmung bei anderen Wirbeltieren. „Fast jeder Teil des Vogelkörpers steht in direkter Beziehung mit dem Atmungssystem der Luftsäcke“ (PROCTOR & LYNCH 1993, 205).

Das Atmungssystem der Vögel ist den meisten anderen Landwirbeltieren „überraschend unähnlich“.

Die Luftsäcke sind auch an der Stimmbildung beteiligt; Ausatmungen werden im Stimmkopf zum Gesang moduliert. Schließlich spielen die Luftsäcke und die zahlreichen abgehenden Divertikel auch für die Thermoregulation durch die Wärmeabgabe über Verdunstung eine wichtige Rolle; das erklärt, warum nicht nur Knochen, sondern ein großer Teil des Vogelkörpers mit Divertikeln durchsetzt ist. Die Thermoregulation erfolgt somit ganz anders als bei Säugetieren; Schweißdrüsen sind nicht ausgebildet; sie wären unter dem dichten Gefieder auch nicht effektiv. Mehrere sehr unterschiedliche Aspekte der Vogelanatomie und -physiologie sind somit zum einen eng miteinander gekoppelt und unterscheiden sich zum anderen fundamental von den Verhältnissen bei den Säugetieren. PROCTOR & LYNCH (1993, 205) stellen dazu fest, dass das Atmungssystem der Vögel dem der meisten anderen Landwirbeltiere „überraschend unähnlich“ sei.⁷⁶

Fossile Befunde

Pneumatisierung des Skeletts ist unter heutigen Wirbeltieren nur bei Vögeln bekannt, war aber verbreitet bei den ausgestorbenen Archosauriern (BENSON et al. 2012, 170), darunter bei allen Theropodenlinien (O’CONNOR & CLAESSENS 2005), bei Flugsauriern und Sauropoden, und zwar vor allem an den Wirbeln, aber auch an den Rippen. Auch bei *Archaeopteryx* wurde Pneumatisierung in Hals- und Brustwirbeln (BRITT et al. 1998) und im Becken des Londoner Exemplars nachgewiesen (CHRISTIANSEN & BONDE 2000), was als Indiz für die Existenz von Luftsäcken gewertet wird (WANG & ZHOU 2017, 20). Daher gehören pneumatisierte Knochen zu denjenigen Kennzeichen der Vögel, die auch bei mutmaßlichen Dinosaurier-Vorfahren vorkommen; im Falle dieses Merkmals sogar verbreitet. Es könnte sich um ein Merkmal handeln, das sogar die Ornithodira (Vögel, Dinosaurier und Flugsaurier) gemeinsam haben (QUICK & RUBEN 2009, 1242). Daher ist dieses Merkmal nicht geeignet, genauere Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser Gruppe und zwischen Dinosauriern und Vögeln zu bestimmen.

Pneumatisierte Knochen gehören zu denjenigen Kennzeichen der Vögel, die auch bei mutmaßlichen Dinosaurier-Vorfahren vorkommen.

Aussagen darüber, ob bei fossil erhaltenen Formen außerhalb der Vögel auch Luftsäcke ausgebildet waren, sind nicht zweifelsfrei möglich; ihre Existenz kann nur indirekt erschlossen bzw. entsprechende Vermutungen, auch über den Bau der Lunge, können durch indirekte Indizien begründet werden.⁷⁷ Hohle Knochen sind auch für Gewichtersparnis wichtig. SCHACHNER et al. (2011, 1533) weisen darauf hin, dass die Pneumatisierung der Knochen keine Funktion bei der Atmung hat und viele Befunde darauf hindeuten, dass es vorrangig um Gewichtersparnis geht, weshalb Pneumatisierung nicht notwendigerweise auf die Existenz von Luftsäcken hinweist.⁷⁸ Der Nachweis von hohlen Knochen mit Luftporen sei aber ein starkes Indiz für die Existenz von Luftsäcken, so BRITT (1997, 591).⁷⁹

O'CONNOR & CLAESSENS (2005) fanden in einem fossilen Exemplar der urtümlichen Theropoden-Gattung *Majungatholus* aus der Oberkreide (später in *Majungasaurus* umbenannt) pneumatische Öffnungen in Hals-, Brust- und Beckenwirbeln. Sie schließen auf die Existenz entsprechender Luftsäcke, deren Divertikel verschiedenen Wirbelkörpern zuzuordnen seien. Der Lungen-Bauplan der Vögel mit Durchströmung der Luft sei damit bereits bei einem basalen Neotheropoden ausgebildet gewesen, der nicht näher mit den Vögeln verwandt ist.⁸⁰ Damit könne angenommen werden, dass die Durchströmungsatmung wahrscheinlich ein allgemeines Kennzeichen der Theropoden sei (O'CONNOR & CLAESSENS 2005, 253) und kein Neuerwerb, der in einem speziellen Zusammenhang mit der Flugfähigkeit steht.⁸¹

Unterstützt wird diese Schlussfolgerung durch eine Untersuchung von SERENO et al. (2008) an der ebenfalls „ursprünglichen“ Allosauroiden-Gattung *Aerosteon* (wie *Majungasaurus* aus der Oberkreide). Das betreffende Fossil weist eine extreme Pneumatisierung der Knochen auf, einschließlich der Furkula, des Darmbeins und der Gastralia. Die Forscher schließen daraus, dass Divertikel des Luftsacksystems in den Thoraxgeweben ausgebildet gewesen seien.

Auch WANG & ZHOU (2017, 20) argumentieren, dass die Pneumatisierung von Knochen bei mehreren Theropoden-Linien darauf hindeute, dass das „moderne“ vogelartige Atmungssystem schon vor der Entstehung der Vögel evolviert sei.⁸²

Auf vogeltypische Atmung könnte auch das Vorkommen von Hakenfortsätzen an den Rippen hinweisen, die auch bei einigen Theropoden-Dinosauriern vorkommen (z. B. Oviraptoriden und Dromaeosauriden wie *Veliciraptor*, Deinonychosaurier, *Microraptor* [Codd et al. 2008]). Denn diese sind in die Mechanik der Atmung eingebunden, doch ist dieser Zusam-

menhang nicht zwingend (ZHANG et al. 2001, 948f.; CODD et al. 2008, 157, 159; TICKLE et al. 2012; Näheres im **Abschnitt 2.5**).

Kontroverse um das Atmungssystem der Theropoden

QUICK & RUBEN (2009) sind der Auffassung, dass einige anatomische Merkmale vieler Theropoden-Dinosaurier wie das kleine Brustbein und das Fehlen eines vogeltypischen Brustkorbs, das dreistrahlige Becken und der Bau der Beine der Möglichkeit vogeltypischer Atmungsbewegungen widersprechen, da all dies mit der Atmung in Verbindung steht. Der Oberschenkelknochen der Vögel sitzt relativ fest und Knochen und Muskulatur der Oberschenkelregion werden zusammen mit dem Synsacrum und dem nach hinten gerichteten Schambein zur Stützung der Körperwand gebraucht, was im Zusammenhang mit dem Luftsacksystem verstanden werden muss und dazu beiträgt, die Vogellunge vor dem Kollabieren zu bewahren. Dagegen seien die Oberschenkelknochen der Dinosaurier beweglich gewesen und hätten daher diese Aufgabe nicht erfüllen können (QUICK & RUBEN 2009).⁸³

Außerdem gibt es (allerdings umstrittene) Hinweise darauf, dass bei den Theropoden *Sinosauropteryx* und *Scipionyx* aus der Gruppe der Coelurosaurier ein Atmungssystem verwirklicht war, das dem der Krokodile glich. RUBEN et al. (1997; 1999) fanden nämlich im Abdominalbereich dieser beiden fossilen Gattungen farblich dunkel hervortretende Flächen, die Spuren der ehemaligen Leber sein könnten, die bei Reptilien als eine Art Kolben eine besondere Rolle bei der Atmung spielt, indem sie mittels Muskeln und einer zwerchfellartigen Scheidewand die Lunge expandieren und wieder kontrahieren lässt. Außerdem scheint der hintere Abschnitt der Leibeshöhle deutlich von einem vorderen Herz-Lungenbereich getrennt gewesen zu sein. Bei *Scipionyx* glauben die Wissenschaftler auch Muskelfasern zu erkennen, die vom Becken zur vermuteten Leber ziehen, eine Situation, die der bei heutigen Krokodilen gleicht (vgl. **Abb. 32**). Insgesamt legen diese Befunde eine reptiltypische Atmung nahe, die sich deutlich von der Durchströmungsatmung der Vögel unterscheidet. Mittlerweile wurde zwar bei Krokodilen und Alligatoren eine einfache Durchströmungsatmung nachgewiesen, die aber ohne Luftsacksystem und sehr viel anders als bei den Vögeln funktioniert (s. u.).

Einige Paläontologen bestreiten allerdings, dass die fossilen Befunde die Deutung von RUBEN et al. erlauben; dafür seien die Fossilien zu stark plattgedrückt und der fossile Befund nicht eindeutig (PAUL 2001). WELLNHOFER (1999)

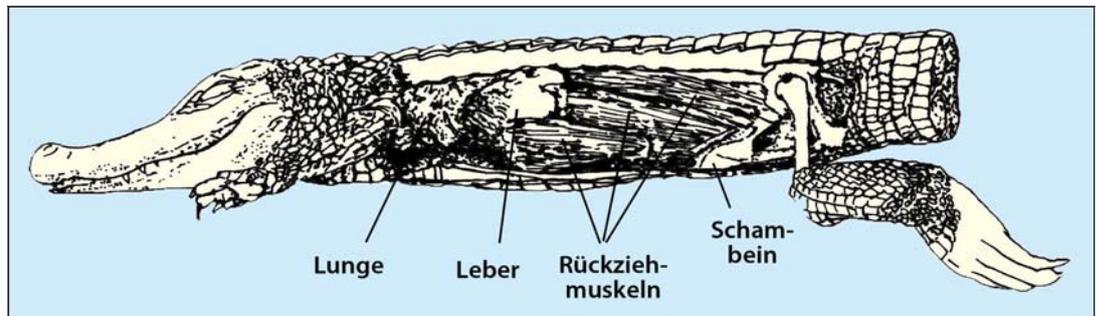


Abb. 32 Atembewegungen bei Krokodilen: „Rezente Krokodile besitzen ... eine zwerchfellähnliche Membran aus einer dicken Lage von Bindegewebe, die Brustraum und Bauchraum voneinander trennt. Diese Membran wirkt zwar wie ein Zwerchfell und sorgt für die Ventilation der Lunge, enthält aber keine Muskelfasern (wie z.B. bei Säugetieren). Die Atembewegung der Krokodile kommt zustande durch einen Rückziehmuskel an der Leber. Dabei wirkt die Leber mit ihrer Lage zwischen Membran und Rückziehmuskel wie ein Pumpenkolben. Eine anatomische Besonderheit der Krokodile besteht somit darin, daß die Leber kuppelförmig in den Brustraum hineinragt“ (ZIMBELMANN 1999).

weist zudem darauf hin, dass selbst bei korrekter Deutung der Fossilfunde durch RUBEN et al. dies kein Gegenargument gegen einen evolutiven Übergang von Dinosauriern zu Vögeln sei, denn ein Übergang von einer Reptillunge zu einer Vogellunge könnte sich in einem späteren Evolutionsstadium vollzogen haben.

Die Deutung, dass Theropoden eine Krokodillunge besaßen, wird von den meisten Paläontologen nicht akzeptiert.

Darüber hinaus ist PAUL (2001, 479) der Auffassung, dass bei Theropoden ein schrittweiser Erwerb vogelartiger Merkmale des Atmungssystems festzustellen sei und dass der Thorax der vogelähnlichsten Dinosaurier im Wesentlichen vogelartig gebaut sei. Allerdings seien einige Merkmale des Atmungssystems wie verknöcherte Hakenfortsätze an den Rippen, Sternalrippen, das Vorhandensein von bis zu fünf Brustbein-Rippen-Gelenken und lange Brustbeinplatten bei Dromaeosauriern, *Caudipteryx* und Oviraptorosauriern stärker abgeleitet als bei *Archaeopteryx*. Bemerkenswert sei, dass diese Anpassungen denen von sekundär flugunfähigen Vögeln ähnelten, was als Indiz dafür gewertet werden könne, dass vogelartige Dinosaurier auch sekundär flugunfähig sein könnten (vgl. **Kapitel 3**).

Wie oben erwähnt gibt es Zusammenhänge zwischen den speziellen Eigenschaften der Vogellunge (Volumenkonstanz, sehr empfindliche Parabronchien) und Merkmalen des Skeletts (vor allem Rippen und Wirbelkörper), durch die sichergestellt wird, dass das Lungenvolumen nahezu konstant bleibt. SCHACHNER et al. (2011) untersuchten das Achsenskelett einer Reihe sehr unterschiedlicher ausgestorbener Archosaurier auf Skelettmerkmale, die im Zusammenhang mit dem Bau der Lunge stehen. Sie fanden in

keinem der untersuchten Taxa Hinweise an den Wirbelsäulen auf einen durch die Leber vermittelten Pumpenkolben-Mechanismus, sondern Merkmale, die für die Existenz einer starren Lunge sprechen.

Wann bzw. in welcher Formengruppe unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen zuerst der vogelartige Atemmechanismus entstand, ist letztlich aus methodischen Gründen schwer zu klären, da es zu viele Unbekannte gibt und die Kopplung von Skelettmerkmalen mit Merkmalen des Atmungssystems mit Unsicherheiten behaftet ist. Ein Umbau zur Vogellunge würde jedenfalls wegen der o. g. Verflechtungen erhebliche Umorganisationen erfordern, unabhängig davon, wann und in welcher Linie dies erfolgt ist. Realistische evolutionstheoretische Modellierungen müssten dies berücksichtigen. RUBEN et al. (1997) halten einen evolutiven Übergang für problematisch, weil er durch Selektion in einem frühen Stadium gestoppt würde, denn eine zweigeteilte Leibeshöhle, wie Krokodile sie besitzen und zur Atmung benötigen (s. o.), die Anlage von Luftsäcken verhindere. Denn dazu wäre eine Aufhebung der Trennung von Bauchraum und Brustraum notwendig, was einen Bruch des Zwerchfells erfordern und dessen Funktion zerstören würde, bevor der weitere „Umbau“ überhaupt beginnen könnte.⁸⁴ Die Neuorganisation der Thermoregulation hätte mit ähnlichen Problemen zu kämpfen. Diese erheblichen evolutionstheoretischen Probleme stellen sich unabhängig davon, wann bzw. in welcher Linie das Atmungssystem der Vögel entstanden ist.

Entscheidung durch eine neue Studie? In einer groß angelegten Studie konnten BROCKLEHURST et al. (2018) neuerdings zeigen, dass Theropoden-Dinosaurier und auch andere Dinosaurier-Gattungen Merkmale der Wirbel, der Rippen und der costovertebralen Gelenke⁸⁵ besitzen, die auch für Vögel typisch sind und bei diesen dafür sorgen, dass die Lunge unbeweglich

gehalten wird. Die Innenseite der Brustwand war gefurcht, was für die Fixierung der Lunge wichtig ist. Die Unbeweglichkeit der Lunge wiederum ist eine der Voraussetzungen für vogeltypische Durchströmungsatmung. Diese umfangreiche Untersuchung scheint endgültig geklärt zu haben, dass Dinosaurier ein hocheffizientes Atmungssystem ähnlich dem der Vögel besaßen. In evolutionstheoretischer Sicht bedeutet das zweierlei: 1. Die effektive Vogellunge gehört zu den Merkmalen, die schon vor der Entstehung der Vögel verwirklicht waren. 2. Die Entstehung der Vogellunge steht nicht in einem Zusammenhang mit der Entstehung des Vogelfluges. Ein sicherer Beweis für eine vogelartige Lunge ist der dafür passende Knochenbau von Wirbeln und Rippen allerdings nicht.

Nach neuesten Befunden scheinen Dinosaurier ein hocheffizientes Atmungssystem ähnlich dem der Vögel besessen zu haben.

Wie die Atmung mit unbeweglicher Lunge entstand, wird durch die Untersuchungen von BROCKLEHURST et al. (2018) nicht beantwortet (das war auch nicht das Ziel der Studie). Vielmehr zeigte sich, dass anhand der indirekten osteologischen Indizien keine evolutiven Stadien zu dieser speziellen Lungenstruktur unter den Dinosauriformes* nachweisbar sind (BROCKLEHURST et al. 2018, 9).⁸⁶

Einen direkten Nachweis fossil erhaltener Lungen glauben WANG et al. (2018) beim basalen Ornithuromorphen *Archaeorhynchus* aus der Unterkreide erbracht zu haben. Die Lunge soll der von lebenden Vögeln sehr ähnlich sein. Dies ist zweierlei Hinsicht bemerkenswert: 1. *Archaeorhynchus* wird an die Basis der Ornithuromorphen gestellt; mithin war eine „moderne“ Vogellunge – aus evolutionstheoretischer Sicht – früh etabliert. 2. Die mit dem Bau der Lunge korrespondierenden Skelettmerkmale sind „primitiv“⁸⁷; eine Korrelation Skelett – Lunge ist nur mit Einschränkung gegeben, was im Umkehrschluss bedeutet, dass aus dem Bau von Brustkorb und Wirbelsäule nicht sicher auf den Bau von Lunge und Atmungssystem geschlossen werden kann.

Pneumatisierung der Knochen und Atmung

Aus der Pneumatisierung von Knochen auf ein vogelartiges Atmungssystem zu schließen erscheint vorschnell, da die Pneumatisierung auch andere Funktionen gehabt haben kann, insbesondere Gewichtersparnis, für die es wie-

derum auch andere Gründe als die Flugfähigkeit gibt. Dies geht aus einer umfangreichen Vergleichsstudie hervor, bei der 158 Theropoden-Dinosaurier-Taxa untersucht wurden, von denen 131 pneumatisierte Knochen besitzen (BENSON et al. 2012). Die Autoren kommen zum Schluss, dass eine Zunahme der Pneumatisierung der Knochen in 12 Linien unabhängig erfolgte, eine „bemerkenswert hohe Anzahl unabhängiger Erwerbungen eines vogelartigen Merkmals“. Auffällig sei dabei, dass vor allem Linien betroffen sind, in denen es auch Gattungen mit großen Körpergrößen gibt. Dieser Zusammenhang sei aber weniger auffällig in Linien, die näher mit den Vögeln verwandt sind. Da die Pneumatisierung so weit verbreitet ist, komme Anpassung an Flugfähigkeit als Erklärung nicht in Frage; wahrscheinlicher sei eine Energieersparnis angesichts zunehmender Stoffwechselleistungen, auch im Zusammenhang mit Endothermie.⁸⁸

Die Daten von BENSON et al. bestätigen aber nach Einschätzung der Forscher, dass die Muster des Vorkommens der Pneumatisierung bei Theropoden-Dinosauriern ähnlich sind wie bei den Vögeln und bereits bei basalen Theropoden ausgebildet waren (BENSON et al. 2012, 186).⁸⁹ Eine Zunahme des maximalen Ausmaßes der Pneumatisierung von Wirbeln sei in mehreren Linien abrupt im Oberjura erfolgt; zur selben Zeit, als dies auch in vielen Linien der pterydactyloiden Flugsaurier und der Sauropodomorphen erfolgt sei (BENSON et al. 2012, 187).⁹⁰

Durchströmungsatmung bei heutigen Reptilien

Ein Luftkreislauf bei der Atmung wurde mittlerweile auch bei heute lebenden Reptilien nachgewiesen, allerdings ohne Luftsacksystem und ohne pneumatisierte Knochen. FARMER (2010) und FARMER & SANDERS (2010) berichten darüber beim Alligator und SCHACHNER et al. (2013) beim Nilkrokodil (*Crocodylus niloticus*).⁹¹ Damit müsse dieses Merkmal für die Archosaurier (Crocodylia, Flugsaurier, Dinosaurier und Vögel) als ursprünglich gewertet werden. Die Daten legen nach den Studien von FARMER & SANDERS (2010) nahe, dass der Luftstrom „extrem ähnlich“ wie bei Vögeln sei; es sei aber unklar, wie er ohne Luftsäcke und mittels Zwerchfell erfolge, und der Mechanismus müsse erst noch herausgefunden werden (FARMER & SANDERS 2010, 339, 340).⁹² FARMER et al. (2015) fanden eine vogelähnliche Durchströmungsatmung beim amerikanischen Alligator, bei zwei Kaiman- und bei drei Krokodilarten. Damit ist gezeigt, dass Durchströmungsatmung mit einem durch die Leber vermittelten Pumpenkolben-Mechanismus kompatibel sind (vgl. SCHACHNER et al. 2011, 1545).

SCHACHER et al. (2014) wiesen überraschenderweise auch beim noch entfernter mit den Vögeln verwandten Steppenwaran (*Varanus exanthematicus*) einen Luftkreislauf in der Lunge nach. Es sei daher möglich, dass dieses Merkmal sogar alle Diapsiden (Schlangen, Eidechsen, Crocodelia und Vögel) verbinde. Die Durchströmungsatmung könnte aber nach Ansicht dieser Forscher auch zweimal unabhängig entstanden sein – bei Waranen und den Archosauriern. Um diese Hypothese zu testen, untersuchten CIERI et al. (2014) die Atmung beim Grünen Leguan (*Iguana iguana*) und fanden auch bei dieser Art eine Durchströmungsatmung bei einfach gebauter Lunge. Das bestätigt die Möglichkeit, dass dieses Merkmal bereits bei permischen Diapsiden ausgebildet gewesen ist (vgl. FARMER 2015a). Eine konvergente Entstehung könne aber auch nach CIERI et al. (2014) nicht ausgeschlossen werden; weitere Untersuchungen zur Atmung bei verschiedenen Reptiliengruppen seien zur Klärung erforderlich.

Der Nachweis des Vorkommens von Durchströmungsatmung bei verschiedenen wechselwarmen Reptilien widerlegt die evolutionäre Hypothese, dass diese Art der Atmung durch erhöhten Sauerstoffbedarf aufgrund hoher Stoffwechselleistungen entstanden sei (CIERI et al. 2014). Hypothetische andere Selektionsdrücke diskutiert FARMER (2015b).

Fazit

Aufgrund der verbreiteten Pneumatisierung von Knochen mit Luftporen bei Theropoden-Dinosauriern gab es schon seit Langem deutliche Hinweise auf zumindest teilweise vogeltypische Atmung. Das wird auch durch die neueren Befunde einer Durchströmungsatmung bei einigen heutigen Reptilien und die umfangreiche Studie

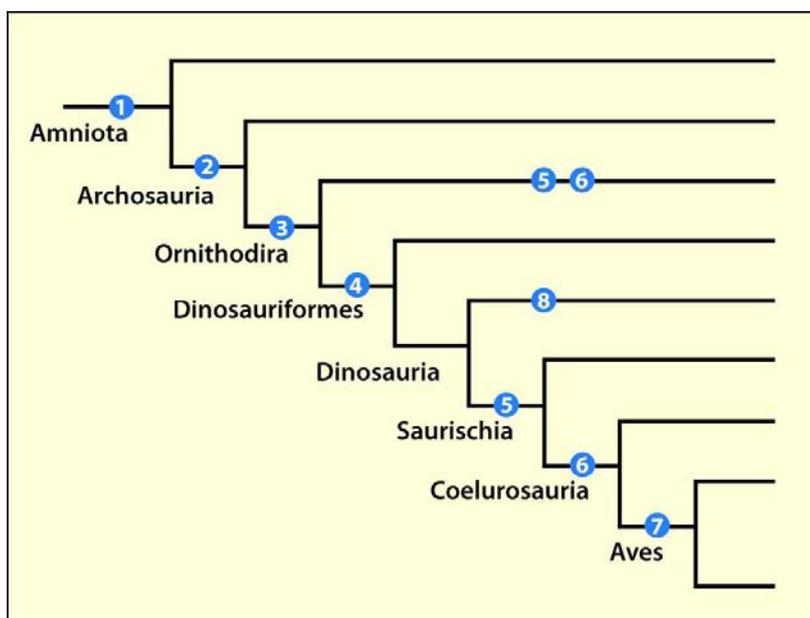
an Theropoden-Dinosaurier von BROCKLEHURST et al. (2018) unterstützt. Genauer lässt sich aus dem Fossilbefund nicht direkt erschließen, da viele vogeltypische Details des Atmungssystems fossil nicht erhaltungsfähig sind und Schlussfolgerungen aus indirekten Indizien mit Unsicherheiten behaftet sind. Die erst jüngst veröffentlichte Studie von BROCKLEHURST et al. (2018) scheint jedoch Klarheit darüber zu geben, dass bei den Dinosauriformes mindestens die osteologischen Voraussetzungen für eine unbewegliche Lunge gegeben waren und damit wahrscheinlich auch eine vogeltypische Atmung verwirklicht war.

Wann immer unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen die Entstehung des Vogelatmungs- und damit gekoppelten Luftsacksystems anzunehmen ist: Der Umbau ist aufgrund der geschilderten Verflechtungen (Besonderheiten beim Bau der Lunge, Atembewegungen, Kopplung mit Thermoregulation) gewaltig und es ist unklar, wie er auf evolutivem Wege erfolgt sein könnte. Die vorgeschlagenen wenigen Umbauschritte (SERENO et al. 2008⁹³; FARMER 2010; SCHACHNER et al. 2011; vgl. **Abb. 33, 34**) sind sehr groß und die darauf aufbauenden Modelle berücksichtigen die zahlreichen anatomischen und physiologischen Details nicht.

Üblicherweise berufen sich die Wissenschaftler auf die „Tatsache“, dass Vögel ein Zweig der Theropoden seien, also müsse es einen evolutiven Weg auch für das Atmungssystem gegeben haben. So schreibt WITMER (2002, 21): „Given the considerable evidence that birds are embedded within Theropoda, it would seem that indeed ‘you can get there from here’, even if the physiological or anatomical mechanisms is at present obscure.“ Das aber ist ein klassischer Zirkelschluss. Das Argument, dass aus funktionalen Gründen ein Umbau ausgeschlossen erscheint, wird mit Verweis auf Vergleichende Biologie bzw. die cladistische Einordnung überspielt. Doch Letztere ist nur eine Methode, Ordnung zu schaffen, die als Grundlage einer phylogenetischen Deutung dient. Wäre ein Umbau funktional tatsächlich unmöglich, könnte aus phylogenetischen Rekonstruktionen kein Gegenargument entwickelt werden.

„Angesichts der beträchtlichen Hinweise, dass Vögel in die Theropoden eingebettet sind, scheint es, dass man ‘von hier aus tatsächlich dorthin gelangen’ kann, auch wenn die physiologischen oder anatomischen Mechanismen derzeit unklar sind“ (WITMER 2002).

Abb. 33 Phylogenie der Amnioten mit Angabe der wichtigsten Veränderungen im Zusammenhang mit dem Atmungssystem der Vögel. **1** durch die Rippen vermittelte Atmung und geteilte Lungen; **2** vierkammeriges Herz mit unidirektional belüfteter Lunge; **3** möglicher Ursprung pneumatisierter postkranialer Knochen und (hypothetisch) assoziierter Luftsäcke; **4** dorsal fixierte mehrkammerige Lungen mit unidirektionalem Luftstrom, mögliche Verringerung der Barriere Blut-Luftstrom; **5** bestätigte postkraniale Lungenpneumatik; **6** hypothetische Luftsäcke im hinteren Körperteil; **7** Hakenfortsätze an den Rippen; **8** möglicher sekundärer Verlust der postkranialen Pneumatisierung bei Ornithischern. (Aus SCHACHNER et al. 2011).



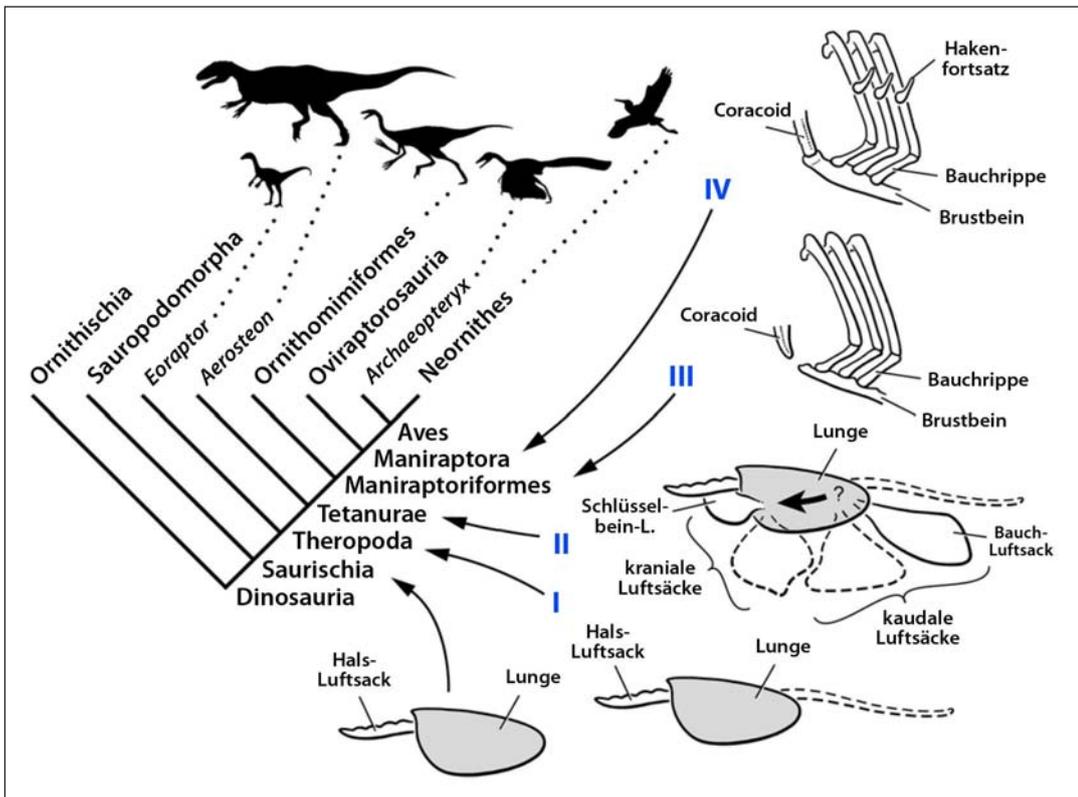


Abb. 34 Cladogramm der Dinosaurier mit einem Vier-Phasen-Modell für die Evolution von Luftsäcken und Lungenventilation innerhalb der Theropoden.
 Phase 1 (Theropoden): Variable Verlängerung der paraxialen Halsluftsäcke nach hinten.
 Phase 2 (Tetanurae): Luftsäcke im Bereich des Schlüsselbeins und des Hinterleibs werden geteilt und es bilden sich Divertikel unter der Haut.
 Phase 3 (Maniraptoriformes): einfache Atmung mithilfe der Rippen und des Brustbeins.
 Phase 4 (Maniraptora): fortgeschrittene Atmung mithilfe der Rippen und des Brustbeins.
 Der kräftige Pfeil auf der Lunge zeigt den Durchfluss bei der Lungenventilation an; das Fragezeichen zeigt die Unsicherheit bezüglich der Richtung des Luftstroms (uni- oder bidirektional).
 (Nach SERENO et al. 2008, Creative Commons Attribution 2.5 Generic license)

2.7 Becken und rückwärts orientiertes Schambein

Das Vogelbecken ist durch starke Fusionen gekennzeichnet, was zum Leichtbau des Skeletts beiträgt. Die letzten drei Brustwirbel sind mit den Lendenwirbeln und einigen Schwanzwirbeln fusioniert und bilden zusammen das Synsacrum, welches wiederum stark mit dem Ilium (Darmbein) verschmolzen ist; das Ilium seinerseits ist mit dem Ischium (Sitzbein) und dem vorderen Teil des Pubis (Schambein) verschmolzen. An der dadurch gebildeten zentralen Plattform setzt die Muskulatur von Beinen und Schwanz an (PROCTOR & LYNCH 1993, 140). Das mit dem Ischium verwachsene und dem Ilium anliegende lange, dünne Pubis ist nach hinten gerichtet (**Abb. 35**).

Bei den meisten Gegenvögeln und einigen Ornithuromorphen sowie bei den basalen Gattungen *Archaeopteryx*, *Jeholornis*, *Sapeornis* und *Confuciusornis* sind die Beckenknochen nicht verwachsen, jedoch mehr oder weniger deutlich

nach hinten gerichtet (WANG et al. 2017).⁹⁴ Eine Rückwärtsorientierung des Schambeins kommt auch bei vielen Theropoden-Dinosauriern vor, so bei vielen Dromaeosauriern (ELZANOWSKI 2002, 150⁹⁵; NORELL & MAKOVICKY 2004⁹⁶), eini-

Ein rückwärts orientiertes Schambein ist nicht durchgängig in der zu den Vögeln führenden Linie ausgebildet.

gen Troodontiden (*Sinovenator*, XU et al. 2002⁹⁷), den Therizinosauriern (CLARK et al. 2004) und bei den abgeleiteten Gattungen der Alvarezsauriden (SERENO 1997, CHOINIERE et al. 2014); nicht jedoch bei oberjurassischen Alvarezsauridengattung *Haplocheirus* (CHOINIERE et al. 2010). Da eine Rückwärtsorientierung des Schambeins auch bei den basalen Gattungen der Dromaeosaurier (MAKOVICKY et al. 2005⁹⁸) und meisten Troodontiden nicht vorliegt, wird eine mehrfach konvergente Entstehung angenommen.

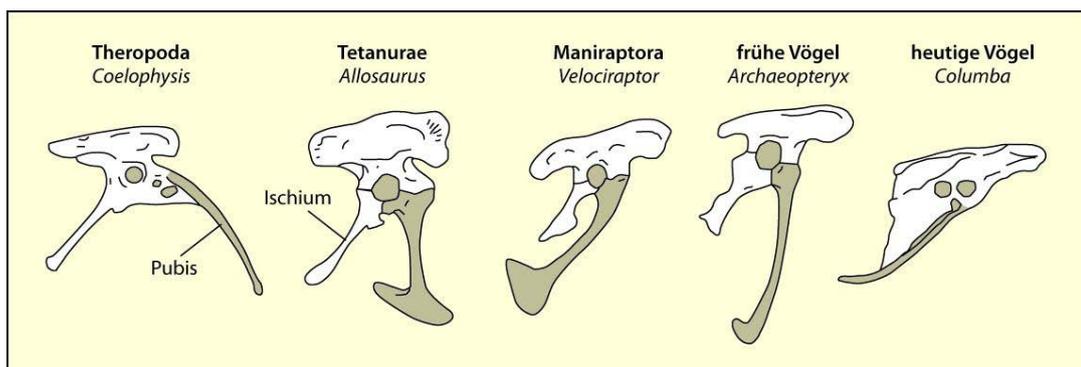


Abb. 35 Beckentypen bei einigen Theropoden und Vögeln. (Nach PADIAN & CHIAPPE 1998)

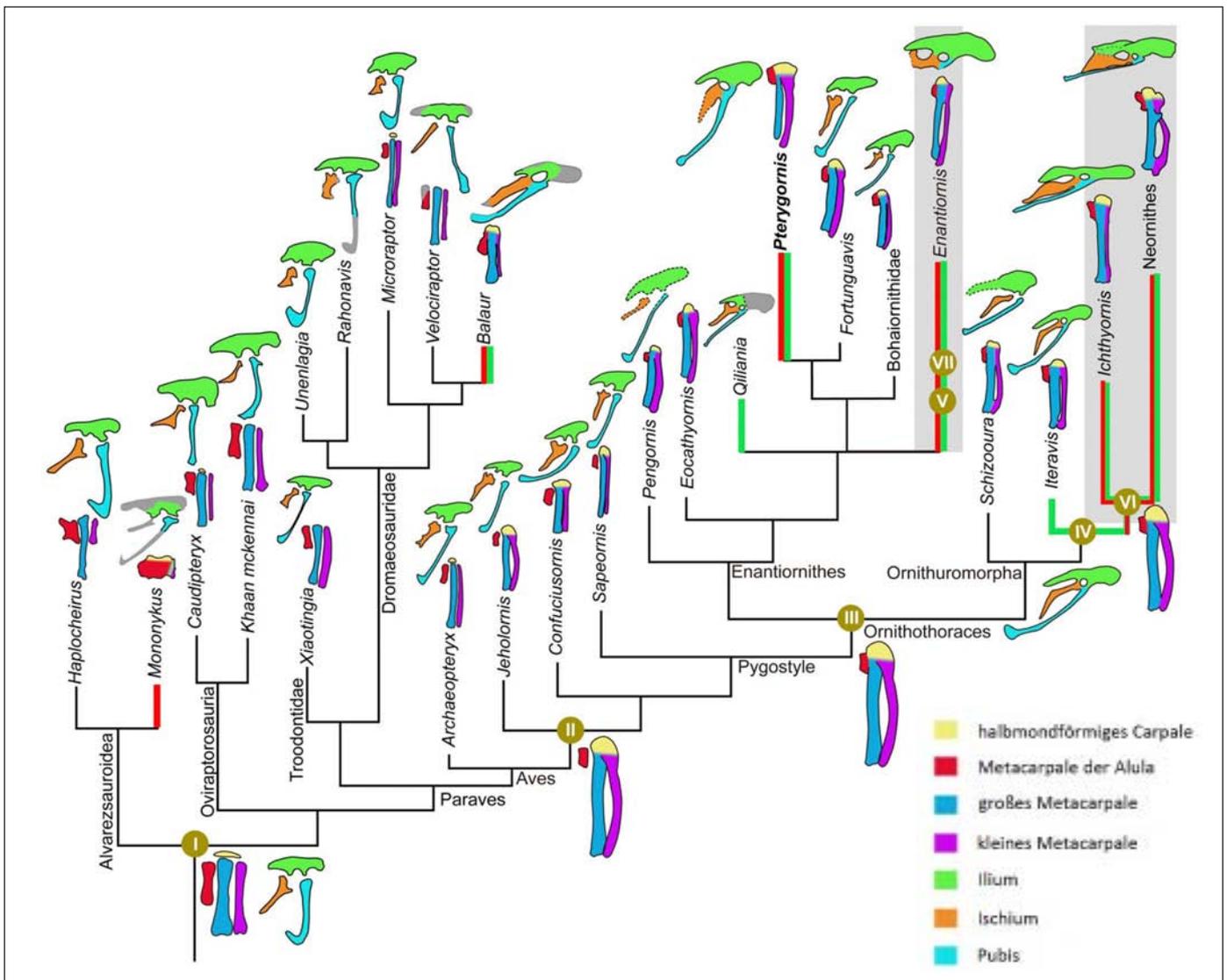


Abb. 36 Phylogenie der Paraves, die die wichtigsten Veränderungen und Fusionen von Hand und Becken zeigt. Die ursprünglichen Ausprägungen beruhen auf Rekonstruktionen. I Mittelhandknochen und Becken, bei ausgewachsenen Tieren nicht verschmolzen; II halbmondförmiges Carpale, das mit den körpernahen Enden der großen und kleinen Mittelhandknochen fusioniert ist, wobei die Daumenknochen getrennt sind; III der Mittelhandknochen des Daumens, der mit dem größeren Metacarpale proximal fusioniert, aber distal getrennt ist; IV und V Ilium, Ischium und Pubis um die Hüftpfanne (Acetabulum) herum fusioniert; VI und VII Daumen und große Mittelhandknochen auf ganzer Länge vollständig verschmolzen. Die grünen dicken Linien bezeichnen die Taxa mit verschmolzenem Becken, und die roten dicken Linien zeigen Taxa mit fusioniertem Daumen- und großem Mittelhandknochen. Im unterlegten Bereich: Spätkreidezeitliche Vögel. Die Zeichnungen sind nicht maßstabsgetreu. Es wird deutlich, dass die Fusionen mehrfach konvergent und in inkongruenter Verteilung auftreten. (Aus WANG et al. 2017, © 2017 National Academy of Sciences)

Damit kann dieses Merkmal nicht überzeugend als „Vogelmerkmal bei Dinosauriern“ gewertet werden⁹⁹, da es unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen nicht durchgängig in der zu den Vögeln führenden Linie ausgebildet gewesen sein kann. So merkt ZHOU (2004, 462f.) an, dass u. a. ein rückwärtsgerichtetes Schambein bei einigen gefiederten Theropoden¹⁰⁰, nicht aber bei den am meisten basalen Vögeln ausgebildet sei,¹⁰¹ das gilt auch für *Archaeopteryx* (O’CONNOR et al. 2011, 45). In Bezug auf dieses und andere vogeltypische Merkmale gelangen O’CONNOR et al. (2011, 41) zur Einschätzung, dass aufgrund ihres Vorkommens in offenbar nicht verwandten Theropoden-Gruppen und aufgrund ihrer Abwesenheit in primitiven Vögeln eine hochgradig homoplastische* Evolutionsgeschichte angenommen werden müsse (Abb. 36).¹⁰²

Bei den rätselhaften, in mancher Hinsicht den Vögeln nahestehenden Scansoriopterygiden ist das Schambein vogeluntypisch nach vorne gerichtet (CZERKAS o. J.), bei der ausgefallenen Gattung *Yi* aus dieser Gruppe ist vom Becken nur wenig erhalten (XU et al. 2015). Auch bei den Oviraptoriden, die auffallend viele vogeltypische Merkmale besitzen und von manchen Forschern als sekundär flugunfähige Vögel interpretiert werden (vgl. Kapitel 3), war – soweit bekannt – das Schambein nach vorne gerichtet (ZHOU et al. 2000, 252¹⁰³) und die Beckenknochen waren nicht verschmolzen (WANG et al. 2017, 11474).

Auch die Verschmelzung der Beckenknochen muss unter Zugrundelegung einer aktuellen Phylogenie mehrfach erfolgt sein, nämlich beim Dromaeosaurier *Balaur* aus der Oberkreide, bei den Enantiornithes *Qiliania*, *Pterygornis* und *En-*

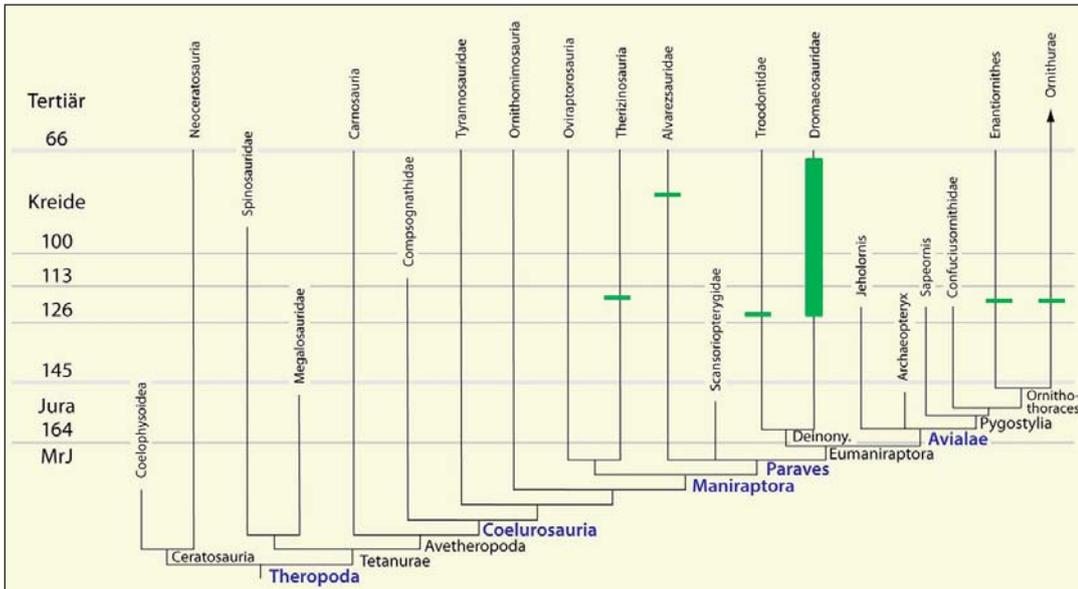


Abb. 37 Verteilungen von Theropoden- und Vogelgruppen mit rückwärtsgerichtetem Schambein. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)

antiornis sowie bei den Ornithuromorphen, unter denen aber nicht alle Gattungen verschmolzene Beckenknochen besitzen (WANG et al. 2017, vgl. **Abb. 36**).¹⁰⁴ Nach WANG et al. (2017, 11474) ist ein fusioniertes Becken gelegentlich auch bei einigen Ornithomimiden, Coelophysoiden und Ceratosauriern anzutreffen. WANG et al. (2017, 11470) schreiben zusammenfassend, dass Fusionen im Bereich des Beckens unabhängig bei Theropoden-Dinosauriern, Gegenvögeln und Ornithuromorphen evolvierten. Die Fusionen dieser Knochen seien selten bei Theropoden-Dinosauriern und Vögeln aus der Unterkreide, jedoch bei Vögeln aus der Oberkreide und heutigen Vögeln gut ausgeprägt; sie zeigten ein kompliziertes Evolutionsmuster unterschiedlicher Verschmelzungen.¹⁰⁵

CARRANO (2000, 489) stellt fest, dass die Theropoden-Dinosaurier eine bemerkenswert einheitliche allgemeine Beckengürtel- und Hinterextremitäten-Morphologie aufweisen. Es gebe wenige Hinweise auf Abweichungen, die eine Entwicklung speziellerer Formen der Fortbewegung anzeigen würden. Diese augenscheinliche evolutionäre Stabilität mache den Übergang des Bewegungsapparates von Theropoden-Dinosauriern zu Vögeln noch bemerkenswerter. Dieser Übergang beinhaltet Veränderungen des gesamten Bewegungsapparates, nicht nur der direkt mit dem Flug verbundenen Strukturen.

Fazit

Insgesamt kann man festhalten: Im Bau des Beckens gibt es enorme Unterschiede bei den aus Kreideschichten bekannten Vögeln und heutigen Vögeln. Bei Theropoden-Dinosauriern vorkommende vogeltypische Beckenmerkmale wie Rückwärtsorientierung des Schambeins und Verwachsungen im Beckenbereich können jedoch kaum als Vogelmerkmale bei Dinosauriern

Evolutionstheoretisch muss eine mehrfach unabhängige Verschmelzung der Beckenknochen angenommen werden.

gewertet werden, da aufgrund der Verteilung im System (**Abb. 37**) eine unabhängige Entstehung bei den betreffenden Dinosauriergruppen angenommen wird.

