

Woher wissen wir, dass Vögel lebende Dinosaurier sind?

Eine kritische Analyse kreationistischer Argumentation

MARTIN NEUKAMM & ANDREAS BEYER

Inhalt



- A. Einleitung
- B. Warum die Abstammung der Vögel von Dinosauriern gut belegt ist
- C. Besprechung populärer Einwände des Kreationismus
 - C.1 Verbreitete Konvergenzen und widersprüchliche Stammbäume
 - C.2 Diskontinuierliche und "chaotische" Evolution im Zickzackkurs
 - C.3 Unpassende Mosaikformen statt Übergangsformen
 - C.4 Abruptes Auftreten von Merkmalen und das "Wartezeitproblem"
 - C.5 Evo-Devo-Lösungen zur Vogelevolution
 - C.6 Nichtreduzierbar komplexer Vogelbauplan
 - C.7 Gleitflug versus Schlagflug: ein falscher Gegensatz
 - C.8 Offene Fragen zu den Mechanismen der Evolution
 - C.9 Geisterlinien im Fossilbericht
 - C.10 Die "stratigraphisch-phylogenetische Diskrepanz"
 - C.11 Spricht Dollos "Gesetz" gegen die Theropoden-Abstammung?
 - C.12 FEDUCCIAS typologische Einordnung der Spezies *Scansoriopteryx*
 - C.13 Zur Konvergenz federhaarartiger Integumente bei Flugsauriern
 - C.14 Waren Flugsaurier befiedert?
 - C.15 Sind Federn zum Fliegen entstanden?
- D. Zusammenfassung
- E. Danksagung
- F. Literatur

A. Einleitung

Wo liegt der evolutionäre Ursprung der Vögel? Die 130 Jahre dauernde Kontroverse darüber, von welcher Archosaurier-Gruppe die Vögel abstammen, gilt seit rund 25 Jahren als beendet. Heute ist es wissenschaftlicher Konsens, dass die Vögel aus bestimmten Dinosauriern hervorgingen. Genau genommen ist diese Formulierung nicht ganz richtig, denn Vögel *sind* noch immer hochentwickelte Dinosaurier. Systematiker ordnen sie einer der vielen ineinander geschachtelten Untergruppen zu, die vom letzten gemeinsamen Vorfahren aller Dinosaurier abstammen (vgl. Abb. 4).

So gehören die Vögel der Dinosaurier-Untergruppe der Theropoden (Raubosaurier), der Theropoden-Untergruppe der Coelurosaurier (Hohlschwanz-Echsen) und der Coelurosaurier-Untergruppe der Maniraptoren ("Handräuber") an. Diese Erkenntnis wird heute nur noch von sehr wenigen Raubosaurier-Spezialisten und Paläornithologen bestritten; und die wenigen, die sie abstreiten, scheinen eher ideologische als wissenschaftliche Gründe zu haben (vgl. PRUM 2003; SMITH et al. 2015; RAUHUT & FOTH 2020, S. 28).

Ebenfalls unstrittig ist, dass das exklusivste Merkmal dieser hochentwickelten Dinosauriergruppe, die Konturfeder, nicht plötzlich auftauchte. Aus evolutionärer Perspektive wurde schon früh vorhergesagt, dass schon vor dem Aufkommen des Fluges bei Nichtvogel-Archosauriern keratinöse, von Schuppen abgeleitete Hautanhänge als Vorläufer der modernen Federn existierten (vgl. MADERSON 1972; MARTIN 1983).

Begreiflicherweise ist die Erkenntnis, dass sich die höheren Vögel (*Kronengruppen-Vögel*) von den frühen Dinosauriern nur durch abgestufte Ähnlichkeiten unterscheiden, den Evolutionsgegnern (Kreationisten) seit je ein Dorn im Auge. Zum einen ist damit ihre Idee hinfällig, es gäbe so etwas wie wesensmäßig voneinander verschiedenen Großgruppen, die auf einzelne Schöpfungsarten zurückgehen. Zum anderen erfüllt sich damit eine zentrale Erwartung der Evolutionstheorie. Kein Wunder, dass sie seit der Entdeckung des *Archaeopteryx* gegen die Theropoden-Zugehörigkeit der Vögel Sturm laufen.

Ein biologisch qualifizierter Vertreter des Kreationismus, der sich seit Jahrzehnten mit der Vogelevolution befasst, ist Reinhard JUNKER, ehemaliger Geschäftsführer des evangelikalen Vereins WORT-UND-WISSEN. In teils sehr umfangreichen Schriften stellt dieser zahlreiche Befunde vor, die er als "Anomalien für Evolution und Indizien für Schöpfung" (JUNKER 2019, S. 66) interpretiert sehen möchte. Seine Argumente können größtenteils als repräsentativ für die verschiedensten Strömungen des Kreationismus gelten.

Im vorliegenden Beitrag wollen wir einige Hauptlinien seiner Argumentation vorstellen und analysieren. Wir zeigen, dass JUNKER größtenteils veraltete, ja eindeutig falsche Evolutionsvorstellungen pflegt, um seinen Punkt zu machen.

B. Warum die Abstammung der Vögel von Dinosauriern gut belegt ist

Jüngst erschienen Publikationen, die zeigen, dass Flugsaurier, die nicht unmittelbar mit Vögeln und ihren direkten Vorfahren verwandt sind, federhaarartige Strukturen auf der Haut besaßen. Einiges spricht dafür, dass es sich um *Protofedern* handelte, dass sich also in der zu den Vögeln führenden Abstammungslinie aus eben solchen Strukturen die flache, fiedrige Vogelfeder entwickelte. Dazu bemerkt JUNKER (2022):

Ohne die evolutionäre Sichtweise, dass Vögel von Dinosauriern abstammen, würde man... wohl kaum auf die Idee kommen, man habe es mit 'Federn' zu tun. ... Man kann hier durchaus von Begriffsverwirrung sprechen. Sie entsteht dadurch, dass 'Federn' letztlich nicht vorrangig aufgrund der morphologischen Merkmale definiert werden, sondern aufgrund vermuteter evolutionärer Zusammenhänge.

In der Fachwelt genießen diese Zusammenhänge allerdings nicht den Status einer *Vermutung*, sondern den einer empirisch gefestigten Theorie. Wie kam es dazu? Bereits um 1870, kurz nach der Entdeckung des *Archaeopteryx*, mutmaßte Thomas H. HUXLEY, dass Vögel und Theropoden eng miteinander verwandt seien (PADIAN & CHIAPPE 1998). In der Tat gleicht das Skelett des *Archaeopteryx* so frappierend dem des Raubsauriers *Compsognathus*, dass zwei scheinbar federlose Exemplare des Urvogels jahrzehntelang mit dem Nichtvogel-Theropoden verwechselt wurden (SHIPMAN 1999, S. 43 f.).

HUXLEYS Hypothese geriet aufgrund eines einflussreichen Buchs des niederländischen Paläontologen Gerhard HEILMANN vorübergehend ins Abseits. HEILMANN argumentierte, dass den Theropoden Schlüsselbeine zu fehlen schienen, die bei den Vögeln zum Gabelbein verwachsen sind, sodass sie unmöglich Vorfahren der Vögel sein konnten (HEILMANN 1926). Heute weiß man jedoch, dass die meisten Theropoden sogar bereits Gabelbeine besaßen, und das schon seit der Trias (RAUHUT et al. 2020).

Eine Renaissance erlebte HUXLEYS Hypothese durch Veröffentlichungen des Paläontologe John OSTROM, der zeigte, dass die Vögel mehr Merkmale mit Theropoden teilen als mit jeder anderen Archosaurier-Gruppe (OSTROM 1976). OSTROMS Folgerung, dass Vögel von kleinen Theropoden abstammen, setzte sich immer mehr durch, als die **phylogenetische Systematik** (*Kladistik*) zum Standard der vergleichenden Biologie avancierte.¹ Die Kladistik ordnet Organismen in hierarchisch ineinander geschachtelte Gruppen (sog. *Taxa*, Einzahl: *Taxon*) ein, die ausschließlich durch evolutive Neuheiten (abgeleitete Merkmale, *Apomorphien*) definiert sind. Mit größtmöglicher

¹ FEDUCCIA (2013) ist einer der wenigen seiner Zunft, die den Beweiswert der morphologischen Kladistik bestreiten. Er meint, die Homologie-Annahmen seien aufgrund falscher Merkmals-Gewichtungen nicht gerechtfertigt, die Taxon-Stichproben zu klein usw. SMITH et al. (2015) zeigen jedoch, dass die Kladistik wohlfundiert ist und *Zusatzwissen* aus fast allen Biologiedisziplinen für die Plausibilitätsabwägung nutzt. Zahlreiche unabhängige Befunde aus Fachrichtungen wie Paläontologie, Physiologie, Histologie, Entwicklungsbiologie, Verhaltensbiologie etc. fügen sich ins Bild der Theropoden-Abstammung. (Die Autoren zeigen auch, dass FEDUCCIA nicht konsequent ist; er akzeptiert selektiv wenige Datensätze und umstrittene Studien, die seine alternative Abstammungstheorie zu stützen scheinen.)

