

# Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise.

Von

**Dr. O. Abel,**

Professor der Paläontologie an der Wiener Universität.

Mit 7 Abbildungen im Texte.

(Eingelaufen am 16. November 1910.)

Niemand kann mehr im Zweifel darüber sein, daß die Vögel von Reptilien abstammen.

Ebenso ist es sicher, daß zwischen Vögeln und Dinosauriern ein Verwandtschaftsverhältnis besteht.

Zweifelhaft ist bisher nur der Grad dieses Verwandtschaftsverhältnisses geblieben. Während die Mehrzahl der Forscher zu dem Ergebnis gelangt ist, daß die Dinosaurier als die Ahnengruppe der Vögel zu betrachten sind,<sup>1)</sup> haben andere die Meinung vertreten, daß sowohl die Vögel als die Dinosaurier von einer gemeinsamen Ahnengruppe ihren Ursprung genommen haben.<sup>2)</sup>

Ebenso sind auch über die Lebensweise der Vorfahren der Vögel verschiedene Hypothesen aufgestellt worden. Während einige

---

<sup>1)</sup> Aus der großen Zahl von Schriften über diese Frage nenne ich nur:

T. H. Huxley: On the Animals which are most nearly intermediate between Birds and Dinosaurs. — Proc. Roy. Inst. Gr. Br., London, 1868. — Ann. Mag. Nat. Hist. London, (4), I, 1868, p. 220.

Derselbe: Further Evidence of the Affinity between the Dinosaurian Reptiles and Birds. — Quart. Journ. Geol. Soc. London, 1870, p. 12.

G. Baur: Zur Vögel-Dinosaurierfrage. — Zool. Anzeiger, VIII, 1885, S. 441.

H. F. Osborn: Reconsideration of the Evidence for a common Dinosaur-Avian Stem in the Permian. — Amer. Natur., XXXIV, 1900, p. 777—799, 12 Textfig.

<sup>2)</sup> K. A. von Zittel: Handbuch der Paläozoologie, III. Bd., 1890, p. 857—863.

F. von Huene: Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. — Geol. u. paläont. Abh., herausgeg. von E. Koken, Supplementband I, Jena 1907—1908.

meinten, daß die Vorfahren der Vögel eine arboricole Lebensweise führten, ist in letzter Zeit die Ansicht vertreten worden, daß die Vorfahren der Vögel laufende terrestrische Dinosaurier gewesen sind und daß also das Flugvermögen der Vögel als Folgeanpassung an schnelles Laufen und nicht auf dem Wege einer allmählichen Spezialisierung von Fallschirmapparaten während des arboricolen Lebens erworben wurde.<sup>1)</sup>

Diese Frage ist noch nicht erschöpfend behandelt worden; wenigstens scheinen die ethologischen Gesichtspunkte noch mancher Erörterung zu bedürfen. Ich will im folgenden den Versuch unternehmen, die Entstehungsfrage der Vögel und des Vogelfluges von einer neuen Seite aus anzugreifen.

## I. Übersicht der passiven und aktiven Flugtiere.

Unter dem Ausdrucke „Flug“ versteht man in der Regel die aktive Bewegung durch die Luft; man spricht aber auch häufig bei jenen Tieren von einem Flugvermögen, die nicht imstande sind, sich aktiv in der Luft fortzubewegen, sondern als Fallschirmtiere oder Drachenflieger anzusehen sind.

So spricht man von Flugfischen, Flugfröschen, fliegenden Eidechsen, Flugbeutlern, Flugeichhörnchen usf., obwohl alle diese Tiere nicht imstande sind, sich durch aktive Flügelschläge in die Luft zu erheben wie die Insekten, Fledermäuse oder Vögel.

Da z. B. die Pterosaurier und die Fledermäuse zweifellos von Fallschirmtieren abstammen und eine scharfe Grenze zwischen passivem Fallschirmflug und aktivem Flügelflug nicht leicht gezogen werden kann, so ist es geboten, dem Sprachgebrauch zu folgen und sowohl die passive als die aktive Eigenbewegung in der Luft als „Flug“ zu bezeichnen.

In der umstehenden Tabelle der fliegenden Wirbeltiere habe ich nach mechanischen Gesichtspunkten verschiedene Formen des

<sup>1)</sup> Franz Baron Nopcsa: Ideas on the Origin of Flight. — P. Z. S. London, 1907, p. 223—236, Fig. 74—82.

J. Versluys: Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. — Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog., XXX, 1910, p. 175—260, Taf. XII und 25 Textfig.

## Übersicht der passiven und aktiven Flugwirbeltiere.

Klasse	Ordnung	Familie	Gattung	Art des Fluges	Mechanik des Fluges	
Pisces	Teleostei	Dactylopteridae	<i>Dactylopterus</i>	passiv	Drachenflug. <sup>1)</sup> Lokomotion durch die hypobatische Caudalis bewirkt, deren rasches Schlagen den Fisch schieft aus dem Wasser in die Luft wirft, wo er sich eine Zeitlang als Drachenflieger zu halten vermag. Alle Gattungen bis auf die fluviatile Gattung <i>Pantodon</i> marin.	
		Scombrosoicidae + Pholidophoridae + Semionotidae Pantodontidae	<i>Erecoetus</i> + <i>Thoracopterus</i> + <i>Gigantopterus</i> + <i>Dollopterus</i> <i>Pantodon</i>			
Amphibia	Anura	Ranidae	<i>Racophorus</i>	passiv	Fallschirmflug. — Arboricol.	
Reptilia	Lacertilia	Agamidae	<i>Draco</i>	passiv	Fall-Ballonflug. <sup>2)</sup> Die durch Rippen gespreizte Hautduplikatur des Körpers wird vor dem Sprunge aufgeblasen, so daß der Körper ballonartig aufgetrieben erscheint. — Arboricol.	
		Geckonidae	<i>Ptychozoon</i> <i>Mimetozoon</i> <i>Uroplates</i>	passiv	Fallschirmflug. Seitliche Hautlappen, Zwischenfingerlappen, Zwischenzehnlappen, Schwanzlappen. — Alle arboricol. — (Sicher Fallschirmflieger nach Mitteilungen von F. Siebenrock und F. Werner ( <i>Uroplates</i> ).	
	+ Pterosauria		+ Rhamphorhynchidae	+ <i>Rhamphorhynchus</i> + <i>Dimorphodon</i> + <i>Campylognathus</i> + <i>Dorygnathus</i> + <i>Scaphognathus</i>	aktiv	Drachenflug oder Gleitflug, unterstützt durch das horizontale <sup>3)</sup> Schwanzsegel als Steuer, Schwanz außerordentlich lang und schneig, Flügelschmal und spitz. Hinterfüsse kurz, schwach. — Arboricol und rupicol.



Klasse	Ordnung	Familie	Gattung	Art des Fluges	Mechanik des Fluges
Mammalia Unterklasse Placentalia	Chiroptera	alle Familien	alle Gattungen	aktiv	Flatterflug. — Arboricol und rupicol.
	Dermoptera	Galeopitheciidae	<i>Galeopithecus</i>	passiv	Fallschirmflug. — Arboricol. — Fünfter Finger und Zehe am kräftigsten und längsten.
	Rodentia	Sciuroidea	<i>Sciuropterus</i> <i>Pteromys</i> <i>Eupetaurus</i>	passiv	Fallschirmflug. — Arboricol. Plagiopatagium durch einen vom Pisiforme aus entspringenden knorpeligen Sporn gestützt und gespreizt. <sup>6)</sup>
		Anomaluroidea	<i>Anomalurus</i> <i>Idiurus</i>	passiv	Fallschirmflug. — Arboricol. Plagiopatagium durch einen vom Olecranon aus entspringenden Knorpelstab gestützt und gespreizt.
	Prosimiae	Lemnidae (s. f. Indrisinae)	<i>Propithecus</i>	passiv	Beginn des Fallschirmfluges. — Arboricol; sehr lange Hinterextremitäten, welche ihn zu weiten Sprüngen auf dem Boden befähigen, wobei er die Arme über den Kopf hebt und auf diese Weise die beginnende Flughaut spannt. <sup>7)</sup>
	Simiae	Cebidae (s. f. Pitheciinae)	<i>Pithecia</i>	passiv	Beginn des Fallschirmfluges. — Arboricol; schwache Ansätze eines Plagiopatagiums, Propatagiums und Chiropatagiums. <sup>8)</sup>

Fluges unterschieden: Fallschirmflug, Drachenflug, Fallballonflug, Flatterflug, Schwebeflug und Gleitflug.

Eine Abart des Flatterfluges ist der Schwirrflyug, wie er uns von den meisten Insekten bekannt ist, aber auch bei einzelnen Vögeln, wie bei den Kolibris, beobachtet werden kann. Von allen Vögeln sind die Trochiliden in der Art ihres Fluges den Insekten am ähnlichsten geworden. Die Flügel des Kolibris führen in der Minute 600 bis 1000 Schläge aus,<sup>1)</sup> die Flügel der Stubenfliege dagegen 600 Schläge in der Sekunde.<sup>2)</sup>

---

<sup>1)</sup> C. W. Beebe: The Bird, its Form and Funktion. — The American Nature Series, Group II. Westminster, 1907, p. 82. „It is said that, comparatively, the muscular energy is greater and the wing-bones more powerful in a humming-bird than in any other animal“ (p. 83).

<sup>2)</sup> J. B. Pettigrew: Die Ortsbewegung der Tiere. Leipzig, A. Brockhaus, 1875, S. 163.

---

#### Anmerkungen zur Tabelle auf S. 146—148.

<sup>1)</sup> O. Abel, Fossile Flugfische. — Jahrbuch der k. k. Geol. Reichs-Anst., Wien, 56. Bd., 1906, S. 1—88, 3 Taf., 13 Textfig.

<sup>2)</sup> Meinem verehrten Freunde Kustos F. Siebenrock, dem ich diese Mitteilung verdanke, ist dieses Aufblasen des Körpers von *Draco* seit langer Zeit bekannt. Er hat die Liebenswürdigkeit gehabt, zwei Alkoholexemplare von *Draco lineatus* für einen Versuch zur Verfügung zu stellen; in beiden Fällen gelang es, die Körperhaut ballonartig aufzublasen, wobei sich herausstellte, daß die Bauchhaut so locker ist, daß nach vollständiger Aufblasung die Ventralfläche fast halbkugelförmig gewölbt erscheint. Die Luft wird offenbar von Seitenästen der Trachea aus eingeführt. Die Rippen dienen als Spreizen des Ballons.

Vor Kurzem hat K. Deninger eine Mitteilung über das Aufblasen von *Draco* veröffentlicht, wodurch Siebenrocks Beobachtung eine Bestätigung erhält. (Naturwiss. Wochenschrift, Neue Folge, IX. Bd., 1910, Nr. 2.)

<sup>3)</sup> Das rhombische, von quergestellten, dicken Hautfalten gespreizte Schwanzsegel stand horizontal, wie aus neueren Untersuchungen von Prof. Dr. E. Stromer v. Reichenbach und Dr. Fritz König hervorgeht, und wirkte also in ähnlicher Weise wie das Steuer der „Eindecker“-Flugmaschinen. — E. v. Stromer, Bemerkungen zur Rekonstruktion eines Flugsaurierskelettes. — Monatsberichte der Deutschen Geol. Ges., 62. Bd., 1910, S. 85—91 (mit einer Tafel). Ich pflichte Stromer vollständig darin bei, daß aus flugtechnischen Gründen das Schwanzsegel nicht vertikal stehen konnte, sondern nur horizontal.

## II. Das Flugvermögen von *Archaeopteryx*.

Übereinstimmend wird angenommen, daß *Archaeopteryx* kein guter, sondern ein schlechter Flieger war, mit anderen Worten, daß das Flugvermögen bei diesem Vogel noch nicht so ausgebildet war wie bei den Fliegern der Jetztzeit.

Für die mangelhafte Ausbildung des Flugvermögens von *Archaeopteryx* spricht:

1. Die Form der Flügel.
2. Die Größe der Flügel.

<sup>4)</sup> F. A. Lucas: The Greatest Flying Creature, the Great Pterodactyl *Ornithostoma*. — Ann. Report Smithson. Inst., Washington, 1902, p. 657. (*Ornithostoma* = *Pteranodon*.) — O. Abel: Bau und Lebensweise der Flugsaurier. — Verh. d. k. k. zool.-botan. Ges. in Wien, 1907, S. (253)–(254). — Über die Lebensweise von *Pteranodon* als Hochseebewohner vgl. S. W. Williston: Restoration of *Ornithostoma* (*Pteranodon*). — Kansas Univ. Quart. Journ., VI, Ser. A, Lawrence, Kansas, 1897, p. 37. — Über die Systematik der Flugsaurier vgl. F. Plieninger: Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens. — Palaeontographica, LIII, Stuttgart, 1907, p. 313. — Weitere, in obenstehender Tabelle nicht aufgezählte Ornithocheiridengattungen sind *Ornithocheirus* und *Nyctosaurus*. — Nach S. W. Williston scheinen die hinteren dünnen und fast geraden Rippen der letztgenannten Gattung am Spreizen des Pterogoniums beteiligt gewesen zu sein. — (Field Columbian Museum, Publ. 78, Geol. Ser., II, 1903, Nr. 3, p. 125; Geological Magazine, Dec. V, Vol. I, 1904, p. 59.)

<sup>5)</sup> *Petaurus* ist aus *Gymnobelideus*, *Petauroides* aus *Pseudochirus*, *Acrobates* aus *Distocheurus* hervorgegangen, wie O. Thomas gezeigt hat. Dieser Fall ist von großem Interesse, da er zeigt, daß verschiedene Gattungen dieser Familie eine neue Lebensweise eingeschlagen haben und daß wir hier parallele Evolutionswege vor uns haben.

<sup>6)</sup> Über das Auftreten dieses knorpeligen (nicht knöchernen) Sporns und seine morphologischen Beziehungen zum Pisiforme vgl. C. I. Forsyth-Major, On Fossil and Recent *Lagomorpha*. Transactions Linnean Soc. London, Zool. Series, Vol. VII, 1899, p. 497.

<sup>7)</sup> A. Milne-Edwards et A. Grandidier, Histoire naturelle des Mammifères de Madagascar, 1875, Pl. VII. — W. H. Flower and R. Lydekker, An Introduction to the Study of Mammals, London 1891, p. 685, Fig. 326.

Auch andere Lemuren springen, wie ich in den Zoological Gardens in London 1911 beobachten konnte, in derselben Weise von Bäumen herab wie *Propithecus*.