2.8 Pygostyl

Bei heutigen Vögeln sind die letzten Schwanzwirbel zu einem sogenannten *Pygostyl* verwachsen (**Abb. 38**). Es dient als stabile Unterlage für die fächerförmig angeordneten Schwanzfedern. Das Pygostyl ist beidseitig mit einem „Steuferfederkolben“ verbunden, einem komplizierten Organ aus Fett, Bindegewebe und Muskeln (M. bulbi rectricium, rectricial bulbs), an dem die Schwanzfedern ansetzen und durch das diese bewegt und gesteuert werden können; nur die zwei mittleren Schwanzfedern sind direkt mit dem Pygostyl verbunden.¹⁰⁶ Die damit verbundene Fähigkeit, die Form des Schwanzes zu verändern, verbessert erheblich die Flugfähigkeit

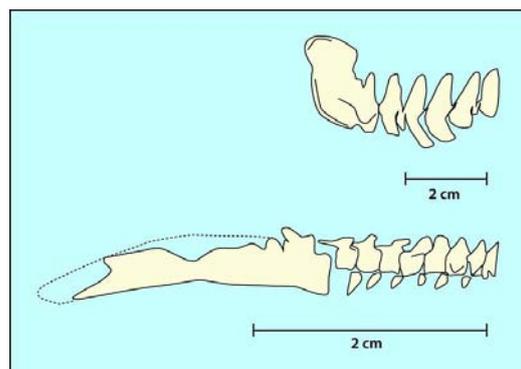
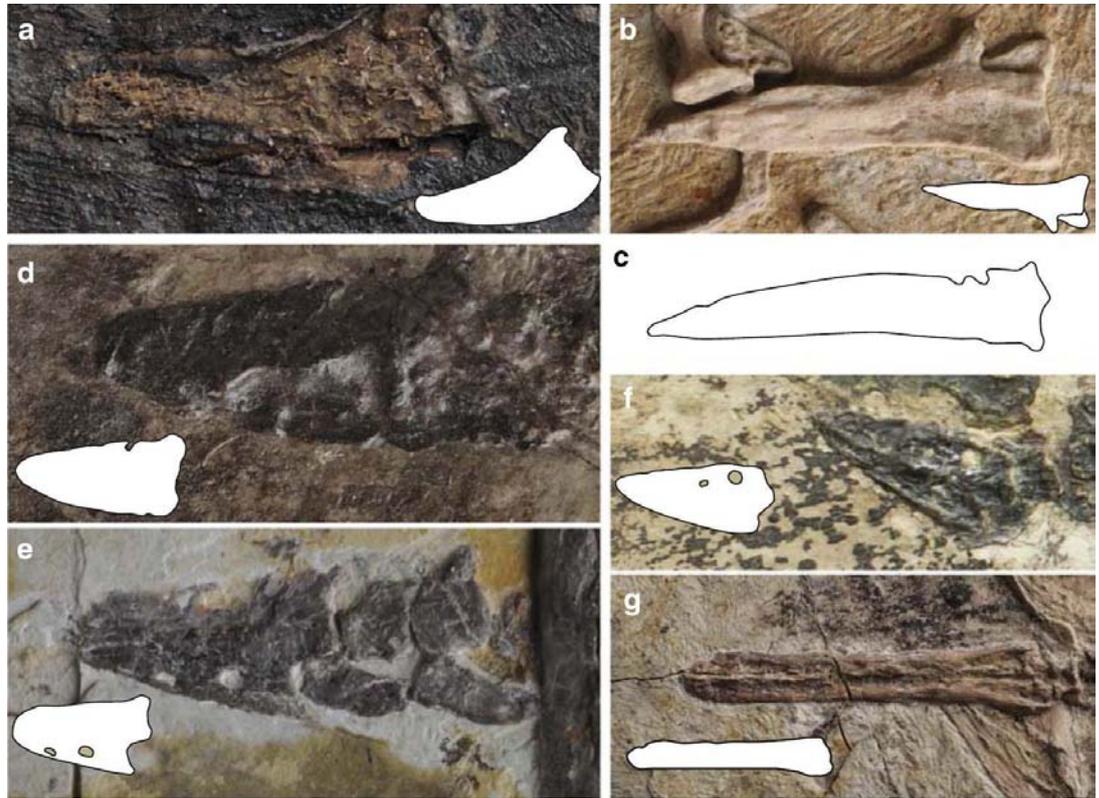


Abb. 38 Pygostyl der Taube (oben) und des Enantiornithinen *Iberomesornis*. (Nach GATESY & DIAL 1996)

Abb. 39 Pygostyle der Enantiornithinen *Cruralispennia* (a), *Pterygornis* (b), *Concornis* (e), der Ornithuren *Yixianornis* (d), *Bellulornis* (e), *Piscivoravis* (f) und das basalen Vogels *Confuciusornis* (g). (Aus WANG et al. 2017; Creative Commons Attribution 4.0 International License)



(O'CONNOR et al. 2015, 114; GATESY & DIAL 1996, 2045ff.). Das ganze System bildet eine komplizierte integrierte Einheit und ermöglicht zusammen mit den Flügeln während des Flugs die Ausbildung einer eng gekoppelten Fläche (GATESY & DIAL 1996, 2037f.).¹⁰⁷ WANG & O'CONNOR (2017, 291) sprechen von einem „ausgeklügelten Schwanzkomplex“ und von einer „integrierten Ganzheit“; das Uropygium (Steißgegend) und Integument (Körperbedeckung) stehen in einer morphologischen Wechselbeziehung, so dass von der Form des einen die des anderen vorhergesagt werden könne. Diese enge Wechselbeziehung stütze die

Hypothese, dass Pygostyl und Schwanzfedern co-evolvieren.¹⁰⁸

Auch bei den meisten fossilen Vögeln ist ein Pygostyl ausgebildet; sie werden als Pygostylia zusammengefasst, wobei es bei basalen Arten deutlichere Unterschiede in der Ausprägung im Vergleich zu heutigen Arten gibt. Dagegen ist das Skelett der Schwanzregion heutiger Vögel trotz Vielfalt der Schwanzausprägungen bemerkenswert einheitlich.

Pygostyltypen bei fossilen Formen

Unter den frühen Vögeln, die im geologischen System der Kreide fossil überliefert sind, sind drei verschiedene Pygostyltypen überliefert, von denen unter den heutigen Vögeln nur einer vorkommt (HU et al. 2015, 16f.; WANG & O'CONNOR 2017, 304¹⁰⁹; **Abb. 40, 42**). Der erste Typ ist kurz, pflugförmig und sich verjüngend, kommt vor bei *Sapeornis* und den Ornithuromorpha (z. B. *Archaeorhynchus*, *Yixianornis*, *Hongshanornis*) und ist ähnlich wie bei den meisten Neornithes und somit auch bei den heutigen Vögeln.¹¹⁰ Der zweite Typ ist kräftig, gabelig und distal eingeschnürt und kommt bei den meisten kreidezeitlichen Gegenvögeln vor. Bei *Confuciusornis* ist ein dritter Typ ausgebildet: Das Pygostyl ist kräftig und stabartig.

Möglicherweise ermöglichten die Pygostyle des zweiten und dritten Typs (bei *Confuciusornis* und Oviraptorosauriden) nur eine Gewichtsersparnis, ohne eine besondere Rolle bei der Flugleistung zu spielen (CLARKE et al. 2006).

Abb. 40 Pygostyl des Oviraptoriden *Nomingia*. (Aus BARSBOLD et al. 2000b; Creative Commons Attribution License)
Pygostyl des Therizinosauriers *Beipiaosaurus*. (Nach XU et al. 2003)

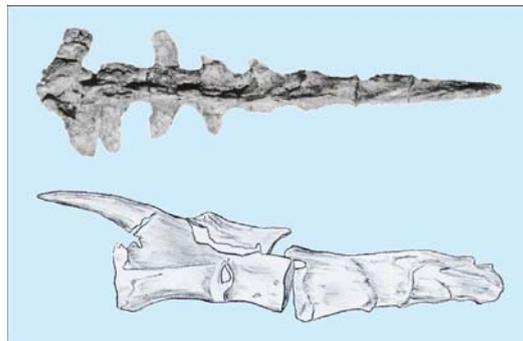
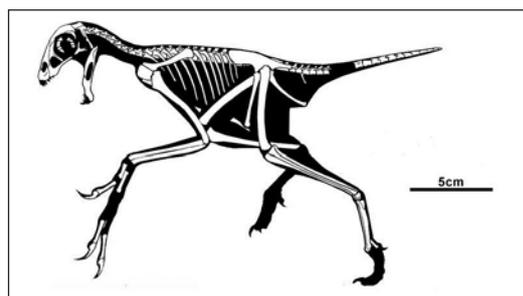


Abb. 41 *Epidexipteryx* mit länglichem Pygostyl. (Jaime A. Headden, CC BY 3.0)



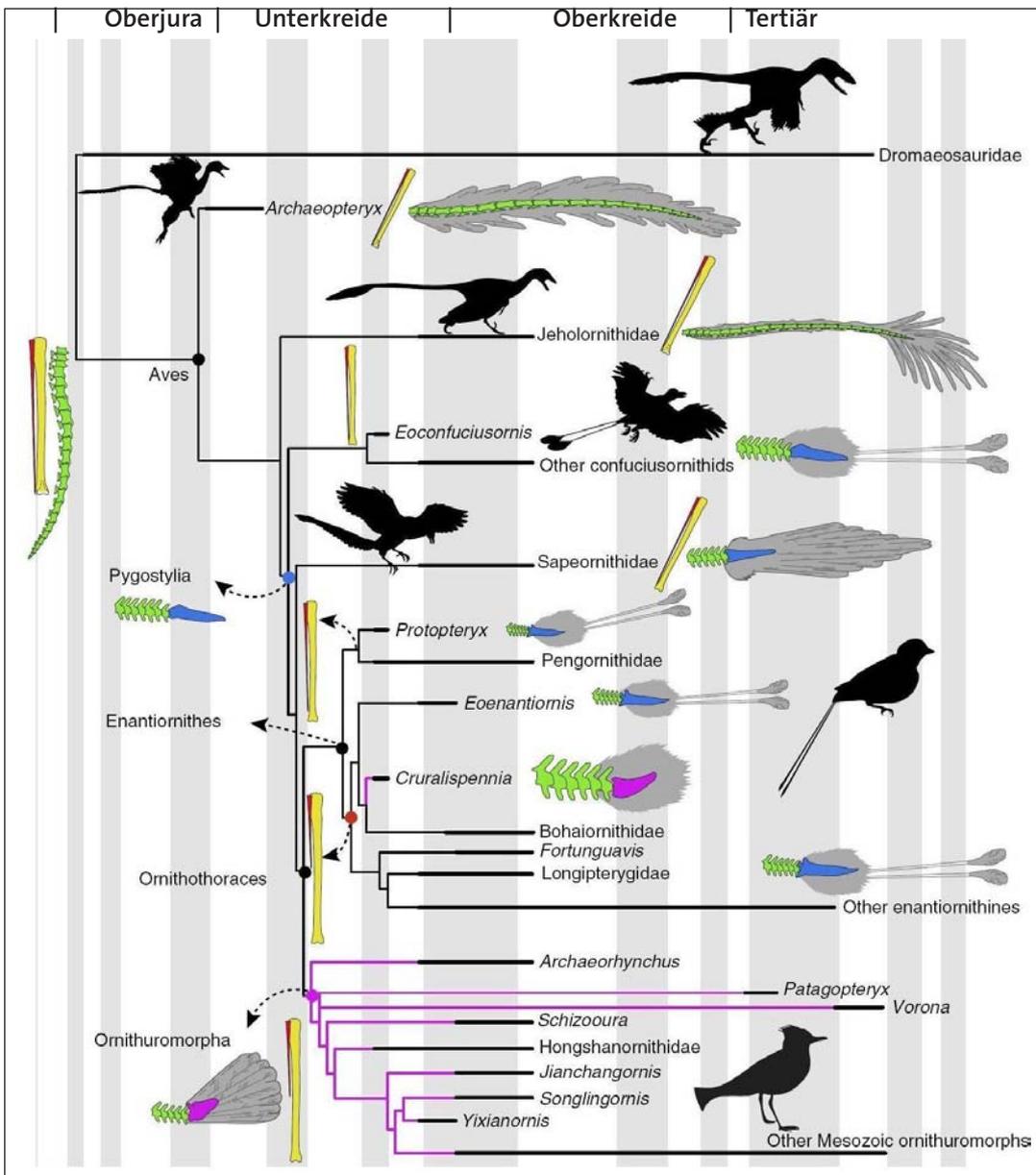


Abb. 42 Wadenbein- und Schwanzmorphologie (Pygostyle) bei mesozoischen Vögeln, eingetragen in das Konsens-Cladogramm nach WANG et al. (2017). Die dicken Linien zeigen den zeitlichen Bereich der fossilen Taxa an. Ein längliches Wadenbein (rot) ist bei basalen Vögeln (außerhalb der Ornithothoraces) und bei den basalen Enantiornithinen *Protopteryx* und den Pengornithidae ausgebildet; ein reduziertes Wadenbein ist konvergent bei den Ornithuromorphen und abgeleitete Enantiornithinen verwirklicht. Der Enantiornithine *Cruralispennia* besitzt ein pflugförmiges Pygostyl (rosa), das ähnlich wie bei Ornithuren geformt ist (rosa Äste). (AUS WANG et al. 2017; Creative Commons Attribution 4.0 International License)

Die zweibeinigen Theropoden besaßen dagegen in der Regel lange Schwänze mit Dutzenden von freien Schwanzwirbeln, die mutmaßlich der Balance dienen. Robuste quer gerichtete Fortsätze an den vorderen Schwanzwirbeln dienen als Ansatzpunkte für die großen caudofemoralis-Muskeln, die primär als Rückziehmuskeln der Hinterbeine dienen (RASHID et al. 2014, 2).¹¹¹ Die beiden Schwanztypen – Fiederschwanz und Fächerschwanz – sind funktionell sehr verschieden. Die Hinterbeine waren funktionell mit dem langen Schwanz verbunden (BENSON & CHOINIERE 2013, 1), und zur Entwicklung des Fächerschwanzes musste diese funktionelle Kopplung aufgehoben werden, was zusätzlich unterstreicht, dass der Übergang zu einem Fächerschwanz

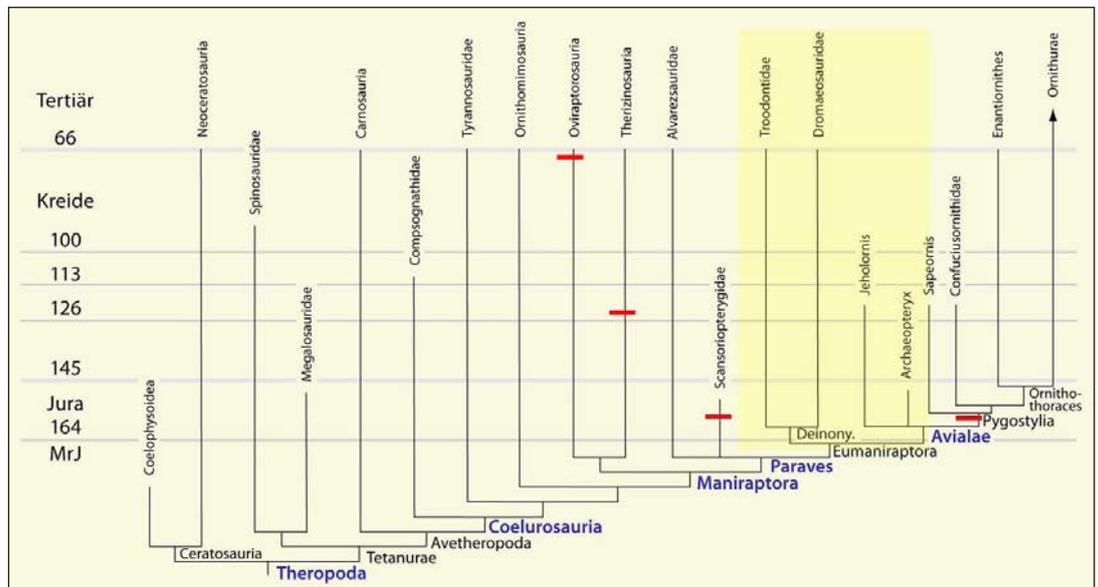
einen erheblichen Umbau erforderte. Einige Gattungen der Theropoden-Dinosaurier besaßen aber ebenfalls ein Pygostyl (s. u.).

Verteilung

Vögel mit „Dino-Schwanz“ (*Jeholornis* und verwandte Arten, *Microraptor* und *Archaeopteryx*) und Arten mit Pygostyl und Fächerschwanz lebten zeitweise nebeneinander (BRUSATTE et al. 2015, 290; RASHID et al. 2018, 8). Viele Maniraptoren (mit langen Schwänzen), die als Vorläufergruppen von Vögeln gelten, sind stratigraphisch (z. T. deutlich) jünger als zahlreiche Pygostylia. Die Arten mit Pygostyl oder pygostylartigen Strukturen sind im Theropoden-Cladogramm in einer Weise auf verschiedenen Ästen verteilt, dass eine mehrfache unabhängige (konvergente) Entstehung angenommen werden muss (bei Oviraptorosauria und Therizinosauria: KUROCHKIN 2006¹¹², BARSBOLD et al. 2000a¹¹³, b [*Nomingia*], O’CONNOR & SULLIVAN 2014; PERSONS et al.

Viele Maniraptoren mit langen Schwänzen, die als Vorläufergruppen von Vögeln gelten, sind geologisch deutlich jünger als die ältesten Vögel.

Abb. 43 Verteilungen von Theropoden- und Vogelgattungen mit Pygostyl. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)



2014 [*Nomingia, Citipati, Conchoraptor*], XU et al. 2003 [*Beipiaosaurus*]; eine weitere konvergente Schwanzverkürzung gibt es auch beim Scansoriopterygiden *Epidexipteryx*; RASHID et al. 2014, 3; WANG & O'CONNOR 2017¹¹⁴; **Abb. 41-43**).

Die verschiedenen Pygostyltypen sind wie bereits erwähnt sehr wahrscheinlich funktional nicht gleichartig. WANG & O'CONNOR (2017, 303) halten es aufgrund der Struktur des Pygostyls bei Oviraptorosauriern für unwahrscheinlich, dass ein Steuerfederkolben oder äquivalente Strukturen ausgebildet waren.¹¹⁵ PERSONS et al. (2014, 553, 562, 564) sind der Auffassung, dass die Schwanzregion der Oviraptorosauria einzigartig sei, nicht in eine Übergangsposition zu einem vogeltypischen Pygostyl passe, sondern eine konvergente Bildung sei, und am ehesten eine Schaufunktion gehabt habe.¹¹⁶ Dass die unterschiedlichen Pygostyle als konvergent interpretiert werden müssen, ergibt sich auch aus ihrer Verteilung im Cladogramm (s. o.), es sei denn man interpretiert die Oviraptorosauria als sekundär flugunfähige Vögel (vgl. **Kapitel 3**; vgl. MAYR 2017, 45¹¹⁷).

Übergangsformen?

WANG & O'CONNOR (2017, 289) bezeichnen die Entstehung des Pygostyls und der fächerförmigen Anordnung der Federn als eine der „bemerkenswertesten Anpassungen“ der frühen Vogelevolution, doch ein allmählicher Übergang zwischen Formen ohne und mit einem Pygostyl sei fossil nicht dokumentiert (auch O'CONNOR et al. 2015, 114¹¹⁸; MAYR 2017, 45¹¹⁹). Auch WANG & ZHOU (2017, 6) stellen fest, dass wenig darüber bekannt sei, wie die Verkürzung des Schwanzes erfolgte, da relevante Fossilien fehlen, die diesen Übergang dokumentieren.¹²⁰ Die ältesten Pygostyle aller Ornithuromorpha aus der Unteren Kreide sind nahezu „modern“

ausgebildet. Zusammen mit der Überlieferung fächerförmiger Schwanzfedern spricht dies nach WANG & O'CONNOR (2017, 289, 305) dafür, dass der komplette Vogelschwanz-Komplex sehr früh in dieser Linie evolvierte und dass die Steuerfederkolben und der Fächerschwanz gemeinsam evolvierten.¹²¹ In diesem Sinne argumentieren auch O'CONNOR et al. (2015, 114): Das gemeinsame Vorkommen eines Pygostyls und aerodynamischer Schwanzfächer bei den Ornithuren, den Sapeornithiformes¹²² und den Pengornithiden¹²³, einer basalen Gruppe der Gegenvögel, unterstütze eine Ko-Evolution des gesamten Schwanzkomplexes. Es sei die sparsamste Erklärung, dass der Steuerfederkolben bei den *Confuciusornis*-Verwandten und einigen Gegenvögeln verloren gegangen sei.¹²⁴ Dagegen argumentieren O'CONNOR et al. (2015, 117), dass es unverständlich sei, dass die abgeleiteten Gruppen der Gegenvögel diesen Komplex zugunsten eines robusteren Pygostyls wieder aufgeben hätten und plädieren für eine unabhängige Entstehung der Pygostyle mit dem Steuerfederkolben; das werde auch dadurch unterstützt, dass es morphologische Unterschiede bei den Pygostylen gibt.¹²⁵

Pygostyle bei Theropoden-Dinosauriern sind als konvergent zu werten, nicht als Vorläufer von Vogel-Pygostylen.

Als Zwischenform wurde zwar *Zhongornis haoae* (eine juvenile Art unklarer systematischer Zugehörigkeit) diskutiert, doch eine Neuuntersuchung des Schwanzes bestätigte das nicht (O'CONNOR & SULLIVAN 2014). Vielmehr sind ungefähr 20 Schwanzwirbel erhalten, wobei die tatsächliche Anzahl noch höher sein könnte (*Archaeopteryx* hatte 23 Schwanzwirbel). Der Schwanz sei dem von *Epidexipteryx* (Scansori-

opterygidae) und *Caudipteryx* (Oviraptorosauria) sehr ähnlich. Eine neuere Studie von RASHID et al. (2018) zeigte allerdings, dass die Verschmelzung der äußersten Schwanzwirbel in ein Pygostyl bei heutigen Vögeln erst kurz vor der Ausreifung des Skeletts erfolgt. Daher sei anzunehmen, dass beim juvenilen Fossil von *Zhongornis* das Pygostyl noch nicht ausgereift war.¹²⁶

Dass die Unterschiede zwischen beiden Schwanztypen deutlich sind, merken auch GATESY & DIAL (1996, 2046) an, ebenso dass die evolutive Überbrückung eher schwach ist. Zwar sei hier schon *Iberomesornis* genannt worden; diese Gattung liegt aber deutlich Richtung heutiger Vögel (**Abb. 38** zeigt dies klar). Es kommt hinzu, dass das Pygostyl bei *Iberomesornis* aus 10–15 Wirbeln verschmolzen ist; sonst sind es nur 6–8; diese Situation passt nicht zu einer Zwischenform.

Bemerkenswert ist die Gattung *Cruralispennia*. Sie gehört zwar zu den Gegenvögeln; die Form ihres Pygostyls tendiert eher zu den Ornithuromorpha und unterscheidet sich deutlich von Pygostylen der Gegenvögel (WANG et al. 2017; **Abb. 39**). Es handelt sich also um eine **Mosaikform**, die nur unter der Annahme von Konvergenzen stammesgeschichtlich eingeordnet werden kann.

Schnelle Entstehung des Pygostyls?

Könnte eine oder könnten sehr wenige Mutationen die vogelartige Situation der Schwanzregion bewirkt haben und daher Übergangsformen fehlen? Das halten RASHID et al. (2014; 2018) für denkbar. Die Verringerung der Anzahl der Schwanzwirbel und die Entstehung des Pygostyls seien in einem „sehr kurzen evolutionären Intervall“ erfolgt. Sie argumentieren damit, dass die Merkmale des Schwanzkomplexes gekoppelt auftreten (dazu auch noch weitere Merkmale¹²⁷), so dass eine Mutation zu mehreren Änderungen gleichzeitig führen könnte. Experimente mit Mäusen hätten gezeigt, dass Mutationen zu Verschmelzungen von Wirbeln und Schwanzverkürzung führen können und pleiotrope Effekte hätten (d. h. mehrere Auswirkungen gleichzeitig haben). Entsprechend könnten wenige Änderungen von *Jeholornis* zu *Confuciusornis* geführt haben: „If a vertebral fusion mutation occurred in a primitive bird like *Jeholornis*, which fused additional vertebrae in its synsacrum, truncated its tail, and fused some ribs, the resulting creature would have come a long way towards resembling *Confuciusornis*“ (RASHID et al. 2014, 16).

Dieser Argumentation liegt jedoch der verbreitete Fehlschluss zugrunde, eine notwendige Voraussetzung (hier die Änderungen eines Regulationsgens) mit einer hinreichenden Erklärung zu verwechseln. Gerade die Komplexität

Das Szenario einer plötzlichen, umfangreichen Änderung ist wegen der Notwendigkeit zahlreicher Abstimmungen äußerst unwahrscheinlich.

und Integration der Schwanzregion der Vögel würde mit Sicherheit zahlreiche Änderungen in nachgeschalteten Bereichen und Abstimmungen der Wechselwirkungen erfordern. Mit einer oder wenigen Regulationsmutationen ist es bei weitem nicht getan. Mutationen, die zu Verschmelzungen führen, sind für sich alleine höchstwahrscheinlich stark nachteilig und haben negative Begleiterscheinungen (die betreffenden Mäuse sind sicher nicht selektiv im Vorteil, wenn sie überhaupt lebensfähig sind). Es müssten gleichzeitig passende Änderungen in der Muskulatur und anderen Geweben eintreten, was nicht zu erwarten ist. Ein Szenario einer plötzlichen, umfangreichen Änderung, die viele passende Abstimmungen beinhalten müsste, ist auch im Zeitalter von EvoDevo eine äußerst unwahrscheinliche Spekulation.

Fazit

Das Pygostyl gehört nicht zu den vogeltypischen Strukturen, die bereits bei dinosaurierartigen Vogelvorläufern evolviert sind. Zwar gibt es eine konvergente Entstehung bei jüngeren Formen von Theropoden-Dinosauriern, die aber erst deutlich nach dem Auftreten der ersten Vögel fossil überliefert sind (**Abb. 43**), folglich können sie nicht als Vorläufer von Vögeln interpretiert werden. Es sind zwar verschiedene Pygostyltypen bekannt, auch solche, die unter heutigen Vögeln nicht vorkommen, aber Formen mit und solche ohne Pygostyl (und folglich mit Fächerschwanz bzw. Fiederschwanz) sind klar voneinander getrennt. Es gibt jedoch einige Vogelgattungen mit einem Fiederschwanz, nämlich *Jeholornis* und *Archaeopteryx* sowie – falls man diese Gattung zu den Vögeln rechnet – der vierflügelige *Microraptor*.

2.9 Reduziertes Wadenbein

Das Wadenbein (Fibula) ist bei Vögeln stark reduziert, kürzer als das Schienbein (Tibia) und als eine Art Knochenspanne ausgebildet, was zur Gewichtsersparnis beiträgt. Mit dem Schienbein sind zwei Fußwurzelknochen zum Tibiotarsus verschmolzen.

Bei vielen mesozoischen Vögeln ist das Wadenbein dagegen so lang wie das Schienbein.¹²⁸ Das ist auch bei Theropoden-Dinosauriern der Fall, bei denen das Wadenbein jedoch schmal ist

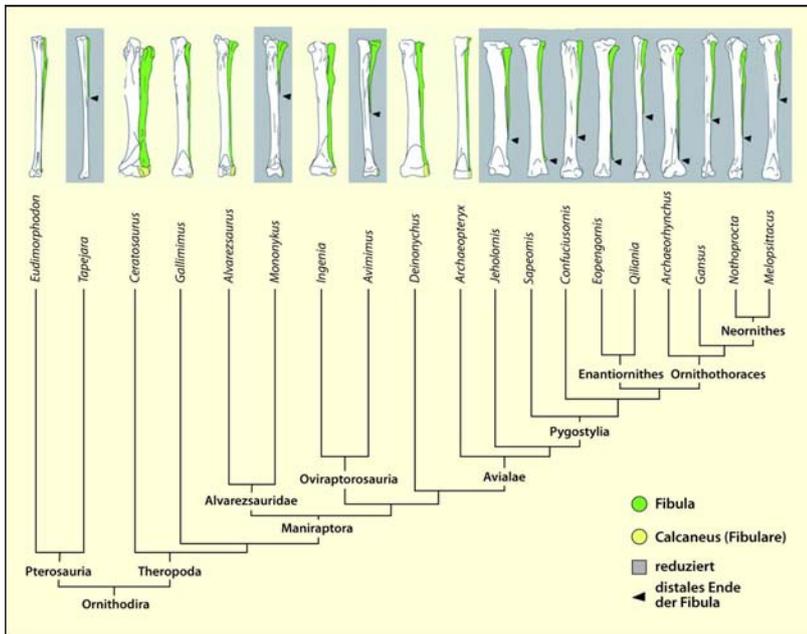
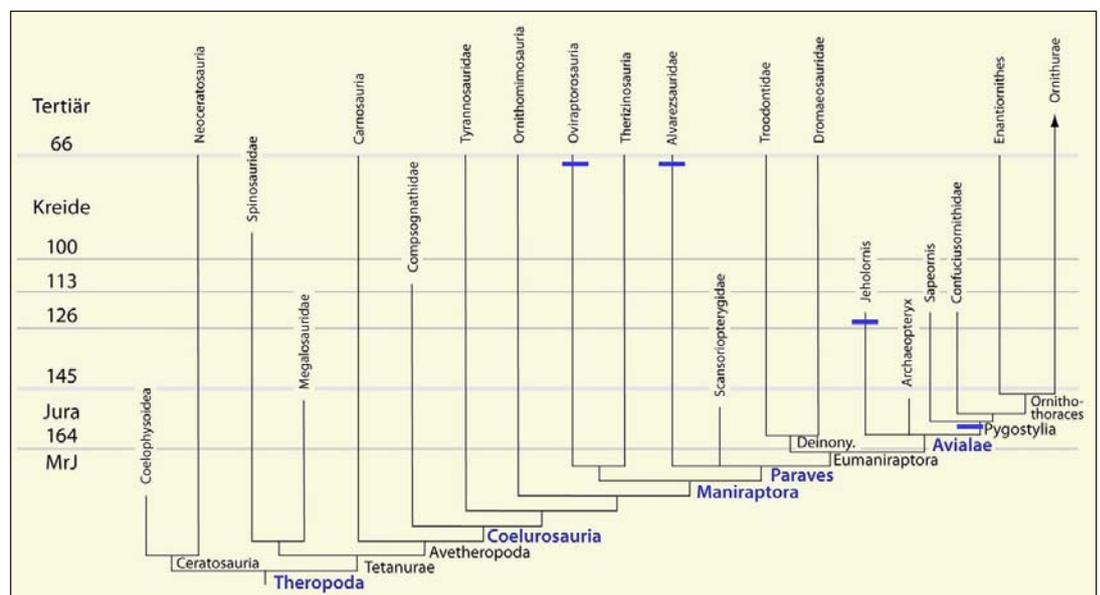


Abb. 44 Konvergente Reduktion des distalen Wadenbeins bei den Ornithodira (Pterosaurier und Dinosaurier). An deren Basis steht eine schlanke Fibula mit verringertem Abstand zwischen ihr und dem Schienbein. Aufgrund der Verteilung im System muss evolutionstheoretisch eine Reduktion des Wadenbeins unabhängig (konvergent) in vier Kladen angenommen werden: Pterosauria, Alvarezsauridae, Oviraptorosauridae und Vögel. Bei basalen mesozoischen Vögeln wie *Jeholornis*, *Sapeornis*, *Eopengornis* und *Archaeorhynchus* war die Fibula distal bereits splitterartig ohne distale Epiphyse ausgebildet. Das Wadenbein war jedoch nur geringfügig kürzer als das Schienbein. Ein geringes Größenverhältnis von Waden- und Schienbein ist ebenfalls konvergent bei *Confuciusornis*, *Quillania* und *Gansus* verwirklicht. (Nach BOTELHO et al. 2016, Creative Commons Attribution License)

und in engem Kontakt mit dem Schienbein steht (BOTELHO et al. 2016, 543). Die stratigraphisch älteste Vogelgattung mit reduziertem Wadenbein ist *Cruralispennia* aus der Gruppe der Gegenvögel; diese Gattung gehört mit 131 MrJ gleichzeitig zu den geologisch ältesten Gegenvögeln (WANG et al. 2017).

Die **Verteilung** der Gattungen mit reduziertem Schienbein im System der Theropoden und Vögel erfordert die Annahme einer mehrfach unabhängig erfolgten Rückbildung, nämlich bei den Alvarezsauridae, Oviraptorosauridae und den Vögeln, außerdem auch bei den Flugsauriern. Darüber hinaus muss angenommen werden,

Abb. 45 Verteilungen von Theropoden- und Vogelgattungen mit reduziertem Wadenbein. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)



Die Verteilung der Gattungen mit reduziertem Wadenbein im System der Theropoden und Vögel erfordert die Annahme einer mehrfach unabhängig erfolgten Rückbildung.

dass die Verringerung des Größenverhältnisses von Waden- und Schienbein in verschiedenen Vogellinien (wie in *Confuciusornis*, *Quillania* und *Gansus*) unabhängig erfolgte (BOTELHO et al. 2016, 543; MAKOVICKY & ZANNO 2011; ALTANGEL et al. 1993; SERENO 1997; WANG et al. 2017, 8¹²⁹; vgl. **Abb. 42, 44, 45**). Es gibt in der wissenschaftlichen Diskussion keinen Konsens darüber, ob die Reduktion der Fibula eher als evolutives Nebenprodukt oder als adaptive Struktur zu werten ist (BOTELHO et al. 2016, 551f.).

BOTELHO et al. (2016) haben experimentell das Wachstum des Schienbeins bei Vögeln manipuliert und stellen aufgrund ihrer Ergebnisse die Hypothese auf, dass die Reduktion der Fibula phylogenetisch in zwei Schritten erfolgte: Zunächst der Verlust der Verbindung des Wadenbeins mit dem Sprunggelenk und anschließend dessen Reduktion. Beide hypothetische Prozesse müssten also mehrfach unabhängig abgelaufen sein.

2.10 Handgelenk mit einem halbmondförmigen Carpale

Die Beweglichkeit des Handgelenks ist bei Vögeln einzigartig, da Vögel die Hand gegen die ulnare Seite des Vorderarms (d. h. in Richtung der Elle) abwinkeln können und andere Winkel fast unmöglich sind (PETERS 1985, 244). Ermöglicht wird dies durch den besonderen Bau des Handgelenks. Es besitzt einen halbmondförmigen Handwurzelknochen (Carpale, Radiale), welcher

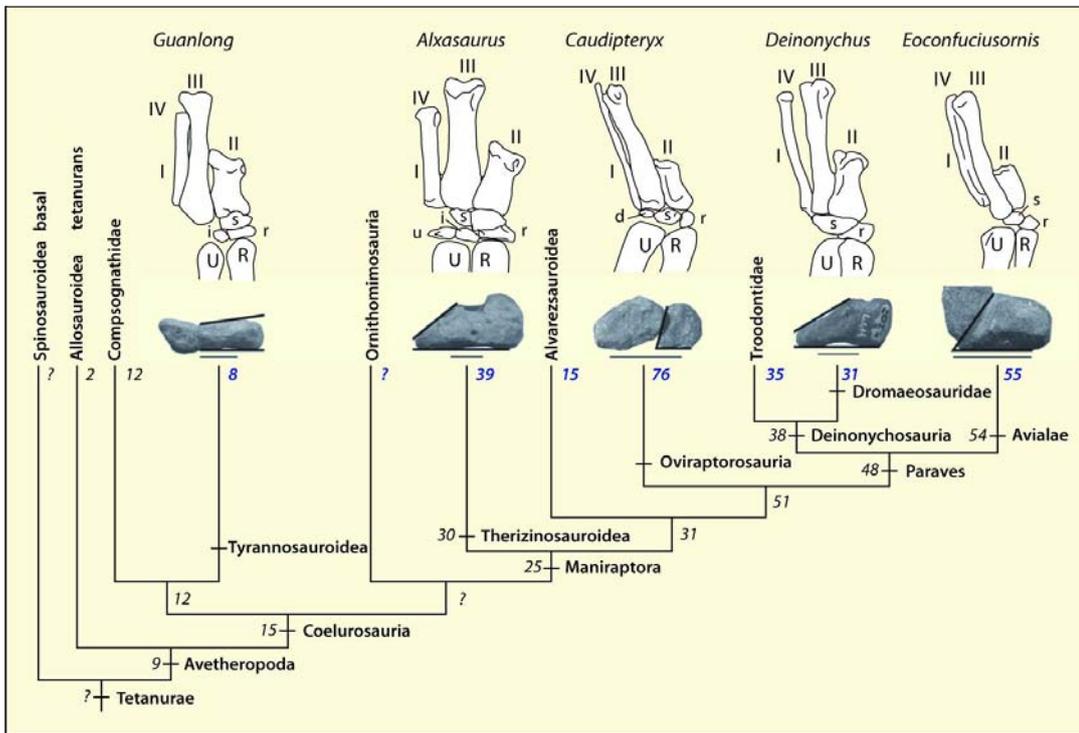


Abb. 46 Handgelenkstruktur und Radiale-Winkel bei Tetanuren (Phylogenie nach SMITH et al. [2007] und ZANNO et al. [2009]). Die Zahlen geben die Werte des Radiale-Winkels zwischen den proximalen und distalen Gelenkflächen der Radiale in Grad an. Fett gedruckte Werte sind direkte Messungen einzelner Taxa; Werte in normaler kursiver Schrift sind rekonstruierte Vorfahrenzustände. **II-IV** Metacarpale II-IV (Numerierung folgt der Situation bei heutigen Vögeln), **d** distale Handwurzel, **i** Intermedium, **R** Radius (Speiche), **r** Radiale, **s** halbmondförmiges Carpale, **U** Ulna (Elle); **u** Ulnare. Skalenbalken: 0,25 cm bei *Eoconfuciusornis*, 0,5 cm bei *Caudipteryx*, 1 cm in allen anderen Taxa. (Nach SULLIVAN et al. 2010)

der ausgeprägt konvexen Trochlea (Gelenkfläche) am vorderen Ende des Carpometacarpus gegenüber steht und wichtig ist für die starke Beweglichkeit des Handgelenks beim Flug und beim Falten der Flügel am Boden (SULLIVAN et al. 2010, 2027; vgl. VASQUEZ 1992). Ein halbmondförmiges Carpale findet sich auch bei zahlreichen Dinosauriern und charakterisiert ein breites Taxon, die Tetanurae (WITMER 2002, 20; NORELL & MAKOVICKY 1999, 38¹³⁰; vgl. **Abb. 46**). Bei den dreifingrigen Raubdinosauriern ist seine Funktion unklar; mutmaßlich ermöglichte es Rotationsbewegungen beim Ergreifen und Manipulieren von Beute (SULLIVAN et al. 2010, 2031¹³¹) oder ermöglichte bei gefiederten Formen einen besseren Schutz des Pennibrachiums (bei Coelurosauriern Bezeichnung für flügelartige Vorderextremitäten mit Federn, mit denen mutmaßlich ein Flug nicht möglich war) (SULLIVAN et al. 2010, 2032¹³²). Bei *Archaeopteryx* und den späteren Vögeln ermöglichte es die vogeltypischen Drehungen beim Flügelschlag.¹³³ Gemeinhin wird evolutionstheoretisch angenommen, dass der Besitz eines halbmondförmigen Carpale eine Art Voranpassung für die Erfordernisse des Fliegens war und daher für den Flug kooptiert werden konnte.

Der Handgelenks-Knochenbau ist bei allen heutigen flugfähigen Vögeln sehr ähnlich, trotz sehr verschiedener Ökologien und Lebensweisen. Das ist ein starkes Indiz dafür, dass dieser Knochenbau für den Schlagflug notwendig ist (VASQUEZ 1992, 266). Bei *Archaeopteryx* und den Theropoden-Dinosauriern war die ulnare Abwinkelung wahrscheinlich nicht so ausgeprägt wie bei anderen mesozoischen und heutigen

Vögeln (SULLIVAN et al. 2010, 2027¹³⁴) und das Handgelenk von *Archaeopteryx* gilt als nicht tauglich für einen ausgefeilten Bodenstart und den heutigen Vögeln vergleichbaren Fähigkeiten beim aktiven Flug (VASQUEZ 1992¹³⁵; CHATTERJEE & TEMPLIN 2003, 28¹³⁶).

Teilweise problematische Homologien

Die Homologie des halbmondförmigen Carpale bei Vögeln und Dinosauriern ist nicht unumstritten: „It is possible that the SLC [semilunate carpal] is not homologous throughout Tetanurae, in that different distal carpal elements may contribute to forming the SLC in different taxa or at least contribute to varying degrees“ (SULLIVAN et al. 2010, 2030). XU et al. (2014, 1) kommen aufgrund ihrer Analysen zum Schluss, dass das halbmondförmige Carpale nicht bei allen Theropoden von denselben Handwurzelknochen gebildet gewesen sei. Sie postulieren eine homeotische Transformation, die zu einer seitlichen Verschiebung der Position während der Theropodenevolution geführt habe.¹³⁷ Seltsamerweise merken sie an, dass diese Transformation zum Zwecke der Faltungsmöglichkeit von Flügeln selektiert worden sein könne („result of selection for foldable wing“), was eine Zielgerichtetheit impliziert, da dieser Vorgang erfolgen soll, bevor es Flügel gab. Die Annahme einer

Evolutionstheoretisch muss eine Rückentwicklung des zwischenzeitlich verlorenen Erbsenbeins angenommen werden.

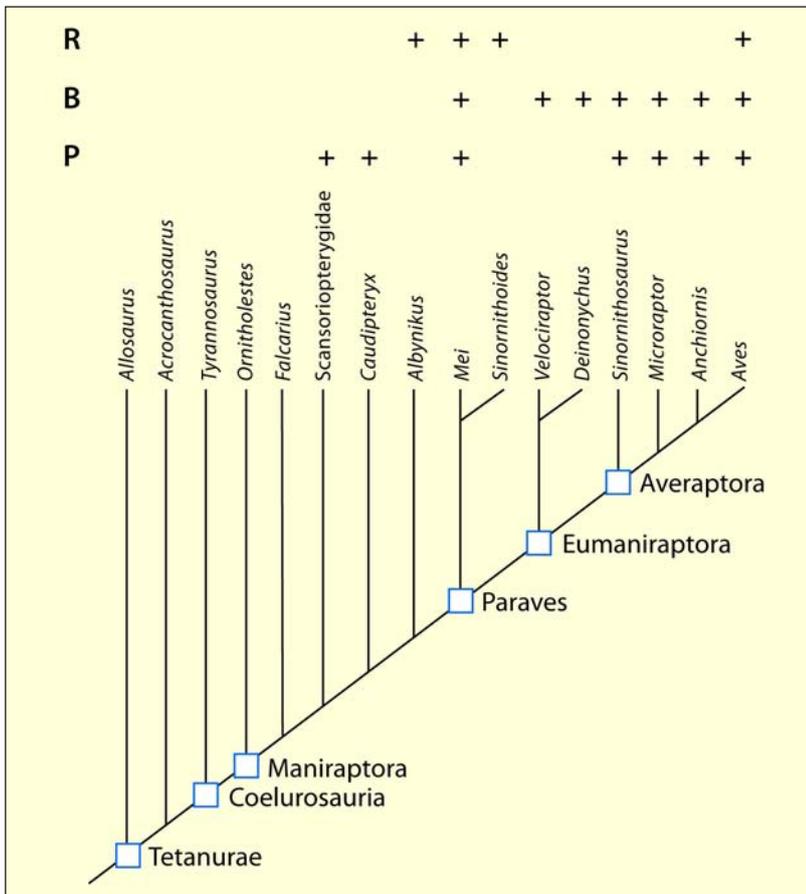


Abb. 47 Vereinfachtes Cladogramm der Tetanurae (vgl. Abb. 4) mit der Verteilung folgender Merkmale: R vogelartige Ruhestellung der Flügel, B gute Beugungsfähigkeit des Handgelenks, P Propatagium (Vorderflughaut). (Nach AGNOLIN et al. bzw. CHIMENTO et al. 2017)

homeotischen Transformation erscheint zudem als ad-hoc-Erklärung, für die keine Belege vorliegen.¹³⁸

Eine evolutionäre Abfolge erweist sich aufgrund einer Studie von BOTELHO et al. (2014) als noch problematischer. Eine Zusammenschau embryologischer und paläontologischer Daten führte diese Autoren zum Schluss, dass es eine bemerkenswerte evolutionäre Rückentwicklung gegeben habe: Ein großes knöchernes Erbsenbein (einer der Handwurzelknochen) habe sich zunächst im Laufe der Evolution zurückgebildet, sei dann aber wieder voll ausgeprägt aufgetaucht. Zwischenzeitlich müsse es entweder verschwunden gewesen sein oder es war nicht verknöchert oder sehr klein.¹³⁹ Bei anderen Knochenelementen der Hand könnten dagegen Fusionen plausibel gemacht werden (BOTELHO et al. (2014, 2). Auch diese Autoren argumentieren mit einem Zweck (was für evolutionstheoretische Erklärungen tabu sein müsste): „The purpose of the re-evolution of the pisiform was probably to facilitate flight“ (BOTELHO et al. (2014, 2)).¹⁴⁰ Ein solches Szenario widerspricht Dollos Ge-

Die Einschränkung auf eine ulnare Abduktion ist sowohl für einen Läufer als auch für einen Kletterer ausgesprochen unvorteilhaft und nur für das Fliegen günstig.

setz der Nicht-Reevolvierbarkeit komplexerer Strukturen. Offenbar ist ein solcher Vorgang aber nicht „verboten“, so dass Beispiele wie dieses nur zeigen, dass es keine Evolutionsgesetze gibt.

Larry MARTIN, einer der Kritiker der Dino-Vogel-Theorie, ist der Auffassung, dass die Maniraptoren angesichts ihrer Handmerkmale besser als Nachfahren denn als Vorfahren der Vögel interpretierbar seien, weil das Handgelenk bei *Archaeopteryx* und modernen Vögeln in einiger Hinsicht weniger abgeleitet sei (MARTIN 2004, 981).

Keine kontinuierliche Veränderung

Der Winkel zwischen der proximalen und distalen Gelenkfläche wird als „radiale angle“ bezeichnet und soll bei den Coelurosauriern und speziell bei den Maniraptoren größer geworden sein. Diese Steigerung ist jedoch alles andere als kontinuierlich, wie aus den Zahlen in **Abb. 46** hervorgeht. Demnach gibt es einen Sprung bei den Therizinosauroiden von 12° auf 39°, dann bei Alvarezsauriden eine Verringerung auf 15°, während bei den Oviraptorosauriden 76° und bei den Troodontiden 35° ermittelt wurden. SULLIVAN et al. (2010, 2031) sind daher der Auffassung, dass das Handgelenk der Oviraptorosaurier unabhängig von dem der Vögel evolviert sei. **Abb. 47** zeigt die Situation der teilweise unsystematischen Verteilung von Merkmalsausprägungen weiterer Merkmale, die mit dem Handgelenk in Beziehung stehen.

Kletterfähigkeit und Flugfähigkeit der Vorderextremität widerstreiten einander.

Ein weiteres Problem für die Vorstellung einer mehr oder weniger kontinuierlichen Veränderung in Richtung vogelartiger Beweglichkeit des Handgelenks ist die Tatsache, dass die Einschränkung auf eine ulnare Abduktion sowohl für einen Läufer als auch für einen Kletterer ausgesprochen unvorteilhaft wäre, dagegen günstig fürs Fliegen (PETERS 2002, 350). Das bedeutet aber, dass entsprechende nicht-fliegende Vorläuferformen sich aus funktionellen Gründen deutlich von Vögeln unterscheiden müssten, was gegen einen allmählichen Übergang spricht. Kletterfähigkeit und Flugfähigkeit der Vorderextremität widerstreiten einander (PETERS 1994, 406; vgl. PETERS 1985, 245).

Fazit

Die verbreitete Ausbildung eines halbmondförmigen Carpale bei zahlreichen Theropoden-Dinosauriern kann als eine Art Voranpassung

für die Erfordernisse des Fliegens betrachtet werden. Allerdings ist die Homologie des halbmond-förmigen Carpale bei Vögeln und Dinosauriern und innerhalb der Dinosauriergruppen umstritten. Evolutionstheoretisch muss angenommen werden, dass ein großes knöchernes Erbsenbein zunächst zurückgebildet wurde, dann aber wieder voll ausgeprägt wurde. Bei anderen Knochenelementen der Hand können dagegen Fusionen plausibel gemacht werden.

