Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 25, 2003 (2006). 195-214

Die eozäne Avifauna von Messel in ökologischer Sicht

Dieter Stefan Peters

Ecological aspects of the Eocene avifauna from Messel. – A short survey of the fossil avifauna from the oil shale of Messel is given. The composition of the avifauna appears unbalanced. Small arboreal birds predominate, aquatic species are scarce. Attempts to reconstruct the ecological relations revealed a broad utilization of vegetable and animal foodstuffs. However, in some cases the feeding habits are obscure. This has to do with the fact that passeriforms were lacking completely, being replaced by upupiforms, mousebirds, basal parrots, apodiform and piciform birds. Some of them are morphologically so different from all modern birds that their way of life remains enigmatic.

Key words: Palaeornithology, Eocene, Messel, Ecology.

Prof. Dr. Stefan Peters, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, e-mail: stefan.peters@senckenberg.de

1. Einleitung

Die außerordentliche Entwicklung der Paläornithologie während der letzten 20 Jahre offenbarte eine kaum vermutete Vielfalt der kreidezeitlichen Vogelwelt. Die dadurch angeregte Diskussion über die frühe Evolution der Vögel unter Einbeziehung der theropoden Dinosaurier ist noch in vollem Gange (z.B. Feduccia 1996, Chatterjee 1997, Padian & Chiappe 1998, Sereno 1999, Paul 2002, Peters 2003). Fest steht aber, daß das Ende der Kreide vor etwa 65 Millionen Jahren nicht nur das endgültige Aus der Dinosaurier brachte, es kappte auch die verschiedenen parallelen Entwicklungslinien der Vögel bis auf die eine, die zu den heutigen Vögeln führte. Es scheint so, daß die meisten der modernen Vogelordnungen sich im anschließenden Tertiär und hier vor allem im Eozän differenzierten. Aus diesem Grund erlangen eozäne Fundstellen ihre besondere Bedeutung. Das gilt auch für die „Grube Messel" in der Nähe von Darmstadt. Ihre fossilführenden Schichten lassen sich im unteren Mitteleozän (Geiseltalium) einordnen und sind rund 49 Millionen Jahre alt.

2. Das Messeler Maar

2.1 Entstehung und heutiger Status

Über die Geschichte des Gewässers, dessen Ablagerungen zu den genannten Schichten führten, gibt es verschiedene Mutmaßungen (SCHAAL 1988). Nach den Ergebnissen einer im Jahr 2001 niedergebrachten Bohrung scheint es jedoch sicher zu sein, daß es sich bei der „Grube Messel" um ein ehemaliges Maar handelt (HARMS 2002). An seinem Anfang stand eine Serie gewaltiger Wasserdampferuptionen, hervorgerufen durch das Aufeinandertreffen von heißer Gesteinsschmelze und Grundwasser. Die tiefen Risse, in denen die Schmelze aufsteigen konnte, hingen wahrscheinlich mit der Senkung des Rheingrabens zusammen. Die Folge der Ausbrüche war ein etwa 300 m tiefer, steilwandiger Trichter, in dem sich nach und nach Wasser zu einem See ansammelte. Die Eruptionen hatten sich auf das Leben in ihrer Umgebung katastrophal ausgewirkt, aber schließlich eroberte ein artenreicher Wald die verwüsteten Flächen wieder zurück und umgab den jungen See, dessen Durchmesser etwa 1.5 km betrug. Das Maar war von den Gewässern der Umgebung oft, aber nicht ständig isoliert. Zu- und Abflüsse waren, wenn sie denn bestanden, nicht sehr groß. Der Wasserkörper des Sees scheint sich durch eine nur selten gestörte Schichtung ausgezeichnet zu haben, am Grund herrschten wohl dauernd anaerobe Verhältnisse. Dies begünstigte die gute Erhaltung der abgesunkenen Tierleichen. Über die Dauer des Sees gibt es bisher keine einheitlichen Daten. Die Angaben reichen von „mehreren Zehntausenden oder gar Hunderttausenden von Jahren" (KOENIGSWALD & STORCH 1998) bis zu 400 000 Jahren (HUNDRIESER 1985); die Schätzung von zwei Millionen Jahren (IRION 1977) gilt inzwischen als zu hoch.

Der ehemalige Faulschlamm des Seebodens tritt uns heute als fein geschichteter, bituminöser Tonstein (Ölschiefer) mit gelegentlichen Sideritlagen entgegen. Der Ölschiefer wurde in neuerer Zeit über hundert Jahre lang abgebaut und industriell genutzt. (An die zahllosen Fossilien, die dabei zermahlen oder wegdestiliert wurden, mag man als Biologe gar nicht denken.) Die durch den Tagebau entstandene Grube ist heute etwa 60 m tief. Darunter befinden sich noch weitere 100 m Ölschiefer, die ausschließlich der Wissenschaft vorbehalten sind. Im Dezember 1995 wurde die Grube Messel als Naturerbe der Menschheit anerkannt und in die „World Heritage List" der UNESCO aufgenommen.

2.2. Das Klima

Im mittleren Eozän war es im Gebiet des heutigen Mitteleuropas wesentlich wärmer als gegenwärtig. Die mittlere Jahrestemperatur lag deutlich über 20°, das mittlere Minimum über 10°, die Niederschläge waren relativ hoch (WILDE 1989). Zweifellos gab es einen jahreszeitlichen Rhythmus. Dafür spricht schon allein die regelmäßige Schichtung des Ölschiefers. Wie sich der Jahresverlauf im Einzelnen gestaltete, läßt sich nicht mit Sicherheit rekonstruieren.

2.3. Die Vegetation

Der für die Entstehung des Ölschiefers wichtigste Organismus war die einzellige Grünalge *Tetraedron minimum*. Sie durchlief einen Zyklus, der jeweils in einer Massenvermehrung, einer sogenannten „Algenblüte" gipfelte. Man schätzt, daß dann jeder Liter Oberflächenwasser etwa 500 Millionen Zellen enthielt. Diese Massen starben nach dem Verbrauch aller Nährstoffe unvermittelt ab und sanken zu Boden. Die Algenmassen verbrauchten bei ihrer Zersetzung so viel Sauerstoff, daß der See nach den Algenblüten immer wieder „umkippte" In der feinen Lamination des Ölschiefers spiegeln sich diese Ereignisse wider, die wahrscheinlich alljährlich stattfanden (GOTH et al. 1988).

Die übrige Pflanzenwelt ist durch Sporen, Pollen, Blätter, Blüten, Früchte und Samen sehr gut dokumentiert. Grössere Reste wie Zweige oder gar Stämme sind dagegen selten. Eine befriedigende Erklärung für diese selektive Überlieferung von kleinen Resten, die sich ähnlich auch bei den Tieren abzeichnet, wurde bisher noch nicht gefunden. Man muß dabei aber bedenken, daß die Randbereiche des ehemaligen Sees nicht mehr erhalten sind.

Die vorhandenen Fossilien belegen eine üppige und formenreiche Pflanzenwelt. Rund 70 Familien der Farnpflanzen, Nacktsamer und Bedecktsamer sind nachgewiesen. Viele davon haben heute ihren Verbreitungsschwerpunkt in den warmen Gebieten der Erde, wie z.B. die Taxodiaceae, Palmae, Pandanaceae oder Theaceae (SCHAARSCHMIDT 1988).

Man nimmt an, daß dort, wo die Randzone des Sees flach war, Gürtel von Monokotyledonen standen, die auch als Filter für eingeschwemmtes Material gewirkt haben konnten. Daneben gab es Pflanzen mit Schwimmblättern. Die ursprüngliche Annahme, daß es sich um Verwandte der Seerosen handeln könnte, wird heute bezweifelt. Das umgebende Land wurde von einem artenreichen Wald eingenommen. Lorbeer- und Walnußgewächse waren unter den Gehölzen in Ufernähe besonders stark vertreten, in einiger Entfernung vom See auch Buchengewächse. Eine Gliederung des Waldes in mehrere Stockwerke ist sehr wahrscheinlich. Kletternde oder lianenartig rankende Arten waren reichlich vorhanden. Den dem See zugewandten Waldrand darf man sich als „ein besonders dichtes, bis zum Boden herabreichendes Geflecht, wie es heute ähnlich oft am Rande tropischer Gewässer zu beobachten ist" vorstellen (WILDE 1989).

2.4. Die Tierwelt

Die Bedeutung der Grube Messel für die Paläozoologie beruht zum Einen auf der Häufigkeit und Vielfalt der fossilen Funde, zum Anderen auf deren guter Erhaltung. Oft werden nicht nur vollständige Skelette, sondern auch Reste des Weichkörpers gefunden. Diese „Hautschatten" bestehen in der Regel allerdings nur aus Rasen lithifizierter Bakterien, die einst das organische Material zersetzten, indem sie sich davon ernährten, und die nach Abschluß dieser Tätigkeit versteinerten. Das lithifizierende Mineral ist vor allem Kalziumphosphat (Apatit), bei Bakterien auf hornigem Substrat, wie Haare und Federn, auch Eisenkarbonat (Siderit) (LIEBIG 1998).