<sup>8)</sup> W. Haacke: Die Schöpfung der Tierwelt. — Leipzig, 1893, Fig. auf S. 120 und 121.

3. Der lose Zusammenhang der Schwungfedern mit den Fingern und die geringe Zahl der Metacarpodigitales.
4. Das Fehlen der Anpassungen in den Fingern zur Befestigung der Handschwingen.
5. Die zweizeilige Befiederung der Unterschenkel.
6. Der lange, zweizeilig befiederte Schwanz.

1. Die Form der Flügel. Der Umriß des Flügels von *Archaeopteryx Siemensi* Dames zeigt eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Flügelumriß eines Goldfasans.

Der Fasan führt beim Aufsteigen rasche Flatterschläge aus, bis er eine gewisse Höhe erreicht hat; dann spreizt er seine Flügel aus und geht vom Flatterflug zum Fallschirmflug über. Diesen zweiten Abschnitt des Fluges nennt man in der Waidmannssprache das „Abstreichen“ des Fasans. Es ist diese zweite Art zu fliegen ein ausgesprochener Drachenflug<sup>1)</sup> und die langen Schwanzfedern des Fasans dienen ihm als Steuer. Nur Hähne (mit langen Schwanzfedern) vermögen diesen Flug auszuführen; Hennen (mit kurzen Schwanzfedern) sind schon aus größerer Entfernung daran zu erkennen, daß sie auch während des Abstreichens rasche Flatterschläge ausführen und bei weitem nicht so rasch fliegen können als der Fasanhahn.

2. Die Größe der Flügel ist bei *Archaeopteryx* ähnlich wie bei flatternden Hühnervögeln und spricht nicht für einen schnellen Flug.

3. Der lose Zusammenhang der Schwungfedern mit den Fingern und die geringe Zahl der Metacarpodigitales. Auf diese Merkmale und ihre ethologische Bedeutung hat zuerst A. Gerstäcker hingewiesen.<sup>2)</sup>

---

<sup>1)</sup> Der Drachenflug des Fasanhahns ist sekundär erworben; die Schwanzfedern des Fasanhahns funktionieren ebenso wie der lange, zweizeilig befiederte Schweif der *Archaeopteryx*. Alle lebenden Vögel, bei denen die langen Schwanzfedern diese Rolle spielen, sind sekundär zu Drachenfliegern geworden; die verlängerten Schwanzfedern ersetzen die kurzen Federn des langen Schwanzes der ältesten Vögel. Dies ist ein weiteres Beispiel für die Irreversibilität der Entwicklung.

<sup>2)</sup> A. Gerstäcker: Das Skelett des Döglings etc., Leipzig, 1887, 4<sup>o</sup>. In dieser Arbeit, deren Inhalt nicht ganz dem Titel entspricht, da sie viele wertvolle morphologische Studien über verschiedene Tiergruppen umfaßt, spricht der Verfasser S. 137–157 über *Archaeopteryx*.

Die Gesamtzahl der Schwungfedern war 16 bis 17; davon entfallen auf den Handabschnitt des linken Flügels des Berliner Exemplars 6, auf den des rechten Flügels (nach A. Gerstäcker) aber nur 4 Schwungfedern, während die übrigen der Vorderarmregion angehören. Das Berliner Exemplar läßt jedoch meiner Meinung nach die Auffassung zu, daß auch am rechten Flügel 6 Handschwingen zu unterscheiden sind. Sie können nur am Metacarpale gestanden haben.

Jedenfalls ist die Zahl der Handschwingen bei *Archaeopteryx* nicht größer als 6 gewesen und dies ist eine überraschend geringe Zahl im Vergleiche mit den lebenden Carinaten und auch mit den lebenden Ratiten, wie folgende Übersicht zeigt:

#### Zahl der Schwungfedern an der Hand bei:

Remiges primarii	<i>Archaeopteryx</i>	<i>Struthio</i>	<i>Rhea</i>	Schema bei den meisten lebenden Carinaten (nach R. S. Wray)
Metacarpales. . . . .	6	8	7	6
Digitales . . . . .		8	5	5—4
Metacarpodigitales	6	16	12	11—10

Die niedere Zahl der Metacarpodigitales bei *Archaeopteryx* sagt uns, daß sie beim Fliegen nur eine geringe Rolle gespielt haben können und daß die Hauptleistung den Cubitales zufiel. Diese geringe Bedeutung der Metacarpodigitales wird verständlich, wenn wir in Erwägung ziehen, daß die Finger von *Archaeopteryx* noch durchaus reptilienartig gestaltet waren und also keinesfalls in gleicher Weise als Stützpunkt für die Handschwingen gedient haben können wie bei den lebenden Carinaten.

4. Das Fehlen der Anpassungen in den Fingern zur Befestigung der Handschwingen. Bei allen lebenden und fossilen Vögeln mit Ausnahme von *Archaeopteryx* legt sich das Distalende des Metacarpale III enge an jenes des Metacarpale II an und ist mit diesem verschmolzen, aber beide Metacarpalia sind durch ein breites Spatium interosseum getrennt.

Diese beiden Metacarpalia bilden die Unterlage der sechs hinteren Handschwingen der lebenden Vögel, welche durch die Verschmelzung von Metacarpale II und III eine feste Unterlage erhalten.

„Eine ähnlich ausgedehnte Befestigung erhalten aber auch die drei ersten Handschwingen dadurch, daß die erste Phalange des zweiten Fingers stark verbreitert und abgeplattet, nicht selten auch fensterartig durchbrochen ist, während die vierte sich dem Außenfinger in seiner ganzen Länge auflegt.“ (A. Gerstäcker, l. c., S. 155.)

Derartige Anpassungen der Finger, welche mit der Befestigung der Handschwingen in direkten Beziehungen stehen, fehlen aber bei *Archaeopteryx* gänzlich und daher muß die Verbindung der Handschwingen mit den Fingern bei dieser Gattung eine weit losere gewesen sein als bei den lebenden Carinaten.

Wenn aber diese Verbindung lockerer war, so kann das Flugvermögen von *Archaeopteryx* bei weitem nicht in dem Maße entwickelt gewesen sein wie bei den späteren Carinaten.

5. Die zweizeilige Befiederung der Unterschenkel spricht dafür, daß diese Federn den Flug der *Archaeopteryx* als Fallschirmapparate unterstützt haben.

6. Der lange, zweizeilig befiederte Schwanz hat zweifellos dieselbe Funktion gehabt wie die Federn des Unterschenkels, also eine Vergrößerung der Fallschirmfläche; außerdem muß aber auch der lange Schwanz als Steuerapparat funktioniert haben, in derselben Weise, wie die langen Schwanzfedern der Fasanhähne während des „Abstreichens“ den Drachenflug wesentlich unterstützen.

A. Gerstäcker<sup>1)</sup> hat auf die ethologische Bedeutung der Flügelstellung an beiden bisher bekannten Leichen der *Archaeopteryx* aufmerksam gemacht und hervorgehoben, daß bei den Leichen rezenter Carinaten die Flügel stets zusammengeschlagen bleiben.

Obwohl es äußerst wahrscheinlich ist, daß *Archaeopteryx* ihre Flügel nicht in gleicher Weise wie die lebenden Carinaten falten konnte, so ist doch das zuletzt angeführte Argument Gerstäckers nicht beweiskräftig.

<sup>1)</sup> A. Gerstäcker: Das Skelett des Döglings etc., l. c., p. 155.

Ein Vergleich der Flügelstellung bei den Vogelleichen aus dem Gips des Montmartre in Paris zeigt, daß diese oligocänen Carinatenleichen ganz ähnliche Stellungen einnehmen wie die beiden Exemplare der *Archaeopteryx*.<sup>1)</sup> Diese Stellung ist besonders deutlich bei der von P. Gervais abgebildeten wachtelartigen *Palaeortyx Hoffmanni* Gerv. von Pantin bei Paris (oligocäner Gips) zu sehen.<sup>2)</sup>

Aus der Flügelstellung der beiden *Archaeopteryx*-Leichen können wir also keinen zwingenden Schluß auf die Flügelstellung des lebenden Tieres ableiten.

### III. Die Funktion des Hallux bei den Vögeln.

Bei der weitaus größten Mehrzahl der Vögel mit funktionellem Hallux dient derselbe in Opposition mit den drei vorderen Zehen als Greiforgan (zum Umklammern der Äste, Festhalten der Nahrung usf.).

In seltenen Fällen ist der Hallux mit den drei vorderen Zehen durch eine Schwimmhaut verbunden und dies ist zweifellos auf sekundärem Wege zustande gekommen. Bei *Cypselus* ist der Hallux nach vorne gerichtet und bildet mit den übrigen Zehen einen vierzackigen Anbakapparat.<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> C. G. Cuvier: Recherches sur les Ossements fossiles, 2<sup>e</sup> édition, T. III, Paris, 1822, Pl. LXXIII—LXXV. Die auf Pl. LXXV, Fig. 5 abgebildete Vogelleiche zeigt den linken Flügel mit allen seinen Elementen vom Schultergelenk bis zum Ende des zweiten Fingers in eine gerade Linie gestreckt, eine gewiß ganz unnatürliche Haltung. Ebenso unnatürlich ist die Flügelhaltung des auf Pl. LXXIV, Fig. 1 abgebildeten Vogels aus dem Pariser Gips.

<sup>2)</sup> Vgl. die Reproduktion dieses Skeletts in K. A. v. Zittel, Handbuch der Paläontologie, III. Bd., Fig. 718, p. 847. Dieses Skelett hat eine ganz ähnliche Flügelhaltung wie das Berliner Exemplar der *Archaeopteryx*. — Die Abbildung bei Zittel ist eine Kopie nach Milne-Edwards; die Original lithographie hat P. Gervais in der „Zoologie et Paléontologie françaises“, Pl. 49, Fig. 4 veröffentlicht.

<sup>3)</sup> Ebenso besitzt auch bei den Chiropteren der Hallux dieselbe Richtung wie die übrigen Zehen und das Gleiche ist bei den Pterosauriern der Fall; nur ist bei diesen die fünfte Zehe nach hinten gewendet und dient dem Uropatagium als Spannknochen, während bei den Fledermäusen einem vom Calcaneus entspringenden knöchernen Sporn (Calcar) die Rolle eines Spannknochens zufällt.

Die ethologische Bedeutung der enormen Krallenverlängerung des Hallux von *Macronyx* (des südafrikanischen „Kalkoentje“), sowie anderer Verwandter aus der Familie der Motacillidae ist noch nicht aufgeklärt.

Bei den Parridae ist der Hallux ebenso wie die übrigen Zehen sehr stark verlängert und gerade gestreckt. Die Parridae (z. B. *Parra*) laufen mit großer Behendigkeit über schwimmende Wasserpflanzen, da die große Fußfläche das Einsinken verhindert.

Abgesehen von diesen Ausnahmen ist der Hallux der Vögel ein ausgesprochenes Greiforgan und seine Oppositionsstellung eine Anpassung an die arboricole Lebensweise.

Eine spezielle Anpassung hat der Hallux bei einer Gruppe der *Raptores*, und zwar bei Tagraubvögeln der Gruppe *Accipitres* erfahren.

Der Hallux ist hier die stärkste, wenn auch nicht die längste Zehe und trägt eine stark gekrümmte Kralle.

„Die auffallende Verkürzung der basalen und mittleren Zehenglieder und die starke Ausbildung der Krallenglieder der ersten und zweiten Zehe sind unstreitig aus mechanischen Gründen behufs Ergreifung, Umklammerung und Tötung der Beute entwickelt.“ (H. Gadow.)<sup>1)</sup>

#### IV. Die Reduktion des Hallux bei den Vögeln.

*Archaeopteryx* besaß denselben Fußbau wie die Mehrzahl der lebenden arboricolen Vögel: Drei Zehen (II., III., IV.) standen nach vorne, die vierte (I.) nach hinten.

Der Hallux ist bei jenen Vögeln, die zu Läufern und Springern geworden sind, entweder ganz verloren gegangen oder, wenn vorhanden, in hohem Grade rudimentär und funktionslos.

Der Hallux fehlt gänzlich bei:<sup>2)</sup> *Rhea*, *Struthio*, *Casuarinus*, *Dromaeus*, *Dinornis* (meistens), *Genyornis*, *Pachyornis*, *Aepyornis*,

<sup>1)</sup> H. Gadow: Vögel. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, VI. Bd., 4. Abt., I. Teil, Leipzig, 1891, S. 516. — Eine Verkürzung der Phalangen findet aber auch z. B. in der vierten Zehe der Spechte statt, welche eine ganz andere Lebensweise führen.

<sup>2)</sup> Ich danke meinem Freunde Dr. C. Toldt herzlichst für seine Unterstützung bei meinen Vergleichen in der ornithologischen Abteilung des k. k. Hofmuseums in Wien.

*Mesopteryx*, *Otis*, *Diomedea*, *Charadrius*, *Ibidorhynchus*, *Calidris*, *Cursorius*, *Oedinenemus*, *Alca*, *Eudromia*, *Himantopus* (die meisten Arten dieser Gattung), *Tringa arenaria*.

Mit Ausnahme von *Alca* und *Diomedea* sind alle genannten Gattungen Laufvögel, und zwar gehören *Rhea*, *Struthio*, *Casuaris*, *Dromaeus*, *Otis*, *Cursorius*, *Himantopus* usw. zu den schnellsten Laftieren, die wir kennen.

Daraus geht hervor, daß der Hallux bei der Anpassung an das Schnellaufen ganz überflüssig war und infolge Nichtgebrauchs verloren ging.

## V. Die Opponierbarkeit des Hallux bei einer Gruppe der ältesten Dinosaurier.

Aus dem rhätischen Sandstein des Connecticuttales in Massachusetts sind zahlreiche Fährten bekannt geworden, welche nach den letzten Untersuchungen von R. S. Lull<sup>1)</sup> größtenteils von bipeden Dinosauriern, und zwar vorwiegend von Theropoden herühren, während die Fährten orthopoder Dinosaurier weit seltener sind.

Die weitaus häufigste Fährtentype ist von R. S. Lull mit dem aus dem gleichen Sandstein stammenden Theropoden *Anchisaurus* in Verbindung gebracht und *Anchisauripus* genannt worden.

Lull ist zweifellos im Rechte, wenn er diese Fährten mit theropoden, karnivoren Dinosauriern in nähere Beziehungen bringt.

Die *Anchisauripus*-Fährten sind nur Abdrücke des Hinterfußes; Handfährten fehlen, dafür ist aber zuweilen der Abdruck des Schwanzes erhalten. Es rührt also diese Fährte von einem bipeden Dinosaurier her.