2.11 Eier, Gelege, Brutpflege

Die meisten heutigen Vögel bauen Nester und betreiben eine ausgeprägte Brutpflege. Die Weibchen legen relativ zur Körpergröße große Eier und es ist nur *ein* Eierstock ausgebildet (der linke), nicht zwei wie bei Reptilien; entsprechend wird bei einem Legevorgang nur ein Ei gelegt. Bei vielen Arten brüten beide Partner, bei manchen nur das Weibchen, selten ausschließlich das Männchen. Die Eier werden dabei häufig gewendet, um eine gleichmäßige Erwärmung zu gewährleisten. Der kalkige Teil der Eierschale ist dreischichtig aufgebaut (HINCKE et al. 2012). Der Cuticula folgt zunächst eine Schicht aus vertikal angeordneten Kristallen, danach kommt eine Palisadenschicht (mit prismatischen oder schuppenartigen Elementen) und schließlich eine Schicht aus kegelförmigen Bestandteilen (mamilläre Schicht), der zwei Membranschichten im Inneren der Schale anliegen (vgl. **Abb. 48, 50**).¹⁴¹

Eine Reihe vogeltypischer Merkmale in der Struktur der Eier und bei der Brutpflege sowie vogelartiges Nestverhalten finden sich auch bei Theropoden-Dinosauriern, vor allem bei Oviraptoriden (NORELL et al. 1995¹⁴²; ZELENITSKY & THERRIEN 2008), aber auch bei Troodontiden (VARRICCHIO et al. 1997; VARRICCHIO & JACKSON 2004a; ZELENITSKY & THERRIEN 2008, VARRICCHIO et al. 2018). Bei einem Fossil des Dromaeosauriers *Deinonychus* wurden Eier mit zweilagigen Schalen gefunden (GRELLET-TINNER & MAKOVICKY 2006¹⁴³) und bei einem Therizinosaurier waren Embryonen in Eiern fossil erhalten (KUNDRÁT et al. 2008). Außerdem wurden unvollständige, dreilagige Eierschalen und zwei Eier und einige weitere Grüppchen von Schalenbruchstücken eines Alvarezsauriden (*Bonapartenykus*) in Schichten der Oberkreide Argentiniens entdeckt (AGNOLIN et al. 2012). Die Form der Eier konnte hier nicht rekonstruiert werden. Die Paarigkeit der fossilen Eier könnte ein Hinweis darauf sein, dass es zwei funktionale Ovidukte gab. Genaueres über Nester oder

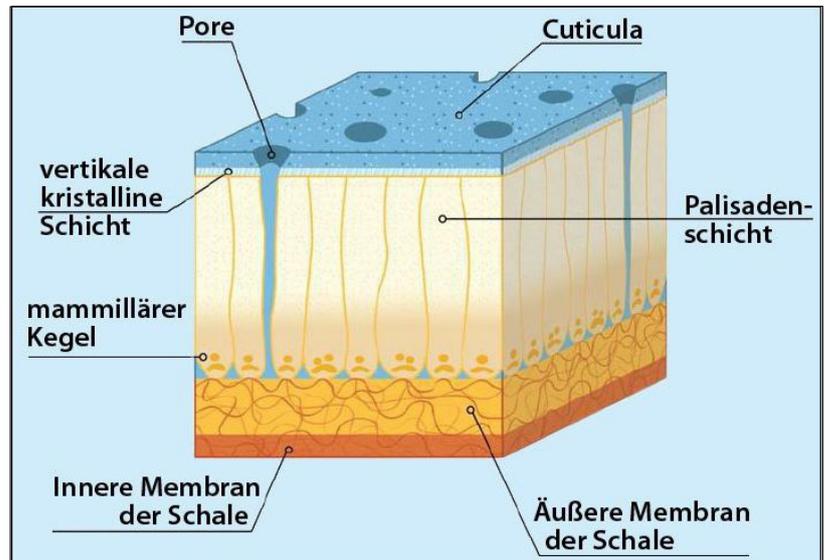


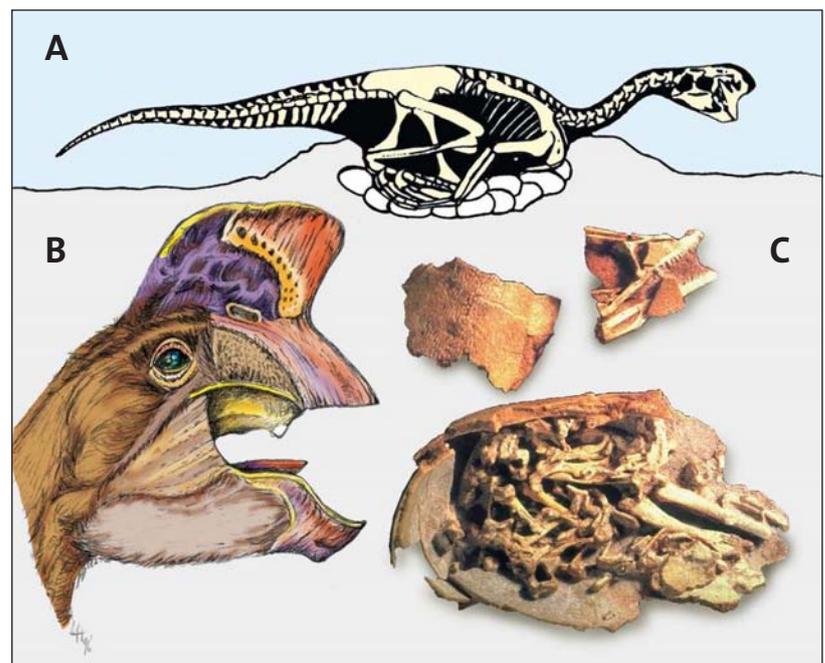
Abb. 48 Aufbau einer Eierschale heutiger Vögel. (Aus HINCKE et al. 2012)

Brutpflege ist bei *Deinonychus*, *Bonapartenykus*¹⁴⁴ und dem erwähnten Therizinosaurier mit den fossilen Embryonen in den Eiern nicht bekannt.

Auffällig ist die Häufung von Funden von Nestern mit Fossilien in Brutposition bei Oviraptoriden¹⁴⁵ (**Abb. 49**); NORELL et al. (2018) schließen daraus, dass es sich bei den Oviraptoriden um ausgesprochen soziale Tiere gehandelt haben müsse. CLARK et al. (1999) berichten von einem Oviraptoriden-Fossil, das in vogelähnlicher Brutposition über einem Nest erhalten war (vgl. NORELL et al. 1995, 775).

In seltenen Fällen ist die Eierschalen-Mikrostruktur bei Theropoden-Fossilien erhalten und zwar bei *Troodon formosus* und bei Oviraptoriden (GRELLET-TINNER & CHIAPPE 2004, 199ff.). VARRICCHIO & JACKSON (2004b, 931) beschreiben Eier von *Troodon*, die einige vogeltypische Merkmale aufweisen.¹⁴⁶ Sie kommen durch ihre Studie zum Schluss, dass kein Merkmal der Eierschale die Vögel eindeutig von Theropoden-Dinosa-

bb. 49 Auf einem Nest sitzender Oviraptoride (**A**; **B** Kopf eines Tieres). Das Ensemble zeigt Hinweise auf schnelle Verschüttung. Selbst in den Eiern wurden Embryonen fossilisiert (**C**). (A nach NORELL et al. 1995; B nach PAUL in WEISHAMPEL 1995; C aus NORELL et al. 1996, Wiedergabe mit freundlicher Genehmigung aus Science 266, © American Association for the Advancement of Science)



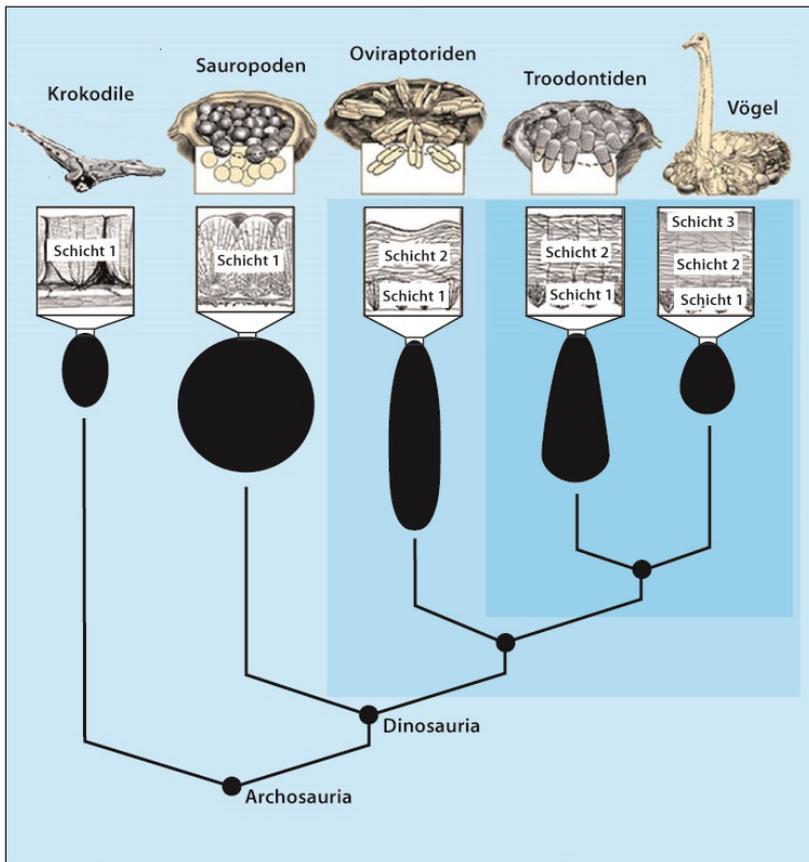


Abb. 50 Merkmale der Eier und Gelege von Krokodilen, einigen Dinosauriern und Vögeln. Zum Beispiel können das Vorhandensein von mindestens zwei kristallinen Schichten in der Eierschale und die Existenz eines asymmetrischen Eis bis zur Basis der Maniraptorren zurückverfolgt werden. Die Verteilung der Eier innerhalb eines Geleges bei Oviraptoriden deutet darauf hin, dass diese Dinosaurier ihre Eier nacheinander gelegt haben. Es gibt auch Hinweise darauf, dass sie wie Vögel auch ihr Gelege gebrütet haben. (Nach CHIAPPE 2009)

riern trennt (VARRICCHIO & JACKSON 2004b, 935¹⁴⁷, ebenso VARRICCHIO et al. 2013; 2018). Die Eier von *Troodon* und anderen Troodontiden seien denen heutiger Vögel am ähnlichsten in Bezug auf ihre asymmetrische Form, geringe Porosität, das Fehlen einer Ornamentierung und der Dreilagigkeit der Eierschale.¹⁴⁸ JACKSON et al. (2010) konnten bestätigen, dass die Eierschalen von *Troodon* dreischichtig waren (vgl. auch VARRICCHIO et al. 1997, 248).

Die Arten der Oviraptoriden und Troodontiden, bei denen Brutpflege nachgewiesen wurde, entstammen durchweg Schichten der Oberkreide (ZELENITSKY & THERRIEN 2008; vgl. **Abb. 51**), die Eier des Dromaeosauriden *Deinonychnus* aus der oberen Unterkreide (Cloverly Formation, Montana/USA; s. GRELLET-TINNER & MAKOVICKY 2006). Die fossilen Belege tauchen somit stratigraphisch recht spät auf. Dutzende Gattungen der Gegenvögel (Enantiornithes) und Ornithurae sind dagegen bereits aus der Unterkreide bekannt.

Gelege und Nester von *Troodon formosus* werden von VARRICCHIO et al. (1997, 248) so interpretiert, dass diese Art zwei Eier gleichzeitig (je eines pro Ovarium) in einem Intervall von einem oder mehreren Tagen produzierte (und nicht *en masse* wie bei Reptilien) und die Eier durch eine Kombination aus Boden- und Körperkontakt brütete. Daraus wird auf die Existenz zweier funktioneller Ovarien geschlossen, auf das Fehlen des Umdrehens der Eier und auf teilweises Eingraben der Eier, was vogeluntypi-

sche „Primitivmerkmale“ sind. Andererseits gibt es (wie oben erwähnt) mit Vögeln gemeinsame Merkmale: relative Größe der Eier und eventuell ihre Asymmetrie, die Produktion von nur einem Ei je Ovidukt pro Zeiteinheit (ein Tag oder mehr), ein offenes Nest und Brüten (vgl. VARRICCHIO & JACKSON 2004a, 215; vgl. SATO et al. 2005; ZELENITSKY 2009; ZELENITSKY & THERRIEN 2008). Der Fund von paarigen Eiern von *Sinosauropteryx* kann ebenfalls als Hinweis auf die Existenz von paarigen funktionalen Ovarien interpretiert werden (CHEN et al. 1998).

Zusammenfassend verbinden nach GRELLET-TINNER & CHIAPPE (2004, 208) folgende Merkmale von Eiern und Gelegen die Vögel mit Theropoden-Dinosauriern: (mindestens) zwei Lagen der Eierschalen (Vogeleier haben drei oder mehr Lagen), aprismatische Beschaffenheit der Schichten der Eierschalen, Asymmetrie der Eierschalen, Brutpflege und monoautochronische Ovulation (Eier werden im Intervall von mindestens einem Tag gelegt). Während für Dinosaurier eine Ornamentierung der Eierschalen typisch ist, sind die Eier bei Vögeln in der Regel glatt, was diese Autoren als Reversion deuten. Aber auch denjenigen Theropoden-Dinosauriern, die den Vögeln am nächsten stehen, fehlen einige Schlüsselmerkmale heutiger Vögel im Bereich der Fortpflanzung (VARRICCHIO & JACKSON (2016, 654, 661, 664), nämlich die Ausbildung nur eines einzigen funktionalen Ovariums, Größe der Eier, Drehen der Eier im Nest¹⁴⁹, sedimentfreie Nester.¹⁵⁰ Allerdings haben unter den Vögeln nur die Neornithes sedimentfreie Nester (VARRICCHIO & JACKSON 2016, 654, 675f.¹⁵¹). Und schließlich unterscheidet sich die Reproduktionsbiologie der Oviraptoriden und Troodontiden deutlich von denen der meisten anderen Theropoden-Dinosaurier, bei denen etwas darüber bekannt ist (VARRICCHIO & JACKSON 2016, 660).¹⁵²

In einer neueren Arbeit haben WIEMANN et al. (2018) Daten über Farbpigmente bei fossilen Eiern von Dinosauriern publiziert. Mithilfe hochauflösender Ramanspektroskopie untersuchten sie Eierschalen von Vertretern aller wichtigen Dinosauriergruppen und gelangten zur Schlussfolgerung, dass farbige Eier (mutmaßlich zur Tarnung) ein gemeinsames Erbe der Theropoden-Dinosaurier darstellen und nicht mehrmals unabhängig entstanden sind. Auch die Art der Pigmentablagerung in der Schalenstruktur stimmte mit der der heutigen Vogeleier überein.

Frühe Vögel

Bei allen fossil bekannten Vögeln, auch den basalsten wie *Jeholornis*, war – soweit bekannt – nur *ein* funktionales Ovarium vorhanden; sie

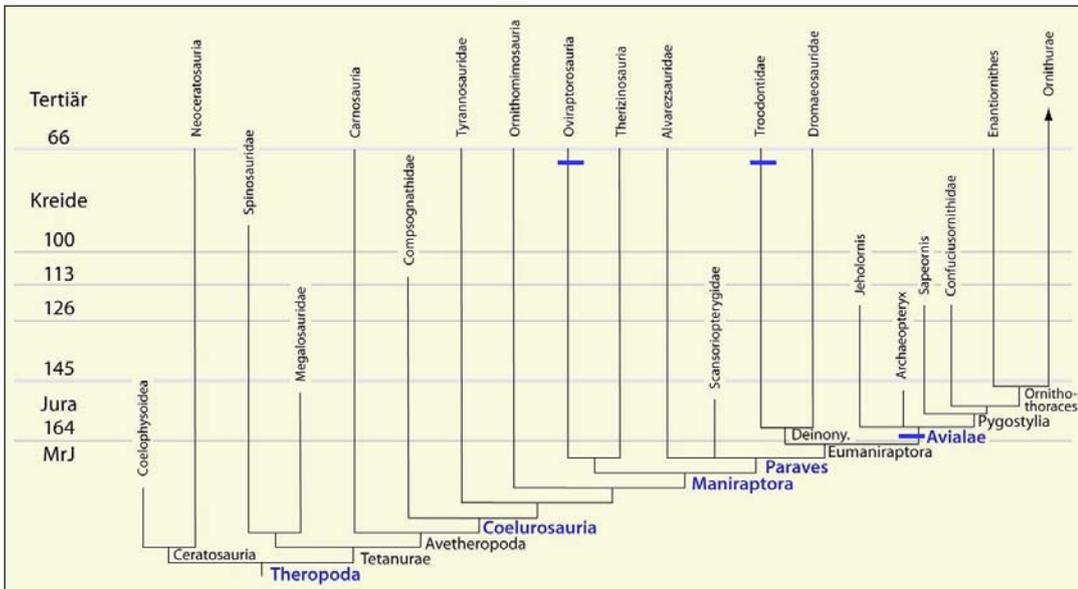


Abb. 51 Verteilungen von Theropoden- und Vogelgruppen mit vogelartigen Merkmalen bei Eiern und Brutpflege. (Nach den im Text genannten Quellen zusammengestellt)

waren in dieser Hinsicht „modern“ (O’CONNOR et al. 2014, 16¹⁵³, vgl. ZHENG et al. 2013). Das spreche für die Hypothese, dass der Verlust eines Ovariums im Zusammenhang mit der für den Flug erforderlichen Gewichtsersparnis steht. O’CONNOR & ZHOU (2015) schlagen vor, dies als Kennzeichen der Vögel zu verwenden.¹⁵⁴ Dagegen gebe es Hinweise, dass die Follikelreifung langsam verlief und damit ähnlich war wie bei den Crocodylia.

Auch beim basalen Vogel *Eoconfuciusornis* wurde nur ein Cluster von Follikeln¹⁵⁵ nachgewiesen; ausgerechnet diese Art zeigt das größte bekannte Ausmaß an Hierarchie der Follikel unter den Kreidevögeln und ist in dieser Hinsicht am modernsten (ZHENG et al. 2017).

Brutpflege durch Männchen

VARRICCHIO et al. (2008) konnten anhand der Größe des Nester und anhand anatomischer Merkmale der mit den Nestern zusammen fossilisierten Skelette nachweisen, dass die Brutpflege bei *Troodon*, *Oviraptor* und *Citipati* durch die Männchen erfolgte. Bei Vögeln übernehmen in über 90 % der Fälle Männchen und Weibchen die Brutpflege; nur bei basalen Formen wie den Palaeognathae¹⁵⁶ kümmern sich nur die Männchen um das Nest, was zur mutmaßlichen phylogenetischen Abfolge passt (vgl. auch PRUM 2008). Allerdings kann bezüglich dieses Verhaltens Konvergenz nicht ausgeschlossen werden, da zwischen den Oviraptoriden und Troodontiden einerseits und den Palaeognathae viele stammes-

geschichtliche Linien liegen (PRUM 2008, 1800), über deren Brutpflege nichts bekannt ist.

Brutpflege bei Ornithischiern

Brutpflege ist nicht nur bei Maniraptoren bekannt, die den Vögeln nahestehen, sondern wurde auch bei Ornithischiern nachgewiesen, der Großgruppe der Dinosaurier, die in keiner engeren Beziehung zu den Vögeln steht. So wurde bei *Psittacosaurus* eine größere Gruppe von juvenilen Formen mit einer adulten Form entdeckt, die offenbar schnell eingebettet wurden, als sie noch am Leben waren, was MENG et al. (2004, 145) als Hinweise auf Brutpflege deuten.

Schon 1979 hatten HORNER & MAKELA einen Fund von 15 gleich großen juvenilen Tieren des Hadrosauriers *Maiasaura* in nestartiger Anordnung und zusammen mit Schalenresten beschrieben (Oberkreide, Campanium). Die Tatsache, dass 15 juvenile Individuen längere Zeit gefüttert wurden und beieinander waren, spricht nach HORNER & MAKELA (1979, 297) für ausgeprägte Brutpflege. Die Autoren erwähnen drei weitere Beispiele möglicher Brutpflege bei Hadrosauriern und bei einem Horndinosaurier (mit weniger Individuen im mutmaßlichen Nest).¹⁵⁷

Homologie oder Konvergenz?

Insgesamt ist über die Struktur der Eier, Gelege und Brutpflege bei den Dinosaurier-Theropoden, die in eine Vorfahrenstellung zu den Vögeln gestellt werden, wenig bekannt. Daten darüber liegen fast nur bei einigen Troodontiden und Oviraptoriden aus der Oberkreide vor. Ob Brutpflege evolutionstheoretisch gesehen schon früh etabliert war und als ursprünglich für alle Dinosaurier gelten kann, ist daher zweifelhaft

Ob Brutpflege evolutionstheoretisch gesehen schon früh etabliert war und als ursprünglich für alle Dinosaurier gelten kann, ist zweifelhaft.

(MENG et al. 2004, 145¹⁵⁸; vgl. ZELENITSKY & THERRIEN 2008, 812¹⁵⁹). Aber auch innerhalb der Maniraptoren (vgl. Cladogramm **Abb. 4**) ist eine Homologie nicht gesichert. Während die Troodontiden zusammen mit den Dromaeosauriden meist als Schwestergruppe der Avialae eingestuft werden (was eine Homologie stützt), stehen die Oviraptoriden weiter entfernt. ZELENITSKY & THERRIEN (2008, 812) präsentieren zwar eine cladistische Analyse, wonach Merkmale der Eier und der Reproduktion mit der Topologie von Phylogenien auf der Basis von Skelettmerkmalen übereinstimmen, aber es liegen nur wenige Funde als Grundlage zugrunde (vgl. auch das Cladogramm von VARRICCHIO & JACKSON [2004b], für welches dasselbe gilt¹⁶⁰). ZELENITSKY (2006, 209, 215) stellt außerdem fest, dass bei den Theropoden-Dinosauriern beim Reproduktionsverhalten auch einzigartige Merkmale vorkämen, für die es sonst bei Archosauriern keine Parallele gebe.

Entscheidend für die Entscheidung Homologie oder Konvergenz wären Kenntnisse über Gelege und Brutpflege bei den dazwischengeschalteten Linien (Alvarezsauriden, Scansoriopterygiden) (vgl. GRELLET-TINNER & CHIAPPE 2004). Zudem ist die Annahme, dass nicht nur Gattungen der Oberkreide, sondern auch Troodontiden und Oviraptorosaurier aus der Unterkreide vogelartige Merkmale bei Gelegen und Brutpflege besitzen, zwar naheliegend, aber nicht selbstverständlich. Stratigraphisch sind die Theropoden-Gattungen mit nachgewiesener (oder

Bei Oviraptoriden und Troodontiden ist eine Reihe vogeltypischer Merkmale bei Eiern, Gelegen und Brutpflege ausgeprägt.

sehr wahrscheinlicher) Brutpflege jedenfalls viel später überliefert als zahlreiche Vogelgattungen.

VARRICCHIO & JACKSON (2004b, 935) stellen fest, dass ihre Analyse der Merkmalsverteilungen ein auffälliges Ausmaß an Homoplasie (Konvergenzen oder Reversionen) in der Evolution der Struktur der Eierschalen aufzeige. So zeigen sowohl die Eierschalen von *Troodon* als auch die eines unbenannten Ei-Typs aus ihrer Untersuchung einen dreischichtigen Aufbau wie bei vielen modernen Vögeln, es fehlt ihnen aber die charakteristische schuppenartige Struktur.¹⁶¹ Dagegen weisen die Eierschalen der Oviraptoriden nur zwei Schichten auf, besitzen aber eine schuppenartige Struktur. Die Eierschalen der Theropoden-Gattung *Lourinhanosaurus* (unklare systematische Position) wiederum haben drei Schichten, aber keine schuppenförmige Struktur und die Eier sind relativ klein (VARRICCHIO & JACKSON 2004b, 935).

Fazit

Bei Oviraptoriden und Troodontiden ist eine Reihe vogeltypischer Merkmale bei Eiern, Gelegen und Brutpflege ausgeprägt: Nur ein Ei je Ovidukt pro Tag, große Eier in der Relation zur Körpergröße, komplexer Aufbau der Eierschale, Asymmetrie der Eier und Brutpflege. VARRICCHIO & JACKSON (2004b, 936) kommen zum Schluss, dass die meisten Merkmale von Eierschalen, die als typisch für Vogeleier gelten, bereits bei Theropoden-Dinosauriern evolviert sind.¹⁶² Deren Verteilung im System erfordert aber ein gewisses Ausmaß an Konvergenzen. Wie groß dieses Ausmaß ist, kann aufgrund der geringen Datengrundlage mit der damit verbundenen Unsicherheit über Merkmalausprägungen bei zwischengeschalteten Linien von Theropoden derzeit nicht abgeschätzt werden.

2.12 Allgemeine Schlussfolgerungen aus den Einzelstudien

Die Einzeluntersuchungen haben gezeigt, dass die vogeltypischen Merkmale so im System der Theropoden und Kreidevögel verteilt sind, dass fast durchweg Konvergenzen oder Reversionen angenommen werden, oft mehrfach. Evolutions-

Zitate zum verbreiteten Auftreten von Konvergenzen

„Homoplasy is **common** among theropod dinosaurs“ (XU & POL 2013, 327). Fallbeispiel: „Lee & Worthy (2012) found that the deinonychosaurian status of *Archaeopteryx* is supported by more synapomorphies but that these characters are more homoplastic than those supporting the avialan affinities of *Archaeopteryx* (which are fewer but less homoplastic)“ (XU & POL 2013, 327).

„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).

• „Convergent evolution and mosaicism in character evolution among paravians is **commonplace**“ (TURNER et al. 2012, 137).

• „This uncertainty is due to real observed homoplasies; suites of derived characters shared with other different clades of coeluro-

saurians whose distributions cannot be resolved without some reversals or convergences“ (HOLTZ 2001, 116).

• „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 pygostyle, reduction of the fibula etc., **evolved more than once**“ (PETERS 2002, 353).

• „... the fact that avian features have arisen repeatedly and independently in theropod evolution now seems to be an inescapable conclusion“ (WITMER 2002, 5).

• „The distribution of „avian“ characters strongly suggests evolution in the maniraptoran clade was **highly homoplastic**“ (O’CONNOR & SULLIVAN 2014, 4).

(Hervorhebungen nicht im Original)

theoretisch bedeutet das, dass diese Merkmale zwei- bis mehrfach unabhängig entstanden sein müssen. O'CONNOR et al. (2011, 40f.) kommen zum Schluss, dass die Verteilung vogelartiger Merkmale wie Schnabel, Furkula, Sternplatten, hakenförmige Rippenfortsätze, rückwärtsgerichtetes Schambein, distal nicht verwachsene Schambeine, Parallelität von Schambein und Sitzbein und die Ausbildung eines Pygostyls in einer Weise innerhalb der Maniraptoren verbreitet seien, „dass es für die meisten von ihnen schwierig ist, ein klares Muster der Entstehung der Merkmale zu bestimmen. Dies deutet auf einen früheren Ursprung vieler dieser Merkmale hin, während ihr Vorkommen in offenbar nicht verwandten Gruppen von Theropodengruppen und ihr Fehlen bei primitiven Vögeln auf eine sehr homoplastische Evolutionsgeschichte hindeutet“.¹⁶³ Zahlreiche Autoren merken an, dass es unübersichtliche Verwandtschaftsverhältnisse gebe und Konvergenzen verbreitet seien (vgl. Kasten mit Zitaten zu Konvergenzen und zu unübersichtlichen Verwandtschaftsverhältnissen; vgl. auch **Tab. 2 und 3**).

In einigen Fällen müsste man unter evolutionstheoretischen Vorgaben annehmen, dass „Vogelmerkmale bei Dinosauriern“ nach ihrer Entstehung wieder verloren gehen, bevor Vögel evolviert sind. In solchen Fällen können sie folglich keine Vorläufermerkmale sein.

Untersuchung repräsentativ?

Die vorstehende Untersuchung (Abschnitte 2.1–2.11) ist möglicherweise nicht repräsentativ. Die ausgewählten Merkmale sind unvollständig; die Auswahl ist aber nicht bewusst selektiv erfolgt, sondern orientierte sich an dem zur Verfügung stehenden Material. Das in **Abb. 2** (S. 7) und **Tab. 3** dargestellte Ergebnis war vom Autor nicht vorhergesehen worden; insofern ist es durchaus überraschend. Ausgangspunkt der Untersuchungen war die Beobachtung, dass viele Autoren darauf hinweisen, dass der mutmaßliche Übergangsbereich Dinosaurier–Vögel sich durch sehr viele Konvergenzen auszeichne. Dieser Beobachtung ist der Autor durch die vorliegende Untersuchung genauer nachgegangen.

2.13 Theropodenmerkmale oder Fehlen von Vogelmerkmalen bei basalen Vögeln

Einerseits kommen viele vogeltypische Merkmale bei Theropoden–Dinosauriern vor, andererseits fehlt umgekehrt eine Reihe von Merkmalen, die

Zitate zu unübersichtlichen Verwandtschaftsverhältnissen

- „... the increase in specimen data has complicated rather than clarified the problem of identifying the avian sister-group, revealing a mosaic of „avian“ morphologies inconsistently distributed among purportedly closely related clades of non-avian dinosaurs. ... Basal birds themselves possess disparate morphologies and do not provide a clear picture of the plesiomorphic avian taxon: *Archaeopteryx* strongly resembles troodontids such as *Anchiornis* and *Xiaotingia* (Turner et al., 2012; Xu et al., 2011), while the robust skull of sapeornithiforms most strongly resembles those of recently discovered basal oviraptorosaurs such as *Caudipteryx* (Ji et al., 1998) and of the scansoriopterygid *Epidexipteryx*“ (O'CONNOR & SULLIVAN 2014, 4).
- „As a result of the high amount of homoplasy that characterizes derived maniraptoran evolution, the identity of the avian sister taxon remains debated despite the rapid accumulation of morphological data“ (O'CONNOR & SULLIVAN 2014, 23).
- „Each of these clades [Dromaeosauridae, Troodontidae, Deinonychosauria] possesses a different combination of avian characters distributed amongst the included taxa, ...“ (O'CONNOR et al. 2011, 45).
- „Inferred relationships between theropod clades are complex and have changed dramatically over the past thirty years with the emergence of cladistic techniques“ (HENDRICKX et al. 2015, 1). „Though one might expect few major changes in theropod relationships in the future, large portions of theropod phyletic history remain obscure; ...“ (HENDRICKX et al. 2015, 34).
- „The discovery of numerous small-sized paravian theropods in the Late Jurassic and Early Cretaceous of China in the past decades have greatly enhanced our understanding of basal paravian anatomy and evolution. However, they also provided sometimes confusing evidence of widespread convergence and parallel evolution in this clade, ...“ (RAUHUT et al. 2018, 83).

für heutige Vögel typisch sind, bei vielen frühen Vögeln, sei es bei einzelnen Gattungen oder bei ganzen Gruppen. „The earliest birds lacked many key features related to powered flight in modern birds, and probably had primitive flight capabilities that varied substantially between groups“ (BRUSATTE et al. 2015).¹⁶⁴ Vieles wurde in den vorigen Abschnitten diskutiert, woran an dieser Stelle nur noch erinnert werden muss. Durch die Berühmtheit des „Urvogels“ geläufig sind bei *Archaeopteryx* das Fehlen eines Pygostyls zugunsten einer langen Schwanzwirbelsäule, das Fehlen eines Schnabels und eines knöchernen Brustbeins (BRUSATTE et al. 2015; auch ein Gastralrippenkorb ist nicht ausgebildet); viele Gegenvögel besaßen keinen Brustbeinkiel (BRUSATTE et al. 2015, 892). Auch *Jeholornis* besaß statt eines Pygostyls eine lange Schwanzwirbelsäule (s. o.). Einen bezahnten Kiefer ohne Schnabel hatte eine Reihe von Vogelgattungen aus der Kreide.

Weitere Beispiele

BENSON & CHOINIÈRE (2013, 2) weisen darauf hin, dass die Proportionen der Hinterextremitäten der meisten mesozoischen Vögel ähnlich den Proportionen bei den Theropoden–Dinosauriern sind. Die kurzschwänzige Gattung *Sapeornis* besaß einen Schultergürtel, der dem der Deinonychosaurier ähnelte (XU et al. 2014, 2). Die

Furkula der basalen Vögel wie *Archaeopteryx* war nicht als energiespeichernde elastische Spange ausgebildet, sondern diente möglicherweise als Ansatzstelle für die Flugmuskulatur (vgl. **Abchnitt 2.4**). Gastralia waren nur bei mesozoischen Vögeln ausgebildet. Im Bau des Beckens gibt es enorme Unterschiede bei den aus Kreideschichten bekannten Vögeln und heutigen

Vögeln. Bei vielen mesozoischen Vögeln ist das Wadenbein nicht wie bei heutigen Vögeln stark reduziert. Bei der Besprechung der einzelnen Merkmale wurde die unsystematische Verteilung von Vogelmerkmalen bei Dinosauriern aufgezeigt; diese Situation trifft entsprechend auch auf die Verteilung von vogeluntypischen Merkmalen bei mesozoischen Vögeln zu.

Tab. 2 Kurzübersicht über die Ergebnisse der Einzeluntersuchungen.

Federn: Flächig und heutigen Federn vergleichbar ausgebildet bei einigen Troodontiden (*Anchiornis*) und Dromaeosauriden (*Microraptor*), aber andere Art des Flugs als bei Avialae (vierflügelig). Ob haarartige oder einfach gefiederte Körperanhänge als Federn bezeichnet werden sollten, ist diskutabel bzw. theorieabhängig (vgl. JUNKER 2017).

Furkula: an der Basis der Theropoden, allerdings wird die Homologie mit der Furkula der Vögel von manchen Forschern in Frage gestellt

Schnabel: Kein Vorläufermerkmal, sondern konvergent bei Theropoden-Dinosauriern.

Gehirnmerkmale, EQ: Wahrscheinlich konvergent bei Troodontiden und Oviraptoriden, somit vermutlich kein Vogelvorläufermerkmal.

Gastralia: Zwar bei einigen Theropoden-Dinosauriern vorhanden, aber einige Merkmalsausprägungen möglicherweise konvergent entstanden.

Hakenfortsätze an den Rippen: Merkmal fehlt bei basalen Vögeln, daher bei Theropoden-Dinosauriern wahrscheinlich konvergent und somit vermutlich kein Vogelvorläufermerkmal.

Brustbein: Die Verteilung der Arten mit und ohne Brustbein lässt keinen Zusammenhang mit der mutmaßlichen Phylogenie erkennen; wahrschein-

lich konvergent, somit vermutlich kein Vogelvorläufermerkmal.

Pneumatisierung von Knochen: Bei Theropoden-Dinosauriern allgemein vorhanden.

Durchströmungsatmung: Bei Theropoden-Dinosauriern wahrscheinlich allgemein vorhanden.

Beckenmerkmale: Konvergent bei Theropoden-Dinosauriern, wahrscheinlich kein Vogelvorläufermerkmal.

Pygostyl: Bei Theropoden-Dinosauriern z. T. konvergent; kein Vogelvorläufermerkmal.

reduziertes Wadenbein: Wadenbein bei vielen mesozoischen Vögeln nicht reduziert. Reduktion bei Theropoden-Dinosauriern konvergent.

Handgelenk: Vogelähnliche Beweglichkeit bei Theropoden-Dinosauriern verbreitet vorhanden, Homologien aber z. T. unsicher.

Eierschalen: Vogelähnliche Ausprägung bei Theropoden-Dinosauriern verbreitet.

Nur ein funktionales Ovarium: Nur bei Vögeln.

Brutpflege: Bei einigen Theropoden-Dinosauriern zwar nachgewiesen, aber bei Formen, die deutlich jünger sind als ein großer Teil der mesozoischen Vögel, daher als Vogelvorläufermerkmal unsicher.

Tab. 3 Tabellarische Darstellung der in Tab. 2 zusammengestellten Ergebnisse. Es fällt auf, dass viele der untersuchten Vogelmerkmale, die bei Theropoden-Dinosauriern vorkommen, nicht bei denjenigen Formen ausgebildet sind, die als unmittelbare Vogelvorläufer angesehen werden, sondern konvergent entstanden sein müssen (gelbe Unterlegung). Ein Großteil der anderen untersuchten Merkmale gilt als allgemeines Theropodenmerkmal (hellrote Unterlegung) und ist daher ebenfalls nicht gut geeignet, eine schrittweise Entstehung von Vogelmerkmalen bei Theropoden-Dinosauriern zu belegen.

	an der Basis der Avialae vorh.	bei Theropoden konvergent	allgem. Merkmal der Theropoden	bei Ther. vorhanden, Homologie unsicher
flächige Federn	+?	-?	-	-
Furkula	+	-?	+	+
Schnabel	-	+	-	-
Gehirnmerkmale, EQ	-?	+	-	-
Gastralia	+	(+)	-	-
Hakenfortsätze Rippen	-	+	-	-
Brustbein	-	+	-	-
Pneumatisierung	+	-	+	-
Durchström.atmung	+	-	+	-
Beckenmerkmale	-	+	-	-
Pygostyl	-	+	-	-
reduz. Wadenbein	-	+	-	-
Handgelenk	+	-	(+)	+
vogelähn. Eierschalen	+	-	+	-
Ein funkt. Ovarium	-	-	-	-
Brutpflege	+?	+?	-	-

3. Vogelvorläufer oder sekundär flugunfähig?

Bei einigen Gattungen oder ganzen Gruppen, die als Vogelvorläufer interpretiert werden, wird von einer Minderheit der auf diesem Gebiet arbeitenden Forscher diskutiert, ob es sich um sekundär flugunfähige Vögel handelt. Deren Merkmale würden in diesem Fall als Belege für einen schrittweisen Übergang von Dinosauriern zu Vögeln ausscheiden und das Gesamtbild erheblich verändern. Einige Forscher machen sich für diese Deutung stark, besonders bei den Oviraptoriden (MARYAŃSKA et al. 2002). Diskutiert wird diese Deutungsmöglichkeit aber auch bei den Dromaeosauriden (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 850), den Scansoriopterygiden (CZERKAS & FEDUCCIA 2014; CHATTERJEE & TEMPLIN 2012; ZHANG et al. 2008) und bei den Alvarezsauriden (PETERS 2002, 349; CHIAPPE 2002b; ALTANGEREL et al. 1993). Für die Alvarezsauriden ist die Deutung als sekundär flugunfähige Vögel durch neue Funde mittlerweile allerdings unwahrscheinlicher geworden (XU et al. 2018; s. **Kapitel 6**). Auch bei *Archaeopteryx* wurde von Michael HABIB ins Spiel gebracht, dass seine Flugfähigkeit vielleicht teilweise eingebüßt sein

könnte (KAPLAN 2013). Er schließt dies aus dem Vergleich von Beinlängen und Federsymmetrien bei *Archaeopteryx* und heutigen Vögeln; diese seien bei *Archaeopteryx* ähnlich wie bei heutigen sekundär flugunfähigen Vögeln.¹⁶⁵

Merkmale sekundär flugunfähiger Vögel scheiden als Vorläufermerkmale aus.

Im Abschnitt über den Bau der Rippen wurde bereits PAUL (2001, 479) zitiert, wonach Merkmale des Atmungsapparats wie die Hakenfortsätze an den Rippen bei Dromaeosauriden und Oviraptorosauriden abgeleitet als bei *Archaeopteryx* und ähnlich wie bei sekundär flugunfähigen Vögeln ausgebildet gewesen seien, was auf eine sekundäre Flugunfähigkeit hinweisen könnte (vgl. auch CODD et al. 2008). MARYAŃSKA et al. (2002) plädieren auf der Basis einer cladistischen Analyse für einen „Vogelstatus“ der Oviraptorosauria (vgl. **Abb. 52** mit **Abb. 4**).¹⁶⁶

Auch die basale Oviraptorosaurier-Gattung *Caudipteryx* weist eine Reihe vogeltypischer

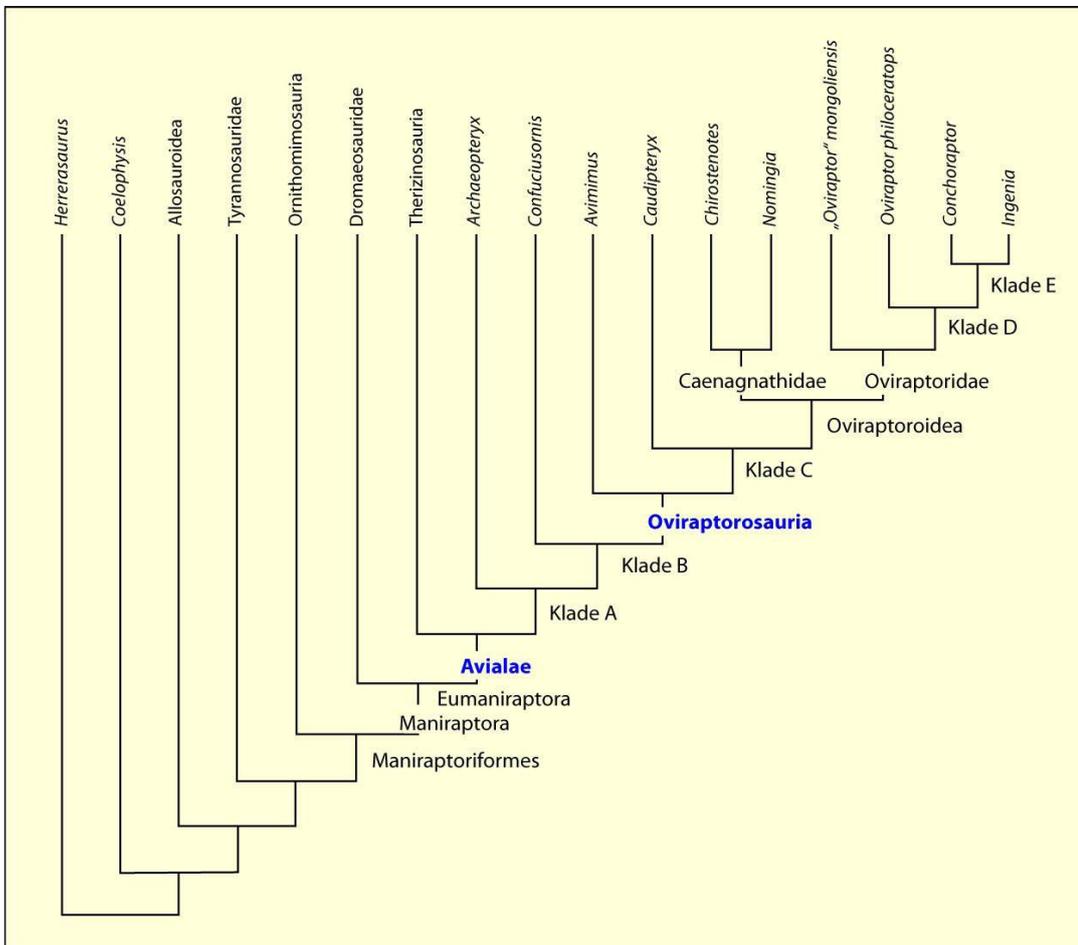


Abb. 52 Cladogramm nach MARYAŃSKA et al. (2002), wonach die Oviraptorosauriden innerhalb der Vögel (Avialae) eingeschachtelt sind.

Merkmale auf, allen voran flächige, symmetrische Federn mit einem Schaft (MARTIN & CZERKAS 2000, 691¹⁶⁷; FEDUCCIA 1999, 4742¹⁶⁸; WELLNHOFER 2002, 470, 474¹⁶⁹). Der Bau der Hand sei kaum anders zu verstehen denn als Erbe eines flugfähigen Vorfahren (MARTIN & CZERKAS 2000, 691).¹⁷⁰ Nach PETERS (2002, 350) hat *Caudipteryx* anatomische Merkmale, die sehr ähnlich zu flugunfähigen Laufvögeln sind, was einen deutlichen Hinweis darauf abgibt, dass *Caudipteryx* ein Vogel sei und flugfähige Vorfahren gehabt habe. Wegen der Kleinheit der Federn und der Vorderextremitäten könnten *Caudipteryx* und auch der in mancher Hinsicht ähnliche *Protarchaeopteryx* nicht flugfähig gewesen sein; es sei aber unplausibel, diese beiden Gattungen als Vogelvorläufer anzusehen (PETERS 2002, 349). Die relativen Proportionen der Hinterextremitäten von *Caudipteryx* stünden in scharfem Kontrast zu anderen bipeden Dinosauriern; sie seien nicht unterscheidbar von Laufvögeln¹⁷¹ und der Schwerpunkt liege deutlich weiter vorne im Körper als bei allen bipeden Dinosauriern, meinen auch JONES et al. (2000, 727). Daher sei die Deutung von *Caudipteryx* als sekundär flugunfähiger Vogel am plausibelsten – auch wenn cladistische Analysen die Gattung zu den Coelurosauriern stellen.¹⁷² RUBEN & JONES (2000, 594) sind der Auffassung, dass Merkmale, die eindeutig einen Vogel-Vorläufer-Status belegen würden, bei *Caudipteryx* entweder nicht vorhanden oder fragwürdig seien.¹⁷³

FEDUCCIA & CZERKAS (2015, 1067) zählen eine ganze Reihe vogeltypischer Merkmale bei *Caudipteryx* auf¹⁷⁴ und verweisen noch besonders auf den Besitz eines aerodynamischen Propatagiums (Flughaut im Bereich der Flügel) bei einigen Exemplaren von *Caudipteryx*, das ebenfalls dafür spreche, dass diese Gattung und damit die Oviraptorosaurier insgesamt abgeleitete flugunfähige Bodenbewohner gewesen seien.¹⁷⁵ Auch beim Dromaeosauriden *Microraptor* (AGNOLÍN & NOVAS 2013), dem Troodontiden *Anchiornis* (WANG et al. 2017) und bei *Scansoriopteryx* (CZERKAS & FEDUCCIA 2014) wurden Propatagien entdeckt, was neben anderen Indizien für Flugfähigkeit oder eventuell sekundären Flugverlust bei flugunfähigen Gattungen dieser Familien spricht (vgl. FEDUCCIA & CZERKAS (2015, 1070).

KUNDRÁT (2007) hält es für möglich, dass der Oviraptoride *Conchoraptor* mit vogelartigen Gehirnmerkmalen von flugfähigen Vorfahren abstammt.¹⁷⁶

Gewöhnlich wird argumentiert, dass die Cladogramme widerspruchsfreier sind, wenn die betreffenden Gruppen in eine Vorfahrenstellung

Das cladistische Argument ist nicht stark, wenn das Auftreten zahlreicher Konvergenzen normal ist.

zu den Vögeln gestellt werden. Doch das cladistische Argument ist nicht sonderlich stark, weil sich mehr und mehr gezeigt hat, dass Konvergenzen häufig auftreten können. Damit aber ist das Sparsamkeitsprinzip, das der Erstellung von Cladogrammen zugrunde liegt, in Frage gestellt. Das gilt erst recht, wenn manche Biologen recht hätten, die mittlerweile sogar behaupten, konvergente Entwicklung sei so etwas wie der „way of life“ der Evolution.¹⁷⁷ ZHOU et al. (2000, 252) halten *Caudipteryx* aufgrund cladistischer Resultate zwar eher für einen Vogelvorläufer unter den Theropoden-Dinosauriern, merken aber an, dass das Sparsamkeitsprinzip des Cladismus „philosophisch nicht testbar“ sei; es müsse eingeräumt werden, dass keine zwingenden Beweise vorliegen, dass es sich nicht um einen flugunfähigen Vogel handelt.

DYKE & NORELL (2005) halten auf der Basis ihrer Analyse dagegen, dass es keinen Grund gebe, weder bezüglich Phylogenie*, Morphometrie oder irgend eines anderen Sachverhaltes, zum Schluss zu gelangen, dass *Caudipteryx* etwas anderes sei als ein kleiner Theropoden-Dinosaurier. CHIAPPE & DYKE (2002, 109) halten einen Vogelstatus von *Caudipteryx* für unglaubhaft, da problematische Reversionen angenommen werden müssten wie die Reevolviierung eines knöchernen Schwanzes¹⁷⁸, die Entwicklung neuer Phalangen und erneuter Verlängerung der Finger, Veränderungen des Brustbeins zurück zu kleinen und getrennten Brustbeinplatten und Reversionen von Fusion mehrerer Knochen und Beckenmerkmale¹⁷⁹. Überhaupt beruhten die Argumente für einen Vogelstatus auf fehlerhafter Methodik (CHIAPPE & DYKE 2002, 107).¹⁸⁰ Auch für WITMER (2002, 11) sprechen die primitiven Merkmale von *Caudipteryx* gegen einen Vogelstatus dieser Gattung. Ein Konsens wurde in der Frage des Status von *Caudipteryx* und der Oviraptorosauria insgesamt nicht erreicht.

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, dass Flugunfähigkeit bei heutigen Arten mit echten Federn immer als sekundär angesehen wird und sehr häufig vorkommt (CHIAPPE 2002).¹⁸¹ Heutige flugunfähige Vögel leben auf Standorten (vor allem Inseln), wo die Flugfähigkeit ohne Fitnessverlust eingebüßt werden konnte. Ein Weg zurück zur Flugfähigkeit wurde nie beschritten und er ist für erstmaligen Flugerwerb daher noch unwahrscheinlicher.

4. Markante Sprünge

Ein schrittweises Auftreten verschiedener einzelner Merkmale (vgl. Vorbemerkungen) bedeutet nicht automatisch, dass die Entstehung dieser Merkmale evolutionstheoretisch auch plausibel ist. Manche Merkmale treten relativ abrupt auf. So schreiben XU et al. (2014, 1341): „However, new data also highlight occasional bursts of morphological novelty at certain stages particularly close to the origin of birds and an unavoidable complex, mosaic evolutionary distribution of major bird characteristics on the theropod tree.“ Und BRUSATTE (2017, 55) stellt fest, dass die ersten Vögel mit überhöhten Raten evolviert seien; nachdem die Bausteine („Lego-kit“) vollständig gewesen seien, sei ein unglaubliches evolutionäres Potential gleichsam freigeschaltet worden.¹⁸²

In Kapitel 2 wurde bei einigen Merkmalen bereits ein relativ plötzliches Auftreten vermerkt. Das gilt besonders für das Pygostyl (z. B. RASHID et al. 2014; WANG & ZHOU 2017, 6). Weiter taucht der Vogelschnabel mit *Confuciusornis* plötzlich in voll ausgeprägter Form auf, auch andere als basal eingestufte Gattungen, *Archaeorhynchus* und *Hangshanornis*, haben einen Schnabel und sind zahnlos oder nahezu zahnlos. Es gibt zwar viele Gattungen mit verschiedensten Ausprägungen von bezahnten Kiefern, die auch einen Schnabel besitzen (vgl. Kapitel 2), doch stratigraphisch erscheinen die ersten Formen mit voll ausgebildetem Schnabel unvermittelt.

