Urvögel

Archaeopterygiformes

von Dr. Burkhard Stephan, Berlin

3., überarbeitete Auflage

Mit 108 Abbildungen

Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg Lutherstadt · 1987

Vorwort

Bei Erscheinen der 1. Auflage vorliegender Schrift 1974 lag die Beschreibung des 5. Urvogel-Skelettes noch nicht vor, es konnte jedoch noch ein Hinweis auf dieses wichtige Ereignis aufgenommen werden. Erst in der 1979 erschienenen 2. Auflage war es möglich, dieses gut erhaltene Skelett gebührend zu berücksichtigen.

Durch diesen Fund erlebte die Diskussion über die Urvögel einen neuen Aufschwung. Es erschienen Arbeiten über die Abstammung der Vögel, die wahrscheinliche Lebensweise der Urvögel und viele andere Fragen. So ergaben sich bereits für die 2. Auflage beträchtliche Ergänzungen und z. T. Veränderungen. Das Literaturverzeichnis wurde um etwa 60 Titel erweitert. In das Literaturverzeichnis der vorliegenden 3. Auflage sind weitere 80 Titel aufgenommen. Diese Zahlen sind auch Ausdruck des intensiven Bemühens um die Klärung z. T. recht weitreichender Fragen.

Ein Höhepunkt in der Urvogelforschung war die 1984 in Eichstätt abgehaltene erste Internationale *Archaeopteryx*-Konferenz mit 66 Teilnehmern aus 13 Ländern. Die Proceedings dieser Konferenz, herausgegeben von M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl und P. Wellnhofer, erschienen 1985. Sie vermitteln einen Einblick in die Vielfalt der oftmals kontrovers diskutierten Probleme.

Die „Urvögel" haben eine sehr gute Aufnahme gefunden, wie die Rezensionen und andere Stellungnahmen sowie die Notwendigkeit einer weiteren Auflage zeigen. Diese Zusammenstellung der Fakten, Meinungen und Theorien, dieser Überblick über den Stand der Forschung und Diskussion kommt einem Bedürfnis breitester Kreise entgegen, und es ist besonders erfreulich, daß der Band an Hochschulen und Schulen für Lehre und Unterricht genutzt wird.

125 Jahre Urvogelforschung — die ersten Publikationen erschienen 1861 — belegen das wachsende Interesse an diesen wissenschaftlich so bedeutsamen Fossilien.

Auch dieses Mal wurde ich auf vielfältige Weise unterstützt. Mein Dank gilt vor allem Prof. Dr. M. Barthel, Berlin, S. Eck, Dresden, Dr. Kh. Fischer, Berlin, Dr. J. Helms, Berlin, F. Hingkeldey, Erfurt, Dr. E. Kurotschkin, Moskau, Dr. S. L. Olson, Washington, Doz. Dr. D. S. Peters, Frankfurt/Main, Dr. J. M. V. Rayner, Bristol, Dr. G. Viohl, Eichstätt.

Frau V. Heinrich fertigte wiederum Fotokopien und Zeichnungen an.

Berlin, April 1986 B. Stephan

Inhalt

1. Einleitung 6

2. Die Fossilfunde und ihre Geschichte 8
   2.1. Die Fossilfunde 8
   2.2. Die Fundorte 35
   2.3. Die Fundgeschichte 35

3. Beschreibung der Funde und ihr Vergleich 39
   3.1. Das Skelett der Urvögel 39
      3.1.1. Der Schädel 39
      3.1.2. Die Wirbelsäule 51
      3.1.3. Die Rippen 52
      3.1.4. Die Bauchrippen 53
      3.1.5. Der Schultergürtel 53
      3.1.6. Die Vorderextremität 55
      3.1.7. Der Beckengürtel 61
      3.1.8. Die Hinterextremität 64
      3.1.9. Die Pneumatizität des Skeletts 68
   3.2. Die Befiederung 68
      3.2.1. Die Befiederung der Flügel 69
      3.2.2. Die Befiederung des Schwanzes 76
   3.3. Das Gehirn 76
   3.4. Vergleich zwischen den Funden 77

4. Die verwandtschaftlichen Beziehungen und die Abstammung der Urvögel 85
   4.1. Thecodontier-Abstammung der Vögel 90
   4.2. Dinosaurier-Abstammung der Vögel 95
   4.3. Krokodylomorphen- und Krokodil-Abstammung der Vögel 100
   4.4. Weitere Vorstellungen 100
   4.5. Die Zuordnung der Vögel zu den Reptilien 100

5. Taxonomie 102

6. Existenzbedingungen und Lebensweise der Urvögel 112
   6.1. Die Existenzbedingungen während der Jura-Zeit 112
   6.2. Die Existenzbedingungen der Urvögel im Gebiet der Fundorte . . . 114
      6.2.1. Geographie 114
      6.2.2. Klima 115
      6.2.3. Vegetation 117
   6.3. Die Verbreitung der Urvögel 117
   6.4. Die Nahrung der Urvögel 118
   6.5. Die Fortpflanzungsorte der Urvögel 118
   6.6. Die Fortbewegung der Urvögel 119
      6.6.1. Das Fliegen 119
      6.6.2. Die Haltung der angelegten Flügel 125
      6.6.3. Die Benutzung der Fingerkrallen 126
      6.6.4. Der Gebrauch der Hinterextremitäten 130
   6.7. Die Fossilisation der Urvögel 133