Das wichtigste Merkmal dieser Fährten ist der stets vorhandene Abdruck der Halluxklaue.

Während aber die vorderen drei Zehen (II., III. und IV.) eine unverkennbare Ähnlichkeit hinsichtlich ihrer Spreizung und der Längenverhältnisse mit den Fußskeletten theropoder Dinosaurier zeigen, ist die Stellung des Hallux nach hinten bei den durch Skelettreste vertretenen Dinosauriern nur höchst selten anzutreffen.

<sup>1)</sup> Richard Swann Lull: Fossil Footprints of the Jura-Trias of North-America. — Memoirs Boston Soc. Nat. Hist., V, 1895—1904, Boston, 1904, p. 461—557. (Ausführliche Bibliographie der Fährtenliteratur.)

Der Hallux von *Anchisauripus* war nämlich ganz ebenso wie bei den Vögeln nach hinten gerichtet und zweifellos opponierbar, da nur die Krallenphalange einen Abdruck im Ufersand hinterlassen hat. Der Hallux muß also gekrümmt gewesen sein und hat nur mit der Krallenspitze den Boden berührt.

Daß derartige Fußformen bei Theropoden auftreten, beweisen die Fußskelette von *Anchisaurus*, *Allosaurus* und *Tyrannosaurus*, die zum Teile jüngeren Formationen angehören (*Allosaurus* ist in den oberjurassischen *Atlantosaurus*-Beds, *Tyrannosaurus* in der obersten Kreide gefunden worden).<sup>1)</sup>

Das von Osborn montierte Fußskelett von *Allosaurus*<sup>2)</sup> zeigt genau dieselben Proportionen wie *Anchisauripus*, so daß wir wohl vermuten dürfen, daß diese Fährte von einem *Allosaurus*-ähnlichen, aber weit kleineren Theropoden eingedrückt wurde und da kann von bekannten Theropoden der Trias nur *Anchisaurus colurus* in Betracht kommen.

Die von E. Hitchcock und R. S. Lull unterschiedenen Fährten der „Gattung“ *Anchisauripus* zeigen im Wesentlichen den gleichen Charakter; sie differieren jedoch neben anderen Merkmalen auch in der Stellung und im Längenverhältnisse des Hallux zu den übrigen Zehen. So z. B. ist bei *Anchisauripus Dananus* E. Hitchcock der Hallux relativ lang und stark nach hinten gerichtet, bei *Anchisauripus exsertus* E. H. kürzer und mehr nach vorne gewendet.

Vergleichen wir die Fährte von *Gigandipus caudatus* E. H. mit *Anchisauripus*, so sehen wir, daß der Hallux hier geradezu verkümmert genannt werden kann; es ist auch die Grundphalange in den Schlamm eingedrückt worden und somit kann der ohnedies

<sup>1)</sup> H. F. Osborn: Fore and Hind Limbs of Carnivorous Dinosaurs from the Jurassic of Wyoming. — Dinosaur Contributions, Nr. 3. — Bulletin Amer. Mus. Nat. History, XII, 1899, p. 161—172. Vollständiger Fuß und vollständige Hand von *Megalosaurus*.

<sup>2)</sup> H. F. Osborn: Reconsideration of the Evidence for a Common Dinosaur-Avian Stem in the Permian. — Dinosaur Contributions, Nr. 4. — American Naturalist, XXXIV, 1900, p. 785, Fig. 4.

W. L. Beasley: A Carnivorous Dinosaur: a Reconstructed Skeleton of a Hugh Saurian. — Scientific American, December 4, 1907, p. 446—447. Mit 6 Textfig.

verkürzte Hallux nicht mehr so stark gekrümmt gewesen sein als bei *Anchisauripus*.

Daraus geht wohl schon hervor, daß bei einem Teile dieser Trias-Theropoden der Hallux verkümmerte. Eine große Zahl anderer Fährtentypen zeigt keine Spur eines Eindruckes des Hallux; er ist also bei diesen Formen (z. B. bei *Grallator*) entweder ganz verloren gegangen oder nur als unbedeutendes Rudiment vorhanden gewesen, das den Boden nicht mehr berührte.

Bei anderen Fährten, welche nach Lull von orthopoden Dinosauriern herrühren, ist der Hallux nach vorne gerichtet, aber nur mit der Kralle in den Schlamm eingedrückt, während die übrigen Zehen volle Abdrücke hinterlassen haben (z. B. *Anomoepus intermedius* E. H. während des Schreitens; das sitzende Tier hat keinen Halluxabdruck hinterlassen). Bei *Apatichnus minus* E. H. ist der Hallux nach innen gerichtet; auch hier ist nur der Abdruck der Halluxkralle sichtbar.

Die wichtigste Fährtengruppe ist die am häufigsten vertretene Fährte von *Anchisauripus*, da sie zeigt, daß in der Trias Nordamerikas Dinosaurier<sup>1)</sup> mit opponierbarem Hallux gelebt haben.

Im Februar 1911 konnte ich mit freundlicher Erlaubnis meines hochverehrten Freundes A. Smith-Woodward das Skelett des orthopoden, bipeden *Hypsilophodon Foxi* Huxley aus dem Wealden der Insel Wight näher untersuchen. Das Original Hulkes (Phil. Transact. 1883, Vol. 173, p. 1055, Pl. 72, Fig. 2, Pl. 75, Fig. 3) zeigt in klarster Weise, daß der Hallux opponierbar war und daß auch die übrigen drei Zehen zurückgeschlagen werden konnten. Die Rekonstruktion des Fusses, die auf der Kombination mehrerer Skelette basiert, veröffentliche ich an anderer Stelle. Bei einem orthopoden Dinosaurier ist bisher die Opponierbarkeit des Hallux noch niemals beobachtet worden.

---

<sup>1)</sup> Daß diese Fährten von Dinosauriern und nicht von Vögeln herrühren, beweist die Anordnung der Sohlenballen, wie R. S. Lull nachgewiesen hat (l. c., p. 470). Die Zehenballen liegen unter den Phalangen und ihre Grenzen fallen mit den Phalangengelenken zusammen; bei den Vögeln hingegen liegen die Zehenballen unter den Phalangengelenken (mit wenigen Ausnahmen, z. B. *Phalaropus hyperboreus*).

## VI. Die Reduktion des Hallux bei den laufenden und springenden Dinosauriern.

Bei den Sauropoden mit plumpen, elefantenähnlichen Schreitfüßen ist der Hallux immer vorhanden und sehr kräftig. F. v. Huene<sup>1)</sup> betrachtet die Sauropoda nur als eine Familie der Saurischia; ist dies richtig, dann ist der Hallux der Sauropoden aus der opponierten Stellung wieder in die ursprüngliche Lage zurückgekehrt.

Diese Frage bedarf noch weiterer Untersuchungen; für das vorliegende Problem ist es hingegen von Wichtigkeit, festzustellen, welche Entwicklung der Hallux bei den laufenden und springenden, also den leichtfüßigen Dinosauriern genommen hat.

Eine kleine, den Dinosauriern nahestehende Reptilform<sup>2)</sup> ist *Scleromochlus Taylori* S.-Woodw. aus der Trias von Lossiemouth bei Elgin in Schottland. Bei diesem Reptil, das ungefähr die Größe eines Grasfrosches besaß, sind vier Metatarsalia sehr stark verlängert und miteinander zu einem Sprungbein verschmolzen; die fünfte Zehe ist bis auf ein kleines knotenförmiges Rudiment des Metatarsale verkümmert. Das Sprungbein besteht also aus den stark verlängerten Metatarsalia I—IV.

Es ist kaum möglich, diesen Fuß von einer Fußform wie *Anchisauripus* abzuleiten; *Scleromochlus* repräsentiert einen ganz eigenartigen Typus, der sich nicht in den Rahmen der bisher bekannten Dinosaurier einfügt.

Der Triastheropode *Anchisaurus colurus* Marsh besaß, wie O. C. Marsh und F. v. Huene gezeigt haben, einen Hallux, der aber auf der im Yale-Museum in New Haven aufbewahrten Originalplatte nicht nach hinten, sondern nach vorne gerichtet ist. Dies

<sup>1)</sup> F. v. Huene: Zur Beurteilung der Sauropoden. — Monatsberichte der Deutsch. Geol. Ges., 1908, Nr. 11, S. 294—297. — Derselbe: Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier. — Centralblatt f. Mineralogie, Geologie und Paläont., 1909, Nr. 1, S. 12—22.

<sup>2)</sup> A. S.-Woodward: On a New Dinosaurian Reptile (*Scleromochlus Taylori* gen. et sp. nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin. — Quart. Journ. Geol. Soc., LXIII, 1907, p. 140—144, Pl. IX.

F. v. Huene: Die Dinosaurier der europäischen Triasformation, I. c., p. 388—392.

würde die Annahme rechtfertigen, daß auch beim lebenden Tiere der Hallux nach vorne gerichtet war.

R. S. Lull hat jedoch gezeigt, daß die Skelettreste des Fußes von *Anchisaurus colurus* so genau in die Fährte von *Anchisauripus Dananus* passen, daß kein Zweifel darüber möglich ist, daß diese Fährtentype von *Anchisaurus colurus* herrührt.

Wie H. F. Osborn gezeigt hat, war auch bei *Allosaurus* der Hallux nach hinten gestellt und opponierbar und das Gleiche gilt auch für *Tyrannosaurus rex*, den größten aller Theropoden, aus den obersten Schichten der Kreideformation.

Bei *Allosaurus* ist jedoch das Metatarsale I rudimentär und zerfällt in ein proximales und distales Rudiment, die beide bekannt sind. Von *Tyrannosaurus rex* ist nur das distale Fragment des Halluxmetatarsale erhalten, aber Osborn nimmt auch die Existenz des proximalen für diesen Riesentheropoden an.<sup>1)</sup>

Auch bei einem Trias-Orthopoden, *Ammosaurus maior* aus dem rhätischen Connecticutsandstein von Manchester, Conn., ist deutlich zu sehen, daß die Bewegungsebene des Hallux nicht mit jener der übrigen Zehen zusammenfiel, sondern daß sie stark nach innen gedreht war. Aus der ganzen Anordnung der Gelenke des Hallux geht klar hervor, daß diese Zehe Spuren einer ursprünglichen Opponierbarkeit bewahrt hat, daß sie aber kaum mehr jene Stelle einnehmen konnte, wie sie der Hallux der Fährte *Anchisauripus* aus denselben Schichten zeigt.

Die umfassenden und gründlichen Untersuchungen v. Huenes über die Triasdinosaurier Europas haben ergeben, daß alle Gattungen der triassischen Plateosauriden einen fünfzehigen Fuß besitzen; es sind aber nur die mittleren drei Zehen als funktionell zu betrachten, da die erste und fünfte Zehe bereits so verkürzt sind, daß sie die Erde kaum mehr berühren konnten.

Die erste Zehe trägt aber trotz ihrer Reduktion die stärkste Krallen und es ist für die Beurteilung der Abstammungs-

<sup>1)</sup> H. F. Osborn: *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous Carnivorous Dinosaur (Second Communication). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XXII, New York, July 30, 1906, p. 294, Fig. 11, Pl. XXXIX.

frage sehr wichtig, daß die Grundphalange des Hallux gedreht ist.

In den Rekonstruktionen der Plateosauriden hat v. Huene überall den Hallux derart dargestellt, daß er auf der Innenseite des Fußes, ein wenig nach innen und mehr nach vorne gewendet liegt. Nach v. Huene sind die Plateosauriden Schreit- und Lauf-tiere gewesen; ihr gesamter Körperbau und in erster Linie ihre Größe läßt den Gedanken nicht aufkommen, daß wir in diesen Dinosauriern arboricole Formen zu erblicken hätten.

Dagegen spricht der Fußbau der Plateosauriden ganz entschieden dafür, daß sie von älteren Formen mit opponierbarem Hallux abzuleiten sind.

Bei dem typischen Springer *Compsognathus* sind in ähnlicher Weise wie bei der Triasform *Scleromochlus* die Metatarsalia zu einem Sprungbein verschmolzen. Bei *Compsognathus* sind aber nur die II., III. und IV. Zehe funktionell und funktionieren als dreizehiger Springfuß, während die fünfte verloren gegangen und vom Hallux nur ein hochangesetztes kleines Rudiment an der Hinterseite des Metatarsus übrig geblieben ist.

Bei allen jüngeren Dinosauriern mit funktionell dreizehigen Hinterfüßen ist mit Ausnahme von *Hypsilophodon Foxi* der Hallux entweder hochgradig verkümmert oder gänzlich verloren gegangen. So z. B. ist bei *Iguanodon* nur ein kleines, griffelförmiges Rudiment des ersten Metatarsale als letzter Rest des Hallux erhalten geblieben; bei dem sekundär quadruped gewordenen *Triceratops* ist keine Spur des Hallux erhalten; bei dem gleichfalls sekundär quadruped gewordenen *Stegosaurus* ist der Hallux verkümmert, aber außer dem Metatarsale I sind noch beide Phalangen erhalten.<sup>1)</sup> Bei den jüngeren Orthopoden und Theropoden der Kreideformation, wie z. B. bei dem Theropoden *Ceratosaurus* und dem Orthopoden *Claosaurus* ist der Hallux vollständig verloren gegangen.<sup>2)</sup> Bei dem

<sup>1)</sup> O. C. Marsh: Restoration of *Stegosaurus*. — American Journal of Science, XLII, August 1891, p. 180, Pl. IX.

<sup>2)</sup> O. C. Marsh: Restorations of *Claosaurus* and *Ceratosaurus*. — Ibidem, XLIV, October 1892, p. 346 (*Claosaurus*): „The first and fifth digits were entirely wanting.“ „The terminal phalanges were covered with broad hoofs.“ p. 349 (*Ceratosaurus*): „The most interesting feature in the extremities

hochgradig spezialisierten Theropoden *Ornithomimus* aus der Familie der Compsognathiden, der in der obersten Kreide Nordamerikas gefunden worden ist, ist der dreizehige Fuß außerordentlich vogelähnlich geworden; vom Hallux ist nur ein sehr kleines, griffelförmiges Rudiment übrig geblieben.

Bei allen bipeden Dinosauriern, deren Fuß funktionell dreizehig geworden ist, hat der Hallux seine Funktion verloren und ist verkümmert oder ganz verschwunden. Daraus geht klar hervor, daß ebenso wie bei den Laufvögeln auch bei den bipeden Dinosauriern der Hallux als Stützorgan der Hinterextremitäten vollständig überflüssig war und daß seine Oppositionsstellung bei bipeden Dinosauriern ein Erbeil aus früherer Zeit sein muß.

