

Vogelfedern und Vogelflug

4. Modelle zur Entstehung des Vogelflugs

Reinhard Junker

Dieses PDF enthält nachfolgend einen Auszug des Online-Artikels „Dino-Federvieh: Zum Ursprung von Vogelfeder und Vogelflug“

Inhalt

4. Modelle zur Entstehung des Vogelflugs

- 4.1 Start vom Boden aus: Cursorialtheorie
- 4.2 Start von Bäumen aus: Arborealtheorie
- 4.3 Wing-assisted incline running (WAIR)
- 4.4 Pouncing Proavis-Modell und weitere Modelle
- 4.5 Bewertung der Flugentstehungstheorien
- 4.6 Testbarkeit der Flugentstehungsmodelle

Der Artikel ist komplett unter

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

DINO-FEDERVIEH: ZUM URSPRUNG VON VOGELFEDER UND VOGELFLUG

Reinhard Junker



November 2017



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

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

4. Modelle zur Entstehung des Vogelflugs

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

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

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

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

Methodische Grenzen

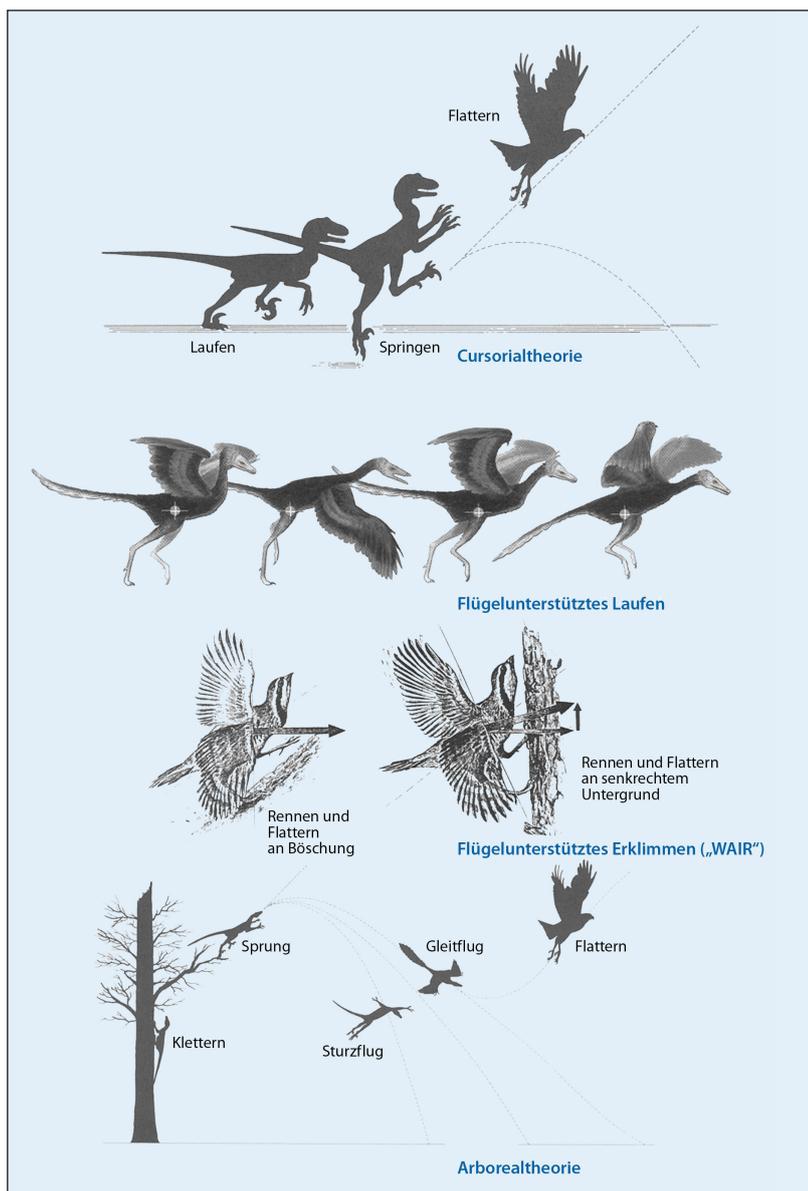
Da die Flugentstehung nicht experimentell erforscht werden kann und auch keine Gesetzmäßigkeiten bekannt sind, aus denen die Entstehung von Federn und Flug hergeleitet werden könnten, sind auch hier historisch-narrative Erklärungen (H-NE) gefragt (Abschnitt 2.1). Es sei an die drei Bedingungen erinnert,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