Mit Ausnahme der Insekten sind Evertebraten nur sehr schwach vertreten. Von den nachgewiesenen Schwämmen scheint ein großer Teil von den Zuflüssen in den See gespült worden zu sein, einige haben aber wohl in den Randzonen des Sees ständig gelebt (RICHTER & WUTTKE 1999). Mager ist auch die Ausbeute an Crustaceen und Mollusken. So sind nur drei Schneckenarten nachgewiesen, zwei weitere kamen möglicherweise vor (NEUBERT 1999). Insektenreste sind sehr häufig; man kann mit 700-1500 Funden in einem Kubikmeter Ölschiefer rechnen. Es überwiegen Coleoptera, Hymenoptera und Heteroptera, die allein rund 92% der Insektenfunde ausmachen. Im Wasser lebende Arten sind sehr selten, und die, welche man gefunden hat, z. B. Larven und Köcher von Trichopteren, stammen mindestens teilweise aus den Zuflüssen. Viele Insekten sind recht ansehnlich, oft sind sowohl Skulptur als auch Färbung erhalten. Manche beindrucken durch ihre Größe. Das gilt zum Beispiel für die beiden Arten der Ameisengattung *Formicium*, erreichten die geflügelten Weibchen von *F giganteum* doch eine Flügelspannweite bis zu 16 cm (LUTZ 1990).

Im Hinblick auf die Individuenzahl werden Fische im Ölschiefer zahlreich gefunden, wobei der mit der heute noch im südlichen Nordamerika lebenden *Amia* eng verwandte Schlammfisch *Cyclurus kehreri* die bei weitem häufigste Art darstellt. Relativ häufig ist auch der Knochenhecht *Atractosteus strausi*. Daneben waren mehrere Teleosteer-Arten vertreten. Die relative Artenarmut der Fischfauna, die auffallende Seltenheit von Jungfischen sowie die Tatsache, daß einige der nachgewiesenen Arten bei Sauerstoffmangel über ihre Schwimmblase atmosphärische Luft atmen konnten, deuten auf ungünstige Lebensbedingungen im Messelsee hin (MICKLICH 1988).

Ähnliches gilt für die Amphibien, die offenbar nur zeitweilig und mit wenigen Arten im See vorkamen. Zahlreicher sind Funde von landlebenden Fröschen (WUTTKE 1988).

Unter den Reptilien stechen sieben Krokodilarten hervor, von denen allerdings nur zwei sich in Seenähe fortgepflanzt haben, wie durch kleine Jungtiere belegt ist. Die Grabgemeinschaften beweisen also nicht, daß alle geborgenen Arten ständig nebeneinander im oder am See vorgekommen sind. Das gilt auch für die Schildkröten, von denen mindestens drei Gattungen vertreten sind. Möglicherweise sind auch sie mehr oder minder regelmäßig zugewandert oder als Leichen von den Zuflüssen eingespült worden. Schlangen sind vor allem durch die Familie Boidae mit sechs Arten vertreten; Giftschlangen fehlen. Daneben sind vereinzelt noch Schleichen und kleinere Echsen überliefert. Tiergeographisch interessant ist ein Leguan, da diese Reptilien heute fast ausschließlich in Amerika vorkommen (KELLER & SCHAAL 1988).

Die Säuger sind in einer beeindruckenden Artenfülle im Ölschiefer erhalten. Trotzdem scheint eine selektive Überlieferung vorzuliegen. So fehlen vor allem große Formen. Merkwürdig ist auch die Seltenheit von Primaten, die in anderen Fundstellen vergleichbaren Alters wesentlich häufiger geborgen wurden. Umgekehrt verhält es sich mit den Fledermäusen, die anderswo sehr selten sind, in der Grube Messel aber durch Vielfalt und Häufigkeit überraschen. Die Säugerfunde haben viele Bearbeiter gefunden, deren Ergebnisse hier nicht annähernd referiert werden können. Deshalb sei auf die Originalschriften verwiesen, die leicht über SCHAAL & ZIEGLER 1988, FRANZEN & MICHAELIS 1988,

v KOENIGSWALD & STORCH 1998, SCHAAL & HABERSETZER 1999 sowie die Jahresberichte der Senckenbergischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft (in „Natur und Museum") erschlossen werden können.

3. Die Avifauna

3.1 Allgemeines

Für keine andere Klasse der Tetrapoda lieferte die Grube Messel so zahlreiche fossile Belege wie für die Vögel. Sie widerlegte damit den alten und eingefleischten Irrtum der Paläontologen, daß die Rekonstruktion der Vogelevolution sich kaum auf paläontologische Fakten stützen könne. So unverständlich die Entstehung des genannten Irrtums ist, sein Echo ist noch heute nicht verebbt. Das trifft, bis auf wenige Ausnahmen (z.B. FEDUCCIA 1996), auch für Messel zu. Die paläornithologischen Ergebnisse der Messelforschung werden oft nur am Rande oder gar nicht wahrgenommen, obwohl die Grube Messel für die Ornithologie mindestens so bedeutsam ist wie für die Mammalogie. Stattdessen werden bisweilen völlig aus der Luft gegriffene Angaben in die Welt gesetzt. So kann man z. B. in einem 2001 erschienenen deutschen Lehrbuch der „Evolutionsbiologie" lesen, daß im Messeler Ölschiefer „insbesondere Enten und Limicolen vertreten" seien. Tatsache ist, daß Enten in Messel noch mit keinem einzigen Fossil belegt sind, während von „Limicolen" (Charadriiformes) immerhin ein Rest vorliegt, der allerdings so beschaffen ist, daß er noch nicht näher bestimmt wurde (MAYR 2000e).

Die Bearbeitung der fossilen Avifauna von Messel ist nocht längst nicht abgeschlossen, zumal bei den laufenden Grabungen ständig neue Vögel gefunden werden. Die letzte zusammenfassende Darstellung der bearbeiteten Funde gab MAYR (2000c). Die schon ältere Feststellung, daß im Ölschiefer eine Landvogelfauna dokumentiert ist (PETERS 1988a), konnte bestätigt werden. Streng ans Wasser gebundene Arten fehlen fast völlig.

Wie kaum anders zu erwarten, geben manche Messelvögel dem Systematiker Rätsel auf. Sie repräsentieren offenbar Stationen der Evolution, als die Differenzierung vieler Entwicklungsstränge erst am Anfang stand. Eine Einordnung in die heute geläufigen Systeme der Ordnungen und Familien ist dann oft nicht möglich.

3.2. Todesursachen

Das Spektrum der im Ölschiefer überlieferten Lebensformtypen zeigt, daß die oben angedeuteten besonderen Bedingungen des Messeler Maares auch für die Zusammensetzung der Grabgemeinschaften (Thanatozönosen) der Vögel entscheidend waren. Offenbar bot der See nur zeitweilig Lebensmöglichkeiten.

Wie für andere Messelfossilien gilt auch für die Vögel, daß ihre Reste oft als zusammenhängende Skelette vorliegen. Ihr Zustand zeigt, daß sie als Leichen nicht weit transportiert und auch von keinem Aasfresser heimgesucht wurden. Die Annahme, daß sie einer

plötzlichen Vergiftung erlagen, erscheint recht plausibel. Die vulkanischen Prozesse im Gebiet, die schon zur Entstehung des Maares führten, lassen an Schwaden giftiger Gase denken, die besonders bei Windstille den See überlagerten. Schon einfaches Kohlendioxid stellte eine tötliche Gefahr dar, der sicher so mancher Vogel, der den See überflog, zum Opfer fiel. Das Gift, das sie tötete, hielt auch die Aasfresser fern. Die gleiche Todesursache mag auch für die Vögel gelten, deren Skelett zwar infolge der Verwesung des Weichkörpers zerfiel, aber doch mehr oder minder vollständig und ohne Fraßspuren an den Knochen erhalten blieb.
Daneben gab es sicher auch andere Todesursachen. MAYR (2000c) wies auf die relativ häufigen Knochenbrüche hin. Exemplare, deren Knochen nicht nur zerbrochen, sondern auch durcheinander gemischt oder unvollständig sind, sind wohl angefressen worden. Dabei ist nicht mehr festzustellen, ob diese Vögel erjagt wurden oder post mortem einem Aasfresser anheim fielen. Fleischfresser gab es sowohl unter den Fischen als auch unter den Reptilien und Säugern. Knochenbrüche, bei denen die Bruchstücke nur gegeneinander verschoben sind, sonst aber anatomisch noch „richtig" liegen, deuten dagegen auf Unfälle hin, die dem betroffenen Vogel zum Verhängnis wurden. Schließlich gibt es einige wenige Funde, deren seltsame Erhaltung sich wohl nur als Speiballen interpretieren läßt (MAYR 2000c, Abb. 13, 14), wobei allerdings unklar ist, wer sie produziert hat.