## VII. Die Homologie der Finger der Vögel und der theropoden Dinosaurier.

Die Vogelhand umfaßt nur drei Finger, welche von der weit aus größten Mehrzahl der Morphologen als die Finger I—III betrachtet werden.

Humphry und Owen deuteten zuerst die drei Finger der Vogelhand als den II.—IV. und diese Auffassung ist in neuerer Zeit von E. Norsa<sup>1)</sup>, V. L. Leighton<sup>2)</sup>, E. Mehnert<sup>3)</sup> sowie von F. Plieninger<sup>4)</sup> wieder zu verteidigen gesucht worden.

Sehen wir zunächst von den rezenten Vögeln ab und beschränken wir uns auf die Untersuchung des Handbaues der *Archaeopteryx*, so finden wir, vom vordersten Finger an nach hinten ge-

---

of this Dinosaur is in the metatarsal bones, which are completely ankylosed . . . There are only three metatarsal elements in each foot, the first and fifth having apparently disappeared entirely.<sup>4</sup>

<sup>1)</sup> E. Norsa: Recherches sur la Morphologie des membres antérieurs des Oiseaux. — Arch. ital. de Biologie, XXII, 1894.

<sup>2)</sup> V. L. Leighton: The Development of the Wing in *Sterna Wilsonii*. — Amer. Natur. XXVIII, 1894. — Tufts College Studies, III, 1894.

<sup>3)</sup> E. Mehnert: Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien, 1897.

<sup>4)</sup> F. Plieninger: Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens Paläontographica, LIII, 1907.

rechnet, folgende Phalangenzahlen: vorderster Finger 2, mittlerer 3, hinterer 4 Phalangen.

Die Phalangenzahlen der Diapsidenhand sind 2, 3, 4, 5, 3.

Wenn wir also nicht annehmen wollen, daß jeder der drei Finger der *Archaeopteryx*-Hand eine Phalange verloren hat, so müssen wir sie mit dem I.—III. Finger der Diapsidenhand homologisieren.

Die Pterosaurierhand umfaßt außer dem langen Flugfinger mit vier Phalangen, der meistens als der fünfte betrachtet wird,<sup>1)</sup> noch drei enge aneinanderliegende Finger, deren Phalangenzahlen vom vorderen angefangen sind: 2, 3, 4. Wenn diese Finger, wie nach der bisher vorherrschenden Annahme, dem II., III. und IV. Finger entsprechen, dann müßte auch hier eine Phalange in jedem Finger verloren gegangen sein.

Für die Homologisierung der drei bekrallten Finger in der Pterosaurierhand und des hinten sich anlegenden Flugfingers mit dem II.—V. Finger der Diapsidenhand scheint der Umstand zu sprechen, daß bei einzelnen Pterosauriern wie bei *Pterodactylus suevicus* Quenst. dem Radius ein langes Griffelbein anliegt, das von einem kurzen, senkrecht vom Radialrande des Carpus in die Höhe steigenden Knochen gestützt wird. Dieses Griffelbein wird von einigen Autoren als Sehnenverknöcherung und seine Stütze als Carpale angesehen, während es von anderer Seite mit dem Pollex identifiziert wird. Diese letztere Auffassung hätte zur Folge, daß wir den Flugfinger als den fünften, die drei bekrallten Finger aber als den zweiten, dritten und vierten auffassen müßten.

Die Aufgabe des dem Radius von *Pterodactylus* anliegenden Griffelbeines, das sich übrigens schon bei dem unterliassischen *Dimorphodon macronyx* findet, ist zweifellos die eines Spannknochens des Propatagiums.

Die oben erörterte Deutung des Flugfingers als den fünften hätte zur Folge, daß wir für ihn die Vermehrung um eine Phalange annehmen müßten, da die normale Phalangenzahl des fünften Diapsidenfingers drei und nicht vier beträgt.

<sup>1)</sup> S. W. Williston vertritt die alte H. v. Meyersche Auffassung, daß der Flugfinger der Pterosaurierhand dem vierten Finger entspreche. — S. W. Williston: The Fingers of Pterodactyls. — Geolog. Magazine, Dec. V, Vol. I, 1904, p. 59.

Diese Schwierigkeiten der Deutung sind sofort beseitigt, wenn wir die H. v. Meyersche Auffassung akzeptieren und uns S. W. Williston anschließen, welcher den Flugfinger als den vierten betrachtet, bei welchem die Krallenphalange verloren gegangen ist.<sup>1)</sup> Bei dieser Deutung stimmen die Finger der Pterosaurierhand mit der normalen Diapsidenhand in folgender Weise überein:

	Phalangenzahlen:				
Finger . . . .	I.	II.	III.	IV.	V.
Diapsida . . .	2	3	4	5	3
Pterosauria .	2	3	4	4	—

Diese Auffassung erhält aber noch eine Stütze, wenn wir die Funktion und relative Länge des vierten Fingers bei den normalen Diapsiden betrachten.

Ebenso wie im primitiven Stegocephalen- und Reptilienfuß die vierte Zehe als Hauptzehe funktioniert, da sie den Körper vorwärts schiebt — dies ist heute noch bei den Lacertiliern der Fall — so war auch der vierte Finger der stärkste und längste, wie z. B. das Handskelett von *Protosaurus*<sup>2)</sup> und *Palaeohatteria*<sup>3)</sup> be-

<sup>1)</sup> Hiezu möchte ich bemerken, daß auch bei Chiropteren eine Reduktion der Nagelphalangen zu beobachten ist. So ist z. B. bei *Pteropus* außer der bei allen Fledermäusen vorhandenen Daumenkralle nur noch am zweiten Finger eine Kralle vorhanden, während sie an allen übrigen fehlt. Unter den Microchiropteren zeigt nur *Rhinopoma* dieselben Verhältnisse.

Ich möchte sehr bezweifeln, daß sich, wie H. Leboucq (Recherches sur la morphologie de l'aile du murin. — Livre jubil., dédié à Charles v. Bambeke, 1899) meint, aus dem embryologischen Befunde der Chiropterenhand eine Vermehrung der Phalangen erschließen läßt. Kükenthal hat seinerzeit nachzuweisen, daß die vermeintliche Hyperphalangie der Cetaceen durch einen Zerfall der Phalangen in Diaphysen und Epiphysen zu erklären ist. Das ist nun wahrscheinlich nicht bei den Cetaceen, wohl aber bei den Chiropteren der Fall, nur mit dem Unterschiede, daß die im Embryonalleben getrennt angelegten Diaphysen und Epiphysen der Phalangen später miteinander verschmelzen. Bei dieser Betrachtung erscheint die Phalangenformel des reifen Embryos von *Vespertilio murinus* mit 2. 1. 3. 4. 3 „Phalangen“ und des erwachsenen Tiers mit 2. 1. 3. 2. 2 Phalangen in ganz anderem Lichte.

<sup>2)</sup> H. F. Osborn: The Reptilian Subclasses *Diapsida* and *Synapsida* and the Early History of the *Diapsosauria*. — Memoirs Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. I, Part VIII, New York, November 1903, p. 471. „In both manus and pes the fourth digit is the longest.“ (Fig. 9.) <sup>3)</sup> Ibidem, p. 471, Fig. 10.

weist. Daß der längste und stärkste Finger zu einem Flugfinger ausgestaltet wurde, ist leicht verständlich. Das Griffelbein am Vorderrande des Radius muß dann natürlich als Sehnenverknöcherung betrachtet werden.

Diese Auffassung stimmt sehr gut mit der schon von Gegenbaur<sup>1)</sup> beobachteten Tatsache überein, daß die Fingerreduktion stets auf der ulnaren Seite der Reptilienhand beginnt.

Diese Deutung erhält eine wesentliche Stütze durch die Tatsache, daß unter den Fallschirmnagetieren bei den Sciuroidea das Plagiopatagium durch einen vom Pisiforme entspringenden, bei den Anomaluroidea dagegen durch einen vom Olecranon aus entspringenden knorpeligen Sporn gestützt und gespreizt wird, der in beiden Fällen als eine Neubildung anzusehen ist. Als eine derartige Neubildung ist auch der knöcherne Sporn am Radialrande der Pterosaurierhand anzusehen. Somit hätten wir folgende morphologisch ungleichwertige, aber physiologisch ungefähr gleichwertige Spornbildungen zu unterscheiden, die als Stützen des Patagiums dienen:

1. Pterosauria: Sporn (knöchern), entspringend vom Radialrand des Carpus. (Stütze des Propatagiums.)
2. Sciuroidea: Sporn (knorpelig), entspringend vom Ulnarrande des Carpus, und zwar vom Pisiforme. (Stütze des Plagiopatagiums.)
3. Anomaluroidea: Sporn (knorpelig), vom Olecranon Ulnae entspringend. (Stütze des Plagiopatagiums.)
4. Chiroptera: Sporn (knöchern), vom Calcaneus aus entspringend. (Stütze des Uropatagiums.)

Kehren wir zu *Archaeopteryx* zurück.

Die Länge der noch vorhandenen drei Finger beweist, daß wir hier nicht an Reduktion zu denken haben.

Es ist sehr auffallend, daß in der *Archaeopteryx*-Hand im dritten Finger Phalangenverkürzungen<sup>2)</sup> eintreten; diese Erscheinung

<sup>1)</sup> Gegenbaur, Carpus und Tarsus, 1864, S. 41.

<sup>2)</sup> Die Längen der Metacarpalia und Phalangen sind bei *Archaeopteryx Siemensi* in Millimetern:

ist auch bei einigen Triasdinosauriern zu beobachten. Da aber Phalangenverkürzungen sowohl bei Schreitieren (z. B. *Elephas*),

Lauftieren (z. B. *Equus*) und Klettertieren (z. B. *Choleopus*) eintreten, so können wir aus dieser Tatsache keinen sicheren Schluß ableiten.

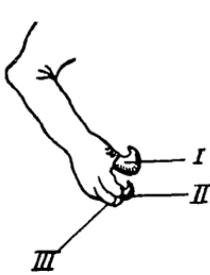


Fig. 1.

Rechte Hand von *Plateosaurus Reingeri* Huene. — Rekonstruktion.

(Stark verkleinert.)

Degerloch bei Stuttgart. Oberer Keuper.

(Nach v. Huene.)

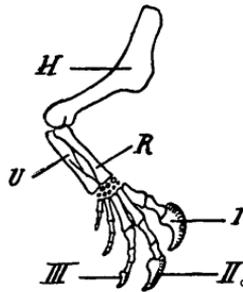


Fig. 2.

Rechte Hand von *Gresslyosaurus Plieningenensis* Huene.

(Stark verkleinert.)

Degerloch bei Stuttgart. Oberer Keuper.

(Nach v. Huene.)

Bezeichnungen bei den Figuren 1—6: I, II, III = erste bis dritter Finger, H = Humerus, R = Radius, U = Ulna, u = ulnare, r = radiale, dc = distale Carpalia, c = Carpalia coossifiziert.

Daß es sich aber in den drei Fingern der *Archaeopteryx*-Hand wirklich um die drei vorderen Finger handelt, ergibt ein Vergleich mit der Hand der theropoden Dinosaurier in entscheidender Weise.

Bei den triassischen Plateosauriden hat F. v. Huene<sup>1)</sup> festgestellt, daß die Hand fünffingerig und der fünfte Finger bereits in Reduktion begriffen war (Fig. 1 und 2).

Die Phalangenformel der Plateosauridenhand ist nach v. Huene:

I.	II.	III.	IV.	V. Finger:
2	3	4	5	2 Phalangen.

Aber nicht nur der fünfte, sondern auch der vierte Finger zeigt unverkennbare Spuren einer Reduktion; stets sind die

Metacarpale I: 7, Phal. I: 20, Phal. II: 11,  
 „ II: 27, „ I: 15, „ II: 18, Phal. III: 13,  
 „ III: 25, „ I: 6, „ II: 4, „ III: 12, Phal. IV: 9,  
 und die Gesamtlängen der Finger in Millimetern:

Pollex . . . . .	38
Index . . . . .	73
Medius . . . . .	56

Der Index ist um 14 mm länger als die längste der vier Zehen (dritte Zehe, Metatarsus + Phalangen): 59 mm. (Maße nach W. Dames, 1884.)

<sup>1)</sup> F. v. Huene, l. c., Geol. u. Pal. Abh., Jena, Suppl.-Bd. I, 1907 bis 1908, S. 250.

vorderen drei Finger der Plateosauriden die stärksten und der vierte bleibt an Stärke und Länge weit hinter dem dritten zurück.<sup>1)</sup>

Es kann kaum ein ernster Zweifel gegen die Homologisierung der vorderen drei Plateosauridenfinger mit den drei Fingern der *Archaeopteryx* erhoben werden.

Die drei Finger der *Archaeopteryx*-Hand sind also trotz der scheinbar abweichenden embryologischen Resultate bei den lebenden Vögeln als der I.—III. Finger zu betrachten.

Von besonderer Wichtigkeit bei der Entscheidung dieser Frage ist die Feststellung des Längenverhältnisses der drei Finger, wovon im nächsten Abschnitte die Rede sein wird.

Die schon bei den Plateosauriden zu beobachtende Reduktion des fünften und vierten Fingers hat bei spezialisierteren Theropoden zu einem völligen Verlust der beiden Finger geführt.

Bei *Allosaurus* (Fig. 3) ist nur mehr ein Rudiment des vierten Fingers vorhanden, bei *Compsognathus* ist weder vom fünften noch vom vierten Finger auch nur eine Spur anzutreffen. Die Hand dieses Theropoden ist dreifingrig wie die der Vögel.

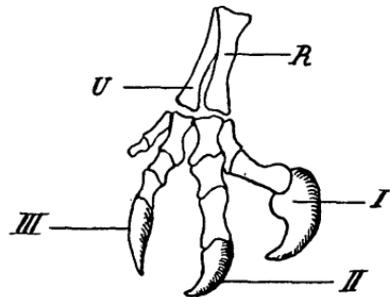


Fig. 3.

Rechte Hand von *Allosaurus*.

(Stark verkleinert.)

Montiert im Amer. Mus. Nat. Hist. New York.

*Atlantosaurius*-Beds, Wyoming.

(Nach Photographie.)

### VIII. Das Längenverhältnis der Finger bei den Vögeln und theropoden Dinosauriern.

Das Handskelett der rezenten Vögel umfaßt dieselben Finger wie die *Archaeopteryx*-Hand, nur sind Reduktionen der Phalangen eingetreten.