Im Abschnitt über Gelege und Brutpflege wurde erwähnt, dass bei allen fossil bekannten Vögeln, auch den basalsten wie *Jeholornis*, soweit bekannt nur ein funktionales Ovarium vorhanden war und auch die geologisch ältesten Vögel in dieser Hinsicht „modern“ waren (O’CONNOR et al. 2014, 16, vgl. ZHENG et al. 2013).

DECECCHI & LARSSON (2013, 2741) haben gezeigt, dass bei Berücksichtigung der Körpergröße kein Trend einer Zunahme der Länge der Vorderextremitäten bei Theropoden-Dinosauriern erkennbar sei und sich dies bei den Vögeln plötzlich ändere.¹⁸³ Ähnliches stellt CARRANO (2000, 489) bezüglich der Beckengürtel- und Hinterextremitäten-Morphologie fest, dass diese bei Theropoden-Dinosauriern bemerkenswert einheitlich gewesen sei und wenig Abweichungen in Richtung spezialisierter Formen zeige. Diese augenscheinliche evolutionäre Stabilität mache den Übergang des Bewegungsapparates zu den Vögeln noch bemerkenswerter.¹⁸⁴

Nach SANZ et al. (2002) korreliert die Ausbildung der abgeleiteten Flügelproportionen und des stabförmigen Rabenbeins mit der Verkürzung des Schwanzes und der Ausbildung eines Pygostyls bei frühen Vögeln. Die Entkopplung

von Hinterbein und Schwanz und die neue Verbindung des Brust- und Schwanzmoduls zur Bildung des Flugapparats erfolgten demnach gleichzeitig.¹⁸⁵

ZHENG et al. (2014, 7) weisen darauf hin, dass der Verdauungskanal bereits bei den basalen Ornithuromorphen sehr ähnlich heutigen Vögeln ausgebildet gewesen sei.¹⁸⁶

Die Architekturen des Schultergürtels von *Archaeopteryx*, *Jeholornis* und *Sapeornis* einerseits und der fortschrittlichen Ornithothoraces* andererseits sind deutlich verschieden. Bei ersteren setzte der Supracoracoideus-Muskel wahrscheinlich nur am Rabenbein an, während bei letzteren ein Supracoracoideus-Zug ausgebildet war und der Muskel auch am Brustbein ansetzte. Die beiden Konstellationen widerspiegeln vermutlich unterschiedliche Merkmale der Fortbewegung (MAYR 2017, 865). SANZ et al. (1996, 442) sehen eine strukturelle Kluft zwischen *Archaeopteryx* und den basalen Ornithothoraces, die ihre Flugfähigkeiten deutlich verbessert hätten.¹⁸⁷

Mit neuen Untersuchungsmethoden wie der laserunterstützten Fluoreszenzmikroskopie können seit kurzem bisher unbekannt Details der Weichteilanatomie (Bänder, Muskeln, Sehnen) nachgewiesen werden. Dabei hat sich gezeigt, dass *Confuciusornis* (Abb. 53) „eine Reihe relativ moderner Weichgewebe-Strukturen besaß, die fortschrittlicher waren als erwartet werden konnte“ (FALK et al. 2016, 6).¹⁸⁸ Außerdem konnten gut entwickelte und widerstandsfähige Flughäute (Pro- und Postpatagium an Innen- und Außenseite der Flügel) nachgewiesen werden, was laut FALK et al. enormen Auftrieb ermöglicht haben müsse und zusammen mit den robusten Federschäften für die Fähigkeit zum aktiven Flug spreche. Die

Abb. 53 Von *Confuciusornis sanctus* sind zahlreiche Skelette fossil erhalten. (Eduard SOLÀ, CC BY-SA 3.0)



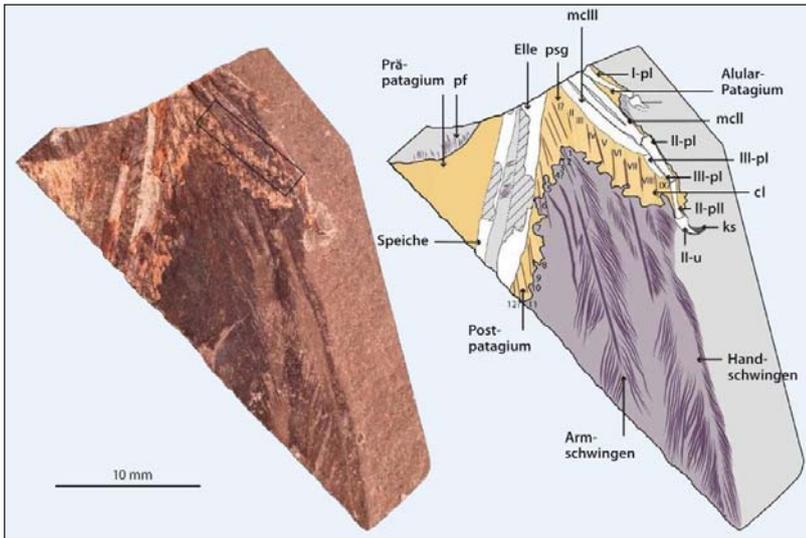
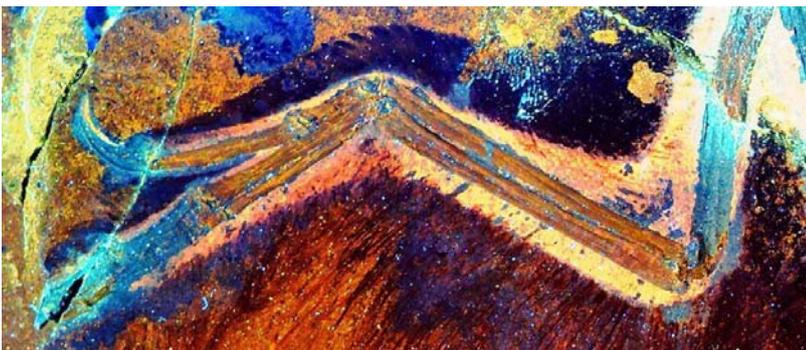


Abb. 54 Fossil und interpretierende Zeichnung des Enantiornithinen MC-CMLH31444 aus Las Hoyas, Spanien. Der umrahmte Teil umfasst die Region des Übergangs zwischen Knochen und Weichgewebe. Abkürzungen: I, II, III bezieht sich auf Finger I, II und III, cl calamus; ks keratinisierte Hülle, mc Metacarpale, p Fingerknochen, pf Daunenfedern, u Klaue. (AUS NAVALÓN 2015, verändert; Creative Commons Attribution 4.0 International License)

Autoren schließen unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen, dass das Flughautsystem früh entstand und ein gemeinsames Merkmal (Synapomorphie) aller Vögel sein könnte (FALK et al. 2016, 8).¹⁸⁹ Aus den neuen Befunden schließen die Forscher, dass *Confuciusornis* Kurzstrecken gut fliegen konnte und viele relativ „fortschrittliche“ („advanced“) vogeltypische anatomische Merkmale besaß. Insgesamt war der Konfuzius-Vogel also keinesfalls primitiv, weshalb die Autoren evolutionstheoretisch mutmaßen, dass seine modernen Merkmale viel früher als bisher angenommen entstanden sein müssten; ältere Gesteinsschichten könnten vielleicht entsprechende Antworten über Vorstufen bringen.¹⁹⁰ Auch bei einem unbenannten Gegenvogel aus Schichten der Unterkreide konnten Weichteilmerkmale identifiziert werden, die als überraschend modern charakterisiert wurden und für eine sehr gute Flugfähigkeit sprechen (NAVALÓN et al. 2015; **Abb. 54**), so dass auch in diesem Fall eine Revision bezüglich der Flugfähigkeit vorgenommen wurde: Die Gegenvögel, zu welchen der Fund gerechnet wird, werden nun als gute Flieger angesehen. Der Daumenfittich war ebenfalls schon unter geologisch alten Formen der Gegenvögel ausgebildet (ZHOU 2004, 457).¹⁹¹

Auch beim mit Konturfedern befiederten oberjurassischen Troodontiden *Anchiornis*, der (fälschlicherweise?) nicht zu den Vögeln gerechnet wird, wurde mit den neuen Untersuchungsmethoden eine Flughaut nachgewiesen

Abb. 55 Flügel von *Anchiornis* unter laserinduzierter Fluoreszenz. Die Hautfalten (Patagien) vor dem Ellenbogen und hinter dem Handgelenk waren wie bei heutigen Vögeln mit Federn bedeckt. (Foto: WANG XL, PITTMAN M et al., Nature Communications, 2017; CC BY-SA 4.0)



Das Flughautsystem dürfte ein gemeinsames Merkmal aller Vögel sein.

(WANG et al. 2017; **Abb. 55**); Vorderarm, Hand, Unterschenkel und Fuß hatten jeweils 10–13 lange Schwungfedern. Diese vierflügelige Form konnte daher vermutlich viel besser fliegen als bisher angenommen. 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. Allerdings spricht die Symmetrie der Federn deutlich gegen die Fähigkeit zum aktiven Flug. Die Merkmale von *Anchiornis* widersprechen insgesamt jedenfalls einer allmählichen Entstehung der Flugfähigkeit.¹⁹² Die ausgeprägten Vogelmerkmale machen nur Sinn, wenn *Anchiornis* in irgendeiner – bislang wohl unbekanntenen – Weise flugfähig war.

Eine der geologisch ältesten Enantiornithes-Gattungen, der als primitiv eingestufte *Protopteryx*, besaß eine Alula (ZHANG & ZHOU 2000); daher muss angenommen werden, dass die damit verbundenen Flugfähigkeiten früh in der Vogelwelt auftreten, vermutlich in der Basis von Ornithothoraces (vgl. ZHENG et al. 2017, 448¹⁹³). Denn auch die an die Basis der Ornithuren gestellte Gattung *Archaeorhynchus* besaß eine Alula (ZHOU & ZHANG 2006a). Bei den als basal geltenden Gattungen *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Jeholornis* und *Sapeornis* ist eine Alula dagegen nicht nachgewiesen worden (ZHOU & ZHANG 2003; ZHOU & ZHANG 2006b, PETERS & JI 1999).

Alle diese Befunde deuten darauf hin, dass die Flugfähigkeit gleichsam als Gesamtpaket abrupt aufgetaucht ist.¹⁹⁴ Angesichts der zahlreichen Anforderungen an aktiven Flug ist das letztlich nicht überraschend.

Vom basalen Ornithuromorphen *Archaeorhynchus* ist Weichgewebe fossil erhalten und man kann aus den fossilen Resten schließen, dass die Lunge „sehr ähnlich der Lunge heutiger Vögel“ war (WANG et al. 2018). Diese Autoren sehen diesen Befund in einer Reihe von Merkmalen an Weichteilsystemen (z.B. Verdauung und Atmungssystem), die für heute lebende Vögel typisch sind und früh etabliert waren – bevor Änderungen im Skelett eingetreten sind.¹⁹⁵

Fazit

Viele Vogelmerkmale werden unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen als früh etabliert eingestuft und treten abrupt fossil in Erscheinung. Diese Situation ist eine Herausforderung für evolutionäre Mechanismen; rasches Auftreten ist evolutionstheoretisch nicht zu erwarten.

5. Frühe Vielfalt und Mosaik

Auf der Basis der Merkmalskonstellationen bei frühen Vögeln und den ihnen nahestehenden Dinosauriern und ihrer stratigraphischen Positionen ergibt sich zum einen ein Bild aus unterschiedlichen Mosaiken und folglich eines Netzwerkes von Ähnlichkeitsbeziehungen, zum anderen ein recht abruptes Auftreten. Beides entspricht nicht früher geäußerten evolutionstheoretischen Erwartungen. Dazu im Folgenden einige Beispiele zur vernetzten Situation und zur schnell auftretenden Vielfalt.

Vernetzte Situation

- WELLNHOFER (2000, 37) schätzt die Situation aufgrund der Entdeckung von *Confuciusornis* so ein: „Die Stammesgeschichte der Vögel scheint mit diesem neuen Befund zunehmend komplexer, eher in buschförmiger Verzweigung und mit Parallelentwicklungen, als in geradliniger Folge mit *Archaeopteryx* als der zentralen Stammform, abgelaufen zu sein.“

- „[T]he original diversification of birds was probably also a complicated bush with many extinct lines that may at one time have been more advanced in some features than their ultimately more successful contemporaries“ (HOU et al. 1999, 681); *Confuciusornis* müsse als früherer Zweig einer buschartigen Radiation angesehen werden, der weder ein Vorläufer der modernen Vögel noch der Gegenvögel gewesen sei.¹⁹⁶

- Der bekannteste Zeuge dieser Situation ist der berühmte „Urvogel“ *Archaeopteryx*, denn

Es ergibt sich ein Bild aus unterschiedlichen Mosaiken und eines Netzwerkes von Ähnlichkeitsbeziehungen.

er wird trotz Besitzes „moderner“ Federn aufgrund spezieller Merkmalsausprägungen von vielen Forschern auf einen Seitenzweig gestellt, der nicht zu anderen Vögeln führt (HOU 2001, 7¹⁹⁷; MARTIN 1985, 182¹⁹⁸; SHIPMAN 1998, 116¹⁹⁹; ZHOU & HOU 2002, 179²⁰⁰; XU & POL 2013, 331²⁰¹).

- SUMIDA & BROCHU (2000, 492) stellen fest, dass Vogelmerkmale, die bereits bei Dinosauriern vorkommen, auf verschiedene Arten verteilt seien und keine Art alle diese Merkmale besitze.²⁰²

- „As has been the case with the enantiornithines, the increase in ornithuromorph taxonomic diversity has not resulted in greater systematic clarity—rather the known diversity

shows no clear pattern of character acquisition“ (O’CONNOR & ZELENKOV 2013, 1280).

- XU et al. (2014, 1341) schreiben, dass die hauptsächlichen Vogelmerkmale eine komplexe mosaikartige evolutionäre Verteilung auf dem Theropodenbaum zeigen.²⁰³

Schnelle Vielfalt

- „This discovery, together with many others in recent years, suggests that by the Early Cretaceous, early birds had not only **diverged significantly** in morphology, size and ecology, but had also differentiated with respect to feeding adaptation“ (ZHOU & ZHANG 2002, 409).

- „There is now a picture of **rapid radiation** of birds after the initial establishment of flight with at least three significant lineages – Confuciusornithidae, Enantiornithes and Ornithurae. ... Each shows a considerable degree of specialization, with apparently competent flight performance broadly comparable to that of extant species, albeit with less overall morphological diversity“ (RAYNER 2001, 372).

- SULLIVAN et al. (2016, 3) sprechen von „**schneller Diversifizierung** aerodynamischer Strukturen“ bei den Paraves, von großer Bauplanvielfalt bezüglich Skelett und Integumentstrukturen in Yanliao (Oberjura) und Jehol (Unterkreide), es gebe einen „hohen Level von „Experimentierung“ (zu diesem Begriff s. u.), sowie Homoplasien und Exaptionen bezüglich des aerodynamischen Apparats.

Beispielsweise besaß der Enantiornithine *Longipteryx* (Abb. 56) aus der Unterkreide relativ

Abb. 56 *Longipteryx* (Beijing Museum of Natural History, CC BY-SA 4.0)





Abb. 57 Rekonstruktion von *Archaeornithura*, einer der geologisch ältesten Gattungen der Ornithurae. (© Zongda ZHANG)

lange und kräftige Flügel und einem sehr gut entwickeltem Flugapparat und war vermutlich als an Ufern lauerner Räuber auf Fischnahrung spezialisiert (ZHANG et al. 2001). ZHOU (2004, 457) wertet dies als Beleg dafür, dass in der Unterkreide die ökologische Vielfalt rasch zugenommen hat.²⁰⁴

Die Enantiornithinen-Gattung *Huoshanornis* ebenfalls aus der Unterkreide besaß eine relative „moderne“ Hand, die „außergewöhnliche Manövrierfähigkeit“ erlaubte, was nach WANG et al. (2010, 436) „einmal mehr die rasante Entwicklung der Vogelhand“ unterstreicht.²⁰⁵

„Es gibt nun ein Bild der schnellen Radiation von Vögeln nach der erstmaligen Etablierung des Fluges.“

O’CONNOR et al. (2015, 1559) stellen fest, dass sich innerhalb der Vögel schnell eine bemerkenswerte Bandbreite komplexer Formen des Brustbeins entwickelt hat.

DECECCHI & LARSSON (2013) zeigten einerseits, dass die relative Verlängerung der Vorderextremität bei den mutmaßlichen Vogelvorläufern ein allometrischer* Effekt der Verringerung der Körpergröße ist; wird die Körpergröße berücksichtigt, gibt es keinen Trend der Verlängerung der Vordergliedmaßen. Andererseits sind plötzlich auftretende signifikante Unterschiede der Relation des Vorder- und Hinterbein-Skeletts bei den Vögeln im Vergleich zu Theropoden-Dinosauriern zu verzeichnen; es gebe am Ursprung der Vögel eine schnelle Entkopplung von Vorder- und Hintergliedmaßen in Relation zur Körpergröße.²⁰⁶ Die frühen Vögel hätten sich zudem schnell ökologisch diversifiziert.²⁰⁷

• BRUSATTE et al. (2015, 893) stellen fest, dass es einen „riesigen Anstieg“ in der Rate der anatomischen Evolution bei den frühesten Vögeln gegeben habe.²⁰⁸

• „The refinement of flight capability and maneuverability and the evolution of a fully

opposable digit for perching **proceeded rapidly** once primitive avians were airborne“ (SERENO 1999, 2143).

• „Fronn-tailed birds, ribbon-tailed birds and fan-tailed birds all co-existed during the rapid diversification of avialans in the early Cretaceous“ (MARTYNIUK 2012, 28).

• Ausgerechnet die älteste bekannte Gattung der Ornithuren, der amselgroße *Archaeornithura* aus Nordchina (**Abb. 57**), gehört zu den abgeleiteten Formen dieser Gruppe (BALTER 2015, WANG et al. 2015). WANG et al. (2015, 6) sprechen von Inkonsistenzen zwischen Stratigraphie* und Phylogenie*. Das mache die Annahme sogenannter Geisterlinien erforderlich, also die Existenz evolutionärer Linien, für die fossile Nachweise fehlen. Die ganze Gruppe der Ornithuren erscheint in der Fossilabfolge nicht in Form einer wachsenden Verschiedenartigkeit, sondern ziemlich abrupt in unterschiedlich ausdifferenzierten Formen (vgl. O’CONNOR & ZELENKOV 2013, 1280).

Die älteste bekannte Gattung der Ornithuren gehört zu den abgeleiteten Formen.

• Auch die zweite in der Unterkreide fossil überlieferte Großgruppe, die Gegenvögel (Enantiornithes), tritt von Beginn der fossilen Überlieferung plötzlich und in großer Vielfalt auf und zudem gleichzeitig mit den Ornithuren (vgl. FEDUCCIA 2001, 142²⁰⁹). Es gibt zwar Gattungen, die nicht klar zu den Enantiornithes oder zu den Ornithuren zugeordnet werden können (O’CONNOR & ZHOU 2013); das liegt aber nicht vorrangig an Primitivmerkmalen, sondern an mosaikartiger Verteilung auch abgeleiteter Merkmale. So besitzt der Ornithure *Schizooura lii* eine Y-förmige Furkula, ein Rabenbein ohne seitlichen Fortsatz und ein flaches Schulterblatt, was für Enantiornithinen typisch ist, andererseits aber abgeleitete Merkmale wie ein längliches Brustbein mit ausgeprägtem Brustbeinkiel, was dem basalen Ornithuren *Archaeorhynchus* wiederum fehlt, dessen Brustbein eher an Gegenvögel erinnert (ZHOU et al. 2012; O’CONNOR & ZHOU 2013, 903f.).

• Die zu den Gegenvögeln gestellte Art *Cruralispennia multidonta* besitzt auch Merkmale, die typisch sind für die andere große Vogelgruppe aus der Kreide, den Ornithurae („Vogelschwänze“). *Cruralispennia* nimmt eine abgeleitete Stellung unter den Gegenvögeln ein und ist nicht als Übergangsform zwischen beiden Gruppen deutbar. Zudem gehört diese Gattung nach *Archaeopteryx* zu den ältesten Vögeln – eine „stratigraphisch-phylogenetische Diskrepanz“ (WANG et al. 2017).

- „... Early Cretaceous birds show a wide range of specializations of the wing and shoulder girdle bones“ (MAYR 2017, 860)

Widersprüchliche Merkmalskonstellationen

Die Situation eines „komplizierten Busches“ rührt daher, dass Merkmalskombinationen verschiedener Gattungen widersprüchlich sind, so dass ihre graphische Darstellung leichter netzartig als baumförmig möglich ist. Hierzu einige Beispiele:

- *Zhongornis haoae*, ein basaler Vogel war zahnlos (fortschrittliches Merkmal), besaß aber Ähnlichkeiten mit basalen Oviraptorosauriern (z. B. einen kurzen, tiefen Schädel) und mit Scansoriopterygiden (Merkmale der Hand und des Beckens) (O’CONNOR & SULLIVAN 2014).
- Der baumlebende Gegenvogel *Liaoningornis* besaß einen bezahnten Kiefer, während der in denselben Schichten gefundene als primitiver geltende Bodenläufer *Confuciusornis* einen Hornschnabel hatte. Dagegen waren Anpassungen an den Flug bei *Liaoningornis* wiederum „moderner“ als bei *Confuciusornis*. Das Brustbein ist gut entwickelt und hat einen Brustbeinkiel als Ansatzstelle für die Flugmuskeln. Zusammen mit einem weiten und verstärkten Brustkorb spricht dies dafür, dass *Liaoningornis* Luftsäcke und ein gut ausgebildetes Atmungssystem wie heutige Vögel besaß (HOU et al. 1996).
- Die „primitive“ Vogelgattung *Jeholornis* hatte insgesamt eine modernere Anatomie im Vergleich zu *Archaeopteryx* und im Unterschied zu dessen ausgeprägter Bezahnung nur drei sehr kleine Zähne im Unterkiefer. Andererseits besaß sie mit 27 Wirbelkörpern eine längere Schwanzwirbelsäule als *Archaeopteryx*, der nur 23 Schwanzwirbel besaß, und die Schwanzfedern sind mehr so wie die von Dromaeosauriern geformt als die von *Archaeopteryx* (ZHOU & ZHANG 2002; ZHOU & ZHANG 2003, 220; STOKSTAD 2002, O’CONNOR et al. 2012, 29²¹⁰). Darüber hinaus besaß *Jeholornis* spezielle Merkmale, nämlich einen einzigartigen fächerförmigen Strang von Schwanzfedern, vermutlich für Auftrieb und als Stabilisator (O’CONNOR et al. 2013). Dies zeige, so diese Autoren, dass die Schwanzentwicklung komplex gewesen sei und nicht als einfacher Übergang von einem Fieder- zu einem Fächer-schwanz verlaufen sei.
- Die Temporalregion des Schädels von *Confuciusornis* ist diapsid konstruiert, d. h. mit zwei vollständig getrennten Schläfenfenstern, was als primitiverer Zustand gilt, während der sonst primitivere *Archaeopteryx* eine modernere Schädelanatomie besaß (PETERS 2002, 352). MARTIN et al. (1998, 288f.) merken an, dass *Confuciusornis* ein

Jianianhualong und Sinusonasus

Xu et al. (2017, 9f.) beschreiben widersprüchliche Merkmalsmosaik bei den Troodontiden-Gattungen *Jianianhualong* und *Sinusonasus*: „Der Vergleich der morphologischen Merkmale von *Jianianhualong* mit denen anderer Troodontiden zeigt, dass *Jianianhualong* Vordergliedmaßen und ein Becken besitzt, die denen von basalen Troodontiden sehr ähnlich ist, aber einen Schädel und Hinterbeine, die denen von abgeleiteten Troodontiden ähnlicher sind. Zum Beispiel hat *Jianianhualong* Vorderbein- und Beckenmerkmale, die man in basalen Troodontiden wie *Anchiornis* und *Sinovenator* findet. ... Viele Merkmale des Schädels und der Hinterbeine von *Jianianhualong* ähneln denen von abgeleiteten Troodontiden ...“

Teilweise umgekehrt ist die Situation dagegen bei *Sinusonasus*: „Der einzige weitere Troodontide aus Jehol, der ein Mosaik plesiomorpher und apomorpher osteologischer Merkmale aufweist, ist *Sinusonasus magnodens*, der ebenfalls anatomische Übergangsmerkmale besitzt.

Sinusonasus hat einen Schädel, der basalen und nicht abgeleiteten Troodontiden sehr ähnlich ist, und ein Becken und Hinterbeine, die denen von abgeleiteten Troodontiden ähnlicher sind als denen von basalen.“ Primitive und abgeleitete Partien sind hier also genau anders herum ausgebildet, womit ein Merkmalswiderspruch vorliegt. Sie stellen weiter fest: „Troodontiden sind eine kleine Theropodenfamilie, die eine relativ geringe morphologische Verschiedenartigkeit zeigt, aber die ausgeprägte Organisation des Mosaiks plesiomorpher und apomorpher osteologischer Merkmale bei *Jianianhualong* und *Sinusonasus* weist auf die Möglichkeit einer modularen Evolution der Troodontiden hin. Das Mosaik der plesiomorphen und apomorphen osteologischen Merkmale, die bei *Jianianhualong* und *Sinusonasus* identifiziert wurde, scheint eine gewisse Übereinstimmung mit den Expressionsdomänen der Hox-Gene zu zeigen,“

„seltsames evolutionäres Mosaik“ sei. Der vordere Teil des Schädels ist fortschrittlicher als der von *Archaeopteryx* und *Cathayornis*, während der hintere Teil weniger fortschrittlich sei. Aufgrund einer neueren Untersuchung von 13 Schädeln von *Confuciusornis* und eines Vergleichs mit dem 6 Millionen Jahre älteren Eoconfuciusornis kommen ELZANOWSKI et al. (2018) allerdings zum Schluss, dass die diapside Konstruktion sekundär und eine Autapomorphie* sei. Der Schultergürtel und die Hand ähneln mehr den Ausprägungen bei *Archaeopteryx* als bei anderen Vögeln, dagegen seien die Pleurocoele auf den Wirbeln und die Ausbildung eines Pygostyls Veränderungen auf die Enantiornithinen hin. Daher sei *Confuciusornis* als Nebengruppe ein weiterer Hinweis darauf, dass es unter den frühen Vögeln viele ausgestorbene Linien gebe, die unabhängig voneinander evolutionäre Innovationen entwickeln, die bei späteren Vögeln zum Standard wurden.

- Die Gattung *Cathayornis* aus der Gruppe der Gegenvögel besaß einen primitiven, dem *Archaeopteryx* ähnlichen Schädel in *Cathayornis*, nachdem die abgeleiteten postkranialen Unterschiede zwischen den Gegenvögeln und den Ornithuren sich bereits etabliert hatten. Das deutet nach MARTIN & ZHOU (1997) darauf hin, dass der moderne Ornithuren-Schädel mit der vogeltypischen Beweglichkeit sich unabhängig bei den Ornithuren entwickelt hätte.

- Unter den basalen Ornithurinen gibt es einerseits mehrere zahnlose Taxa (*Archaeorhynchus*, möglicherweise die Honshanornithiden, *Zhongjianornis*), während die abgeleiteten Gattungen Ornithuren *Ichthyornis* und *Hesperornis* Zähne besaßen (O'CONNOR & ZHOU 2013, 904).

- Die Anatomie des Schädels und des Mittelfußes der Troodontiden unterstützen nach HOLTZ (2001) eine Zuordnung zu den Arctometatarsalia (Klade, die alle Coelurosauria mit Ausnahme der engeren Verwandtschaft der Vögel einschloss, später zu Ornithomimosauria zusammengefasst), während die Extremitäten und die Schwanzregion eine Zuordnung zu den Maniraptoren nahelegen.²¹¹

- Die Ornithuren-Gattung *Chaoyangia* besitzt einerseits plesiomorphe („primitive“) Merkmale im Beckenbereich (unverschmolzene Beckenelemente und eine Schambeinsymphyse), andererseits große verknöcherte Hakenfortsätze an den Rippen (CHIAPPE 1995, 351), einen „modernen“ Schultergürtel und ein gut ausgebildetes Brustbein (ZHOU & HOU 2002, 176). Die Bezeichnung wiederum ist ein Primitivmerkmal (MARTIN & CZERKAS 2000, 693).

- Der Oviraptoride *Conchoraptor* besitzt einen verkürzten Geruchstrakt und ein Kleinhirn, das die Hemisphären des Gehirns überdeckt, was der Situation bei modernen Vögeln gleicht, und das abgeschätzte Verhältnis von Gehirnmasse zu Körpermasse liegt ebenfalls im Bereich der heutigen Vögel. Die meisten endoneurokranialen Merkmale sind weniger vogelartig als entsprechende Strukturen bei *Archaeopteryx* (KUNDRÁT (2007, 499).

- *Eoconfuciusornis* wird einerseits als basaler Vogel eingestuft, andererseits zeigt diese Art das größte bekannte Ausmaß an Hierarchie der Follikel²¹² unter den Kreidevögeln und ist in dieser Hinsicht am modernsten (ZHENG et al. 2017).

- ZHANG et al. (2008, 1107) bezeichnen das Erscheinungsbild der Scansoriopterygiden als „bizarr“, weil ihre Merkmale ausnehmend mo-

saikartig kombiniert sind, teils vogeltypisch, teils denen der Oviraptorosaurier und in geringerem Maße der Therizinosaurier ähnlich; während einige Beckenmerkmale bei Theropoden sonst gar nicht bekannt seien. Diese Situation deutet darauf hin, dass die morphologische Verschiedenartigkeit unter den Maniraptoren an der Basis des Ursprungs der Vögel größer sei als bisher angenommen.²¹³

Allgemeine Einschätzungen

- Nach O'CONNOR & ZHOU (2015, 333f.) erlauben es die vorliegenden Daten nicht, ein Muster des Erwerbs der abgeleiteten Vogelskelettmerkmale aufzuklären.²¹⁴

- „Noch immer wird die nächste Verwandtschaftsgruppe, aus der die Urvögel hervorgegangen sind, unterschiedlich diskutiert, obwohl das fossile Material erheblich zugenommen hat“ (KÄMPFE 2003, 40).

Zur Vielfalt früher Vögel gehören auch relativ große Formen, was evolutionstheoretisch nicht unproblematisch ist. Denn aus energetischen Gründen sollte ein evolutiver Übergang am ehesten bei möglichst kleinen Formen erfolgen (ZHANG et al. 2014, 823). Diesbezüglich passt zwar der mutmaßlich vierflügelige Dromaeosauride *Microraptor*, aber diese Gattung wird wegen ihres ungewöhnlichen Flugapparats (Vierflügeligkeit) auf einen Seitenzweig gestellt. Dagegen war die befiederte oberjurassische Gattung *Anchiornis* mit gut einem halben Meter Körperlänge relativ groß. Auch der taubengroße *Archaeopteryx* und die etwa 30 cm großen *Confuciusornis* und *Sapeornis* – alle zu den „primitivsten“ Vögeln gerechnet – waren deutlich größer als viele Gegenvögel aus der Unterkreide; unter diesen gab es aber auch große Formen (ZHANG et al. 2014, 823).

6. Passende Vorläufer? Unpassende Mosaikformen

Die Aussage, Vogelmerkmale seien schrittweise bereits bei Dinosauriern evolviert, wird neben den bereits diskutierten Befunden auch durch die Existenz zahlreicher Mosaikformen relativiert, deren Merkmalskombinationen nicht in eine Übergangsposition passen und deren systematische Stellung aus diesem Grund oft unklar oder umstritten ist. Nachfolgend werden einige Beispiele diskutiert.

Rahonavis

Rahonavis (Abb. 58) wurde in Oberkreide-Sedimenten Madagaskars (Maastrichtium) gefunden; erhalten sind Teile der Wirbelsäule und des Beckens, Beine, Vorderextremitäten und Schultergürtel. Die Gattung vereint ein Mosaik aus theropodenartigen Merkmalen, die typisch für Dromaeosauriden sind, und vogelartigen Merkmalen (FORSTER et al. 1998, 1915). Zu den Dromaeosauriden-Merkmalen gehören eine lange Schwanzwirbelsäule aus 13 verlängerten Wirbeln, der Bau der Wirbel, ein Fuß mit unverschmolzenen Mittelfußknochen und eine ausgeprägte Sichelklaue. Der Beckengürtel zeigt Ähnlichkeiten mit *Archaeopteryx*, aber auch mit *Confuciusornis* und Enantiornithinen (z. B. verschmolzene Sakralwirbel). Eindeutig vogelartig sind dagegen eine reduzierte Fibula, Knubbel an der Elle (Ansatzstellen für Armschwinge). Die Glenoidgrube am Schultergelenk weist eine vogelartige seitliche Ausrichtung auf (FORSTER et al. 1998, CHIAPPE & DYKE 2006; WELLNHOFER 2009, 181). Vogeltypisch sind auch die nach hinten gerichtete erste Zehe (zum Umgreifen eines Astes) und die hohlen Knochen. Möglicherweise war *Rahonavis* ein aktiver Flieger.

Die systematische Stellung von *Rahonavis* wurde kontrovers diskutiert. Nach einer cladistischen Analyse von FORSTER (1998) steht *Rahonavis* zwischen *Archaeopteryx* und den Pygostylia und ist zu den Vögeln zu rechnen, so auch in jüngerer Zeit nach AGNOLIN & NOVAS (2013²¹⁵). Doch aufgrund der Dromaeosauriden-Merkmale wird die Gattung heute trotz der Vogelmerkmale meist in die Unterfamilie der Unenlagiinae der Dromaeosauriden gestellt (MAKOVICKY et al. 2005; NORELL et al. 2006). Erschwerend kommt hinzu, dass die Gattung ca. 80 Millionen Jahre jünger datiert wird als *Archaeopteryx*. *Rahonavis* ist einerseits in Bezug auf manche Merkmale

„primitiver“ als *Archaeopteryx*, in Bezug auf andere dagegen deutlich vogelartiger, eignet sich also nicht als Übergangsform. Die Zuordnung zu den Dromaeosauriden hätte als Konsequenz, dass die Vogelmerkmale bei *Rahonavis* unabhängig von den Vögeln konvergent entstanden wären (MAKOVICKY et al. 2005, 1009).²¹⁶ Insgesamt lässt sich für diese Mosaikform mit sehr primitiven und stark abgeleiteten Merkmalen ein Platz im Stammbaum der Vögel nur dann finden, wenn man sie auf einen blind endenden Seitenzweig setzt und erhebliche Konvergenzen annimmt.

Mononykus

Die Gattung *Mononykus* (Abb. 59) wird zu den Alvarezsauriden gestellt, eine Familie aus schlanken und langbeinigen Tieren, die einen halben bis zwei Meter lang wurden. Die systematische Einordnung der Alvarezsauriden wird sehr kontrovers diskutiert (CHIAPPE et al. 2002). Diese Familie kann nur unter Annahme von Homoplasien* in das System der Theropoden und Vögel eingeordnet werden (NOVAS & POL 2002, 124).²¹⁷ Cladistische Studien rückten diese Gruppe zunächst näher zu den heutigen Vögeln als zu *Archaeopteryx* (CHIAPPE & DYKE 2002, 99; CHIAPPE et al. 1998, 277). Nach CHOINIÈRE et al. (2014, 1f.) besitzen die abgeleiteten Formen der Alvarezsauriden bemerkenswert vogelartige Merkmale einschließlich eines leicht gebauten, beweglichen Schädels, mehrere Modifikationen der Wirbel, ein gekieltes Brustbein, ein verschmolzener Caropometacarpus, ein nach hinten

Abb. 58 Rekonstruktion von *Rahonavis*. (Nobu TAMURA, CC BY 2.5)



Abb. 59 Rekonstruktion des Skeletts von *Mononykus*. (Thomas COWART, CC BY 2.0)



gerichtetes Schambein und Sitzbein und grazile Hinterbeine. Spätere Analysen brachten Ergebnisse, die gegen eine nähere Verwandtschaft mit den Vögeln sprachen und verschiedene Positionen dieser Gruppe innerhalb der Coelurosaurier begünstigten (CHIAPPE & DYKE 2002, 99), was bedeutet, dass viele vogelartige Merkmale der Alvarezsauridae in dieser Gruppe konvergent entstanden sein müssten.

Beispielhaft sei die Gattung *Mononykus* herausgegriffen. *Mononykus* ist ein etwa 1m langer, zweibeiniger Läufer mit langem Hals und langem Schwanz sowie langen und grazilen Hinterbeinen. Ober- und Unterschenkel sind denen moderner Vögel sehr ähnlich; die Metatarsalia 2-4 sind allerdings nicht verwachsen und das Metatarsale 3 ist vom proximalen Ende her stark verkürzt (PETERS 1994, 412). *Mononykus* weist ein ausgeprägtes Merkmalsmosaik auf. Sehr ungewöhnlich ist die kurze, robuste Vorderextremität mit einer einzigen kräftigen Klaue. Zusammen mit dem gekielten Brustbein könnte das für eine grabende Funktion der Vorderextremitäten sprechen, zumal die stark modifizierte Vorderextremität der von grabenden Tieren ähnelt; ein Brustbeinkiel ist eine gute Ansatzstelle für die zum Graben erforderliche kräftige Muskulatur (ZHOU 1995). CHIAPPE et al. (2002, 117) sind allerdings der Auffassung, dass der Körper zu grazil und die Vorderextremitäten zu kurz für eine grabende Lebensweise seien. SENTER (2005) kommt nach einer detaillierten Untersuchung der Vorderextremitäten zum Schluss, dass die Lebensweise von *Mononykus* nicht grabend gewesen sein könne, sondern dass die Klaue eher wie bei Ameisenbären zum Aufbrechen von Insektennestern gedient habe.

Neben der Ausbildung eines Brustbeinkiels stellen auch eine reduzierte Fibula, verschmolzene Handwurzelknochen und andere abgeleitete

Merkmale *Mononykus* näher zu den Vögeln als zu *Archaeopteryx*, andere vogeltypische Merkmale fehlen dagegen (ALTANGEREL et al. 1993, 623, 625; PADIAN & CHIAPPE 1998, 23). Andererseits besaß *Mononykus* eine Reihe von Merkmalen wie die Sichelklaue an den Füßen, die typisch für Dromaeosaurier sind (CHIAPPE & DYKE 2002, 102; ZHOU 1995, 961).

Umstrittene systematische Stellung

Ähnlich wie bei *Rahonavis* wird auch bei *Mononykus* aufgrund der vielen vogeltypischen Merkmale ein Vogelstatus diskutiert (z. B. CHIAPPE et al. 2002; PADIAN & CHIAPPE 1998, 22; vgl. MAKOVICKY & ZANNO 2011, 16), was aber von einigen Forschern zurückgewiesen wird. So stellt das Fehlen vieler vogeltypischer Merkmale nach Auffassung von SERENO (1997, 461) den Vogelstatus ernsthaft in Frage. Wird *Mononykus* ein Vogelstatus zuerkannt, handelte es sich um eine Schwestergattung zu allen Vögeln mit Ausnahme von *Archaeopteryx*. Manche Merkmale der Alvarezsauriden sind heutigen Vögeln ähnlicher als *Confuciusornis* (MAKOVICKY & ZANNO 2011, 16).²¹⁸ Ein Vogelstatus würde allerdings bedeuten, dass man von einer sekundären Flugunfähigkeit bei *Mononykus* ausgehen muss. Problematisch wäre in diesem Fall die Konsequenz, dass Flügel zu Graborganen (oder nach SENTER [2005] zum Aufbrechen von Insektennestern) umgewandelt wurden. Das erscheint sehr zweifelhaft.²¹⁹

Wird *Mononykus* dagegen als primär flugunfähige Schwestergruppe aller Vögel mit Ausnahme von *Archaeopteryx* interpretiert, würde das bedeuten, dass die Flugfähigkeit von *Archaeopteryx* unabhängig von den anderen Vögeln evolviert ist, mithin der Vogelflug zweimal unabhängig entstanden ist (NORELL et al. 1993), ebenfalls eine problematische Konse-

quenz, da aufgrund der enormen Anforderung für Flugfähigkeit eine mehrfach unabhängige Entstehung des Vogelflugs üblicherweise ausgeschlossen wurde.

Wird *Mononykus* schließlich außerhalb der Vögel eingeordnet (so z. B. ZHOU 2004), müssen einige vogeltypische Merkmale, die bisher als Synapomorphien (Homologien) betrachtet wurden, als unabhängig entstanden, also konvergent eingestuft werden (NOVAS & POL 2002, 122).²²⁰ Dies wäre somit eines von ungezählten Beispielen, die zeigen, dass es kein objektives Kriterium gibt, um zwischen Homologien (abstammungsbedingten Merkmalen) und Konvergenzen (unabhängig entstandenen Merkmalen) zu unterscheiden. Durch die Entdeckung des als basaler Alvarezsaurier eingestuften *Haplocheirus* (CHOINIERE et al. 2010) erhielt diese Einordnung starke Unterstützung.

Zwei neue Funde von Alvarezsauriden aus der Unterkreide, *Xiyunykus* und *Bannykus*, stehen im Bau ihrer Vorderextremitäten, aber auch stratigraphisch, zwischen der oberjurassischen Gattung *Haplocheirus* und den Alvarezsauriden der Oberkreide mit ihren stark reduzierten Vorderextremitäten. Die Beschreiber XU et al. (2018) sehen in diesen Funden Übergangsstadien in der Evolution der Alvarezsauriden. *Bannykus* zeigt allerdings nur eine leichte proportionale Reduktion der Vordergliedmaßen im Vergleich zu *Haplocheirus*; das gleiche gilt für *Xiyunykus*; es sind aber an den Vorderextremitäten auch typische Merkmale der Parvicursorinen (Untergruppe der Alvarezsauriden in der Oberkreide) und spezielle Merkmale²²¹ ausgebildet (XU et al. 2018, 5). Werden die beiden neuen Gattungen als Übergangsformen interpretiert, unterstützen sie die Deutung, dass es sich bei den Vogelmerkmalen der Alvarezsauriden um Konvergenzen handelt.

Alle Deutungen zur evolutionären Einordnung sind also recht problematisch und dies resultiert aus der konzeptionellen Vorgabe einer Evolution. Ohne diese Vorgabe kann *Mononykus* als spezielle Mosaikform ohne Abstammungsanbindung interpretiert werden. Die evolutionstheoretische Problematik wird dadurch unterstrichen, dass ein derartiger Umbau der Vorderextremität in allen diskutierten Richtungen problematisch ist. NOVAS & POL (2002, 121) diskutieren den kritischen Einwand, dass die Vorderextremitäten von *Mononykus* keine Vorläufer von Flügeln sein können, weil die „morphologische Differenz“ zu groß sei, und geben zu bedenken, dass dieses Argument auch gegen eine Verwandtschaft von *Mononykus* mit Ornithomimiden, Maniraptoren, Coelurosaurier, Theropoden oder sogar Dinosaurier spreche. Entscheidend sei die cladistische Analyse, wäh-

rend funktionelle Betrachtungen zweitrangig seien (NOVAS & POL 2002, 122). Eine solche Argumentation ist jedoch höchst fragwürdig, denn cladistische Analysen klären Evolutionsmechanismen nicht; einem passenden Cladogramm kann sehr wohl eine funktionelle Unmöglichkeit entgegenstehen. Die Ausblendung funktioneller Aspekte ist ausgesprochen unbiologisch und daher abzulehnen.

Das Beispiel *Mononykus* zeigt: Die Existenz von Vogelmerkmalen muss nicht bedeuten, dass das betreffende Tier tatsächlich in einer engeren phylogenetischen Beziehung zu den Vögeln steht.

Avimimus

Die Oviraptorosaurier-Gattung *Avimimus* (Abb. 60) aus der Oberkreide, ein etwa 1,5 Meter langer, zweibeinig laufender Theropode mit relativ kleinem Schädel und größtenteils zahnlosem Schnabel, wird von VICKERS-RICH et al. (2002) als „rätselhaft“ bezeichnet. *Avimimus* kombiniert einige ungewöhnliche vogelartige Merkmale mit solchen primitiverer Coelurosaurier und einigen besonderen Spezialisierungen (CLARK et al. 2002, 38; vgl. MOLNAR 1985, 213f.; ZHOU 1995, 962). Es handelt sich um einen der vogelähnlichsten Oviraptorosauriden und er zeichnet sich durch viele ungewöhnlich vogelähnliche Merkmale aus, darunter ein zahnloser Kiefer (bei einigen Individuen sind jedoch einige kleine Zähne erhalten), ein hervorstehender Antitrochanter des Hüftgelenks und die Fusion verschiedener Skelettelemente, darunter Schädeldach, Carpometacarpus, Synsacrum, Tibiotarsus und Tarsometatarsus. Die Ausprägung des Beckens

Abb. 60 Rekonstruktion von *Avimimus portentosus*. (Matt MARTYNIUK, CC BY-SA 3.0)



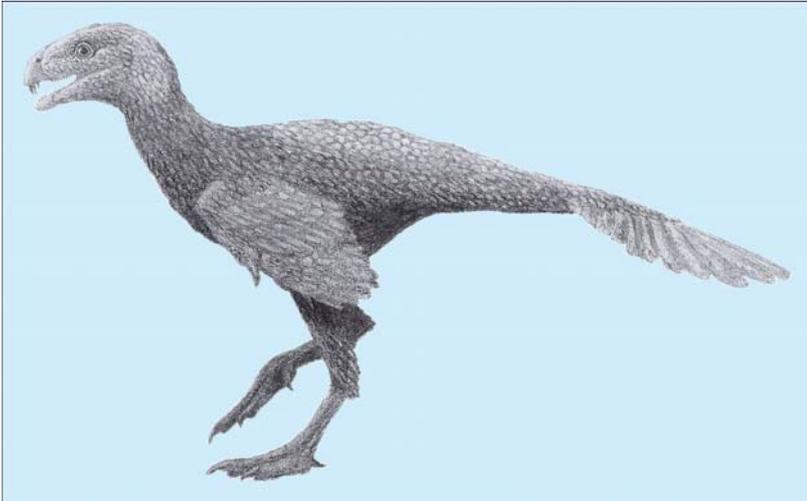


Abb. 61 Rekonstruktion von *Incisivosaurus*. (Tomopteryx, CC BY-SA 3.0)

deutet darauf hin, dass der Schwanz lang war. Mit den extrem langen und schlanken Beinen war *Avimimus* vermutlich ein hochspezialisierter Läufer. Der Entdecker S. M. KURZANOV rekonstruierte *Avimimus* mit gut entwickelten Federn, wofür er Erhebungen auf der Elle als indirekte Indizien anführte (diese könnten Ansatzstellen für Armschwingen sein), doch ist diese Deutung umstritten (FUNSTON et al. 2016, 1).

Für VICKERS-RICH et al. (2002, 65) ist die phylogenetische Position von *Avimimus* ein „Rätsel, das noch gelöst werden muss“. Diese Gattung wurde als Theropoden-Dinosaurier nahe des Ursprungs der Vögel (mit einigen konvergent entstandenen Vogelmerkmalen) oder als sekundär flugunfähiger basaler Vogel angesehen (VICKERS-RICH et al. 2002, 65). Die stratigraphische Position in der Oberkreide passt zu beiden Alternativen nicht. NORMAN (1990) kam zum Schluss, dass *Avimimus* ein ungewöhnlicher Theropoden-Dinosaurier mit einer sehr eigenwilligen Kombination von Merkmalen war, die teils in anderen Gruppen von Theropoden-Dinosauriern oder bei Vögeln vorkommen.²²² Es gebe Merkmale, die zu Theropoden-Dinosauriern weisen, andere zu Sauropoden, Ornithopoden, Tetanuren, Ornithomimiden oder Vögeln. HOLTZ (1994) stellte *Avimimus* in ein von ihm aufgestelltes Taxon, Arctometatarsalia, das nicht in engerem Zusammenhang mit dem Ursprung der Vögel steht. Zu den Arctometatarsalia gehören nach HOLTZ alle Coelurosauria mit Ausnahme der engeren Verwandtschaft der Vögel. Dieses Taxon gilt heute als veraltet und wird kaum noch verwendet.

TSUIHJI et al. (2017) zeigten neuerdings anhand weiterer Funde mit bisher nicht bekannten Details, dass die Kopfmorphologie von *Avimimus* nicht so vogelartig ist wie zuvor angenommen, sondern intermediär zwischen frühkreidezeitlichen Oviraptorosauriern und der vielfältigen Oviraptorosaurier-Untergruppe der Caenagnathoidea.