3.3 Systematische Übersicht

3.3 1 Wasservögel

Der Messelsee war ein Gewässer, dessen Wasserspiegel wohl nie von schwimmenden Vögeln bevölkert war. Selbst wenn die giftigen Gase nur sporadisch vorhanden gewesen sein mochten, stellte die karge Evertebratenfauna des Sees kaum jemals ein verlokkendes Nahrungsangebot für Vögel dar.
Bisher sind nur zwei Arten bekannt, die wahrscheinlich eng an Wasser gebunden waren. Die eine ist *Masillastega rectirostris* MAYR 2002b, vermutlich ein Tölpel. Es ist nur der Schädel vorhanden, der recht gut mit dem heutiger Sulidae übereinstimmt und in der Größe etwa einer Krähenscharbe entspricht. Man darf annehmen, daß dieser Vogel vornehmlich Fische jagte. Er war wohl nur ein sporadischer Gast am Messelsee.
Die andere Art ist *Juncitarsus merkeli* PETERS 1987a, ein urtümlicher Flamingo. Genau besehen, beruht die Annahme, daß er an Wasser gebunden war, auf folgendem Schluß: Da die heutigen Flamingos hochgradig von Gewässern abhängen, gilt dies wahrscheinlich auch für *Juncitarsus*, da sein Skelett mit dem der Flamingos weitgehend übereinstimmt. Dieser Schluß muß aber nicht stimmen, zumal *Juncitarsus* nicht den hoch spezialisierten Seihschnabel der heutigen Flamingos besitzt, sondern mit seinem schizorhinen Schnabelbau eher Regenpfeifervögeln oder Kranichen gleicht. Man kann also nicht ausschließen, daß *Juncitarsus* einen Teil seiner Nahrung auf dem trockenen Land fand. Wie Störche oder Kraniche zeigen, sind lange Beine nicht nur im Wasser zu gebrauchen. Andererseits konnten Selektionsdrucke, die zur Ausbildung des „modernen" Flamingo-

schnabels führten, nur bei Vögeln wirksam sein, die ihre Nahrung ausschließlich oder doch größtenteils aus dem Wasser holten. Die Ausbildung des postcranialen Körpers zum Schwimmen oder Waten mußte unzweifelhaft der Spezialisierung des Seihschnabels vorausgehen. *Juncitarsus* entspricht dieser evolutionsbiologischen Erwartung und kann deshalb als Modell für ein bestimmtes Entwicklungsstadium der Flamingos gelten. Trotzdem läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, welchen Lebensstil *Juncitarsus* tatsächlich führte und ob er in die unmittelbare Abstammungslinie der modernen Flamingos gehört oder einen ausgestorbenen Seitenzweig repräsentiert. Festzuhalten bleibt aber, daß dieser Vogel am See nicht häufig war und wohl nur als gelegentlicher Gast vorkam. Bisher wurde nur ein einziges Skelett gefunden. Vertreter der Gattung *Juncitarsus* lebten sowohl in Europa wie in Nordamerika.

Als Wasservögel im weitesten Sinne müssen wohl die sogenannten Messelrallen (Messelornithidae) gelten. Auch sie lebten in Europa und Nordamerika. Die Grube Messel lieferte die Typusart *Messelornis cristata* HESSE 1988. Mit weit über 300 geborgenen Individuen ist sie die bei weitem häufigste im Ölschiefer konservierte Vogelart. Vermutlich suchte sie regelmäßig die Uferzonen des Sees auf, wobei sie, nach ihren relativ kurzen Zehen zu urteilen, dichte Sumpfvegetation eher gemieden haben dürfte. Küken wurden bisher nicht gefunden. Das läßt nur zwei Deutungen zu. Entweder haben die Messelrallen den See nur als Gäste, vielleicht auf dem Zug, besucht oder sie haben, falls sie hier Brutvögel waren, in einiger Entfernung vom Ufer gebrütet, vielleicht auf Bäumen, wobei die Jungen sich als Nesthocker verhielten, ähnlich wie bei heutigen Sonnenrallen oder Seriemas.

Ein weiterer Vogel, dem man eine gewisse Vorliebe für Feuchtgebiete zutraut, ist der Ibis *Rhynchaeites messelensis* WITTICH 1898. Er liegt in mehreren Exemplaren vor. Seine osteologischen Ähnlichkeiten mit manchen Regenpfeifer- und Kranichvögeln machen es verständlich, daß seine systematische Stellung unterschiedlich beurteilt wurde (PETERS 1983). Es handelt sich aber unzweifelhaft um einen Ibis, der wohl auch ähnlich wie seine heutigen Verwandten gelebt haben dürfte.

Wie bereits erwähnt, liegen auch Reste eines charadriiformen Vogels vor (Flügel, Schultergürtel und Brustbein). Seine verwandtschaftlichen Beziehungen konnten bisher nicht geklärt werden. Obwohl keineswegs alle „Limicolen" an Wasser gebunden sind, sei er doch hier aufgeführt. Vielleicht bringen neue Funde Klarheit in seine systematische Stellung (MAYR 2000e).

Mehr aus Verlegenheit als aus guten Gründen sei hier noch *Pumiliornis tesselatus* MAYR 1999b genannt. Dieser nur etwa finkengroße Vogel zeigt manche Übereinstimmungen mit *Rhynchaeites*, von dem er sich aber auch deutlich unterscheidet. Möglicherweise lebte er wie ein kleiner Strand- oder Wasserläufer. Seine systematische Zugehörigkeit ist unklar.

3.3.2. Bodenvögel

In der Umgebung des Sees lebten mehrere Vogelarten, die sich ausschließlich oder doch überwiegend als Fußgänger fortbewegten. Eigentlich können wir auch die schon genannten Messelrallen und den Messelibis dazuzählen, obgleich beide fliegen konnten, der Ibis dank seiner großen Flügel wohl sogar ein sehr guter Flieger war.

Aber es gab auch flugunfähige Läufer. Der imposanteste gehört wohl zur Art *Diatryma geiselensis* FISCHER 1978, ein schwergewichtiger Riese mit 175 cm Scheitelhöhe. Er war sicher kein schneller Renner. Wegen ihres gewaltigen Schnabels hielt man die *Diatryma*-Arten lange für Räuber oder Aasfresser. Doch ernährten sie sich wohl überwiegend von Blättern. Früher zu den Kranichvögeln gestellt, gelten sie heute gemeinsam mit *Gastornis* als Schwestergruppe der Anseriformes (ANDORS 1991). Aus der Grube Messel ist *Diatryma* nur durch einen Oberschenkelknochen belegt.

Ein wesentlich schnellerer Läufer war *Palaeotis weigelti* LAMBRECHT 1928. Ursprünglich für eine Trappe gehalten, erwies sich dieser Vogel inzwischen als eine palaeognathe Art, deren Gaumen an Steißhühner erinnert, während das postcraniale Skelett deutliche Übereinstimmungen mit den Nandus zeigt (HOUDE 1986, PETERS 1988b). Der Nachweis eines flugunfähigen Vogels aus dem weiteren Verwandtschaftskreis der Straußenvögel auf der Nordhalbkugel warf ein ganz neues Licht auf die Geschichte der heutigen Straußenvögel, die ja alle auf der Südhalbkugel leben.

Nach ANDORS (1991) lebten die Diatrymas in vegetationsreichen Feuchtgebieten ähnlich ihren Verwandten, den heutigen Wehrvögeln (Anhimidae). Doch könnte man sich die robusten Riesenvögel auch als Bewohner geschlossener Wälder vorstellen, etwa analog den Kasuaren. Dagegen fällt eine solche Vorstellung bei der relativ großen (Scheitelhöhe ca. 90-95 cm), aber dennoch grazilen und leichtfüssigen *Palaeotis* schwer. Man ist versucht anzunehmen, daß der dichte Messel-Wald von lichteren Flächen durchsetzt war, auf denen dieser Vogel seinen Lebensraum fand.

Ähnliches gilt möglicherweise für die Arten aus der Verwandtschaft der Seriemas, obwohl hier auch eine ähnliche Lebensweise in geschlossenem Wald wie bei den ebenfalls nahverwandten rezenten Trompetervögeln denkbar ist. Folgende Arten sind nachgewiesen: *Aenigmavis sapea* PETERS 1987b, *Idiornis tuberculata* PETERS 1995, *Idiornis* cf. *itardiensis* MOURER-CHAUVIRÉ 1983 (MAYR 2000b) und *Salmila robusta* MAYR 2000d. Bei *Aenigmavis* handelt es sich um einen frühen Vertreter der Phorusrhacidae etwa von der Größe eines Auerhahns. Nach den kräftigen, mit großen Krallen bewehrten Füßen zu schließen, war dies ein Beutegreifer wie alle anderen Mitglieder dieser beeindruckenden Familie. Leider ist vom Schnabel nur ein unbedeutender Rest vorhanden. Die kleinen Flügel deuten auf Flugunfähigkeit oder doch nur sehr beschränkte Flugtüchtigkeit hin. Mäßige Flieger waren wohl auch die beiden *Idiornis*-Arten. Wie in vielen anderen Merkmalen gleichen sie auch hierin den heutigen Seriemas. Wahrscheinlich lebten sie auch ähnlich. Die heutigen Seriemas haben ein sehr breites Nahrungsspektrum. Es umfaßt Früchte und andere Pflanzenteile, vielerlei Wirbellose und kleine Wirbeltiere, darunter auch Jungvögel und Eier.