4.1 Start vom Boden aus: Cursorialtheorie

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

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

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



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

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

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

Kritik an der Cursorialtheorie

Eine Reihe von Befunden und Argumenten spricht gegen die Cursorialtheorie.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Das Modell von Caple et al. (1983)

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

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

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

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

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

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

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

Fazit

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

4.2 Start von Bäumen aus: Arborealtheorie

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

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

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

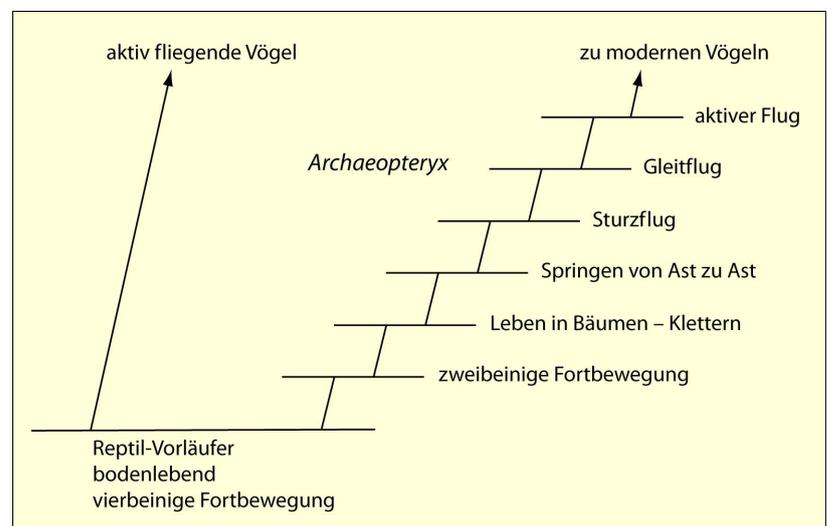
Schritte unterteilt werden (dieses Stadium hat allerdings noch nichts mit Fliegen an sich zu tun, sondern ist nach der Baumtheorie nur dessen Startpunkt). Für diesen Schritt erwähnt BOCK auch Federn¹⁶² – alles andere als ein kleiner Schritt (vgl. Kapitel 1 und 2). Als 2. Schritt sieht BOCK einen Sturzflug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

Der große Pluspunkt für die Baumtheorie ist der energetische Aspekt.

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

Kritik der Arborealtheorie

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Bewertung

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

Andere Startpunkte

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

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

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

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

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

4.3 Wing-assisted incline running (WAIR)

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

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

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

Ein Ontogenese-Stadium soll ein phylogenetisches Übergangsstadium gewesen sein.