Incisivosaurus

Oviraptorosaurier sind eine ungewöhnliche Gruppe von Theropoden-Dinosauriern mit hochspezialisierten Schädeln. Wie weiter oben diskutiert sind bei diesen Formen zahlreiche Merkmale ausgebildet, die sie eher mit den Vögeln also mit Theropoden-Dinosauriern verbinden. Die Oviraptorosauria-Gattung *Incisivosaurus* (Abb. 61) ist insofern interessant, als sie in einigen Merkmalen anderen Theropoden-Gruppen näher steht als abgeleitete Formen; sie verringert also die morphologische Lücke zu anderen Gruppen.²²³ So ist der Schädel niedrig und die Kiefer sind bezahnt. Da *Incisivosaurus* zugleich zu den geologisch ältesten Gattungen dieser Gruppe gehört (Unterkreide, Barremium), passt die phylogenetisch rekonstruierte Position auch stratigraphisch (XU et al. 2002).

Die Zähne von *Incisivosaurus* sind jedoch nicht intermediär ausgebildet, sondern ausgesprochen spezialisiert. Ein Paar prämaxillärer Zähne erinnert an Nagetierzähne, wie sie bei Säugetieren bekannt sind; die Backenzähne waren lanzettlich mit großen Verschleißflächen – Merkmale, die bei Theropoda bisher sonst unbekannt sind und auf eine pflanzenfressende Ernährung hinweisen (XU et al. 2002). Die stiftförmigen prämaxillären Zähne sind mit dem Gebiss einiger pflanzenfressender Sauropoden-Dinosaurier vergleichbar; die lanzettförmigen Backenzähne ähneln denen von Therizinosauroiden (XU et al. 2002, 293); die Verbindungen zu anderen Gruppen erscheinen bei Gebissmerkmalen netzartig.

Die Differenzierung des Gebisses ist bei *Incisivosaurus* deutlich ausgeprägter als bei anderen Theropoden-Dinosauriern.

In evolutionstheoretischer Sicht unterstützt diese Gattung die Deutung, dass die Oviraptorosaurier *nicht* von Vögeln abstammen, sondern ihre zahlreichen Vogelmerkmale konvergent erworben haben (XU et al. 2002, 292; vgl. BALANOFF et al. 2018, 126²²⁴). Daraus folgt insgesamt folgendes Bild: Einerseits sind bei Oviraptorosauria und Alvarezsauriden die abgeleiteten und stratigraphisch jüngeren Mitglieder in einer Reihe von Merkmalen vogelähnlicher als die basalen Taxa²²⁵; in anderen Linien wie den Dromaeosauridae und Troodontidae sind die abgeleiteten Mitglieder dagegen weniger vogelartig, was durch Reversionen in primitivere Merkmale gedeutet wird. „Dies führt zu widersprüchlichen Ergebnissen bei der Rekonstruktion der Phylogenie der Maniraptoren und unterstreicht die Bedeutung der Einbeziehung von Basalmitgliedern jeder Gruppe bei dem Versuch, die Phylogenie zu rekonstruieren“ (XU et al. 2002, 292f.).²²⁶

Unenlagia

Der Dromaeosauride *Unenlagia* (Abb. 62) war etwa 2 m lang, nur fragmentarisch erhalten (der Schädel fehlt komplett) und kann in einigen Merkmalen in die morphologische Lücke zwischen *Archaeopteryx* und Dromaeosauriden gestellt werden (NOVAS & PUERTA 1997, NORELL & MAKOVIOCKY 1999). Mehrere Merkmale sind vogelähnlicher als bei allen anderen bis dato (1997) bekannten Theropoden-Dinosauriern. *Unenlagia* ähnelt *Archaeopteryx* in der Morphologie des Schulterblatts, des Beckens und der Beine, während mehrere Merkmale des Schambeins, Sitzbeins und die Proportionen der Hinterbein-Knochen primitiv waren und daher darauf hindeuten, dass *Unenlagia* das Schwestertaxon der Avialae sein könnte. Bemerkenswert ist, dass der Bau der Vorderextremität darauf hindeutet, dass das Zusammenklappen vogelartig möglich war und die für den aktiven Flug notwendige Fähigkeit, die Vorderextremitäten hochzuschlagen, bereits bei zweibeinigen, nicht fliegenden Theropoden-Dinosauriern vorhanden war (NOVAS & PUERTA 1997, 390).

NOVAS & PUERTA (1997, 391) sind der Auffassung, dass die Größe von *Unenlagia*, kombiniert mit kurzen Vorderextremitäten zwar für Flugunfähigkeit spricht, dass aber die phylogenetische Position dagegen spricht, dass *Unenlagia* von flugfähigen Formen abstammt. Allerdings ist *Unenlagia* erst in der Oberkreide (Turonian-Coniacian, ca. 90 MrJ) fossil überliefert. Es liegt also eine deutliche Diskrepanz zwischen Morphologie und Stratigraphie vor.

Eoalulavis

Die Enantiornithinen-Gattung *Eoalulavis* (Abb. 63) ist bemerkenswert, da sie eine überraschend frühe Ausbildung des Daumenfittichs (Alula) dokumentiert (SANZ et al. 1996; SANZ et al. 2002). Sie „veranschaulicht die überraschend frühe Vielfalt und Komplexität der Fluganpassungen“ (SHIPMAN 1997, 31). Die Grundstruktur des modernen Flugapparats war ausgebildet, mit der es möglich war, mit niedrigen Geschwindigkeiten und hoher Manövrierfähigkeit zu fliegen (SANZ et al. 1996, 442).²²⁷

Zudem hatte *Eoalulavis* ein besonderes Merkmalsmosaik: Das Brustbein ist ungewöhnlich schmal, speerförmig, und besitzt einen schwach ausgebildeten Kiel, die Furkula ist robust, der Schultergürtel „moderner“ als bei der verwandten Art *Iberomesornis*; die Finger aber besaßen primitive Klauen unbekannter Funktion (SANZ et al. 1996; SHIPMAN 1997, 31). Die Morphologie



des Vorderbeins bei *Eoalulavis* ist im Vergleich zu anderen Enantiornithinen-Gattungen bemerkenswert primitiv (O'CONNOR et al. 2011, 82ff.). Obwohl viele abgeleitete Merkmale die Zuordnung zu den Enantiornithes problemlos erlauben, sind die genauen Verwandtschaftsverhältnisse unklar (SANZ et al. 1996, 443).²²⁸

Abb. 62 Rekonstruktionen von *Unenlagia*. (oben: Jaime A. HEADDEN, CC BY 3.0; unten Nobu TAMURA, CC BY 3.0)

Ambiortus

Der etwa krähengroße *Ambiortus* (Abb. 64) ist einer der geologisch ältesten Ornithuromorphen. Diese Gattung weist ein „Mosaik aus archaischen und spezialisierten Merkmalen“ auf (KUROCHKIN 1985, 271). Einige Merkmale bringen sie in Verbindung mit „höherentwickelten“ Vögeln aus der Gruppe der Palaeognathen (KUROCHKIN 1985) und den Ichthyornithes (KUROCHKIN 1999). So besaß *Ambiortus* ein gekieltes Brustbein und einen vogeltypischen Schultergürtel (KUROCHKIN 1985, 272).²²⁹ Dieser Autor unterscheidet drei Arten von Merkmalen

Abb. 63 Rekonstruktion von *Eoalulavis* (© Eloy MANZANERO, dinodata; http://dinodata.de/animals/birds/pages_e/eoalulavis.php)



Abb. 64 Rekonstruktion *Ambiortus dementjevi*. (a-dinosaur-a-day.com)



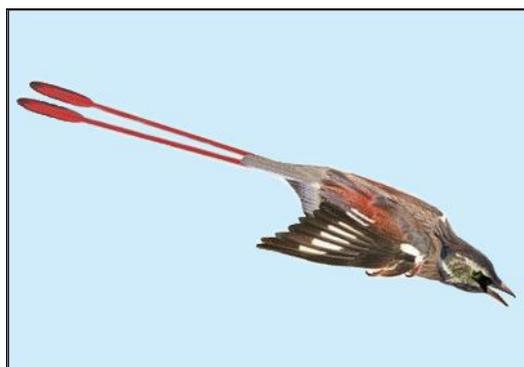
bei *Ambiortus*: generalisierte Merkmale, die für echte Vögel typisch sind, Merkmale, die sie mit bestimmten Gruppen von fossilen und einigen modernen Vögeln gemeinsam aufweist, und einzigartige Merkmale, die ein neues Taxon von hohem Rang erfordern.²³⁰

Die meisten Analysen weisen diese Gattung als zu den Ornithuren gehörend aus, ohne sie jedoch in dieser Gruppe genauer positionieren zu können, oder als ursprüngliche Gattung der Ornithuromorphen. O'CONNOR & ZELENKOV (2013, 1270) stellen fest: „In general, the mosaic pattern of character distribution among early ornithuromorph taxa does not reveal obvious relationships between taxa.“

Protopteryx

Der etwa Star-große Enantiornithine *Protopteryx* (Abb. 65) ist einer der geologisch ältesten Gegenvögel und wird auch als primitiv eingestuft (so ist z. B. das Wadenbein nicht stark reduziert, es gibt keinen fusionierten Tibiotarsus, die Handknochen sind relativ lang, der Daumenknochen ist lang, die äußeren Handwurzelknochen und die Mittelhandknochen sind nicht vollständig zum Carpometacarpus verschmolzen); die Gattung weist nach ZHANG & ZHOU (2000, 1955) viele Skelett-Übergänge zwischen *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* und fortschrittlicheren Vögeln auf. Zugleich hatte *Protopteryx* aber auch spezielle und abgeleitete Merkmale, allen voran zwei lange schuppenartige Schwanzfedern, die im

Abb. 65 Rekonstruktion von *Protopteryx*. (es.dino.wikia.com)



körpernahen Bereich unverzweigt waren, ein sonst nicht bekannter Federtyp (WANG et al. 2014; vgl. Kapitel 2.xx). Die Anzahl der Zähne scheint stark reduziert zu sein. Mit modernen Vögeln teilt *Protopteryx* einen Fortsatz am Procoracoidprozess und einen seitlichen Fortsatz des Rabenbeins. Außerdem ist als „modernes“ Merkmal ein Daumenfittich (Alula) ausgebildet (wobei ZHENG et al. [2017, 448] dieses Merkmal als gemeinsames Erbe der Ornithothoraces vermuten).

Geologisch noch geringfügig älter ist *Eopengornis*, das zusammen mit den anderen Pengornithiden auf eine deutlich abgeleitete Position innerhalb der Enantiornithes gestellt wird (HU et al. 2015).

Archaeorhynchus

Eine weitere bemerkenswerte Entdeckung wurde beim Ornithuromorphen *Archaeorhynchus spathula* (Abb. 66) gemacht. Die Ornithuromorphen („Vogelschwänze“) sind diejenige Vogelgruppe, aus der auch die heutigen Vögel hervorgegangen sein sollen, und sie umfassen diese auch. Fossil sind sie in erheblicher Verschiedenartigkeit seit der Unterkreide überliefert. *Archaeorhynchus spathula* aus der Unterkreide Chinas (Jehol-Formation, auf 120 Millionen radiometrische Jahre datiert) war etwa so groß wie ein Star und wird aufgrund von Skelettmerkmalen als „basal“ eingestuft, obwohl diese Art auch eine Reihe „moderner“ Vogelmerkmale besitzt (einen zahnlosen Schnabel, einen Brustbeinkiel, die Form der Furkula und asymmetrische Federn). Bemerkenswert ist die Erhaltung von Weichgewebe, die WANG et al. (2018a) als fossilisierte Lungen interpretieren; sie halten diese Interpretation jedenfalls für wahrscheinlich. WANG et al. (2018a) schließen aus den fossilen Resten, dass die Lunge „sehr ähnlich der Lunge heutiger Vögel“ war. Die Spezialisierungen der Lunge wie das stark unterteilte Parenchym seien „modern“. Die Forscher fanden Strukturen, die nach ihrer Einschätzung Parabronchien ähneln (das sind sehr feine Kapillaren in den Lungen heutiger Vögel). Diese Merkmale deuteten darauf hin, dass die für den Kraftflug erforderliche Sauerstoffmenge bei dieser Art aufgenommen werden konnte. Der fossile Befund zeige weiter, dass die Lunge wie bei heutigen Vögeln direkt an der Wand der Hohlräume befestigt war, was die Lunge praktisch unbeweglich machte, wie das auch bei heutigen Vögeln der Fall ist. Diese Fixierung macht es möglich, dass das Parenchym in extrem feine Kapillaren unterteilt werden kann, ohne dass das Gewebe kollabiert, was eine große Atemwegsfläche und die Entwicklung einer

extrem dünnen Blut-Gas-Barriere ermöglicht (WANG et al. 2018a, 11559).

Die Autoren sehen diesen Befund in einer Reihe von Merkmalen an Weichteilsystemen (z.B. Verdauung und Atmungssystem), die für heute lebende Vögel typisch sind und früh etabliert waren – bevor Änderungen im Skelett eingetreten sind.²³¹ Die Skelettmerkmale, die mit der Atmung in Verbindung stehen, seien dagegen primitiv.

Ungewöhnlich sind auch Merkmale des Schwanzes. Zusätzlich zu den gewöhnlichen Schwanzfedern ragen zwei besonders lange, schmale Schwanzfedern über den Rest der Federn hinaus (als „pintail“ bezeichnet). Bei Kreidevögeln war dieser Federtyp bisher nicht bekannt, kommt aber bei heutigen Vögeln wie bei einigen Kolibriarten vor.

Bewertung

Insgesamt weist *Archaeorhynchus* ein ausgeprägtes Merkmalsmosaik auf, das kaum in eine evolutionäre Übergangstellung passt. Und einmal mehr zeigt sich, dass Erfordernisse für das Fliegen – hier vogeltypische leistungsfähige Lungen – von Anfang an ausgebildet waren.

Orienantius

Eine weitere Art, die hier vorgestellt werden soll, wird zur neu entdeckten Gattung *Orienantius* aus der Gruppe der Gegenvögel (Enantiornithes) gestellt.²³² Sie gehört zu den geologisch ältesten Gegenvögeln und wurde in der Huajiying-Formation Chinas entdeckt, die auf 131 Millionen radiometrische Jahre datiert wird. Auch bei diesem Fund sind Weichteile fossil erhalten, in diesem Fall Teile der Flughäute (Patagien). Die Autoren schreiben (S. 16): „Die Morphologie der konservierten Weichteile zeigt, dass die für die Flügel moderner Vögel charakteristischen Hauptpatagien (Propatagium, Postpatagium und Metapatagium; (Abb. 67) bereits bei den frühesten bekannten Enantiornithinen vorhanden waren.“²³³ Deren Ausprägung deutet darauf hin, dass diese Vögel sehr gut manövrieren und abwechselnd flattern und gleiten konnten, heutigen kleinen und mittelgroßen Vögeln vergleichbar (LIU et al. 2018, 17).

Schon vor einigen Jahren hatten NAVALÓN et al. (2015) Flughäute an einem unbenannten Gegenvogel nachgewiesen, was sie als Hinweise auf eine gute Flugkunst werteten (zusammenfassend beschrieben von JUNKER [2015]).

Die Forscher konnten weiterhin nachweisen, dass die erhaltene Kontur der Muskulatur des



Abb. 66 Künstlerische Darstellung von *Archaeorhynchus spathula*, der etwas größer als eine Taube war. (© Brian CHOO)

Beines identisch mit der von modernen Vögeln ist; die Weichteile um die Fußknochen deuten darauf hin, dass die Füße von *Orienantius ritteri* keine Hauptmuskeln hatten, was die Situation bei heute lebenden Vögeln widerspiegelt (LIU et al. 2018, 16).

Bewertung

Auch im Fall von *Orienantius* zeigt sich, dass eine gute Flugfähigkeit, aber auch andere vogeltypische Merkmale innerhalb der Gegenvögel von Anfang an – bei den geologisch ältesten Formen – ausgeprägt sind. LIU et al. (2018, 18) kommen zum Schluss, dass dieses neue Taxon zahlreiche Merkmale aufweist, die für spätere Taxa typisch sind, und dass die Gegenvögel bereits bei ihrem frühesten Auftreten in der Fossilüberlieferung ein signifikantes Ausmaß an taxonomischer Differenzierung aufweisen.

Abb. 67 Detail der Vorderextremität von *Orienantius ritteri* unter UV-Beleuchtung. Weiße Pfeile weisen auf den Ansatz der Calami der zehn primären Handschwingen im Postpatagium. Abkürzungen: met Metapatagium, pos Postpatagium, pro Propatagium. (Aus LIU et al. 2018; mit freundlicher Genehmigung.)





Abb. 68 Rekonstruktion von *Jinguoformis perplexus*.
(© Chung-Tat CHEUNG)

Jinguoformis

Als ein weiteres Beispiel für eine „chaotisch“ verlaufene Evolution (Min WANG²³⁴) wird die ebenfalls im Jahr 2018 beschriebene etwa krähengroße fossile Art *Jinguoformis perplexus* genannt (**Abb. 69**). Ihre systematische Stellung ist nicht klar bestimmt. Sie wird zusammen mit der ähnlich rätselhaften Gattung *Chongmingia* (WANG et al. 2016) in die neu aufgestellte Familie Jinguoformisidae gestellt (WANG et al. 2018b). Da sie wie heutige Vögel ein Pygostyl (verschmolzene Schwanzwirbel) besaß, wird sie zu den Pygostyliern gerechnet, zu denen alle Vögel außer dem berühmten *Archaeopteryx* und *Jeholornis* gehören (diese beiden Gattungen besaßen eine lange Schwanzwirbelsäule und entsprechend einen Fiederschwanz, der anders konstruiert war als der bei Vögeln sonst ausgebildete Fächerschwanz). Ein weiteres ausgesprochen „modernes“ Merkmal sind die stark reduzierten Finger.

Neben vogeltypischen Merkmalen kommen aber auch Merkmale vor, die sonst bei Theropoden-Dinosauriern bekannt und vogeluntypisch sind. Dazu gehören Krallen an den Fingern der Flügel, eine bumerangförmige, vermutlich starre Furkula (Gabelbein)²³⁵, ein Kiefer mit winzigen Zähnen statt eines Schnabels und ein verschmolzener Schultergürtel (Schulterblatt und Rabenbein). Da letzteres Merkmal ungünstig für das Fliegen erscheint, weil es die Flexibilität für den Schlagflug einschränkt, erhielt die Art ihren Artnamen „perplexus“. Nichtsdestotrotz waren die breiten, kurzen Flügel von *Jinguoformis* typisch für Vögel, die gut zwischen Bäumen manövrieren können. Vielleicht war eine bisher unbekannte Art des Fliegens verwirklicht. Bei

heutigen Vögeln ist eine vergleichbare Fusion der beiden Schultergelenkknöchen nur bei flugunfähigen Formen bekannt. Dass auch *Jinguoformis* sekundär flugunfähig war, scheint jedoch eher unwahrscheinlich, zumal die Schwungfedern ausgeprägt asymmetrisch waren (WANG et al. 2018b, 10710).

Der verschmolzene Schultergürtel (Schulterblatt und Rabenbein) ähnelt zwar der Situation bei einigen Theropoden-Dinosauriern, trotzdem eignet sich dieses Merkmal nicht als Beleg für eine stammesgeschichtliche Verbindung von Dinosauriern und Vögeln, weil bei *Archaeopteryx* diese beiden Knochen nicht verschmolzen waren. Daher wird eine unabhängige (konvergente) Entstehung angenommen, und zudem ebenfalls konvergent bei *Confuciusornis* (WANG et al. 2016; 2018b); WANG et al. (2018b) vermuten, dass eine beschleunigte Knochenbildung ursächlich ist.

Der Besitz von Zähnen ist bei mesozoischen Vögeln verbreitet und auch bezüglich dieses Merkmals ist die Ausprägung bei *Jinguoformis* evolutionstheoretisch nicht gut passend. Denn bei *Jinguoformis* waren Prämaxilla und Maxilla bezahnt, während bei *Archaeopteryx* und den Ornithothoraces (Enantiornithes [Gegenvögel] und Ornithurae [„Vogelschwänze“]) die Spitze der Prämaxilla und bei *Jeholornis* die ganze Prämaxilla zahnlos ist. Daher müsste bezüglich dieses Merkmals evolutionstheoretisch eine Rückentwicklung bzw. wie beim Schultergürtel eine Art evolutionärer Zickzackkurs angenommen werden, was allgemein als unplausibel gilt.

Bewertung

WANG et al. (2018b, 10708) bemerken, dass *Jinguoformis* die bekannte Diversität früher Pygostylier vergrößere und vermuten, dass Entwicklungs-Plastizität eine wichtige Rolle dabei spielte und dass die mutmaßliche Evolution mosaikartig verläuft.²³⁶ (Plastizität ist die Fähigkeit, Merkmale je nach Umwelteinflüssen unterschiedlich auszuprägen und hat mit Evolution an sich nichts zu tun.) Die Jinguoformisidae trügen zum verbreiteten Vorkommen von Mosaik-Evolution bei (WANG et al. 2018b, 10710). S. BRUSATTE kommentiert in *National Geographic* zu diesem Fund, es habe viel Experimentierung gegeben.²³⁷ Beides – Mosaik-Evolution und Experimentierung – sind jedoch Fremdkörper in einem evolutionären Szenario. Denn Experimentierung ist ein zielgerichteter Vorgang; Der Begriff verschleiert einen evolutionstheoretisch unerwarteten Befund. Die Merkmalsverteilung passt nicht in ein hierarchisches eingeschachteltes System; daher müssen in großem Maße Konvergenzen angenommen werden, was als „Mosaik-

Evolution“ bezeichnet wird. Aber warum und auf welchem Wege gelangt ein natürlicher, zukunftsblinder evolutionärer Prozess vielfach unabhängig zu ähnlichen Konstruktionen? Zudem ist das Merkmalsmosaik so gestaltet, dass es insgesamt nicht als evolutionäre Übergangsform passt, sondern als eine eigene evolutive Linie angenommen werden muss.

Fazit

Weitere Gattungen könnten hier angeführt werden. Die diskutierten Beispiele geben aber bereits einen guten Eindruck von den häufig auftretenden Merkmalswidersprüchen, die in evolutionstheoretischer Deutung, also in einer Baumdarstellung der Verwandtschaftsverhältnisse, die Annahme zahlreicher Konvergenzen erfordern.

7. Zusammenfassung und Indizien für Schöpfung

Die in den vorigen Kapiteln zusammengetragenen Befunde zeigen, dass die Ähnlichkeitsbeziehungen der vielfältigen Formen von Theropoden-Dinosauriern und Vogelgattungen aus Jura und Kreide sich eher netzförmig als baumförmig darstellen; ein Autor verwendet sogar den Begriff „chaotisch“ (BRUSATTE 2017, 792). Das zeigt sich an folgenden Punkten:

- Es ist nicht klar, welche Gruppe an der Basis der Vögel steht (XU et al. 2014, 1; BRUSATTE et al. 2014, 2386; CURRIE 1997, 230).²³⁸

- In der Regel muss eine mehrfach unabhängige (konvergente) Entstehung von vogeltypischen Merkmalen angenommen werden und je nach zugrundgelegtem Merkmal werden zum Teil verschiedene Verwandtschaftsverhältnisse nahegelegt (vgl. **Abb. 2**). So stellt KUROCHKIN (2006, S45) fest, dass vogeltypische Merkmale in verschiedenen Kombinationen bei den Dromaeosauriden, Troodontiden, Oviraptoriden, Therizinosauriern und Tyrannosauriern vorkommen, dass jedoch keine Gruppe der Coelurosaurier das komplette Set vogelartiger Merkmale besitzt. Das legt nahe, dass Theropoden und Vögel sie parallel erworben haben.²³⁹ Das große Ausmaß an Homoplasien hat zur Folge, dass die Cladogramme nicht stabil sind und neue Funde zu größeren Änderungen führen können (LEIGH 2014, 2; vgl. FEDUCCIA 2012, 188).²⁴⁰

- Es gibt bei einigen Gattungen oder ganzen Gruppen eine Kontroverse darüber, ob es sich um Vorläufer von Vögeln oder um sekundär flugunfähige Vögel handelt.

- Die ältesten Vogelgruppen sind schon an der Basis stark differenziert und es gibt teilweise auch „moderne“ Merkmale bei den ältesten Vertretern einer Gruppe.

- Speziell bei Gefiedermerkmalen zeigt sich das größte Ausmaß an Vielfalt nahe der Basis der Vogelgruppen.

- Die meisten Theropoden-Dinosaurier-Gattungen, die vogelartige Merkmale besitzen, sind geologisch jünger als die geologisch ältesten Vögel. Die Gattungen mit Vogelmerkmalen sind in vielen Fällen erst aus der Oberkreide fossil bekannt, als schon längst eine große Vielfalt von Vogelformen etabliert war (KUROCHKIN 2006, S46²⁴¹; vgl. DODSON 2000, 504f.²⁴²; CURRIE 1997, 230; vgl. **Abb. 4, 5**).

In einer aktuellen Überblicksarbeit gelangen AGNOLIN et al. (2019, 22) zur Schlussfolgerung, dass ein Konsens über die phylogenetischen

Beziehungen der Paraves längst nicht erreicht ist. Daher sei das Wissen über die Schritte zum Erwerb anatomischer und verhaltensbiologischer Merkmale, die zum Ursprung des Vogelfluges beitragen, noch immer ungewiss und im Wandel begriffen. Die Autoren stellen weiter fest, dass sie keine klare Abfolge von evolutionären Neuerungen finden konnten. Auch sei der Fossilbericht im Bereich des Übergangs von Dinosauriern zu Vögeln spärlich, und neue Fossilien würden benötigt, um die Lücken zwischen den verschiedenen Kladen der Paraves zu schließen.²⁴³ Die Natur der frühen Radiation der Paraves und der Vögel sei „völlig ungewiss“, ebenso wie ihr Ursprungszentrum und ihre Ausbreitungswege.²⁴⁴ Wenn wirklich eine Evolution abgelaufen wäre, würde man ein solches Ergebnis („totally uncertain“) nicht erwarten.

„Experimente“

Diese Situation bezüglich früher Merkmalsvielfalt und mutmaßlicher blinder evolutiver Enden veranlasst zahlreiche Autoren von evolutionären „Experimenten“ zu sprechen. So sprechen SULLIVAN et al. (2016, 1, 3) von schneller Diversifizierung aerodynamischer Strukturen bei Paraves, die ein „überraschendes Ausmaß an Homoplasie und evolutionärer Experimentierung“ zeige. Die Scansoriopterygiden werden als „evolutionäres Experiment nahe der Basis des Stammbaumes der Vögel bezeichnet (SULLIVAN et al. 2014, 269).²⁴⁵ Auch für O’CONNOR et al. (2011, 49) zeigen einige Kreidevögel eine „unvorhergesehene Menge an evolutionären Experimenten und Homoplasien“, einerseits mit typischen Merkmalen von Maniraptoren, die bei *Archaeopteryx* fehlen, andererseits auch Merkmale, die primitiver als bei *Archaeopteryx* waren, obwohl sie phylogenetisch den modernen Vögeln näher stehen. Der Ursprung aller größeren Gruppen sei von einem „breiten Spektrum evolutionärer Experimente“ begleitet, meint auch CHIAPPE (2009, 248). Eng verwandte Linien – ob gleichzeitig existierend oder nicht – würden sich dabei mehr oder weniger stark den charakteristischen Merkmalen der neuen Gruppe annähern. Ähnlich äußert sich GLAUBRECHT (1998, 36): „Manche Urvögel sind nur Zeugen aufgegebenener Experimente der Evolution.“ Die Entwicklung des Fluges sei chaotisch verlaufen, wurde eingangs bereits BRUSATTE (2017, 792) zitiert, wobei verschiedene

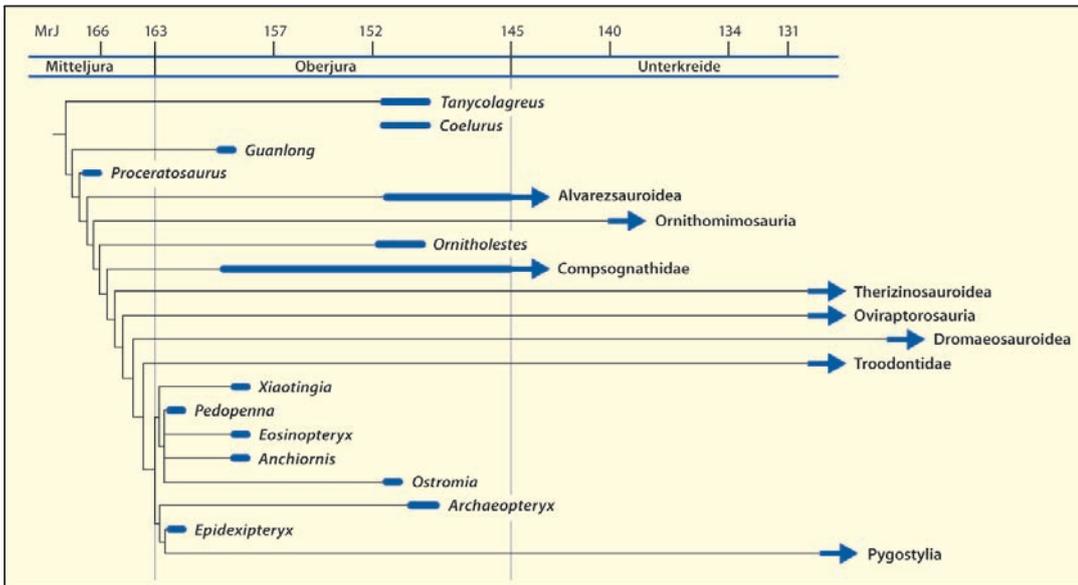


Abb. 69 Vereinfachte Phylogenie von Maniraptoren. Die stratigraphische und geografische Verteilung deutet nach FOTH & RAUHUT (2017) auf eine schnelle Radiation im späten mittleren bis frühesten Spätjura in Ostasien hin. (Nach FOTH & RAUHUT 2017; vereinfacht)

Dinosaurier mit unterschiedlichem Flugverhalten und mit unterschiedlichen Flügel- und Federanordnungen experimentierten.²⁴⁶ Viele Linien der Paraves experimentierten mit verschiedenen Flugweisen während des Oberjura und der Unterkreide, so PUTTICK et al. (2014, 1497).²⁴⁷

Es sei seit langem bekannt, dass viel Experimentierung stattfindet und viele Konvergenzen auftreten würden, wenn eine neue „adaptive Zone“ erreicht wird, konstatieren ganz aktuell auch AGNOLIN et al. (2019, 22). Daher werde der adaptive Durchbruch der Entwicklung von Dinosauriern zu Vögeln von zahlreichen Konvergenzen in eng verwandten Linien bei vogelartigen Merkmalen begleitet. Der Grad der evolutionären Experimente und die Konvergenzen in Bezug auf die „Vogelartigkeit“, die durch jüngste Entdeckungen, insbesondere aus China, deutlich werden, führten dazu, dass ein Konsens über phylogenetische Beziehungen schwer fassbar bleibe.²⁴⁸ Weitere Statements dieser Art könnten angeführt werden.²⁴⁹

Diese Situation ist evolutionstheoretisch jedoch aus folgenden Gründen problematisch.

- Klassischerweise wird evolutionstheoretisch vorhergesagt, dass die Formenvielfalt sich einigermaßen widerspruchsfrei baumförmig darstellen lässt. Die baumförmige Darstellung wurde oft umgekehrt als Beleg für Evolution gewertet. Stark vernetzte oder gar chaotische Merkmalsbeziehungen gehen in Richtung des Gegenteils dessen, was evolutionstheoretisch vorhergesagt wird. Weitere Funde können dieses Netz auch nicht mehr auflösen, sie könnten es aber noch verstärken.²⁵⁰

- Von „Experimenten“ kann man strenggenommen nur sprechen, wenn es auch einen Experimentator gibt. Da es diesen in der Evolution nicht gibt, ist dieser häufig verwendete Begriff irreführend, denn er suggeriert eine Lenkung.

Denn ein Experimentator, der Verschiedenes ausprobiert, verfolgt ein Ziel. Das aber können evolutionäre Prozesse als reine Naturvorgänge nicht. Letztlich wird mit der „Experiment“-Metapher ein evolutionstheoretisches Problem kaschiert. Denn auch wenn dieser Begriff natürlich *metaphorisch* gemeint ist, sollte er eine Realität *abbilden*. Das aber ist gerade nicht der Fall. Wenn dann auch noch von gescheiterten Experimenten die Rede ist (z. B. bei den vierflügeligen Formen), wird ebenfalls unausgesprochen eine Zielorientierung zugrunde gelegt, denn von Scheitern und Misslingen kann nur in Bezug auf ein Ziel gesprochen werden.

- Sowohl die Enantiornithes als auch die Ornithurae erscheinen in der Fossilabfolge relativ abrupt in großer Vielfalt, zeitlich gemeinsam mit Formen wie *Confuciusornis*, *Jeholornis* und *Sapeornis*, die als primitiver eingestuft werden. Auch wenn es innerhalb einzelner Gruppen teilweise Trends gibt, ist dieses plötzliche Erscheinen auffällig.

- Unpassende Mosaikformen führen zu Dilemmas oder Trilemmas (Alvarezsauridae), wenn von Evolution ausgegangen wird.

Geisterlinien

Das von FOTH & RAUHUT (2017) veröffentlichte Cladogramm zeigt, dass für einen Großteil der Coelurosaurier lange Geisterlinien angenommen werden müssen (**Abb. 69**). Das heißt: Es muss unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen angenommen werden, dass viele Linien während 20–30 und z. T. noch mehr Millionen Jahren ihrer anzunehmenden Existenz keine Fossilien hinterlassen haben, während von anderen Linien aus vergleichbaren geologischen Schichten fossile Reste überliefert sind. Eine solche Situation ist evolutionstheoretisch und in einem Langzeitrahmen problematisch.

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 beliebig 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 syste-

matisch 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 überlegter 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.

Anomalien für Evolution und Indizien für Schöpfung

In den Ursprungsfragen der Biologie werden gewöhnlich nur Erklärungen diskutiert, die dem naturalistischen Paradigma verpflichtet sind. Das heißt: Zugelassen sind nur (rein) natürliche, blinde, nichtgeistige Naturprozesse, die gesetzhaft (ggf. durch statistische Gesetzmäßigkeiten) beschreibbar sind, sowie zufällige Randbedingungen. Diese Festlegung führt folgerichtig zu einem evolutionären Ansatz. Entsprechend wird versucht, die Formenvielfalt baumförmig darzustellen und eine im Wesentlichen graduelle Abwandlung nachzuweisen. Denn die Grundmechanismen der Evolution sind Abstammung und Artbildung mit in der Regel dichotomer Aufzweigung von Elternarten in zwei Tochterarten. Horizontale Vererbung (von einer Art in eine andere), die nicht über sexuelle Fortpflanzung verläuft, ist bei Vielzellern nahezu unbekannt und kann daher nicht in Rechnung gestellt werden.²⁵¹

Da der Evolutionsprozess nach allem, was über die Evolutionsmechanismen bekannt ist, nicht zielorientiert verläuft²⁵² (was auch dem naturalistischen Paradigma entspricht), wurde evolutionstheoretisch erwartet, dass Konvergenzen selten sind und umso unwahrscheinlicher, je komplexer die betreffenden Strukturen

sind. Entsprechend wurde erwartet, dass sich die Formenvielfalt leicht in Baumdiagrammen darstellen lässt. Der Cladismus beruht auf diesen Erwartungen. Wäre nämlich zu erwarten, dass Konvergenzen leicht auftreten können und daher auch häufig vorkommen, wäre der Cladismus methodisch am Ende. Das wird aber von der überwältigenden Mehrheit der Biologen nicht so gesehen.

Außerdem ist evolutionstheoretisch klar zu erwarten, dass Formen, die als „primitiv“ eingestuft werden (vgl. **Tab. 1**, S. 8), in der Fossilabfolge stratigraphisch (in evolutionstheoretischer Deutung damit auch zeitlich) vor den abgeleiteteren Formen in Erscheinung treten, mindestens tendenziell, sobald die „Stichprobe“ genügend groß ist (also eine größere Formenvielfalt fossil überliefert ist). Außerdem folgt aus der Wirkung der Evolutionsmechanismen, dass sich in den Sedimentfolgen eine Abfolge zunehmender Verschiedenartigkeit finden lässt.

Die hier gemachten Ausführungen haben gezeigt, dass sich alle diese Erwartungen nur eingeschränkt oder fast gar nicht erfüllt haben (vgl. **Tab. 4**):

- Konvergenzen sind überaus häufig. Die Cladogramme haben entsprechend meist geringe Konsistenzindizes.

- Eine Darstellung durch Baumdiagramme ist zwar immer möglich, die konkrete Form wird aber teilweise kontrovers diskutiert und musste oft durch neue Fossilfunde geändert werden.

- Entsprechend ließen sich die Formengruppen unter Zugrundelegung der Merkmalsverteilungen in Form von Netzwerken anordnen, was aber nicht praktiziert wird, weil das nicht dem zugrunde gelegten Ansatz entspricht.

- Die Formenvielfalt mesozoischer Vögel tritt in der Unterkreide explosiv in erheblicher Verschiedenartigkeit auf.²⁵³ Die jurassischen Vögel oder den Vögeln nahestehende Gattungen eignen sich kaum oder nur mit Vorbehalt als mögliche Vorläufer.

- Die Mehrzahl der Dinosaurier-Gattungen mit Vogelmerkmalen wird geologisch jünger datiert als eine große Anzahl von Gegenvögeln und Ornithuren-Vögeln und den basalen Vogelgattungen *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Jeholornis* und *Sapeornis*.

- Einige als relativ abgeleitet eingestufte Gattungen gehören zu den ältesten der jeweiligen Gruppe (das ist sowohl bei den Enantiornithes als auch bei den Ornithuren der Fall).

- Eine Reihe von vogeltypischen Merkmalen tritt abrupt auf. Zwar sind viele davon in einigen Gattungen von Theropoden-Dinosauriern anzutreffen, bei diesen aber teilweise unsystematisch verteilt (verschiedene Gruppen weisen

Evolutionstheoretische Erwartungen	Beobachtungen
<ul style="list-style-type: none"> • Konvergenzen sind selten und mit steigender Komplexität unwahrscheinlicher • Formenvielfalt lässt sich leicht in Baumdiagrammen darstellen (Cladismus) • „Primitive“ Formen kommen (tendenziell) fossil vor abgeleiteten Formen • Fossilabfolge zeigt zunehmende Verschiedenartigkeit in der Zeit • Bekannte Mechanismen erklären die Art und Weise des Auftretens der Formenvielfalt 	<ul style="list-style-type: none"> • Konvergenzen sind ausgesprochen häufig • Cladogramme sind instabil, oft verändert, kontrovers diskutiert, netzförmige Beziehungen • Relativ abgeleitete Formen an der Basis, mutmaßliche Vorläufer teils „jünger“ als Nachfahren • Fossilabfolge zeigt explosives Auftreten. • Bekannte Mechanismen erklären plötzliches Auftreten nicht

Tab. 4 Evolutionstheoretische Erwartungen und Beobachtungen zur mutmaßlichen Evolution von Vögeln aus Dinosauriern.

unterschiedliche Vogelmerkmale auf) und es muss konvergente Entstehung angenommen werden, die erst nach der Etablierung der Vögel erfolgt ist (womit in diesen Fällen die betreffenden Merkmale keine Vorläufermerkmale sein können).

- Die bekannten Evolutionsmechanismen scheinen klar damit überfordert zu sein, in geologisch kurzen Zeiträumen eine große Formenvielfalt relativ abrupt hervorzubringen.²⁵⁴

Geht man alternativ von einer Erschaffung von Grundtypen (SCHERER 1993) aus, kann man die genannten Befunde wie folgt erklären:

- Das explosive Auftreten der Formenvielfalt spiegelt die Existenz von Grundtypen wieder, die in fertig ausgeprägter und vielfältiger Form erschaffen wurden.

- Die zahlreichen, unterschiedlichsten Mosaikformen sind Ausdruck vielfältiger Kombinationen von Merkmalen, deren Ausprägung durch die jeweilige Lebensweise und nicht durch eine vorausgegangene Evolution erklärt wird. Ein Schöpfer ist frei in seinem Handeln, während durch Evolution nur graduell umgebaut werden kann (woraus die oben genannten, aber nicht eingetroffenen Erwartungen folgen).

- Die Schwierigkeiten (wenn nicht Aporien), die sich für evolutionstheoretische Modellierungen der Entstehungsweise der verschiedenen Mosaikformen ergeben, erübrigen sich, wenn

die Merkmale frei und entsprechend der Anforderungen für bestimmte Lebensweisen und Lebensräume kombiniert werden können.

- Die diskutierte Problematik einer „Experimentierung“ entfällt. Es gibt keine „Experimente“, sondern eine anfängliche Vielfalt von Formen, die ursprünglich in mancher Hinsicht am größten war (besonders bei Federtypen und Flugformen).

- Die Frage nach Evolutionsmechanismen für schnelles und vielfältiges Auftreten verschiedenster Formen entfällt.

Einige Befunde sind jedoch evolutionstheoretisch gut interpretierbar. Manche Mosaikformen könnten evolutionären Übergangsformen nahestehen. Die meisten Mosaikformen eignen sich dafür aber nicht, weil ihre Merkmalskombinationen insgesamt nicht in basale Positionen von Formengruppen passen. In einigen Gruppen können im Verlaufe der Kreide Tendenzen nachvollzogen werden (z. B. verschiedene Ausprägungen von Schnäbeln und verschiedenes Ausmaß an Zahnreduktionen; unterschiedliche Pygostyltypen).²⁵⁵ Auch die Tatsache, dass viele Vogelmerkmale bei verschiedenen Dinosauriergruppen der Theropoden vorkommen, kann als Punkt für evolutionäre Deutungen gewertet werden, allerdings mit den in Kapitel 2 diskutierten Einschränkungen.

Glossar

abgeleitet: → apomorph

apomorph: Bezeichnung für ein Merkmal oder einen Merkmalszustand, das bzw. der evolutionstheoretisch als höherentwickelt bzw. abgeleitet gewertet wird.

Carpale: Einer der Handwurzelknochen

Cladismus: Methode zur Ermittlung von Verwandtschaftsbeziehungen. Zugrunde gelegt werden gemeinsame → apomorphe Merkmale (→ Synapomorphien), auf deren Basis die Verwandtschaftsverhältnisse (Abstammungsbeziehungen) der untersuchten Taxa in ein Baumdiagramm (→ Cladogramm) gebracht werden.

Cladogramm: → Cladismus

Dreiknochenkanal: Zwischen Furkula, Rabenbein (Coracoid) und Schulterblatt befindet sich bei Vögeln eine Lücke, das Foramen triosseum (Dreiknochenkanal, triosseal canal), durch die eine starke Sehne verläuft, die den kleinen Brustmuskel (M. supracoracoideus) mit dem Oberarmknochen verbindet; dieses System ist für die Hebung des Flügels verantwortlich.

Enantiornithes: Nur in Sedimenten der Kreide fossil überlieferte Vogelgruppe, deren besonderes Kennzeichen die Gelenkverbindung zwischen Schulterblatt und Rabenbein ist. Am Schulterblatt befindet sich eine Gelenkpfanne und am Rabenbein ein Gelenkzapfen, anders

herum als bei anderen Vogelgruppen. Im Carpometacarpus reichte der dritte Mittelhandknochen nach außen über die Länge des zweiten Mittelhandknochens hinaus. Die meisten Arten waren bezahnt und waren Waldbewohner.

Furkula: Gabelbein; bei Vögeln und einigen Dinosauriern aus den zwei Schlüsselbeinen verschmolzenes, gabelig geformtes Knochenelement

Gegenvögel: → Enantiornithes

Homoplasi: Sammelbegriff für → Konvergenzen, Parallelentwicklungen und Rückentwicklungen (Reversionen)

Konvergenz: gleichartige Ausprägung von Strukturen abstammungsmäßig nicht verwandter Organismen, die evolutionstheoretisch als unabhängig entstanden interpretiert werden.

Ornithothoraces: Vogelgruppe, die sowohl die → Enantiornithes als auch die Ornithuren umfasst.

Ornithurae: „Vogelschwänze“; Vogel mit Fächerschwanz, zu denen auch die heutigen Vögel gehören; ab der Unterkreide fossil überliefert.

Paraves: Vögel und ihre evolutionstheoretisch nächstverwandten Gruppen: Üblicherweise werden die Deinonychosaurier (Troodontidae und Dromaeosauridae) dazu gerechnet (vgl. Abb. 4).

Patagium: Flughaut

Phylogenie: Evolutionstheoretisch rekonstruierte Abstammungsabfolge, ermittelt auf cladistischen Analyse

plesiomorph: Bezeichnung für ein Merkmal oder einen Merkmalszustand, das bzw. der evolutionstheoretisch als primitiv bzw. ursprünglich gewertet wird.

Pygostyl: Durch die Verschmelzung mehrerer Wirbel gebildeter Knochen am Ende der Wirbelsäule von Vögeln.

Pygostylia: Vögel, die ein → Pygostyl besitzen

Sparsamkeitsprinzip: Grundsatz bei der Erstellung von → Cladogrammen, wonach möglichst wenige → Konvergenzen auftreten.

Synapomorphie: → Apomorphes Merkmal, das zwei oder mehreren Gruppen gemeinsam ist.

Stratigraphie: Schichtbeschreibung, Abfolge von geologischen Sedimentschichten

Taxon (pl. Taxa): Allgemein eine Einheit der Klassifikation, seien es Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen oder andere Gruppen von Lebewesen, die gewöhnlich als abstammungsbedingte Einheiten angesehen werden.

ursprünglich: → plesiomorph

Literatur

Die Literatur ist kapitel- bzw. abschnittsweise angegeben.

Kapitel 1

- BENTON MJ (2014) How birds became birds. *Science* 345, 508-509.
- BRUSATTE S (2017a) A Mesozoic aviary. *Science* 355, 792-794.
- BRUSATTE S (2017b) Taking wing. *Sci. Am.* 316, 48-55.
- BRUSATTE SL, O'CONNOR JK & JARVIS ED (2015) The Origin and Diversification of Birds. *Curr. Biol.* 25, R888-R898.
- 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.
- DE RICQLÈS AJ, PADIAN K, HORNER JR, LAMM E-T & MYHRVOLD N (2003) Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves). *J. Vertebr. Paleont.* 23, 373-386.
- ERICKSON GM, ZELENITSKY DK, KAY DI & NORELL MA (2017) Dinosaur incubation periods directly determined from growth-line counts in embryonic teeth show reptilian-grade development. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, doi:10.1073/pnas.1613716114
- JUNKER R (2017) Dino-Federvieh. Zum Ursprung von Vogelfeder und Vogelflug. W+W Special Paper. http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-17-1_feder-und-flug.pdf
- MAKOVICKY PJ & ZANNO LE (2011) Theropod diversity and the refinement of avian characteristics. In: DYKE G & KAISER G (eds) *Living dinosaurs: The evolutionary history of modern birds*. John Wiley & Sons, pp 9-29.
- NAISH D (2014) 50 Million Years of Incredible Shrinking Theropod Dinosaurs. <https://blogs.scientificamerican.com/tetrapod-zoology/50-million-years-of-incredible-shrinking-theropod-dinosaurs/>
- O'CONNOR JK & ZHOU Z (2015) Early evolution of the biological bird: perspectives from new fossil discoveries in China. *J. Ornithol.* 156, Supplement 1, 333-342.
- ORGAN CL, SHEDLOCK AM, MEADE A, PAGEL M & EDWARDS SV (2007) Origin of avian genome size and structure in non-avian dinosaurs. *Nature* 446, 180-184.
- PADIAN K & CHIAPPE LM (1998a) The origin of birds and their flight. *Sci. Am.* 2/1998, 38-47.
- PADIAN K & CHIAPPE LM (1998b) Der Ursprung der Vögel und ihres Fluges. *Spektr. Wiss.* 4/1998, 38-48.
- PUTTICK MN, THOMAS GH & BENTON MJ (2014) High rates of evolution preceded the origin of birds. *Evolution* 68, 1497-1510.
- TURNER AH, MAKOVICKY PJ & NORELL MA (2012) A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 371, 206 pp.
- VARRICCHIO DJ & JACKSON FD (2016) Reproduction in Mesozoic birds and evolution of the modern avian reproductive mode. *Auk* 133, 654-684.
- WANG M & LLOYD GT (2016) Rates of morphological evolution are heterogeneous in Early Cretaceous

birds. *Proc. R. Soc. B* 283: 20160214.