Salmila besaß relativ längere Flügel und kürzere Beine. Vielleicht bevorzugte sie wie die heutigen Trompetervögel dichten Wald, während die *Idiornis*-Arten in offenerem Gelände vorkamen. Doch sind solche Überlegungen über die Einnischung dieser Vögel reine Spekulation.
Schließlich ist noch *Paraortygoides messelensis* MAYR 2000a zu erwähnen. Es ist einer der ältesten bekannten Hühnervögel und der einzige Vertreter dieser Ordnung aus der Grube Messel, wo bisher nur ein einziges Skelett dieser Art gefunden wurde. Er hatte die Größe einer Schopfwachtel und für ein Huhn relativ lange Flügel. Dazu paßt, daß der Bau von Brustbein und Gabelbein auf eine kräftige Brustmuskulatur hinweisen. Trotzdem darf man wohl annehmen, daß dieser Vogel sich hauptsächlich auf dem Boden aufhielt, wofür auch der Bau der Füße spricht.

3.3.3. Eulen und Greifvögel
Zu den Merkwürdigkeiten der Messeler Avifauna gehört die Tatsache, daß typische Beutegreifer außerordentlich selten sind, und die, die überliefert wurden, sind verhältnismäßig klein.
Es sind nur zwei Eulenskelette geborgen worden. Eines davon wurde als *Palaeoglaux artophoron* PETERS 1992 beschrieben. Diese Eule hatte etwa die Größe eines Steinkauzes und gehört der ausgestorbenen Familie Palaeoglaucidae an, die in sich Merkmale der Tytonidae und Strigidae vereinigt. Bemerkenswert sind verlängerte, bandförmige Rückenfedern, wie sie von keiner anderen Eule bekannt sind. Ihre Funktion ist völlig unklar, zumal Schmuckfedern bei einem nachtaktiven Vogel recht ungewöhnlich wären.
Auch die Taggreifvögel sind bisher nur durch eine Art, *Messelastur gratulator* PETERS 1994, sicher vertreten, von der lediglich zwei Schädel und einige Halswirbel vorliegen. Diese Vögel hatten höchstens die Größe eines Sperberweibchens. Vielleicht gehört eine weitere noch unbeschriebene Art hierher, die einige osteologische Merkmale mit den Falken teilt, andererseits aber gar nicht wie ein Greifvogel wirkt (PETERS 1989).
Es ist natürlich möglich und sogar sehr wahrscheinlich, daß auch manche Vertreter anderer Ordnungen die Rolle von „Raubvögeln" spielten. Das trifft sicherlich auf *Aenigmavis* zu, wenn sie auch noch längst nicht an ihre späteren riesigen Verwandten heranreichte, die im Miozän in Südamerika das Endglied der Nahrungskette darstellten. Teilweise carnivor waren wohl auch die *Idiornis*-Arten und vielleicht auch *Salmila*.
Vor allem aufgrund ihrer Fußmorphologie schrieb man einigen kleineren Vögeln ein greifvogelartiges Verhalten zu. Neuere Funde zeigten aber, daß ihre Nahrung zumindest teilweise vegetarisch war (s. weiter unten).

3.3 4. Flug- und Ansitzjäger
Angesichts der großen Formenfülle der Entomofauna wäre es verwunderlich, wenn die Insekten unter den Vögeln keine Freßfeinde gehabt hätten. Wenden wir uns zunächst den Flug- und Ansitzjägern zu.

Segler, die spezialisiertesten Dauerflieger unter den heutigen Landvögeln, waren auch schon am Messelsee vorhanden. *Scaniacypselus szarskii* (PETERS 1985) war eine kleine, oberflächlich an Salanganen erinnernde Art. Im Ölschiefer ist uns nicht nur das Skelett, sondern auch das Gefieder fast vollständig überliefert (Abb. 1). Wie MAYR & PETERS (1999) zeigen konnten, muß dieser Vogel zu den „echten" Seglern (Apodidae) gestellt werden, obwohl er in einigen Merkmalen weniger weit abgeleitet ist als die heutigen Arten. Es gab am Messelsee noch einen weiteren Segler, der größer als *Scaniacypselus* war. Da nur ein recht unvollständiges Skelett vorliegt, wurde bisher von einer Benennung abgesehen.

Zur Seglerverwandtschaft gehören auch die ausgestorbenen Gattungen *Argornis* und *Jungornis*, die bisher in der Familie Jungornithidae vereinigt waren. Nach MAYR (2003a) ist diese Familie aber eine paraphyletische Gruppe, da *Jungornis* die Schwestergruppe der Kolibris ist, während *Argornis* die Schwestergruppe der (Trochilidae + *Jungornis*) bildet. Wenn man nur die Knochen und besonders das Flügelskelett der beiden Gattungen mit ihren seglerartigen Proportionen betrachtet, ist man überzeugt, daß auch die Befiederung seglerähnlich sein müßte (KARHU 1999). Überraschenderweise zeigt ein Exemplar aus der Grube Messel, daß dem nicht so ist. Dieser Vogel steht *Argornis* nahe und wurde jüngst von Mayr (2003b) als *Parargornis messelensis* beschrieben. Seine Schwungfedern bilden einen relativ kurzen und abgerundeten Flügel. Dazu paßt dann auch ein Schwanz, der länger als der ganze Körper ist. Die osteologischen Befunde zeigen einige Übereinstimmungen mit den Kolibris. Der Schnabel ist aber eher seglerähnlich und wurde wohl kaum zum Nektarsaugen eingesetzt. Wir haben hier eines der Messeler Rätsel vor uns, denn es gibt keinen rezenten Vogel, der morphologisch diesem Fossil entspräche. Wahrscheinlich vermochte *Parargornis messelensis* und vielleicht auch *Argornis* mit dem so widersprüchlich anmutenden Flugapparat wendig in dichter Vegetation zu manövrieren und in kurzen Schwirr- oder Rüttelphasen Insekten von den Pflanzen abzulesen. Vielleicht muß man sich die Urformen der Kolibris ähnlich vorstellen. Falls sie auch auf blütenbesuchende Insekten Jagd machten, könnten sie auf diese Weise den Weg zum Nektar als Nahrung gefunden haben. Ob dies auch für die in Messel fehlende Gattung *Jungornis* gilt, ist nicht klar, da hier sowohl das Gefieder wie der Schnabel noch unbekannt sind.

Ungeklärt ist auch die systematische Stellung der ausgestorbenen Familie Archaeotrogonidae. Wie die Jungornithidae sind ihre fossilen Reste nicht nur auf Messel beschränkt, doch wurden hier besonders aussagekräftige Exemplare gefunden. Ihr Name sagt es schon, daß sie zunächst für Verwandte der Trogons gehalten wurden. Später fand MOURER-CHAUVIRÉ (1995) Übereinstimmungen mit den Caprimulgiformes. Diese Zuweisung wurde nochmals zweifelhaft, als in Messel ein vollständiges Exemplar von *Hassiavis laticauda* MAYR 1998c geborgen wurde. Damit wurde erstmals der Schädel der Archaeotrogonidae bekannt und der zeigte morphologische Beziehungen zu den Apodiformes (MAYR & MANEGOLD 2002). Da auch die Befiederung im Ölschiefer überliefert wurde, läßt sich sagen, daß die Archaeotrogonidae wohl keine Dauerflieger waren, sondern eher vom Ansitz in mehr oder minder kurzen Flugsprüngen jagten. Es ist ungewiß, ob diese Vögel tag- oder nachtaktiv waren.

Abb. 1. *Scaniacypselus szarskii* (PETERS 1985). Von dieser kleinen Seglerart wurden mehrere Exemplare gefunden. Das vorliegende zeigt besonders gute Federerhaltung (SMF-ME 3576a). Maßstab: 1 cm. – Alle Fotos: S. Tränkner, Forschungsinstitut Senckenberg.

Nachtaktivität darf man für die zu den Schwalmvögeln (Caprimulgiformes) gehörenden Podargidae (Froschmäuler) und Nyctibiidae (Tagschläfer) annehmen, die beide durch je eine Gattung in der eozänen Avifauna von Messel vertreten waren. Froschmäuler kommen heute in Südostasien und Australien vor. Sie sind Ansitzjäger, wobei die größeren Arten auch Wirbeltiere fangen. *Masillapodargus longipes* MAYR 1999a aus der Grube Messel hat aber wohl aufgrund seiner geringen Körpergröße nur Insekten und andere Arthropoden erbeutet. Ähnliches gilt sicher auch für die Tagschläfer der Gattung *Paraprefica* MAYR 1999a. Tagschläfer sind gegenwärtig auf die Neotropis beschränkt. Aufgrund der rezenten Verbreitung ist man versucht zu glauben, daß Tagschläfer und Froschmäuler sich in gewissem Maße ökologisch vertreten. Umso erstaunlicher ist ihr sympatrisches Auftreten in den eozänen Wäldern.