7. Die Evolution von den Archosauriern zu den Vögeln 136
7.1. Die Bedeutung der Urvögel als Modell für die Evolution von den Archosauriern zu den Vögeln 136
7.2. Die Entstehung neuer Vogelarten 138
7.3. Evolutive Wandlungen während der Stammesgeschichte von bestimmten Archosauriern zu den Vögeln 140
Der Schädel 140
Die Gehirnentwicklung 142
Die Vorderextremität 144
Die Flügelbefiederung 144
Die Hinterextremität 145
Der Rumpf 145
Der Schwanz 146
Die embryonale und postembryonale Entwicklung 149
Die Warmblütigkeit 156
7.4. Modelle und Vorstellungen zur Entstehung und Weiterentwicklung der Vogelfedern 157
7.4.1. Die Entstehung der Federn 157
7.4.2. Die primären Funktionen der Federn 163
7.5. Modelle zur Evolution des Vogelfluges 170

8. Rekonstruktionen 183

9. Schlußbetrachtungen 200

10. Literatur 202

11. Register 211

1. Einleitung

Warum lautet der Titel dieser Schrift nicht „Der Urvogel", sondern „Urvögel"? Deshalb, weil schon in der Überschrift zum Ausdruck kommen soll, daß nicht nur eine Urvogel-Art gelebt hat. Diese Behauptung ist selbst dann richtig, wenn man meint, alle bisher gefundenen Exemplare von Urvögeln müßten zu einer Art gerechnet werden. Das ist ein Problem, das uns die Vielfalt in der Natur stellt, das es mit Hilfe der Bewertung der Merkmale zu lösen gilt. Aber gerade in der Bewertung der Merkmale scheiden sich die Geister. Was für den einen individuelle Unterschiede sind, faßt der andere als Artunterschiede auf. Auf welchem Tatsachenmaterial fußen die Aussagen? Wie steht es um die objektiven Kriterien?

Hauptanliegen des Buches ist es, einen Überblick unseres Wissens über eine so interessante Tiergruppe zu geben und den Leser am Meinungsstreit teilhaben zu lassen.

Um die Urvögel richtig begreifen zu können, müssen sie auch historisch, d. h. im Zusammenhang mit ihren vermutlichen Vorfahren und den heute lebenden Vögeln betrachtet werden. Daher werden zunächst die Fossilfunde vorgestellt und ihre Aufbewahrungsorte genannt. Ihre Geschichte ist nur kurz skizziert. Voraussetzung für die Erörterung von Abstammung und Evolution der Urvögel und Vögel ist die Beschreibung der Fossilfunde. Danach können die Vorfahren der Urvögel aufgespürt werden. Der Vergleich dieser Urvogel-Vorfahren mit den rezenten Vögeln verdeutlicht, wie groß der Evolutionsschritt von jenen bis zu diesen ist, wie umfassend bei der Weiterentwicklung Körper und Lebensweise der Urvogel-Vorfahren umgestaltet worden sind, daß bei weitem nicht nur Befiederung und Skelett diese Höherentwicklung kenntlich machen.

Die Urvögel sind Modelle für die Evolution von bestimmten Archosauriern zu den Vögeln. Die Eingliederung der Urvögel ins System der Tiere ergibt sich wiederum aus ihrer phylogenetischen Stellung. Diese genauer zu bestimmen ist das Anliegen vieler Beiträge. Viele Autoren befassen sich mit der wahrscheinlichen Lebensweise der Urvögel, der Entstehung und Weiterentwicklung der Vogelfeder und der Evolution des Vogelfluges. Zu all diesen Problemen gehen die Meinungen noch recht weit auseinander. Entsprechend unterschiedlich sind die Rekonstruktionen sowohl von Urvögeln als auch von Vorstufen der Entwicklung (Proavis). Diese hypothetischen Zwischenglieder, die Skizzierung von „Missing links" erleichtert die weitere Suche von Fossilien, die uns unsere Überlegungen bestätigen oder auch widerlegen.

Der Meinungsstreit über die Urvögel begann kurz nach Erscheinen von Ch. D a r w i n s Buch über die Abstammung der Arten, durch das auch in der Biologie dem Entwicklungsgedanken zum Durchbruch verholfen wurde. Die ersten beiden Urvogelfunde wurden sofort sowohl von den Gegnern als auch von den Anhängern der Evolutionstheorie in die weltanschauliche Ausein-

andersetzung einbezogen. Die Unterstellung, die Federabdrücke der Fossilien seien Fälschungen, gibt es ebenso lange wie den wissenschaftlichen Meinungsstreit über die Urvögel. Nach der Internationalen Urvogel-Konferenz 1984 in Eichstätt fühlten sich Kreationisten bemüßigt, diese bereits im vorigen Jahrhundert überholte Behauptung erneut in die Diskussion zu bringen, so daß im Konferenz-Band gegen diese von Wissenschaftlern vorgetragene unwissenschaftliche Behauptung im Rahmen einer Kampagne gegen den Darwinismus Stellung genommen werden mußte (Rietschel 1985). Der Kreationismus ist eine Richtung des Konservatismus der Gegenwart (s. hierzu Stephan 1982, Mocek 1986).

In Anbetracht der vielen noch offenen Fragen hilft jeder Fund – und auf solche hoffen wir – Details zu klären und das Bild zu vervollständigen. Unschätzbar ist der Wert eines jeden Fossilfundes für die Phylogenetik und die Evolutionsforschung. Um so einmütiger ist die Unterstützung solcher Bemühungen um Gesetzesbestimmungen, die den Schutz dieser wertvollen Fossilien gewährleisten und garantieren, daß auch die in Privathand befindlichen Stücke ohne Einschränkung der Forschung zugänglich sind (s. hierzu Hecht, Ostrom, Viohl u. Wellnhofer 1985).

2. Die Fossilfunde und ihre Geschichte

2.1. Die Fossilfunde

Bisher sind sechs Nachweise für die Existenz von Urvögeln erbracht worden.

Erster Fund: 1860 — Abdruck einer Feder. Platte und Gegenplatte mit Resten der Federsubstanz (schwarz). Die Hauptplatte befindet sich im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Bereich Paläontologisches Museum, die Gegenplatte in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München (Abb. 1).