- 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.
- XU X (2006) Feathered dinosaurs from China and the evolution of major avian characters. *Integr. Zool.* 1, 4-11.
- XU X, ZHOU Z, DUDLEY R, MACKEM S, CHUONG CM, ERICKSON GM & VARRICCHIO DJ (2014) An integrative approach to understanding bird origins. *Science* 346, 1341, 1253293-1- 1253293-10.
- ZHOU S, ZHOU ZH & O'CONNOR JK (2012) A new basal beaked ornithurine bird from the Lower Cretaceous of western Liaoning, China. *Vertebr. Palasiatica* 50, 9-24.

Kapitel 2

Abschnitt 2.1

- BRUSATTE S (2017) A Mesozoic aviary. *Science* 355, 792-794.
- 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
- DODSON P (2000) Origin of birds: The final solution? *Amer. Zool.* 40, 504-512.
- FOTH C, RAUHUT O & TISCHLINGER H (2015) Als die Federn fliegen lernten. *Spektr. Wiss.* 4/2015, 28-33.
- FOTH C & RAUHUT OWM (2017) Re-evaluation of the Haarlem Archaeopteryx and the radiation of maniraptoran theropod dinosaurs. *BMC Evol. Biol.* 17 (1), doi:10.1186/s12862-017-1076-y
- HU D, CLARKE JA, ELIASON CM, QIU R, LI Q, SHAWKEY MD, ZHAO C, D'ALBA L, JIANG J & XU X (2018) A bony-crested Jurassic dinosaur with evidence of iridescent plumage highlights complexity in early paravian evolution. *Nat. Comm.* 9:217.
- JUNKER R (2017) Dino-Federvieh. Zum Ursprung von Vogelfeder und Vogelflug. W+W Special Paper. http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-17-1_feder-und-flug.pdf
- JUNKER (2018a) Neuartiger Federtyp bei mutmaßlichem Dinosaurier. https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n257.php
- JUNKER (2018b) *Serikornis* – Dinosaurier mit halbfertigen Federn? *Stud. Integr. J.* 24, 44-47.
- LEE SI, KIM J, PARK H, JABLONSKI PG & CHOI H (2015) The function of the alula in avian flight. *Sci. Rep.* 5:9914.
- LEFÈVRE U, CAU A, CINCOTTA A, HU D, CHINSAMY A, ESCULLIÉ F & GODEFROIT P (2017) A new Jurassic theropod from China documents a transitional step in the macrostructure of feathers. *Sci. Nat.* 104:74.
- MOSER M (2014) Federkleid von *Archaeopteryx* und die Evolution des Fluges. *Nat. Rdsch.* 67, 416-417.
- PICKRELL J (2017) Dinosaur's feathers cast in new light. *Nature* 551, 17.
- PRUM RO (2010) Moulting tail feathers in a juvenile oviraptorosaur. *Nature* 468, E1.

- SAITTA ET, GELERNTER R & VINTHER J (2017) Additional information on the primitive contour and wing feathering of paravian dinosaurs. *Paleontology*, doi: 10.1111/pala.12342.
- SANZ JL, CHIAPPE LM, PÉREZ-MORENO BP, BUSCALIONI AD, MORATALLA JJ, ORTEGA F & POYATO-ARIZA FJ (1996) An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. *Nature* 382, 442–445.
- SULLIVAN C, XU X & O'CONNOR JK (2016) Complexities and novelties in the early evolution of avian flight, as seen in the Mesozoic Yanliao and Jehol Biotas of Northeast China. *Palaeoworld*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.palwor.2016.12.001>.
- WANG M (2015) et al. The oldest record of ornithuromorpha from the early cretaceous of China. *Nat. Comm.* 6:6987, doi: 10.1038/ncomms7987.
- WANG M, O'CONNOR JK, PAN Y & ZHOU Z (2017) A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with unique crural feathers and an ornithuromorph plough-shaped pygostyle. *Nat. Comm.* 8:14141.
- WANG M, O'CONNOR JK, XU X & ZHOU Z (2019) A new Jurassic scansoriopterygid and the loss of membranous wings in theropod dinosaurs. *Nature* 569, 256–259.
- XU X, ZHENG X & YOU H (2009) A new feather type in a nonavian theropod and the early evolution of feathers. *PNAS* 106, 832–834.
- XU X, ZHENG X & YOU H (2010) Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature* 464, 1338–1341.
- XU X, ZHOU ZH, WANG X, KUANG X, ZHANG F & DU X (2003) Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421, 335–340.
- 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.
- ZHANG F & ZHOU ZA (2000) A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science* 290, 1955–1959.
- ZHENG X, O'CONNOR JK, WANG X, PAN Y, WANG Y, WANG M & ZHOU Z (2017) Exceptional preservation of soft tissue in a new specimen of *Eoconfuciusornis* and its biological implications. *Natl. Sci. Rev.* 4, 441–452.
- ZHOU Z & ZHANG F (2006) Mesozoic birds of China – a synoptic review. *Vertebr. Palasiatica* 44, 74–98.
- ZHOU S, ZHOU ZH & O'CONNOR JK (2012) A new toothless ornithurine bird (*Schizooura lii* gen. et sp. nov.) from the Lower Cretaceous of China. *Vertebr. Palasiatica* 50, 9–24.
- and other winged dinosaurs. Vernon, NJ: Pan Aves.
- MAYR G (2017) Avian evolution. Wiley, Chichester.
- MEREDITH RW, ZHANG G, GILBERT MTP, JARVIS ED & SPRINGER MS (2015) Evidence for a single loss of mineralized teeth in the common avian ancestor. *Science* 346, 1336; 1254390–1–1254390–7.
- O'CONNOR JK (2019) The trophic habits of early birds. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 513, 178–195.
- O'CONNOR JK & SULLIVAN C (2014) Reinterpretation of the Early Cretaceous maniraptoran (Dinosauria: Theropoda) *Zhongornis haoae* as a scansoriopterygid-like non-avian, and morphological resemblances between scansoriopterygids and basal oviraptorosaurs. *Vertebr. Palasiatica* 52, 3–30.
- PROCTOR NS & LYNCH PJ (1993) Manual of ornithology. Avian structure & function. Yale Univ. Press.
- WANG M & ZHOU Z (2016) A new adult specimen of the basalmost ornithuromorph bird *Archaeorhynchus spatula* (Aves: Ornithuromorpha) and its implications for early avian ontogeny. *J. Syst. Palaeont.* 15, 1–18.
- WANG M & ZHOU Z (2017) The evolution of birds with implications from new fossil evidences. In: MAINA JN (ed) *The Biology of the Avian Respiratory System*, DOI 10.1007/978-3-319-44153-5_1.
- WANG S, STIEGLER J, WU P, CHUONG CM, HU D, BALANOFF A, ZHOU Y & XU X (2017a) Heterochronic truncation of odontogenesis in theropod dinosaurs provides insight into the macroevolution of avian beaks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 10930–10935.
- WANG Y, HU H, O'CONNOR JK, WANG M, XU X, ZHOU Z, WANG X & ZHENG X (2017b) A previously undescribed specimen reveals new information on the dentition of *Sapeornis chaoyangensis*. *Cret. Res.* 74, 1–10.
- XU X, CHENG YN, WANG XL & CHANG CH (2002) An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China. *Nature* 419, 291–293.
- XU X, CLARK JM, MO J et al. (2013) A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature* 459, 940–944.
- ZANNO LE (2010) A taxonomic and phylogenetic re-evaluation of Therizinosauria (Dinosauria: Maniraptora). *J. Syst. Palaeont.* 8, 503–543.
- ZHENG X, MARTIN LD, ZHOU Z, BURNHAM DA, ZHANG F & MIAO D (2011) Fossil evidence of avian crops from the Early Cretaceous of China. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 15904–15908.
- ZHOU YC, SULLIVAN C & ZHANG FC (2019) Negligible effect of tooth reduction on body mass in Mesozoic birds. *Vertebr. Palasiatica* 57, 38–50.
- ZHOU Z & ZHANG F (2003a) *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften* 90, 220–225.
- ZHOU Z & ZHANG F (2003b) Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Can. J. Earth Sci.* 40, 731–747.
- ZHOU Z & ZHANG F (2005) Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 18998–19002.
- ZHOU Z & ZHANG F (2006) A beaked basal ornithurine bird (Aves, Ornithurae) from the Lower Cretaceous of China. *Zool. Scr.* 35, 363–373.

Abschnitt 2.2

- CHIAPPE LM, JI SA, JI Q & NORELL MA (1999) Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda, Aves) from the late Mesozoic of northeastern China. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 242, 1–89.
- LOUCHART A & VIRIOT L (2011) From snout to beak: the loss of teeth in birds. *Trends Ecol. Evol.* 26, 663–673.
- LAUTENSCHLAGER S, WITMER LM, ALTANGEREL P & RAYFIELD EJ (2013) Edentulism, beaks, and biomechanical innovations in the evolution of theropod dinosaurs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 20657–20662.
- MARTIN LD & ZHOU Z (1997) *Archaeopteryx*-like skull in enantiornithine bird. *Nature* 389, 556.
- MARTYNIUK MP (2012) A field guide to Mesozoic birds

Abschnitt 2.3

- ALONSO DP, MILNER AC, KETCHAM RA, COOKSON JM & ROWE TM (2004) The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature* 430, 666–669.

- BALANOFF AM, BEVER GS, ROWE TB & NORELL MA (2013) Evolutionary origins of the avian brain. *Nature* 501, 93–96.
- BALANOFF AM, BEVER GS & NORELL MA (2014) Reconsidering the avian nature of the oviraptorosaur brain (Dinosauria: Theropoda). *PLoS ONE* 9(12): e113559. doi:10.1371/journal.pone.0113559.
- FABBRI M, MONGIARDINO KOCH N et al. (2017) The skull roof tracks the brain during the evolution and development of reptiles including birds. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1543–1550.
- FEDUCCIA A & WILD R (1993) Birdlike characters in the Triassic archosaur *Megalancosaurus*. *Naturwiss.* 80, 564–566.
- HENDRICKX C, HARTMAN SA & MATEUS O (2015) An overview of non-avian theropod discoveries and classification. *PalArch's J. Vertebr. Palaeont.* 12, 1–73.
- KUNDRÁT M (2007) Avian-like attributes of a virtual brain model of the oviraptorid theropod *Conchoraptor gracilis*. *Naturwissenschaften* 94, 499–504.
- MAKOVICKY PJ & NORELL MA (2004) Troodontidae. In: WEISHAMPEL DB, DODSON P & OSMÓLSKA H (eds) *The Dinosauria*. Second edition. – Berkeley, University of California Press, pp 184–195.
- MAKOVICKY PJ & ZANNO LE (2011) Theropod diversity and the refinement of avian characteristics. In: DYKE G & KAISER G (eds) *Living dinosaurs: The evolutionary history of modern birds*. John Wiley & Sons, pp 9–29.
- O'CONNOR JK & CHIAPPE LM (2011) A revision of enantiornithine (Aves: Ornithothoraces) skull morphology. *J. Syst. Palaeont.* 9, 135–157.
- SERENO PC (2004) Birds as dinosaurs. *Acta Zool. Sin.* 50, 991–1001.
- the past and present: revisiting the homology of the furcula. In: BININDA-EMONDS ORP, POWELL GL, JAMNICZY HA, BAUER AM & THEODOR J (eds) *All Animals are Interesting: A Festschrift in Honour of Anthony P. Russell*. BIS Verlag, Oldenburg, pp 439–454.
- HEILMANN G (1926) *The Origin of Birds*. Witherby, London.
- JENKINS FA, DIAL KP & GOSLOW GE (1988) A cineradiographic analysis of bird flight: The wishbone in starlings is a spring. *Science* 241, 1495–1498.
- LIPKIN C, SERENO PC & HORNER JR (2007) The furcula in *Suchomimus tenerensis* and *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda: Tetanurae). *J. Paleont.* 81, 1523–1527.
- MAKOVICKY PJ & CURRIE PJ (1998) The presence of a furcula in tyrannosaurid theropods, and its phylogenetic and functional implications. *J. Vertebr. Paleont.* 18, 143–149.
- NESBITT SJ, TURNER AH, SPAULDING M, CONRAD JL & NORELL MA (2009) The theropod furcula. *J. Morphol.* 270, 856–879.
- NORELL MA, MAKOVICKY P & CLARK JA (1997) A *Vélociraptor* wishbone. *Nature* 389, 447.
- NORELL MA, MAKOVICKY P & CLARK JA (1998) Theropod-bird link reconsidered. *Nature* 391, 754.
- OLSON SL & FEDUCCIA A (1979) Flight capability and the pectoral girdle of *Archaeopteryx*. *Nature* 278, 247–248.
- TYKOSKI RS, FORSTER C, ROWE T, SAMPSON SD & MUNYIKWA D (2002) A furcula in the Coelophysid theropod *Syntarsus*. *J. Vertebr. Paleont.* 22, 728–733.

Abschnitt 2.4

- BOCK WJ (2013) The furcula and the evolution of avian flight. *Paleont. J.* 47, 1236–1244.
- BRUSATTE SL (2017) Taking wing. *Sci. Am.* Jan. 2017, pp 48–55.
- BRYANT HN & RUSSELL AP (1993) The occurrence of clavicles within Dinosauria: Implications for the homology of the avian furcula and the utility of negative evidence. *J. Vertebr. Paleontol.* 13, 171–184.
- CHIAPPE LM, NORELL MA & CLARK JM (2002) The Cretaceous short-armed Alvarezsauridae: *Mononykus* and its kin. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 87–120.
- CLOSE RA & RAYFIELD EJ (2012) Functional morphometric analysis of the furcula in Mesozoic birds. *PLoS ONE* 7(5): e36664. doi:10.1371/journal.pone.0036664
- CZERKAS (o.J.) Are birds really dinosaurs? http://www.dinosaur-museum.org/feathereddinosaurs/Are_Birds_Really_Dinosaurs.pdf
- CZERKAS SA & YUAN C (2002) An arboreal maniraptoran from Northeast China. *The Dinosaur Museum, Blanding, Utah*. http://www.dinosaur-museum.org/feathereddinosaurs/arboreal_maniraptoran.pdf
- FEDUCCIA A (1999) *The origin and evolution of birds*. Yale University Press. 2nd ed.
- FEDUCCIA A & MARTIN L (1998) Theropod-bird link reconsidered. *Nature* 391, 754.
- HALL BK & VICKARYOUS MK (2015) Merrythoughts of

Zu Abschnitt 2.5

- AGNOLIN FL, MOTTAMJ, BRISSÓN EGLI F, LO COCO G & NOVAS FE (2019) Paravian Phylogeny and the Dinosaur-Bird Transition: An Overview. *Front. Earth Sci.* 6:252. doi: 10.3389/feart.2018.00252
- CODD JR, MANNING PL, NORELL MA & PERRY SF (2008) Avian-like breathing mechanics in maniraptoran dinosaurs. *Proc. R. Soc. Lond.* 275B, 157–161.
- 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.
- KUROCHKIN EN (1985) A true carinate bird from lower Cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of early Cretaceous birds in Asia. *Cret. Res.* 6, 271–278.
- NORELL MA & MAKOVICKY PJ (1999) Important features of the dromaeosaurid skeleton. II: Information from newly collected specimens of *Vélociraptor mongoliensis*. *Amer. Mus. Novit.* 3282, 1–45.
- O'CONNOR JK, ZHENG XT, WANG XL, ZHANG XM & ZHOU ZH (2015) The gastral basket in basal birds and their close relatives: size and possible function. *Vertebr. Palasiatica* 53, 133–152.
- O'CONNOR JK & ZHOU Z (2015) Early evolution of the biological bird: perspectives from new fossil discoveries in China. *J. Ornithol.* 156, Supplement 1, 333–342.
- Paul GS (2001) Were the respiratory complexes of predatory dinosaurs like crocodylians or 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 463–482.
- SERENO PC, MARTINEZ RN, WILSON JA, VARRICCHIO DJ, ALCOBER OA & LARSSON HCE (2008) Evidence

- for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina. *PlosOne* 3,9, e3303 (2008). doi: 10.1371/journal.pone.0003303.
- TICKLE PG, NORELL MA & CODD JR (2012) Ventilatory mechanics from maniraptoran theropods to extant birds. *J. Evol. Biol.* 25, 740-747.
- ZHANG F, ZHOU Z, HOU L & GU G (2001) Early diversification of birds: Evidence from a new opposite bird. *Chin. Sci. Bull.* 46, 945-949.
- ZHENG XT, WANG XL, O'CONNOR JK & ZHOU ZH (2012) Insight into the early evolution of the avian sternum from juvenile enantiornithines. *Nat. Comm.* 3:1116, 1-8.
- ZHENG X, O'CONNOR J, WANG X, WANG M, ZHANG X, & ZHOU Z (2014) On the absence of sternal elements in *Anchiornis* (Paraves) and *Sapeornis* (Aves) and the complex early evolution of the avian sternum. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 13900-13905.
- ZHOU Z (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455-471.
- ZHOU Z & ZHANG F (2006) Mesozoic birds of China – a synoptic review. *Vertebr. Palasiatica* 44, 74-98.
- ZHOU Z, WANG, X, ZHANG F & XU X (2000) Important features of *Caudipteryx* – evidence from two nearly complete new specimens. *Vertebr. Palasiatica* 38, 241-254.
- JONES TD & RUBEN JA (2001) Respiratory structure and function in theropod dinosaurs and some related taxa. In: GAUTHIER J & GALL LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 443-461.
- O'CONNOR PM & CLAESSENS PAM (2005) Basic avian pulmonary design and flowthrough ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature* 436, 253-256.
- PAUL GS (2001) Were the respiratory complexes of predatory dinosaurs like crocodylians or 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 463-482.
- PROCTOR NS & LYNCH PJ (1993) *Manual of ornithology. Avian structure & function*. Yale Univ. Press.
- QUICK DE & RUBEN JA (2009) Cardio-pulmonary anatomy in theropod dinosaurs: Implications from extant archosaurs. *J. Morphol.* 270, 1232-1246.
- RUBEN JA, JONES TD, GEIST NR & HILLENIUS WJ (1997) Lung structure and ventilation in theropod dinosaurs and early birds. *Science* 278, 1267-1270.
- RUBEN JA, DAL SASSO C, GEIST NR, HILLENIUS WJ, JONES TD & SIGNORE M (1999) Pulmonary Function and Metabolic Physiology of Theropod Dinosaurs. *Science* 283, 514-516.
- SCHACHNER ER, FARMER CG, McDONALD ZT & DODSON P (2011) Evolution of the dinosauriform respiratory apparatus: new evidence from the postcranial axial skeleton. *Anat. Rec.* 294, 1532-1547.
- SCHACHNER ER, HUTCHINSON JR & FARMER C (2013) Pulmonary anatomy in the Nile crocodile and the evolution of unidirectional airflow in Archosauria. *PeerJ* 1:e60, <https://doi.org/10.7717/peerj.60>
- SCHACHNER ER, CIERI RL, BUTLER JP & FARMER CG (2014) Unidirectional pulmonary airflow patterns in the savannah monitor lizard. *Nature* 506, 367-371.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1971) How birds breathe. *Sci. Am.* 225, 72-79.
- SERENO PC, MARTINEZ RN, WILSON JA, VARRICCHIO DJ, ALCOBER OA & LARSSON HCE (2008) Evidence for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina. *PlosOne* 3,9, e3303.
- THOMAS ALR & GARNER JP (1998) Are birds dinosaurs? *Trends Ecol. Evol.* 13, 129-130.
- TICKLE PG, NORELL MA & CODD JR (2012) Ventilatory mechanics from maniraptoran theropods to extant birds. *J. Evol. Biol.* 25, 740-747.
- WANG X, O'CONNOR JK, MAINA JN, PAN Y, WANG M, WANG Y, ZHENG X & ZHOU Z (2018) *Archaeorhynchus* preserving significant soft tissue including probable fossilized lungs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 11555-11560.
- WANG M & ZHOU Z (2017) The evolution of birds with implications from new fossil evidences. In: MAINA JN (ed) *The Biology of the Avian Respiratory System*, doi:10.1007/978-3-319-44153-5_1.
- 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.
- ZHANG F, ZHOU Z, HOU L & GU G (2001) Early diversification of birds: Evidence from a new opposite bird. *Chin. Sci. Bull.* 46, 945-949.
- ZIMBELMANN F (1999) Sind Vögel Dinosaurier mit Federn? *Stud. Integr. J.* 6, 3-7.

Abschnitt 2.6

- BENSON RBJ, BUTLER RJ, CARRANO MT & O'CONNOR PM (2012) Air-filled postcranial bones in theropod dinosaurs: Physiological implications and the 'reptile'-bird transition. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 87, 168-193.
- BRITT BB (1997) Postcranial Pneumaticity. In: CURRIE P & PADIAN K (eds) *Encyclopedia of Dinosaurs*. New York, pp 590-593.
- BRITT BB, MAKOVICKY PJ, GAUTHIER J & BONDE N (1998) Postcranial pneumatization in *Archaeopteryx*. *Nature* 395, 374-376.
- BROCKLEHURST RJ, SCHACHNER ER & SELLERS WI (2018) Vertebral morphometrics and lung structure in non-avian dinosaurs. *R. Soc. open sci.* 5:180983.
- CHRISTIANSEN P & BONDE N (2000) Axial and appendicular pneumaticity in *Archaeopteryx*. *Proc. R. Soc. Lond.* 267B, 2501-2505
- CIERI R, CRAVEN B, SCHACHNER E & FARMER CG (2014) New insight into the evolution of the vertebrate respiratory system and the discovery of unidirectional airflow in iguanan lungs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 17218-17223.
- CODD JR, MANNING PL, NORELL MA & PERRY SF (2008) Avian-like breathing mechanics in maniraptoran dinosaurs. *Proc. R. Soc. Lond.* 275B, 157-161,
- FARMER CG (2010) The provenance of alveolar and parabronchial lungs: insights from paleoecology and the discovery of cardiogenic, unidirectional airflow in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Physiol. Biochem. Zool.* 83, 561-575.
- FARMER CG (2015a) The evolution of unidirectional pulmonary airflow. *Physiology* 30, 260-272.
- FARMER CG (2015b) Similarity of crocodylian and avian lungs indicates unidirectional flow is ancestral for archosaurs. *Integr. Comp. Biol.* 55, 1-10.
- FARMER CG & SANDERS K (2010) Unidirectional airflow in the lungs of alligators. *Science* 327, 338-340.

Abschnitt 2.7

- BARSBOLD R (1997) Oviraptorosauria. In: CURRIE PJ & PADIAN K (eds) *The Encyclopedia of Dinosaurs*. San Diego: Acad. Press, S. 505–509.
- CARRANO MT (2000) Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology* 26, 489–512.
- CHOINIÈRE JN, XU X, CLARK JM, FORSTER CA, GUO Y & HAN F (2010) A basal alvarezsaurid theropod from the Early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science* 327, 571–574.
- CHOINIÈRE JN, CLARK JM, NORELL MA & XU X (2014) Cranial osteology of *Haplocheirus sollers* Choiniere et al., 2010 (Theropoda: Alvarezsauridae). *Amer. Mus. Nov. No.* 3814, 1–44.
- CLARK JM, MARYANSKA T & BARSBOLD R (2004) Therizinosauroidea. In: WEISHAMPEL DB, DODSON P & OSMÓLSKA H (eds) *The Dinosauria*, 2nd ed., Berkeley, S. 151–162.
- CZERKAS (o.J.) Are Birds Really Dinosaurs? http://www.dinosaur-museum.org/feathereddinosaurs/Are_Birds_Really_Dinosaurs.pdf
- ELZANOWSKA A (2002) Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany). In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 129–159.
- HENDRICKX C, HARTMAN SA & MATEUS O (2015) An overview of non-avian theropod discoveries and classification. *PalArch's J. Vertebr. Palaeont.* 12, 1–73.
- MAKOVICKY OJ, APESTEGUÍA S & AGNOLÍN FL (2005) The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437, 1007–1011.
- MAKOVICKY PJ & ZANNO LE (2011) Theropod diversity and the refinement of avian characteristics. In: DYKE G & KAISER G (eds) *Living dinosaurs: The evolutionary history of modern birds*. John Wiley & Sons, pp 9–29.
- NORELL MA & MAKOVICKY PJ (2004) Dromaeosauridae. In: WEISHAMPEL DB, DODSON P & OSMÓLSKA H (eds) *The Dinosauria*, 2nd ed., Berkeley, S. 184–209.
- O'CONNOR JK, CHIAPPE LM & BELL A (2011) Pre-modern birds: Avian divergences in the Mesozoic. In: DYKE G & KAISER G (eds) *Living dinosaurs: The evolutionary history of modern birds*. John Wiley & Sons, pp 39–114.
- SERENO PC (1997) The origin and evolution of dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 25, 435–489.
- WANG M, LI Z & ZHOU Z (2017) Insight into the growth pattern and bone fusion of basal birds from an Early Cretaceous enantiornithine bird. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 11470–11475.
- XU X, NORELL MA, WANG XL, MAKOVICKY PJ & WU XC (2002) A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature* 415, 780–784.
- 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.
- ZHOU Z (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455–471.
- ZHOU Z, WANG, X, ZHANG F & XU X (2000) Important features of *Caudipteryx* – evidence from two nearly complete new specimens. *Vertebrata Palasiatica* 38, 241–254.

Abschnitt 2.8

- BARSBOLD R, CURRIE PJ, MYHRVOLD NP, OSMÓLSKA H, TSOGTBAATAR K & WATABE M (2000a) A pygostyle from a non-avian theropod. *Nature* 403, 155–156.
- BARSBOLD R, OSMÓLSKA H, WATABE M et al. (2000b) A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: the first dinosaur with a pygostyle. *Acta Palaeont. Polon.* 45, 97–106.
- BENSON RBJ & CHOINIÈRE JN (2013) Rates of dinosaur limb evolution provide evidence for exceptional radiation in Mesozoic birds. *Proc. R. Soc.* 280B, 30131780.
- BRUSATTE SL, O'CONNOR JK & JARVIS ED (2015) The origin and diversification of birds. *Curr. Biol.* 25, R888–R898.
- CLARKE JA, ZHOU Z & ZHANG F (2006) Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui*. *J. Anat.* 208, 287–308.
- GATESY SM & DIAL KP (1996) From frond to fan: *Archaeopteryx* and the evolution of short-tailed birds. *Evolution* 50, 2037–2048.
- HU H, O'CONNOR JK, ZHOU Z (2015) A new species of Pengornithidae (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of China suggests a specialized scansorial habitat previously unknown in early birds. *PlosOne* 10(6): e0126791; doi:10.1371/journal.pone.0126791.
- KUROCHKIN EN (2006) Parallel evolution of theropod dinosaurs and birds. *Entomol. Rev.* 86, S45–S58.
- MARTYNIUK MP (2012) A field guide to Mesozoic birds and other winged dinosaurs. Vernon, NJ: Pan Aves.
- MAYR G (2017) *Avian evolution*. Wiley, Chichester.
- O'CONNOR JK & SULLIVAN C (2014) Reinterpretation of the Early Cretaceous maniraptoran (Dinosauria: Theropoda) *Zhongornis haoae* as a scansoriopterygid-like non-avian, and morphological resemblances between scansoriopterygids and basal oviraptorosaurs. *Vertebr. Palasiatica* 52, 3–30.
- O'CONNOR JK, GAO KQ & CHIAPPE LM (2010) A new ornithuromorph (Aves: Ornithothoraces) bird from the Jehol Group indicative of higher-level diversity. *J. Vertebr. Paleont.* 30, 311–321.
- O'CONNOR JK, WANG X, XIAOTING U & ZHOU Z (2015) An enantiornithine with a fan-shaped tail, and the evolution of the rectricial complex in early birds. *Curr. Biol.* 26, 114–119.
- PERSONS WS, CURRIE PJ & NORELL MA (2014) Oviraptorosaur tail forms and functions. *Acta Palaeont. Polon.* 59, 553–567.
- RASHID DJ, CHAPMAN SC, LARSSON HCE, ORGAN CL, BEBIN AG, MERZDORF CS, BRADLEY & HORNER JR (2014) From dinosaurs to birds: a tail of evolution. *Evo-Devo* 5:25, <http://www.evodevojournal.com/content/5/1/25>.
- RASHID DJ, SURYA K et al. (2018) Avian tail ontogeny, pygostyle formation, and interpretation of juvenile Mesozoic specimens. *Sci. Rep.* 8:9014
- WANG W & O'CONNOR JK (2017) Morphological coevolution of the pygostyle and tail feathers in Early Cretaceous birds. *Vertebr. Palasiatica* 55, 289–314.
- WANG M & ZHOU Z (2017) The evolution of birds with implications from new fossil evidences. In: MAINA JN (ed) *The Biology of the Avian Respiratory System*. doi:10.1007/978-3-319-44153-5_1.
- WANG M, O'CONNOR JK, PAN Y & ZHOU Z (2017) A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with unique crural feathers and an ornithuromorph

plough-shaped pygostyle. *Nat. Comm.* 8:14141.
 XU X, CHENG Y, WANG X et al. (2003) Pygostyle-like structure from *Beipiaosaurus* (Theropoda, Therizinosauroidea) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning, China. *Acta Geol. Sin.* 77, 294–298.

Abschnitt 2.9

ALTANGEREL P, NORELL MA, CHIAPPE LM & CLARK JM (1993) Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. *Nature* 362, 623–626.
 BOTELHO JF, SMITH-PAREDES D, SOTO-ACUNA S, O'CONNOR J, PALMA V & VARGAS AO (2016) Molecular development of fibular reduction in birds and its evolution from dinosaurs. *Evolution* 70, 543–554.
 MAKOVICKY PJ & ZANNO LE (2011) Theropod diversity and the refinement of avian characteristics. In: DYKE G & KAISER G (eds) *Living dinosaurs: The evolutionary history of modern birds*. John Wiley & Sons, pp 9–29.
 O'CONNOR JK, ZHENG XT, HU H, WANG XL & ZHOU ZH (2017) The morphology of *Chiappeavis magna-premaxillo* (Pengornithidae: Enantiornithes) and a comparison of aerodynamic function in Early Cretaceous avian tail fans. *Vertebr. Palasiatica* 55, 41–58.
 PETERS DS & GUTMANN WF (1976) Die Stellung des „Urvogels“ *Archaeopteryx* im Ableitungsmodell der Vögel. *Natur und Museum* 106, 265–275.
 SERENO PC (1997) The origin and evolution of dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 25, 435–489.
 WANG M, O'CONNOR JK, PAN Y & ZHOU Z (2017) A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with unique crural feathers and an ornithuromorph plough-shaped pygostyle. *Nat. Comm.* 8:14141.
 ZHOU Z & ZHANG F (2006) A beaked basal ornithurine bird (*Aves*, *Ornithurae*) from the Lower Cretaceous of China. *Zool. Scr.* 35, 363–373.

Abschnitt 2.10

BOTELHO JF, OSSA-FUENTES L, SOTO-ACUÑA S et al. (2014) New Developmental evidence clarifies the evolution of wrist bones in the dinosaur–bird transition. *PLoS Biol* 12(9): e1001957.
 CHATTERJEE S & TEMPLIN RJ (2003) The flight of *Archaeopteryx*. *Naturwissenschaften* 90, 27–32.
 MARTIN LD (2004) A basal archosaurian origin for birds. *Acta Zool. Sin.* 50, 978–990.
 NORELL MA & MAKOVICKY PJ (1999) Important features of the dromaeosaurid skeleton. II: Information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. *Amer. Mus. Novit.* 3282, 1–45.
 PETERS DS (1985) Functional and constructive limitations in the early evolution of birds. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds) *The beginnings of birds. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums*, pp 243–249.
 PETERS DS (1994) Die Entstehung der Vögel. Verändern die jüngsten Fossilfunde das Modell? In: *Morphologie & Evolution. Symposien zum 175jährigen Jubiläum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*. Frankfurt/M, pp 403–423.
 PETERS DS (2002) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347–354.
 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.* 277B, 2027–2033.

VAZQUEZ RJ (1992) Functional osteology of the avian wrist and the evolution of flapping flight. *J. Morphol.* 211, 259–268.
 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.
 XU X, HAN F & ZHAO Q (2014) Homologies and homeotic transformation of the theropod 'semilunate' carpal. *Sci. Rep.* 4:6042; doi:10.1038/srep06042

Abschnitt 2.11

AGNOLIN FL, POWELL JE, NOVAS FE & KUNDRÁT M (2012) New alvarezsaurid (Dinosauria, Theropoda) from uppermost Cretaceous of north-western Patagonia with associated eggs. *Cretaceous Res.* 35, 33–56.
 CHEN P, DONG Z & ZHEN S (1998) An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391, 147–152.
 CHIAPPE LM (2009) Downsized dinosaurs: The evolutionary transition to modern birds. *Evo. Edu. Outreach* 2, 248–256.
 CLARK JM, NORELL MA & CHIAPPE LM (1999) An oviraptorid skeleton from the Late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avian-like brooding position over an oviraptorid nest. *Am. Mus. Novit.* 3265:1–36.
 GRELLET-TINNER G & CHIAPPE LM (2004) Dinosaur eggs and nesting: implications for understanding the origin of birds. In: CURRIE PJ, KOPPELHUS EB, SHUGAR MA & WRIGHT JL (eds) *Feathered Dinosaurs*. Bloomington: Indiana Univ. Press, pp 185–214.
 GRELLET-TINNER G & MAKOVICKY P (2006) A possible egg of the dromaeosaur *Deinonychus antirrhopus*: Phylogenetic and biological implications. *Can. J. Earth Sci.* 43, 705–719.
 HINCKE MT, NYS Y, GAUTRON J, MANN K, RODRIGUEZ-NAVARRO AB & MCKEE MD (2012) The eggshell: structure, composition and mineralization. *Front. Biosci.* 17, 1266–1280.
 HORNER JR & MAKELA R (1979) Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs. *Nature* 282, 296–298.
 JACKSON FD, HORNER JR & VARRICCHIO DJ (2010) A study of a *Troodon* egg containing embryonic remains using epifluorescence microscopy and other techniques. *Cret. Res.* 31, 255–262.
 KUNDRÁT M, CRUICKSHANK ARI, MANNING TW & NUDDS J (2008) Embryos of therizinosauroid theropods from the Upper Cretaceous of China: diagnosis and analysis of ossification patterns. *Acta Zool.* 89, 231e251.
 MENG Q, LIU Y, VARRICCHIO DJ, HUANG T & GAO C (2004) Parental care in an ornithischian dinosaur. *Nature* 431, 145–146.
 NORELL MA, CLARK JM, CHIAPPE LM & DASHZEVEG S (1995) A nesting dinosaur. *Nature* 378, 774–776.
 NORELL MA, BALANOFF AM, BARTA DE & ERICKSON GM (2018) A second specimen of *Citipati osmolskae* associated with a nest of eggs from Ukhaa Tolgod, Omnogov Aimag, Mongolia. *Amer. Mus. Novit.* 3899, 44pp.
 O'CONNOR JK, ZHENG X, WANG X, WANG Y & ZHOU Z

- (2014) Ovarian follicles shed new light on dinosaur reproduction during the transition towards birds. *Natl. Sci. Rev.* 1, 15–17.
- O'CONNOR JK & ZHOU Z (2015) Early evolution of the biological bird: perspectives from new fossil discoveries in China. *J. Ornithol.* 156, Supplement 1, 333–342.
- PRUM RO (2008) Who's your daddy? *Science* 322, 1799–1800.
- SATO T, CHENG YN, WU XC, ZELENITSKY DK & HSIAO YJ (2005) A pair of shelled eggs inside a female dinosaur. *Science* 308, 375.
- VARRICCHIO DJ, JACKSON F, BORKOWSKI JJ & HORNER JR (1997) Nest and egg clutches of the dinosaur *Troodon formosus* and the evolution of avian reproductive traits. *Nature* 385, 247–250.
- VARRICCHIO DJ & JACKSON F (2004a) Two eggs sunny-side up: reproductive physiology in the dinosaur *Troodon formosus*. In: CURRIE PJ, KOPPELHUS EB, SHUGAR MA & WRIGHT JL (eds) Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds. Bloomington: Indiana University Press, p. 215–233.
- VARRICCHIO DJ & JACKSON FD (2004b) A phylogenetic assessment of prismatic dinosaur eggs from the Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. *J. Vertebr. Paleontol.* 24, 931–937.
- VARRICCHIO DJ & JACKSON FD (2016) Reproduction in Mesozoic birds and evolution of the modern avian reproductive mode. *Auk* 133, 654–684.
- VARRICCHIO DJ, MOORE JR, ERICKSON GM, NORELL MA, JACKSON FD & BORKOWSKI JD (2008) Avian paternal care had dinosaur origin. *Science* 332, 1826–1828.
- VARRICCHIO DJ, JACKSON FD, JACKSON RA & ZELENITSKY DK (2013) Porosity and water vapor conductance of two *Troodon formosus* eggs: an assessment of incubation strategy in a maniraptoran dinosaur. *Paleobiology* 39, 278–296.
- VARRICCHIO DJ, KUNDRÁT M & HOGAN J (2018) An intermediate incubation period and primitive brooding in a theropod dinosaur. *Sci. Rep.* 8:12454.
- WIEMANN J, YANG TR & NORELL MA (2018) Dinosaur egg colour had a single evolutionary origin. *Nature*, doi: 10.1038/s41586-018-0646-5
- ZELENITSKY D (2006) Reproductive traits of non-avian theropods. *J. Paleontol. Soc. Korea.* 22, 209–216.
- ZELENITSKY DK & THERRIEN F (2008) Phylogenetic analysis of reproductive traits of maniraptoran theropods and its implications for egg parataxonomy. *Palaeontology* 51, 807–816.
- ZHENG X, O'CONNOR J, HUCHZERMAYER F, WANG X, WANG Y, WANG M & ZHOU Z (2013) Preservation of ovarian follicles reveals early evolution of avian reproductive behaviour. *Nature* 495, 507–511.
- ZHENG X, O'CONNOR JK, WANG X, PAN Y, WANG Y, WANG M & ZHOU Z (2017) Exceptional preservation of soft tissue in a new specimen of *Eoconfuciusornis* and its biological implications. *Natl. Sci. Rev.* 4, 441–452.
- HENDRICKX C, HARTMAN SA & MATEUS O (2015) An overview of non-avian theropod discoveries and classification. *PalArch's J. Vertebr. Palaeont.* 12, 1–73.
- 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.
- JUNKER R (2017) Dino-Federvieh. Zum Ursprung von Vogelfeder und Vogelflug. W+W Special Paper. http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-17-1_feder-und-flug.pdf
- O'CONNOR JK & SULLIVAN C (2014) Reinterpretation of the Early Cretaceous maniraptoran (Dinosauria: Theropoda) *Zhongornis haoae* as a scansoriopterygid-like non-avian, and morphological resemblances between scansoriopterygids and basal oviraptorosaurs. *Vertebr. Palasiatica* 52, 3–30.
- O'CONNOR J, CHIAPPE LM & BELLA (2011) Pre-modern birds: Avian divergences in the Mesozoic. In: DYKE G & KAISER G (eds) Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds. John Wiley & Sons, pp 39–114.
- PETERS DS (2002) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347–354.
- RAUHUT OWM, FOTH C & TISCHLINGER H (2018) The oldest Archaeopteryx (Theropoda: Avialiae): a new specimen from the Kimmeridgian/Tithonian boundary of Schamhaupten, Bavaria. *PeerJ* 6:e4191; DOI 10.7717/peerj.4191
- TURNER AH, MAKOVICKY PJ & NORELL MA (2012) A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 371, 206 pp.
- 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.
- XU X & POL D (2013) *Archaeopteryx*, paravian phylogenetic analyses, and the use of probability-based methods for palaeontological datasets. *J. Syst. Paleol.* 12, 323–334.
- XU X, ZHAO Q, NORELL M, SULLIVAN C, HONE D, ERICKSON G, WANG XL, HAN FL & GUO Y (2009) A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Science Bulletin* 54, 430–435.
- XU X, ZHOU Z, DUDLEY R, MACKEM S, CHUONG CM, ERICKSON GM & VARRICCHIO DJ (2014) An integrative approach to understanding bird origins. *Science* 346, 1341, 1253293–1–1253293–10.

Zu Kapitel 3

- AGNOLÍN FL & NOVAS FE (2013) Avian ancestors. A review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptoria, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Springer: Dordrecht, Heidelberg, New York, London.
- ALTANGEREL P, NORELL MA, CHIAPPE LM & CLARK JM (1993) Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. *Nature* 362, 623–626.
- 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.

Abschnitt 2.12-13

- BENSON RBJ & CHOINIÈRE JN (2013) Rates of dinosaur limb evolution provide evidence for exceptional radiation in Mesozoic birds. *Proc. R. Soc.* 280B, 30131780.
- BRUSATTE SL, O'CONNOR JK & JARVIS ED (2015) The Origin and Diversification of Birds. *Curr. Biol.* 25, R888–R898.

- CHIAPPE LM (2002a) Osteology of the flightless *Patagopteryx deferraraensis* from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 281–316.
- CHIAPPE LM (2002b) Basal bird phylogeny: Problems and solutions. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 448–472.
- CHIAPPE LM & DYKE GJ (2002) The mesozoic radiation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 91–124.
- CODD JR, MANNING PL, NORELL MA & PERRY SF (2008) Avian-like breathing mechanics in maniraptoran dinosaurs. *Proc. R. Soc. Lond.* 275B, 157–161.
- CZERKAS SA & FEDUCCIA A (2014) Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird. *J. Orn.* 155, 841–851.
- DYKE GJ & NORELL MA (2005) *Caudipteryx* as a non-avian theropod rather than a flightless bird. *Acta Palaeontol. Polon.* 50, 101–116.
- FEDUCCIA A (1999) 1,2,3 = 2,3,4: Accommodating the cladogram. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 4740–4742.
- FEDUCCIA A & CZERKAS SA (2015) Testing the non-flightless hypothesis: propatagium reveals flying ancestry of oviraptorosaurs. *J. Orn.* 156, 1067–1074.
- GEIST NR & FEDUCCIA A (2000) Gravity-defying behaviors: Identifying models for protoaves. *Amer. Zool.* 40, 664–675.
- KAPLAN M (2013) Theory suggests iconic early bird lost its flight. *Nature*, doi:10.1038/nature.2013.14142
- KUNDRÁT M (2007) Avian-like attributes of a virtual brain model of the oviraptorid theropod *Conchoraptor gracilis*. *Naturwissenschaften* 94, 499–504.
- JONES TD, FARLOW JO, RUBEN JA, HENDERSON DM & HILLENIUS WJ (2000) Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature* 406, 716–718.
- MARTIN LD & CZERKAS SA (2000) The fossil record of feather evolution in the Mesozoic. *Amer. Zool.* 40, 687–694.
- MARYAŃSKA T, OSMÓLSKA H & WOLSAN M (2002) Avialan status for Oviraptorosauria. *Acta Palaeontol. Polon.* 47, 97–116.
- 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.“ *The Auk* 119, 1202–1205.
- O’CONNOR JK & SULLIVAN C (2014) Reinterpretation of the Early Cretaceous maniraptoran (Dinosauria: Theropoda) *Zhongornis haoae* as a scansoriopterygid-like non-avian, and morphological resemblances between scansoriopterygids and basal oviraptorosaurs. *Vertebr. Palasiatica* 52, 3–30.
- PAUL GS (2001) Were the respiratory complexes of predatory dinosaurs like crocodylians or 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 463–482.
- PETERS DS (2002) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347–354.
- RUBEN JA & JONES TD (2000) Selective factors associated with the origin of fur and feathers. *Amer. Zool.* 40, 585–596.
- WANG M, LI Z & ZHOU Z (2017) Insight into the growth pattern and bone fusion of basal birds from an Early Cretaceous enantiornithine bird. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 11470–11475.
- 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.
- WELLNHOFER P (2002) Die befiederten Dinosaurier Chinas. *Nat. Rdsch.* 155, 465–477.
- 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.
- ZHANG F-C, ZHOU Z-H, XU X, WANG X-L, SULLIVAN C (2008) A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbonlike feathers. *Nature* 455, 1105–1108.
- ZHOU Z, WANG, X, ZHANG F & XU X (2000) Important features of *Caudipteryx* – evidence from two nearly complete new specimens. *Vertebr. Palasiatica* 38, 241–254.