Um einen Ansitzjäger handelt es sich wohl auch bei *Eocoracias brachyptera* MAYR & MOURER-CHAUVIRÉ 2000 (Abb. 2). Diese Art, die in eine eigene Familie Eocoraciidae gestellt wurde, ist durch einige besonders gut erhaltene Fossilien belegt. Wie Federreste zeigen, hatten diese Vögel kurze abgerundete Flügel und einen langen Schwanz ähnlich den heutigen Erdracken (Brachypteraciidae) von Madagaskar. Die kurzen Beine erinnern aber mehr an die eigentlichen Racken (Coraciidae). Man darf also vermuten, daß

Eocoracias nicht auf dem Boden herumlief, sondern sich in den Baumkronen aufhielt und sich hier geschickt bewegen konnte.
Eine nicht geringe Überraschung war der Nachweis eines Verwandten des Kurols, zumal ähnliche Funde von anderen Orten zuvor für Reste von Neuweltgeiern (Cathartidae) gehalten worden waren, was sich auch in dem Gattungsnamen *Plesiocathartes* GAILLARD 1908 ausdrückt. Nunmehr zeigte sich, daß der heute auf Madagaskar beschränkte Kurol ein Relikt ist und im Tertiär weiter verbreitete Verwandte hatte und daß die oft hervorgehobene Annahme, die ersten Neuweltgeier hätten sich in Europa entwickelt, vielleicht unbegründet ist; aber letzteres kann natürlich nur durch eine Revision der anderen vermeintlichen „Geierreste" endgültig geklärt werden. Die Kurol-Art aus Messel trägt den Namen *Plesiocathartes kelleri* MAYR 2002a und gehört wie der Kurol in die Familie Leptosomidae. Sie war kleiner als die rezente Art, aber wohl wie diese ein gut fliegender Ansitzjäger. Die heutigen Kurols ernähren sich hauptsächlich von größeren Insekten und Chamäleons.
Quasisyndactylus longibrachis MAYR 1998a ist ein „Kleinvogel", der zu den Alcediniformes gehört. Wie seine rezente Verwandtschaft war er wohl ein Ansitzjäger.

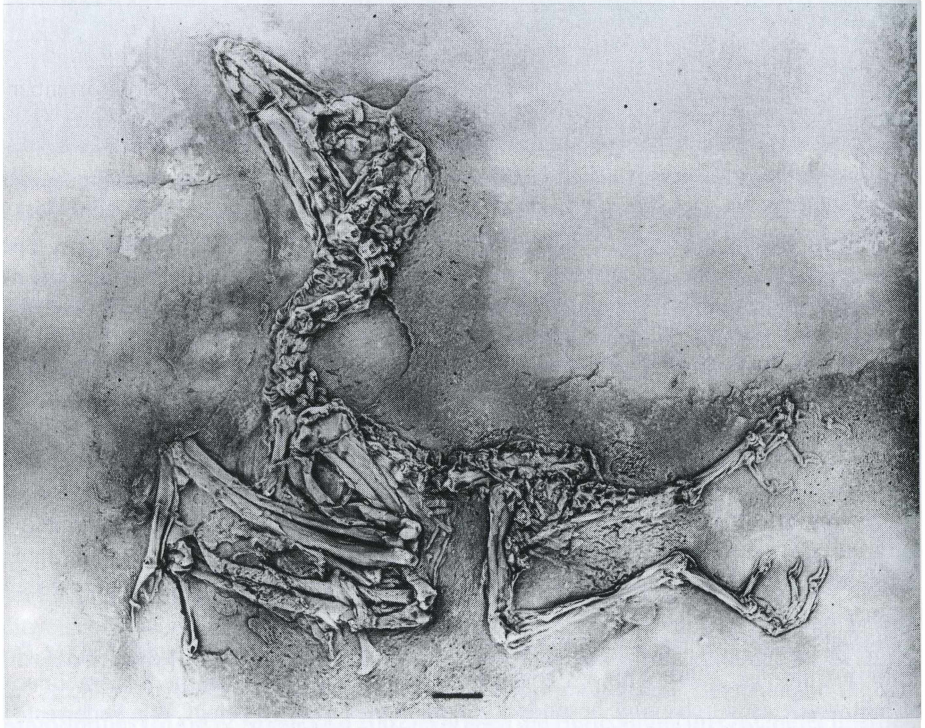

Abb. 2. *Eocoracias brachyptera* MAYR & MOURER-CHAUVIRÉ 2000 Holotypus (SMNK.PAL.2663a). Die Familie der Eocoraciidae muß als Schwestergruppe der Coracioidea (Erdracken und eigentliche Racken) gelten. Maßstab: 1 cm.

3.3.5. Platzhalter der Sperlingsvögel

Bei den bisher betrachteten Gruppen trafen wir zwar auf Überraschungen, aber nicht auf viele Fremdheiten. Zu den meisten der nicht sehr zahlreichen überlieferten Vogelarten findet man Parallelen in der heutigen Vogelwelt, wenn auch nicht immer in Europa. Das ändert sich, wenn wir uns nun dem Gros der „Waldvögel" zuwenden.

Zu den geheimnisumwitterten Problemen der Paläornithologie gehört die Entstehung und frühe Entwicklung der Sperlingsvögel, also der Gruppe, die rund 60% der heutigen Vogelarten stellt. Vieles spricht dafür, daß sie ihre Wurzeln auf der Südhalbkugel hatten. Auf der Nordhalbkugel tauchen sie erst im Oligozän auf, um im Miozän dann explosionsartig zuzunehmen. Der Messeler Ölschiefer entspricht der allgemeinen Lage, er hat bisher keinen einzigen Sperlingsvogel preisgegeben und man darf wohl auch keinen erwarten. Die damalige Avifauna muß demzufolge vor allem bei den sogenannten „Kleinvögeln" einen völlig anderen Charakter gehabt haben als wir es von entsprechenden heutigen Biozönosen gewohnt sind. Alle ökologischen Beziehungen, die heute von Sperlingsvögeln unterhalten werden, konnten damals Vertreter anderer Gruppen besetzen. Dabei zeigt es sich, daß das Nischenkonzept falsche Erwartungen nährt, falls man annimmt, es gäbe Nischen an sich, etwa wie fest umschriebene Wohnungen, die nur auf ihre Mieter warten. Wir finden in Messel „Lebensformtypen", denen, soweit man dies aufgrund der Skelette beurteilen kann, kein rezenter Vogel entspricht, während andere, die wir heute kennen, damals fehlten. Die ökologischen Beziehungen waren offenbar anders zugeschnitten. Da sich dies auch in der Morphologie niederschlägt, macht das die Beurteilung der fossilen Belege oft schwierig. Glücklicherweise sind wenigstens manchmal mit den Vögeln auch deren letzte Mahlzeiten in Form von Kropf- oder Magenfüllungen überliefert.

In frühen Veröffentlichungen über die Messel-Fauna wurden einige besonders eindrucksvolle Fossilien als Verwandte der Racken angesprochen. Nach genaueren Untersuchungen kann diese Diagnose nur für manche Stücke gelten (z. B. PETERS 1988a, Abb. 214); sie sind heute in der schon genannten Art *Eocoracias brachyptera* vereint. Die übrigen sorgten für eine Überraschung, denn sie mußten der Ordnung Coliiformes (Mausvögel) zugeordnet werden, einer Ordnung, die rezent mit sechs einander sehr ähnlichen Arten auf Afrika südlich der Sahara beschränkt ist, im Tertiär aber offenbar viel weiter verbreitet und formenreicher war. Inzwischen unterscheidet man zwei Familien, die Coliidae, die die heutigen Arten und tertiäre Arten aus Europa umfassen, sowie die Sandcoleidae, die von fossilen Arten aus Nordamerika und Europa gebildet werden. In Messel sind die Coliidae durch *Masillacolius brevidactylus* MAYR & PETERS 1998 und die Sandcoleidae durch *Eoglaucidium pallas* FISCHER 1987 und mindestens eine weitere noch unbenannte Art vertreten. Keiner der beiden Familien läßt sich *Selmes absurdipes* PETERS 1999 zuordnen (MAYR & PETERS 1998).

Die Mausvögel stellen seit jeher eine rätselhafte Gruppe dar, die sich bisher allen Versuchen einer überzeugenden systematischen Einordnung widersetzt hat. Die Fossilien haben daran nichts geändert. Ihre osteologischen Merkmale bilden ein solches Mosaik, daß man die nächsten Verwandten der Mausvögel überall und nirgends vermuten kann.