<sup>1)</sup> Die Klauenphalange des vierten Fingers und die zweite Phalange des fünften Fingers sind noch bei keinem Triasdinosaurier gefunden worden.

Die drei Finger der *Archaeopteryx* haben die Phalangenformel 2, 3, 4.

Kein rezenter Vogel besitzt am dritten Finger mehr als zwei Phalangen und diese Zahl findet sich auch nur bei *Struthio* und im Embryonalstadium von *Numenius*.

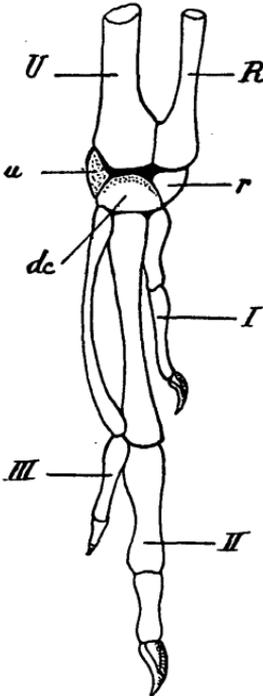


Fig. 4.  
Rechte Hand von *Struthio camelus*.  
(Halberwachsen.)  
(Verkleinert.)  
(Nach W. K. Parker.)

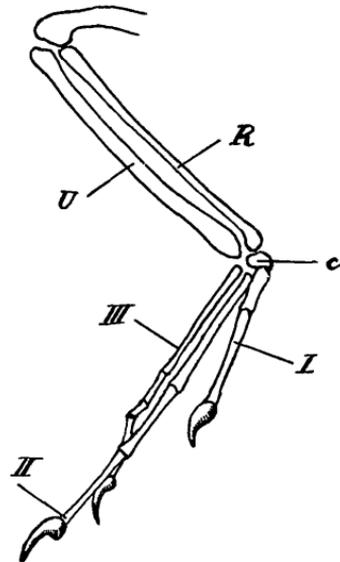


Fig. 5.  
Rechte Hand von *Archaeopteryx Siemensi* Dames.  
(Verkleinert.)  
Eichstätt. — Tithonischer Plattenkalk.  
(Nach dem Abgüsse des Originals.)

*Struthio* hat hinsichtlich der Phalangenzahlen und der Erhaltung der Krallen die primitivste Hand unter allen lebenden Vögeln; seine Phalangenzahlen sind 2, 3, 2 und alle drei Finger

(F. v. Huene: Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. — Geol. u. Pal. Abh. von E. Koken, Supplementband I, Jena, 1907—1908, S. 275.)

sind bekrallt (Pollex und Index immer, die Krallen des Medius fehlt zuweilen). (Fig. 4.)

Die gleichen Verhältnisse in der Bekrallung zeigt *Rhea*, aber die Phalangenzahlen sind auf 1, 2, 1 reduziert.

Bei *Dromaeus* sind am Index noch drei Phalangen erhalten; die letzte ist bekrallt. Erster und dritter Finger sind verkümmert.

*Casuaris* und *Apteryx* besitzen eine hochgradig verkümmerte Hand; der Index trägt zwei Phalangen mit einer Krallen.

Phalangenkrallen finden sich auch bei *Palamedea cornuta* (am Index), bei *Opisthocomus cristatus* (am Pollex und Index im Jugendstadium) sowie am Pollex bei einer größeren Zahl verschiedener Vögel. Bei allen Embryonen der Hühnervögel ist der Index bekrallt. Eine Übersicht der Vögel mit Indexkrallen hat W. K. Parker<sup>1)</sup> mitgeteilt.

Sehen wir von den höher spezialisierten Handformen ab und betrachten wir zunächst nur die Handskelette von *Archaeopteryx*, *Struthio* und *Rhea*,<sup>2)</sup> so sehen wir, daß der zweite Finger die übrigen stets bedeutend an Länge übertrifft. Diese Erscheinung muß die Frage nahelegen, ob dieses Längenverhältnis eine Erwerbung der Vögel darstellt oder ob sich auch bei Dinosauriern ähnliche Verhältnisse beobachten lassen.

Ein Vergleich der *Archaeopteryx*-Hand (Fig. 5) mit den Thecodontosauriden (z. B. *Anchisaurus*), Plateosauriden (z. B. *Plateosaurus*), Megalosauriden (z. B. *Allosaurus*) und Compsognathiden (z. B. *Ornitholestes*) zeigt sofort, daß bei diesen Dinosauriern nicht nur der vierte und fünfte Finger reduziert werden und endlich ganz verloren gehen (z. B. *Compsognathus*, *Allosaurus*), sondern daß von den drei übriggebliebenen vorderen Fingern der zweite ausnahmslos der längste ist wie bei den Vögeln, während der Daumen der stärkste ist und die stärkste Krallen trägt.

<sup>1)</sup> W. K. Parker: On the Morphology of Birds. — Proc. Roy. Soc., London, 13. Jan. 1887, Vol. 42, p. 52—58. — Derselbe: On the Structure and Development of the Wing in the Common Fowl. — Transact. Roy. Soc., (B), Vol. 179 (für das Jahr 1888), London, 1889, p. 385—398, Pl. 62—65.

<sup>2)</sup> R. O. Cunningham: Notes in some Points in the Osteology of *Rhea americana* and *Rhea Darwinii*. — P. Z. S. London, 1871, p. 105—110, Pl. VI und VIa. — W. K. Parker, l. c., 1889, p. 389.

## IX. Die Funktion der Fingerkrallen von *Opisthocomus cristatus*.

„He stands solitary, a living fossil, the only survivor of a number of families that have either disappeared, too primitive to hold their own, or have advanced to a higher organisation.“<sup>1)</sup>

In der Tat kann man diesen Äußerungen F. W. Headleys über den Hoatzin oder *Opisthocomus cristatus* aus Britisch-Guiana beipflichten, wenn man die Anpassungen und Lebensgewohnheiten dieses merkwürdigen Vogels berücksichtigt.

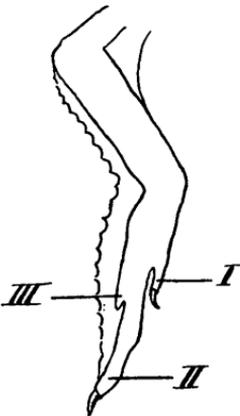


Fig. 6.

Rechte Hand von *Opisthocomus cristatus*, Nestjunges.

(Vergrößert.)

(Nach W. P. Pycraft.)

Seine primitive Organisation geht zunächst aus dem Vorhandensein eines getrennt angelegten Rudimentes des vierten Fingers beim Embryo hervor. Sie erhellt weiters aus der ungewöhnlichen Länge des zweiten Fingers, welcher ebenso wie der Daumen im Jugendzustand eine starke Kralle trägt, die im Laufe des Wachstums verschwindet. (Fig. 6.)

Mit Hilfe dieser Krallen vermag der junge Hoatzin, wie J. J. Quelch<sup>2)</sup> gezeigt hat, sehr geschickt zu klettern und entfernt sich häufig ziemlich weit von seinem Nest.<sup>3)</sup>

Er ist ein schlechter Flieger, und zwar ist die längste Strecke, die er zu durchfliegen vermag, etwa 40 Meter;<sup>4)</sup> dabei macht sein Flug durch das stete Niedersinken gegen das Ende der Flugbahn eher den Eindruck eines Fallschirmfluges; kurze Flattersprünge sind seine gewöhnliche Bewegung, in die er z. B. verfällt, wenn ein Schuß ihn aufschreckt.

Während beim jungen Hoatzin die Hand, beziehungsweise der zweite Finger bedeutend länger ist als der Unterarm, bleibt später

<sup>1)</sup> F. W. Headley: The Structure and Life of Birds. — London, 1895, p. 287.

<sup>2)</sup> J. J. Quelch: On the Habits of the Hoatzin. — Ibis, 1890, p. 327—335.

<sup>3)</sup> F. W. Headley: l. c., p. 288.

<sup>4)</sup> Ibidem, p. 287.

die Hand in ihrer Entwicklung stehen, so daß sich das Längenverhältnis zugunsten des Unterarmes verschiebt.<sup>1)</sup>

Zweifellos gibt uns das Jugendleben des Hoatzin eine Vorstellung von der Lebensweise der *Archaeopteryx*. Kein anderer Vogel weist in seinem Handbau so große Ähnlichkeiten mit *Archaeopteryx* auf; wir müssen Pycraft<sup>2)</sup> beipflichten, wenn er die Meinung vertritt, daß *Archaeopteryx* mit seinen Fingerkrallen ebenso geschickt zu klettern vermochte als der Hoatzin und diese Ähnlichkeit wird noch verstärkt durch die Tatsache, daß der Hoatzin nur ein sehr unbeholfener Flatterer und beinahe noch ein Fallschirmtier ist.

## X. Körperhaltung und Lokomotion bei den bipeden Dinosauriern.

Die Mehrzahl der Dinosaurier der Triasformation hat eine bipede Lokomotionsart besessen. Ebenso finden wir in der Jura- und Kreideformation eine große Zahl von Gattungen mit bipedem Habitus, welche sich auf die beiden von Huene 1909 diagnostizierten Unterordnungen Saurischia und Ornithischia verteilen<sup>3)</sup> und der früheren Fassung der beiden Abteilungen Theropoda und Orthopoda zum Teile entsprechen. Die erste Gruppe — die Theropoda — umfaßt die karnivoren, die zweite — die Orthopoda — die herbivoren Dinosaurier.

<sup>1)</sup> W. P. Pycraft: The Wing of *Archaeopteryx*. — Natural Science, London, Vol. V, 1894, p. 355, Pl. III, Fig. 1—3.

<sup>2)</sup> Pycraft ist später (ibidem, Vol. VIII, 1896, p. 263) von seiner ursprünglichen Meinung abgekommen: „... then it will, I think, be no longer possible to entertain the hypothesis that these three digits were used for climbing.“

H. Gadow hat mir während meines Aufenthaltes in Cambridge, Februar 1911, mitgeteilt, daß auch die Nestjungen der Zwergrohrdommel (*Ardetta minuta*) in ähnlicher Weise wie der junge Hoatzin klettern, dabei aber außerdem ihren Schnabel zur Unterstützung verwenden. Über die Stellung der Fingerkrallen beim Hoatzin vgl. noch H. Gadow: Crop and Sternum of *Opisthocomus cristatus*. — Proceed. R. Irish Acad., Dublin, (3), Vol. II, No. 2, 1892, p. 147.

<sup>3)</sup> F. v. Huene: Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier. — Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1901. Nr. 1, S. 12—22.

Zwischen diesen beiden Gruppen bestehen neben anderen Differenzen namentlich im Baue des Beckens wesentliche Verschiedenheiten.

Diese Verschiedenheiten kommen vor allem in der Morphologie der Pubisregion zum Ausdruck.

Bei den Theropoden (z. B. bei *Allosaurus*) ist das Pubis wie bei den Krokodilen nach vorne gerichtet und entsendet keinen Fortsatz unter das Ischium; das Unterende des Pubis besitzt jedoch einen in sagittaler und kaudaler Richtung abstehenden Fortsatz.

Bei den Orthopoden entsendet dagegen das Pubis einen langen, dünnen Fortsatz — das Postpubis — unter das Ischium, an dessen Ventralseite es sich anlegt.

Bei den Vögeln ist das Pubis im Embryonalstadium nach vorne gerichtet, wendet sich aber im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung nach hinten unter das Ischium und nimmt schließlich dieselbe Lage ein wie das Postpubis der ornithopoden Dinosaurier.

Die meisten Morphologen stehen auf dem Standpunkte, daß das Postpubis der Orthopoda und das Pubis der Vögel zwar in funktioneller Hinsicht, also physiologisch, ident sind, aber in morphologischer Hinsicht verschiedenartige Bildungen repräsentieren.<sup>1)</sup>

---

<sup>1)</sup> L. Dollo: Troisième note sur les Dinosauriens de Bernissart. — Bull. Mus. R. Hist. nat. Belg., II, 1883, p. 88—98.

G. Baur: Note on the Pelvis in Birds and Dinosaurs. — Amer. Natur., XVIII, 1884, p. 1273.

G. Baur: Bemerkungen über das Becken der Vögel und Dinosaurier. — Morphol. Jahrb., X, 1885, S. 613.

E. Mehnert: Untersuchungen über die Entwicklung des Os pubis der Vögel. — Morphol. Jahrb., XIII, 1888, S. 259—295.

H. F. Osborn: Reconsideration of the Evidence for a common Dinosaur-Avian Stem in the Permian. — Amer. Natur., XXXIV, 1900, Nr. 406, p. 777.

Eine abweichende Auffassung vertritt F. v. Huene (Beiträge zur Lösung der Praepubisfrage bei Dinosauriern und anderen Reptilien. — Anat. Anzeiger, XXXIII. Bd., 1908, S. 401—405). Nach v. Huene ist das „Pubis“ der Krokodile zwar ident mit dem „Pubis“ der Pterosaurier und Orthopoden, aber nicht ident mit dem „Pubis“ der Vögel. Dieses „Pubis“ der Orthopoden, Krokodile und Pterosaurier ist ein Praepubis, während es bei den Vögeln rudimentär wurde. Sonach wäre das „Postpubis“ der Orthopoden homolog dem Pubis der Vögel. Es würde zu weit führen, an dieser Stelle das Für und Wider

Es ist weiters allgemein anerkannt, daß diese Konvergenz im Beckenbaue zwischen Orthopoden und Vögeln als eine Folge der gleichartigen bipeden Lokomotion anzusehen ist.

Da aber die Theropoden gleichfalls sicher biped gewesen sind, so muß die Frage aufgeworfen werden, warum im Becken der Theropoden keine gleichsinnige Umformung wie bei den Orthopoden und Vögeln eingetreten ist.

Diese Frage ist nur dann zu lösen, wenn wir untersuchen, ob die bipede Lokomotionsart der Theropoden einerseits und der Orthopoden und Vögel anderseits wirklich in jeder Hinsicht gleichartig war oder nicht.

Die Vögel haben ausnahmslos einen hochgradig verkümmerten Schwanz und das Körpergewicht ruht ausschließlich auf den Hinterbeinen.

Die Orthopoden hatten einen langen, kräftigen Schwanz, der mitunter (z. B. bei *Iguanodon*) eine wesentliche Versteifung durch Sehnenverknöcherungen erfahren hat, aber sie benützten, wie namentlich H. F. Osborn,<sup>1)</sup> C. E. Beecher<sup>2)</sup> und L. Dollo<sup>3)</sup> gezeigt haben, den Schwanz bei der bipeden Lokomotion nicht als Stützorgan, sondern trugen ihn beim Schreiten und Laufen erhoben als Balanzierorgan, wie auch die Fährten ornithopoder Dinosaurier<sup>4)</sup> in überzeugender Art beweisen.

der Hueneschen Theorie eingehend zu erörtern. Die Ontogenie des Vogelbeckens scheint mit der Auffassung Huenes nicht gut übereinzustimmen.