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

Kritik am WAIR-Ansatz

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

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

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

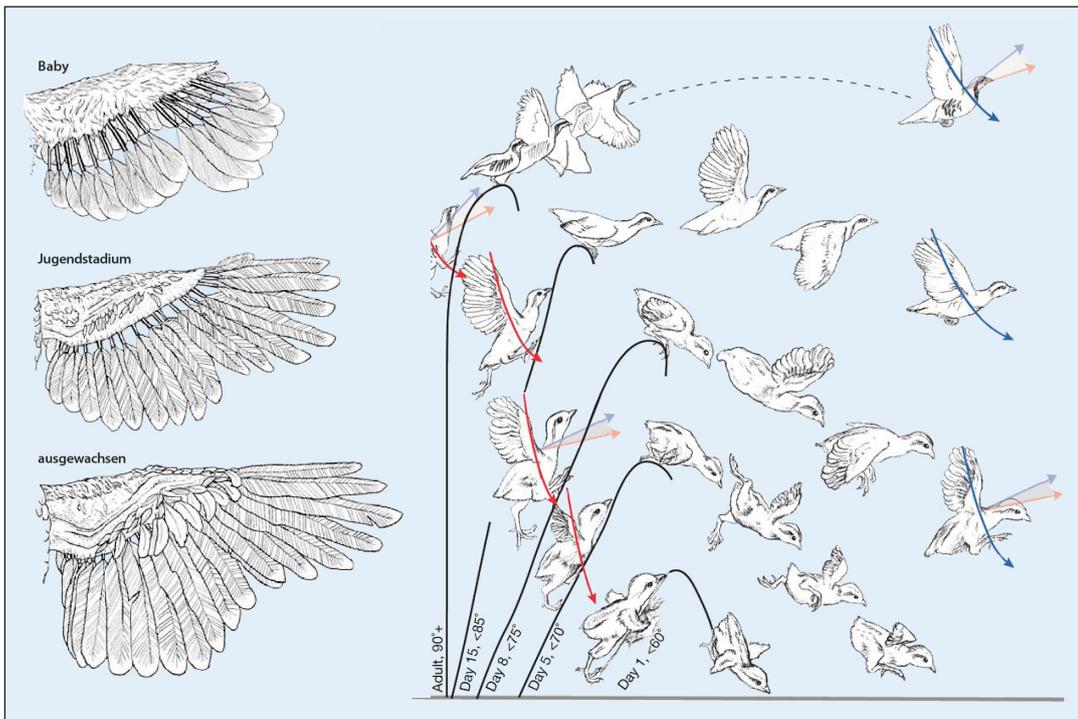


Abb. 67 Links: Ontogenetische Stadien der Flügelentwicklung beim Chukarhuhn. Vom 6. bis 14. Tag sind die Federn symmetrisch. Mit diesen Proto-Flügeln aus symmetrischen Federn können nach DIAL et al. (2006, 440) substantielle aerodynamische Kräfte erzeugt werden, um die Beine von juvenilen Vögeln beim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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

Das WAIR-Verhalten erfordert flächige Federn.

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

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

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

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

4.4 „Pouncing Proavis“-Modell und weitere Modelle

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

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

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

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

Weitere Modelle

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

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

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

4.5 Bewertung der Flugentstehungstheorien

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

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

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

Neuere Modelle oder Modellvarianten versuchen Elemente aus dem Cursorial- und

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

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

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

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

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

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

4.6 Testbarkeit der Flugentstehungsmodelle

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Stimmigkeit mit Fossilfunden

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

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

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

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

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

Stimmigkeit mit Phylogenie

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

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

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

Stimmigkeit mit Kenntnissen über Mechanismen; kleinschrittige, adaptive Stadien.

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

Gibt es heute Formen mit postulierten Verhaltensweisen?

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

Sind Gegenargumente gegen ein Modell Argument für seinen Konkurrenten?