Es ist symptomatisch, daß *Eoglaucidium,* das auch im Geiseltal nachgewiesen wurde und dort besonders häufig ist, zunächst als Eule beschrieben wurde und man die anderen Arten teilweise für Racken hielt. Die meisten der fossilen Arten zeichnen sich durch Besonderheiten ihrer Füße aus. Die Zehen sind kurz und tragen große und spitze Krallen. Bei *Eoglaucidium* erinnern sie an Greifvögel oder Eulen. So lag der Verdacht nahe, daß diese Vögel Beutegreifer waren. Inzwischen fand man bei einigen von ihnen Mageninhalt, der zeigte, daß sie sich von Früchten ernährten. Durch die erhaltenen Samen wurden unter anderem Annonaceae nachgewiesen, eine Familie, die vorher aus dem Ölschiefer noch nicht bekannt war (WILDE, pers. Mitteilung). Noch ausgefallener als bei *Eoglaucidium* sind die Füße von *Masillacolius* und besonders von *Selmes* (Abb. 3). Die Zehen sind extrem kurz und erinnern an Segler. Doch anders als bei diesen ist der Lauf relativ lang, so daß der gesamte Fuß wie eine Fehlkonstruktion wirkt. Man kann sich kaum vorstellen, wie diese Füße eingesetzt worden sind, zumal bei *Masillacolius* alle vier Zehen nach vorn gerichtet (pamprodactyl) waren. Heutige Mausvögel, die längere Zehen haben, sitzen oft so, daß sie seitlich an einem Zweig hängen, wobei der Körper senkrecht gehalten wird. Vielleicht haben die fossilen Arten sich ähnlich verhalten. Bei *Selmes* wurde Kropf- oder Mageninhalt gefunden. Er besteht aus Samen unbekannter Pflanzen. Die Vögel ernährten sich also mindestens teilweise vegetarisch. Möglicherweise hangelten sie sich bei der Nahrungsaufnahme durchs Gezweig fruchtender Bäume oder sie klammerten sich mit ihren scharfen Krallen an die glatte Schale großer Früchte. Man kann es nur raten, denn unter den rezenten Vögeln gibt es keine ähnlichen Konstruktionen.

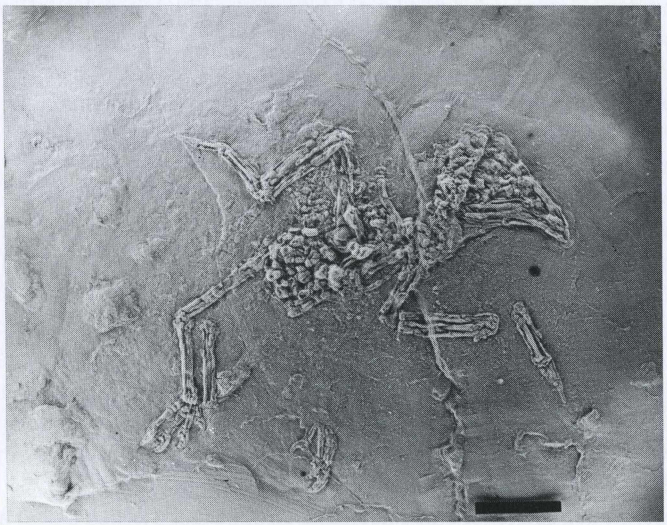

Abb. 3. *Selmes absurdipes* PETERS 1999 Holotypus (SMF-ME 2375). Ein Vertreter der eozänen Mausvögel. Beachte die kurzen Zehen an einem relativ langen Lauf; am rechten Fuß sind alle nach vorn gerichtet (pamprodaktyl). Es ist rätselhaft, wie die Vögel solche Füße einsetzten. Links der Bildmitte ist eine Anhäufung von Samen zu sehen, die die letzte Magenfüllung bildeten. Maßstab: 2 cm.

Umso erstaunlicher ist ein paralleler Fall, der aber mit den Mausvögeln nichts zu tun hat. Es handelt sich um *Gracilitarsus mirabilis* MAYR 1998, einen zierlichen Vogel von der Größe eines mittleren Kolibris. Er hat ebenfalls einen langen schlanken Lauf und sehr kurze Zehen, von denen die drei vorderen nahezu gleich lang sind. Die Krallen sind groß, lateromedial schmal, aber dorsoventral hoch, wie es für Kletterkrallen typisch ist. Wahrscheinlich konnte der Vogel den vierten Zeh nach hinten wenden und so fakultativ einen zygodactylen Greiffuß herstellen. Die Proportionen des Flügelskelettes erinnern an Schwalben, wir haben also sicher einen guten Flieger vor uns. Der Schnabel ist schizorhin, dünn und spitz und erinnert dadurch an die rhynchokinetische Konstruktion der Kolibrischnäbel. MAYR (2001) hält es für möglich, daß dieser Vogel nectarivor war. Immerhin kann man sich vorstellen, daß *Gracilitarsus* sich beim Blütenbesuch an den Blüten oder Blütenständen mit seinen merkwürdigen Zehen festklammerte. Doch fehlen auch für diesen Vogel Parallelfälle unter den heutigen Arten. *Gracilitarsus mirabilis* steht in einer eigenen Familie Gracilitarsidae, deren verwandtschaftliche Beziehungen aber völlig unklar sind (MAYR 2001).

Dem Vogelbeobachter ist das „Zirkeln" der Stare wohlbekannt. Die Vögel stecken dabei ihren Schnabel z. B. zwischen dicht stehende Grashalme, in weiche Erde oder in ein ähnliches Substrat, spreizen ihre Kiefer und entdecken dabei so manches verborgene Insekt oder andere Wirbellose. Das Öffnen des Schnabels gegen äußeren Widerstand erfordert Kraft. Zuständig sind Muskeln, die am hinteren Ende des Unterkiefers, also hinter dem Kiefergelenk, angeifen. Beim Star haben die Unterkieferäste je einen nach hinter gerichteten Fortsatz (Processus retroarticularis), der dem Muskel einen günstigen Hebel bietet. Ähnliche Fortsätze besitzen auch andere Vögel, die ihren Schnabel gegen Widerstand öffnen müssen, z. B. Enten, manche Stärlinge. Unter den Messelvögeln tritt eine solcher Fortsatz bei einer noch unbenannten Art auf, und zwar in einer geradezu überschwänglichen Größe. Sie ist auf den Seiten 108, 109 in BEHNKE & al. (1986) abgebildet, wird dort aber fälschlich als „Singvogel" vorgestellt. Der Schnabel dieses Vogels ist spitz und erinnert äußerlich stark an manche Stärlinge (Icteridae). Doch handelt es sich nicht um einen solchen, sondern wahrscheinlich um eine weitere Art der Mausvögel, die vielleicht mit der aus Amerika bekannten fossilen Gattung *Chascacocolius* HOUDE & OLSON 1992 verwandt ist, die ähnlich ausgerüstet war. Da es sich nicht um einen Wasservogel handelt, muß man annehmen, daß er bei der Nahrungssuche an Land ähnlich „zirkelte" wie unser heutiger Star.

Papageien waren im Eozän offenbar weit verbreitet, doch waren die meisten davon nicht auf den ersten Blick zu erkennen, denn sie hatten noch nicht den so charakteristischen Papageienschnabel. Ihr Schnabel erinnerte vielmehr etwas an Finkenschnäbel. Im Messeler Wald haben mindestens drei Arten gelebt. Sie hatten etwa Kernbeißergröße. *Pseudastur macrocephalus* MAYR 1998 und *Serudaptus pohli* MAYR 2000 gehören in die Familie Pseudasturidae, *Psittacopes lepidus* MAYR & DANIELS 1998 in eine weitere, bisher unbenannte Familie. Der Name *Pseudastur* heißt soviel wie „falscher Habicht" und gibt Zeugnis von den gelegentlichen Schwierigkeiten Fossilien richtig einzuord-

nen. Tatsächlich erinnern die relativ großen Schädel dieser urtümlichen Papageien an Greifvögel, vornehmlich an den oben genannten *Messelastur* Andere Merkmale, vor allem die spezifische Ausbildung der zygodactylen Füsse, belegen aber die Zugehörigkeit zu den Papageien. Diese Füße taugten sowohl zum Klettern wie zum Festhalten von kleinen Gegenständen. Aufgrund des Schnabelbaues darf man wohl annehmen, daß diese Vögel sich vornehmlich vegetarisch ernährten; ob sie dabei auch Blüten besuchten wie die heutigen Loris, läßt sich allenfalls vermuten.