Zu Kapitel 4

- BRUSATTE S (2017) Taking wing. *Sci. Am.* 316, 48–55.
- CARRANO MT (2000) Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology* 26, 489–512.
- DECECCHI TA & LARSSON HC (2013) Body and limb size dissociation at the origin of birds: uncoupling allometric constraints across a macroevolutionary transition. *Evolution* 67, 2741–2752.
- 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.
- 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.
- O’CONNOR JK, ZHENG X, WANG X, WANG Y & ZHOU Z (2014) Ovarian follicles shed new light on dinosaur reproduction during the transition towards birds. *Natl. Sci. Rev.* 1, 15–17.
- PETERS DS & Ji Q (1999) Mußte *Confuciusornis* klettern? *J. Ornithol.* 140, 41–50.
- RASHID DJ, CHAPMAN SC, LARSSON HCE, ORGAN CL, BEBIN AG, MERZDORF CS, BRADLEY & HORNER JR (2014) From dinosaurs to birds: a tail of evolution. *Evo-Devo* 5:25, <http://www.evodevojournal.com/content/5/1/25>.
- SANZ JL, CHIAPPE LM, PÉREZ-MORENO BP, BUSCALIONI ÁD, MORATALLA JJ, ORTEGA F & POYATO-ARIZA FJ (1996) An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. *Nature* 382, 442–445.
- SANZ JL, PÉREZ-MORENO BP, CHIAPPE LM & BUSCALIONI AD (2002) The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain). In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 209–229.
- WANG X, O’CONNOR JK, MAINA JN, PAN Y, WANG M, WANG Y, ZHENG X & ZHOU Z (2018) *Archaeorhynchus* preserving significant soft tissue including probable fossilized lungs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 11555–11560.
- WANG X, PITTMAN M, ZHENG X, KAYE TG, FALK AR, HARTMAN SA & XU X (2017) Basal paravian function-

- nal anatomy illuminated by high-detail body outline. *Nat. Comm.* 8:14576, doi: 10.1038/ncomms14576
- WANG M & ZHOU Z (2017) The evolution of birds with implications from new fossil evidences. In: MAINA JN (ed) *The Biology of the Avian Respiratory System*, DOI 10.1007/978-3-319-44153-5_1.
- XU X, ZHOU Z, DUDLEY R, MACKEM S, CHUONG CM, ERICKSON GM & VARRICCHIO DJ (2014) An integrative approach to understanding bird origins. *Science* 346, 1341, 1253293-1 - 1253293-10.
- ZHANG F & ZHOU Z (2000) A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science* 290, 1955-1959.
- ZHENG X, O'CONNOR J, HUCHZERMAYER F, WANG X, WANG Y, WANG M & ZHOU Z (2013) Preservation of ovarian follicles reveals early evolution of avian reproductive behaviour. *Nature* 495, 507-511.
- ZHENG X, O'CONNOR JK, HUCHZERMAYER F, WANG X, WANG Y, et al. (2014) New specimens of *Yanornis* indicate a piscivorous diet and modern alimentary canal. *PLoS ONE* 9(4): e95036.
- ZHENG X, O'CONNOR JK, WANG X, PAN Y, WANG Y, WANG M & ZHOU Z (2017) Exceptional preservation of soft tissue in a new specimen of *Eoconfuciusornis* and its biological implications. *Natl. Sci. Rev.* 4, 441-452.
- ZHOU Z (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455-471.
- ZHOU Z & ZHANG F (2003) Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Can. J. Earth Sci.* 40, 731-747.
- ZHOU Z & ZHANG F (2006a) A beaked basal ornithurine bird (*Aves*, *Ornithurae*) from the Lower Cretaceous of China. *Zool. Scr.* 35, 363-373.
- ZHOU Z & ZHANG F (2006b) Mesozoic birds of China – a synoptic review. *Vertebr. Palasiatica* 44, 74-98.
- HOU L (2001) *Mesozoic Birds of China*. Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Phoenix Valley Provincial Aviary of Taiwan.
- HOU LH, MARTIN LD, ZHOU Z & FEDUCCIA A (1996) Early adaptive radiation of birds: Evidence from fossils from northeastern China. *Science* 274, 1164-1167.
- HOU LH, MARTIN LD, ZHOU ZH, FEDUCCIA A & ZHANG FC (1999) A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis*. *Nature* 399, 679-682.
- KÄMPFE L (2003) Federentstehung und Vogelflug – neue evolutionsbiologische Gesichtspunkte. *Praxis der Nat. - Biol.* 6/52, 40-48.
- KUNDRÁT M (2007) Avian-like attributes of a virtual brain model of the oviraptorid theropod *Conchoraptor gracilis*. *Naturwissenschaften* 94, 499-504.
- 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 & CZERKAS SA (2000) The fossil record of feather evolution in the Mesozoic. *Amer. Zool.* 40, 687-694.
- MARTIN LD & ZHOU Z (1997) *Archaeopteryx*-like skull in enantiornithine bird. *Nature* 389, 556.
- MARTIN LD, ZHOU Z; HOU L & FEDUCCIA A (1998) *Confuciusornis sanctus* compared to *Archaeopteryx lithographica*. *Naturwissenschaften* 85, 286-289.
- MARTYNIUK MP (2012) *A field guide to Mesozoic birds and other winged dinosaurs*. Vernon, NJ: Pan Aves.
- MAYR G (2017) Pectoral girdle morphology of Mesozoic birds and the evolution of the avian supracoracoideus muscle. *J. Orn.* 158, 859-867.
- O'CONNOR JK & SULLIVAN C (2014) Reinterpretation of the Early Cretaceous maniraptoran (Dinosauria: Theropoda) *Zhongornis haoae* as a scansoriopterygid-like non-avian, and morphological resemblances between scansoriopterygids and basal oviraptorosaurs. *Vertebr. Palasiatica* 52, 3-30.
- O'CONNOR JK, SUN C, XU X, WANG X & ZHOU Z (2012) A new species of *Jeholornis* with complete caudal integument. *Hist. Biol.* 24, 29-41.
- O'CONNOR J, WANG X, SULLIVAN C, ZHENG X, TUBARO P, ZHANG X & ZHOU Z (2013) Unique caudal plumage of *Jeholornis* and complex tail evolution in early birds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 17404-17408.
- O'CONNOR JK & ZELENKOV NV (2013) The phylogenetic position of *Ambiortus*: Comparison with other Mesozoic birds from Asia. *Paleont. J.* 47, 1270-1281.
- O'CONNOR JK & ZHOU Z (2013) A redescription of *Chaoyangia beishanensis* (*Aves*) and a comprehensive phylogeny of Mesozoic birds. *J. Syst. Palaeont.* 11, 889-906.
- O'CONNOR JK & ZHOU Z (2015) Early evolution of the biological bird: perspectives from new fossil discoveries in China. *J. Ornithol.* 156, Supplement 1, 333-342.
- O'CONNOR JK, ZHENG XT, SULLIVAN C, CHUONG CM, WANG XL, LI A, WANG Y, ZHANG XM & ZHOU ZH (2015) Evolution and functional significance of derived sternal ossification patterns in ornithothoracine birds. *J. Evol. Biol.* 28, 1550-1567.
- PETERS DS (2002) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347-354.
- 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, 363-383.
- SERENO PC (1999) The evolution of dinosaurs. *Science*

- SHIPMAN P (1998) Taking Wing: *Archaeopteryx* and the evolution of bird flight. New York: Simon and Schuster.
- STOKSTAD E (2002) Fossil bird from China turns tail, spill guts. *Science* 297, 495–496.
- SULLIVAN C, XU X & O'CONNOR JK (2016) Complexities and novelties in the early evolution of avian flight, as seen in the Mesozoic Yanliao and Jehol Biotas of Northeast China. *Palaeoworld*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.palwor.2016.12.001>.
- SUMIDA SS & BROCHU CA (2000) Phylogenetic context for the origin of feathers. *Amer. Zool.* 40, 486–503.
- WANG M, O'CONNOR JK, PAN Y & ZHOU Z (2017) 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 M, ZHENG X, O'CONNOR JK et al. (2015) The oldest record of ornithuromorpha from the early cretaceous of China. *Nat. Comm.* 6:6987, doi:10.1038/ncomms7987.
- WANG X, ZHANG Z, GAO C, HOU L, MENG Q & LIU J (2010) A new enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Western Liaoning, China. *The Condor* 112, 432–437.
- WELLNHOFFER P (2000) Hornschnabel bei *Confuciusornis*. *Nat. Rdsch.* 53, 37–38.
- 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 & POL D (2013) *Archaeopteryx*, paravian phylogenetic analyses, and the use of probability-based methods for palaeontological datasets. *J. Syst. Paleol.* 12, 323–334.
- ZHANG Z, CHENG D, ZHANG H & HOU L (2014) A large enantiornithine bird from the Lower Cretaceous of China and its implication for lung ventilation. *Biol. J. Linn. Soc.* 113, 820–827.
- ZHANG F, ZHOU Z, HOU L & GU G (2001) Early diversification of birds: Evidence from a new opposite bird. *Chin. Sci. Bull.* 46, 945–949.
- 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 X, O'CONNOR JK, WANG X, PAN Y, WANG Y, WANG M & ZHOU Z (2017) Exceptional preservation of soft tissue in a new specimen of *Eoconfuciusornis* and its biological implications. *Natl. Sci. Rev.* 4, 441–452.
- ZHOU Z (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455–471.
- 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., pp 160–183.
- ZHOU Z & ZHANG F (2002) A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature* 418, 405–409.
- ZHOU Z & ZHANG F (2003) *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften* 90, 220–225.
- ZHOU S, ZHOU ZH & O'CONNOR JK (2012) A new basal beaked ornithurine bird from the Lower Cretaceous of western Liaoning, China. *Vertebr. Palasiatica* 50, 9–24
- ZU KAPITEL 6
- ## Rahonavis
- AGNOLIN FL & NOVAS FE (2013) Avian ancestors: A review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptorina, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Springer: Dordrecht, Heidelberg, New York, London.
- CHIAPPE LM & DYKE GJ (2006) The early evolutionary history of birds. *J. Paleont. Soc. Korea* 22, 133–151.
- FORSTER CA, SAMPSON SD, CHIAPPE L & KRAUSE DW (1998) The theropod ancestry of birds: New evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science* 279, 1915–1919.
- MAKOVICKY PJ, APESTEGULÀ S & AGNOLIN F (2005) The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437, 1007–1011.
- NORELL MA, CLARK JM, TURNER AH, MAKOVICKY PJ, BARSBOLD R & ROWE T (2006) A new dromaeosaurid theropod from Ukhaa Tolgod (Omnogovi, Mongolia). *Am. Mus. Novit.* 3545, 1–51.
- WELLNHOFFER P (2009) *Archaeopteryx. The icon of evolution*. München: Pfeil.
- ## Mononykus
- ALTANGEREL P, NORELL MA, CHIAPPE LM & CLARK JM (1993) Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. *Nature* 362, 623–626.
- CHIAPPE LM & DYKE GJ (2002) The mesozoic radiation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 91–124.
- CHIAPPE LM, NORELL MA & CLARK JM (1998) The skull of a new relative of the stem group bird *Mononykus*. *Nature* 392, 275–278.
- CHIAPPE LM, NORELL MA & CLARK JM (2002) The Cretaceous short-armed Alvarezsauridae: *Mononykus* and its kin. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 87–120.
- CHOINIÈRE JN, XU X, CLARK JM, FORSTER CA, GUO Y & HAN F (2010) A basal alvarezsaurid theropod from the Early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science* 327, 571–574.
- CHOINIÈRE JN, CLARK JM, NORELL MA & XU X (2014) Cranial osteology of *Haplocheirus sollers* Choiniere et al., 2010 (Theropoda: Alvarezsauridae). *Amer. Mus. Nov. No.* 3814, 1–44.
- GATESY SM & DIAL KP (1996) From frond to fan: *Archaeopteryx* and the evolution of short-tailed birds. *Evolution* 50, 2037–2048.
- MAKOVICKY PJ & ZANNO LE (2011) Theropod diversity and the refinement of avian characteristics. In: DYKE G & KAISER G (eds) *Living dinosaurs: The evolutionary history of modern birds*. John Wiley & Sons, pp 9–29.
- NORELL MA, CHIAPPE L & CLARK JM (1993) *Mononykus olecranus*, an unusual new bird from the Cretaceous of Mongolia. *J. Vertebr. Paleont.* (Supplement Abstract) 13, 51A.
- NOVAS FE & POL D (2002) Alvarezsaurid relationships reconsidered. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, 121–128.
- PADIAN K & CHIAPPE LM (1998) The origin an early

evolution of birds. *Biol. Rev.* 73, 1–42.

PETERS DS (1994) Die Entstehung der Vögel. Verändern die jüngsten Fossilfunde das Modell? In: *Morphologie & Evolution. Symposien zum 175jährigen Jubiläum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*. Frankfurt/M, pp 403–423.

SENER P (2005) Function in the stunted forelimbs of *Mononykus olecranus* (Theropoda), a dinosaurian anteater. *Paleobiology* 31, 373–381.

SERENO PC (1997) The origin and evolution of dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 25, 435–489.

XU X, CHOINIERE J, TAN Q et al. (2018) Two Early Cretaceous fossils document transitional stages in Alvaresaurian dinosaur evolution. *Curr. Biol.* 28, 1–8.

ZHOU Z (1995) Is *Mononykus* a bird? *The Auk* 112, 958–963.

ZHOU Z (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455–471.

Avimimus

CLARK JM, NORELL MA & MAKOVICKY PJ (2002) Cladistic approaches to the relationships of birds to other tetrapod dinosaurs. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, 31–64.

FUNSTON GF, CURRIE PJ, EBERTH DA, RYAN MJ, CHINZORIG T, BADAMGARAV D & LONGRICH NR (2016) The first oviraptorosaurs (Dinosauria: Theropoda) bonebed: evidence of gregarious behaviour in a maniraptoran theropod. *Sci. Rep.* 6:35782, doi:10.1038/srep35782

HOLTZ TJ Jr. (1994) The phylogenetic position of the Tyrannosauridae. Implications for theropod systematics. *J. Paleontol.* 68, 1100–1117.

MOLNAR RE (1985) Alternatives to *Archaeopteryx*: a survey of proposed early or ancestral birds. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds) *The beginnings of birds*. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 209–217.

NORMAN DB (1990) Problematic Theropoda: „Coelurosauria“. In: WEISHAMPEL DB, DODSON P & OSMÓLSKA H (eds) *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, pp. 280–305.

TSUIHJI T, WITMER LM, WATABE M, BARSBOLD R, TSOGTBAATAR K, SUZUKI S & KHATANBAATAR P (2017) New information on the cranial morphology of *Avimimus* (Theropoda: Oviraptorosauria). *J. Vertebr. Paleont.*, doi:10.1080/02724634.2017.1347177.

VICKERS-RICH P, CHIAPPE LM & KURZANOV S (2002) The enigmatic birdlike dinosaur *Avimimus portentosus*: Comments and a pictorial atlas. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 65–86.

ZHOU Z (1995) Is *Mononykus* a bird? *The Auk* 112, 958–963.

Incisivosaurus

XU X, CHENG YN, WANG XL & CHANG CH (2002) An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China. *Nature* 419, 291–293.

BALANOFF AM, NORELL MA, HOGAN AVC & BEVER GS

(2018) The endocranial cavity of oviraptorosaur dinosaurs and the increasingly complex, deep history of the avian brain. *Brain Behav. Evol.* 91, 125–135.

Unenlagia

NOVAS FE & PUERTA PF (1997) New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387, 390–392.

NORELL MA & MAKOVICKY PJ (1999) Important features of the dromaeosaurid skeleton. II: Information from newly collected specimens of *Vélociraptor mongoliensis*. *Amer. Mus. Novit.* 3282, 1–45.

Eoalulavis

O’CONNOR J, CHIAPPE LM & BELL A (2011) Pre-modern birds: Avian divergences in the Mesozoic. In: DYKE G & KAISER G (eds) *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*. John Wiley & Sons, pp 39–114.

SANZ JL, CHIAPPE LM, PÉREZ-MORENO BP, BUSCALIONI ÁD, MORATALLA JJ, ORTEGA F & POYATO-ARIZA FJ (1996) An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. *Nature* 382, 442–445.

SANZ JL, PÉREZ-MORENO BP, CHIAPPE LM & BUSCALIONI AD (2002) The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain). In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) *Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 209–229.

SHIPMAN P (1997) Birds do it... did dinosaurs? *New Scientist* 1, 27–31.

Ambiortus

KUROCHKIN EN (1985) A true carinate bird from Lower Cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of Early Cretaceous birds in Asia. *Cret. Res.* 6, 271–278.

KUROCHKIN EN (1999) The relationships of the Early Cretaceous *Ambiortus* and *Otogornis* (Aves: Ambiortiformes). In: OLSON S (ed) *Avian Paleontology at the Close of the 20th Century: Proceedings of the 4th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 89, pp. 275–284.

YOU HL, LAMANNA MC et al. (2006) A nearly modern amphibious bird from the Early Cretaceous of north-western China. *Science* 312, 1640–1643.

Protopteryx

HU H, O’CONNOR JK, ZHOU Z (2015) A New Species of Pengornithidae (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of China Suggests a Specialized Scansorial Habitat Previously Unknown in Early Birds. *PlosOne* 10(6): e0126791; doi:10.1371/journal.pone.0126791

WANG X, O’CONNOR JK, ZHENG X, WANG M, HU H & ZHOU Z (2014) Insights into the evolution of rachis dominated tail feathers from a new basal enantiornithine (Aves: Ornithothoraces). *Biol. J. Linn. Soc.*

113, 805–819.

ZHANG F & ZHOU ZA (2000) A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science* 290, 1955–1959.

Archaeorhynchus

WANG X, O'CONNOR JK, MAINA JN, PAN Y, WANG M, WANG Y, ZHENG X & ZHOU Z (2018a) *Archaeorhynchus* preserving significant soft tissue including probable fossilized lungs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 11555–11560.

Orienantius

JUNKER R (2015) Alte Vögel mit moderner Flugkunst. https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n233.php

LIU D, CHIAPPE LM, ZHANG Y, SERRANO FJ & MENG Q (2018) Soft tissue preservation in two new enantiornithine specimens (*Aves*) from the Lower Cretaceous Huajiying Formation of Hebei Province, China. *Cretaceous Res.*, doi: <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.10.017>.

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.

Jinguoformis

WANG M, STIDHAM TA & ZHOU Z (2018b) A new clade of basal Early Cretaceous pygostylian birds and developmental plasticity of the avian shoulder girdle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 10708–10713.

WANG M, WANG X, WANG Y & ZHOU Z (2016) A new basal bird from China with implications for morphological diversity in early birds. *Sci Rep.* 6:19700, doi: [10.1038/srep19700](https://doi.org/10.1038/srep19700)

Zu Kapitel 7

AGNOLIN FL, MOTTAMJ, BRISSÓN EGLI F, LO COCO G & NOVAS FE (2019) Paravian Phylogeny and the Dinosaur-Bird Transition: An Overview. *Front. Earth Sci.* 6:252, doi: [10.3389/feart.2018.00252](https://doi.org/10.3389/feart.2018.00252)

BENTON MJ (2014) How birds became birds. *Science* 345, 508–509.

BRUSATTE S (2017) A Mesozoic aviary. *Science* 355,

792–794.

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.

CHIAPPE LM (2009) Downsized dinosaurs: The evolutionary transition to modern birds. *Evo. Edu. Outreach* 2, 248–256.

CURRIE PJ (1997) Theropods. In: FARLOW JO & BRETT-SURMAN MK (eds) *The complete dinosaur*. Indiana Univ. Press, 216–233.

FEDUCCIA A (2012) Riddle of the feathered dragons. *Hidden birds of China*. Yale University Press. New Haven and London.

FOTH C & RAUHUT OWM (2017) Re-evaluation of the Haarlem *Archaeopteryx* and the radiation of maniraptoran theropod dinosaurs. *BMC Evol. Biol.* 17:236, doi: [10.1186/s12862-017-1076-y](https://doi.org/10.1186/s12862-017-1076-y)

GLAUBRECHT M (1998) Archys Sippschaft. *Bild der Wissenschaft* 1998/9, 32–37.

KUROCHKIN EN (2006) Parallel evolution of theropod dinosaurs and birds. *Entomol. Rev.* 86, S45–S58.

LEIGH JR EG (2014) Alan Feduccia's Riddle of the Feathered Dragons: what reptiles gave rise to birds? *Evo. Edu. Outr.* 2014, 7:9.

LEMASTER JC (2018) Evolution's waiting-time problem and suggested ways to overcome it—A critical survey. *BIO-Complexity* 2018 (2):1–9; doi: [10.5048/BIO-C.2018.2](https://doi.org/10.5048/BIO-C.2018.2).

O'CONNOR J, CHIAPPE LM & BELLA A (2011) Pre-modern birds: Avian divergences in the Mesozoic. In: DYKE G & KAISER G (eds) *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*. John Wiley & Sons, pp 39–114.

PUTTICK MN, THOMAS GH & BENTON MJ (2014) High rates of evolution preceded the origin of birds. *Evolution* 68, 1497–1510.

SCHERER S (Hg., 1993) *Typen des Lebens*. Studium Integrale. Berlin.

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.

SULLIVAN, XU X & O'CONNOR JK (2016) Complexities and novelties in the early evolution of avian flight, as seen in the Mesozoic Yanliao and Jehol Biotas of Northeast China. *Palaeoworld*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.palwor.2016.12.001>

XU X, ZHOU Z, DUDLEY R, MACKEM S, CHUONG CM, ERICKSON GM & VARRICCHIO DJ (2014) An integrative approach to understanding bird origins. *Science* 346, 1341, 1253293–1 – 1253293–10.

Originalzitate und weitere Informationen

- ¹ „In truth, birds *are* dinosaurs—they are one of the many subgroups that can trace their heritage back to the common ancestor of dinosaurs ... You can think of it this way: birds are dinosaurs in the same way that bats are an aberrant type of mammal that can fly“ (BRUSATTE 2017, 53).
- ² „The origin of birds is now one of the best understood major transitions in the history of life“ (BRUSATTE et al. 2015, R888).
- ³ Die Positionierung der Gruppen im Cladogramm ist umstritten (vgl. Kapitel 7).
- ⁴ „Instead the morphospace we produced was a mess: birds were interspersed among a bigger cloud of dinosaurs. There was no clear separation between them, indicating that the transition was so slow as to be imperceptible“ (BRUSATTE 2017, 55).
- ⁵ Allerdings ist gerade dieses bedeutsame Merkmal diesbezüglich umstritten: Manche Forscher halten Formen mit flächigen Federn für Vögel (ggf. sekundär flugunfähig). Und ob man (bei anderen Gattungen) haarartige Anhänge überhaupt als Federn interpretieren soll, ist stark theorieabhängig und nicht offensichtlich. Vergleiche dazu die genauere Analyse von JUNKER (2017).
- ⁶ Wichtig für starke Beweglichkeit des Handgelenks (beim Flug und Falten der Flügel am Boden)
- ⁷ Die Homologieverhältnisse sind hier aber umstritten, vgl. die Übersichtsarbeit von ULLRICH (2008).
- ⁸ Diese Fortsätze stabilisieren den Brustkorb und spielen eine Rolle bei der Einatmung. Siehe https://en.wikipedia.org/wiki/Uncinate_processes_of_ribs
- ⁹ Vgl. dazu DODSON (2000, 507): „In any case, the point is clear that the conclusion that a bird is a dinosaur is not a fact of nature but literally an artifact of the cladistic system.“
- ¹⁰ „According to this story, the development of flight was chaotic, with different dinosaurs experimenting with different airborne behaviors using different airfoil and feather arrangements (see the figure), until ultimately only modern birds survived“ (BRUSATTE 2017, 792).
- ¹¹ „... 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). – BRUSATTE (2017, 793) kommentiert: „Furthermore, looking at trends across the family tree, Dececchi et al. found no pattern of progressive refinement in aerial ability beginning with the origin of wings.“
- ¹² Although some paravians like *Microaptor* may have been able to power themselves through the air, the authors found that not all paravians had this ability. Nor was the common ancestor of paravians and birds clearly a lift-producing flapper. Coupled with the many morphological differences among winged paravians and early birds, this suggests that powered flight may not have been a singular innovation of the lineage that led to modern birds, but a behavior that many different groups of small, feathered, winged paravians achieved independently“ (BRUSATTE 2017, 793).
- ¹³ Die Deutung der verwandten Scansoriopterygiden-Art *Yi qi* als Flieger mit Flughaut war zuvor nicht ganz unumstritten.
- ¹⁴ Die Merkmalskombination aus einfachen Federn, befiederten Beinen, kurzen Vorderextremitäten und Merkmalen, die auf ein Bodenleben hinweisen, ist evolutionstheoretisch unerwartet. 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 *Microaptor*.“ Für einen Bodenstart eines schnellen Läufers sind befiederte Beine nachteilig; für den Baumstart passen die kurzen Vorderextremitäten und das Leben auf dem Waldboden nicht. Weitere Diskussion: Zu *Anchiornis*: JUNKER (2018a); zu *Serikornis*: JUNKER (2018b).
- ¹⁵ „*Propteryx* retains a feather type that has never before been described: It lacks barbs or rami at the proximal end“ (ZHANG & ZHOU 2000, 1957). Ähnlich waren noch lange Schwanzfedern von *Confuciusornis* ausgebildet. „Such a feather structure, including those of some long tail feathers of *Confuciusornis* (Fig. 1C) and at least four other enantiornithines, is different from those of all other known fossil and modern feathers“ (ZHANG & ZHOU 2000, 1957).
- ¹⁶ „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).
- ¹⁷ Die Alula dient bei heutigen Vögeln als Landeklappe und verhindert, dass der Luftstrom um den Flügel bei langsamen Geschwindigkeiten abreißt.
- ¹⁸ „This is the first experimental evidence that the alula functions as a vortex generator that increases the lift force and enhances manoeuvrability in flights at high angles of attack“ (LEE et al. 2015, 1).
- ¹⁹ Nur die Küken des Hoatzin haben kleine Zähne, die sie einsetzen, um aus dem Ei zu schlüpfen und die sie danach abwerfen (<https://theconversation.com/how-did-dinosaurs-evolve-beaks-and-become-birds-scientists-think-they-have-the-answer-84633>).
- ²⁰ MARTYNIUK (2012, 43) schreibt weiter: „A tooth protruding from the beak, relegating the keratin itself to essentially the gums, would have rendered the beak useless anyway. Teeth protruding from a beak would have been a redundancy, an expense that would not have been evolutionarily advantageous.“
- ²¹ „Weightsaving hypotheses have been rejected by recent studies and fail to explain the tradeoff between tooth loss and beak development in nonvolant theropod lineages, ...“ (WANG et al. 2017, 10930).
- ²² Der Schnabel ist rynchokinetisch ausgebildet.

- 23 „The larger, cursorial oviraptorosaurs and ornithomimids would be expected to have no such limitations yet teeth disappear rapidly in these lineages. The presence of numerous teeth in the advanced Late Cretaceous ornithurine *Ichthyornis* suggests teeth (and the robust mandible required to bear them) presented no impediment to flight“ (O’CONNOR 2019, 192).
- 24 „Derived members of this clade are characterized by ... an edentulous premaxilla and dentary tip, suggesting the presence of a rostral rhamphotheca; ...“ (LAUTENSCHLAGER et al. 2013, 20657).
- 25 vgl. <https://www.spektrum.de/lexikon/neurowissenschaft/cerebralisation/1991>
- 26 „Birds are distinct among living reptiles in the degree to which their brains, particularly their forebrains, are expanded relative to body size. This index of encephalization ranges from six to eleven times higher in birds than other groups, and comparably large indices are known only among mammals“ (BALANOFF et al. 2013, 93f.).
- 27 Thus, with regard to the evolution of the unique avian brain, phylogeny again demonstrates how highly derived avian traits were acquired in stepwise fashion throughout theropod evolutionary history“ (MAKOVICKY & ZANNO 2011, 21).
- 28 „Contrary to *Archaeopteryx*, the shortened olfactory tract and cerebellum overtopping cerebral hemispheres of *Conchoraptor* resemble conditions in modern birds. Calculating brain mass relative to body mass indicates that *Conchoraptor* falls within the range of extant birds, whereas *Archaeopteryx* occupies a marginal position“ (KUNDRÁT 2007, 499).
- 29 „... structures once considered unique to the avian brain evolved independently, or at least semi-independently“ (BALANOFF et al. 2014, 13).
- 30 Aus der Tatsache, dass *Archaeopteryx* trotz eines geringen EQ fliegen konnte, folgern sie weiter, dass dies in irgendeiner Form auch für einige Arten gelten müsse, die nicht zu den Avialae gerechnet werden. Das werde auch durch die Befiederung des Dromaesauriden *Microraptor* und des Troodontiden *Anchiornis* bestätigt (BALANOFF et al. 2013, 93, 96).
- 31 „Most of the endoneurocranial attributes, however, have a less birdlike appearance in *Conchoraptor* than do corresponding structures in *Archaeopteryx* and modern birds“ (KUNDRÁT 2007, 499; Liste von Merkmalen auf S. 503).
- 32 „*Archaeopteryx* is closer to crown birds than to non-avian maniraptorans in brain and skull-roof shape despite having a plesiomorphic endocranial volume“ (FABBRI et al. 2017, 1546).
- 33 „Here we show the reconstruction of the braincase from which we derived endocasts of the brain and inner ear. These suggest that *Archaeopteryx* closely resembled modern birds in the dominance of the sense of vision and in the possession of expanded auditory and spatial sensory perception in the ear. We conclude that *Archaeopteryx* had acquired the derived neurological and structural adaptations necessary for flight“ (ALONSO et al. 2044, 666). In Bezug auf die Gehirngröße unterschreitet *Archaeopteryx* die untere Grenze der Spanne bei heutigen Vögel; sein Gehirn ist aber dreimal so groß wie das Gehirn von Reptilien mit vergleichbarer Körpergröße: „Birds with the same body mass as *Archaeopteryx* have from one-third (for example, galliforms and columbiforms) to five times (for example, psittaciforms and passeriforms) bigger brains. However, the brain of *Archaeopteryx* is about three times the volume of those of non-avian reptiles of equivalent size“ (ALONSO et al. 2004, 668).
- 34 „Formed by midline fusion of the clavicles, the furcula is marked by considerable structural diversity (...), varying widely in terms of interclavicular angle, profile curvature (U- to V-shapes), anteroposterior curvature, and development of the hypocleideum and articular facets or epicleideum; ...“ (CLOSE & RAYFIELD 2012, 1).
- 35 Die Funktionen der Furcula können nach BOCK (2013, 1236) je nach Art unterschiedlich sein: „(a) serving as the site of origin for the cranialmost muscle fibers of the m. pectoralis; (b) maintaining a space for the passage of the esophagus and trachea; (c) acting as a spring maintaining the distance between the right and left shoulders of the pectoral girdle; (d) storing energy of the major flight muscles; (e) serving as protection for the cranial end of the bird’s trunk in some diving birds; and (f) assisting in respiration during flight.“
- 36 „1. occupy a similar, mid-ventral position in the pectoral apparatus; 2. fail to co-exist within the same individual (no vertebrate, fossil or living, has both clavicles and a furcula); and 3. develop via intramembranous ossification, a mode of skeletogenesis that is otherwise atypical for the postcranial skeleton“ (HALL & VOICKARYOUS 2015, 440).
- 37 „Because the architecture of the dinosaur shoulder is so dramatically different from that of *Archaeopteryx* as well as modern birds, it seems unlikely that any of these structures could have articulated or functioned in a manner similar to the bird furcula or the hypertrophied furcula of the first bird, *Archaeopteryx* (Martin 1991), which is a large, flat, U-shaped structure lacking the hypocleidium ...“ (FEDUCCIA 1999, 77).
- 38 „There no longer remains doubt that the furcula of birds is homologous to the clavicles of tetrapods. Both phylogenetic and developmental data strongly support this conclusion“ (NESBITT et al. 2009, 874).
- 39 „But we still don’t know whether the furcula represents the interclavicle, a neomorph or fused clavicles“ (HALL & VICKARYOUS 2015, 450).
- 40 Dollos Gesetz besagt, dass wenn eine Struktur im Laufe der Evolution verloren gegangen sein soll, sie nicht mehr in gleicher Form reevolviere könne.
- 41 „These specimens mark the earliest confirmed record of furculae to date, both temporally and phylogenetically“ (TYKOSKI et al. 2002, 728).
- 42 Ähnlich sehen TYKOSKI et al. (2002, 728, 732). „Given the abundant missing data with respect to basal theropods, the furcula may yet prove apomorphic for Theropoda“ (TYKOSKI et al. 2002, 732).
- 43 NESBITT et al. betrachten diese Deutung bei den Alvarezsauriden wegen deren schlechter Erhaltung als möglich: „... alvarezsaurids are known from a few largely incomplete specimens making the absence of a furcula possibly a result of taphonomic processes“ (NESBITT et al. 2009, 872). CHIAPPE et al. (2002, 102) geben aber zu bedenken: „The scapula, coracoid, and sternum are well known in both *Mononykus* and *Shuvuuia*. Portions of the scapulocoracoid and coracoid are preserved for Alvarezsaurus and Patagonykus, respectively. None of the available specimens of these taxa preserves a furcula. The fact that some of these (e.g., MGI 100/977) are exquisitely preserved and articulated suggests that this element was probably absent in Alvarezsauridae, ...“
- 44 So bei den Ornithomimosauria. „No unambiguously recognizable clavicle or furcula has been found in any ornithomimid even though well-preserved

- completely articulated specimens are known from many taxa. ... It is unclear if the furcula was never preserved, if it was not ossified, or if it did not form at all. The absence of a furcula would be interpreted as a secondary loss following the phylogeny presented here“ (NESBITT et al. 2009, 872).
- 45 It is difficult to say unequivocally whether the furcula arose many times independently or was lost more than once, and for which taxon or taxa its presence is diagnostic. This is because our current knowledge of the distribution of clavicular elements among non-avian theropods is incomplete, no clear consensus with regards to hypotheses of theropod phylogeny“ (TYKOSKI et al. 2002, 730f.). Vgl. auch MAKOVICKY & CURRIE (1998, 147): „Rather, the known patchy distribution of the furcula within theropods is most parsimoniously interpreted either as a number of independent evolutions of clavicular fusion (...), or as a large number of independent losses of a plesiomorphic feature. Because clavicles are of dermal origin, the absence of a furcula may reflect an unossified, and perhaps juvenile stage, or simply be due to non-recovery or misidentification.“
- 46 „The early evolution of the furcula shows that most features found in the furcula of extant birds are found in all theropods. Only small changes separate the furculae of early theropods such as *Coelophysis bauri* from those of more derived forms such as *Archaeopteryx lithographica*. It is now clear that all major theropod clades have furculae plesiomorphically. Clades and taxa in which furculae are not found can now be interpreted as a result of preservational bias or a secondary loss“ (NESBITT et al. 2009, 873).
- 47 „The furculae of early avialans are nearly identical to closely related clades such as Dromeosauridae [sic] and Troodontidae. Only the early ornithurines possess a furcula typical of extant avian clades“ (NESBITT et al. 2009, 874).
- 48 „If this is a pervasive characteristic of flightless birds, why would one expect to find a fully developed furcula in flightless bipedal dinosaurs?“ (FEDUCCIA 1999, 265).
- 49 „Unfortunately the complete gastral basket is only known in a handful of derived theropod taxa (n=15) leaving any resultant trends highly subject to distortion due to preservational bias“ (O’CONNOR et al. 2015, 142).
- 50 „Differences in the size range encompassed by Theropoda (ranging a whole order of magnitude) versus Mesozoic Aves indicate that two groups did not share the same relationship (if any) between size and number of gastralia, indicating different evolutionary trajectories (Fig. 4)“ (O’CONNOR et al. 2015, 144).
- 51 „Although intuitively we may infer the presence of a sternum might limit the number of gastralia, restricting them caudally, observations between non-avian paravians and basal birds with and without sterna of similar size are comparable (Table 1). The complete gastral basket of *Anchiornis* appears to be composed of approximately 13–14 pairs of gastralia. Despite its rostrocaudally elongate sternum, we estimate the gastral basket in the similarly sized taxon *Microraptor gui* was formed by 14–15 pairs of Gastralia“ (O’CONNOR et al. 2015, 144).
- 52 „Incongruous with other Early Cretaceous birds, *Jeholornis* only preserves eight to nine pairs of gastralia (Fig. 3A), despite the fact it is roughly the same size as *Sapeornis* and has a sternum fairly similar to that of *Confuciusornis*“ (O’CONNOR et al. 2015, 145).
- 53 „Within the derived clade Ornithothoraces (Enantiornithes+Ornithuromorpha) there is an apparent trend towards smaller gastral baskets in more derived taxa with increasingly complex sternal morphologies, with an inverse correlation to body size“ (O’CONNOR et al. 2015, 145).
- 54 „The gastralia of non-avian maniraptoran theropods are highly derived, cross the midline and articulate with two gastralia from the opposite side of the body“ (CODD et al. 2008, 160).
- 55 „The sternum is the largest bone in the modern avian skeleton; it has many functions, almost of all of which are thought to be related to flight, ... This large bone provides attachment surface for the powerful flight muscles, the *m. supracoracoideus* and *m. pectoralis*; the former contributes to lifting the wing during flight and is especially important during takeoff, whereas the latter is primarily responsible for the downstroke. These large muscles typically account for 25–35% of the average neornithine body mass“ (ZHENG et al. 2012, 2).
- 56 „We have observed more than 200 specimens of *Anchiornis*, the earliest known feathered dinosaur, and nearly 100 specimens of *Sapeornis*, one of the basal-most birds, and recognize no sternal ossifications. We propose that the sternum may have been completely lost in these two taxa (and *Archaeopteryx* as well) based on histological analysis and the excellent preservation of soft-tissue structures, thus suggesting the absence of a sternum could represent the plesiomorphic avian condition“ (ZHENG et al. 2014, 13900).
- 57 „*Sapeornis* notably lacks an ossified sternum (Zhou and Zhang, 2002a), which is also absent in the basal most avian *Archaeopteryx* (Wellnhofer and Tischlinger, 2004) and the Troodontidae, ... and ossified sternal plates are present in the Dromaeosauridae (Paraves), Oviraptorosauria (Maniraptora), and a number of other groups of dinosaurs (Chiappe et al., 2002; Galton and Upchurch, 2004; Norell and Makovicky, 2004; Osmólska et al., 2004) making their apparent absence at the base of the avian clade perplexing“ (O’CONNOR et al. 2015, 135).
- 58 „The distribution of dinosaur sterna suggests that their presence is plesiomorphic in Aves; the ornithothoracine common ancestor probably possessed paired sternal plates, medially fused in the adult. However, given the absence of a sternum in some Mesozoic birds (*Archaeopteryx*, *Sapeornis*), it is possible that the ornithothoracine common ancestor did not have an ossified sternum“ (ZHENG et al. 2012, 5).
- 59 Dessen Position im System ist unklar und umstritten wegen eines ungewöhnlichen Merkmalsmixes aus abgeleiteten und primitiven Merkmalen (vgl. KUROCHKIN 1985).
- 60 „With all major clades of Mesozoic birds appearing simultaneously in the Early Cretaceous, intervening stages are poorly known, and the development and evolution of the complex sternum has until now been largely unknown“ (ZHENG et al. 2012, 2).
- 61 „The sternum of Cretaceous ornithurines, the clade that includes living birds, is essentially modern in appearance, preserving all major structural features that are present in neornithines (for example, rostrally projecting, ventrally deep keel, deep coracoidal sulci, rostral spine, cranio-lateral processes, caudal fenestrae). How this complex element evolved from the two simple plates observed in most non-avian dinosaurs is unclear“ (ZHENG et al. 2012, 3).
- 62 „Instead of being formed by medially articulating

plates, the sternum is formed primarily by proximodistally arranged median ossification centers (Zheng et al. 2012). Therefore, despite the importance of the bony sternum in living birds, this skeletal feature fails to provide any synapomorphies or autapomorphies for Aves as a whole (Fig. 1)“ (O’CONNOR & ZHOU 2015, 337f.).

„Ossification proceeds from the caudal half proximally, which is opposite to the direction of sternal development in living birds ... The main body of the sternum in enantiornithines is formed by two ossifications, as in birds and non-avian dinosaurs, but instead of a bilaterally symmetrical pair, they are two proximo-distally arranged vertically symmetrical ossifications of very different morphology“ (ZHENG et al. 2012, 4).

„The enantiornithine condition, in which the majority of the sternum is formed by two unilateral ossifications, is very different from both the dinosaurian and neornithine pattern of development: formed primarily from bilateral pairs of ossifications“ (ZHENG et al. 2012, 5).

⁶³ „Here we show that although basal living birds apparently have retained the dinosaurian condition in which the sternum develops from a bilateral pair of ossifications (present in paravian dinosaurs and basal birds), the enantiornithine sternal body primarily develops from two unilateral proximo-distally arranged ossifications. This indicates that although superficially similar, the sternum formed very differently in enantiornithines and ornithuromorphs, suggesting that several ornithothoracine sternal features may represent parallelism“ (ZHENG et al. 2012, 1). – „Comparison with the morphology of the sternum in non-avian dinosaurs and the development of the sternum in living birds reveals major differences in the development of this element. This may suggest that shared features of the sternum are parallelisms (not developmentally homologous, ...), highlighting the large amount of homoplasy that characterizes avian evolution as a result of the constraints of powered flight“ (ZHENG et al. 2012, 2).

„Although ornithothoracine sterna are superficially similar and far more derived than other groups of Mesozoic birds (for example, Confuciusornithiformes, Jeholornithiformes), enantiornithines retain some basal morphologies (for example, poorly developed keel)“ (ZHENG et al. 2012, 3).

⁶⁴ Nach ZHOU (2004, 461): Dromaeosauridae: *Microraptor*; Oviraptorosauridae: *Citipati*, *Caudipteryx* and Oviraptoriden, *Heyuannia*. ZHOU (2004, 461) erwähnt auch ein Vorkommen bei Therizinosauriern, doch gibt er dafür keine Quelle an.

⁶⁵ „Our geometric model indicates that uncinat processes act as levers which improve the mechanical advantage for the forward rotation of the dorsal ribs and therefore lowering of the sternum during respiration in birds“ (CODD et al. 2008, 157).

⁶⁶ Their presence in these dinosaurs represents another morphological character linking them to Aves, and further supports the presence of an avian-like air-sac respiratory system in theropod dinosaurs, prior to the evolution of flight“ (CODD et al. 2008, 157). „The implications of a putative air-sac system in theropods are that these were highly active animals“ (CODD et al. 2008, 160)

⁶⁷ „Cartilaginous or ossified uncinat processes are reported in crocodiles (Hofstetter & Gasc 1969) and the tuatara (Romer 1956); however, their possible role

as ventilator structures has yet to be determined. ... Indeed, in tuatara (*Sphenodon punctatus*), the external oblique muscle originates at the margin of the gastral basket and inserts onto the base of the uncinat processes similar to that described in Aves“ (CODD et al. 2008, 159).

⁶⁸ „Our study indicates that the presence of uncinat processes, coupled with specialized gastral, sterna and pelvic girdles, provides a mechanism for facilitating avianlike breathing mechanics in non-avian maniraptoran dinosaurs“ (CODD et al. 2008, 160).

⁶⁹ „Using parsimony, the presence of uncinates in early avian species, their presence in several non-avian maniraptoran groups and their phylogenetic distribution indicate that they are homologous structures“ (CODD et al. 2008, 159).

⁷⁰ These skeletal characteristics provide further evidence of a flow-through respiratory system in nonavian theropod dinosaurs and basal avialans, and indicate that uncinat processes are a key adaptation facilitating the ventilation of a lung air sac system that diverged earlier than extant birds“ (TICKLE et al. 2012, 740).

⁷¹ Because of their sporadic distribution, uncinat processes may be a synapomorphy for a clade of theropods including birds, or, owing to their putative absence in alvarezsaurids and *Archaeopteryx lithographica*, may represent convergence“ (NORELL & MAKOVICKY 1999, 27)

⁷² „... may indicate that this structure is not a synapomorphy for birds but rather that it had appeared in birds and theropods a lot more times than we expected“ (ZHOU et al. 2000, 253).

⁷³ „The presence of respiratory adaptations (ossified uncinat processes and sternal ribs, up to five sternocostal articulations, and long sternal plates) more derived than those of the urvogel in dromaeosaurids, caudipterygians and oviraptorosaurs is interesting, because these adaptations are similar to those of secondarily flightless birds. This adds to the evidence that these exceptionally bird-like dinosaurs may also have been secondarily flightless, and closer to modern birds than archaeopterygiforms“ (PAUL 2001, 479).

⁷⁴ „Here we encounter one of the most elegant features of the system. If completely fresh outside air, which contains only .03 percent carbon dioxide, were passed through the lung, the blood would lose too much carbon dioxide, with serious consequences for the acid-base regulation of the bird’s body. Another consequence of excessive loss of carbon dioxide arises from the fact that breathing is regulated primarily by the concentration of carbon dioxide in the blood. ... Hence we see that the avian lung is continuously supplied with a mixture of air that is high in oxygen without being too low in carbon dioxide. ... but enough of it remains in the trachea to ensure the right concentration of carbon dioxide in the posterior sacs after the next inhalation“ (SCHMIDT-NIELSEN 1971, 76).

⁷⁵ „The diameters of the parabronchi are so small that if the inner walls of parabronchi touch, surface tension will not allow reinflation and the bird suffocates. For this reason, pulmonary cavity volume is tightly constrained by the rib cage and connective tissues“ (BRITT 1997, 591).

„The air sac system and lungs of birds are associated with bicapitate ribs with a ventrally positioned capitular articulation, generating a rigid and furrowed rib cage that minimizes dorsoventral changes in volume in the dorsal thorax. The thin walled bronchi are kept

- from collapsing by fusion of the lung to the thorax on all sides“ (SCHACHNER et al. 2011, 1532).
- ⁷⁶ Auch auf dem zellulären Level („interne Atmung“) gibt es vogelspezifische Besonderheiten (PROCTOR & LYNCH 1993, 205).
- ⁷⁷ „As in the case of the alveolar lung, we lack a fossil record of the avian lung“ (FARMER 2010, 567).
- ⁷⁸ „Pneumaticity, or the invasion of bone by air cavities, is a good example of a tempting but equivocal correlate of pulmonary form and function. ... This would be especially interesting if the presence of air sacs was linked to other pulmonary features, such as unidirectional airflow through tubular gas-exchange structures (parabronchi). On the other hand, the use of fossil evidence of pneumaticity to reconstruct respiratory anatomy has been criticized because pneumaticity plays no known role in respiration or gas exchange, and the preponderance of the data indicates its function is lightening the skeleton to aid flight or reduce rotational inertia (Farmer, 2006). ... Thus, while pneumaticity is consistent with the presence of air sacs, it is not necessarily evidence for air sacs, ...“ (SCHACHNER et al. 2011, 1533).
- ⁷⁹ „Pneumatic diverticulae, being soft tissue, are not fossilized. Tracks and traces of these diverticulae, however, are often preserved on the exterior of bones. Also, it is these traces that permit the recognition of bones that were pneumatic in life. ... The key to recognizing internally pneumatized bones is the presence of a large, pneumatic foramen leading to interior chambers. These large foramina represent the point of invasion by a pneumatic diverticulum“ (BRITT 1997, 591).
- ⁸⁰ „Postcranial skeletal pneumaticity“ [pneumatic vertebrae in cervical, thoracic (dorsal) and sacral regions of the vertebral column; Erg.] in *Majungatholus atopus*, „documenting these features in a taxon only distantly related to birds. Taken together, these specializations imply the existence of the basic avian pulmonary Bauplan in basal neotheropods, indicating that flow-through ventilation of the lung is not restricted to birds but is probably a general theropod characteristic“ (O’CONNOR & CLAESSENS 2005, 253).
- ⁸¹ Evolutionstheoretisch wird von „Exaptation“ gesprochen: Ein vorhandenes Merkmal wird für einen neuen, zuvor nicht erforderlichen Zweck (zusätzlich) genutzt. „The fact that homologous features are present in the ancestral theropods, however, negates the flight adaptation hypothesis and suggests that postcranial pneumatization is an exaptation to flight“ (BRITT 1997, 592).
- ⁸² „Recent fossil evidences have documented occurrences of the postcranial skeletal pneumaticity in several lineages of theropods, ... suggesting that the modern bird-like respiratory system evolved before the origin of birds“ (Wang & Zhou 2017, 20).
- ⁸³ „The thin walled and voluminous abdominal air-sacs are supported laterally and caudally to prevent inward (paradoxical) collapse during generation of negative (inhalatory) pressure: the synsacrum, posteriorly directed, laterally open pubes and specialized femoral-thigh complex provide requisite support and largely prevent inhalatory collapse“ (QUICK & RUBEN 2009, 1232). – „Thus, in the absence of a bird-like ribcage, a dearth of space to accommodate fully avian sized abdominal air-sacs in the caudal body cavity or a skeletal mechanism to resist their paradoxical collapse, theropods were unlikely to have possessed functional bird-like abdominal air-sacs“ (QUICK & RUBEN 2009, 1242).
- JONES & RUBEN (2001; 458) schreiben dazu: „Nevertheless, some maniraptoran theropods (e. g., *Velociraptor*) may have had a retroverted pubis (Norell and Makovicky 1997). However, in each of these cases the pubis lacks a hypopubic cup (...) and does not extend appreciably beyond the posterior margins of the ischium and ilium – a morphology inconsistent with ventilation of avian-style lungs. ... In fact, no known theropod shows evidence of reduced reliance on the hepatic piston-diaphragm mechanisms or transition toward features indicative of the presence of an avian-style lung and lung ventilation, as one would expect if the commonly accepted hypothesis of the relationship of dinosaurs and birds are correct. ... The pubes of theropods and early birds are apparently more broadly distinct from each other, both functionally and morphologically, than is generally assumed.“
- ⁸⁴ ZIMBELMANN (1999) ergänzt: „Ein weiteres gravierendes Problem ergibt sich bei der Embryonalentwicklung. Frisch geschlüpfte Krokodile füllen ihre Lunge mit dem ersten Atemzug, während junge Vögel schon Tage vor dem Schlüpfen im Ei atmen. Diese Atmung vor dem Schlüpfen ist notwendig für die Entwicklung der Röhrenlunge, die nicht plötzlich aufgeblasen werden kann. Sie setzt aber auch eine völlig andere Beschaffenheit des Vogeleis im Vergleich zum Reptilienei voraus, denn der Vogelembryo benötigt einen Luftvorrat im Ei sowie eine poröse Eierschale.“ – Vgl. THOMAS & GARNER (1998, 129): „The modern bird system requires a single thoracic cavity, whereas the crocodile and theropod system require the thorax to be divided into two separate airtight chambers. Ruben and colleagues argue that the earliest stages in the evolution of avian respiration from the theropod system would have required selection for a diaphragmatic hernia in the intermediates. This would have prevented the animal from breathing, and is therefore unlikely to have been subject of strong favourable selection.“
- ⁸⁵ Gelenke, die die Rippen mit der Wirbelsäule verbinden.
- ⁸⁶ „However, we found limited evidence to support a phylogenetic progression towards an increasingly ‘furrowed’ thoracic ceiling and a more bird-like lung structure, as all dinosaurian taxa showed osteological correlates of dorsally immobile lungs“ (BROCKLEHURST et al. 2018, 9). „There was no observable trend towards an increasingly avian vertebral structure moving crown-wards towards birds“ (BROCKLEHURST et al. 2018, 11).
- ⁸⁷ **Skeletal features related to respiration remain primitive**, supporting inferences that many physiological adaptations preceded skeletal changes during the evolution of the anatomically modern bird“ (WANG et al. 2018, 11555).
- ⁸⁸ BENSON et al. (2012, 170) kommentieren: „This suggests a complex situation in which different body size thresholds, and thus, different selective or physiological regimes, drove the evolution of postcranial skeletal pneumaticity in birds and non-avian dinosaurs.“
- ⁸⁹ „Our data confirm that patterns in the distribution of pneumaticity in non-avian theropods are similar to those in birds. Non-avian theropods show a ‘common pattern’ in which the postaxial cervical vertebrae, at least some anterior dorsal vertebrae, and occasionally the axial centrum, are pneumatised (Fig. 3). This evolved among primitive theropods ...“ (BENSON et