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

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

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

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

Literatur

- Alifanov VR, Saveliev SV, Tereshchenko EY, Artemoc VV & Seregin AY (2014) Integument structure in Ornithischian dinosaurs (Hypsilophodontia, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Transbaikalia. *Paleont. J.* 48, 523-533.
- Agnolín FL & FE Novas (2013) Avian ancestors: A review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptor, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Springer: Dordrecht, Heidelberg, New York, London.
- Bachmann T, Emmerlich J, Baumgartner W, Schneider JM & Wagner H (2012) Flexural stiffness of feather shafts: geometry rules over material properties. *J. Exp. Biol.* 215, 405-415.
- Balda RP, Caple G & Willis WR (1985) Comparison of the gliding to flapping sequence with the flapping to gliding sequence. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) *The beginnings of birds*. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 267-277.
- Balter M (2013) Authenticity of China's fabulous fossils gets new scrutiny. *Science* 340, 1153-1154.
- Barsbold R, Osmólska H, Watabe M, Currie PJ & Tsogtbaatar K (2000) A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with a pygostyle. *Acta Palaeont. Polon.* 45, 97-106.
- Bell PR, Campione NE, Persons IVWS, Currie PJ, Larson PL, Tanke DH & Bakker RT (2017) Tyrannosauroid integument reveals conflicting patterns of gigantism and feather evolution. *Biol. Lett.* 13: 20170092.
- Binder H (2012) Federfragmente in Kanadischem Bernstein aus der Oberen Kreide. *Stud. Integr. J.* 19, 42-44.
- Bock WJ (1985) The arboreal Theory for the origin of birds. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) *The Beginnings of Birds*. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp199-207.
- Bock WJ (1986) The arboreal origin of avian flight. *Mem. Calif. Acad. Sci.* 8, 57-72.
- Bock WJ (2000a) Explanatory history of the origin of feathers. *Amer. Zool.* 40, 478-485.
- Bock WJ (2000b) Explanations in a historical science. In: Peters DS & Weingarten M (Hg) *Organisms, Genes and Evolution*. Stuttgart, S. 33-42.
- Bock WJ (2001) Explanations in Systematics. In: Williams DM & Forey PL (eds) *Milestones in Systematics*. CRC Press, Boca Raton, S. 49-56.
- Bock WJ (2007) Explanations in evolutionary theory. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45, 89-103.
- Bock WJ & Bühler P (1995) Origin of birds: Feathers, flight and homiothermy. *Archaeopteryx* 15, 5-13.
- Bossert B (2000) Untersuchung einer Vogelfeder. *Unterricht Biologie* 256, 20-22. (Online: <http://www.bossert-bcs.de/biologie/feder.htm>)
- Brusatte S (2017) Taking wing. *Sci. Am.* 316, 48-55.
- Brusatte SL, Lloyd GT, Wang SC & Norell MA (2014) Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. *Curr. Biol.* 24, 2386-2392.
- Brusatte SL, O'Connor JK & Jarvis ED (2015) The origin and diversification of birds. *Curr. Biol.* 25, R888-R898.
- Brush AH (2000) Evolving a protofeather and feather diversity. *Am. Zool.* 40, 631-639.
- Brush AH (2001) The beginnings of feathers. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Yale Peabody Mus. Natural History, 171-179.
- Bundle MW & Dial P (2003) Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). *J. Exp. Biol.* 206, 4553-4564.
- Burckhardt C, Fölsch DW & Scheifele U (1979) *Das Gefieder des Huhnes*. Animal Management / Tierhaltung Volume 9.
- Burgers P & Chiappe LM (1999) The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. *Nature* 399, 60-62.
- Burnham DA, Feduccia A, Martin LD & Falk AR (2009) Tree climbing – a fundamental avian adaptation. *J. Syst. Palaeont.* 9, 103-107.
- Caple G, Balda RP & Willis WR (1983) The physics of leaping animals and the evolution of preflight. *Am. Nat.* 121, 455-476.
- Carney RM, Vinther J, Shawkey MD, D'Alba L & Ackermann J (2012) New evidence on the colour and nature of the isolated *Archaeopteryx* feather. *Nature Comm.* 3, Art.-No. 637, doi:10.1038/ncomms1642
- Chatterjee S (1997) *The rise of birds*. Baltimore, Maryland: John Hopkins Univ. Press.
- Chatterjee S & Templin RJ (2003) The flight of *Archaeopteryx*. *Naturwissenschaften* 90, 27-32.
- Chatterjee S & Templin RJ (2012) Palaeoecology, aerodynamics, and the origin of avian flight. In: Talent JA (ed) *Earth and life*. International Year of Planet Earth. Springer, pp 585-612.
- Chen P, Dong Z & Zhen S (1998) An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391, 147-152.
- Chen CF, Foley J, Tang PC, Li A, Jiang TX, Wu P, Widelitz RB & Chuong CM (2015) Development, regeneration, and evolution of feathers. *Ann. Rev. Anim. Biosci.* 3, 169-195.
- Chiappe LM (1995) The first 85 million years of avian evolution. *Nature* 379, 349-355.
- Chiappe LM (2009) Downsized dinosaurs: The evolutionary transition to modern birds. *Evo. Edu. Outreach* 2, 248-256.
- Chiappe LM & Dyke GJ (2002) The mesozoic radiation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 91-124.
- Choiniere JN, Xu X, Clark JM, Forster CA, Guo Y & Han F (2010) A Basal Alvarezsauroid Theropod from the Early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science* 327, 571-574.
- Chuong CM, Wu P, Zhang FC, Xu X, Yu M, Widelitz RB, Jiang TX & Hou L (2003) Adaptation to the sky: Defining the feather with integument fossils from Mesozoic China and experimental evidence from molecular laboratories. *J. Exp. Zool.* 298B, 42-56.
- Clarke J (2013) Feathers before flight. *Science* 340, 690-692.
- Cleland CE (2001) Historical science, experimental science, and the scientific method. *Geology* 29, 987-990.
- Cleland CE (2002) Methodological and Epistemic Differences between Historical Science and Experimental Science. *Phil. Sci.* 69, 474-496.
- Colleary C, Dolocan A et al. (2015) Chemical, experimental, and morphological evidence for diagenetically altered melanin in exceptionally preserved fossils. *PNAS* 112, 12592-12597.
- Cowen R & Lipps JH (1982) An adaptive scenario for the origin of birds and of flight in birds. *Proceedings of the Third North American Paleontological Convention, Volume 1*, 109-112. Montreal, Canada, August