Relativ häufig waren im Messelwald Hopfe (Upupiformes) vertreten. Es handelt sich um langschnäbelige Vögel, die kaum über Kolibrigröße hinausgehen und die MAYR (1998a) in eine eigene Familie Messelirrisoridae stellte. Sie verfügen weder über die speziellen Anpassungen an das Stammklettern der Baumhopfe noch über die an das Bodenleben der Wiedehopfe. Aber sie zeigen durch zahlreiche Merkmale, daß sie in diese Ordnung gehören. Unter anderem haben sie wie die anderen Hopfe retroartikulare Fortsätze am Unterkiefer, auf deren Funktion schon oben näher eingegangen wurde. Wahrscheinlich lebten die Messelirrisoridae in den Baumkronen und stocherten dort in Epiphyten und Rindenspalten. Bisher wurden aus Messel die Arten *Messelirrisor halcyrostris* MAYR 1998 und *M. parvus* MAYR 1998 benannt, mindesten eine weitere Art ist noch unbeschrieben. Die Messelirrisoridae sind auch von anderen Fundorten und bereits aus dem Untereozän bekannt.

Die Spechtvögel (Piciformes) sind in Messel durch die ausgestorbene Familie Primoscenidae vertreten. Die Typusgattung *Primoscens* HARRISON & WALKER 1977 wurde zunächst den Sperlingsvögeln zugeordnet. Vollständigere Skelette zeigten aber, saß es sich um Verwandte der Pici (Capitonidae, Indicatoridae und Picidae) handelt. Primoscenidae lebten bereits im Untereozän und sind aus Nordamerika und Europa bekannt. Aus Messel beschrieb MAYR (1998a) die Gattung *Primozygodactylus* mit den Arten *P danielsi*, *P ballmanni* und *P major*

Beim Holopypus der letztgenannten Art sind Samen eines Weinrebengewächses als Nahrungsreste erhalten, der Vogel hat also wohl Früchte gefressen. Doch läßt der Schnabel bei allen drei Arten keine Spezialisierung erkennen, so daß man insgesamt wohl eine gemischte Kost annehmen darf. Es fehlen auch Hinweise auf obligates Stammklettern wie bei den echten Spechten.

3.4. Schlußbetrachtung

Bei aller Vielfalt macht die fossile Avifauna von Messel einen merkwürdig unausgewogenen Eindruck. In einem so üppigen Biotop wie dem Messelwald samt eingeschlossenem See und für einen so langen Zeitraum von Hunderttausenden von Jahren erscheinen rund 40 nachgewiesene Vogelarten doch etwas wenig, selbst wenn man annimmt, daß hinter den noch unbearbeiteten Funden sich weitere 10-20 Arten verbergen und daß die eozäne Avifauna vermutlich insgesamt ärmer war als die heutige. Merkwürdig ist besonders der Mangel an größeren flugfähigen Formen, die es damals ja auch gab. Vielleicht liegt das daran, daß große Arten gewöhnlich individuenärmer sind als kleine

und daß sie durchschnittlich höher fliegen. Somit bestünden ein statistischer und ein ethologischer Grund dafür, daß sie mit den giftigen Ausdünstungen des Sees seltener in Berührung kamen. Auch die systematischen Lücken, etwa das Fehlen von Tauben und Kuckucken, sind bemerkenswert. Beiden Gruppen wird ja bisweilen ein relativ hohes Alter zugeschrieben (SIBLEY & AHLQUIST 1990), aber die fossilen Belege für diese Annahme fehlen.

So ist die Grube Messel, die zu Recht als eine besonders fossilienreiche Fundstelle gilt, ein eindrucksvolles Beispiel für die altbekannte, aber oft vergessene Einsicht, daß in der Paläontologie konservierte Reste die Ausnahme und Lücken der Überlieferung die Regel sind. Nichtsdestoweniger ist im Messeler Ölschiefer eine wichtige Etappe der Evolution dokumentiert. Die Fossilien geben Kunde von einer Vogelwelt, die uns heute recht fremd vorkäme. Zwar sind manche Gruppen, wie die Papageien und Spechtvögel, gegenwärtig noch reich vertreten, wenn auch in abgewandeltem Habitus, andere aber, die damals vorherrschten, wie die Seriemas, die Mausvögel und die Hopfe, sind jetzt nur noch als Relikte vorhanden, sonderbare Exoten, denen man nicht ansieht, daß ihre Vorfahren und Verwandten einst im eozänen Wald den Ton angaben.

Danksagung

Ich danke Herrn Dr. Gerald Mayr für verschiedene nützlich Auskünfte und Herrn Sven Tränkner für die Erstellung der Fotos.

Zusammenfassung

Der Beitrag gibt einen kurzen Überblick über die fossile Avifauna aus dem Ölschiefer der Grube Messel. Die Zusammensetzung der Avifauna wirkt unausgewogen. Kleine arboricole Arten herrschen vor, Wasservögel sind selten. Eine Rekonstruktion der Lebensweisen wird versucht. Dabei zeigt sich, daß das pflanzliche und animalische Nahrungsangebot zwar weitgehend genutzt wurde, die Ernährungsweisen aber teilweise recht ungewohnt und sogar unverständlich erscheinen. Letzteres hängt damit zusammen, daß Sperlingsvögel fehlen und stattdessen Mausvögel, Hopfe sowie urtümliche Papageien, Segler und Spechtvögel vorherrschten. Manche davon zeigen morphologische Eigenheiten, die unter heutigen Vögeln keine Parallele haben und deshalb funktionell nur schwer zu deuten sind.

Literatur

ANDORS, A. V (1991): Paleobiology and relationships of the giant groundbird Diatryma (Aves: Gastornithiformes). Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici 1 563-571.

BEHNKE, C., EIKAMP, H. & ZOLLWEG, M. (1986): Die Grube Messel. Goldschneck-Verlag W. K. Weidert, Korb.

CHATTERJEE, S. (1997): The rise of birds. The Johns Hopkins University Press, Baltimore & London.
FEDUCCIA, A. (1996): The origin and evolution of birds. Yale University Press, New Haven & London. – FISCHER, K.-H. (1978): Neue Reste des Riesenlaufvogels *Diatryma* aus dem Eozän des Geiseltales bei Halle (DDR). Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin 54, Suppl. Ann. Orn. 2: 133-144. – FISCHER, K.-H. (1987): Eulenreste (*Eoglaucidium pallas* nov. gen., nov. sp., Strigiformes, Aves) aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltals bei Halle. Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin 63, Suppl. Ann. Orn. 11 137-142. – FRANZEN, J. L. & MICHAELIS, W (Hrsg.) (1988): Der eozäne Messelsee. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 107· 1-452.
GAILLARD, C. (1908): Les oiseaux des Phosphorites du Quercy. Annales de l'Université de Lyon (N. S.) 23 1-178. – GOTH, K., DE LEEUW, J. W., PÜTTMANN, W. & TEGELAAR, E. W (1988): Origin of Messel Oil Shale kerogen. Nature 336: 759-761.
HARMS, F -J. (2002): Steine erzählen Geschichte(n): Ursache für die Entstehung des Messel-Sees gefunden. Natur und Museum 231 (1): 1-4. – HARRISON, C. J. O. & WALKER, C. A. (1977): Birds of the British Lower Eocene. Tertiary Research special Paper 3 1-32. – HESSE, A. (1988): Die Messelornithidae – eine neue Familie der Kranichartigen (Aves: Gruiformes: Rhynocheti) aus dem Tertiär Europas und Nordamerikas. Journal für Ornithologie 129· 83-95. - HOUDE, P (1986): Ostrich ancestors found in the Northern Hemisphere suggest new hypothesis of ratite origines. Nature 324 563-565. – HOUDE, P & OLSON, S. (1992): A radiation of coly-like birds from the early Eocene of North America (Aves: Sandcoleiformes new order). Science Series Natural History Museum of Los Angeles County 36: 137-160. – HUNDRIESER, H. J. (1985): Organisch-chemische Zusammensetzung von Bohrkernen und Fossilien aus der Ölschiefergrube Messel. Dissertation, Fachbereich Chemie, Universität Hannover.
IRION, G. (1977): Der eozäne See von Messel. Natur und Museum 107 (7): 213-218.
KARHU, A. (1999): A new genus and species of the family Jungornithidae (Apodiformes) from the Late Eocene of the Northern Caucasus, with comments on the ancestry of Hummingbirds. Smithsonian Contributions to Paleobiology 89· 207-216. – KELLER, T. & SCHAAL, S. (1988): Schildkröten – zu Lande und im Wasser. (S. 101-106); Krokodile – urtümliche Großechsen. (S. 109-118); Schuppenechsen – Reptilien auf Erfolgskurs. (S. 121-133) in: Schaal, S. & Ziegler, W (Hrsg.): Messel. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main. – KOENIGSWALD, W v & STORCH, G. (Hrsg.) (1998): Messel – ein Pompeji der Paläontologie. Thorbecke, Sigmaringen.
LAMBRECHT, K. (1928): *Palaeotis weigelti* n. g. n. sp., eine fossile Trappe aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. Jahrbuch des Verbandes zur Erforschung mitteldeutscher Bodenschätze 7· 1-11. – LIEBIG, K. (1998): Fossil microorganisms from the Eocene Messel oil shale of Southern Hessen, Germany. Kaupia, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte 7· 1-95. – LUTZ, H. (1990): Systematische und paläökologische Untersuchungen an Insekten aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel bei Darmstadt. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 124 1-165.
MAYR, G. (1998a): „Coraciiforme" und „piciforme" Kleinvögel aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel (Hessen, Deutschland). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 205: 1-101. – MAYR, G. (1998b): A new family of Eocene zygodactyl birds. Senckenbergiana lethaea 78 (1/2): 199-209. – MAYR, G. (1998c): Ein Archaeotrogon (Aves: Archaeotrogonidae) aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel (Hessen, Deutschland)? Journal für Ornithologie 139· 121-129. – MAYR, G. (1999a): Caprimulgiform birds from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). Journal of Vertebrate Paleontology 19 (3): 521-532. – MAYR, G. (1999b): *Pumiliornis tesselatus* n. gen. n. sp. a new enigmatic bird from the Middle Eocene of Grube Messel (Hessen, Germany). Courier Forschungs-