Zweiter Fund: 1861 — Skelett (Londoner Exemplar). Verband der Skelettelemente weitgehend aufgelöst. Vom Schädel ist nur ein kleiner Teil erhalten. Abdrücke von Schwanz- und Schwungfedern (Abb. 2—11).

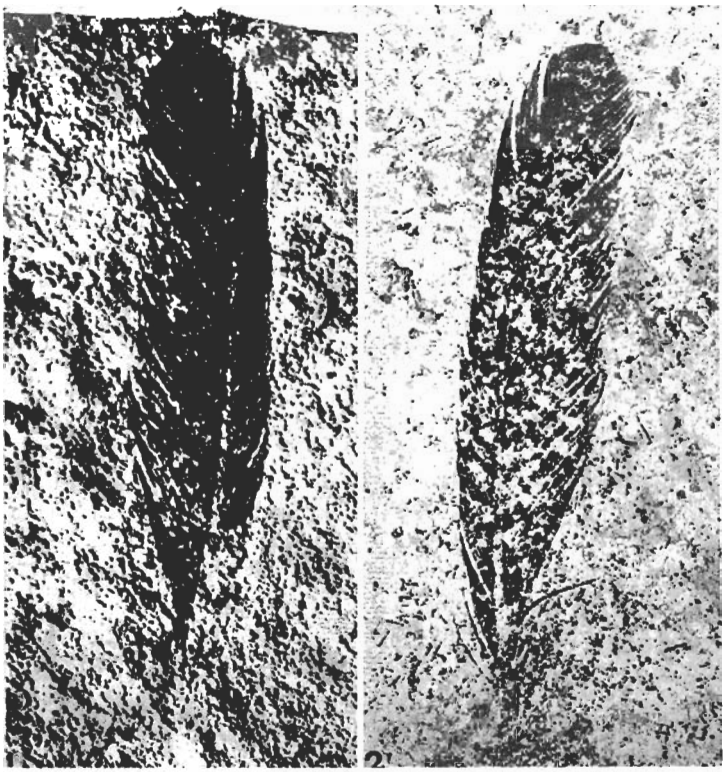

Abb. 1. Erster Nachweis von einem Urvogel: Abdruck einer Feder. Aus de Beer 1954

Dritter Fund: 1877 — Skelett (Berliner Exemplar). Skelettelemente im Verband. Ein Teil der Hinterhauptpartie fehlt. Mit Abdrücken des Groß- und z. T. des Kleingefieders (Abb. 12–15).

Vierter Fund: 1956 — Skelett (Maxberger Exemplar). Reste des Skeletts mit unscharfen Abdrücken von Federn (Abb. 16–20).

Fünfter Fund: 1857 geborgene Platte mit Skelett-Teilen (Teyler Museum, Haarlem), die nun als Reste eines Urvogels erkannt sind (O s t r o m 1970) (Abb. 21 u. 22).

Sechster Fund: 1951 — gut erhaltenes Skelett eines kleinen Exemplares (Eichstätter Exemplar) (Abb. 23–25).

Legenden für die Abbildungen 3, 5, 7, 9, 17, 19 und 20

A	Armschwinge
Ac	Acetabulum
BS	Basisphenoid
C	Costa
Ca	Carpale
CauV	Schwanzwirbel
CeV	Halswirbel
Cor	Coracoid
d	Digitus (Zehe, Finger)
F	Femur
fd	Depression durch Fraktur
Fi	Fibula
Fl	Flocculus des Cerebellum
Fm	Foramen magnum
Fr	Frontale
Fu	Furcula
G	Gipsblock
Ga	Gastralia
Gh	Großhirnhemisphäre
Gk	Gehirnkapsel
GeK	Gehörkapsel
GeR	Gehörregion
Gst	Gehirnstamm
H	Handschwinge
Hu	Humerus
Il	Ilium
Is	Ischium
K	Kralle
l.	links
Me	Metacarpale
MFr	Mediankante vom linken Frontale
Mh	Mittelhirn, Lobus opticus
MP	Mediankante vom linken Parietale
MT	Metatarsale
N	Nasale
OcR	Occipitalregion
Ol	Lobus olfactorius
OlR	Olfactoriusregion
Op	Lobus opticus
P	Parietale
PaR	Palatinumregion
Ph	Phalanx
PM	Praemaxillare
Pu	Pubis
QR	Quadratumregion
R	Radius
r.	rechts
Sc	Scapula
Sk	Schädelknochen
St	Sternum
T	Tibia
Tm	Tarsometatarsus
TV	Thoracalwirbel
U	Ulna

