

Ueber die systematische Stellung der Hesperornithidae.

(Zugleich zur Wahrung meiner früheren Ausführungen über diese Vogelfamilie.)

Von Max Fürbringer.

Im November 1870 wurden bekanntlich von Prof. O. C. Marsh in den Pteranodon-Schichten der mittleren Kreide von West-Kansas, in der Nähe des Smoky Hill River, die ersten Reste von *Hesperornis regalis* gefunden. Weitere und vollständigere Skelettfunde von Marsh, T. H. Russell, B. F. Mudge u. A. folgten in den nächsten Jahren und gaben dem berühmten amerikanischen Paläontologen das Material für eine Reihe von bedeutsamen Veröffentlichungen, aus denen namentlich die Abhandlung von 1875¹⁾ und die ausgezeichnete große Monographie aus dem Jahre 1880²⁾ hervorgehoben sei. In denselben wurden drei Species von *Hesperornis* (*H. regalis*, *crassipes* und *gracilis*), sowie der nahe verwandte *Baptornis advenus* als große, fluglose Taucher mit bezahnten Kiefern erkannt und in der Ordnung der *Odontolcae* Marsh, d. h. Zahnvögel mit in einer Zahnfurche eingelassenen Zähnen, zusammengefaßt.

Um dieselbe Zeit und zum Theil in der gleichen Lokalität erfolgte Entdeckungen ließen Marsh eine andere Gruppe von bezahnten Vögeln erkennen, welche durch die Gattungen *Ichthyornis* mit 7 Species (*I. dispar*, *agilis*, *anceps*, *lentus*, *tener*, *validus* und *victor*) und *Apatornis* mit 1 Species (*A. celer*) repräsentirt wurden; von viel geringerer Größe als *Hesperornis* und wohl ausgebildeter Flugfähigkeit zeigten sie in einzelne Alveolen eingesenkte Zähne und wurden von ihm in der Ordnung der *Odontotormae* Marsh vereinigt.

Beide Ordnungen verband Marsh mit der durch die jurassische *Archaeopteryx macrura* vertretenen Ordnung der *Saururæ* Haeckel (bezahnte Vögel mit eidechsenartigem Schwanz) zu der Subklasse der *Odontornithes* (Zahnvögel). —

Im Folgenden soll in der Hauptsache nur von *Hesperornis* resp. von den *Hesperornithidae* oder *Odontolcae* die Rede sein.

In der Bezahnung des Kiefers erblickte Marsh das systematische Hauptmoment für die Stellung der *Hesperornithidae*. Außerdem aber fand er auf der einen Seite, insbesondere an Brustbein, Brustgürtel und vorderer Extremität, ausgesprochen ratite Bildungen, auf der anderen, namentlich an der hinteren Extremität, mannigfache Aehnlichkeiten mit den entsprechenden Configurationen von *Colymbus* und *Podiceps*; er entschied sich aber dahin, die letzteren Aehnlichkeiten als die minder wichtigen, die ratiten Charaktere dagegen als die schwerwiegenden aufzufassen.

¹⁾ Marsh, O. C., On the *Odontornithes*, or Birds with Teeth. *Americ. Journ. Sc. and Arts.* X. New Haven. Nov. 1875.

²⁾ Marsh, O. C., *Odontornithes*, a Monograph on the Extinct toothed Birds of North America. United States Geolog. Explor. etc. Washington 1880.

Seinen Anschauungen folgten die meisten von den später über diese Vögel handelnden Autoren, wobei die einen die Bezeichnung³⁾, die andern das ratite Verhalten⁴⁾ in den Vordergrund stellten und danach einer Einreihung entweder in die Odontornithes oder in die Ratitae das Wort redeten⁵⁾.

Doch nicht ohne Ausnahmen.

Cope (1875)⁶⁾ reihte sie den Schwimmbögeln ein; wenn ich recht verstehe, that auch Seeley (1876)⁷⁾ das gleiche und betonte dabei zugleich ganz in der Kürze gewisse Relationen zu Enaliornis und Colymbus. Ebenso plaidirte A. Newton in seiner ersten Veröffentlichung (1875)⁸⁾ für die Verwandtschaft mit den Colymbidae, verließ diese Anschauung aber später (1885)⁹⁾ wieder, um sich für die Zugehörigkeit zu den Ratiten zu entscheiden. Hoernes (1884)¹⁰⁾, in der Hauptsache sich Marsh's System anschließend, folgte zugleich Seeley hinsichtlich der Beziehungen zu Enaliornis.

In meinen Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel (1888)¹¹⁾ sprach ich mich eingehend über die genealogischen Beziehungen der Hesperornithidae, sowie die Bedeutung der Abtheilung der Odontornithes und Ratitae aus; davon weiter unten.

Danach hob auch Walker (1888)¹²⁾ hervor, daß das Quadratum von Hesperornis sehr abweichend von dem ratiten Typus gebaut sei, aber unter allen bekannten von ihm untersuchten Vögeln am meisten den Colymbidae zu gleichen scheine. Shufeldt (1890)¹³⁾ erklärte kurz, daß die Colymbidae und Podicipidae von demselben Stocke stammten, zu welchem Hesperornis gehöre, wenn sie auch jetzt weit davon getrennt seien.

Der neueste Autor über diese Materie ist Professor D'Arch W. Thompson.

³⁾ Hæckel 1879, Nicholson 1879, Dollo 1881, Forbes 1884, Hoernes 1884 u. A. Die genaueren Literarnachweise s. in meinen Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.

⁴⁾ Vogt 1879, Wiedersehheim 1883—86, Dames 1884, Newton 1885, Pawlow 1885, Menzbie 1887, Nicholson and Lydekker 1889 u. A. Das Genauere vergl. in den Untersuchungen 2c.

⁵⁾ Abweichend davon faßte Better (Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Dinosauriern und Vögeln, Dresden 1885) Hesperornis als einen extrem reducirten Carinaten auf.

⁶⁾ Cope, E. D., The Vertebrata of the Cretaceous Formation of the West. Washington 1875.

⁷⁾ Seeley, H. G., On the British Fossil Cretaceous Birds. Quart. Journ. Geol. Soc. XXXII, p. 496 f. London 1876.

⁸⁾ Newton, A., Article „Birds“ in the Encyclopaedia Britannica. London 1875.

⁹⁾ Newton, A., Ornithology. Reprinted from the Encyclopaedia Britannica. Lond. 1885.

¹⁰⁾ Hoernes, R., Elemente der Palaeontologie (Palaeozoologie). Leipzig 1884.

¹¹⁾ Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Amsterdam und Gena, Mai 1888.

¹²⁾ Walker, Mary L., On the Form of the Quadrate Bone in Birds. Studies from the Museum of Zoology in the University College, Dundee. Dundee, November 1888.

¹³⁾ Shufeldt, R. W., Contributions to the Comparative Osteology of Arctic and Sub-Arctic Water Birds. VI. Journ. of Anat. and Phys. London and Cambridge. January 1890.

In einer sehr lesenswerthen Abhandlung¹⁴⁾, deren Einsicht ich der Liebenswürdigkeit des Verfassers verdanke, behandelt er auf Grund einer eingehenden und glücklich durchgeführten Betrachtung und Vergleichung des Skeletes die systematische Stellung von Hesperornis und kommt (S. 14) zu folgenden Resultaten: „To sum up, it appears to me that from purely osteological characters, the wide difference between Hesperornis and any Ratitae, and its close resemblance to Colymbus or to Podiceps is clear and patent. From these characters it is a Colymbine bird, of great size and prodigious swimming power, which, while losing its wings and sternal keel and otherwise somewhat modifying its shoulder-girdle as the faculty of flight degenerated, has retained in its brain-case, its palate, its mandibles, its vertebrae, its sternum, pelvis, and hind-limbs, resemblances almost amounting to identity with the existing Colymbi: resemblances as great as between Strigops and the other parrots, and much greater than between Didus and the ordinary pigeons.“ Weiterhin werden von Thompson die Besonderheiten der Bezahnung und der Kleinheit des Gehirnes von Hesperornis betont, aber als nicht ausschlaggebend für die systematische Stellung erkannt. Bezüglich der Bezahnung führt er (S. 14) aus: „As regards the former (the teeth), when birds undoubtedly descend from toothed ancestors of some kind, and when every other great division of the vertebrates comprises toothed as well as toothless forms, I cannot see that this fact, however interesting, should be permitted to alter or to determine the great lines of ornithological classification.“ Bezüglich der das Gehirn betreffenden Ausführungen sei auf das Original verwiesen (S. 15).

In der den eigenen Untersuchungen Thompson's vorausgehenden Literatur-Uebersicht gedenkt auch Verfasser unter Citirung einiger Sätze aus meinen „Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel“ meiner Ausführungen über Hesperornis, und zwar in folgender Weise (S. 1): „Fürbringer, in his „Morphologie und Systematik der Vögel“ discusses the affinities of these birds at great length. He admits the existence of a wide difference between Hesperornis and Ichthyornis: and breaking up Marsh's group of the Odontornithes, he relegates the latter genus to the Carinatae, while following Marsh so far as to advocate the Struthious affinities of Hesperornis¹⁵⁾; and he considers Hesperornis to

¹⁴⁾ Thompson, D'Arcy W., On the Systematic Position of Hesperornis. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee, Vol. I, No. 10. Dundee, August 1890.

¹⁵⁾ Als Belegstellen dafür werden aus meinem Buche citirt: (Op. cit. p. 1475): „Ich kann somit jenen Autoren nur zustimmen, welche die Subklasse der Odontornithes auflösten und die eine Ordnung derselben (Odontotormae Marsh) den Carinaten, die andere (Odontoleae Marsh) den Ratiten zurechneten. — (Ibidem p. 1473): „Die Hesperornithes bilden somit, nach der jetzigen Definition der

possess undoubted affinities both towards the Enaliornithidae, Colymbidae, and Podicipidae, at the same time that he is content to class it as a „toothed swimming Ostrich“¹⁶⁾. Und weiter S. 2: „It is certain that the original view laid down by Marsh, of the independance of the Odontornithes and of their preponderant affinity with the Ratites, has taken deep root and holds its own in the modern text-books. And, further, that those authors who have supported the relationship of Hesperornis with the Divers and the Grebes have for the most part tried to advocate this view without abandoning the other: to make, in short, Hesperornis both an Ostrich and a Grebe!“

Wer meine Untersuchungen zur Morphologie und Systematik nicht im Originale zur Hand hat und lediglich darauf angewiesen ist, aus Thompson's Citaten und Urtheilen meine Anschauungen bezüglich der systematischen Stellung der Hesperornithidae kennen zu lernen, der wird allerdings den Eindruck gewinnen, daß ich nicht ins Klare gekommen bin, ob in diesen Vögeln Ratiten oder Verwandte der Colymbidae und Podicipidae vorliegen, und daß ich mir in dieser taxonomischen Frage unglaubliche Widersprüche, Unklarheiten und Inconsequenzen habe zu Schulden kommen lassen; er wird zugleich urtheilen, daß ich, anstatt solche Resultate zu Tage zu fördern, besser gethan hätte, meine Hände überhaupt von der Morphologie und Systematik der Vögel fern zu halten, und wird das Gefühl haben, daß solche Sünden mit dem verwunderten Ausrufungszeichen, das Thompson ihnen beifügt, allzu gelinde bestraft werden.