Objektivität entstehen so Systeme natürlicher Klassen, die sich in Verwandtschaftsbäume (**Kladogramme**) und diese wiederum in **Stammbäume** übersetzen lassen.

GAUTHIER (1986) beschrieb 84 gemeinsam abgeleitete Merkmale der Saurischia-Dinosaurier, die auch die Theropoden einschließen, und hat OSTROMS Folgerung voll bestätigt. Er zeigte mithilfe der Kladistik, dass die Vögel den Maniraptoren, diese den Coelurosauriern und selbige wiederum den Theropoden angehören. Die Datenlage, die diese Analyse stützt, nahm bis heute erheblich zu, ebenso das Wissen um den sukzessiven Erwerb von Vogelmerkmalen (BRUSATTE et al. 2015; SMITH et al. 2015; CAU 2018; RAUHUT & FOTH 2020). Dies umfasst morphologische wie molekulare (sequenzbasierte) Daten, Studien zum Nistverhalten, histologische Daten und vieles mehr.

Wie bereits betont, wurde aufgrund der Theropoden-Zugehörigkeit der Vögel auch die Existenz von (Proto-) Federn bei Nichtvogel-Dinosauriern vorhergesagt. Als tatsächlich 1996 bei *Sinosauropteryx* federhaarartige Filamente und 1998 bei *Caudipteryx* Konturfedern entdeckt wurden, gleich dies einer Sensation. Seitdem wurden zahlreiche weitere gefiederte, kreidezeitliche Nichtvogel-Dinosaurier in China gefunden.

Freilich war seinerzeit die morphologische Kluft zwischen Filamenten und Konturfedern recht groß. So sagte der Ornithologe Richard PRUM (1999) anhand embryologischer Differenzierungsprozesse bei den Vögeln eine Reihe **evolutionärer Zwischenformen** der Federn vorher: *Wenn* die Theropoden-Hypothese stimmt, *dann* sollten bestimmte Federstadien, die in der Ontogenese der Vögel transient durchlaufen werden, bei erwachsenen Dinosauriern als vollentwickelte Federsubtypen existiert haben (s. Abb. 1).

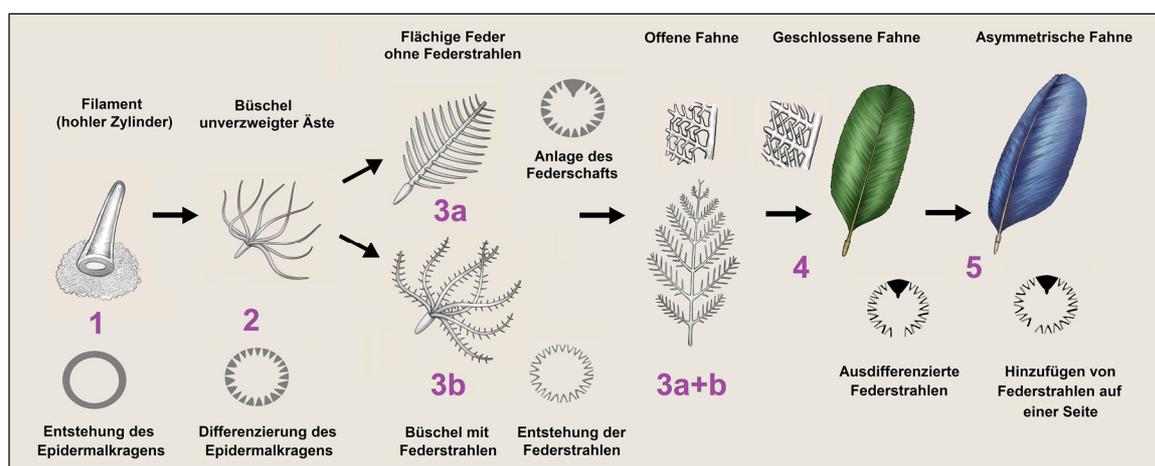


Abb. 1 Entstehung der Feder nach PRUM (1999). In Schritt 1 entsteht durch lokales Einstülpen der Epidermis der Federfollikel. Die Feder entsteht am Grund des Follikels durch stetige Teilung von Keratin bildenden Zellen. Die Bildungszone formt einen Ringwulst (Epidermalkragen), aus dem sich die älteren Zellen aus der Haut schieben. Diese Federn sind einfache Hohlzylinder. Schritt 2: Das innere Bildungsgewebe differenziert zu radiär-symmetrischen Astanlagen; es entsteht ein Büschel aus unverzweigten Filamenten. Schritt 3a: Durch Bildung und Verschmelzung weiterer Astanlagen an der Basis entsteht der Federschaft und eine bilateral-symmetrische, offene Federfahne. Schritt 3b: An den Ästen bilden sich einfache Strahlen; dies entspricht morphologisch einer Nestlingsdaune. Dann bildet sich eine Konturfeder mit Schaft, Ästen, Strahlen und offener Fahne. In Schritt 4 differenzieren sich die Strahlen in Haken- und Bogenstrahlen; es bildet sich eine geschlossene Fahne. Im 5. Schritt entstand die asymmetrische Feder. Grafik von James Paul BAELO, zusammengestellt nach SUES (2001), PRUM & BRUSH (2003) und PERRICHOT et al. (2008).

Der Rest ist, wie man so schön sagt, Geschichte: Nach und nach wurden *alle* (!) der aus PRUMs ontogenetischem Modell prognostizierten Federsubtypen an Theropoden-Skeletten oder in Bernstein entdeckt (Abb. 2 und 3). Eine weitere, nicht explizit vorhergesagte Zwischenform vermittelt sogar zwischen den Stadien 2 und 3a (Abb. 3).

Die prognostizierten Federformen sind also mehr als bloße Konstrukte, hergeleitet aus Differenzierungsprozessen der embryonalen Federentwicklung. Es gab sie tatsächlich! Roy et al. (2020) sehen dies als Beleg dafür, dass die Morphologien seit dem Mitteljura in den Entwicklungsmöglichkeiten der Federfollikel lagen.

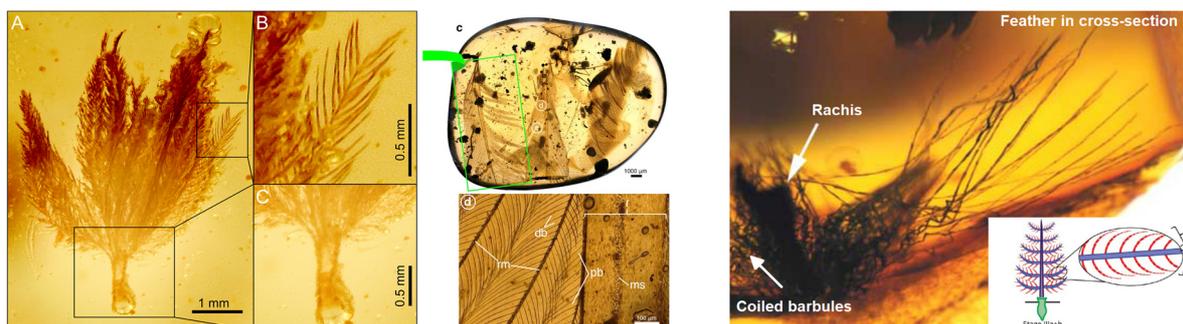


Abb. 2 Fossile Federn in Bernstein. Die Morphologie des Exemplars links stimmt mit Stadium 3b des weithin akzeptierten Modells von PRUM überein (aus: ROY et al. 2020). Das mittige Foto zeigt eine Feder im Stadium 3a (aus: CARROLL et al. 2019). Rechts: Feder im Stadium 3a+b (aus: MCKELLAR et al. 2011; www.tinyurl.com/8h5edctm).