<sup>1)</sup> H. F. Osborn: Amer. Natur., XXXIV, 1900, p. 795—796.

<sup>2)</sup> C. E. Beecher: The Reconstruction of a Cretaceous Dinosaur, *Clasaurus annectens* Marsh. — Transact. Connecticut Acad. Science, XI, 1902, Pl. XLI, p. 311.

<sup>3)</sup> L. Dollo: Les allures des Iguanodons, d'après les empreintes des pieds et de la queue. — Bull. Scient. de la France et de la Belgique, XL, 1905, p. 1—12, 1 pl.

<sup>4)</sup> E. Hitchcock: Ichnology of New England. A Report on the Sandstone of the Connecticut Valley, especially its fossil Footmarks, made to the government of the Commonwealth of Massachusetts. Boston, 1858.

R. S. Lull: Fossil Footprints of the Jura-Trias of North America. — Memoirs of the Boston Soc. Nat. Hist., V, Boston, 1895—1904, Boston, 1904, p. 461—557, Pl. 72.

Die Schwanzfährten, welche in Verbindung mit Fußfährten von Dinosauriern aus der Gruppe der Theropoden stehen, sind entweder schlangenartig

Die Theropoden besaßen wie die Ornithopoden einen langen, kräftigen Schwanz, aber sie trugen ihn beim Schreiten und Laufen nicht erhoben wie die Ornithopoden, sondern er diente ihnen noch als Stützorgan und Lokomotionsorgan, wie die Fährten aus dem rhätischen Connecticutsandstein Nordamerikas und die Fährten aus den oberjurassischen Plattenkalken von Eichstätt und Solnhofen beweisen.<sup>1)</sup>

In dieser grundverschiedenen Lokomotionsart liegt offenbar die Ursache für den verschiedenen Beckenbau jener bipeden Formen einerseits, die sich ohne Hilfe des Schwanzes fortbewegen, und jenen, die sich bei der Lokomotion des Schwanzes als Stützorgan bedienen.

Auf diese Weise erklärt sich, warum die Theropoden im Beckenbaue keine Vogelähnlichkeit besaßen, während

---

gekrümmt oder sie bestehen aus geradlinig angeordneten, voneinander getrennten länglichen Eindrücken. Gerade diese letzteren beweisen ein wiederholtes Aufschlagen des Schweifes in ähnlicher Weise, wie dies bei langsam hüpfenden Känguruhs zu beobachten ist. Die mit den Fußfährten orthopoder Dinosaurier in Verbindung stehenden Schwanzfährten sind entweder während des Sitzens oder knapp vor dem Übergang von der Schreitbewegung zur Ruhestellung (Sitzstellung) eingedrückt worden, wie die Fährten von *Anomoeopus intermedius* und *Fulicopus Lyellianus* beweisen.

Die Schwanzfährte von *Iguanodon* ist nur während des Sitzens eingedrückt worden (L. Dollo, l. c., 1905, p. 5—10).

<sup>1)</sup> A. Oppel: Über Fährten im lithographischen Schiefer. — Paläont. Mitteil. a. d. Museum des kgl. bayer. Staates, Bd. II, Stuttgart, 1862, S. 121—125, Taf. 39.

J. Walther: Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. — Festschrift für Ernst Haeckel, Jena, 1904, S. 147 und 203.

Diese Fährte ist gewiß nicht von *Archaeopteryx* eingedrückt worden, wie Oppel und Walther meinten, deren Auffassung ich früher (Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, 1907, S. [72]) geteilt hatte. Die Fährte rührt höchstwahrscheinlich von *Compsognathus longipes* oder einem nahen Verwandten desselben her; die Eindrücke von den Abdrücken des dreizehigen (und nicht vierzehigen Fußes) sind vermutlich von den starken Daumenkrallen dieses kleinen Theropoden hervorgebracht worden. In der Größe würden diese Fährten durchaus zu *Compsognathus* passen. Mit Pterosauriern können sie aber ebensowenig in Verbindung gebracht werden wie mit der vierzehigen *Archaeopteryx*, deren Halluxkralle unbedingt ihre Spur hätte hinterlassen müssen.

die Orthopoden ein in physiologischer, aber nicht in morphologischer Hinsicht vogelartig gebautes Becken aufweisen.

## XI. Die Funktion von Hand und Fuß der ältesten Theropoden Dinosaurier.

Die dreifingerige Hand von *Compsognathus* mit starker Dauemenkrallen, langer Indexkrallen und schwächerer Mediuskrallen ist nach übereinstimmender Auffassung der Paläontologen, welche diese Frage eingehender studiert haben, zu einer Lokomotion auf festem Boden ganz ungeeignet. Ihre Funktion kann nur die einer Greifhand gewesen sein; der kleine Raubdinosaurier hat sich wahrscheinlich mit seinen Fingern in seiner Beute festgekrallt.

Dieselbe Funktion muß die Hand des Raubdinosauriers *Ornitholestes* besessen haben und ganz dasselbe gilt für *Anchisaurus*, *Ammosaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus* usw., kurz für alle übrigen Theropoden mit mehr oder weniger reduziertem vierten Finger. Mit Ausnahme der Plateosauriden und einiger anderer älterer Theropoden hat der fünfte Finger wohl allen jüngeren Theropoden gänzlich gefehlt und der vierte war nur bei wenigen (z. B. *Ornitholestes*, *Allosaurus*) in stark verkümmertem Zustande vorhanden.

Von derartigen Formen die Sauropoden mit fünf-fingeriger Hand (z. B. *Diplodocus*) abzuleiten, ist ganz unmöglich. Schon die Plateosauriden sind viel zu einseitig im Bau ihrer Hand spezialisiert, als daß sie als Abengruppe der Sauropoden betrachtet werden könnten.<sup>1)</sup>

Während die Hand der Theropoden von den ältesten Plateosauriden angefangen bis zu den höchstspezialisierten Kreidetheropoden wie *Tyrannosaurus* sich immer mehr zu einem Enterhaken entwickelt, nimmt ihr Fuß immer mehr den Charakter eines typischen Lauffußes, ja sogar Springfußes an (*Compsognathus*). (Fig. 7.)

<sup>1)</sup> O. P. Hay: On the Manner of Locomotion of the Dinosaurs, especially *Diplodocus* with Remarks on the Origin of the Birds. — Proc. Wash. Acad. Sci., XII, Nr. 1, 15. Febr. 1910, p. 22: „ . . . it appears most reasonable to suppose that the Sauropoda were a more primitive stock than the Theropoda and that the latter were derived from the early Triassic representatives of the former.“

Eine der jüngsten Formen (*Ornithomimus*) gleicht, wie schon früher besprochen, in ihrem Fußbaue in hohem Maße den schweren Schreitvögeln (z. B. *Aepyornis*, *Dinornis*). Und in dem Maße, als sich der Fuß zu einem Schreit-, Lauf- und Springfuß ausbildet, verliert der Hallux seine Bedeutung; entweder rückt er nach vorne (*Plateosaurus*) oder er bleibt in seiner ursprünglichen Stellung am Hinterrande des Metatarsus (*Anchisaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*) noch eine zeitlang erhalten, um später höher hinaufzurücken und zu verkümmern (*Compsognathus*, *Ornitholestes*) oder endlich bei einer der jüngsten Gattungen (*Ornithomimus*) ganz zu verschwinden.<sup>1)</sup>



Die Plateosauriden sind nach Huene nicht ausschließlich biped,

O. Abel 1910.

Fig. 7. Rekonstruktion von *Compsognathus longipes* nach dem Original im Münchener Museum.

Jachenhausen, O. Pfalz. Oberjurassische Plattenkalke.  
Körpergröße ungefähr die einer Hauskatze.

aber doch vorwiegend biped gewesen; die jüngeren Theropoden waren ausnahmslos biped.

Dies würde, vorausgesetzt, daß die Theropoden einen geschlossenen Stamm repräsentieren, zu dem Schlusse führen, daß die Theropoden von tetrapoden Reptilien mit der Neigung zum Aufrichten auf den Hinterbeinen abstammen und daß der Übergang zur bipeden

<sup>1)</sup> Wiederholt ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß der Fuß von *Anchisaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus* usw. ein Greiffuß war wie jener der Tagraubvögel. Huene meint: „Dieser stark bewehrte Fuß diente wohl als Angriffswaffe beim Springen wie den Hähnen der Sporn“ (Vortrag über die „Triasdinosaurier Europas“. Protokoll der Monatsberichte d. Deutsch. Geol. Ges., 1905, Nr. 9, S. 347).

Lebensweise sich im Laufe der Stammesentwicklung der Theropoden vollzogen hat.

Diese neuerdings von Huene begründete Theorie, die auf älteren Anschauungen fußt, vermag jedoch zwei wichtige Punkte nicht aufzuklären: die Entstehung des merkwürdigen Handbaues der Theropoden mit stark verlängertem Index und reduziertem fünften und vierten Finger einerseits und die Erklärung der zweifellos für die Theropoden primitiven Opponierbarkeit des nach hinten gerückten Hallux anderseits.

Diese Anpassungen können unmöglich weder bei tetrapoder noch bei bipeder terrestrischer Lokomotion erworben worden sein.

## XII. Die arboricole Lebensweise der Vorfahren der Theropoden.

Die Reduktion der ulnaren Finger (fünfter und vierter) in der Theropodenhand und die nach hinten gerichtete, opponierte Stellung des Hallux im primitiven Theropodenfuß (Fährte von *Anchisauripus*, Skelett von *Allosaurus*) lassen nur den Schluß zu, daß die Vorfahren der Theropoden arboricole Reptilien gewesen sind.

Nur bei arboricoler Lebensweise kann die Hand die Ausbildung erlangen, die sie schon bei den älteren Theropoden zeigt; die Reduktion der beiden Außenfinger und die Verlängerung des zweiten Fingers in Verbindung mit starker Entwicklung der Krallen am Pollex und Index kann nur eine Folge verstärkter Inanspruchnahme der beiden ersten Finger, also wahrscheinlich eine Anpassung an das Ankrallen und Klettern im Gezweige sein.

Nur bei arboricoler Lebensweise kann ferner der Fuß eine Ausbildung erlangen, wie er sie bei einzelnen Theropoden noch bewahrt hat, die aber später bei fortschreitender Anpassung an die bipede terrestrische Lebensweise verschwindet; die opponierte Stellung des nach hinten gerichteten Hallux kann nur eine Anpassung an das Umklammern und Ergreifen der Zweige sein und darum muß auch der orthopode Dinosaurier *Hypsilophodon Foxi* aus dem Wealden der Insel Wight eine arboricole Lebensweise geführt haben.

### A. Adaptationsform der Hand.

Bei folgenden Bewegungsarten tritt eine Verlängerung, Verstärkung oder Verschmälerung einzelner Finger neben Reduktion von anderen ein:

#### I. Schwimmen.

Beispiel: *Globiocephalus*.

(Verlängerung von II und III, Verkürzung von IV und V, Reduktion von I.)

#### II. Graben.

Beispiel: *Myrmecophaga*.

(Verlängerung und Verstärkung des III., Reduktion des I. und Verdünnung des II.)

#### III. Hängen.

Beispiel: *Choloepus*.

(Verlängerung und Verstärkung von II und III, Reduktion von I und IV, Verlust von V.)

#### IV. Schwingen.

Beispiel: *Hyllobates*.

(Verlängerung aller Finger mit Ausnahme des stark reduzierten Daumens.)

#### V. Tasten.

Beispiel: *Cheiromys*.

(Starke Verschmälerung des III. Fingers, der als Tastapparat und Fangapparat funktioniert, und zwar in ähnlicher Weise wie der Schnabel des Weibchens der neuseeländischen *Heteralocha*.)

#### VI. Laufen.

Beispiel: *Hipparion*.

(Verstärkung und Verlängerung von III, Reduktion von II und IV, Verlust von I und V.)

#### VII. Zangenklettern.

Beispiel: *Perodicticus*.

(Verstärkung und Verlängerung von I, der dem IV. und V. Finger opponiert wird, während der III. und noch mehr der II. Finger verkümmern.)

## VIII. Fliegen.

Beispiel a: *Rhamphorhynchus*.

(IV. enorm verlängert, III., II., I. verkürzt, V. verloren.)

Beispiel b: *Galeopithecus*.

(V. verlängert und verstärkt, dann folgt der Länge nach der IV. Finger; der III. ist kürzer als der IV. — II und I normal.)

Beispiel c: *Pteropus*.

(II., III., IV., V. stark verlängert und verschmälert; I. verlängert, aber bei weitem nicht so stark als einer der vier übrigen, dafür jedoch bedeutend verstärkt und mit starker, gekrümmter Krallen versehen. Auch der Index trägt noch eine Krallen.)

Von allen angeführten Beispielen kann bei einem Vergleiche mit der primitiven Theropodenhand überhaupt nur das letzte (*Pteropus*) in Betracht kommen.

In beiden Fällen ist der Daumen der stärkste Finger; er trägt von allen Fingern die stärkste Krallen; die Krallen ist kurz, stark gekrümmt und mit scharfer Spitze versehen.

Die Daumenkrallen von *Pteropus* dient zum Ankrallen und Klettern im Geäst.

Die Verstärkung des Daumens und der Daumenkrallen von *Pteropus* ist wahrscheinlich noch ein Überrest aus der Zeit, in welcher die Vorfahren von *Pteropus* noch arboricole Fallschirmtiere gewesen sind.

Einer Erörterung bedarf aber die Frage, weshalb bei den Theropoden und schon bei den Vorfahren der Theropoden eine Reduktion der beiden ulnaren Finger eingetreten ist.

Eine Verkümmerng des IV. und V. Fingers bei gleichzeitiger bedeutender Längenzunahme des II. Fingers wäre bei *Globiocephalus* vorhanden; es ist aber ausgeschlossen, daß die Fingerreduktion der Theropoden in derselben Weise entstanden ist.

Eine Reduktion der ulnaren Finger tritt ferner bei der Annahme einer grabenden Lebensweise ein, und zwar könnte man nur an ein Auswärtsgraben denken, aber nicht an ein Einwärtsgraben,

da bei den Einwärtsgräbern (z. B. *Myrmecophaga*) die radialen Finger reduziert werden.