Abb. 2. Londoner Exemplar. Aus de Beer 1954

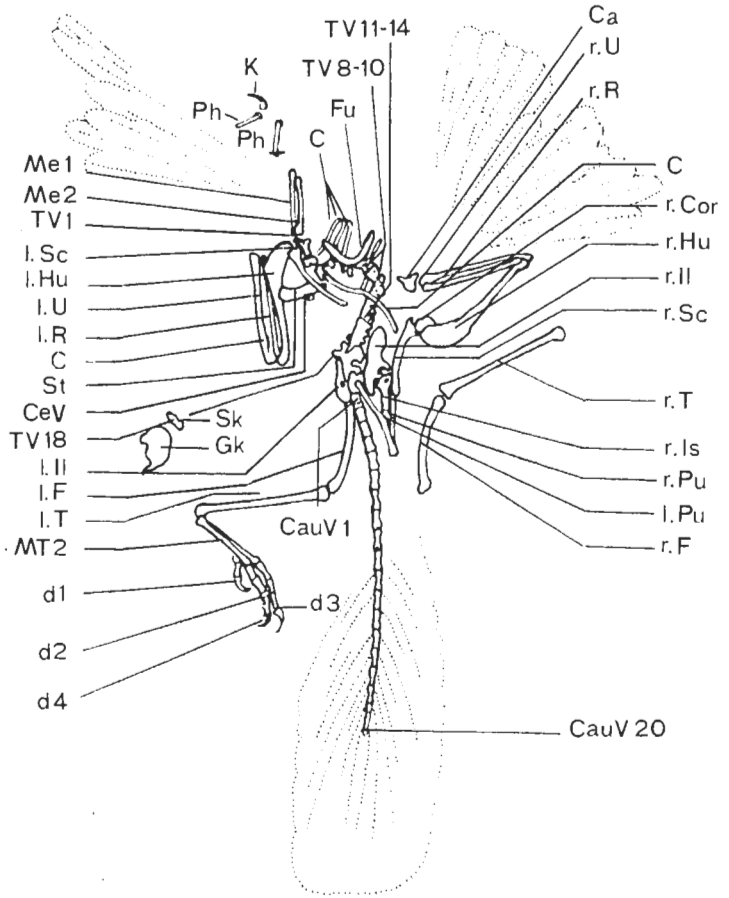

Abb. 3. Erklärung zu Abb. 2 Aus de B e e r 1954. Legenden s. S. 9

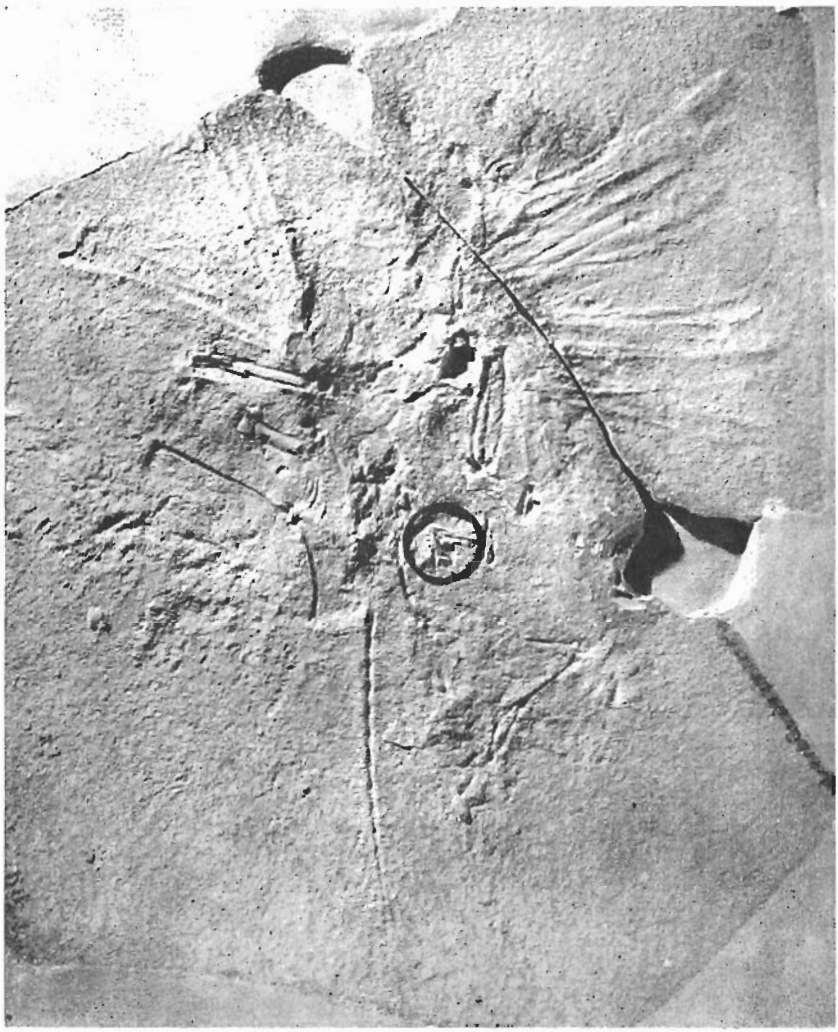

Abb. 4. Londoner Exemplar, Gegenplatte. Aus de Beer 1954

2.2. Die Fundorte

Alle Funde stammen aus dem Solnhofener lithographischen Schiefer (Malm Zeta 2) (Abb. 26). Stratigraphisch gehören diese Plattenkalke zum unteren Teil des Unteren Thiton (Jura-Zeit). Die gesamten Solnhofener Plattenkalke mit einer Ausdehnung von 70 × 30 km und einer Mächtigkeit bis zu 95 m wurden in höchstens 500 000 Jahren abgelagert und zwar in Depressionen zwischen Riffen, in sogenannten Wannen. Das Gestein ist auf die Südliche Fränkische Alb (Bayern) beschränkt, wo es in der Langenaltheimer Haardt bei Solnhofen und bei Eichstätt – etwa 14 km Luftlinie östlich von Solnhofen – abgebaut wird.

2.3. Die Fundgeschichte

Heller (1959) ist der Geschichte der ersten vier Funde nachgegangen und hat berichtigt, was mitunter falsch dargestellt worden ist.

Der erste Nachweis eines Urvogels kam als Abdruck einer Feder 1860 in Solnhofen im Kohlerschen Anteil des Gemeindesteinbruchs zutage. Dieser wurde H. v. Meyer zugesandt und dessen briefliche Stellungnahmen veröffentlicht (1861a und b). Der zweite Brief sei im Wortlaut wiedergegeben:

„Nachträglich zu meinem Schreiben vom 15. verflossenen Monats kann ich ihnen nunmehr mittheilen, dass ich die Feder von *Solenhofen* nach allen Richtungen hin genau untersucht habe und dabei zu dem Ergebnis gekommen bin, dass sie eine wirkliche Versteinerung des lithographischen Schiefers ist und vollkommen mit einer Vogel-Feder übereinstimmt. Zugleich erhalte ich von Herrn Obergerichtsrath Witte die Nachricht, dass das fast vollständige Skelett eines mit Federn bedeckten Thiers im lithographischen Schiefer gefunden worden sey. Von unseren lebenden Vögeln zeige es manche Abweichung. Die von mir untersuchte Feder werde ich mit genauer Abbildung veröffentlichen. Zur Bezeichnung des Thieres halte ich die Benennung Archaeopteryx lithographica geeignet." (Mitteilung an Prof. Bronn vom 30. September 1861).