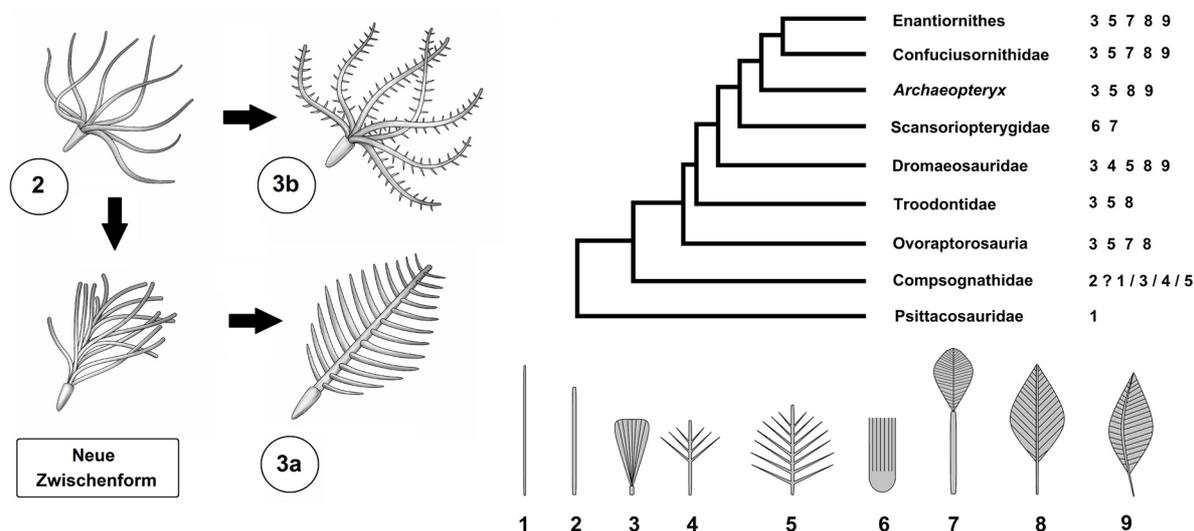


Abb. 3 Links: Eine weitere in Bernstein konservierte Zwischenform der Feder. Hier sind mehrere Äste lose am Schaft verbunden, der aus noch unvollständig verwachsenen sekundären Ästen besteht. Die abgeflachte, bilateral-symmetrische Form moderner Federn deutet sich bereits an. Das Stadium intermittiert zwischen Schritt 2 und Schritt 3a in PRUMs Modell. Zeichnung von James Paul BAELLO, nach PERRICHOT et al. (2008, S. 1200). Rechts: Federtypen, die mit Theropoden-Skeletten assoziiert sind. Nach XU et al. (2010, S. 1340), eigenes Werk.

Es führt also kein Weg mehr an der Einsicht vorbei, dass Vögel Dinosaurier-Vorfahren haben – zumindest, wenn man wissenschaftliche Rationalitätsstandards gelten lässt (vgl. PRUM 2003; HAVSTAD & SMITH 2019). Seit 20 Jahren ist dies wissenschaftlicher Konsens.

Um es mit PADIAN & HORNER (2002, S. 120; Dt. MN) zu formulieren:

Die Gegner der kladistischen Sichtweise stützen sich auf andere Arten von Wissen. Die fraglichen theropoden Dinosaurier waren zu groß, erschienen zu spät, konnten nicht auf Bäume klettern, ihnen fehlten angebliche 'Schlüsselmerkmale'... oder waren physiologisch nicht in der Lage, vogelähnliche Funktionen auszuführen. ... Dies sind alles Behauptungen, die auf ihre Weise beantwortet wurden, sei es funktionell, stratigraphisch oder metabolisch... aber der wichtige Punkt ist, dass keine von ihnen auf irgendwelchen Beweisen für eine Verwandtschaft beruhte, so dass sie die Frage nach der Herkunft der Vögel nicht wirklich prüfen. Keine Alternativhypothese hat einer kladistischen Prüfung standgehalten, und tatsächlich gibt es seit mehr als 20 Jahren keine spezifischen Alternativhypothesen mehr. Es wurde keine andere Methode der phylogenetischen Analyse vorgeschlagen und argumentiert, um die Kladistik zu ersetzen, weshalb die Fachwelt als Ganzes von diesen Einwänden nicht überzeugt ist.

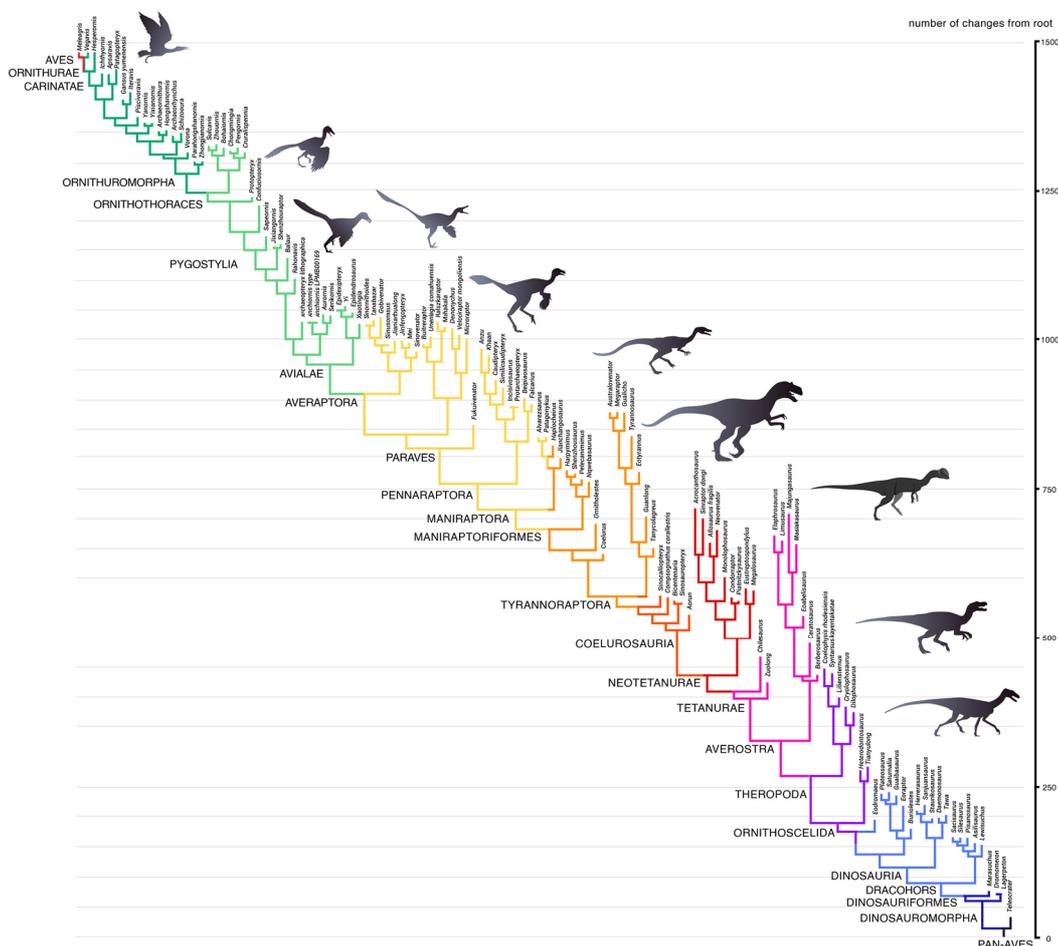


Abb. 4 Verwandtschaftsbaum der PAN-AVES (Aveometatarsalia). Dieses Taxon umfasst neben den modernen Vögeln (AVES, links oben), den Vögeln im weiteren Sinn (ursprünglichen Avialae), Nichtvogel-Dinosauriern und Flugsauriern sämtliche Archosaurier, die näher mit den Vögeln verwandt sind als mit den Krokodilen. Die höheren Vögel zeichnen sich gegenüber der Stammart an der Basis des Baums (rechts unten) durch etwa 1500 morphologische Veränderungen (abgeleitete Merkmale, *Apomorphien*) aus. Diese traten sukzessive in der Ahnenlinie der Vögel auf. Erwartungsgemäß sind die Gruppen hierarchisch ineinander verschachtelt. So beinhaltet das Dinosaurier-Taxon die Gruppe der Theropoden, dieses Taxon die Gruppe der Tetanurae, und die Tetanurae die Gruppe der Coelurosaurier. Die Maniraptoren wiederum bilden eine Untergruppe der Coelurosaurier, die Pennaraptoren eine Untergruppe der Maniraptoren usw. Dabei entspricht jede Verzweigung einer Arttaufspaltung. Das hierarchische System und die sich darin widerspiegelnde abgestufte Ähnlichkeit der Arten ist der stärkste Beleg für die Evolution und die Abstammung der Vögel von frühen Dinosauriern. Illustration: James Paul BAELO, verändert nach CAU (2018, S. 9). Für eine höhere Auflösung siehe: <https://www.ag-evolutionsbiologie.net/bilder/kladogramm-pan-aves.jpg>