So würde auch ich denken, — wenn ich lediglich auf diese Angaben angewiesen wäre und nicht selbst wüßte, was in meinem Buche über die Stellung von Hesperornis geschrieben steht.

Aber ich glaube, daß ich durch ein eingehenderes und getreueres Citiren meiner dort niedergelegten Anschauungen und Befunde Jedermann überzeugen kann, daß ich daselbst, wo ich über die Hesperornithidae gesprochen, von Anfang bis zu Ende consequente und durchaus eindeutige Anschauungen über ihre systematische Position vertreten habe und dabei zugleich zu Ergebnissen gekommen bin, welche — von einer später noch des Specielleren hervorzuhebenden Differenz abgesehen — den jetzt von

Ratiten-Gruppen, gewiß Vertreter dieser Abtheilung, und ich stimme Marsh, Voigt, Wiedersheim und Newton vollkommen bei, wenn sie dieselben als schwimmende und bezahnte Strauße bezeichnen oder mit den lebenden Ratiten in die gleiche Kategorie bringen.“

¹⁶⁾ Hierfür wird als Belegstelle angeführt, (Op. cit. p. 1516): „Früh, doch wie auf Grund der morphologischen Configuration zu schließen, erst nach den Struthionidae und Rheidae mögen sich die Hesperornithes vom Vogelstamme abgezweigt haben, und zwar in der nächsten Nachbarschaft derjenigen Fasern, welche die Enaliornithidae, und wohl nach diesen die Colymbidae und Podicipidae zur Entstehung kommen ließen; die genealogischen Relationen zu den Ahnen dieser dürfen als noch nähere aufzufassen sein als jene, welche Apteryx und Dinornis mit den früheren Vorfahren der Rallidae und Crypturidae verbinden.“

Thompson vertretenen recht ähnlich sind. Daß Thompson dies nicht selbst gefunden, kann ich mir nur so erklären, daß ihm zahlreiche seitenlange Passus meiner bezüglichen Ausführungen völlig entgangen sind, oder daß er nicht in der Lage gewesen ist, sie zu verstehen.

Es liegt mir fern, dem englischen Autor daraus den mindesten Vorwurf machen zu wollen. Mein sehr umfangreiches Buch ist in einer ihm nicht geläufigen Sprache geschrieben; außerdem aber enthält dasselbe — bei der alle Vogelabtheilungen umfassenden Behandlung — zahlreiche Ausführungen über die Hesperornithidae, welche theils an andere früher besprochene Fragen anknüpfen und ohne deren Lectüre nicht ohne Weiteres verständlich sind, theils an Stellen sich finden, wo sie der nicht sehr scrupulöse und das eingehende Inhaltsverzeichnis nicht zu Rathe ziehende Leser leicht übersehen kann.

Auch denke ich gar nicht daran, meine Priorität in diesem oder jenem Punkte Thompson's jetzigen Veröffentlichungen gegenüber zu betonen; nichts würde mir kleiner erscheinen, als wenn ich in solchen mir fast selbstverständlich vorkommenden Dingen, die übrigens auch schon vor mir von einzelnen Autoren angedeutet wurden, meine frühere Autorschaft hervorheben wollte, — ganz abgesehen davon, daß es ja für die Sache völlig gleichgültig ist, ob X oder Y sie zuerst fand.

Nur dem Vorwurfe einer allzu großen Thorheit, der mir auf Grund der Thompson'schen Angaben gemacht werden muß, möchte ich an der Hand der ungeschmälerten Wiedergabe meiner bezüglichen Darlegungen vom Jahre 1888 zuvorkommen und dabei zugleich Gelegenheit nehmen, das Wesentlichere meiner dortigen Ausführungen über die systematische Stellung der vorliegenden interessanten Vogelabtheilung und über die damit in engem Connexe stehenden Fragen hinsichtlich der Bedeutung der Odontornithes und der Ratitae zusammenzustellen und damit einem größeren ornithologischen Leserkreise zugänglich zu machen, als dies zufolge dem Umfange meines wenig verbreiteten und keine bequeme Lectüre darbietenden Buches bisher möglich war.

Diese Ausführungen stehen an den verschiedensten Stellen der Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel und zufolge dem generellen Charakter des Buches, welches die einzelnen Vogelabtheilungen in ihren mannigfachen Verbänden und von möglichst vielen Seiten her zu beleuchten versucht, finden sich auch bei der dortigen über alle Vogelgruppen ausgedehnten Behandlung Wiederholungen, welche zum Zwecke der besseren Anknüpfung und des schnelleren Verständnisses nicht zu umgehen waren und dort auch kaum auffallen, hier aber, bei der auf die Hesperornithidae, sowie die Odontornithes und Ratitae beschränkten Zusammenstellung, wohl allzusehr als Wiederholungen empfunden werden mögen. Wolle das der Leser freundlichst entschuldigen.

Die bezüglichen Passus — ich citire wortgetreu und unter Beibehaltung der in den Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel eingehaltenen Folge — sind die folgenden.

§. 1152 und 1153¹⁷⁾: „Es handelt sich somit für ihn (Seeley) nur noch um die Beziehungen zu den Colymbo-Podicipidae und Hesperornithidae. Auf Grund der von ihm gegebenen Beschreibungen und Abbildungen bin ich sehr geneigt zuzustimmen. Die strikteste Beweisfähigkeit gewähren die Knochen der unteren Extremität, insbesondere Femur und Tarso-Metatarsus, welche mit den entsprechenden Skelettheilen von Colymbus und demnächst von Podiceps am meisten übereinkommen; auch mit Hesperornis finden sich Ähnlichkeiten, die jedoch nicht so sprechende sind. Die Tibia weicht in der Gestalt und Größe ihrer proximalen Protuberanz etwas mehr von derjenigen von Podiceps und namentlich Colymbus ab und zeigt hierin eine etwas größere Annäherung an Hesperornis; ebenso ergiebt die Breite des Fragmentes des Ileum minder ferne Beziehungen zu letzterer Gattung als zu Colymbus und Podiceps.“¹⁸⁾ — — „Sedenfalls sind weitere Funde (von Skelettheilen von Enaliornis) abzuwarten; ich vermuthete, daß dieselben nicht allein für Enaliornis, sondern auch für die genealogischen Relationen der Hesperornithidae manche Aufklärung darbieten werden.“

„Auf Grund der vorliegenden Auseinandersetzungen erblicke ich somit in den Enaliornithidae den Typus einer recht primitiven Familie von Vögeln, welche sowohl mit den Colymbidae und Podicipidae, wie mit den Hesperornithidae nicht so entfernte verwandtschaftliche Beziehungen aufweisen, aber tiefer als die genannten Familien stehen. Es kann selbst sein, daß hier directe Ancestralen der Colymbo-Podicipidae und nahe Verwandte der Vorfahren der Hesperornithidae vorliegen, in welchem Falle die Familie einzuziehen und Enaliornis den Colymbo-Podicipidae einzuverleiben wäre. Ehe aber über diese Speculation in positivem oder negativem Sinne entschieden werden kann, wird man erst über ein ungleich reicheres Material als das jetzt vorliegende verfügen müssen.“

§. 1157¹⁹⁾: „Durch zahlreiche Merkmale des Brustbeines, Brustgürtels und der hochgradig reducirten vorderen Extremität geben sich die Hesperornithidae als Ratiten zu erkennen, bieten aber namentlich in der Configuration des Beckens, der Patella, der Tibia, des Tarso-Metatarsus und der Zehen, sowie auch in vereinzelt Details des Rumpfskeletes und des Schädels eine Anzahl von Charakteren dar, welche

¹⁷⁾ Bei Besprechung der Verwandtschaften der Enaliornithidae. Hier wurde auch der taxonomischen Entscheidungen von Seeley und Hoernes Erwähnung gethan.

¹⁸⁾ Die weiteren Ausführungen beziehen sich weniger auf die Verwandtschaft mit Hesperornis und brauchen daher nicht recapitulirt zu werden.

¹⁹⁾ Bei der Behandlung der genealogischen Beziehungen der Colymbidae und Podicipidae

lebhaft an die Colymbo-Podicipidae, insbesondere an Podiceps erinnern. Dieselben sind zum Theil so frappante, daß man sich schwer entschließen kann, hier lediglich einen bloßen Isomorphismus infolge gleichmäßiger Anpassung an gleichwirkende Ursachen anzunehmen, wie Marsh dies will, und daß man eher geneigt ist, auch an sehr alte verwandtschaftliche Beziehungen zu denken. Sollte sich dies in Wirklichkeit so verhalten — weiter unten sub Hesperornithidae wird noch ausführlicher darüber zu sprechen sein —, so würden die generalisirten Vorfahren der Colymbo-Podicipidae ein sehr hohes Alter besitzen, denn der danach erst von diesen Vorfahren abzuleitende Hesperornis lebte bereits in der mittleren Kreide. Diese Frage soll hier nicht ausgemacht werden. Aber auch ganz abgesehen von den Beziehungen zu den Hesperornithidae zeigt das morphologische Verhalten der Colymbo-Podicipidae an sich mit größter Wahrscheinlichkeit, daß hier eine Abtheilung von Tauchern vorliegt, welche viel früher zur definitiven Ausbildung gekommen ist als die erst ziemlich spät von den Laro-Limicolae abgezweigten Alcidae.“

§. 1448 und 1449²⁰⁾: Nach Aufzählung der wenigen und sehr allgemeinen Ähnlichkeiten zwischen Struthio und Hesperornis und der sehr zahlreichen Abweichungen in der Configuration beider komme ich zu dem Schlusse, daß die Abweichungen „in ihrer überwiegenden Summe eine totale Verschiedenheit von dem durch Struthio vertretenen Typus (und zugleich, wie schon Marsh betont, in dem Verhalten des Beckens und der hinteren Extremität zahlreiche Anklänge an das Verhalten der Colymbidae und Podicipidae) bekunden. Es kann danach keine Frage sein, daß die genealogischen Beziehungen zwischen den Struthionidae und Hesperornithidae ganz entfernte sind. Ob hierbei die ersteren oder die letzteren eine primitivere Stellung einnehmen, ist bei der außerordentlichen Discrepanz, in welcher die Organe beider Familien differenzirt sind, nicht ohne Weiteres zu entscheiden.“²¹⁾ —

§. 1455²²⁾: „Zwischen den Hesperornithidae und Rheidae findet sich eine Summe von Ähnlichkeiten²³⁾, denen sich wiederum eine größere und bedeutzamere Zahl von Differenzen²³⁾ gegenüberstellt. Die Vergleichung der Uebereinstimmungen und Abweichungen lehrt, daß die genealogischen Relationen zwischen Rhea und Hesperornis nähere sind als die ganz entfernten, welche z. B. zwischen Struthio und Hesperornis oder Rhea und Dinornis bestehen, daß aber zwischen Rhea und Hesperornis immer noch eine sehr beträchtliche Distanz besteht. Immerhin möchte

²⁰⁾ Sub Struthionidae.

²¹⁾ Die folgenden Ausführungen über die tiefere oder höhere relative Stellung beider Familien sind für die genealogischen Beziehungen derselben von keiner Bedeutung und brauchen hier nicht wiederholt zu werden.