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

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

- 567-577.
- Lingham-Soliar T (2012) The evolution of the feather: *Sinosauropteryx*, life, death and preservation of an alleged feathered dinosaur. *J. Orn.* 153, 699-711.
- Lingham-Soliar T (2014) Comment on „A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales“. *Science* 346, 434.
- Lingham-Soliar T (2015a) Feather structure, biomechanics and biomimetics: the incredible lightness of being. *J. Ornithol.* 155, 323-336; doi:10.1007/s10336-013-1038-0.
- Lingham-Soliar T (2015b) The vertebrate integument. Vol. 2. Structure, design and function. Heidelberg.
- Lingham-Soliar T (2016a) A densely feathered ornithomimid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada: A comment. *Cret. Res.* 62, 86-89.
- Lingham-Soliar T (2016b) How microbes helped solve a complex biomechanical problem associated with bird flight. *J. Microb. Biochem. Technol.* 8, 177-182. doi: 10.4172/1948-5948.1000282.
- Lingham-Soliar T (2017) Microstructural tissue-engineering in the rachis and barbs of bird feathers. *Sci. Rep.* 7:45162; doi:10.1038/srep45162.
- Lingham-Soliar T, Bonser RHC & Wesley-Smith J (2010) Selective biodegradation of keratin matrix in feather rachis reveals classic bioengineering. *Proc. R. Soc.* 277B, 1161-1168.
- Lingham-Soliar T, Feduccia A & Wang X (2007) A new Chinese specimen indicates that 'protofeathers' in the Early Cretaceous theropod dinosaur *Sinosauropteryx* are degraded collagen fibres. *Proc. R. Soc. Lond.* 274B, 1823-1829.
- Lingham-Soliar T & Murugan N (2013) A new helical crossed-fibre structure of β -keratin in flight feathers and its biomechanical implications. *PLoS ONE* 8(6): e65849. doi:10.1371/journal.pone.0065849
- Long CA, Zhang GP, George TF & Long CF (2003) Physical theory, origin of flight, and a synthesis proposed for birds. *J. Theor. Biol.* 224, 9-26.
- Longrich N (2006) Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica*. *Paleobiology* 32, 417-431.
- Lü J & Brusatte SL (2015) A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. *Sci. Rep.* 5:11775, doi: 10.1038/srep11775.
- Maderson PFA, Homberger D et al. (2000) Symposium on evolutionary origin of feathers: Panel discussion. *Amer. Zool.* 40, 695-706.
- Martin LD (1985) The relationship of *Archaeopteryx* to other birds. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (Hg) *The beginnings of birds*. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 177-183.
- Martin LD (1991) Mesozoic birds and the origin of birds. In: Schultze HP & Trueb L (eds): *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Ithaca: Cornell Univ. Press, pp 485-540.
- Martin LD (1995) A new skeletal model of *Archaeopteryx*. *Archaeopteryx* 13, 33-40.
- Martin LD (2004) A basal archosaurian origin for birds. *Acta Zool. Sin.* 50, 978-990.
- Martin LD (2008) Origins of avian flight – a new perspective. *Oryctos* 7, 45-54.
- Martin LD, Zhou Z, Hou L & Feduccia A (1998) *Confuciusornis sanctus* compared to *Archaeopteryx lithographica*. *Naturwissenschaften* 85, 286-289.