- al. 2012, 186).
- ⁹⁰ „An increase in the maximum extent of vertebral pneumatisation occurred abruptly during the Late Jurassic when the extended pattern originated in multiple lineages; notably, a similar transition occurred in multiple clades of pterydactyloid pterosaurs and sauropodomorphs at about this same time“ (BENSON et al. 2012, 187).
- ⁹¹ „Here we have shown that Nile crocodiles neither have postcranial pneumaticity nor air sacs and yet have lungs with truly flow-through ventilation. Hence unidirectional ventilatory flow (a flow-through lung in physiological terms) is possible in an ectothermic animal without pneumaticity and without air sacs. This emphasizes that bronchial anatomy, air sac anatomy, and ventilatory patterns can be decoupled from each other in archosaurs and should not be presumed to be correlated in simple ways“ (SCHACHNER et al. 2013, 25).
- ⁹² „Our data suggest that airflow in the alligator is extremely birdlike, but it is unknown how it is possible to have unidirectional flow without air sacs and with diaphragmatic breathing“ (FARMER & SANDERS 2010, 339).
- ⁹³ SERENO et al. (2008) präsentieren ein Vier-Phasen-Modell:
 “(1) Phase I—Elaboration of paraxial cervical air sacs in basal theropods no later than the earliest Late Triassic.
 (2) Phase II—Differentiation of avian ventilatory air sacs, including both cranial (clavicular air sac) and caudal (abdominal air sac) divisions, in basal tetanurans during the Jurassic. A heterogeneous respiratory tract with compliant air sacs, in turn, suggests the presence of rigid, dorsally attached lungs with flow-through ventilation.
 (3) Phase III—Evolution of a primitive costosternal pump in maniraptoriform theropods before the close of the Jurassic.
 (4) Phase IV—Evolution of an advanced costosternal pump in maniraptoran theropods before the close of the Jurassic.”
- ⁹⁴ Das ilioischiadische Foramen, das durch Verwachsung von Ilium und Ischium gebildet wird, fehlt bei allen mesozoischen Vögeln (WANG et al. 2017, 11473).
- ⁹⁵ „A strongly retroverted pelvis in dromaeosaurids ... provides a case of convergence with ornithurine birds“ (ELZANOWSKI 2002, 150).
- ⁹⁶ Und zwar bei *Microraptor*, *Sinornithosaurus* (beide ca. 125 MrJ), *Adasaurus*, *Bambiraptor* und *Velociraptor* (alle ca. 70–75 MrJ).
- ⁹⁷ „Unlike other troodontids, the pubis is posteriorly oriented“ (XU et al. 2002, 783).
- ⁹⁸ Bei den basalen Unenlagiinae war das Schambein vertikal ausgerichtet (MAKOVICKY et al. 2005, 1009).
- ⁹⁹ „Discovery of a number of basal troodontids from the Early Cretaceous Yixian and Jiufotang Formation of China reveals that these traits [such as a retroverted pubis] are homoplastic in derived troodontids ...“ (MAKOVICKY & ZANNO 2011, 17).
- ¹⁰⁰ Mit „gefiederten“ Arten sind Arten mit sog. Dino-Flaum gemeint.
- ¹⁰¹ „... uncinat process of the ribs, more caudally retroverted pubes in dromaeosaurids, and a pygostyle, appeared in some feathered theropods but not in the most basal birds“ (ZHOU 2004, 462f.).
- ¹⁰² „... their occurrence within apparently unrelated nonavian theropod groups and their absence in primitive birds suggests a highly homoplastic evolutionary history“ (O’CONNOR et al. 2011, 41). Ebenso: „Many maniraptorans convergently acquired a retroverted pubis superficially similar to ornithischians“ (HENDRICKS et al. 2015, 28).
- ¹⁰³ „... the pelvis is similar to oviraptorids in having an anteroventrally oriented pubis rather than a retroverted pubis as in dromaeosaurs and birds ...“ (ZHOU et al. 2000, 252).
- ¹⁰⁴ „The ancestor state reconstruction revealed the unfused pelvis as the ancestor condition of Paraves, and the pelvic fusion evolved independently and on multiple occasions in lineages of Dromaeosauridae and Aves“ (WANG et al. 2017, 11473).
- ¹⁰⁵ „The fusions of these bones are rare in known non-avian theropods and Early Cretaceous birds but are well established among Late Cretaceous and modern birds, revealing a complicated evolution pattern unrecognized previously. We posit that the developments of bone fusion were polymorphic close to the origin of birds, resulting in the varying degrees of fusion in Paraves“ (WANG et al. 2017, 11470).
- ¹⁰⁶ „Paired fibroadipose tissue structures called rectricial bulbs lie on both sides of the pygostyle and predominantly attach to the pygostyle lamina; the calami of the rectrices are imbedded in this tissue, except for the medial pair which attach directly onto the dorso-distal end of the pygostyle (Baumel, 1988). Spiraling around the surface of each bulb is a striated muscle, the rectricial bulb muscle“ (WANG & O’CONNOR 2017, 290f.).
- ¹⁰⁷ „... the pygostyle, rectrices, rectricial bulbs, and bulbi rectricium musculature form a specialized fanning mechanism“ (GATESY & DIAL 1996, 2037). „The rectrices form a flight surface that is tightly coupled with the wings during aerial locomotion“ (2037f.).
- ¹⁰⁸ „This sophisticated tail complex plays a significant role in avian flight. ... Because the tail complex functions as an integrated whole, the uropygium and integument are morphologically correlated and one can be used to predict the other (Felice and O’Connor, 2014). Furthermore pygostyle morphology can be used to predict flight or foraging style in both extinct and extant birds (Felice, 2014). These results support the hypothesis that pygostyle and rectricial morphology co-evolve (Clark et al., 2006)“ (WANG & O’CONNOR 2017, 291).
- ¹⁰⁹ „Distinct from that of saepeornithiforms, the pygostyle in confuciusornithiforms is more strongly co-ossified, proportionately longer and more robust“ (WANG & O’CONNOR 2017, 295). „The saepeornithiform pygostyle is relatively smaller and poorly co-ossified compared to most other Early Cretaceous pygostylians. ... Compared to saepeornithiforms, the pygostyle is proportionately longer in confuciusornithiforms and enantiornithines ... Differences in pygostyle morphology between these four groups correspond to consistent differences in tail plumage. *Sapeornis* has been interpreted as having a strongly graded fan consisting of approximately eight pennaceous feathers“ (WANG & O’CONNOR 2017, 304).
- ¹¹⁰ Als älteste Art der Ornithuren mit „modernem“ Pygostyl gilt *Hongshanornis longicresta* (O’CONNOR et al. 2010).
- ¹¹¹ „It also had robust transverse processes on the proximal caudal vertebrae that would have served as attachment sites for the large caudofemoralis muscles that were the primary hind limb retractors“ (RASHID et al. 2014, 2).
- ¹¹² „The presence of the pygostyle in oviraptorosaurs and

- therizinosaur strongly suggests that such structures of theropods and birds were acquired in parallel“ (KUROCHKIN 2006, S48).
- 113 „Although the terminal vertebrae of *Caudipteryx* are not fused, they seem to form a stiffened rod. ... Pygostyle-like structures could have evolved independently at least three times in theropods, although the presence of rectrices in two of these taxa suggests a functional association“ (BARSBOLD et al. 2000, 155).
- 114 „One member of the Scansoriopterygidae, *Epidexipteryx*, has a reduced tail consisting of 16 vertebrae ending in a rod-like structure approximately formed by the distal ten caudal vertebrae which are unfused. The distal ten vertebrae are reduced to simple centra without processes. Two pairs of elongate feathers project from the pygostyle in *Epidexipteryx*; described as ‘ribbon-like’“ (WANG & O’CONNOR 2017, 294).
- 115 „However, morphological differences between these phylogenetically separated taxa indicate these co-ossified structures cannot be considered equivalent to the avian pygostyle.... Although pennaceous tail feathers are present in oviraptorosaurs, the absence of a pygostyle lamina or a similar dorsal ridge makes the development of rectricial bulbs or equivalent structures in this clade unlikely. ... fusion in the distalmost caudals of non-avian theropods should be described as pygostyle-like and a true pygostyle should be regarded as a synapomorphy of the Pygostylia (Aves)“ (WANG & O’CONNOR 2017, 303).
- 116 „Oviraptorosaur caudal osteology is unique among theropods and is characterized by posteriorly persistent and exceptionally wide transverse processes, anteroposteriorly short centra, and a high degree of flexibility across the pre-pygostyle vertebral series“ (PERSONS et al. 2014, 553). Oviraptorosaurs do not fit neatly into any stage of this sequence, ...“ (S. 562; dort werden weitere anzunehmende Konvergenzen beschrieben).
- 117 „Surprisingly, monophyly of this latter taxon is now challenged by several analyses, which placed the long-tailed Jeholornithidae within pygostylians ... would suggest the convergent origin of a pygostyle in more than one avian clade“ (MAYR 2017, 45).
- 118 „However, no fossil directly elucidates this important skeletal transition“ (O’CONNOR et al. 2015, 114).
- 119 „There is a clear-cut distinction between avians that lack a pygostyle and those that have it, and the latter are usually classified in the Pygostylia“ (MAYR 2017, 45).
- 120 „Nevertheless, little is known about how the abbreviation of the tail took place without relevant fossils documenting that transition“ (WANG & ZHOU 2017, 6).
- 121 The rectricial bulbs and rectricial fan appear to have coevolved with the ploughshaped pygostyle early in the evolution of the Ornithuromorpha (WANG & O’CONNOR 2017, 289)
- 122 „... discovery of a rectricial fan in the basal pygostyliian *Sapeornis*. Although proportionately larger, the sapeornithiform pygostyle is morphologically very similar to that of ornithuromorphs“ (O’CONNOR et al. 2015, 117). RASHID et al. (2014, 2) konstatieren bei *Sapeornis* einen Sprung zum Pygostyl und eine geringe Zahl (6-7) von Schwanzwirbeln.
- 123 A newly discovered pengornithid, *Chiappeavis magnapremaxillo* gen. et sp. nov., preserves strong evidence that enantiornithines possessed aerodynamic rectricial fans“ (O’CONNOR et al. 2015, 114).
- 124 „The consistent co-occurrence of short pygostyle morphology with clear aerodynamic tail fans in the Ornithuromorpha, the Sapeornithiformes, and now the Pengornithidae strongly supports inferences that these features co-evolved with the rectricial bulbs as a ‘rectricial complex.’ Most parsimoniously, rectricial bulbs are plesiomorphic to Pygostylia and were lost in confuciusornithiforms and some enantiornithines, although morphological differences suggest three independent origins“ (O’CONNOR et al. 2015, 114).
- 125 „If the presence of rectricial bulbs represents the plesiomorphic condition in enantiornithines, as suggested by the basal position of the Pengornithidae [10], it is unclear why more derived enantiornithines would have abandoned this feature in favor of a more robust pygostyle with purely ornamental rectrices. This supports an alternative scenario in which rectricial bulbs and pygostyle reduction evolved independently in sapeornithiforms, pengornithids, and ornithuromorphs (Figure 3). This is supported by morphological differences in the pygostyle: ...“ (O’CONNOR et al. 2015, 117).
- 126 „For *Zhongornis haoae* (and for other juvenile Mesozoic avians), this indicates that lack of a pygostyle does not necessarily indicate an intermediate species in the long- to short-tailed evolutionary transition“ (RASHID et al. 2018, 8).
- 127 „These short-tailed birds, the confuciusornithids, enantiornithines and early ornithurines, had acquired a number of other more modern bird-like traits that differed from their long-tailed primitive bird predecessors. These traits included more extensive synsacral, sternum, and digit fusion (Figure 1), as well as uncinat processes fused to adjacent ribs. Osteological modifications were coupled to changes in musculature and behavior. With tail truncation and multiple bone fusions came advances in flight mechanics“ (RASHID et al. 2014, 2). „Truncation of the bird tail was also concurrent with reduction and shortening of the large caudofemoralis muscle“ (RASHID et al. 2014, 3).
- 128 So zum Beispiel *Archaeopteryx*, wobei aber das Wadenbein so eng am Schienbein anliegt, dass „beide Knochen mechanisch wohl als ein einziges Element funktioniert haben“ (PETERS & GUTMANN 1976, 271); bei den Pengornithiden (z. B. *Chiappeavis*) und *Longipteryx*, die zu basalen Gegenvögeln (Enantiornithes) gerechnet werden (O’CONNOR et al. 2017; Wang et al. 2017, Fig. 7); beim basalen Ornithuromorphen *Archaeorhynchus* (ZHOU & ZHANG 2006, 367).
- 129 „*Cruralispennia* documents the oldest record of fibular reduction in the Enantiornithes. The available fossil evidence indicates that postmorphogenetic changes related to fibula development evolved independently in the Ornithuromorpha and derived lineages of the Enantiornithes (Fig. 7)“ (WANG et al. 2017, 8).
- 130 „This mobility – combined with the presence of a folding mechanism in the wrist distally as a primitive character for maniraptorans – indicates that these features originated phylogenetically before the origin of powered flight in avialans“ (NORELL & MAKOVICKY 1999, 38 zum Dromaeosaurier *Velociraptor*).
- 131 „The original selective advantage of this enhanced mobility is not clear, but cannot have related to pennibrachial folding unless relatively basal tetanurans had elongated feathers on the forelimb. ... However, it is likely that mobility of the wrist was initially associated with other functions, such as predation“ (SULLIVAN et al. 2010, 2031).
- 132 „Whether the pennibrachium was used primarily

- for display, wing-assisted incline running (Dial 2003) or some other function, it was clearly a biologically significant structure. Damage to the pennibrachium would probably have been costly. Wrist abduction offers a means of protecting a pennibrachium from damage“ (SULLIVAN et al. 2010, 2032).
- 133 <http://www.spektrum.de/magazin/neue-verwandte-von-archaeopteryx/826725>
- 134 „By contrast, Sereno & Rao (1992) argued that Archaeopteryx and non-avian theropods were in fact limited in their ability to abduct the wrist joint, at least in comparison with extant birds and some derived Mesozoic ones“ (SULLIVAN et al. 2010, 2027).
- 135 „... the wrist structure of *Archaeopteryx* strongly suggests that it was incapable of executing the same kinematics displayed by modern birds during flapping flight“ (VASQUET 1992, 266).
- 136 „The wrist of *Archaeopteryx* is primitively designed in the grade of dromaeosaurs, but lacks the sophistication and complex articulation of modern birds necessary to withstand the powerful compression of flapping flight (Vasquez 1994). ... The wrist of *Archaeopteryx* was not appropriately designed for sophisticated ground takeoff (Vasquez 1994)“ (CHATTERJEE & TEMPLIN 2003, 28).
- 137 „... ‘semilunate’ structure underwent a lateral shift in position during theropod evolution, possibly as a result of selection for foldable wings in birds and their close theropod relatives. We propose that homeotic transformation was involved in the evolution of the ‘semilunate’ carpal“ (XU et al. 2014, 6).
- 138 Die Autoren schreiben, dass solche Transformationen öfter vorkämen, aber als Begründung wäre das ein Zirkelschluss.
- 139 „The combined data provide compelling evidence of a remarkable evolutionary reversal: A large, ossified pisiform re-evolved in the lineage leading to birds, after a period in which it was either absent, nonossified, or very small, consistently escaping fossil preservation“ (BOTELHO et al. 2014, 1). „The researchers discovered that the fourth bone in bird wrists, the pisiform, had a rare evolutionary history. They found that it was lost in dinosaurs, but re-evolved in early birds“ (BOTELHO et al. 2014, 2).
- 140 „The pisiform enables a forceful downbeat of wings, and restricts the flexibility of the wings on the upbeat“ (BOTELHO et al. 2014, 2).
- 141 siehe auch <http://www.ucmp.berkeley.edu/science/eggshell/eggshell2.php>; zu weiteren Details siehe auch <https://www.lebensmittellexikon.de/e0002310.php#1>
- 142 Ein großer Oviraptoride über einem Gelege in für viele Vögel typischer Haltung beim Brüten.
- 143 Nach VARRICCHIO & JACKSON (2016, 657) bisher der einzige Fund fossilisierter Eier bei einem Dromaeosauriden.
- 144 „No nest structure had been observed in the excavated area; thus this interpretation seems to be implausible“ (AGNOLIN et al. 2012, 43).
- 145 „Curiously, the overwhelming preponderance of such specimens are oviraptorids“ (NORELL et al. 2018, 38)
- 146 „Both eggs display several features typical of avian eggs: narrowly spaced nucleation sites, barrel-shaped mammillae with blocky crystal habit, a squamatic-like texture in the prismatic layer, and a third, structural layer. ... Several varieties of supposed dinosaur eggs exhibit features such as two structural layers, prismatic shell units and squamatic ultrastructure, which are unique to birds among living taxa ...“ (VARRICCHIO & JACKSON 2004b, 931).
- 147 „No single feature unambiguously separates avian from non-avian theropod eggshell“ (VARRICCHIO & JACKSON 2004b, 935).
- 148 . In comparison to oviraptorosaurs, troodontids like *Troodon*, share additional features found in most living birds including a third, external shell layer, an absence of eggshell ornamentation, and a more asymmetrically shaped egg. Further, the common eggshell microstructure and within-clutch egg pairing in these dinosaurs, as well as an oviraptorosaur adult with two internal eggs, indicate that overall ovary and oviduct function in these dinosaurs matched those of modern birds in producing eggs iteratively at daily or greater intervals, but from two active reproductive tracts“ (VARRICCHIO et al. 2018, 1).
- 149 Was indirekt erschlossen wurde (s. o., VARRICCHIO et al. 1997, 248). Das Drehen der Eier im Nest erfordert erheblichen Aufwand im Bau des Eis, nämlich die Ausbildung der Hagelschnur (Chalaza), die den Dotter in der Mitte der Kalkschale hält und bei Erschütterungen eine Beschädigung verhindert.
- 150 Vgl. VARRICCHIO & JACKSON (2016, 664): „Nevertheless, important differences remain between these 2 maniraptoran clades (oviraptors and troodontids) and modern birds, including 2 functional reproductive tracts, smaller than expected relative egg size, elongate egg-shape, and eggs still largely buried. These sediment-bound eggs would likely preclude egg rotation and, thus, may have lacked chalazae (Varricchio et al. 1997).“ - „The highly organized (Zelenitsky 2006) and partially to nearly fully buried clutches found in troodontids and oviraptors differ markedly from those of modern birds“ (VARRICCHIO & JACKSON 2016, 661).
- 151 „The most significant changes between enantiornithines and neornithines are an additional increase in relative egg size and incubation of eggs free of sediment. The latter entailed greater adult-egg contact, potentially improved egg shape, egg rotation, and chalazae“ (VARRICCHIO & JACKSON 2016, 675f.).
- 152 „The reproductive anatomy and behavior of these 2 clades [oviraptors and troodontids] differs markedly from that of most other non-avian dinosaurs, including various theropods“ (VARRICCHIO & JACKSON 2016, 660).
- 153 „All the avian specimens from the Jehol preserve the cluster of ovarian follicles only on the left side of the body, indicating the presence of a single functional ovary [3] ... *Jeholornis* ... indicating that even the most basal birds were already modern in this aspect ...“ (O’CONNOR et al. 2014, 16).
- 154 „With the loss of the right ovary known to have occurred very near the advent of Aves, we propose that the presence of a single ovary may define the avian clade“ (O’CONNOR & ZHOU 2015, 340).
- 155 Ein Follikel ist die Einheit aus Eizelle und den sie umgebenden Hilfszellen im Eierstock (Ovarium).
- 156 Laufvögel (Struthioniformes) wie Strauß, Emu, Kasuar oder Kiwi und Steiþhühner (Tinamiformes).
- 157 Die Autoren merken an, dass es eines der größten Geheimnisse sei, dass juvenile Dinosaurier ausgesprochen selten gefunden werden. Die populärste Erklärung dafür sei, dass Eier in höher gelegenen Gebieten gelegt wurden und die Jungtiere dort aufwuchsen, wo sie weniger durch Sediment konserviert und leichter erodiert wurden.
- 158 „... given the disparity in ecology and physiology between crocodylians and birds, homology of their

- parental care is debatable. Discovery of similar aggregations for other dinosaurs would strengthen the idea that post-hatching parental care is the ancestral condition in Dinosauria and therefore a homologous character among crocodylians and birds“ (MENG et al. 2004, 145).
- 159 „However, the question of whether or not some of these characters first appeared among non-maniraptoran theropods will remain unanswered until eggs positively ascribed to more basal theropod clades are discovered“ (ZELENITSKY & THERRIEN 2008, 812).
- 160 „Two factors contribute to the lack of more definitive results from this analysis: a limited set of characters and homoplasy“ (VARRICCHIO & JACKSON 2004b, 935). „Currently, cladistic analysis of fossil eggs is somewhat limited by both the number of taxonomically identifiable fossil eggs and distinct eggshell characters“ (VARRICCHIO & JACKSON 2004b, 936).
- 161 „Character distributions in our analysis indicate a significant amount of homoplasy in the evolution of eggshell structure. Both the *Troodon* egg type and the unnamed Two Medicine egg type exhibit the three structural layers present in many modern birds (Nys et al., 1999) but may lack the characteristic squamatic texture“ (VARRICCHIO & JACKSON 2004b, 935).
- 162 „Further, phylogenetic analysis suggests that most features one would consider typical of modern avian eggs (e.g., asymmetric shape, rigid calcite shell comprised of two or more structural layers, squamatic ultrastructure, closely spaced shell units, and straight narrow pores) first evolved within non-avian theropods. The theropod avian-ancestor produced an egg nearly identical to that of a modern bird; this implies a high level of similarity in oviduct function (Mikhailov, 1992) and reproductive physiology (Varricchio and Jackson, 2004)“ (VARRICCHIO & JACKSON 2004b, 936).
- 163 „The distribution of ‘avian’ characters such as a beak (Clark et al., 2001), furcula (Nesbitt et al., 2009), sternal plates (Norell & Makovicky, 1997; Burnham et al., 2000), uncinat processes (Codd et al., 2007), retroverted pubis (Chiappe et al., 1998; Norell & Makovicky, 1999), distally noncontacting pubes (Chiappe et al., 2002a), parallel pubis and ischium (Chiappe et al., 1998), and a pygostyle (Barsbold et al., 2000) are so spread out through Maniraptora that for most of them it is difficult to determine a clear pattern of character origination. This suggests a deeper origin for many of these characters, while their occurrence within apparently unrelated nonavian theropod groups and their absence in primitive birds suggests a highly homoplastic evolutionary history“ (O’CONNOR et al. 2011, 40f.).
- 164 Offenbar gab es eine Vielfalt von Art und Weisen des Fliegens (vgl. BRUSATTE et al. 2015, s. o.), die teilweise unter heutigen Formen nicht verwirklicht ist und die nicht ohne Weiteres in ein evolutionäres Schema gebracht werden kann (s. dazu die Diskussion in Kapitel xxx)
- 165 Natürlich ist diese Hypothese umstritten, und der Biologe Ahshley HEERS stellt fest, dass ein besseres Verständnis des Zusammenhangs von Anatomie und Lebensweise erreicht werden müsse, um den Fossilbericht besser interpretieren zu können; außerdem müsse berücksichtigt werden, dass viele heutige Vögel im Jugendstadium besser fliegen könnten als im erwachsenen Zustand (KAPLAN 2013).
- 166 Sie zählen folgende Merkmale der Oviraptorosauria auf, die sonst bei „höherentwickelten“ Vögeln vorkommen: „extensive pneumatization; enlargement of the parietal portion of the skull roof; double-headed otic process of the quadrate (...); lateral cotyla on the quadrate for articulation with the quadratojugal (...); functional loss of contact between the palate and jugal; shallow or rod-like jugal (...). This set of traits is absent in non-avian theropods but is present in advanced birds. ... In addition, there is a massive furcula, well stabilized on the acromion, similar in shape to those in *Archaeopteryx* and *Confuciusornis*. Moreover, in all known oviraptorosaurs, the tail is shorter than in any of non-avian theropods“ (MARYAŃSKA et al. 2002, 105). Entsprechend werden einige postkraniale Merkmale als Reversionen interpretiert“ (MARYAŃSKA et al. 2002, 106).
- 167 „Several of these features indicate that *Caudipteryx* is specialized beyond *Archaeopteryx* and may be closer to *Confuciusornis* (Fig. 2) including loss of teeth in the maxillary and dentary; a mandibular foramen in the mandible; enlargement of the premaxillary; reduction of the maxillary; reduction of the hyperpubic spoon; ball-shaped head on the femur; reduction of the fibula; ...“ (MARTIN & CZERKAS 2000, 691).
- 168 „Indeed, *Caudipteryx* shows a suite of features that show it to be a secondarily flightless bird, a Mesozoic kiwi, including a protopygostyle (fused tail vertebrae), an avian occiput, reduced fibula, wing feathers attached as in archaic birds, etc.“ (FEDUCCIA 1999, 4742).
- 169 „*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).
- 170 „It is hard to see how this hand makes any sense except as an inherited complex from a flighted ancestor“ (MARTIN & CZERKAS 2000, 691).
- 171 „Accordingly, *Caudipteryx* probably used a running mechanism more similar to that of modern cursorial birds than to that of all other bipedal dinosaurs“ (JONES et al. 2000, 716).
- 172 Vgl. auch (OLSON 2002, 1204): „... meaning that flightlessness must have evolved very early in avian history and in a completely different lineage from any other known flightless bird.“
- 173 Ähnlich GEIST & FEDUCCIA (2000, 668): „A number of non-theropodan, derived avian features of *Caudipteryx*, including a shortened, incipiently fused tail („protopygostyle“), a ventrally oriented foramen magnum, vaned feather structure, along with questionable identifications of crucial characters of the skull (e.g., the nature of the quadrate-quadratojugal complex), make the theropodan classification of these fossils unwarranted.“
- 174 Sie kommentieren diese Merkmale: „Yet, the large number of highly sophisticated avian characters in the oviraptorosaurs has been difficult to explain if they were derived from earth-bound dinosaurs“ (FEDUCCIA & CZERKAS 2015, 1068).
- 175 „... The discovery here of an aerodynamic propatagium in several specimens provides new evidence that *Caudipteryx* (and hence oviraptorosaurs) represent secondarily derived flightless ground dwellers, whether of theropod or avian affinity, ...“ (FEDUCCIA & CZERKAS 2015, 1067).
- 176 „The data presented in this study do not allow an unambiguous assessment whether the avianlike endoneurocranial characteristics of the flightless *Conchoraptor* evolved convergently to those of avian theropods, or indicate a derivation of oviraptorosaurs

- from volant ancestors“ (KUNDRÁT 2007, 499).
- 177 So z. B. HEJNOL (2014). Er kommentiert die neue Sicht von der unabhängigen Entstehung zweier unterschiedlicher Nervensysteme (MOROZ et al. 2014) sei ein Schlag gegen die anthropozentrische Sicht, dass komplexe Merkmale allmählich entstanden seien, was schließlich in der Entstehung des Menschen gipfelte, und dass komplexe Merkmale nicht zweimal evolvieren würden. Aber so einlinig funktioniere Evolution nicht.
- 178 Allerdings hatten die basalen Vögel *Archaeopteryx* und *Jeholornis* ebenfalls lange knöchernen Fiederschwänze.
- 179 Soweit bekannt war das Schambein bei den Oviraptoriden nach vorne gerichtet (ZHOU et al. 2000, 252) und die Beckenknochen waren nicht verschmolzen (WANG et al. 2017a, 11474).
- 180 „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 coelurosaurians“ (CHIAPPE & DYKE 2002, 107).
- 181 „... a combined set of functional and phylogenetic analyses indicates that all flightless birds, with the possible exception of the alvarezsaurids, if they were to be considered avian (Chapter 4), are descendants of flighted ancestors. ... At least 12 avian lineages have extant flightless representatives and a large variety of extinct and recently extirpated birds are known to have been, or have been interpreted as, flightless“ (CHIAPPE 2002a).
- 182 „Those earliest-emerging birds that lived alongside their dinosaur forebears were evolving at supercharged rates—faster than *Velociraptor*, *Zhenyuanlong* and other nonbird species. It seems that once a small, flight-capable dinosaur had been assembled, once that Lego kit was complete, incredible evolutionary potential was unlocked“ (BRUSATTE 2017, 55).
- 183 „Once body size is factored out, there is no trend of increasing forelimb length until the origin of birds. We report that early birds and nonavian theropods have significantly different scaling relationships within the forelimb and hindlimb skeleton. Ancestral forelimb and hindlimb allometric scaling to body size is rapidly decoupled at the origin of birds, ...“ (DECECCHI & LARSSON 2013, 2741).
- 184 „... showing little evidence for deviations that would imply development of more specialized forms of locomotion. ... This apparent evolutionary stability makes the locomotor transition from non-avian theropods to birds even more remarkable. This transition involved modifications of the entire musculoskeletal system, not simply the structures directly associated with flight“ (CARRANO 2000, 489).
- 185 „... the known Early Cretaceous avian record (e.g., *Iberomesornis* and the other birds from Las Hoyas, *Sinornis*, *Cathayornis*) appears to indicate a correlation between the evolution of the modern avian pectoral and tail modules. The evolution of derived wing proportions and strutlike coracoids, along with the furcula, correlates with a shortened tail and the presence of a pygostyle. Thus, the evidence of *Iberomesornis* (confirmed later by other taxa) shows a simultaneous, more than a sequential, development of stages (2) and (3) above. Dabei sind „(2) decoupling of the hindlimb and tail; and (3) novel allegiance of the pectoral and tail modules to form the flight apparatus“ (SANZ et al. 2002).
- 186 „The combination of crop and gizzard morphologies recognized among basal ornithuromorphs indicates that different lineages had evolved diet specific morphologies of the alimentary canal, very similar to living birds“ (ZHENG et al. 2014, 7).
- 187 „Structural disparity between *Archaeopteryx* and basal ornithothoracines indicates important differences in their ability to fly. ... This suggests that basal ornithothoracines had substantially improved their flight capabilities“ (SANZ et al. 1996, 442).
- 188 „This new information indicates that *Confuciusornis* has a suite of relatively modern soft tissue structures that are more advanced than may be expected“ (FALK et al. 2016, 6).
- 189 „This suggests that the patagial system in birds developed early in their evolution and, when available for study, may be a uniting synapomorphy. ... The extensive and robust propatagium in *Confuciusornis* would have generated a large amount of lift“ (FALK et al. 2016, 6).
- 190 „If *Confuciusornis*, a primitive bird quite basal on the avian tree (e.g. see [39]), possessed a suite of characters so modern, it suggests that these features arose much earlier than perhaps previously implied. If that is so, then earlier rocks may contain the answers to many questions about the origin and early evolution of birds“ (FALK et al. 2016, 13).
- 191 „... it is most likely that this advanced flight feature appeared at the origin of the Enantiornithes“ (ZHOU 2004, 457).
- 192 Michael PITTMAN, einer der Forscher kommentiert: „Die Laserbilder zeigen, dass dieser Nicht-Vogel-Dinosaurier Flügel besaß, die den Flügeln heutiger Vögel bemerkenswert ähnlich waren, bis hin zu den Weichgeweben“¹ (<http://www.bbc.com/news/science-environment-39126987>).
- 193 „An alula (bastard wing) is a synapomorphy of Ornithothoraces, to which *Confuciusornithiformes* are commonly resolved as the out group. In *Eoconfuciusornis*, at least one elongated pennaceous feather is attached to the proximal end of the alular digit representing an incipient stage in the evolution of the alula“ (ZHENG et al. 2017, 448).
- 194 Zu *Iberomesornis* schreiben SANZ et al. (2002, 227): „In conclusion, the fossil birds from Las Hoyas have provided evidence indicating that enhanced flight capabilities similar to those of neornithine birds were already present at the outset of the Cretaceous.“ (Details und Erläuterungen dort)
- 195 „This adds to growing evidence that many physiological modifications of soft tissue systems (e.g., digestive system and respiratory system) that characterize living birds and are key to their current success may have preceded the evolution of obvious skeletal adaptations traditionally tracked through the fossil record“ (WANG 2018, 11555).
- 196 „The combination of distinctively advanced and primitive features found in the skull provides new evidence for a mosaic pattern in the early evolution of birds. *Confuciusornis* is not the progenitor of either modern birds or later enantiornithines, but must be regarded as an early twig in a bush-like radiation of birds“ (HOU et al. 1999, 681f.).
- 197 „Currently, a majority of workers consider *Archaeopteryx* as representing a side branch and not a stem group in the evolution of the class“ (HOU 2001, 7).
- 198 „*Archaeopteryx* is not ancestral to any group of modern birds. It has specializations in its tarsometatarsus and skull which show conclusively that it is on a side branch of avian evolution“ (MARTIN 1985, 182).
- 199 „Features of its hindlimb and skull are so special-

- ized that it is usually placed on an evolutionary side branch, albeit the earliest avian side branch known“ (SHIPMAN 1998, 116).
- 200 „*Archaeopteryx* is most likely the oldest known side branch of avian evolution“ (ZHOU & HOU 2002, 179).
- 201 „... *Archaeopteryx* ... in an evolutionary side branch near the origin of the birds, ...“ (XU & POL 2013, 331)
- 202 „One aspect shared by all of these putative bird relatives is the presence of one or a few outwardly birdlike characters. *Megalanicosaurus* has grasping feet and a straplike scapular blade, *Longisquama* has structures that resemble a furcula and feathers, and *Euparkeria* has cranial features found in birds. But we are faced with a problem – none of them shares all of these features“ (SUMIDA & BROCHU 2000, 491).
- 203 „... new data also highlight ... an unavoidable complex, mosaic evolutionary distribution of major bird characteristics on the theropod tree“ (XU et al. 2014, 1341).
- 204 „*Longipteryx* also shows that enantiornithines had experienced a rapid increase in ecological diversity by the Early Cretaceous“ (ZHOU 2004, 457).
- 205 „The morphology of the manus may also suggest that at low flight speeds the new bird’s maneuverability was exceptional.“ (WANG et al. 2010., 432). „The discovery of *Huoshanornis* adds to our knowledge of the morphological and taxonomic diversification of the Enantiornithes, and it highlights once again the rapid evolution the avian manus had undergone by the Early Cretaceous“ (WANG et al. 2010, 436).
- 206 „... we have demonstrated that early birds diverged radically from both the forelimb and hindlimb bauplan of nonavian theropods. The first birds have a marked elongation and integration of the forelimb and pectoral unit that is not present in nonavian theropods. These results signal a fundamental shift in the appendicular skeletal development between avian and nonavian theropods and suggest significant behavioral and ecological divergence between these clades“ (DECECCHI & LARSSON 2013, 2750).
- 207 „Although nonavian theropods were terrestrial cursors (Gatesy and Middleton 1997; Dececchi and Larsson 2011), birds rapidly diversified ecologically (i.e., swimming, perching, wading, etc.) and show evidence for a further decoupling of within limb modules ...“ (DECECCHI & LARSSON 2013, 2750)
- 208 „However, there apparently were some bursts of evolution in the early history of birds. Once a small flight-capable dinosaur had been assembled, there was a huge spike in rates of anatomical evolution in the earliest birds. Later, the early evolution of short-tailed birds (Pygostylia) in the Cretaceous was associated with high rates of hindlimb evolution and greater than normal speciation“ (BRUSATTE 2015, 893).
- 209 „It therefore appears that, unexpectedly, there was an early avian dichotomy, as we now have both opposite birds and well-developed ornithurine birds from deposits of early Cretaceous age“ (FEDUCCIA 2001, 142).
- 210 „The Early Cretaceous long bony-tailed bird *Jeholornis* prima displays characters both more basal than *Archaeopteryx* and more derived, exemplifying the mosaic distribution of advanced avian features that characterises early avian evolution and obfuscates attempts to understand early bird relationships“ (O’CONNOR et al. 2012, 29)
- 211 Vgl. HOLTZ (1998, 46): „Even for taxa for whom the anatomy is relatively well-known, such as Troodontidae, the mosaic of derived features result in any phylogenetic position requires some degree of homoplasy.“
- 212 Ein Follikel ist die Einheit aus Eizelle und den sie umgebenden Hilfszellen im Eierstock (Ovarium).
- 213 „The bizarre appearance of scansoriopterygids indicates that morphological disparity among maniraptorans close to the origin of birds is higher than has previously been assumed, and underscores the importance of Jurassic theropods for understanding avian origins“ (ZHANG et al. 2008, 1107).
- 214 „... yet these data have failed to reveal a pattern in the acquisition of derived ‘avian’ skeletal features. Instead, the early evolution of birds has often been described as mosaic: confuciusornithiforms (including *Confuciusornis* and *Eoconfuciusornis*) represent the oldest beaked avian clade but have a diapsid skull with a fully formed postorbital bar (Chiappe et al. 1999; Zhang et al. 2008a) whereas the postorbital is reduced in *Archaeopteryx*; *Sapeornis*, like *Archaeopteryx*, has no sternum despite being the largest Early Cretaceous bird and the presence of well-developed sterna in all other avian clades (Zheng et al. 2014b); and *Jeholornis* has a boney-tail longer than that of *Archaeopteryx* in both overall length and number of caudal vertebrae“ (O’CONNOR & ZHOU 2015, 333f.).
- 215 „Our current analysis also supports *Rahonavis* as a basal bird more derived than *Archaeopteryx*“ (AGNOLIN & NOVAS 2013, 18).
- 216 „According to our phylogenetic results, the particularly elongate forelimbs of *Rahonavis* and inferred potential flight capability originated independently of Aves“ (MAKOVICKY et al. 2005, 1009).
- 217 „We are facing a group that presents *homoplasies* wherever it is located within Coelurosauria“ (NOVAS & POL 2002, 124).
- 218 „A number of these traits, such as the reduced postorbital, streptostylic quadrate, keeled sternum, and reduced fibula, are also encountered in birds more derived than *Confuciusornis*, ...“ (MAKOVICKY & ZANNO 2011, 16).
- 219 Würde man *Mononykus* als Abkömmling einer fortgeschrittenen Vogellinie interpretieren, käme als zusätzliche Schwierigkeit hinzu, dass eine „dramatische Wieder-Verlängerung des Schwanzes“ angenommen werden müsste (GATESY & DIAL 1996, 2047).
- 220 „It has been shown that certain characters originally hypothesized to be synapomorphic of Metornithes evolved independently in *Mononykus* and ornithurine birds“ (NOVAS & POL 2002, 122);
- 221 „some unusual manual features in *Bannykus* suggest a specialized function“ (Xu et al. 2018, 5).
- 222 Im Einzelnen: Die Premaxilla erinnere an die Hadrosauriden-Unterfamilie Lambeosaurinae; der Hirnschädel ähnele dem von Vögeln und Sauropoden; die Wirbelsäule sei typisch für kleine Theropoden-Dinosaurier, das Becken sei ebenfalls typisch für Theropoden-Dinosaurier; auch die Hinterbeine ähnelten Theropoden-Dinosauriern; dagegen seien Reste des Mittelfußknochens für spätkreidezeitliche Formen dieser Gruppe ungewöhnlich; die Vordergliedmaßen seien am rätselhaftesten; der Oberarmknochen sei typisch für einen zweifüßigen, Theropoden- Dinosaurier; das Fragment des Mittelhandknochens jedoch vogelähnlich.
- 223 *Incisivosaurus* displays an intermediate cranial morphology between the typical coelurosaurs and the unusual oviraptorids, and shortens the morphological distance between the two groups. Cladistic analysis

- places *Incisivosaurus* as the most basal oviraptorosaur“ (XU et al. 2002, 292).
- 224 „Extensive pneumatization, relative enlargement of the parietal, a double-headed otic process of the quadrate, and a host of other equally detailed skeletal features characterize crown birds and deeply nested oviraptorosaurs. These features tend to be absent in *Incisivosaurus*, which conserves a more plesiomorphic theropod morphology“ (BALANOFF et al. 2018, 126).
- 225 Das trifft für die Alvarezsaurier besonders durch die Entdeckung der oberjurasischen Gattung *Haplocheirus* zu (Lit. xxxxxx).
- 226 „This leads to conflicting results in the reconstruction of maniraptoran phylogeny, and reinforces the importance of including basal members of each group when attempting to reconstruct the phylogeny“ (XU et al. 2002, 292f.)
- 227 „... had evolved a sophisticated structural system that enabled them to fly at low speeds and to attain high manoeuvrability“ (SANZ et al. 1996, 442).
- 228 „The skeletal morphology of *Eoalulavis* exhibits a large number of derived characters used to diagnose the Enantiornithes ... Despite the fact that *Eoalulavis* is easily identifiable as a member of the Enantiornithes, its precise interrelationships must await a comprehensive phylogenetic study of this speciose group“ (SANZ et al. 1996, 443).
- 229 O’CONNOR & ZELENKOV (2013, 1280) nennen außerdem: rechteckiges, medial vorstehendes Procoracoid; seitlicher Fortsatz am Rabenbein; U-förmige Furkula; gebogenes Schulterblatt; abgerundeter deltopectoraler Kamm.
- 230 „The details of the structure of *Ambiortus* are of three types: (1) generalized features typical of true birds; (2) features held in common with particular groups of fossil and some modern birds; and (3) features that are unique to *Ambiortus* and that require its separation as a new taxon of high rank“ (KUROCHKIN 1985, 272). Details werden dort beschrieben.
- 231 „This adds to growing evidence that many physiological modifications of soft tissue systems (e.g., digestive system and respiratory system) that characterize living birds and are key to their current success may have preceded the evolution of obvious skeletal adaptations traditionally tracked through the fossil record“ (WANG 2018, 11555).
- 232 Es gibt in der Fachliteratur keine einheitliche Begründung für die Bezeichnung „Gegenvögel“. Es wird auf zwei anatomische Besonderheiten hingewiesen, die die Enantiornithes von anderen Vögeln unterscheiden: Zum einen die Art der Verwachsung einiger Fußknochen, zum anderen der Bau des Gelenks zwischen Schulterblatt und Rabenbein. Bei den Gegenvögeln sind Gelenkkopf und Gelenkpfanne im Vergleich zu allen anderen Vögeln sozusagen vertauscht. Es ist schwer denkbar, wie die eine anatomische Ausprägung in die andere evolutiv überführt werden könnte.
- 233 „The morphology of the preserved soft tissues indicates that the main patagia characteristic of the wings of modern birds (propatagium, postpatagium, and metapatagium) were already present in the earliest known enantiornithines“ (LIU et al. 2018, 16).
- 234 So einer der Autoren des Fachartikels, Min WANG, in einem Kommentar: „... this new bird fossil shows that the evolution of flight was much more messy“ (<https://www.nationalgeographic.com/science/2018/09/news-new-species-fossil-bird-dinosaurs-flight-evolution-paleontology>)
- 235 Bei heutigen Arten ist die Furkula meist flexibel und übt die Funktion einer gespannten Feder bzw. elastischen Spange zwischen den Schultergelenken aus, die Energie beim Flügelschlag speichert.
- 236 „The discovery of *Jinguoformis* increases the known ecomorphological diversity of basal pygostylians and highlights the importance of developmental plasticity for understanding mosaic evolution in early birds“ (WANG et al. 2018, 10708).
- 237 “There was a lot of experimentation in flight styles among early birds.” (<https://www.nationalgeographic.com/science/2018/09/news-new-species-fossil-bird-dinosaurs-flight-evolution-paleontology>)
- 238 „... there is an unresolved debate on what are the most basal birds. Suggested taxa include the probably flighted *Archaeopteryx* and *Rahonavis*, the enigmatic scansoriopterygids, the fourwinged *Anchiornis* and its kin, and the Gondwanan unenlagiid theropods“ (XU et al. 2014, 1).
- „... for the first time, a TWiG [Theropod Working Group] analysis recovers a polytomy between avialans, dromaeosaurids, and troodontids, meaning that the immediate relative of birds cannot be clearly identified“ (BRUSATTE et al. 2014, 2386).
- „Within the Theropoda, there has been considerable debate about which families are most closely tied to the origin of birds“ (CURRIE 1997, 230).
- 239 „... however, they are presently known in various coelurosaurian groups. At the same time, they occur in various combinations in the Dromaeosauridae, Troodontidae, Oviraptoridae, Therizinosauridae, and Tyrannosauridae. None of the theropod groups possesses the entire set of these characters. This suggests that theropods and birds acquired them in parallel“ (KUROCHKIN 2006, S45).
- 240 „Current methods of inferring phylogenies from phenotypic characteristics are, however, far from robust. One new specimen can cause major changes in the inferred phylogeny (compare Figure two of Hu et al. 2009, Figure four of Xu et al. 2011, and Figure three of Godefroit et al. 2013). Hu et al. (2009) proclaim *Anchiornis* a troodontid; Xu et al. (2011) proclaim it an archaeopterygid“ (LEIGH 2014, 2).
- „However, when one ascends to the family, ordinal, and even higher levels, cladistics and other approaches often lose their ability to divide relationships because of multiple complexities, including primarily massive convergences and resulting homoplasy“ (FEDUCCIA 2012, 188).
- 241 „It is noteworthy that these theropods are predominantly known from the Upper Cretaceous and none of these superfamilies or families has the entire set of avian characters“ (KUROCHKIN 2006, S46).
- 242 „The current cladistic analysis of bird origins posits a series of outgroups to birds that postdate the earliest bird by up to 80 million years“ (DODSON 2000, 504).
- „... none of the known small theropods, including *Deinonychus*, *Dromaeosaurus*, *Vélociraptor*, *Unenlagia*, nor *Sinosauropteryx*, *Protarchaeopteryx*, nor *Caudipteryx*, is itself relevant to the origin of birds; these are all Cretaceous fossils“ (DODSON 2000, 505).
- 243 „As indicated throughout the text, a consensus about the phylogenetic relationships of paravians is far from being reached. For this reason, knowledge of the steps toward the acquisition of anatomical and behavioral traits contributing to the origin of avian flight is still uncertain and in a state of flux. We were not able to find a clear sequence of evolutionary novelties. Also, the fossil record of the dinosaur-bird transition is

- sparse, and new fossils are needed to bridge the gaps among the various paravian clades“ (AGNOLIN et al. 2019, 22).
- ²⁴⁴ „Along similar lines, the nature of the early paravian and avialan radiation is totally uncertain, as are its center of origin and dispersal routes“ (AGNOLIN et al. 2019, 22).
- ²⁴⁵ „The scansoriopterygids *Epidendrosaurus* and *Epidexipteryx* are also the oldest known avialans, and this apparently endemic clade may represent a short-lived, localized evolutionary experiment near the base of the avialan tree“ (SULLIVAN et al. 2014, 269).
- ²⁴⁶ „According to this story, the development of flight was chaotic, with different dinosaurs **experimenting** with different airborne behaviors using different airfoil and feather arrangements (see the figure), until ultimately only modern birds survived“ (BRUSATTE 2017).
- ²⁴⁷ „Traits associated with Aves evolved before their origin, at high rates, and support the notion that numerous lineages of paravians were experimenting with different modes of flight through the Late Jurassic and Early Cretaceous“ (PUTTICK et al. 2014, 1397).
- ²⁴⁸ „It has long been known that much experimentation and convergence occurs when a new ‘adaptive zone’ is being crossed into (Gould, 1989). It is possible that the adaptive breakthrough of evolving from a non-avian dinosaur into a bird was accompanied by much convergence in closely related lineages on bird-like features (Feduccia, 2013). The degree of evolutionary experimentation and convergence on ‘bird-ness’ demonstrated by recent discoveries, especially those from China, may ensure that a consensus on phylogenetic relationships remains elusive“ (AGNOLIN et al. 2019, 22).
- ²⁴⁹ BENTON (2014, 508): „The fossils showed that from about 170 to 120 million years ago, all these dinosaurs—the Paraves—were experimenting with flight in various modes, including parachuting, gliding, and leaping from tree to tree.“ Und BRUSATTE et al. (2015, 892): „If derived bird-like dinosaurs were experimenting with using different body structures to evolve flight in parallel, it follows that different dinosaurs may have evolved different flightworthy feathered wings in parallel as well.“
- ²⁵⁰ AGNOLIN et al. (2019, 2) schreiben: „The origin and early evolution of paravian theropods is one of the most hotly debated topics in vertebrate paleontology. ... evolutionary transition to birds was considerably more complex than previously thought ... largely obscured by the mosaic distribution of anatomical traits across the theropod phylogenetic tree (...). ... Unfortunately, the paleontological community is far from reaching such a phylogenetic consensus, as evidenced by the diverse hypotheses on paravian phylogeny that have been published to date.“ (Vgl. dazu die Gegenüberstellung verschiedener Cladogramme in ihrer Fig. 2)
- ²⁵¹ Dagegen ist bei Einzellern horizontaler Gentransfer verbreitet.
- ²⁵² Mutationen sind Kopierfehler und nur in seltenen Fällen glückliche Fehler, die in jedem Fall nicht auf ein zuvor vorhandenes Ziel hin aufgetreten sind. Bei Selektion wird zwar oft behauptet, dass hier eine Richtung vorliege (bessere Anpassung, bessere Konkurrenzfähigkeit, mehr Nachkommen), aber auch Selektion ist zukunftsblind. „Bewertet“ werden kann immer nur der aktuelle Nutzen.
- ²⁵³ In evolutionstheoretischer Lesart soll es zu besonders schneller Evolution an der Basis der Vögel gekommen sein (BRUSATTE et al. 2014, 2387); die Mechanismen dafür sind aber unklar und spekulativ. „... robust evidence that birds (and their stem lineage) evolved faster than other theropods and that their origin was associated with an „early burst“ of rapid morphological evolution“ (BRUSATTE et al. 2014, 2387).
- ²⁵⁴ Hier spielt das sogenannte Wartezeitproblem der Evolution eine wichtige Rolle (vgl. LEMASTER 2018).
- ²⁵⁵ Dies wurde im Einzelnen in **Kapitel 2** diskutiert.