²²⁾ Sub Rheidae.

²³⁾ Bezüglich dieser einzelnen im Urtexte aufgeführten Ähnlichkeiten und Differenzen vergleiche diesen.

ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß namentlich in dem Verhalten der Rippen und Proc. uncinati, des Sternum, des Vomer, des Proc. procoracoideus, des Humerus, ja selbst des Beckens und der hinteren sacralen Wirbel gewisse Züge sich finden, welche ungeachtet zahlreicher sonst hervortretender und die Ähnlichkeiten verdeckender und überwuchernder Abweichungen doch eine gewisse spezifische Ähnlichkeit des Typus erkennen lassen. Wie bereits oben betont, liegt es mir fern, für irgendwelche Verwandtschaft näheren oder auch nur mittleren Grades einzutreten; — hier irgendwelche ursprünglichen genealogischen Zusammenhänge (welchen aber bald höchst divergente Entwicklungsrichtungen beider als Lauf- und Schwimmvogel folgten) nachzuweisen, dürfte bei dem jetzigen mangelhaften Stande unserer bezüglichlichen Kenntniß völlig unmöglich sein; aber unter allen lebenden Ratiten scheinen mir die Rheidae diejenige Familie zu repräsentiren, welche von den Hesperornithidae relativ am wenigsten weitab steht.“

§. 1459 und 1460²⁴⁾: „Zwischen Hesperornithidae und Dromaeidae existiren nur wenige Berührungspunkte²⁵⁾, dagegen eine weit größere Summe von Differenzen.²⁵⁾ Daraus resultirt eine sehr entfernte Stellung beider Familien, welche von einander beträchtlich weiter abstehen als die Dromaeidae von den Apterygidae und Dinornithidae, wobei zugleich die genealogischen Verbindungslinien in ganz entgegengesetzten Richtungen liegen.“

§. 1462²⁶⁾: „Die Beziehungen zwischen den Casuariidae und Hesperornithidae sind annähernd dieselben wie diejenigen zwischen den letzteren und den Dromaeidae. In einigen Charakteren²⁷⁾ nähert sich Hesperornis etwas mehr den Casuariidae, in anderen²⁷⁾ entfernt er sich weiter von ihnen. Gegenüber der sehr großen Distanz, die überhaupt beide Familien trennt, sind diese geringfügigen Verschiedenheiten zwischen Dromaeus und Casuarius von keiner Bedeutung.“

§. 1464²⁸⁾: „Die Hesperornithidae behaupten eine von Aepyornis ganz entfernte Stellung.“

§. 1469²⁹⁾: „Die Hesperornithidae bieten, abgesehen von einigen ganz allgemeinen Ähnlichkeiten, in ihrem Bau noch weniger Berührungspunkte mit den Apterygidae dar als z. B. mit den Dromaeidae oder Casuariidae, stellen sich somit noch weiter von ihnen ab als von diesen und nehmen eine gänzlich entfernte genealogische Stellung ihnen gegenüber ein.“

²⁴⁾ Sub Dromaeidae.

²⁵⁾ Bezüglich des Details dieser Berührungspunkte und Differenzen, das ich hier nicht recapitulire, vergleiche den Urtext der Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.

²⁶⁾ Sub Casuariidae.

²⁷⁾ Diese einzelnen Charaktere sind im Urtexte einzusehen.

²⁸⁾ Sub Aepyornithidae.

²⁹⁾ Sub Apterygidae.

§. 1469³⁰⁾: „Bezüglich der genealogischen Relationen zu den Hesperornithidae gilt auch für die Dinornithidae im Ganzen das bereits bei Apteryx Gesagte: beide Familien stehen noch weiter von einander ab als Dinornis von Struthio oder Rhea.“

§. 1472—1478³¹⁾: „Bei den vorhergehenden Familien der Ratiten wurde bereits aufgeführt, daß die Hesperornithidae zu keiner derselben directere genealogische Relationen besitzen. Von den Struthionidae, Dromaeidae und Casuariidae nebst Verwandten, Aepyornis, Apteryx und den Dinornithidae stehen sie ganz und gar entfernt, theilen aber mit den Rheidae einige Verhältnisse, so daß angenommen werden konnte, daß von allen lebenden Ratiten diese Familie relativ noch am wenigsten weitab von ihnen sich befinde; an irgendwelche nennenswerthen Verwandtschaften konnte jedoch auch hier nicht gedacht werden.“

„Wie Marsh angiebt, dessen ausgezeichnete Monographie wir die nahezu erschöpfende Kenntniß dieser Familie verdanken, verhalten sich die Hesperornithidae, Brustbein, Brustgürtel und vordere Extremität (Humerus) betreffend, wie Ratiten, besitzen aber auch in ihrem Schädel (§. 1473) und ihrem sonstigen Skelete einzelne Charaktere (Verhalten des Palatinum, Pterygoid und Vomer, Proc. basipterygoideus, einfache Gelenkfläche des Quadratum, geringe Zahl der Sternalrippen, mangelnde distale Verbindung der Ossa ilei, ischii und pubis), welche sie mit den Ratiten gemein haben. — Von diesen Charakteren des Schädels, der Rippen und des Beckens ist indessen keiner ausschließlich ratit, sondern wird auch von diesem oder jenem Carinaten getheilt. Die specifisch ratite Natur der Hesperornithidae beschränkt sich somit auf das Verhalten von Sternum, Brustgürtel und vorderer Extremität. Einzelne Züge des Kopf- und Rumpfskeletes, sowie des Beckens, namentlich aber die gesammte hintere Extremität zeigen auffallende und zum Theil sehr specialisirte Uebereinstimmungen mit dem Typus der Colymbidae, Podicipidae und Enaliornithidae. Auf der anderen Seite bietet die Existenz von Zähnen im Maxillare und Mandibulare ein gewichtiges Differentialmerkmal dar und scheint die Hesperornithidae den ebenfalls bezahnten Ichthyornithidae zu nähern; die abweichende Art der Bezahnung (holcodont resp. aulacodont bei Hesperornis, tormodont resp. thecodont bei Ichthyornis), namentlich aber die differente Beschaffenheit der Wirbel, das carinate Verhalten der Ichthyornithidae und zahlreiche andere Verschiedenheiten im speciellen Bau weisen diesen beiden Familien sehr entfernte Plätze an. Die nicht synostotisch verbundenen Mandibularäste, Kennzeichen einer relativ primitiven Entwicklungsstufe, sind nur von gradueller Bedeutung.“

„Die Hesperornithidae bilden somit, nach der jetzigen Definition der Ratiten-Gruppe, gewiß Vertreter dieser Abtheilung und ich stimme Marsh,

³⁰⁾ Sub Dinornithidae.

³¹⁾ Sub Hesperornithidae.

Vogt, Wiedersheim, Dames und Newton vollkommen bei, wenn sie dieselben als schwimmende und bezahnte Strauße bezeichnen oder mit den lebenden Ratiten in die gleiche Kategorie bringen; auch habe ich mich selbst früher in diesem Sinne geäußert. Sie stehen aber zugleich von den lebenden Ratiten weiter ab, als diese in ihrer überwiegenden Mehrzahl unter sich; allein Struthio mit seinen, wenn auch sehr maskirten, so doch fundamentalen Eigenthümlichkeiten und sehr primitiven Verhältnissen dürfte eine ähnliche Entfernung von dem Gros der übrigen Ratiten einnehmen.“³²⁾ — —

(S. 1474.) „Wie aber sind, wenn die Hesperornithidae Ratiten repräsentiren, die oben angeführten Aehnlichkeiten einerseits mit den Ichthyornithidae, andererseits mit den Colymbo-Podicipidae und Enaliornithidae zu beurtheilen?“

„Marsh hat bekanntlich auf die Beziehungen der Hesperornithidae (Odontolcae) zu den Ichthyornithidae (Odontotormae) großes Gewicht gelegt und bereits 1872 beide, als Vertreter besonderer Ordnungen, zu der Subklasse der bezahnten Vögel (Odontornithes) vereinigt; zahlreiche andere Autoren (u. a. Haeckel, Nicholson, Forbes, Hoernes u.) sind ihm hierin gefolgt. Diese taxonomische Auffassung legt auf die Existenz der Zähne den Schwerpunkt und erblickt in ihr, trotz aller anderen auch ausdrücklich anerkannten principiellen Differenzen zwischen den Hesperornithidae und Ichthyornithidae, ein gewichtigeres classificatorisches Moment als z. B. in der ratiten oder carinaten Natur beider Abtheilungen. Bereits oben (S. 1074 f.) hatte ich Gelegenheit, mich über das Merkmal der Zähne auszusprechen. Es liegt mir fern, dasselbe ganz gering zu schätzen; doch erhebt sich mir die Frage, ob seine Bedeutung wirklich fundamental genug ist, um zwei übrigens so hochgradig von einander abweichende Abtheilungen von ihren natürlicheren Verwandten zu entfernen und mit einander zu vereinigen. Auf der einen Seite (Ichthyornithidae) handelt es sich um völlig carinate Typen mit primitiven Wirbelverbindungen, aber höher ausgebildeter Bezahnung, um Typen, die zugleich Anflänge an die Charadriiformes, sowie die Tubinares, Steganopodes, Pelargo-Herodii und Accipitres darbieten, auf der anderen Seite (Hesperornithidae) um ratite Formen mit extrem reducirten Flügeln, mit höher ausgebildeten vertebralen Verbänden, aber tiefer stehenden Zahnverhältnissen, die außerdem noch in zahlreichen Details durchaus von den Ichthyornithidae differiren. Nicht wenige Vögel mögen in einem ebenso sehr ausgeprägten Duale von einander abweichen wie diese beiden.“

„Bezahnte Kiefer hatten aber dereinst mit größter Wahrscheinlichkeit alle Vogelvorfahren. Auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse ist es erlaubt anzunehmen, daß im Jura und wohl auch in der unteren Kreide sämmtliche oder wenigstens weit-aus die meisten Vögel Odontornithes waren und daß erst um diese Zeit oder nach

³²⁾ Der hierauf folgende Passus über die ganz entfernten Beziehungen der laufenden Ratiten und der Hesperornithes ist als minder wesentlich nicht wiedergegeben (vergl. den Urtext).