C. Besprechung populärer Einwände des Kreationismus

C.1 Verbreitete Konvergenzen und widersprüchliche Stammbäume

In ihrem Bemühen, die erdrückenden stammesgeschichtlichen Belege kleinzureden, richten Kreationisten ihren Blick auf vermeintliche "Anomalien", die nicht zu ihrer Strohmänn-Version der Evolutionstheorie passen. So beißt sich JUNKER (2019) geradezu notorisch an der "Konvergenzproblematik" fest. 93-mal verweist er darauf, dass eine Reihe vogeltypischer Merkmale, die auch bei Theropoden-Dinosauriern vorkommen, aus evolutiver Sicht **konvergent** (*mehrfach unabhängig* bzw. parallel) entstanden sei:

Bei nahezu allen untersuchten Merkmalen müssen aufgrund der mosaikartigen Verteilungen mehr oder weniger häufig Konvergenzen angenommen werden. (S. 4)

Dabei würden sich, je nach zugrunde gelegten Merkmalen, einander widersprechende Stammbäume bzw. Verwandtschaftsverhältnisse (**Inkongruenzen**) ergeben. Die widersprüchlichen Merkmalskombinationen verschiedener Gattungen führe dazu, "dass ihre graphische Darstellung leichter netzartig als baumförmig möglich" sei (S. 53). Derlei Befunde, so JUNKER (2019), "passen besser zu einem Schöpfungsmodell" als zu Evolution.

Nun ist der Behauptung, dass Merkmale, die bei mehreren Taxa unabhängig voneinander entstanden sind (**Konvergenzen** oder **Homoplasien**), relativ häufig auftreten zwar zuzustimmen. JUNKER lässt jedoch eine Reihe evolutions- und entwicklungsbiologischer Grundtatsachen außer Acht, die sein Resümee entkräften:

- ✚ In der Gesamtschau ignoriert JUNKER "...die Tatsache, dass die meisten morphologischen und molekularbiologischen Analysen kongruente Ergebnisse hervorbringen" (SMITH et al. 2015, S. 473; Dt. MN). Trotz verbreiteter Konvergenzen und der Unsicherheit hinsichtlich der Stellung einiger Taxa im Stammbaum ist die Anordnung der Haupttaxa stabil und unter den allermeisten Experten unstrittig. Vor allem sind und bleiben die Vögel aufgrund ihrer Merkmalsverteilung tief ins Taxon der Theropoden eingeschachtelt (RAUHUT & FOTH 2020, S. 37).
- ✚ Es gibt *beobachtbare* populationsgenetische Mechanismen, die Inkongruenzen erklären. Ein solcher ist Artbildung mit oder durch *Hybridisierung*:² Zwischen sich auftrennenden Arten ist oft lange noch ein eingeschränkter Genfluss möglich. Je nachdem, welche Gene man sich anschaut, gelangt man dann zu verschiedenen Stammbäumen. Ein anderer Mechanismus ist das *Incomplete lineage sorting* (unvollständige Liniensortierung), welches in Abb. 5 beschrieben ist.
- ✚ Manche Merkmale entwickeln sich aus *entwicklungsgenetischen* Gründen bevorzugt konvergent (LUO et al. 2007; SHUBIN et al. 2009; MCGHEE 2011;

² Beispiel: Eine seit wenigen Jahrzehnten im Rhein beobachtete invasive Linie der Groppe (*Cottus*) stammt aus der Vermischung zweier verschiedener Elternarten und pflanzt sich nicht mehr mit diesen fort (NOLTE et al. 2005). Hybride Artbildung spielt auch eine Rolle in der Evolution der Vögel (BRELSFORD 2011; OTTENBURGHS 2018).

HALL 2012; NARAMOTO et al. 2019; TOKITA et al. 2020). Konvergenz tritt umso häufiger auf, je mehr Arten sich genetisch ähneln. Dieses Phänomen ist auf *Entwicklungszwänge* und *Tiefenhomologien* zurückzuführen. Zum Beispiel können homologe regulatorische Gene in verschiedenen Linien unabhängig voneinander viele Male ein- und wieder ausgeschaltet werden (Abb. 6). So werden aufgrund wiederholter *Kanalisation* der Evolution entlang gleicher Entwicklungsbahnen Konvergenzen erzeugt (MCGHEE 2011, S. 7).

Einige Fälle von Konvergenz beruhen also auf der ähnlichen "Reaktion" ähnlicher Genome auf ähnliche Selektion (= *Parallelismus*). Andere sind auf den Verlust oder die Reversion von Merkmalen bei verwandten Arten zurückzuführen. Vor allem die **Reduktion** von Merkmalen (etwa die Rückentwicklung des Gabelbeins zu getrennten Schlüsselbeinen bei flugunfähigen Vögeln) ist leicht zu bewerkstelligen, z.B. durch *Loss-of-Function*-Mutationen. **Reversionen**, das heißt die wiederholte unabhängige Entstehung phylogenetisch älterer Merkmalszustände, sind auch nicht schwierig, sofern das Entwicklungspotenzial hierfür noch in der Ontogenese steckt (*Atavismen* sind ein Beispiel). Manchmal erfordert das nur die Reaktivierung eines alten Signalweges (MCGHEE 2011, S. 7) durch eine Mutation. LUO et al. (2007, S. 292) erläutern dies am Beispiel der parallelen Entstehung von Lendenrippen bei einigen Säugetieren aus dem Erdmittelalter.

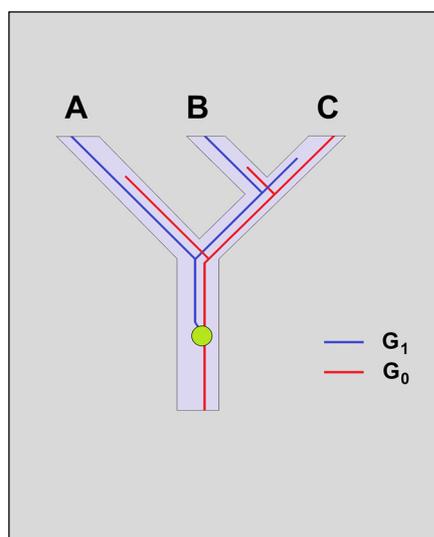


Abb. 5 Unvollständige Liniensortierung nach PFENNINGER (2016, S. 29). Dargestellt sind zwei Artbildungsereignisse: Eine Vorfahrenart spaltet zuerst in die Art A und später in die Schwesterarten B und C auf. Betrachtet werden die Stammlinien-Verläufe eines Gens G, das in zwei Versionen (*Allelen*) auftritt: G_0 und G_1 . Der gemeinsame Vorfahre von A, B und C besaß zunächst nur das Allel G_0 . Irgendwann trat eine Mutation auf (symbolisiert durch den grünen Punkt) – die angestammte Population wurde *polymorph*: Einige Individuen besaßen G_0 , andere die Mutante G_1 . Stellen wir uns den Fall vor, dass das Allel G_0 in der Linie von A verloren ging, wogegen die Vorfahren von B und C weiterhin polymorph blieben. Nachdem B und C divergierten, setzte sich in B nur G_1 und in C nur G_0 durch. Aufgrund des gemeinsamen Auftretens von G_1 in den Arten A und B könnte man jetzt meinen, es handele sich um Schwesterarten, obwohl sie es nicht sind. Dieser Effekt stört die Stammbaumrekonstruktion übrigens noch stärker, wenn durch Duplikation paraloge Gene entstehen, von denen später jeweils das andere wieder verloren geht. Wir haben es mit einer **Inkongruenz** zu tun, die nicht die tatsächlichen Verwandtschaftsbeziehungen widerspiegelt.

Aus all dem folgt zweierlei. Erstens: Für die Plausibilität der Abstammung der Vögel von Nichtvogel-Dinosauriern ist unerheblich, dass eine Reihe von Merkmalen konvergent (unabhängig) entstand. *Einzelne* Charaktere sind nie besonders aussagekräftig; die *Vielzahl* abgestuft ähnlicher Merkmale, welche die hierarchische Einschachtelung der Vögel in die Gruppe der Theropoden anzeigt, ist entscheidend.