Dieser Gedankengang ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen; er würde eine Stütze durch die Bemerkung v. Huenes erhalten, der die schief gestellten Krallen der Zehen von *Plateosaurus Reinigeri* aus der schwäbischen Trias als Scharrkrallen deutet.

Dies wäre in der Geschichte der Theropoden jedenfalls als ein primitives, ererbtes Adaptationsstadium anzusehen, da diese Zehenstellung im weiteren Laufe der Stammesentwicklung bei der fortschreitenden Adaptation an das bipede Schreiten, Laufen und Springen verschwindet.

Dagegen zeigen uns die Krallenstellungen einiger Sauropoden, daß bei dieser Gruppe noch ähnliche schiefe Krallenstellungen auftreten, die sogar zu der Deutung geführt haben, daß *Diplodocus* seine Füße zum Graben und Scharren benützte, obwohl von einer solchen Tätigkeit bei den sonstigen Lebensgewohnheiten dieses Sauropoden keine Rede sein kann.

Vielleicht sind in der Tat die Vorfahren der Theropoden Tiere gewesen, welche ihre Hände und Füße in beschränktem Maße zum Graben und Scharren benützten, und zwar muß diese Tätigkeit noch in eine Zeit gefallen sein, in der die Vorfahren der Theropoden tetrapode Kriechtiere gewesen sind.

Wenn wir also auch die Möglichkeit nicht ausschließen können, daß der erste Anstoß zu einer Reduktion der Außenfinger durch eine grabende Tätigkeit der Hand hervorgerufen wurde, so ist doch kein Zweifel, daß die weitere Entwicklung in der Richtung, daß die Innenfinger verstärkt wurden und die äußeren verloren gingen, nicht durch eine Anpassung an das Graben zu erklären ist. Die Hand der Chiropteren mit verstärktem Daumen und starker Daumenkralle zeigt uns den Weg, auf welchem sich die Handform der jüngeren Theropoden und Vögel herausgebildet hat.

### B. Adaptationsform des Fußes.

Die Opponierbarkeit und die Drehung des Hallux nach hinten sowie die starke Krümmung desselben, von der früher mehrfach die Rede war, kann unbedingt nur als Folgeerscheinung des arboricolen Lebens betrachtet werden.

Nur bei arboricoler Lebensweise erhält der Hallux die charakteristische Drehung nach hinten, und zwar sehen wir das nicht nur am Fußskelett der arboricolen Säugetiere mit Greiffüßen, sondern auch am Fuße der Vögel und der Kletterfrösche (z. B. *Phyllomedusa Burmeisteri*).

Die starke Krümmung des Hallux ist ein Beweis dafür, daß er zum Umfassen der Zweige und Äste diente; bei Annahme einer terrestrischen, schreitenden oder laufenden Lebensweise erleidet der Hallux, falls er funktionell bleibt, insoferne eine Modifikation, als er sich gerade streckt. Dies sehen wir bei den Parriden, welche von arboricolen Vögeln abstammen und zur sumpfbewohnenden Lebensweise übergegangen sind. Ebenso wird der Hallux auch bei den Baumläufern gerade gestreckt. Die Geradestreckung betrifft namentlich die Endkralle.

Bei den Plateosauriden tritt bereits eine Reduktion des Hallux ein, während bei anderen Gruppen der Theropoden der Hallux noch in Oppositionsstellung und mit starker Krümmung bestehen bleibt (z. B. *Allosaurus*). Schon dieser Umstand allein schließt den Gedanken völlig aus, daß die Plateosauriden als die Ahnen der Megalosauriden zu betrachten sind.

Ebenso können die Plateosauriden auch nicht die Ahnen der Compsognathiden sein, da bei diesen das Halluxrudiment noch auf der Hinterseite des Metatarsus liegt, während der Hallux bei den Thecodontosauriden und Plateosauriden aus der opponierten Stellung bereits wieder nach vorne gedreht erscheint.

Von diesen Gesichtspunkten aus muß die Frage aufgeworfen werden, ob denn die Theropoden einen unter sich geschlossenen Stamm vorstellen oder ob nicht zu verschiedenen Zeiten von einem arboricolen Stamm der Dinosaurier wiederholt Abzweigungen in die Richtung der Theropoden und auch in die Richtung der Orthopoden (*Hypsilophodon*) geführt haben. Obwohl diese Frage heute noch weit von ihrer Lösung entfernt ist, so wird es vielleicht doch geraten sein, die Möglichkeit dieser Entwicklung der Theropoden nicht aus den Augen zu verlieren.

### XIII. Die arboricole Lebensweise der Vorfahren der Vögel.

Die arboricole Lebensweise der Vorfahren der Vögel ist schon vor längerer Zeit diskutiert und fast allgemein angenommen worden.

Vor wenigen Jahren hat sich Dr. Franz Baron Nopcsa<sup>1)</sup> mit dieser Frage beschäftigt und ist zu dem abweichenden Ergebnisse gelangt, daß die Vorfahren der Vögel laufende Dinosaurier gewesen sind. J. Versluys<sup>2)</sup> hat sich dieser Hypothese in den wesentlichen Punkten angeschlossen.

Betrachten wir jedoch die Hand des „running Pro-Avis“, wie ihn Nopcsa nennt, so sehen wir eine dreifingerige Hand mit längerem Mittelfinger und zwei etwa gleich langen Seitenfingern, welche viel kürzer sind als die Zehen. Weiter zeigt die Rekonstruktion Nopcsas den Pro-Avis mit einem funktionell dreizehigen Lauffuß, an dessen Hinterseite das hoch eingelenkte Rudiment eines stark verkürzten und funktionslosen Hallux sitzt.

O. P. Hay<sup>3)</sup> hat mit vollem Rechte auf den Widerspruch dieser Rekonstruktion mit der Tatsache aufmerksam gemacht, daß die Finger von *Archaeopteryx* keineswegs so klein sind als beim Pro-Avis und daß der Hinterfuß der Vögel „rejuvenated“ sein müßte, um von diesem Pro-Avis abgeleitet werden zu können.

Da ich den Nachweis erbracht zu haben glaube, daß die Oppositionsstellung des Hallux und seine Krümmung bei den Theropoden auf ein arboricoles Leben der Vorfahren zurückzuführen ist, so müßten wir annehmen, daß der bei dem hypothetischen Pro-Avis rudimentär gewordene Hallux bei den Vögeln sekundär wieder zu voller Stärke aufgelebt ist, was unseren bisherigen Erfahrungen von der allgemeinen Geltung des Dolloschen Gesetzes (der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung) widerspricht.

Nach allem, was ich in der vorliegenden Studie auseinanderzusetzen versucht habe, müssen wir annehmen, daß Hand und Fuß der Vögel ihre wesentlichen Merkmale schon von arboricolen Vorfahren überliefert erhielten.

---

<sup>1)</sup> Franz Baron Nopcsa: Ideas on the Origin of Flight. — P. Z. S., London, 1907, p. 223.

<sup>2)</sup> J. Versluys: Streptostylie bei Dinosauriern. — Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., XXX, Jena, 1910, S. 244—253.

<sup>3)</sup> O. P. Hay: On the Manner of Locomotion of the Dinosaurs, especially *Diplodocus*, with Remarks on the Origin of the Birds. — Proc. Washington Acad. Sci., XII, 1910, p. 22—23.

Die bedeutende Längendifferenz zwischen Fingern und Zehen bei *Archaeopteryx*, die sich auf die späteren Vögel vererbt hat, ist eine Erwerbung während des arboricolen Lebens der Vorfahren; ebenso ist der Hallux und seine Oppositionsstellung eine solche Vererbung; und endlich ist die Reduktion der Fingerzahl in Verbindung mit der überwiegenden Länge des zweiten Fingers nicht ein spezieller Erwerb der Vögel, sondern ein gemeinsames Merkmal aller Theropoden und Vögel und, wie ich hier hinzusetzen will, auch der Gattungen *Ornithosuchus* und *Scleromochlus*, welche Huene als Ornithosuchia den Parasuchiern als Unterabteilung einreihet.

Die Annahme eines „running Pro-Avis“ ist nicht aufrechtzuhalten. Die Vögel haben arboricole Ahnen, wie Fuß und Hand beweisen, und sind der Hauptsache nach arboricol geblieben; die Anpassungen an die terrestrische Lebensweise sind bei Vögeln, Theropoden und Orthopoden sekundär.

Ich möchte hier einige Worte über die sehr interessante Frage einfügen, in welchem Milieu sich denn eigentlich die typischen Läufer und Springer unter den Dinosauriern entwickelt haben.

Wenn wir unter den lebenden typischen Lauf- und Springtieren Umschau halten, so finden wir, daß es fast ausnahmslos Bewohner trockener Grassteppen oder Wüsten sind (z. B. *Struthio*, *Rhea*, *Macropus*, *Macrosclides*, *Dipus*, *Alactaga*, *Pedetes*, *Dipodomys*). Vereinzelt treten aber auch unter den arboricolen Formen Springer auf (*Tarsius*, *Dendrolagus*, *Sciurus*). *Tarsius* ist eine bipede arboricole Type, ebenso *Dendrolagus*; ebenso *Sciurus*.

Unser Eichhörnchen ist heute ein typisches Bauntier, aber die bipede Haltung des Tieres ist keine arboreale Anpassung.

Ursprünglich sind die Eichhörnchen terrestrische Nager gewesen und sehr viele Sciurinen leben noch heute in Steppen (*Xerus*, *Tamias*, *Spermophilus*, *Cynomys*, *Arctomys*). Bei dieser Lebensweise sind offenbar die Adaptationen erworben worden, die das Eichhörnchen dem Kapspringhasen (*Pedetes*) so ähnlich machen; *Sciurus* ist (wie ich andernorts näher auszuführen gedenke) früher ein Steppenspringer gewesen.

Daß *Dendrolagus* von springenden Steppenkänguruhs abstammt und sekundär arboricol geworden ist, hat L. Dollo nachgewiesen.

Es drängt sich daher der Analogieschluß auf, daß die Anpassungen der bipeden Dinosaurier an das Laufen und Springen auf ein Leben in Wüsten und Steppen hinweisen, aber nicht auf ein Leben in Sümpfen und Sumpfwäldern. Die Zunahme der Körpergröße und damit die zunehmende Schwerfälligkeit hat die Tiere in ein anderes Milieu gedrängt. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß große Dinosaurier, wie z. B. *Iguanodon*, in ihrer Jugend eine andere Lebensweise geführt haben als im Alter und vielleicht erklärt sich das gänzliche Fehlen jugendlicher Individuen in den Wealdenbildungen von Bernissart in Belgien daraus, daß die jungen *Iguanodonten* im trockenen Hochland lebten.

#### XIV. Die Erwerbung des Flugvermögens der Vögel.

Die Frage der Erwerbung des Flugvermögens — im weitesten Sinne — bei den Fallschirmtieren und Flugtieren kann nur beantwortet werden, wenn wir in jedem einzelnen Falle festgestellt haben:

1. Von welchen Vorfahren die betreffende Flugtiergruppe abstammt und

2. welche Lebensweise diese Vorfahren geführt haben.

I. Die Erwerbung des Flugvermögens der Insekten. Die ältesten Insekten besitzen nach A. Handlirsch<sup>1)</sup> ausnahmslos horizontal ausgebreitete Flugorgane. Bei keinem einzigen Paläodictyopteren sind die Flügel über das Abdomen zurückgeschlagen.

Auch bei einigen Paläodictyopterenlarven stehen die Flügelscheiden horizontal ab.<sup>2)</sup>

Diese Tiere mußten entweder an einem freistehenden Objekte ruhig sitzen oder in der Luft fliegen und schweben. Die Lebensweise der Odonaten (Libellen) und Ephemeriden (Eintagsfliegen) ist noch heute offenbar dieselbe wie bei den Paläodictyopteren.<sup>3)</sup>

---

<sup>1)</sup> A. Handlirsch: Einige interessante Kapitel der Paläo-Entomologie. — Bericht der Sektion für Paläontologie und Abstammungslehre vom 20. April und 18. Mai 1910 in diesen „Verhandlungen“, S. (160)—(185); S. (164) ff.

<sup>2)</sup> Ibidem, S. (164).

<sup>3)</sup> Ibidem, S. (165).

„Außer der Luft gibt es nur noch ein Milieu, welches einem Tiere mit horizontal ausgespreizten Fortsätzen des Thorax einigermaßen die Fortbewegung gestatten würde, und zwar das Wasser.“<sup>1)</sup>

Die Urinsekten waren nach A. Handlirsch primär amphibiotisch.<sup>2)</sup>

„Vielleicht führten die Paläodictyopteren auch ein ähnliches Eintagsleben, vielleicht nahmen sie wehrlose, träge oder tote tierische Substanz zu sich . . .“<sup>3)</sup>

Der Flug der Insekten ist also aller Wahrscheinlichkeit nach zuerst ein Fallschirmflug gewesen.

Der Erwerb des Flugvermögens überhaupt ist auf drei ethologische Ursachen zurückzuführen: 1. Auf die Flucht vor Feinden, 2. auf die Jagd nach Nahrung, 3. auf die zwangsweise Auswanderung durch Veränderung des Milieus.<sup>4)</sup>

Wahrscheinlich war die Flucht vor Feinden die Hauptursache der Entstehung des Fallschirmfluges der ältesten Insekten, welche vielleicht von den Stengeln und Blättern von Wasserpflanzen oder Uferpflanzen aus die Flucht ins Wasser ergriffen.

Keinesfalls können wir annehmen, daß das Flugvermögen bei den Insekten durch eine Lokomotion von unten nach oben veranlaßt und erworben wurde; wir werden zu der Annahme gedrängt, daß durch eine Lokomotion von oben nach unten im Laufe zahlloser Generationen die ererbten Pleuralanhänge langsam zuerst zu passiven Fallschirmapparaten und später zu aktiven Flugorganen, den Insektenflügeln, ausgestaltet wurden.

Von allen bisher über die Herkunft der Insekten aufgestellten Theorien hat die weitaus größte Wahrscheinlichkeit die von A. Handlirsch<sup>5)</sup> begründete, der zufolge die Ahnen der Insekten unter

<sup>1)</sup> A. Handlirsch: Einige interessante Kapitel der Paläo-Entomologie. — Bericht der Sektion für Paläontologie und Abstammungslehre vom 20. April und 18. Mai 1910 in diesen „Verhandlungen“, S. (165).

<sup>2)</sup> Ibidem, S. (166).

<sup>3)</sup> Ibidem, S. (171).