derselben die Zähne nach und nach sich rückbildeten und an Stelle des bezahnten Kiefers der Hornschnabel trat. Hätte es bereits in jener Zeit, sagen wir in der mittleren oder oberen Kreide, systematische Ornithologen gegeben, so würden dieselben vermuthlich einer recht gemischten Gesellschaft bezahnter und unbezahnter Vögel gegenüber gestanden haben, die sich aber wohl nicht auf Grund ihrer Blutsverwandtschaften in die beiden Subklassen der Odontornithes und Euornithes (Rhynchornithes) schieden, sondern wo innerhalb der verschiedenen Ordnungen und Familien die unbezahnten Gattungen und Arten in successiven Generationen die bezahnten ablösten. Von jener reichen Versammlung der mittleren Kreidevögel sind die Ichthyornithidae und Hesperornithidae die einzigen bisher genauer bekannten Reste. Die Hesperornithidae befinden sich zugleich, ihre Bezahnung betreffend, bereits in der Decadence: ihr Prämaxillare hat keine Zähne mehr; wie bereits betont, bilden sie aber auch die letzten Ausläufer einer einseitig specialisirten Abtheilung, deren schon damals erlangte Configuration jede Möglichkeit einer Weiterbildung zu irgend einer der jetzt lebenden Formen völlig ausschloß und von welcher wohl kein Nachkömmling die Secundärzeit überdauert hat. Anders (S. 1475) die Ichthyornithidae. Ob auch deren Zahnsystem bereits in Rückbildung getreten oder nicht, ist noch nicht aufgeheilt, da vom Oberschnabel bisher nur ein kleines Bruchstück des Maxillare aufgefunden worden. Das ist kein Punkt von Wichtigkeit. Bedeutsamer scheint mir, daß sich hier noch Verschiedenes in statu nascenti findet, daß hier noch mancher primitive Charakter existirt, der in weiterer Umbildung (in progressiver oder retrograder Richtung) zu solchen Differenzen führen konnte, wie sie Dieser oder Jener der oben erwähnten lebenden Carinaten darbietet. Ich will damit nicht behaupten, daß in jenen Resten, welche uns Marsh aufgefunden hat, die bezahnten Ahnen noch lebender unbezahnter Vögel wirklich in natura vorliegen; aber die gesammte Configuration der Ichthyornithidae führt mich zu der Anschauung, daß es sich hier um Typen handelt, welche den einstmaligen Vorfahren der angeführten Carinaten recht nahe stehen und welche wohl auch noch geraume Zeit nach der mittleren Kreideperiode, vielleicht unter successiver Rückbildung ihrer Bezahnung und Ausbreitung der Hornbekleidung ihres Schnabels, gelebt haben mögen, ehe sie dem Kampfe ums Dasein unterlagen (vergl. auch S. 1110, 1142 f. und S. 1422 f.).“

„Auf der einen Seite also längst ausgestorbene Formen mit hochgradig specialisirtem Kaitencharakter, auf der anderen primitive Carinaten, deren nahe Verwandten mit großer Wahrscheinlichkeit die Ahnen noch jetzt lebender Vögel waren. Mir scheint, daß hier zu bestimmte Anknüpfungen an andere Vogelabtheilungen und zu große gegenseitige Divergenzen vorliegen, als daß man dieselben durch das Merkmal der übrigens bei beiden recht ungleich gebildeten Zähne verknüpfen könnte. Es ist bekannt, in wie hohem Grade z. B. bei den Lacertiliern die Bezahnung wechselt, nicht

minder, worauf auch Seeley hinweist, wie bei den Edentaten die nächsten Verwandten sich durch Erhaltung oder Verlust ihrer Zähne unterscheiden. Wollte man Manis und Myrmecophaga von Orycteropus und Dasypus entfernen, mit den Monotremen und den Mysticeten zu einer Subklasse unbezahnter Mammalia s. Anodontotheria vereinigen und diese der Subklasse bezahnter Mammalia s. Odontotheria gegenüberstellen, so würde wohl niemand mit einem solchen Systeme einverstanden sein. So klar zu Tage liegen die Verhältnisse bei den Vögeln, nachdem deren bezahnte Formen sämtlich ausgestorben und erst in einigen wenigen fossilen Typen bekannt geworden sind, jetzt nicht mehr; principiell scheint mir jedoch auch hier die Frage dieselbe zu sein, so daß man wohl hoffen darf, daß reichere und glücklichere Funde aus dem Ende der secundären und dem Anfange der tertiären Epoche uns dereinst mit beweisenderen Zwischenformen zwischen Odontornithes und Anodontornithes beschenken werden.“

„Ich kann somit jenen Autoren nur zustimmen, welche die Subklasse der Odontornithes auflösten und die eine Ordnung derselben (Odontormae Marsh) den Carinaten, die andere (Odontolcae Marsh) den Ratiten zurechneten.“

„Endlich die Ähnlichkeiten der Hesperornithidae mit den Colymbidae und Podicipidae (vgl. S. 1147)³³⁾. Dieselben sind sehr auffallender Natur und sprechen sich, wie bereits angeführt, vor allem in dem Becken und der hinteren Extremität, aber auch, wenn gleich in minderedem Grade, in anderen Abschnitten des Skeletes aus; Brustbein, Brustgürtel und die hochgradig verkümmerte Extremität unterscheiden sich wesentlich von ihnen durch ihre typisch ratite Configuration, wozu noch einige abweichende Schädelmerkmale kommen³⁴⁾. Die Erklärung dieses Verhaltens konnte auf zweifachem Wege gesucht werden. Entweder liegen hier Verwandte der (S. 1476) Colymbo-Podicipidae vor, die erst secundär ihre Flugfähigkeit verloren und damit ihren ratiten Charakter erlangten, oder es handelt sich um primitive Ratiten, welche sich dem Wasserleben anpaßten und erst infolge dessen jene Configuration gewannen, welche so sehr an diejenige der Colymbo-Podicipidae erinnert. Marsh hat sich diese beiden Fragen vorgelegt und, ausgehend von dem Satze, daß die Ratiten die primitiveren, die Carinaten die secundär von ihnen ableitbaren Typen vorstellten, hat er sich für die zuletzt erwähnte Alternative entschieden.“

³³⁾ „Zum Theil gelten die folgenden Ausführungen auch für die den Colymbidae und Podicipidae verwandten Enaliornithidae (cf. p. 1152 f.).“

³⁴⁾ „Specifisch ratite Charaktere vermochte ich indessen in diesen Schädelmerkmalen nicht zu finden (cf. p. 1473), wie überhaupt meines Wissens der Schädel der Ratiten keine durchgreifenden Differentialmomente darbietet. Uebrigens zeigt die einfache proximale Gelenkfläche des Quadratum, nach der Abbildung von Marsh zu schließen, bereits die Tendenz zur Sonderung in zwei Flächen. Hinsichtlich der Bezahnung der Kiefer und der noch nicht synostotisch verbundenen Unterkieferäste vergl. die obigen Ausführungen.“

„Ueber die zwischen Ratiten und Carinaten bestehenden Relationen wird weiter unten noch ausführlicher zu sprechen sein; jetzt seien nur die specielleren Beziehungen zwischen Hesperornithidae und Colymbo-Podicipidae in Betracht genommen, wobei ich zugleich auf die bereits bei letzteren (S. 1157) gegebenen Ausführungen verweise. Diese fielen zu Gunsten der oben an erster Stelle angeführten und von Marsh zurückgewiesenen Annahme aus.“

„Ich kann mir einerseits gut vorstellen, daß ein im Großen und Ganzen mit den primitiven Vorfahren der Colymbo-Podicipidae verwandter Vogel zur Zeit des Jura, zu einer Zeit also, wo die verschiedenen Charaktere der Vögel sich in einem noch jüngeren, flüssigeren und bildungsfähigeren Zustande befanden als heutzutage und wo vermuthlich auch die Flugfähigkeit noch zu keiner höheren Entfaltung gelangt war, durch Nichtgebrauch seiner Flügel³⁵⁾ seine junge und schwache Flugfähigkeit wieder leicht verlieren und seine vordere Extremität und in Correlation dazu sein Brustbein und seinen Brustgürtel bis zu einem Grade rückbilden konnte, der mit dem gewöhnlich als ratit bezeichneten übereinkommt³⁶⁾. Es ist bekannt, daß verschiedene Vögel, deren einstmalig carinate Natur nicht zweifelhaft ist (Cnemiornis, Aptornis, Stringops), ihre Crista sterni fast vollständig eingebüßt haben, in dem Maße, als ihr M. pectoralis schwächer wurde und ihr M. supracoracoideus sich in seinem Ursprunge auf Coracoid und sternale Fläche beschränkte; nicht minder zeigt auch das Acrocoracoid bei gewissen Formen (z. B. Notornis, Ocydromus, namentlich aber Cnemiornis) eine Rückbildung, welche diesen bei den Carinaten sonst mächtig dominirenden Abschnitt des Coracoideus hier als einen nur geringen Bruchtheil desselben (bei Cnemiornis nur $\frac{1}{19}$ der coracoidalen Länge) erkennen lehrt (vgl. auch S. 45)³⁷⁾. Hier sind also Configurationen gegeben, welche dem ausgesprochen ratiten (platysternalen und platycoracoiden) Verhalten sehr nahe kommen, dasselbe gleichwohl nicht erreichen³⁷⁾. Aber alle die genannten Vögel, soweit man sie genauer

³⁵⁾ „Auch die zunehmende Körpergröße bildete hierbei ein diesem späteren Nichtgebrauche Vorschub leistendes Moment.“

³⁶⁾ „Bemerkenswerth ist die Persistenz der beiden Claviculae, die zwar auch im rudimentären Zustande, doch bei Hesperornis minder zurückgebildet sind als bei irgend einem anderen bekannten Ratiten. Dieselben zeigen zusammen eine Spannung (cf. Tabelle XVII, p. 768), welche die jedes Carinaten übertrifft, ein Verhalten, das zur Größe der Hesperornithidae in Correlation stehen dürfte und zugleich interessante Perspektiven auf die Vorgeschichte dieser Vögel eröffnet. Uebrigens erscheint ein Zurückführen dieser Claviculae, wenigstens auf Grund der von Marsh gegebenen Restauration (deren Richtigkeit bei einer Autorität wie der von Marsh nicht zu bezweifeln ist), auf den bei den Colymbidae und Podicipidae bekannten Typus der Furcula sehr schwierig; bei diesen Carinaten besitzen die clavicularen Branchen umgekehrt von Hesperornis ein coraco-scapulares dickeres und sternales schwächeres Ende und erstrecken sich auch weit über den scapularen Bereich. Doch ist diese Differenz, bei einem so variablen Knochen wie die Clavicula, nicht schwer zu nehmen.“

³⁷⁾ „Von Aptornis ist das Coracoid und die vordere Extremität meines Wissens noch nicht gefunden. Jedenfalls war es, nach dem von Owen abgebildeten Bruchstücke eines sternalen Endes

kennt³⁸⁾, bieten eine noch vollständig erhaltene vordere Extremität mit kräftigen Muskelfortsätzen, gut entwickelte, von Brustbein und Brustgürtel entspringende und an den Flügel gehende Muskeln und noch deutlich erhaltene Schwungfedern dar. Hier findet sich somit ein Grad der Flügelrückbildung, welcher, verglichen mit demjenigen von Hesperornis, als ein (S. 1477) bescheidener bezeichnet werden kann, zugleich aber, auf Grund der specielleren Muskelconfiguration, die noch partielle Erhaltung des Acrocoracoides begreiflich und nothwendig macht. Anders bei Hesperornis. Hier scheint der distale Theil des Flügels mit seinen Schwungfedern bereits völlig verschwunden zu sein³⁹⁾, sein einziger Rest, der Humerus, bildet einen dünnen und schlanke Knochen splitter, der von jenen bei den erwähnten Carinaten noch hochentwickelten Muskelfortsätzen kaum etwas deutlich wahrnehmen läßt; das läßt hinsichtlich der an ihm inserirenden Muskulatur auf eine hochgradige, wenn nicht nahezu totale Reduction schließen und daraus würde, und ich denke mit keinem geringeren Grade von Wahrscheinlichkeit, weiter zu folgern sein, daß auch die sternalen und acrocoracoidalen Ursprungs- und Umwindungsstellen jener Muskeln ihre prononcirte Bildung schließlich bis zur Unkenntlichkeit verloren, mit anderen Worten, daß beide Knochen völlig platysternal und platycoracoid, d. h. ratitenartig wurden.“