institut Senckenberg 216: 75-83. – MAYR, G. (2000a): A new basal galliform bird from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). Senckenbergiana lethaea 80 (1): 45-57 – MAYR, G. (2000b): New or previously unrecorded avian taxa from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe 3. 207-219. – MAYR, G. (2000c): Die Vögel der Grube Messel – ein Einblick in die Vogelwelt Mitteleuropas vor 49 Millionen Jahren. Natur und Museum 130 (11): 365-378. – MAYR, G. (2000d): A remarkable new „gruiform" bird from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). Paläontologische Zeitschrift 74 (1/2): 187-194. – MAYR, G. (2000e): Charadriiform birds from the early Oligocene of Céreste (France) and the Midle Eocene of Messel (Hessen, Germany). Géobios 33 (5): 625-636. – MAYR, G. (2001): A new specimen of the tiny Middle Eocene bird *Gracilitarsus mirabilis* (new family· Gracilitarsidae). Condor 102 (1): 78-84. – MAYR, G. (2002a): A new species of *Plesiocathartes* (Aves: ?Leptosomidae) from the Middle Eocene of Messel, Germany. PaleoBios 22 (1): 10-20. – MAYR, G. (2002b): A skull of a new pelecaniform bird from the Middle Eocene of Messel, Germany. Acta palaeontologica polonica 47 (3): 507-512. – MAYR, G. (2002c): On the osteology and phylogenetic affinities of the Pseudasturidae – Lower Eocene stem-group representatives of parrots (Aves, Psittaciformes). Zoological Journal of the Linnean Society 136: 715-729. – MAYR, G. (2002d): A new specimen of *Salmila robusta* (Aves: Gruiformes: Salmilidae n. fam.) from the Middle Eocene of Messel. Paläontologische Zeitschrift 76 (2): 305-316. – MAYR, G. (2003a): Phylogeny of Early Tertiary swifts and hummingbirds (Aves: Apodiformes). The Auk 120 (1): 145-151. –MAYR, G. (2003b): A new Eocene swift-like bird with a peculiar feathering Ibis 145. 382-391. – MAYR, G. & DANIELS, M. (1998): Eocene parrots from Messel (Hessen, Germany) and the London Clay of Walton-on-the-Naze (Essex, England). Senckenbergiana lethaea 78 (1/2): 157-177 – MAYR, G. & MANEGOLD, A. (2002): Eozäne Stammlinienvertreter von Schwalmvögeln und Seglern aus der Grube Messel bei Darmstadt. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin (N. F) 41 21-35. – MAYR, G. & MOURER-CHAUVIRÉ, C. (2000): Rollers (Aves: Coraciiformes s. s.) from the Middle Eocene of Messel (Germany) and the Upper Eocene of the Quercy (France). Journal of Vertebrate Paleontology 20 (3): 533-546. – MAYR, G. & PETERS, D. S. (1998): The mousebirds (Aves: Coliiformes) from the Middle Eocene of Grube Messel (Hessen, Germany). Senckenbergiana lethaea 78 (1/2): 179-197 – MAYR, G. & PETERS, D. S. (1999): On the systematic position of the Middle Eocene swift *Aegialornis szarskii* Peters 1985 with description of a new swift-like bird from Messel (Aves, Apodiformes). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 1999 (5): 312-320. – MICKLICH, N. (1988): Urtümliche Panzerträger und moderne Kannibalen. S. 71-92 in: Schaal, S. & Ziegler, W (Hrsg.): Messel. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main. – MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1983): Les Gruiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France). 1 Sous-Ordre Cariamae (Cariamidae et Phorusrhacidae). Systématique et Biostratigraphie. Palaeovertebrata 13 (4): 83-143. – MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1995): Les Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leur faunes de Vertébrés. 3. Oiseaux. Palaeontographica (A) 236: 33-38.

NEUBERT, E. (1999): The Mollusca of the Eocene lake of Messel. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 216: 167-181.

PADIAN, K. & CHIAPPE, L. M. (1998): The origin and early evolution of birds. Biol. Rev. 73 1-42. – PAUL, G. S. (2002): Dinosaurs of the air. The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds. The Johns Hopkins University Press, Baltimore & London. – PETERS, D. S. (1983): Die „Schnepfenralle" *Rhynchaeites messelensis* Wittich 1898 ist ein Ibis. Journal für Ornithologie 124 1-27 – PETERS, D. S. (1985): Ein neuer Segler aus der Grube Messel und seine Bedeutung für den Status

der Aegialornithidae (Aves: Apodiformes). Senckenbergiana lethaea 66: 143-164. – PETERS, D. S. (1987a): *Juncitarsus merkeli* n. sp. stützt die Ableitung der Flamingos von Regenpfeifervögeln (Aves: Charadriiformes: Phoenicopteridae). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 97· 141-155. – PETERS, D. S. (1987b): Ein „Phorusrhacide" aus dem Mittel-Eozän von Messel (Aves: Gruiformes: Cariamae). Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon 99· 71-87 – PETERS, D. S. (1988a): Die Messel-Vögel – eine Landvogelfauna. S. 135-151 in: Schaal, S. & Ziegler, W (Hrsg.): Messel. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main. – PETERS, D. S. (1988b): Ein vollständiges Exemplar von *Palaeotis weigelti* (Aves: Palaeognathae). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 107· 223-233. – PETERS, D. S. (1989): Fossil birds from the oil shale of Messel (Lower Middle Eocene, Lutetian). Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici 2: 2056-2064. – PETERS, D. S. (1992): A new species of owl (Aves: Strigiformes). Science Series Natural History Museum of Los Angeles County 36: 161-169 – PETERS, D. S. (1994): *Messelastur gratulator* n. gen. n. spec., ein Greifvogel aus der Grube Messel (Aves: Accipitridae). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 170: 3-9 – PETERS, D. S. (1995): *Idiornis tuberculata* n. spec., ein weiterer ungewöhnlicher Vogel aus der Grube Messel (Aves: Gruiformes: Cariamidae: Idiornithinae). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 181 107-119. – PETERS, D. S. (1999): *Selmes absurdipes* new genus, new species, a sandcoleiform bird from the oil shale of Messel (Germany, Middle Eocene). Smithsonian Contributions to Paleobiology 89· 217-222. – PETERS, D. S. (2003): Mutmaßungen über die Entstehung des Vogelfluges. in: Kunst-und Ausstellungshalle der Bundesrepublik Deutschland (Hrsg.): Luft. Wienand, Köln.

RICHTER, G. & WUTTKE, M. (1999): *Lutetiospongilla heili* n. gen. n. sp. und die Spongillidenfauna von Messel. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 216: 183-195.

SCHAAL, S. (1988): Die Entstehungsgeschichte der Messeler Tonsteine. S. 19-26 in: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W.. Messel. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main. – SCHAAL, S. & HABERSETZER, J. (Hrsg.) (1999): Current geological and paleontological research in the Messel Formation. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 216: 1-200. – SCHAAL, S. & ZIEGLER, W (Hrsg.) (1988): Messel. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main. – SCHAARSCHMIDT, F (1988): Der Wald, fossile Pflanzen als Zeugen eines warmen Klimas. S. 29-52 in: Schaal, S. & Ziegler, W (Hrsg.): Messel. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main. – SERENO, P C. (1999): The evolution of dinosaurs. Science 284· 2137-2147 – SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E. (1990): Phylogeny and classification of birds. Yale University Press, New Haven & London.

WILDE, V (1989): Untersuchungen zur Systematik der Blattreste aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland). Courier Forschungsinstitut Senckenberg 115: 1-213. – WITTICH, E. (1898): Beiträge zur Kenntnis der Messeler Braunkohle und ihrer Fauna. Abhandlungen der Geologischen Landesanstalt 3 79-147 – WUTTKE, M. (1988): Amphibien am Messelsee – Salamander und Frösche. S. 93-98 in: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Hrsg.): Messel. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Peters Dieter Stefan

Artikel/Article: Die eozäne Avifauna von Messel in ökologischer Sicht 195-214