<sup>4)</sup> Auf diese Möglichkeit der Entstehung des Flugvermögens hat mich mein verehrter Freund A. Handlirsch in einer persönlichen Mitteilung aufmerksam gemacht.

<sup>5)</sup> A. Handlirsch: Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, Engelmann, 1906—1908.

den Trilobiten zu suchen sind. Dabei wäre aber ausdrücklich zu betonen, daß keine der bisher bekannten Trilobitenformen der Anforderung einer Stammform genügt und daß wir nur sagen können, daß die Ahnen des Insektenstammes dieselbe Grundorganisation wie die bisher bekannten Trilobiten besessen haben müssen.

II. Die Erwerbung des Flugvermögens bei den Fischen. Unter den Flugfischen sind, wie ich 1906 gezeigt habe,<sup>1)</sup> zwei Typen zu unterscheiden: 1. Der *Dactylopterus*-Typus und 2. der *Exocoetus*-Typus. *Pantodon* repräsentiert keinen selbständigen Anpassungstypus.

Die Vorfahren von *Dactylopterus* haben benthonisch gelebt wie *Trigla* und schon bei dieser Lebensweise die Flossenvergrößerung erworben; alle Fische des *Exocoetus*-Typus (lebend: *Exocoetus*; fossil: *Thoracopterus*, *Gigantopterus*, *Dollopterus*) haben pelagische Ahnen.

Das Flugvermögen ist durch häufig geübtes Emporschnellen aus dem Meere erworben worden.

III. Die Erwerbung des Flugvermögens bei den arboricolen Fallschirmtieren, Pterosauriern und Fledermäusen. Die arboricole Lebensweise jener Flugtiere, bei denen Fallschirmapparate und in einem einzigen Falle die Fähigkeit, sich luftballonartig aufzublasen, die ersten Anfänge einer aktiven Eigenbewegung in der Luft darstellen, zeigt zur Genüge, daß die Erwerbung des Flugvermögens in diesen Fällen eine Folgeerscheinung des arboricolen Lebens bildet.

Daß auch die Fledermäuse in der gleichen Weise ihr Flugvermögen erworben haben, dürfte von niemandem bestritten werden.

Die Herkunft der Pterosaurier von arboricolen Vorfahren ist dagegen in den letzten Jahren bestritten worden, zuerst von M. Fürbringer<sup>2)</sup> und vor kurzem von E. v. Stromer.<sup>3)</sup> Sie sollen

<sup>1)</sup> O. Abel: Fossile Flugfische. — Jahrbuch der k. k. Geol. Reichs-Anst., 56. Bd., Wien, 1906, S. 1—88, 3 Taf., 13 Textfig.

<sup>2)</sup> M. Fürbringer: Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. — Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., XXXIV, Jena, 1900, S. 664.

<sup>3)</sup> E. v. Stromer: Bemerkungen zur Rekonstruktion eines Flugsaurierskelettes. — Monatsberichte d. Deutsch. Geol. Ges., 62. Bd., 1910, S. 90.

von Lauftieren abstammen; die wie Vögel und bipede Dinosaurier halbaufgerichtet waren; die Schwäche der Krallen an den Zehen sowie der Gesamtbau der Hinterbeine wird als Grund für diese Annahme angeführt.

Es scheint jedoch, als ob gerade der Bau des Fußes der Pterosaurier jede Annahme einer cursorialen Lebensweise ihrer Vorfahren in schlagender Weise widerlegen würde. Die schwache Ausbildung der Zehenkrallen allein kann eine solche Annahme nicht rechtfertigen, die doch zum mindesten das Vorhandensein typischer cursorialer Anpassungen voraussetzen würde, die aber dem Pterosaurierfuß gänzlich fehlen.

Die Entwicklung der Krallen am I.—III. Finger, die auffallende Zartheit der Hinterbeine und vor allem die Analogie mit den Fledermäusen spricht wohl dafür, daß auch die Vorfahren der Pterosaurier arboricole oder rupicole Reptilien waren.

IV. Die Erwerbung des Flugvermögens der Vögel. Da die Vögel von arboricolen Hüpfreptilien abzuleiten sind, so ist wohl das Flugvermögen zweifelsohne während des arboricolen Lebens erworben worden.

Er erübrigt jedoch noch die Erörterung der Frage, ob die Vögel vor der Ausbildung ihres Federkleides das Stadium eines Hautfallschirmtiers durchlaufen haben könnten.

Diese Möglichkeit erhält eine sehr wesentliche Stütze durch den Vergleich der Fingerlängen mit den Zehen bei *Archaeopteryx* einerseits und den Theropoden mit reduzierten ulnaren Fingern anderseits.

Wenn wir auch bei *Opisthocomus hoatzin* sehen, welchen Gebrauch das Nestjunge von den Fingerkrallen macht, ohne daß zwischen den Fingern Spuren einer Hautduplikation zu sehen sind, welche als Flughautreste zu deuten wären, so ist doch die Möglichkeit nicht von vorneherein auszuschließen, daß zwischen den noch erhaltenen und ursprünglich wie noch bei *Archaeopteryx* freien Fingern eine Flughaut ausgespannt war.

Ein Apparat, der allein schon einen Fallschirmflug ermöglicht hätte, könnte eine derartige Flughaut niemals gewesen sein, da die Fläche viel zu klein wäre; es ist aber denkbar, daß es sich um

eine Unterstützung des durch die Armschwüngen ermöglichten Fallschirmfluges in den Anfangsstadien gehandelt hat.

Für eine solche Annahme würde folgendes sprechen:

Der dritte Finger der *Archaeopteryx*-Hand ist an beiden Händen des Berliner Exemplars nach vorne unter den zweiten Finger derart vorgestreckt, daß die Kralle nach vorne sieht.<sup>1)</sup> Dies beweist, daß die Hand nach vorne und ein wenig nach innen gedreht war.

Die Schwungfedern sind sicher nur mit dem Metacarpale des zweiten Fingers, aber mit keiner Phalange in Verbindung gestanden.

Da die Schwungfedern an der dorsalen Seite des Metacarpale II angeheftet gewesen sind<sup>2)</sup> — die Verbindung war sicher eine sehr lockere — so ist es wohl möglich, daß die drei freien Finger durch eine Zwischenfingerhaut verbunden waren.<sup>3)</sup>

Obwohl wiederholt, namentlich in letzter Zeit, darauf hingewiesen wurde, daß *Archaeopteryx* ein „echter“ Vogel sei, so muß doch betont werden, daß er, gerade im Handbau und in der fehlenden Beziehung zwischen Fingerphalangen und Schwungfedern, als ein äußerst primitiver Vogeltypus, richtiger als ein „Zwischenglied“ anzusehen ist, ganz abgesehen von den zahlreichen anderen Merkmalen, die ihn in nähere Beziehung zu den Reptilien bringen.

<sup>1)</sup> Es ist sehr wichtig, daß diese Drehung noch bei den Straußen erhalten ist, wo die ganze Hand bei den von mir untersuchten Exemplaren im k. k. Hofmuseum in Wien nach vorne gedreht erscheint.

Auch im Embryonalzustande anderer Vögel ist die Hand ursprünglich nach vorne und innen gedreht.

„The wings at the end of the 7<sup>th</sup> day are tweetoed webbed paws, with all the digits turned inwards.“ (W. K. Parker, P. Z. S. London, 1887, l. c., p. 56.)

<sup>2)</sup> „Originally on the dorsal surface of the arm and manus there took place a special modification of the scales or feather foretypes by which rows of these were directed backwards in the ‚primitive embryonic‘ position of the limb.“ (Richard S. Wray, On some Points in the Morphology of the Wings of Birds. — P. Z. S. London, 1887, p. 353.)

<sup>3)</sup> „The ancestral form of the avian manus was probably a webbed form . . . from this ‚webbed paw‘ was developed the starting point of the wing, by special modification of the scales or feather foretypes on the dorsal surface.“ (R. S. Wray, ibidem, p. 353.)

## XV. Die Herkunft der Vögel und Theropoden von arboricolen Avidinosauriern.

Die ethologische Analyse von Hand und Fuß der Theropoden und Vögel hat uns zu einem unerwarteten Ergebnis geführt.

Daß die Vögel von arboricolen Vorfahren abzuleiten sind, ist schon vor langer Zeit angenommen worden;<sup>1)</sup> erst kürzlich sind andere Auffassungen in den Vordergrund getreten, nach welchen sowohl die Vögel als auch die Pterosaurier von laufenden, terrestrischen Ahnen abzuleiten wären.

Wir sind dagegen zu dem Schlusse geführt worden, daß die Pterosaurier ebenso von arboricolen Vorfahren abstammen als die aus einer ganz anderen Wurzel entsprungenen Vögel und daß die Erwerbung des Flugvermögens in beiden Gruppen eine Folgeanpassung des arboricolen Lebens darstellt.

Ich habe hier den Nachweis zu führen versucht, daß auch die theropoden Dinosaurier, welche morphologisch mit den Vögeln die größte Ähnlichkeit unter allen Dinosauriern besitzen, von arboricolen Vorfahren abstammen.

Dadurch ist die Frage nach der Herkunft der Vögel in ein anderes Licht gerückt worden. Wenn sowohl die den Vögeln nahe verwandten Theropoden als auch die Vögel selbst von arboricolen Vorfahren abzuleiten sind, so liegt der zwingende Schluß nahe, daß beide Gruppen einem und demselben Stamme entsprossen sind.

Es sind Anzeichen dafür vorhanden, daß diese arboricole Ahnengruppe der Theropoden und Vögel vor der Annahme der arboricolen Lebensweise während der terrestrischen Vorstufe eine grabende oder scharrende Lebensweise führte, aber diese Ansicht kann mit Rücksicht auf die einstweilen noch geringen etholo-

---

<sup>1)</sup> O. C. Marsh: Jurassic Birds and their Allies. — Amer. Journ. Sci. (3), XXII, Nov. 1881, No. 131, p. 337—340.

„The nearest approach to birds now known would seem to be in the very small Dinosaurs from the American Jurassic . . . Some of these diminutive Dinosaurs were perhaps arboreal in habit“ (p. 340).

Einen morphologischen Beweis dieser Hypothese hat Marsh aber nicht durchgeführt.

gischen Anhaltspunkte nur den Charakter einer Vermutung beanspruchen.

Daß die Vögel und Dinosaurier aus einer gemeinsamen Gruppe entsprungen sein müssen, ist schon vor langer Zeit von Huxley, später von vielen anderen Forschern, zuletzt von Nopcsa, Huene, Hay und Versluys erörtert worden. Fraglich blieb immer noch der Grad der Verwandtschaft und der Zeitpunkt der Spaltung beider Stämme.

Die Theropoden selbst können in der heute allgemein angenommenen systematischen Umgrenzung nicht als die Vogelahn bezeichnet werden. Alle bisher bekannten Theropoden sind von der arboricolen Lebensweise bereits zur terrestrischen übergegangen und schon in der Trias sehen wir die arboricolen Adaptationen wieder langsam verschwinden.

Wir haben vorläufig keine sicheren Anhaltspunkte dafür, daß die Stammgruppe der Vögel und Dinosaurier Merkmale besessen hat, die ihre Zugehörigkeit zu den Theropoden beweisen würden. Ich meine jedoch, daß diese arboricole Stammgruppe eher zu den Dinosauriern zu stellen wäre als zu den primitiveren Diaptosauriern; statt sie mit den Parasuchiern zu verbinden, wird es geratener sein, sie als „Avidinosauria“ den Dinosauriern anzuschließen. Dies sind aber schließlich nur Fragen der Konvention, so lange wir noch nichts Näheres über diese Tiere kennen, die bisher nur durch wenige, bereits wieder einseitig für die terrestrische Lebensweise spezialisierte Vertreter bekannt sind, als welche ich *Scleromochlus*, *Hallopus* und *Stagonolepis* betrachten möchte. Ich pflichte vollkommen Versluys bei, wenn er sagt, daß die Grenzen zwischen Diaptosauriern und Dinosauriern vielleicht immer von persönlichen Ansichten abhängig bleiben werden, ebenso wie die Grenze zwischen Cetaceen und Raubtieren, um ein Gegenstück aus der Phylogenie und Systematik der Säugetiere zum Vergleiche anzuführen.

Wenn aber auch diese Fragen noch in Dunkel gehüllt sind, so darf wohl als ein, wenn auch sehr geringes Ergebnis der durchgeführten ethologischen Analyse bezeichnet werden, daß die Vögel und Theropoden von einer gemeinsamen arboricolen Stammgruppe mit Kletterfüßen abstammen, aus der einer-

seits die Theropoden zur terrestrischen Lebensweise frühzeitig zurückgekehrt sind, während bei den arboricol gebliebenen Vögeln erst lange Zeit nach Erwerbung des Flugvermögens die Rückkehr zum terrestrischen Leben eintrat. Und ein weiteres Ergebnis, das aus dem ersten hervorgeht, ist der Schluß, daß die Spaltung zwischen den Vögeln und Theropoden sehr weit zurückliegt und wahrscheinlich in den Anfang der Triasformation fällt.

---

### Inhaltsübersicht.

---

	Seite
I. Übersicht der passiven und aktiven Flugtiere . . . . .	145
II. Das Flugvermögen von <i>Archaeopteryx</i> . . . . .	150
III. Die Funktion des Hallux bei den Vögeln . . . . .	154
IV. Die Reduktion des Hallux bei den Vögeln . . . . .	155
V. Die Opponierbarkeit des Hallux bei einer Gruppe der ältesten Dinosaurier . . . . .	156
VI. Die Reduktion des Hallux bei den laufenden und springenden Dinosauriern . . . . .	159
VII. Die Homologie der Finger der Vögel und der theropoden Dinosaurier . . . . .	162
VIII. Das Längenverhältnis der Finger bei den Vögeln und theropoden Dinosauriern . . . . .	167
IX. Die Funktion der Fingerkrallen von <i>Opisthocomus cristatus</i> . . . . .	170
X. Körperhaltung und Lokomotion bei den bipeden Dinosauriern . . . . .	171
XI. Die Funktion von Hand und Fuß der ältesten theropoden Dinosaurier . . . . .	175
XII. Die arboricole Lebensweise der Vorfahren der Theropoden . . . . .	177
XIII. Die arboricole Lebensweise der Vorfahren der Vögel . . . . .	181
XIV. Die Erwerbung des Flugvermögens der Vögel . . . . .	184
XV. Die Herkunft der Vögel und Theropoden von arboricolen Aviodinosauriern . . . . .	189

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [61](#)

Autor(en)/Author(s): Abel Othenio

Artikel/Article: [Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. 144-191](#)