„Andererseits aber macht es mir Schwierigkeit zu denken, daß ein ursprünglicher Landratite bloß dadurch, daß er sich an das Wasserleben anpaßte und ein Taucher wurde, nothwendig gerade jene specialisirte Structur der hinteren Extremität, welche die Colymbidae und Podicipidae kennzeichnet, aber nicht diese allein, sondern auch im Becken-, Rumpf- und Kopfskelet mehrere specifische Charaktere dieser Familien erwerben mußte. Eine solche Identität übersteigt das gewöhnliche Maaß der sonst beobachteten Convergenz-Analogien. Immerhin würde ich gegen diese Auffassung keinen ernstlicheren Einwand erheben, — wenn die Configuration der anderen Taucher unter den Vögeln mit derjenigen der Colymbo-Podicipidae und Hesperornithidae übereinstimmte. Aber wir sehen gerade das Gegentheil. Man vergleiche, ganz abgesehen von dem übrigen Skelete, nur die hinteren Extremitäten von Spheniscus und Aptenodytes, Alca, Pelecanoides, Plotus und Carbo, Mergus und Fuligula mit jenen von Podiceps, Colymbus, Enaliornis und Hesperornis, und man wird finden, mit wie ungemein verschiedenen Mitteln die gleiche Funktion des Tauchens erreicht

zu schließen, in hohem Grade rückgebildet, vielleicht auch platycoracoid. Man darf auf seine der- einstige Auffindung sehr gespannt sein.“

³⁸⁾ „Von den fossilen Cnemiornis und Aptornis ist nur das Skelet, und bei Aptornis (vergl. die vorhergehende Anmerkung) auch dieses ganz unvollständig bekannt. Nicht minder ist die betreffende Kenntniß von Gastornis, der hier wohl manche Aufklärung darbieten könnte, eine ganz unvollständige.“

³⁹⁾ „Falls noch Rudimente des Vorderarms oder der Hand existirten (ob von Knorpel infolge der ontogenetischen Retardation oder von Knochen?), so sind sie jedenfalls minimale gewesen (cf. p. 215).“

wird: die Tibia z. B. zeigt die mannigfachsten Formen und die Differenz, welche der ungewöhnlich breite Tarso-Metatarsus der Impennes und der stark seitlich comprimirt der Podicipidae darbieten, kennzeichnet überhaupt die Extreme in den tarso-metatarsalen Bildungen der Vögel. Bei einer solchen Mannigfaltigkeit der Anpassungen und Entwicklungsbahnen würde ich es für wahrscheinlich halten, daß die Umbildung einstiger Landratiten in tauchende Formen ebenfalls ihren eigenen von denjenigen der anderen Taucher differenten Weg ginge; es würde mir aber höchst wunderbar erscheinen, wenn diese Umbildung gerade die spezifische und specialisirte Entwicklungsbahn der Colymbo-Podicipidae sich ausermählen sollte. Eine solche Uebereinstimmung scheint mir nur unter der Annahme verständlich, daß wirkliche Blutsverwandtschaften zwischen den Hesperornithidae und Colymbo-Podicipidae bestehen.“

„Auf Grund dieser Ausführungen entscheide ich mich sonach für eine einstmalige Carinaten-Natur der Hesperornithidae und für eine secundäre Umbildung derselben zu ratitenartigen Formen⁴⁰⁾. Nach dieser Anschauung besaßen ihre Vorfahren gleich denen der Colymbo-Podicipidae, zu welchen sie in nicht zu fernen verwandtschaftlichen Relationen standen, einen gewissen Grad von Flugfähigkeit⁴¹⁾, welchen sie aber mit der höheren Ausbildung ihrer Tauchfähigkeit und der (S. 1478) ansehnlicheren Entfaltung ihrer Körpergröße wieder verloren⁴²⁾,

⁴⁰⁾ „Das ist bekanntlich auch Better's Ansicht, der, ohne speciellere Verwandtschaften anzugeben, geneigt ist, Hesperornis als extrem reducirten Carinaten aufzufassen (cf. p. 1438, Anm. 7). Wenn ich recht verstehe, haben auch Cope und Seeley Hesperornis den Natatores zugerechnet, ohne sich jedoch dabei über die ratiten oder carinaten Beziehungen zu äußern. Seeley kann, wie bereits bemerkt, in der Existenz der Zähne kein Moment finden, welches gegen eine Einreihung in die Schwimmbögel spräche.“

⁴¹⁾ „Hierbei dürfte, worauf ebenfalls Better hintweist, auch die relative Länge und Schlankheit des Humerus-Rudimentes nicht zu übersehen sein, die mit einiger Wahrscheinlichkeit an einen einstmals recht lang entwickelten Humerus denken läßt (cf. pag. 195 Anm. 1). Vergrößert man den Humerus von Hesperornis so weit, daß seine Dicke derjenigen anderer Schwimmbögel ungefähr entspricht, so erhält man ein recht langes Gebilde, welches die Humeruslänge zahlreicher Vögel bei weitem übertrifft, die der Longipennes erreicht und von allen Tauchern derjenigen der Colymbo-Podicipidae (welche nebst den tauchenden Steganopodes unter den Tauchern die relativ längsten Humeri haben (cf. Tabelle XXXVII, p. 814 f.) relativ am nächsten kommt. Auch die lange Scapula scheint mir für diese Frage nicht ohne Bedeutung zu sein. In dem „kräftigen Coracoid“ oder „breiten und weit nach hinten ausgedehnten Brustbein“ (cf. Better) vermag ich dagegen an sich keine die Annahme einer einstigen Flugfähigkeit mit Nothwendigkeit stützenden Momente zu finden. Bei Beurtheilung derselben ist nicht außer Acht zu lassen, daß sie doppelte Functionen, mit Rücksicht auf die von ihnen entspringende Flugmuskulatur und auf den von ihnen zu schützenden Rumpfinhalt, zu erfüllen haben, daß somit ihre Größe nicht lediglich von der erstangeführten beherrscht wird. Ganz hervorragende Flieger können bekanntlich ein relativ sehr kurzes Sternum haben, wie z. B. Diomedea, Fregata und Pelecanus, bei denen die sternale Länge selbst geringer ist als bei Hesperornis (vergl. Tabelle XXVIII, p. 794 f.).“

⁴²⁾ „Ob hierbei auch eine einstige Pneumaticität in Rückbildung trat, ob dieselbe überhaupt niemals entwickelt gewesen, läßt sich nicht entscheiden, ist auch von minderm Interesse. Wenn

hierbei den Colymbo-Podicipidae an einseitiger Intensität ihres Differenzierungsprozesses immer vorausseilend. So war von ihnen schon in sehr früher Zeit, ehe noch die Rückbildung der Zähne und Hornscheidenbekleidung des Schnabels in ausgiebigerer Weise erfolgte und die Ausbildung der Muskelfortsätze an Sternum und Coracoid zu höherer Entfaltung sich fixirte, die ratite Conformation gewonnen⁴³⁾, während die Colymbo-Podicipidae sich noch bis auf den heutigen Tag einen mäßigen Grad von Flugfähigkeit bewahrt haben.“

S. 1478 und 1479⁴⁴⁾: „Die im Vorliegenden mitgetheilten Untersuchungen dürften das Resultat ergeben, daß die unter dem Namen Ratiten zusammengefaßten Vögel, mit oder ohne die Hesperornithidae, durchaus keine Familie oder eine dem entsprechende natürliche Abtheilung, sondern eine nur lose verbundene Gruppe von zum Theil recht heterogenen Vögeln repräsentiren. Was dieselben verbindet, sind mehrere allgemeine Merkmale niedrigerer Differenzirung (neben denen jedoch auch solche einer höheren einseitigen Specialisirung sich finden), sowie der secundäre Charakter reducirter Flügel und in Correlation dazu vergrößerter hinterer Gliedmaßen. Auf diese Weise hat die im gleichen Sinne arbeitende Züchtung und Anpassung auf Vögel von theilweise sehr abweichender Abstammung eingewirkt und damit Convergenz-Analogien (Isomorphien) (S. 1479) herbeigeführt, welche bei den meisten dieser Typen in einer ziemlich großen Ähnlichkeit im äußeren Habitus sich offenbart. Dem Beobachter, der allein diesen äußeren Habitus berücksichtigt, kann wohl der Gedanke kommen, daß hier nur verschiedene Gattungen der gleichen Familie vorliegen; sobald er mehr in die Tiefe geht und hier gründlicher untersucht, wird er sehen, daß ihn die Oberfläche täuschte.“

„Die Abweichungen im inneren Bau der Ratiten sind so große, daß der Begriff Ordnung meines Erachtens zu eng ist, um diese Vögel zusammenzuhalten⁴⁵⁾. Mehrere ältere und neuere Autoren, denen jene Verschiedenheiten nicht entgingen, haben daher eine Subklasse aus ihnen gebildet, welche sie den carinaten Vögeln gegenüberstellten.“

„Wie weit diese Gegenüberstellung berechtigt sei, soll weiter unten untersucht

wie ich nicht bezweifle, die Vorfahren der Hesperornithidae von geringerer Körpergröße waren, konnten sie auch ohne höhere Ausbildung der Pneumaticität fliegen.“

⁴³⁾ „Wie bereits oben bemerkt, setzt diese ausgiebige Rückbildung nicht allein recht energische einseitige Einwirkungen und Gewohnheiten, sondern auch einen recht jugendlichen und umbildungsfähigen Zustand der bisher erworbenen Einrichtungen voraus. Diejenigen Vögel, welche erst in späterer phylogenetischer Zeit sich zu Tauchern ausgebildet, wie z. B. die Alcedidae aus primitiven Laro-Limicolae, haben ihre carinate Natur gewahrt, indem ihre vordere Extremität nicht durch Nichtgebrauch functionstlos wurde, sondern sich zum wichtigen Ruderglied umbildete.“

⁴⁴⁾ Zusammenfassung der sub A. (Gegenseitige Stellung der einzelnen Ratiten zu einander) gewonnenen Resultate.