- Martin LD & Czerkas SA (2000) The fossil record of feather evolution in the Mesozoic. *Amer. Zool.* 40, 687-694.
- Martyniuk MP (2012) A field guide to Mesozoic birds and other winged dinosaurs. Vernon, NJ: Pan Aves.
- Mayr G (2014) On the origin of feathers. *Science* 346, 1466.
- Mayr G, Peters DS, Plodowski G & Vogel O (2002) Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften* 89, 361-365.
- Mayr G, Pittman M, Saitta E, Kaye TG & Vinther J (2016) Structure and homology of *Psittacosaurus* tail bristles. *Palaeontology* doi: 10.1111/pala.12257.
- McDonald JF (1983) The molecular basis of adaptation: A critical review of relevant ideas and observations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 77-102.
- McKellar, Chatterton BD, Wolfe AP & Currie PJ (2011) A diverse assemblage of late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber. *Science* 333, 1619-1622.
- McKellar R.C, Chatterton BDE, Wolfe AP & Currie PJ (2012) Response to comment on „A diverse assemblage of late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber“. *Science* 335, 796-c.
- McKittrick J, Chen PY, Bodde SG, Yang W, Novitskaya EE & Meyers MA (2012) The Structure, Functions, and Mechanical Properties of Keratin. *JOM* 64, 449-468.
- Moyer AE, Zheng W, Johnson EA, Lamanna MC, Li DQ, Lacovara KJ & Schweitzer MH (2014) Melanosomes or microbes: Testing an alternative hypothesis for the origin of microbodies in fossil feathers. *Sci. Rep.* 4:4233.
- Nachtigall W (1985) Warum die Vögel fliegen. Hamburg – Zürich.
- Naish D (2000) Theropod dinosaurs in the trees: a historical review of arboreal habits amongst nonavian theropods. *Archaeopteryx* 18, 35-41.
- Navalón G, Marugán-Lobón J, Chiappe LM, Sanz JL & Buscalioni A (2015) Soft-tissue and dermal arrangement in the wing of an Early Cretaceous bird: Implications for the evolution of avian flight. *Sci. Rep.* 5:14864.
- Norberg UM (1985) Evolution of vertebrate flight: An aerodynamic model for the transition from gliding to active flight. *Am. Nat.* 126, 303-327.
- Norell MA, Clark JM, Dashzeveg D, Rinchin B, Chiappe LM, Davidson AR, McKenna MC, Altangerel P & Novacek MJ (1994) A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs. *Science* 266, 779-782.
- Norell MA, Clark LM, Chiappe LM & Dashzeveg D (1995) A nesting dinosaur. *Nature* 378, 774-776.
- Norell M, Ji Q, Gao K, Yuan C, Zhao Y & Wang L (2002) 'Modern' feathers on a non-avian dinosaur. *Nature* 416, 36-37.
- Norell MA & Xu X (2005) Feathered dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 33, 277-299.
- Normile D (2000) New feathered dino firms up bird links. *Science* 288, 1721.
- Novas FE & Puerta PF (1997) New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387, 390-392.
- Nudds RL & Dyke GJ (2004) Forelimb posture in dinosaurs and the evolution of the avian flapping flight-stroke. *Evolution* 63, 994-1002.
- Nudds RL & Dyke GJ (2010) Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight Ability. *Science* 328, 887-889.
- O'Connor JK, Chiappe LM, Chuong CM, Bottjer CJ & You H (2012) Homology and potential cellular and molecular mechanisms for the development of unique feather morphologies in early birds. *Geosciences* 2, 157-177.