Die beiden Platten mit dem Federabdruck blieben nicht zusammen. Die eine Platte gelangte in das Museum für Naturkunde Berlin, die andere in die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München. Der von v. Meyer erwähnte Skelett-Fund „stammte aus dem Ottmannschen Bruch in der Langenaltheimer Haardt; seine genaue Lagerstätte befand sich etwa 20 Meter unter der Oberfläche nahe dem Liegenden der Plattenkalke. Das Fossil gelangte zunächst in den Besitz des Landarztes Karl Häberlein (Pappenheim), eines eifrigen Sammlers Solnhofener Versteinerungen, der um einen alsbaldigen Verkauf des als Unikum erkannten Stückes bemüht, vor Abschluß der entsprechenden Verhandlungen weder eine Abbildung, noch eine genauere Beschreibung desselben gestattete. So kam es, daß die wissenschaftliche Welt vorerst nur auf allgemeine Angaben einiger weni-

ger Glücklicher angewiesen war, die Gelegenheit gehabt hatten, das Fundstück in Augenschein nehmen zu können. Zu diesen zählte auch der damalige Oberjustizrat O. J. W i t t e (Hannover), der sogleich die große Bedeutung des Objektes erkannte, dennoch aber nicht verhindern konnte, daß vorgefaßte Meinungen und Irrtümer zu bedauerlichen Unterlassungen führten. Überhaupt ist seine Rolle, die er in der ganzen Angelegenheit ‚*Archaeopteryx*' spielte, m. E. bisher viel zu wenig gewürdigt worden. W i t t e war es nämlich, der in der Absicht, das erd- und lebensgeschichtlich so wertvolle Dokument dem Land Bayern zu erhalten und die Münchener Staatssammlung zum Erwerb zu veranlassen, Prof. J. A. W a g n e r im Sommer 1861 persönlich auf den Fund aufmerksam machte. Letzterer, noch ohne Kenntnis der M e y e r schen Publikationen, verhielt sich indessen diesem Bericht gegenüber völlig ablehnend, weil seiner Ansicht nach ein befiedertes Geschöpf nur ein Vogel sein und ein solcher nach seinem ‚Schöpfungs-System' zur Zeit des Oberjura noch nicht existiert haben konnte. Selbst nachdem A. O p p e l in der Sammlung H ä b e r l e i n das ‚kopflose Skelett des federntragenden Thieres' untersucht und die Angaben W i t t e s voll und ganz bestätigt hatte, konnte sich W a g n e r noch nicht dazu entschließen, seine Meinung zu ändern. Schon der Titel seines Vortrages, den er am 9. November 1861 vor der Akademie der Wissenschaften in München hielt (W a g n e r 1861, S. 146): ‚Ein neues, angeblich mit Vogelfedern versehenes Reptil', läßt seine nach wie vor aufrechterhaltenen Zweifel gegenüber dem rätselhaften Überrest erkennen. ‚Es handelt sich also jetzt [darum] zu ermitteln, ob dieses Thier, welches zugleich Merkmale vom Vogel und vom Reptil aufzuzeigen hat, zu den Vögeln oder zu den Reptilien zu verweisen ist' (W a g n e r 1861, S. 150). Im wesentlichen war es schließlich der lange, den Vögeln völlig fremde Schwanz, der trotz seines Federbesatzes den Ausschlag gab, den Fund für ein Reptil aus der Ordnung der Saurier zu erklären und dieses *Griphosaurus* (d. i. Rätselsaurier) zu nennen. Ausdrücklich lehnt W a g n e r für seinen *Griphosaurus* den Gedanken an ein Zwischen- oder Zwittergeschöpf, das im Sinne D a r w i n s im Übergang vom Saurier zum Vogel begriffen sei, ab, wie er denn überhaupt diese Ansichten als abenteuerlich und von vornherein als phantastische Träume bezeichnet.

Ein Jahr später brachte H. v. M e y e r (1862) nunmehr die ausführliche Beschreibung der Feder von *Archaeopteryx*, die, nach seinen eigenen Worten, selbst bei völliger Übereinstimmung mit denen eines Vogels, keineswegs auch von einem solchen herrühren müsse. Seine auf W i t t e s und O p p e l s Mitteilungen fußenden Äußerungen über den noch immer nicht durch Abbildungen belegten Skelettfund gipfeln darin, daß sich dieses Wesen trotz seiner Befiederung besonders durch den Besitz eines langen Schwanzes von echten Vögeln entferne.