⁴⁵⁾ „Vergl. damit die von heller Einsicht zeugende Bemerkung H ä c k e l's (1866) (cf. p. 1428).“

werden. Darin aber befinde ich mich mit diesen Autoren in Uebereinstimmung, daß die Differenzen des inneren Baues der verschiedenen Ratiten=Familien zum mindesten nicht geringer sind als diejenigen, welche die einzelnen Carinaten=Familien trennen.“

„Die Struthionidae stehen in vielen Hinsichten weit ab von allen anderen Ratiten und nehmen selbst in gewissen Beziehungen gegenüber allen anderen bisher besprochenen Vögeln eine separate⁴⁶⁾, in mancher Hinsicht die primitivste Stellung ein⁴⁶⁾. Ein Extrem anderer Art bilden die Hesperornithidae, welche sich ebenfalls weit von den anderen Ratiten entfernen, jedoch an gewisse Carinaten (Colymbidae und Podicipidae, Enaliornithidae) Anschlüsse gewähren.“⁴⁷⁾ — —

§. 1496⁴⁸⁾: „Ob die jurassische *Laopteryx* ihnen (den Ur-Ratiten, die zuvor nicht flugfähig waren) angehörte, kann nicht gesagt werden, da man von dieser allzu wenig weiß und da, wie mir scheint, weder der ratite Charakter, noch überhaupt die definitive Vogelnatur derselben über allen Zweifel gesichert ist. Diese ganze vor-kretaceische Zeit ist noch in Dunkel gehüllt und erst in der Kreide beginnt eine sicherere und ausreichendere Kenntniß der alten ratiten Formen mit den Hesperornithidae. Bei diesen aber finden sich Structuren (ich denke in erster Linie an Humerus und Scapula), welche meiner Ansicht nach die Annahme, daß hier primitive, niemals zu einer gewissen Flügelbildung gelangte Ratiten vorliegen, zum mindesten höchst unwahrscheinlich machen, wenn nicht ganz ausschließen.“⁴⁹⁾ — —

§. 1504—1506⁴⁸⁾: „Die im Vorhergehenden gewonnenen Ergebnisse lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

„Carinaten und Ratiten zeigen in allen wesentlicheren Zügen ihres Baues so viel Berührungspunkte und im Allgemeinen eine so durchgehende Uebereinstimmung, daß die Annahme einer gesonderten Entstehung beider Abtheilungen aus dem Stock der Sauropsiden, mit anderen Worten ein diphyletischer Ursprung der Vögel nicht zu halten ist. Die zwischen beiden existirenden specielleren

⁴⁶⁾ Die betreffenden, auf *Struthio* bezüglichen Anmerkungen enthalten die obigen Angaben stützendes Detail, sind aber hier als für die Hesperornis-Frage minder wichtig nicht zu wiederholen.

⁴⁷⁾ Die weiteren Ausführungen beziehen sich auf die anderen Vertreter der sogenannten Ratiten-Abtheilung und haben daher keine directe Beziehung zu der vorliegenden, Hesperornis betreffenden Frage.

⁴⁸⁾ Sub B. Gegenseitige Stellung der Ratiten und Carinaten im Allgemeinen (pag. 1480—1506). In diesem Abschnitte habe ich versucht, den eingehenden und speciellen Nachweis zu führen, daß die bekannten Ratiten erst durch secundäre Rückbildung der Flugapparate aus früheren Carinaten entstanden sind. Hinsichtlich zahlreicher, auch Hesperornis betreffender Details, verweise ich auf den Urtext und recapitulire hier nur einen Passus und die Zusammenfassung der Ergebnisse.

⁴⁹⁾ Hinsichtlich der weiteren, die bezüglichen Nachweise enthaltenden Ausführungen ist der Urtext zu vergleichen.

Differenzen sind zum größeren Theile nur von quantitativer Natur und lassen sich bereits mit den wenigen Materialien, über die wir jetzt verfügen, überbrücken; bei einem kleineren Theile derselben ist dies noch nicht vollkommen gelungen und die damit gegebenen Differentialcharaktere gestatten wenigstens vorläufig, innerhalb der Vogelklasse noch zwischen Ratiten und Carinaten zu unterscheiden."

„Eine Ableitung der Carinaten von einstigen Formen, welche den bekannten Ratiten der Kreide, Tertiär-, Quartär- und Tertiärzeit gleichen, erscheint unmöglich; ungleich zahlreichere und beweisendere Instanzen lassen darauf schließen, daß die bekannten Ratiten mit zunehmender Körpergröße aus einstmaligen Carinaten-ähnlichen, mit einer mehr oder minder gut ausgebildeten Flugfähigkeit begabten Formen durch secundäre Rückbildung dieses Flugvermögens hervorgegangen sind. Dabei geben aber gewisse primitive Züge in den verschiedenen Organsystemen, welche sie mehr noch als die lebenden Carinaten gewahrt haben, zum Theil auch die beträchtliche Körpergröße, welche einen längeren Entwicklungsgang als bei den kleinen Vögeln voraussetzt, zugleich an die Hand, den Beginn dieser reductiven Vorgänge in eine sehr frühe Zeit, vielleicht in den Anfang der mesozoischen Periode⁵⁰⁾, zurückzulegen, wo alle Vögel sich noch (S. 1505) auf einer relativ primitiven Entwicklungsstufe befanden und wo die junge Flugfähigkeit der Ur-Carinaten mit ihren noch wenig fixirten Skelet- und Muskel-Configurationen eine gründlichere Rückbildung ermöglichte, als z. B. bei jenen später fluglos gewordenen Vögeln, welche wie *Alca impennis*, *Cnemioornis*, *Didus*, *Stringops* u. A. an Formen anknüpften, die im Großen und Ganzen mit noch lebenden Vögeln übereinkamen (vgl. auch S. 117)."

„Danach würden die bekannten Ratiten also als secundäre, von primitiven Carinaten abzuleitende Typen aufzufassen sein, und es muß sehr wohl zwischen ihnen (Deuter-Aptenornithes)⁵¹⁾ und jenen noch gänzlich unbekanntem primitiven Ur-Ratiten (Prot-Aptenornithes)⁵¹⁾ unterschieden werden⁵²⁾, welche nothwendig die Vorfahren aller Vögel gewesen sein müssen und eine geraume Zeit hindurch, bevor das Flugvermögen zur Ausbildung kam, am Ende der palaeozoischen und am Anfange der mesozoischen Aera als die einzigen Vertreter der Vogelklasse lebten."

„Hinsichtlich des Maaßes von Flugfähigkeit, welche den alten carinatenartigen Ancestralen der bekannten (secundären) Ratiten zukam, sind sicher begründete Angaben nicht zu machen; es ist möglich, daß es wenigstens theilweise nur ein gering-

⁵⁰⁾ „Darin weiche ich völlig ab von Wiedersheim (1878), der die Ratiten „in der oberen Kreide in Form von Dinosauriern erst noch im Werden begriffen“ sein läßt (cf. p. 1431 Anm. 5).“

⁵¹⁾ „Prot-Aptenornithes: primitive fluglose Vögel; Deuter-Aptenornithes: secundäre fluglose Vögel.“

⁵²⁾ „Mit ganz und gar fraglicher eventueller Ausnahme von *Laopteryx*, die aber noch viel zu wenig bekannt ist, um irgendwelche Wahrscheinlichkeitsangaben zu erlauben.“

gradiges war, aber zugleich besteht eine ziemlich große Wahrscheinlichkeit, daß gewisse Vorfahren, insbesondere diejenigen der longihumeralen Ratiten (Rhea, Struthio, wohl auch Hesperornis), einstmals, als sie noch kleinere Thiere waren, über ein besser entwickeltes Flugvermögen verfügten.“

„Im vorhergehenden Abschnitte (vgl. insbesondere S. 1478 f.) wurde dargethan, daß die Ratiten eine nur lose verbundene Gruppe von zum Theil recht heterogenen Vögeln repräsentiren und daß die Differenzen, welche die einzelnen Ratiten-Familien unter einander darbieten, zum mindesten ebenso groß, wenn nicht größer sind als die zwischen den verschiedenen Familien der Carinaten; Struthio bildet einen sehr primitiven Typus, welcher sich weit von allen anderen bekannten Vögeln entfernt. Es kann auf Grund der in diesem Abschnitte des Capitels gewonnenen Resultate hinzugefügt werden, daß selbst bestimmte Ratiten (Hesperornis, Apteryx, möglicherweise auch Rhea) eine relativ größere Annäherung an gewisse Carinaten zeigen, als die ihnen ferner stehenden Familien unter den Ratiten⁵³⁾. Danach erscheint es mir — und ich stimme in dieser Hinsicht vollkommen mit Owen (1878) überein — durch die wirklichen Verhältnisse nicht gestützt zu sein, wenn man die Ratiten als eine geschlossene Abtheilung (Subklasse) den Carinaten gegenüberstellt. Ebenso wenig wie die Versammlung der flugunfähigen Carinaten (Aptenodytidae, Alca impennis, Cnemiornis, Notornis, Ocydromus, Dididae, Stringops u., eventuell auch die noch unsicheren Gastornis und Aptornis) eine natürliche Abtheilung vorstellt, bilden sie (die bekannten Ratiten) eine genealogische Einheit; was sie unter einander verbindet, ist in der Hauptsache nur der hohe Grad der secundären Reduction des Flugvermögens, somit eine Convergenz-Analogie. Und auf Grund der sonstigen Differenzen in ihrem Bau, namentlich mit Rücksicht auf die primitiveren Charaktere der einen und die etwas höhere Configuration der anderen ihrer Vertreter, scheint es mir durchaus den natürlichen Thatsachen zu entsprechen, wenn ich annehme, daß diese Reduction, d. h. die Ausbildung zu dem ratiten Typus, nicht auf einmal, sondern bei den verschiedenen Vertretern der Ratiten zwar immer in früher palaeontologischer Zeit, aber zu recht verschiedenen Zeitperioden begann und successive zu weiterer Vollendung gedieh. Die Struthionidae würden hierbei die ältesten Ratiten repräsentiren; erst später dürften (S. 1506) die Dromaeidae und Casuariidae zur Entstehung gekommen sein; in eine noch spätere Zeit würde die Ausbildung der Rheidae verlegt werden können; noch jüngeren, aber jedenfalls noch vor dem Ende der mesozoischen Aera liegenden Datums endlich dürften einerseits die Hesperornithidae, andererseits die Dinornithidae und Aptery-

⁵³⁾ „Hesperornis steht den Enaliornithidae und Colymbo-Podicipidae näher als den Struthionidae, Aepyornithidae, Apterygidae etc. etc.; Apteryx entfernt sich weiter von Hesperornis, Struthio, Rhea etc. als von den Rallidae u. Crypturidae (weiteres siehe sub C).“

gidae sein; die Dinornithidae dürften hierbei einen etwas früher ausgebildeten und in der Degeneration der vorderen Extremität weiter fortgeschrittenen Typus vorstellen, als die Apterygidae⁵⁴).