Um den Eindruck "stark vernetzte[r] oder gar chaotische[r] Merkmalsbeziehungen" (S. 65) zu erwecken, ignoriert JUNKER einen entscheidenden statistischen Aspekt: Schon

für wenige Organismen ist die Zahl möglicher Verwandtschaftsbäume enorm groß. Für 11 Taxa sind bereits 34 Millionen ungewurzelte Bäume möglich (PENNY et al. 1982). Die Wahrscheinlichkeit, durch zwei unabhängige Methoden oder unterschiedliche Merkmalsätze zufällig auch nur zu annähernd ähnlichen Bäumen zu gelangen, ist faktisch null. Tatsächlich aber sind "widersprüchliche" Bäume einander meist sehr ähnlich und unterscheiden sich nur in Details. Um es mit THEOBALD (2013) zu formulieren:

Im Allgemeinen können Stammbäume sehr inkongruent sein und dennoch mit einem extrem hohen Maß an statistischer Signifikanz übereinstimmen ... Der verblüffende Grad an Übereinstimmung selbst zwischen den inkongruentesten Stammbäumen, die wir aus der Literatur kennen, wird selten gewürdigt, hauptsächlich, weil die meisten Menschen (darunter viele Biologen) die betreffende Mathematik nicht beherrschen (Dt. MN).

Anders gesagt, wären die Merkmale verschiedener Arten *chaotisch* verteilt oder (durch Schöpfung) "frei kombiniert", wie JUNKER behauptet, wäre es völlig unmöglich, auf unterschiedlichen Wegen Verwandtschaftsbäume zu ermitteln, die sich ähneln. Wir hätten es bei 11 Taxa mit bis zu 34 Millionen verschiedenen Bäumen zu tun, je nachdem, welche Merkmale und Methoden wir zugrunde legen. Tatsächlich gelangen wir jedoch zu ein paar Dutzend Alternativ-Bäumen, die im Großen und Ganzen übereinstimmen. Wie PENNY & HENDY (1986, S. 414) vorrechnen, entspricht dies einer Messgenauigkeit von 99,9999%! **Wenn das kein starkes phylogenetisches Signal ist – was denn dann?**

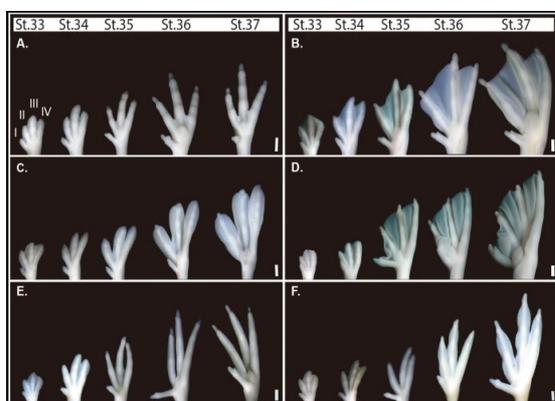


Abb. 6 Vergleich verschiedener Stadien der embryonalen Fuß-Entwicklung bei Wasservögeln. Die konvergente Entstehung von Lappenfüßen bei Schwimmvögeln wie dem Blässhuhn (F) und Zwergtaucher (C) lässt sich durch Unterschiede in der Expression der Gene für bestimmte Wachstumsfaktoren erklären. Dafür genügen oft schon einzelne Mutationen. Eine solche Mutation an einem BMP-Rezeptor kann auch die konvergente Entwicklung entenähnlicher Schwimmfüße, etwa beim Kormoran (D), einleiten. Quelle: TOKITA et al. (2020), Grafik gemeinfrei.

Zweitens: Unter Berücksichtigung entwicklungsbiologischen Hintergrundwissens sind **Homoplasien keine Anomalien**, sondern eine klare *Erwartung* der Evolutionstheorie. Wie plausibel Konvergenz ist, muss der Biologe im Einzelfall abschätzen, was ohne entwicklungsbiologisches Wissen unsicher bleibt. Die Pauschalbehauptung, verbreitete Konvergenz sei ein Indiz gegen Evolution, ist jedoch völlig ungerechtfertigt. Im Gegenteil, die Fachwelt ist sich seit Jahrzehnten klar darüber, dass wir

...Parallelentwicklungen niemals unbeachtet lassen [können]; denn je mehr Arten sich genetisch ähnlich sind, umso wahrscheinlicher ist es, dass bei ihnen gleiche detaillierte Morphologien parallel entstehen. (TATTERSALL 1997, S. 216)

C.2 Diskontinuierliche und "chaotische" Evolution im Zickzackkurs

Mit dem Konvergenzeinwand verknüpft ist die anachronistische Vorstellung, dass die Evolution sowohl *linear* als auch *kontinuierlich* zu verlaufen habe. Entsprechend betont JUNKER (2019) mit Blick auf die Flugfähigkeit der Vögel, dass aus evolutiver Sicht von einer "linearen, schrittweisen Entwicklung nicht die Rede sein kann" (S. 9).³ Vielmehr sei die Entwicklung "chaotisch" verlaufen; hinsichtlich einiger Merkmale müssten "problematische Reversionen" (S. 48) postuliert oder

...evolutionstheoretisch eine Rückentwicklung [Reduktion] bzw. wie beim Schultergürtel eine Art evolutionärer Zickzackkurs angenommen werden, was allgemein als unplausibel gilt. (JUNKER 2019, S. 62)

Offenbar werden für die Evolution nur geradlinige, unidirektionale Veränderungen in einzelnen, nicht verzweigten Abstammungslinien (*anagenetische Trends*) verantwortlich gemacht. Durch **Artaufspaltung** (*Kladogenese*) entstehen jedoch voneinander getrennte Entwicklungslinien, in denen sich individuell verschiedene Evolutionsdynamiken entfalten. Dies erzeugt in der Gesamtschau das Bild eines nichtlinearen und chaotischen "Zickzackkurses" zwischen den unterschiedlichen Linien (vgl. MACFADDEN 2005).

Auch das Beharren auf "kontinuierlichen Veränderungen" (S. 40) beweist, dass JUNKERS Kenntnisse über Artbildung nicht mehr zeitgemäß sind. Entwicklungsbiologische Zwänge lassen oft nur diskontinuierliche Veränderungen zu (MAYNARD SMITH 1983). Geringfügige Veränderungen der Konzentration bestimmter Signalmoleküle oder biomechanischer Kräfte können beim Überschreiten von Schwellenwerten abrupte Gestaltwandel während der Embryonalentwicklung hervorrufen (PETERSON & MÜLLER 2016).

Kontinuierliche Veränderungen verbieten sich auch aufgrund der "räumlichen und zeitlichen Heterogenität der Umwelt mit ihren begrenzten Ressourcen, die zur Konkurrenzvermeidung ökologische Sonderung verlangt" (MAHNER 1986, S. 68). In Populationen, die verschiedene adaptive Zonen bevölkern, entwickeln sich die Merkmale unterschiedlich schnell – oft sogar in unterschiedliche Richtungen (FUTUYMA 2015, S. 35).

³ JUNKER zitiert BRUSATTE (2017) um zu zeigen, dass die Entwicklung des Fliegens chaotisch verlief. Aber von der Notwendigkeit einer "linearen, schrittweisen Entwicklung" ist in dem Artikel auch nirgendwo die Rede. Im Gegenteil, BRUSATTE widerlegt die Ansicht, dass die Theropoden inkrementell aufs Fliegen zugeschnittene Federkleider und Flügelprofile zu entwickeln brauchten. Die unterschiedlichsten Prädispositionen, wie Hautlappen, versteifte Deckfedern, häutige Flügel, Beinflügel usw., fungierten als (semi-) stabile Tragflächen. Daraus gingen mannigfaltige Lösungen hervor. So waren Flügel und Federn von *Anchiornis* alles andere als ans Fliegen angepasst (PITTMAN et al. 2022a). Aber mit einer Hautmembran als Behelfslösung verhalfen sie ihm zumindest zu einem Gleit- oder schwachen Schlagflug.

Die Gattung *Yi* wiederum, die einer Fledermaus glich, bewältigte nur knapp den Gleitflug – allein aufgrund einer Spannhaut zwischen den Fingern. Da entlang des Körpers eine solche fehlte, lag der Schwerpunkt weit hinter den Gleitmembranen des Tiers, sodass sein Flug wahrscheinlich sehr instabil war (DECECCHI et al. 2020).