Angesichts der allgemeinen Unsicherheit über die wahre Natur von *Archaeopteryx-Griphosaurus* fällt eine andere, heute längst als irrig erkannte Gedankenassoziation nicht weiter ins Gewicht. Wohl gerade durch seine dienstlich veranlaßte kursorische Untersuchung und damit gewonnene Kenntnis des so umstrittenen Fossils ließ sich O p p e l (1862) dazu verleiten, die von

ihm *Ichnites lithographicus* benannten, eigenartigen dreizehigen ‚Hüpffährten' von Solnhofen allenfalls mit *Archaeopteryx* in Verbindung zu bringen. Diese ernstlich noch von J. Walther (1904, S. 147) vertretene Meinung wurde zwar ebenso wie die andere Deutung (Figurier 1866, Fraas 1866, Winkler 1886), es handle sich um Laufspuren von *Rhamphorhynchus*, von Abel (1912, S. 72) widerlegt, wenn auch noch lange Wirbeltiere, d. h. kleine Dinosaurier, als Urheber angenommen wurden. Die im Lauf der Zeit häufiger beobachteten, später nach dem Vorschlag Nopcsas (1923) als *Kouphichnium lithographicum* (auch *lithograficum!*) bezeichneten Fährten galten nämlich entweder für solche von *Compsognathus* (Abel 1922, S. 460 61 und 1927, S. 513–517), einem Coelurosauriden (Nopcsa 1923, S. 146), oder einem noch völlig unbekannten Tier (Abel 1935, S. 91), während Wilfahrt (1937, S. 330–333) sie auf *Ornitholestes* zurückführen wollte. Neuerdings ist es jedoch, vor allem durch die Arbeiten von Caster (1941), immer fraglicher geworden, ob überhaupt selbst nur ein Teil dieser Fährten etwas mit Wirbeltieren zu tun hat, oder ob diese nicht in ihrer Gesamtheit von *Limulus walchi* (Pfeilschwanzkrebs, *Mesolimulus)* erzeugt wurden, eine Auffassung, die sich mit Recht mehr und mehr durchzusetzen scheint (Piveteau 1955, S. 899, A. Kolb 1957).

Während in Deutschland der Meinungsstreit der berufenen Fachleute über die Zuordnung von *Archaeopteryx* noch hin und her ging, war das Original selbst längst durch Verkauf an das Britische Museum übergegangen" . . . „Die genauen Vorgänge sind in authentischen Berichten wohl erst vor kurzem durch die Veröffentlichungen von De Beer (1954) wirklich bekannt geworden" (Heller 1959, S. 4–5).

Dr. Carl Häberlein hat das Fossil für 700 Britische Pfund an das British Museum (Natural History) in London verkauft, wo es sich noch heute befindet.

Wellnhofer (1985 b) beleuchtet noch einige Details, die im Zusammenhang mit der Beschreibung des jetzigen Londoner Exemplars durch J. A. Wagner im Jahre 1861 stehen. Und zwar ist die Zeichnung, die Albert Oppel angeblich nach seiner Rückkehr von seiner Reise nach Pappenheim in München angefertigt hat, in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München erhalten. Diese Zeichnung stimmt jedoch so sehr mit dem Original überein und ist darüber hinaus seitenverkehrt, daß sie nur nach einem Abguß entstanden sein kann. Da aber C. Häberlein weder eine Abbildung noch einen Abguß zuließ, kann der Abguß nur ohne Erlaubnis des Eigentümers angefertigt worden sein. Das erklärt wiederum, weshalb Wagner die Abbildung in seiner Publikation nicht erwähnt hat, obwohl die Beschreibung auf der Mitteilung seines Assistenten Oppel basiert.

Das Fossil und seine Geschichte erregten die gesamte Öffentlichkeit. In der Tagespresse erschienen hierzu Kommentare. Es wurde sogar die Echtheit des Fossils angezweifelt: Es sei ein Artefakt, es seien „vielmehr einem *Rhamphorhynchus*-Skelett in kunstvoller Weise Federn etwa durch Naturselbstdruck angeätzt oder eingraviert worden . . ." (zit. bei Heller 1959, S. 7).

Die Wissenschaftler stritten sich indessen darüber, ob das Fossil ein Reptil oder ein Vogel sei.

Die erste Beschreibung dieses Fossils und damit die erste Beschreibung von einem Urvogel gab F. R. Owen (1863). Abgebildet wurde das Londoner Exemplar erstmals aber bereits 1882, und zwar in einem Beitrag von H. Woodward vom Britischen Museum (Ostrom 1985 c), also 20 Jahre nach der ersten Abbildung der Feder 1862 durch v. Meyer (s. oben), Owen (1863) bildete das Fossil ebenfalls ab.

Ein zweites Skelett wurde erst 16 Jahre später im Dörrschen Steinbruch an der Wegscheidt auf dem Blumenberg bei Eichstätt entdeckt. Die Gesteinsplatten gelangten für 140 Deutsche Mark in den Besitz von Ernst Häberlein, einem Sohn von Karl Häberlein. Über die Vorgänge bis zur Eingliederung des Fossils in die Sammlungen des Mineralogischen Museums der Universität zu Berlin – jetzt Paläontologisches Museum, Bereich des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin – berichteten W. Dames (1884) und dessen Sohn R. Dames (1927). Das Fossil wurde einstweilen von W. v. Siemens für 20 000 Mark gekauft, bis der Staat in der Lage war, ihm das Geld zurückzuerstatten. Siemens hat dann auch dafür gesorgt, daß W. Dames mit der Beschreibung beauftragt wurde (Dames 1884, s. Heller 1959).

Viohl (1985 b) widmet sich speziell den Verkäufern des Londoner und des Berliner Exemplars und veröffentlicht die von Friedrich Hingkeldey aus Erfurt, einem Urenkel von Carl F. Häberlein und mit 91 Jahren Teilnehmer der Eichstätter Konferenz 1984, zur Verfügung gestellten Fotos. Carl F. Häberlein (Solnhofen 28. 10. 1787 – Pappenheim 20. 2. 1871) bekam von seinen Patienten, die nicht zahlen konnten, oftmals anstelle von Geld Fossilien. Sein Sohn Ernst Otto Häberlein (3. 7. 1819 Pappenheim – 18. 2. 1896 Pappenheim, zwischendurch in Weidenbach bei Ansbach wohnhaft) zahlte lt. Aussage der Enkelin Elmira Kindler, Grönenbach, 2 000 Mark für das jetzige Berliner Exemplar, und zwar soll dies nicht 1877, sondern 1876 gewesen sein. Er bot das Stück für 15 000 fl = 25 710 Mark, zunächst der Bayerischen Staatssammlung in München an und, da die hohe Summe nicht aufgebracht werden konnte, danach zusammen mit der Kollektion Solnhofener Fossilien für 36 000 Mark zum Kauf durch eine deutsche Institution. Auch dieser Verkauf konnte nicht realisiert werden. Schließlich schoß W. v. Siemens dem Preußischen Staat die zum Erwerb erforderliche Summe vor. Später kaufte der Preußische Staat auch die übrige Kollektion von E. O. Häberlein. Das große Verdienst von C. F. und E. O. Häberlein besteht vor allem darin, diese wichtigen Fossilien der Wissenschaft zugänglich gemacht zu haben.