„Um diese Zeit scheint die Ausbildung der eigentlichen Ratiten (Deuter-Aptenornithes) abzuschließen, nicht aber der Prozeß der Flügelrückbildung. Dieser wiederholt sich auch später (am Ende der Secundärzeit und in den darauf folgenden Perioden), vermag aber, da er an Flugvögel mit mehr fixirten Fluginstrumenten anknüpft, nicht mehr zu jenem hohen Grade von Reduction zu gelangen wie bei den echten Ratiten; so entstanden die Aptenodytidae, *Alca impennis*, *Cnemionis*, die Dididae und alle jene flugunfähigen Formen⁵⁵), welche aber noch wesentliche carinate Eigenschaften wahrten und höchstens als Ratiten-ähnliche Carinaten (Trit-Aptenornithes)⁵⁶) bezeichnet werden können. Ihre Entstehungszeit scheint noch nicht geendigt zu sein.“

§. 1516 und 1517⁵⁷): „Bereits oben (§. 1152, §. 1157 und §. 1475 f.) habe ich mich unter eingehender Würdigung der zum Theil außerordentlich markanten Uebereinstimmung zwischen Hesperornithidae auf der einen und Enaliornithidae, Colymbidae und Podicipidae auf der anderen Seite dahin entschieden, dieselben im Sinne wirklicher Blutsverwandtschaften zwischen den genannten Familien zu würdigen, den longihumeral-ratiten Charakter der Hesperornithidae aber, in theilweiser Uebereinstimmung mit Wetter, auf eine schon in sehr früher geologischer Zeit begonnene Rückbildung der Flugfähigkeit dieser alten Familie zurückzuführen.“

„Diesen Ausführungen habe ich kaum noch etwas zuzufügen. Früh, doch wie auf Grund der morphologischen Configuration zu schließen, erst nach den

⁵⁴) „Hinsichtlich der anderen Ratiten verbietet die gänzlich ungenügende Kenntniß irgend welche Schlüsse.“

⁵⁵) „*Gastornis* und *Aptornis* liegen vielleicht an der Grenze der Deuter-Aptenornithes und Trit-Aptenornithes. Doch ist auch hier die Wissenschaft eine unzureichende.“

⁵⁶) „Trit-Aptenornithes: erst in tertiärer Weise (Grade) flugunfähig gewordene Vögel.“

⁵⁷) Sub C. Ueber die speciellen Relationen der einzelnen Ratiten-Familien zu den einzelnen Carinaten-Familien (pag. 1506—1518). Da auf Grund der sub B. (pag. 1480—1506) gemachten Ausführungen die Ratiten von einem einstmaligen Carinaten-ähnlichen Zustande abzuleiten sind und eine Versammlung von größtentheils durchaus heterogenen Vogelfamilien darstellen, welche erst infolge der Flügelrückbildung in den Verband einer ziemlich oberflächlichen, weil auf Convergenz-Analogie beruhenden Ähnlichkeit (Isomorphie) gekommen sind, so erhebt sich die Frage, ob zwischen den einzelnen Vertretern der Ratiten- und dieser oder jenen Carinaten-Familie irgend welche genealogischen Verbände existiren. Der vorliegende Abschnitt C beschäftigt sich mit denselben, behandelt im Einzelnen die genealogischen Relationen der verschiedenen Vertreter der ratiten Versammlung zu den carinaten Formen und schließt mit einer Zusammenfassung der Befunde. Im obigen Texte recapitulire ich nur das Hauptsächlichere über die Hesperornithidae und die allgemeinen Verhältnisse der Flugentwicklung bei den Vögeln und verweise im Uebrigen auf den Urtext in den Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.

Struthionidae und Rheidae, mögen sich die Hesperornithidae vom Vogelstamm abgezweigt haben, und zwar in der nächsten Nachbarschaft (S. 1517) derjenigen Fasern, welche die Enaliornithidae und wohl nach diesen die Colymbidae und Podicipidae zur Entstehung kommen ließen; die genealogischen Relationen zu den Ahnen dieser dürften als noch nähere aufzufassen sein als jene, welche Apteryx und Dinornis mit den früheren Vorfahren der Rallidae und Crypturidae verbinden.“

„Während aber die anderen Ratiten nach kürzerer oder längerer Periode sich nach und nach zu reinen Laufvögeln umbildeten, paßten sich die Hesperornithidae von Anfang an mehr und mehr dem Wasserleben an; anfangs und wohl auch ziemlich lange Zeit hindurch mit langen Flügeln und gut entwickelter Flugfähigkeit begabt, haben sie dieselbe in dem Maaße mehr und mehr eingebüßt als ihre Körpergröße und zugleich ihr Schwimm- und Tauchvermögen zu höherer Entfaltung kam, — ein Prozeß, der in viel späterer Zeit auch bei den bereits mehr fixirten Podicipidae und Colymbidae in einer unvollkommenen Parallele in Erscheinung trat, hier aber noch nicht jenes Stadium der Rückbildung und einseitigen Ausbildung erreicht hat, welches die ausgestorbenen Hesperornithidae darbieten.“

S. 1517⁵⁸⁾: „Nach den im Vorliegenden gegebenen Ausführungen betreffs der specielleren genealogischen Relationen der einzelnen Ratiten-Familien dürften die Hesperornithidae relativ die am wenigsten fernen Beziehungen zu carinaten Vögeln, und zwar zu den Vorfahren der Enaliornithidae, Colymbidae und Podicipidae darbieten.“⁵⁹⁾ — — —

S. 1518⁵⁸⁾: „Als allgemeinstes Resultat der in den vorhergehenden Abschnitten dieses Capitels (A—C, S. 1439—1517) gegebenen Auseinandersetzungen möchte ich das Folgende ansehen.“

„Die sogenannten Ratitae s. Platycoracoideae bezeichnen keine natürliche Abtheilung, sondern eine mehr oder minder künstliche Versammlung von ursprünglich heterogenen Vögeln, welche in alter Vorzeit, die einen früher, die anderen später, aus primitiven und noch unbekanntem Flugvögeln (Carinaten) unter Reduction der Flugfähigkeit derselben hervorgegangen sind und nun in der Hauptsache nur durch eine Reihe von Isomorphien zusammengehalten werden. Der Begriff „Ratitae“ bezeichnet somit keine primäre genealogische Einheit, sondern eine sehr unvollkommene secundäre Convergenz-Analogie, bildet somit streng genommen in systematischer Hinsicht nur ein provisorisches Surrogat, das schließlich einer besseren Erkenntniß der wahren Genealogie weichen muß.“

„Bezeichnet man die flugfähigen Vögel mit dem allgemeinen Namen „Pten-

⁵⁸⁾ Vergl. die vorhergehende Anmerkung.

⁵⁹⁾ Die weiteren Ausführungen beziehen sich auf die anderen ratiten Familien.

ornithes“, die fluglosen aber als „Aptenornithes“, so dürfte mit Rücksicht auf den Wechsel in der Ausbildung und Rückbildung der Flugfähigkeit folgende phylogenetische Reihenfolge für die Vögel angenommen werden:

1. Primitive Aptenornithes (Prot-Aptenornithes), welche die Flugfähigkeit noch nicht ausgebildet haben: Sämmtlich unbekannt (Ornithichnites?, Laopteryx?).

2. Primitive Ptenornithes (Proto-Ptenornithes): Meist unbekannt (Archaeopteryx).

3a. Secundäre⁶⁰⁾ Ptenornithes (Deutero-Ptenornithes), unter höherer Ausbildung der Flugfähigkeit aus den Proto-Ptenornithes (2) hervorgegangen: Meiste ältere Carinaten.

3b. Secundäre Aptenornithes (Deuter-Aptenornithes), unter Rückbildung der Flugfähigkeit aus den Proto-Ptenornithes (2) und den tiefer stehenden Typen der Deutero-Ptenornithes (3a) entwickelt: Ratiten.

4a. Tertiäre⁶⁰⁾ Ptenornithes (Trito-Ptenornithes), in noch höherer Differenzirung und Specialisirung (3a) entstanden: Meiste neuere Carinaten.

4b. Tertiäre Aptenornithes (Trit-Aptenornithes), durch Rückbildung des Flugvermögens aus den höheren Formen der Deutero-Ptenornithes (3a) und den Trito-Ptenornithes (4a) hervorgegangen: Fluglose Carinaten (z. B. Impennes, Cnemiornis, Dididae etc. etc.).“

„Selbstverständlich existiren in der Natur zwischen diesen vier Stadien keine Grenzen; das eine geht allmählich in das andere über. Daß es sich in dieser Zusammensetzung lediglich um graduelle Verhältnisse in der Ausbildung des Flugvermögens, keineswegs aber um genealogische Relationen handeln soll, brauche ich kaum besonders zu betonen.“

S. 1541 und 1542⁶¹⁾: „Die holcodonten Hesperornithidae aus der nordamerikanischen Kreide (vergl. S. 1472 f. und 1516 f.) fasse ich als Vertreter der Gens Hesperornithes (Odontoleae Marsh) auf. Wie bereits oben des Genaueren ausgeführt wurde, dürfte bei ihrer systematischen Beurtheilung meiner Meinung nach der Schwerpunkt nicht auf das ratite Verhalten des Brustbeines, Brustgürtels und der vorderen Extremität, sondern auf die zahlreichen und speciellen Uebereinstimmungen im Bau der hinteren Extremität und der übrigen Skelettheile mit den Enaliornithidae, Colymbidae und Podicipidae zu legen sein. Diese

⁶⁰⁾ „Die Bezeichnungen secundär und tertiär beziehen sich nicht auf geologische Perioden, sondern sollen lediglich den Gegensatz in der früheren oder späteren Umbildung gegenüber den primitiven Formen ausdrücken.“

⁶¹⁾ Sub Cap. 6. Die größeren Vogelabtheilungen und ihr gegenseitiger Verband. Versuch eines genealogischen Vogelsystems. Mit Tabelle XLI und XLII, sowie Taf. XXVII—XXX (pag. 1536—1578).

Uebereinstimmungen erweisen sich mir als wahre Kennzeichen familiärer Beziehungen, während ich das ratite Verhalten nur als einen Charakter von secundärer und gradueller Bedeutung aufzufassen vermochte: ähnlich wie die Apterygiformes unter hochgradiger Verkümmernng ihrer Flügel sich von den Crypturiformes und Ralliformes sonderten, dürften auch die Hesperornithes unter frühzeitig begonnener Rückbildung ihrer jungen Flugfähigkeit und unter höherer Ausbildung ihres Tauchvermögens, sich von ihren oben angegebenen Verwandten gesondert haben. Mir scheint diese Verwandtschaft selbst einen nicht zu unterschätzenden Grad von relativer Intimität zu besitzen und auch durch das Differentialmerkmal der Zähne, welches die cretaceischen Hesperornithes (und vielleicht auch die Enaliornithes) den tertiären, quartären und lebenden zahnlosen Colymbo-Podicipites gegenüberstellt, nicht alterirt (S. 1542) zu werden; wie bereits wiederholt betont, halte ich es fast für selbstverständlich, daß sämtliche Vorfahren der lebenden Vögel, somit auch die Ahnen der Colymbo-Podicipites in der Secundärzeit Zähne besaßen und daß der Verlust der Bezahnung nur eine secundäre am Ende der Kreide oder am Anfang des Tertiär eingetretene retrograde Differenzirung darstellt. Bereits die Hesperornithes zeigen im Intermaxillare Verlust der Zähne und hatten wahrscheinlich einen vorn mit Hornscheiden bekleideten und hinten mit Zähnen versehenen Oberschnabel; wären sie nicht schon in der Kreide oder am Anfang der Tertiärzeit ausgestorben und hätten sie noch im späteren Tertiär oder zur Jetztzeit Nachkommen hinterlassen, so würden dieselben wohl unbezahlt gewesen sein. Ich bin somit geneigt, die Gens Hesperornithes mit den Gentes Enaliornithes und Colymbo-Podicipites zu der Subordo Podicipitiformes zu vereinigen.“

Das Resultat dieser Ausführungen findet sich auch in dem auf S. 1565—67 aufgeführten Schema eines Vogel-systemes, in dem — auf den ersten Blick sichtbar — die Subordo Podicipitiformes mit den Gentes Enaliornithes (Familia Enaliornithidae), Hesperornithes (F. Hesperornithidae) und Colymbo-Podicipites (F. Colymbidae und F. Podicipidae) aufgeführt sind, während dieses System nirgends der „Ratitae“ oder „Odontornithes“ Erwähnung thut, da eben diese Worte für mich keine natürlichen, d. h. genealogisch verbundenen Vogelabtheilungen bezeichnen, sondern nur künstliche Versammlungen ganz heterogener Vögel umschreiben.