JUNKERS Annahme, dass solch ein **chaotisches Stadium**, in dem "Dinosaurier mit verschiedenen Flugarten experimentierten" (BRUSATTE 2017, S. 792), *gegen* Evolution spreche, ist ein armseliger Strohhalm, geboren aus der verqueren Sicht, dass Evolution linear zu verlaufen habe. Dass JUNKER zudem BRUSATTES Experimental-Metapher als ein Argument für "Schöpfung" anführt, obwohl ein Formen-Chaos mit vielen Sackgassen (wie etwa *Yi*) perfekt zu einem nicht-intendierten Naturprozess passt, stellt da nur das Sahnehäubchen dar.

Ein gut untersuchtes Beispiel betrifft die Evolution der Pferde und die Aufspaltung ihrer Ahnenpopulationen im Känozoikum (Abb. 7). Bereits in den 1950er Jahren wies der Evolutionsbiologe G. G. SIMPSON nach, dass der Pferde-Stammbaum keine einfachen, unilinearen Entwicklungen zeigt (SIMPSON 1951). Stattdessen besteht er aus zahlreichen Seitenästen, die Arten repräsentieren, welche wieder ausstarben.

Als sich einige laubfressende Gattungen zu Grasfressern entwickelten, fanden mehrere komplexe Artaufspaltungseignisse statt. In jeder adaptiven Zone etablierten sich diverse Abstammungslinien. Während einige Weidetiere bereits über gut entwickelte Hufe verfügten, behielten andere ihre Zehen. Zähne, Zehen und Körpergröße variierten je nach Klima, Vegetation und Selektionsdruck in verschiedenen Linien unterschiedlich rasch (MACFADDEN 2005; MIHLBACHLER et al. 2011). Diese "chaotische Evolution" geht mit unserem Wissen über Artbildungsprozesse seit über 70 Jahren konform. Der daraus resultierende "Zickzackkurs" lässt erst über viele Millionen Jahre hinweg, nach dem Aussterben zahlreicher Arten, einen evolutiven Trend erkennen.

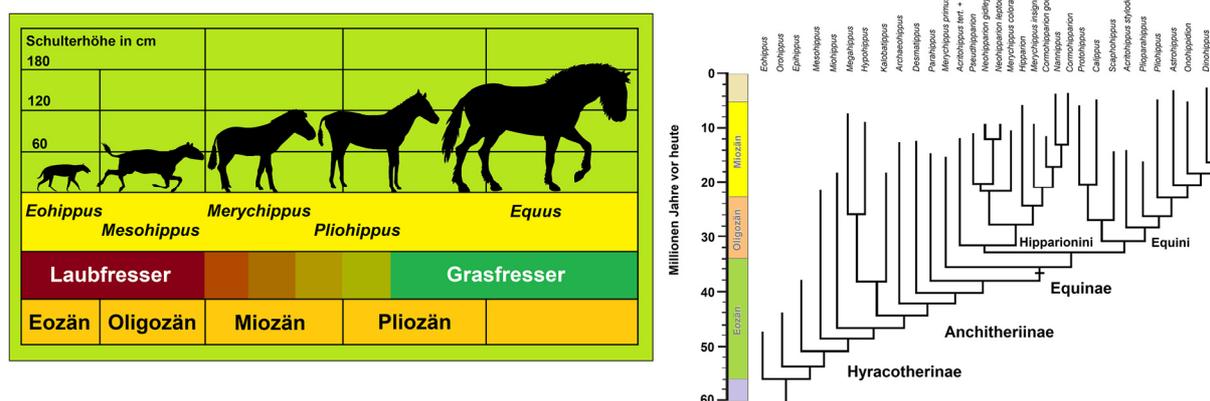


Abb. 7 Links: Vereinfachte (lineare) Darstellung, die den anagenetischen Trend in der Pferde-Evolution betont. Rechtes Schema: Wie die Evolution unter Berücksichtigung von Artaufspaltungen verlief. Im ausgehenden Oligozän und im Miozän waren die Verzweigungen derart zahlreich, dass hier nicht alle berücksichtigt werden können. Erst über sehr lange Zeiträume und zahlreiche Linien hinweg ergibt sich ein Trend zur Größenzunahme und zur Reduktion der Zehen. Silhouetten der Pferde: Scott HARTMAN (*Eohippus*), T. Michael KEESEY (*Mesohippus*), Andrew FARKE (*Merychippus*), Julián BAYONA (*Pliohippus*), Mercedes YRAYZOS (*Equus*). Quelle: www.phylopic.org | Lizenzen: CC BY 4.0. Nach einer Vorlage von www.sofatutor.com/biologie/videos/stammbaum-der-pferde. Mit freundlicher Genehmigung von S. KIEFER. Phylogenie der Pferde nach MIHLBACHLER et al. (2011).

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass die morphologische Evolution in den meisten Fällen zwar *allmählich* (gradualistisch), zugleich aber *diskontinuierlich*, episodisch und in ihrer Richtung schwankend verläuft. Vor allem verläuft die Evolution aufgrund zahlreicher Artspaltungseignisse **mehrgleisig** – und somit *nicht linear*. Die Evolution lässt sich jeweils nur über mehr oder weniger gewundene Wege bis zu einem letzten gemeinsamen Vorfahren zurückverfolgen,

...aber kein Weg verläuft gerade, und alle führen über seitliche Schritte von einem Artbildungsereignis zum nächsten in die Vergangenheit, nicht über eine Abstammungsleiter der kontinuierlichen Veränderung. (GOULD 2002, S. 92)

C.3 Unpassende Mosaikformen statt Übergangsformen

Auch was die Natur evolutionärer Übergangsformen betrifft, enthalten kreationistische Argumente veraltete Vorstellungen. So zitiert JUNKER (2019) diverse Beispiele um zu zeigen, dass "das Merkmalsmosaik" des betreffenden Fossils so gestaltet sei, "dass es insgesamt nicht als evolutionäre Übergangsform passt, sondern als eine eigene [*sic!*] evolutive Linie angenommen werden muss" (S. 63). Zum Beispiel sei der vogelähnliche Theropode *Rahonavis* (Abb. 8), dessen Position im Stammbaum noch nicht endgültig geklärt ist,

...in Bezug auf manche Merkmale 'primitiver' als *Archaeopteryx*, in Bezug auf andere dagegen deutlich vogelartiger, eignet sich also nicht als Übergangsform. (S. 55)



Abb. 8 Lebendrekonstruktion von *Rahonavis* (links) und *Archaeopteryx* (rechts). Auf der einen Seite besitzt *Rahonavis* noch Merkmale der Dromaeosauriden (s. Abb. 4), die den (Ur-) Vögeln fehlen, wie etwa die Sichelkrallen am zweiten Zeh. Andererseits entspricht er in einigen Merkmalen schon mehr der Anatomie heutiger Vögel als *Archaeopteryx*. Zum Beispiel war der Schultergürtel schon recht flexibel im Gegensatz zu dem verschmolzenen, starren Schultergürtel bei *Archaeopteryx*. Dieses an einen aktiven Flug angepasste Merkmal entstand eventuell bei den Vögeln konvergent. Beide Mosaikformen besaßen somit jeweils andere "Übergangsmerkmale" "auf dem Weg" zu den Vögeln. Dies zeigt, dass die Evolution nicht harmonisch entlang *einer* Schiene zu den Vögeln verlief. Artaufspaltungen bewirken, dass die Merkmale in jedem Organismus und in jeder Entwicklungslinie in unterschiedlichem Tempo evolvieren (*Heterobathmie*). Links: Künstlerische Darstellung von James Paul BAELLO. Rechte Grafik: Urheber: DBCLS | Quelle: www.doi.org/10.7875/togopic.2020.192 | Lizenz: CC BY 4.0.

Nun ist die Erkenntnis, dass gerade Artaufspaltungen die Evolution solch unterschiedlicher Mosaikformen aus "primitiven" und "fortschrittlichen" Merkmalen mitbedingen, keineswegs neu. So lesen wir bereits bei MAYR (1967, S. 465f):

Beim Wechsel in eine neue adaptive Zone steht eine Struktur oder ein Strukturkomplex unter besonders strengem Selektionsdruck... Daraufhin evolviert diese Struktur oder dieser Komplex besonders schnell, während andere zurückbleiben. Das Resultat ist nicht ein stetiger und harmonischer Wandel aller Teile des 'Typus', wie die idealistische Biologie sich das einbildet, sondern weit mehr eine **Mosaik-Evolution**. Jeder evolutive Typus ist ein Mosaik primitiver und fortschrittlicher Merkmale, von allgemeinen und spezialisierten Zügen.