Ein drittes Skelett konnte erst 1956 im Steinbruch von Herrn E. Opitz geborgen werden und stammt somit, wie das „Londoner" Exemplar, aus dem Gebiet von Langenaltheim. Das Fossil wurde von F. Heller (1959), sein Fundort und die Fundschicht von K. Fesefeldt (in: Heller 1959) beschrieben. Die Langenaltheimer Haardt, aus der nun zwei Skelette von Urvögeln stammen, bildet den westlichen Teil des Solnhofener Plattenkalk-Ge-

biets. Beide Fundorte (des ersten und des dritten Skeletts) liegen nur etwa 250 Meter voneinander entfernt. Beide wurden im tieferen Profilteil der Oberen Schiefer, aber in verschiedenen Horizonten gefunden. Das dritte Skelett war im Museum des Solnhofener Aktienvereins auf dem Maxberg bei Solnhofen ausgestellt. Es befindet sich in Privatbesitz von E. Opitsch, Pappenheim. 1974 wurde es zurückgefordert und ist seitdem der Forschung nicht mehr zugänglich (Wellnhofer 1985 b).

1970 gelang es, einen als Flugsaurier *Pterodactylus crassipes* von v. Meyer (1857) beschriebenen Skelett-Rest als den eines Urvogels zu erkennen (Ostrom 1970). Platte und Gegenplatte befinden sich im Teyler Museum in Haarlem. Niederlande. Sie wurden 1855 in Riedenburg, etwa 40 km östlich von Eichstätt und 52 km östlich von Pappenheim geborgen.

Ein fünftes Skelett wurde 1951 im Steinbruch von X. Frey auf der Petershöhe bei Workerszell bei Eichstätt gefunden und erst 1973 durch F. X. Mayr bekanntgemacht (Mayr 1973). Mayr hatte das Exemplar vorher erworben (Viohl 1976). Die Bearbeitung nahm Wellnhofer (1974) vor. Platte und Gegenplatte sind Eigentum der Naturwissenschaftlichen Sammlungen der Diözese Eichstätt. Das Exemplar ist seit 1976 im Jura-Museum Eichstätt, das sich in der Willibaldsburg bei Eichstätt befindet, ausgestellt (Viohl 1976, 1978, Wolf 1978).

Anmerkung: Ob es sich bei dem Fund aus den Lithographischen Plattenkalken von Santa Maria de Meya (Lérida) – Oberer Jura Spaniens – tatsächlich um den Abdruck einer Feder (Condal 1955) handelt, ist nicht mit Gewißheit zu sagen. Nach Daber (1975) könnten es ebenso gut aufgegliederte Pflanzenteile sein.

3. Beschreibung der Funde und ihr Vergleich

3.1. Das Skelett der Urvögel

3.1.1. *Der Schädel*

Dames (1882) hatte durch Freipräparieren des Schädels des Berliner Exemplars neue Einsichten gegenüber Vogt (1879) und Marsh (1881) erhalten können. Er beschreibt einzelne Teile, gibt aber keine Abbildungen. Im Unterschied zu Marsh, der angenommen hatte, die Zähne hätten in einer Rinne gesessen, meinte er, daß jeder Zahn in einer Alveole steckte.

Erst viele Jahre später wurden weitere Präparationen durch Tornier und Petronievics bzw. unter der Leitung von Petronievics vorgenommen. Petronievics (1925) schließt sich Dames (1882) an, kann aber weitere Details klären. Ausführliche Beschreibungen geben Heilmann (1926) und de Beer (1954).

Der Schädel ist in einem relativ schlechten Erhaltungszustand. Die dünnen und zarten Knochen sind stark zusammengedrückt und durch das Gewicht der darüber liegenden Schichten teilweise zerquetscht worden.

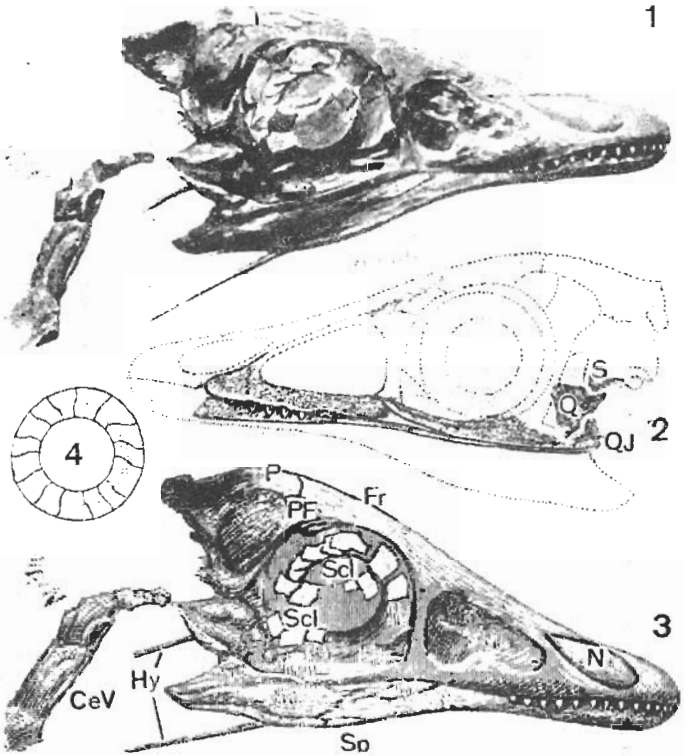

Abb. 27. Schädel des Berliner Exemplars. 1 Rechte Seite, nach dem Original gezeichnet durch H e i l m a n n ; 2 linke Seite, ergänzt; 3 Erklärung zu 1; 4 Skleralring von *Mergus serrator*. Aus H e i l m a n n 1926. CeV Halswirbel, Fr Frontale, Hy Hyoideum, N Nasale, P. Parietale, PF Postfrontale, Q Quadratum, QJ Quadratojugale, S Squamosum, Scl Skleralplatten vom Skleralring, Sp Spleniale