- O'Connor JK & Chang H (2015) Hindlimb feathers in paravians: Primarily „wings“ or ornaments? *Biol. Bull.* 42, 616-621.
- Olson SL (2002) Review: „New perspectives on the origin and early evolution of birds. Proceedings of the International Symposium in Honor of J.H. Ostrom.“ *Auk* 119, 1202-1205.
- Osmólska H, Currie PJ & Barsbold R (2004) Oviraptorosauria. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds) *The Dinosauria*. 2nd ed., University of California Press, Berkeley CA, S. 165-183, online: <http://tinyurl.com/oghn3bt>
- Ostrom JH (1974) *Archaeopteryx* and the origin of flight. *Quart. Rev. Biol.* 49, 27-47.
- Ostrom JH (1976) *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biol. J. Linn. Soc.* 8, 91-182.
- Ostrom JH (1979) Bird flight: How did it begin? *American Scientist* 67, 46-56.
- Ostrom JH (1986) The cursorial origin of avian flight. *Mem. Calif. Acad. Sci.* 8, 73-82.
- Ostrom JH (1991) The question of the origin of birds. In: Schultze HP & Trueb L (eds) *Origins of the higher groups of tetrapods: Controversy and consensus*. Cornell: Cornell Univ. Press, pp 467-484.
- Padian K (1982) Running, leaping, lifting off. *The Sciences* 22, 10-15.
- Padian K (2001) Stages in the origin of bird flight: Beyond the arboreal-cursorial dichotomy. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 255-272.
- Padian K (2003) Four-winged dinosaurs, bird precursors, or neither? *BioScience* 53, 450-452.
- Padian K (2016) Doing the locomotion. *Nature* 530, 416-417.
- Padian K & Chiappe LM (1998a) The origin an early evolution of birds. *Biol. Rev.* 73, 1-42.
- Padian K & Chiappe LM (1998b) The origin of birds and their flight. *Sci. Am.* 2/1998, 38-47.
- Paul GS (2002) *Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Paul GS (2010) Comment on „Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight ability“. *Science* 330, 320b.
- Pei R, Li Q, Meng Q, Norell MA & Gao K (2017) New specimens of *Anchiornis huxleyi* (Theropoda, Paraves) from the late Jurassic of northeastern China. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 411, 66pp.
- Persons WS & Currie PJ (2015) Bristles before down: A new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution* 69, 857-862.
- Perrichot V, Marion L, Neraudeau D, Vullo R & Tafforeau P (2008) The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proc. R. Soc.* 275B, 1197-1202.
- Peters DS (2001) Probleme der frühen Vogelevolution. I. Die Sache mit den Federn. *Nat. Mus.* 131, 387-401.
- Peters DS (2002a) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347-354.
- Peters DS (2002b) Der undeutliche Beginn – die frühe Vogelevolution. *Ornithol. Mitt.* 54, 421-427.
- Porfiri JD, Novas FE, Calvo JO, Agnolín FL, Ezcurra MD & Cerda IA (2014) Juvenile specimen of Megaraptor (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretaceous Res.* 51, 35-55.
- Proctor NS & Lynch PJ (1993) *Manual of ornithology. Avian structure & function*. Yale Univ. Press.
- Prum RO (1999) Development and evolutionary origin of feathers. *J. Exp. Zool.* 285, 291-306.