Der Umstand, dass bei *Archaeopteryx* einige Merkmale "primitiver" blieben als bei *Rahonavis*, während andere fortschrittlicher waren, ist vor diesem Hintergrund nicht überraschend: Die Besetzung verschiedener ökologischer Zonen geht mit unterschiedlichen

Lebensweisen einher. Das hat zur Folge, dass auf die gleichen Merkmale unterschiedliche Selektionsdrücke wirken können. So war *Rahonavis* ein agiler Räuber der Lüfte mit Anpassungen an einen echten Schlagflug (PITTMAN et al. 2022b). *Archaeopteryx* war eher noch ein Gleiter mit geringerem Schlagflugpotenzial (LONGRICH et al. 2012; KSEPKA 2022), dessen Leben sich mehr am Boden abspielte (ELŻANOWSKI 2002; PITTMAN et al. 2022a). Das ursprünglichere Merkmal der Sichelklaue wiederum kam der Lebensweise der Dromaeosauriden entgegen (FRASER 2014) und blieb so bei *Rahonavis* erhalten.

Fazit: Unterschiedliche Merkmale (oder dasselbe Merkmal zu verschiedenen Zeitpunkten) entwickeln sich sowohl *innerhalb eines Organismus* als auch *zwischen verschiedenen Arten* mit unterschiedlicher Geschwindigkeit – ein Phänomen, das **Mosaikrevolution** genannt wird (CARROLL 1997). Je nach Selektionsbedingung kann die Veränderung des betreffenden Merkmals langsam oder rasch, episodisch oder kontinuierlich voranschreiten.

Mosaik-Evolution ist auch das Resultat funktioneller und genetischer Bürden, die ihren Ursprung in der hierarchischen, modularen Organisation der Merkmale im Organismus haben (s. RIEDL 2003, S. 209; FELICE & GOSWAMI 2018).⁴ Indem JUNKER (2019) behauptet, "Mosaik-Evolution" sei ein "Fremdkörper in einem evolutionären Szenario" (S. 65), zeigt er deutlich, dass ihm elementare evolutionsbiologische Grundlagen fehlen.

Welche Auswirkungen hat die Mosaikrevolution auf die Beschaffenheit evolutiver Übergangsformen? Die frühen Anthropologen glaubten noch, fossile Vorfahren des Menschen zu finden, deren Merkmale sich stetig und harmonisch in die des modernen Menschen umwandelten (PROTHERO 2017, S. 135). Diese klassische Erwartung an die Natur von Übergangsformen ist aufgrund des Mosaikmodus der Evolution nicht mehr haltbar (PROTHERO 2017, ebd.). Jeder Organismus und jede Art zeigen sowohl ursprüngliche als auch fortschrittliche Merkmale nebeneinander. Der Prozess der **Artaufspaltung** bei der Gründung unabhängiger Taxa gestaltet das Bild noch unübersichtlicher.

PADIAN & ANGIELCZYK (1999) empfehlen deshalb, den Fokus statt auf *Übergangsformen* auf einzelne *Übergangsmerkmale* zu richten. Das Konzept der Übergangsformen muss jedoch nicht verworfen werden, sofern der Begriff "Übergangsform" etwas anders definiert wird als früher: Aus kladistischer Sicht können Übergangsformen zwischen *ursprünglichen* Dinosauriern und modernen Vögeln nichts anderes sein als Mosaikformen, die schon *einige* (aber noch nicht alle!) abgeleitete Merkmale (Synapomorphien) der

⁴ Im Allgemeinen gilt: Je phylogenetisch älter ein biologisches Merkmal ist, desto mehr jüngere Merkmale bauen heute auf dessen Funktion auf. In der Folge können die alten Merkmale kaum noch (oder nur noch in bestimmten Untermerkmalen) evolvieren, ohne das Zusammenspiel empfindlich zu stören: Die funktionelle und genetische "Bebürdung" der betreffenden Merkmale ist hoch.

Kronengruppenvögel aufweisen. Zudem besaßen sie noch einige ursprüngliche Merkmale, die den Vögeln der Kronengruppe fehlen (Abb. 9).

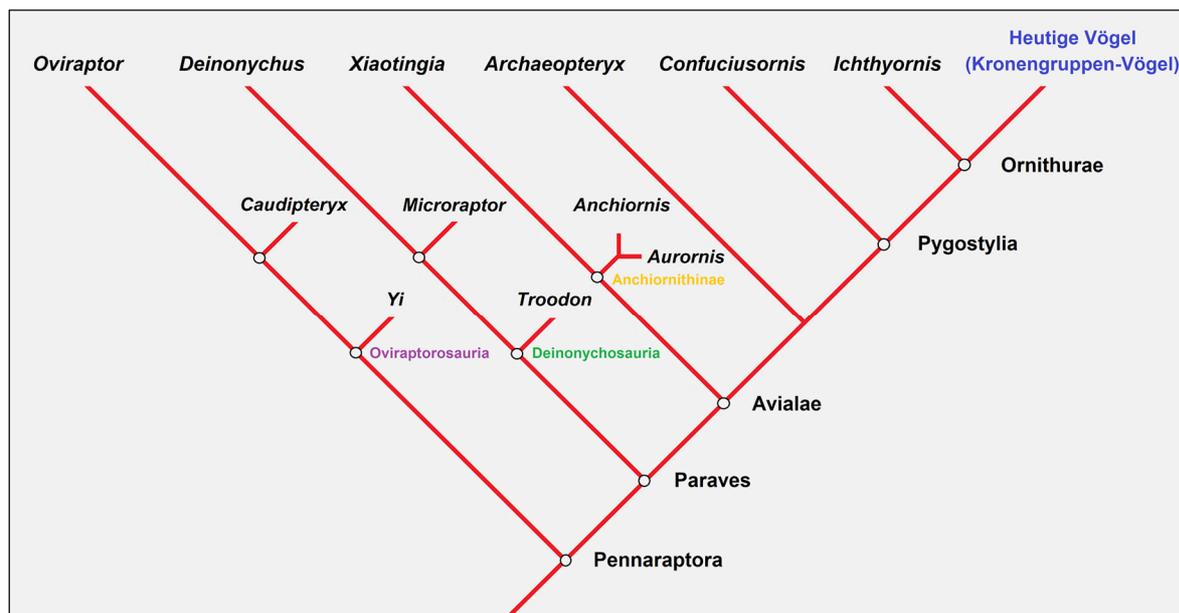


Abb. 9 Vereinfachtes Kladogramm der Pennaraptora, einer Theropoden-Untergruppe, zu der auch die heutigen Vögel (Kronengruppen-Vögel) zählen. Alle hier abgebildeten Arten (und viele weitere, die hier nicht angeführt sind) repräsentieren die sogenannte Ahnenlinie der Vögel. Das heißt, sie waren direkte oder indirekte Vorfahren der Vögel. Das bedeutet, dass sie bereits einige (aber nicht alle) abgeleiteten Merkmale der heutigen Vögel besaßen, zugleich aber noch Theropoden-Merkmale besaßen, die den heutigen Vögeln fehlen. Dies ist genau das, was man aus kladistischer Sicht von einer evolutiven Übergangsform erwartet. Ihre Position im Kladogramm gibt Aufschluss über die Reihenfolge der Entstehung der einzelnen Vogelmerkmale. Verändert nach PITTMAN & XU (2020).

Besonders müßig ist der Versuch, den Status von Übergangsformen unter Verweis darauf zu demontieren, dass diese lediglich einen *Seitenast* bekleiden:

Insgesamt lässt sich für diese Mosaikform mit sehr primitiven und stark abgeleiteten Merkmalen ein Platz im Stammbaum der Vögel nur dann finden, wenn man sie auf einen blind endenden Seitenzweig setzt und erhebliche Konvergenzen annimmt. (JUNKER 2019, S. 55)

In der Tat zeigen Fossilien oft stark spezialisierte, für die jeweilige Art charakteristische Merkmale (*Autapomorphien*), die sie als **direkte** Vorfahren heutiger Arten ausschließen oder zumindest unwahrscheinlich machen. Es wäre aber unsinnig zu fordern, dass die Übergangsformen wie die Perlen einer Kette in gerader Linie von den mesozoischen Vorfahren zu den modernen Arten (Kronengruppen) führen müssten. Ein solches für Kreationisten typisches Denken ist "oberflächlich und erinnert an das vor-evolutionäre Konzept der 'Stufenleiter' oder *scala naturae*" (PADIAN & ANGIELCZYK 1999, S. 56).