Das Berliner Exemplar ist am Hinterhaupt beschädigt (Ab. 27). Der erste Halswirbel ist unvollständig, liegt aber an der richtigen Stelle. Das Foramen magnum (Hinterhauptsloch) ist nach hinten gerichtet und nicht nach unten. H e i l m a n n (1926) knüpft an die Beschreibung von *Ichthyornis* durch M a r s h an, nach der die Condylen (Gelenkhöcker) nach hinten gerichtet sind und die darüber liegenden Occipital(Hinterhaupts-)teile des Schädels vertikal liegen. Auch bei rezenten Vögeln kommt es vor, daß das Hinterhauptsloch nach hinten gerichtet ist (z. B. bei den Kormoranen, *Phalacrocorax*). Der bipeden Lebensweise, d. h. dem Gang auf zwei Beinen, widerspricht die Richtung des Hinterhauptsloches nicht, weil ja die Halswirbelsäule der Vögel S-förmig gekrümmt ist. Sie war es auch schon bei den Urvögeln.

Heilmann hat auf seiner Zeichnung (Abb. 27) die erkennbaren Details gut sichtbar wiedergegeben. Postfrontale (PF) und Naht zwischen Parietale (P) und Frontale (Fr) sind gut erkennbar. Auf der linken Schädelseite (mittlere Abbildung) sind Quadratum (Q), ein Teil des Squamosum (S) und des Quadratojugale (QJ) sichtbar.

Auffällig ist das große Orbitalfenster mit dem Skleralring (auch Sklerotikalring), von ihm sind 14 Elemente erhalten. Bei den rezenten Vögeln schwankt ihre Zahl zwischen 10 und 17 (Heilmann 1926). Der abgebildete Ring von einem Mittelsäger *(Mergus serrator)* hat 15 Elemente, und er zeigt, wie irregulär sie liegen und sich auch überlappen können. Solche Skleralringe sind bei vielen archaischen Amphibien und Reptilien vorhanden und am schönsten bei Fisch- und Flugsauriern ausgebildet.

Das Londoner Exemplar dürfte nach Wellnhofer (1974) nicht mehr als 4 Praemaxillarzähne gehabt haben, im Maxillare fand er noch 3 Zähne.

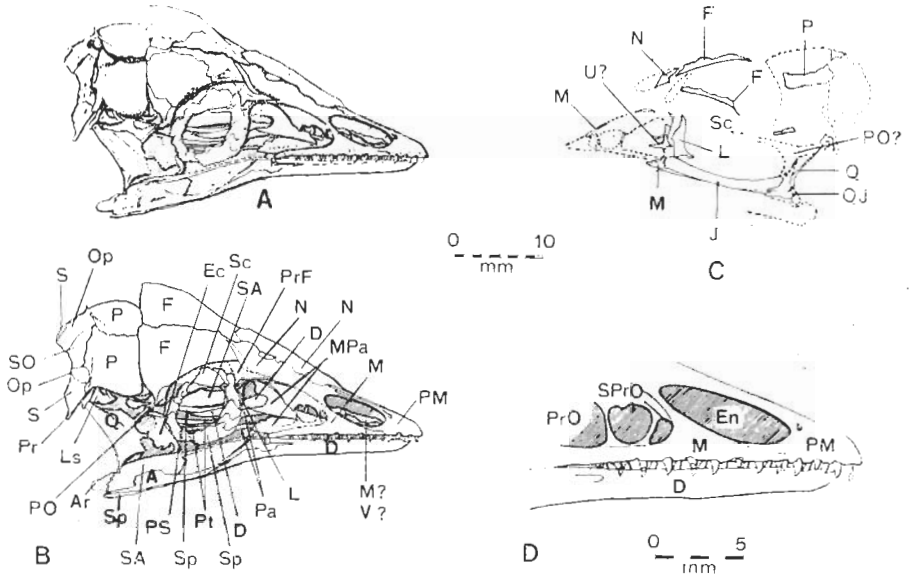

Abb. 28. Schädel des Eichstätter Exemplars. Aus Wellnhofer 1974. A und B Hangendplatte, C Liegendplatte. Gestrichelte Linien = Umrisse von Knochenabdrücken. D Ober- und Unterkiefer mit Bezahnung.
A Angulare, Ar Articulare, D Dentale, Ec Ectopterygoid, En äußere Nasenöffnung, F Frontale, J Jugale, L Lacrymale, Ls Laterosphenoid, M Maxillare, MPa Maxillo-Palatinum, N Nasale, Op Opisthoticum, P Parietale, Pa Palatinum, PM Praemaxillare, PO Postorbitale, Pr Prooticum, PrF Praefrontale, PrO Praeorbitalöffnung, PS Parasphenoid, Pt Pterygoid, Q Quadratum, QJ Quadratojugale, S Squamosum, SA Surangulare, Sc Scleralring, SO Supraoccipitale, Sp Spleniale, SPrO subsidiäre Praeorbitalöffnung, U Uncinatum, V Vomer