- Prum RO (2002) Why ornithologists should care about the theropod origin of birds. *The Auk* 119, 1-17.
- Prum RO (2003) Are current critiques of the theropod origin of birds science? Rebuttal to Feduccia (2002). *The Auk* 120, 550-561.
- Prum RO (2005) Evolution of the morphological innovations of feathers. *J. Exp. Zool.* 304B, 570-579.
- Prum RO (2010) Moulting tail feathers in a juvenile oviraptorosaur. *Nature* 468, E1.
- Prum RO & Brush AH (2002) The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quart. Rev. Biol.* 77, 261-295.
- Prum RO & Brush AH (2003) Zuerst kam die Feder. *Spektr. Wiss.* 10/03, 32-41.
- Rauhut OWM, Foth C, Tischlinger H & Norell MA (2012) Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 11746-11751.
- Rayner JMV (1988) The evolution of vertebrate flight. *Biol. J. Linn. Soc.* 34, 269-287.
- Rayner JMV (2001) On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 363-383.
- Regal PJ (1975) The evolutionary origin of feathers. *Quart Rev. Biol.* 50, 35-66.
- Reichholf JH (1996) Die Feder, die Mauser und der Ursprung der Vögel. Eine neuere Sicht zur Evolution der Vögel. *Archaeopteryx* 14, 27-38.
- Reichholf JH (1997) Die Vogelfeder – ein Eiweiß-Endlager? *kosmos* 4/97, p.68-71.
- Reichholf JH (2011) *Der Ursprung der Schönheit: Darwins größtes Dilemma*. München.
- Reichholf JH (2014) *Ornis. Das Leben der Vögel*. München.
- Ruben J (2010) Paleobiology and the origin of avian flight. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 2733-2734.
- Ruben JA & Jones TD (2000) Selective factors associated with the origin of fur and feathers. *Amer. Zool.* 40, 585-596.
- Sawyer RH, Washington LD, Salvatore BA, Glenn TC & Knapp LW (2003) Origin of archosaurian integumentary appendages: The bristles of the wild turkey beard express feather-type ? keratins. *J. Exp. Zool.* 297B, 27-34.
- Sawyer RH, Rogers L, Washington L, Glenn TC & Knapp LW (2005) Evolutionary origin of the feather epidermis. *Dev. Dyn.* 232, 256-267.
- Schweigert G, Tischlinger H & Dietl G (2010) The oldest fossil feather from Europe. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 256/1, 1-6.
- Schweitzer MH, Watt JA, Avci R, Knapp L, Chiappe LM, Norell MA & Marshall M (1999) Beta-keratin specific immunological reactivity in feather-like structures of the Cretaceous alvarezsaurid *Shuvuuia deserti*. *J. Exp. Zool.* 285, 146-157.
- Senter P (2006) Scapular orientation in theropods and basal birds, and the origin of flapping flight. *Acta Palaeont. Polon.* 51, 305-313.
- Shipman P (1998) *Taking Wing: Archaeopteryx and the evolution of bird flight*. New York: Simon and Schuster.
- Smithwick FM, Nicholls R, Cuthill IC & Vinther J (2017) Countershading and stripes in the Theropod dinosaur *Sinosauropteryx* reveal heterogeneous habitats in the Early Cretaceous Jehol Biota. *Curr. Biol.* 27, 1-7.
- Stephan B (1979) *Urvögel*. Wittenberg-Lutherstadt.

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

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