Nicht minder deutlich und unzweideutig, auch für denjenigen, der kein Wort Deutsch versteht, lassen die meinen Untersuchungen zc. beigefügten Stammbäume (Taf. XXVII—XXX) erkennen, daß die genealogische Verwandtschaft der Hesperornithes mit den Enaliornithes und Colymbo-Podicipites für mich das allein wesentliche Moment bildet und daß ich danach gar nicht daran gedacht habe, der secundär entstandenen und als ganz secundär zu beurtheilenden ratiten Configuration der vorliegenden Vogelfamilie irgend welche systematische Bedeutung beizumessen.

An diesen Ausführungen habe ich jetzt, nach 2 $\frac{1}{2}$ Jahren, nichts zu ändern.

Die vorliegenden Citate und Auszüge dürften wohl Jedermann überzeugen, daß ich auf Grund der zahlreichen Uebereinstimmungen und Aehnlichkeiten in der Bildung des Beckens und der hinteren Extremität sowie verschiedener Details im Rumpfskelete und Schädel, die nahen genealogischen Relationen zwischen Hesperornithidae, Enaliornithidae, Colymbidae und Podicipidae in einer von Anfang an unzweideutigen und zielbewußten Weise in den Vordergrund gestellt, dagegen da, wo ich von dem ratiten Verhalten des Brustbeins, Brustgürtels und Armes von Hesperornis ausging, die außerordentlich großen Abweichungen von den Skeletgebilden von Struthio, Rhea, Casuarius, Dromaeus, Aepyornis, Apteryx und Dinornis und damit die sehr entfernte Stellung von diesen Ratiten zur Genüge betont habe. Erstere Verhältnisse waren für mich der Ausdruck einer wirklichen und zwar ziemlich nahen Blutsverwandtschaft, letztere galten mir nur als ganz oberflächliche Convergenz-Analogien (Isomorphien) in Folge der bei an sich durchaus heterogenen Vögeln stattgefundenen secundären Rückbildung des einstmalig entwickelten Flugvermögens. Dabei war es natürlich und im logischen Gange der Untersuchung begründet, daß ich an die den Hesperornithidae von den früheren Autoren zuertheilte systematische Stellung, einerseits bei den Odontornithes, andererseits bei den Ratitae, anknüpfte. So gliederte sich meine Aufgabe in verschiedene Theile resp. aufeinander folgende Phasen: zuerst galt es die Odontornithes aufzulösen, während die Abtheilung der sogenannten Ratiten noch unangerührt blieb; dann aber wurde auch diese des Näheren betrachtet und als eine durchaus künstliche erkannt; schließlich, nach Ausschcheidung dieser beiden Beziehungen, resultirte als die einzig wesentliche und natürliche Relation die zu den Enaliornithidae, Colymbidae und Podicipidae.

An sich hat die Existenz oder Nichtexistenz der Flugfähigkeit ebenso wenig wie das Vorkommen oder der Mangel von Zähnen etwas mit den genealogischen Entwicklungsbahnen zu thun: alle uns genügend bekannten Ratiten waren einstmalig Carinaten mit wohlentwickelten Flügeln, alle Vögel mit zahnlösen Schnäbeln stammen von bezahnten Vorfahren ab. Zugleich aber gehören die uns bekannten Ratiten äußerst differenten Abtheilungen an, stehen einander vielleicht noch ferner als die uns bekannten Carinaten unter sich; ebenso weichen die bekannten Odontornithes gänzlich von einander ab. Die Termini Odontornithes und Ratitae umschreiben somit ebenso wenig wie die Begriffe Anodontornithes s. Euornithes und Carinatae unter einander näher verwandte Sippschaften, sondern bezeichnen ledigliche analoge Zustände bei sonst zumeist ganz heterogenen Vögeln. Die Odontornithes und Ratitae repräsentiren somit keine natürlichen Gruppen, sondern ganz künstliche Versammlungen, — provisorische Surrogate, die schließlich einer besseren Erkenntniß weichen und aufgelöst werden müssen. Dieser Versuch ist von mir ge-

macht worden; mit welchem Glück und Erfolg, mag der Zukunft überlassen bleiben.

Somit kommt auch bei den Hesperornithidae weder dem ratiten Verhalten noch der Bezahnung eine höhere systematische Bedeutung zu; tiefergehende, durchgreifendere und gewichtigere Merkmale weisen vielmehr auf die Blutsverwandtschaft mit den carinaten und unbezahnnten Colymbidae und Podicipidae hin: in dieser liegt der Schwerpunkt ihrer taxonomischen Stellung.

Bei dieser Auffassung kann schließlich die Alternative, ob die Hesperornithidae Verwandte der Colymbo-Podicipites oder ob sie Ratiten seien, gar nicht mehr gestellt werden. Sie sind Beides, d. h. fluglos oder ratit gewordene Abkömmlinge jenes alten Zweiges, dem außer ihnen auch die Enaliornithidae, Colymbidae und Podicipidae entstammen.

Unter den ratit gewordenen Vögeln gehören die Hesperornithidae zu denjenigen, welche relativ wohl mit am spätesten⁶²⁾ ihre Flugfähigkeit rückbildeten, oder mit anderen Worten ratite Charaktere gewannen. Insofern stehen sie unter den sogen. Ratiten, d. h. den Vögeln, deren Flugorgane schon seit älterer Zeit und in vorgeschrittener Weise degenerirt sind, mit am wenigsten ab von den fluglos gewordenen Vögeln neueren Datums, welche wie die Aptenodytidae, *Alca impennis*, *Cnemionis*, *Aptornis*, *Notornis*, die *Dididae*, *Stringops* u. A. ihre Flugwerkzeuge erst in jüngerer Zeit und in niederem Grade rückbildeten und somit noch eine mehr oder minder große Anzahl carinater Charaktere wahrten. Erstere, denen ich somit die Hesperornithes noch zurechnete, bezeichnete ich als Deuter-Aptenornithes, letztere als Trit-Aptenornithes, hob aber zugleich hervor, daß es sich hierbei selbstverständlich nicht um genealogische Beziehungen, sondern nur um zeitliche Intervalle und graduelle Zustände handele und daß zwischen beiden Stadien in der Natur keine Grenzen existiren.

Zugleich sind die Hesperornithidae diejenigen ratiten Vögel, welche relativ die am wenigsten fernen Verwandtschaftsbeziehungen zu bekannten Vertretern carinater Vögeln (d. h. zu den Colymbidae und Podicipidae) aufweisen. Diese ziemlich nahen Relationen brachte ich in der Weise zum Ausdruck, daß ich sie ebenso wie die Enaliornithidae und die vereinigten Colymbidae und Podicipidae als Hesperornithes, Enaliornithes und Colymbo-Podicipites zum Range von Gentes (Familien höherer

⁶²⁾ Bezüglich dieser Bemerkung, die scheinbar einen Widerspruch mit den auf S. 1516 meiner Untersuchungen gemachten Angaben involvirt, möchte ich nicht mißverstanden werden. Ich bemerke daher nochmals ausdrücklich, daß alle sogenannten Ratiten (Deuter-Aptenornithes) bereits in geologisch früherer Zeit ihre Flugfähigkeit aufgaben, daß aber dieser Verlust (und damit die Gewinnung ratiter Eigenschaften) bei den Vorfahren der Hesperornithes sich verhältnißmäßig später vollzog als bei den meisten Deuter-Aptenornithes. Die meinen Untersuchungen beigefügten Stammbäume mit dem früher oder später erfolgenden Abgange ihrer verschiedenen Zweige von dem Stamme der Vögel geben unzweideutig meine Anschauungen wieder.

Ordnung) erhob und diese drei Gentes in der Subordo Podicipitiformes vereinigte. Und hier findet sich der einzige bemerkenswerthe Unterschied zwischen Thompson's jetzigen und meinen in den Untersuchungen zur Morphologie und Systematik niedergelegten Anschauungen hinsichtlich der taxonomischen Stellung von Hesperornis, indem der genannte Autor die Ähnlichkeit zwischen Hesperornis und Colymbus oder Podiceps ebenso groß wie z. B. die zwischen Stringops und den anderen Psittaci findet und daraus auf eine nahezu bestehende Identität von Hesperornis mit den lebenden Colymbi schließt (almost amounting to identity with the existing Colymbi). Diese Parallelsirung mit Stringops, dem ich nur den Rang einer Subfamilie innerhalb der Papageien-Familie zuerkennen kann, scheint mir einer Einreihung von Hesperornis in die Familien der Colymbidae und Podicipidae gleichzukommen. So große Uebereinstimmungen kann ich auch jetzt, nachdem ich Thompson's Abhandlung gelesen, nicht zwischen den Hesperornithes und den Colymbo-Podicipites finden, sondern bin durchaus geneigt, meine bisherige Auffassung, die in beiden verwandte, aber selbständige Familien höherer Ordnung erblickte, nach wie vor festzuhalten.

Kleinere Mittheilungen.

Vogelschutz. Die beiden Vogelschutzschriften „Winkel betreffend das Aufhängen von Nistkästen“ und „Futterplätze für Vögel im Winter“ von A. Th. Liebe finden auch im Auslande immer weitere Beachtung und Verbreitung. Der Vorsitzende der Section für Thierschutz der Gesellschaft von Freunden der Naturwissenschaften in Gera erhielt von dem Schweizerischen Industrie- und Landwirtschafts-Departement in Bern eine Zuschrift, in welcher derselbe ersucht wird, je 100 Exemplare obiger Schriften bei der Verlags-handlung von Theodor Hofmann daselbst bestellen zu wollen. Die genannte Behörde gedenkt dieselben an sämtliche Kantone mit der Empfehlung zu weiterer Verbreitung, namentlich in Schulen, zu versenden.

Gera.

Emil Fischer.

Goldregenpfeifer (*Charadrius pluvialis* Linn.) scheinen in dem vergangenen Herbst sich in außergewöhnlich starker Zahl auf dem Zuge durch Deutschland hindurch bewegt zu haben. Meist wurden sie bei Gelegenheit der Hühnerjagden beobachtet, auch vielfach erlegt. Es sind mir derlei Nachrichten zugegangen aus Mittelschlesien, aus der Gegend von Torgau, aus dem nördlichen Ostthüringen, aus dem Thüringer Hügelland, aus Provinz Hessen, aus dem nördlichen Hannover, aus Bayern u. Auch in dem schon sehr bergigen südlicheren Ostthüringen wurde in meiner Gegenwart von Jägern auf der Hühnersuche ein Völkchen von 7 Stück

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologische Monatsschrift](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Fürbringer Max

Artikel/Article: [Ueber die systematische Stellung der Hesperornithidae. 488-513](#)