Evolution (bzw. Kladogenese) ist ein sich stetig verzweigender Prozess, der eine zunehmende Anzahl an Entwicklungslinien hervorbringt. Mehr als 99% Prozent aller Arten, die je gelebt haben, starben im Lauf der Zeit wieder aus (TAYLOR 2004, S. 1). Es kommt daher nur selten vor, dass wir Fossilien entdecken, die als *direkte* Vorfahren einer heute

lebenden Art infrage kommen. Selbst dann, wenn wir einen direkten Vorfahren fänden, könnten wir aufgrund der Unvollständigkeit des Fossilienberichts nicht bestimmen, wie nahe er *tatsächlich* am Verzweigungspunkt liegt (PADIAN & ANGIELCZYK 1999). Kurzum:

Das [evolutionäre] 'Baumdenken' verlagert den Fokus von der Suche nach *linearen* (direkten) Vorfahren auf die Suche nach Synapomorphien, welche *indirekte* Vorfahren (Nebenverwandte) miteinander verbinden. (MEAD 2009, S. 311; Dt. MN)

Überhaupt ist die *exakte* Stellung von Mosaikformen wie *Rahonavis*, *Archaeopteryx* usw. im Stammbaum für die Richtigkeit der Evolutionstheorie unerheblich. Ihr Beweiswert für die Evolutionstheorie liegt darin, dass sie einander abgestuft ähnlich sind, so dass sie sich in eine Abfolge bringen lassen, in der ihre Morphologie mehr und mehr die Gestalt heutiger Vögel annimmt (vgl. Abb.10).

Merkmal	<i>Anchiornis</i>	<i>Archaeopteryx</i>	<i>Jeholornis</i>	<i>Confuciusornis</i>	<i>Ichthyornis</i>	Höhere Vögel (Neornithes)
Bauchrippen (Gastralria)	+	+	+	+	+	-
Paarige Schläfenfenster (diapsid)	+	-	+	+	-	-
Brustbein mit Brustbeinkamm (Carina)	-	-	-	-	+	+
Flügelkrallen	+	+	+	+	-	-
Pygostyl	-	-	-	+	+	+
Hornschnabel	-	-	-	+	+	+
Bezahnter Kiefer	+	+	+	-	+	-
Rabenbein strebenartig verlängert	-	-	+	+	+	+
Mittelhandknochen verschmolzen	-	-	+	+	+	+
Knöchernes Brustbein (Sternum)	-	-	+	+	+	+
Schambein nach hinten gerichtet	-	+	+	+	+	+
Asymmetrische Schwungfedern	-	+	+	+	+	+
Federn größtenteils aus β -Keratin	-	+	+	+	+	+
Federkleid	+	+	+	+	+	+
Zum Gabelbein verwachsene Schlüsselbeine	+	+	+	+	+	+
Hohlknochen	+	+	+	+	+	+

Abb.10 Merkmalstabelle einiger Theropoden. (+) bedeutet: Merkmal vorhanden, (-): Merkmal fehlt, (±): Merkmal rudimentär vorhanden. Die orangefarbenen Felder zeigen den Besitz ursprünglicher Nichtvogel-Theropoden-Merkmale an, die grünen Felder die Präsenz fortschrittlicher Vogelmerkmale. Wir sehen, dass die Anzahl der Vogelmerkmale von *Anchiornis* über *Archaeopteryx*, *Jeholornis* und *Confuciusornis* bis zu den höheren Vögeln sukzessive zunimmt, so wie es die Evolutionstheorie erwarten lässt. Die Merkmalsverteilung legt zudem nahe, dass einige Vogelmerkmale in verschiedenen Linien *konvergent* (unabhängig voneinander) entstanden sind. So wurde bei *Archaeopteryx* unabhängig von den höheren Vögeln der diapside Schädel so abgewandelt, dass keines der Schläfenfenster noch klar erkennbar ist. Auch der Zahnverlust bei *Confuciusornis* und heutigen Vögeln scheint unabhängig erfolgt zu sein.

C.4 Abruptes Auftreten von Merkmalen und das "Wartezeitproblem"

Ein schrittweises Auftreten verschiedener einzelner Merkmale (vgl. Vorbemerkungen) bedeutet nicht automatisch, dass die Entstehung dieser Merkmale evolutionstheoretisch auch plausibel ist. Manche Merkmale treten relativ abrupt auf. (JUNKER 2019, S. 49)

Dieser Einwand ist schon deswegen bedeutungslos, da die bekannten Fossilien keinen repräsentativen Querschnitt ausgestorbener Formen darstellen: Jeder Fund eines fossilen Theropoden, wie die insgesamt nur 12 bekannten *Archaeopteryx*-Exemplare, stellt einen enormen Glücksfall dar. Die Hälfte aller Dinosauriergattungen ist nur durch ein einziges Exemplar vertreten; rund 80 % aller Dinosaurierskelette sind fragmentarisch überliefert (DODSON 1990). Schätzungen zufolge sind weniger als ein bis einige wenige Prozent der Arten fossil belegt (RAUP 1994). Forderungen nach fein gestaffelten Übergängen verbieten sich daher ebenso wie die Erwartung, Fossilienbelege ohne abruptes Auftauchen von Merkmalen vorzufinden.

Viele Vogelmerkmale werden unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen als früh etabliert eingestuft und treten abrupt fossil in Erscheinung. Diese Situation ist eine Herausforderung für evolutionäre Mechanismen; rasches Auftreten ist evolutionstheoretisch nicht zu erwarten. (JUNKER 2019, S. 50)

Hier wird die Erklärung des *Punktualismus* (vgl. ELDREDGE & GOULD 1972; JUNKER & HOSSFELD 2001) ebenso übergangen wie die Ambiguität des Begriffs "abrupt": Wenn ein Paläontologe vom "abrupten" Auftreten eines Merkmals spricht, meint er immer noch Zeiträume von mehreren Zehntausend bis Millionen von Jahren, Kreationisten denken dagegen meist an eine blitzartige Entstehung im Sinne einer *creatio ex nihilo*.

Grob irreführend ist die Behauptung, evolutionäre Mechanismen seien aufgrund des *Wartezeitproblems* "klar damit überfordert..., in geologisch kurzen Zeiträumen eine große Formenvielfalt relativ abrupt hervorzubringen" (S. 67/93). Warum ist dem so?

Das "Wartezeitproblem" beruht in seinem Kern auf zwei Prämissen: Zum einen müsse die Evolution ein "festes und vorgegebenes Ziel" erreichen (HÖSSJER et al. 2021, S. 51). Zum anderen seien hierfür mehrere "koordinierte Mutationen" erforderlich (ebd., S. 5). Angesichts der erforderlichen genetischen "Feinabstimmung" und des Umstands, dass Rückmutationen potenziell vorteilhafte Einzel-Mutationen wieder eliminieren, könnten, so das Argument, (komplexere) Neuerungen nicht in realistischen Zeiträumen evolvieren.

Um ihr Argument vorzubringen, gehen die Kreationisten jedoch von falschen Voraussetzungen aus.⁵ Die Evolution muss keineswegs das Auftreten *vorgegebener* Zielstrukturen oder Funktionszustände "abwarten". Ihr Wesen ist *opportunistisch*, das

⁵ Daniel STERN-CARDINALE, Assistenzprofessor an der Rutgers University, hat für seinen YouTube-Kanal (https://www.youtube.com/watch?v=F748itCl_es) ein lehrreiches Video zum Wartezeitproblem erstellt.

heißt, sie nutzt jede Veränderung, die unter den bestehenden Voraussetzungen *irgendeinen* Fitnessvorteil hervorbringt. Anders gesagt muss sie immer nur so lange "warten", bis eine Struktur mit *beliebiger* (neuer oder verbesserter) Funktion entsteht. Und auch, wenn eine bestimmte Funktion vorgegeben *wäre*, folgte daraus nicht, dass dafür nur im Voraus festgelegte DNA- oder Protein-Strukturen infrage kommen.

Ganz im Gegenteil, jeder Funktionszustand lässt sich auf unzählig vielen Wegen realisieren. Nehmen wir Antibiotika-Resistenzen als Beispiel: Antibiotika lassen sich unter anderem durch neue Enzyme, durch veränderte Rezeptoren, Efflux-Pumpen oder durch "Heraufregulieren" eines antagonistischen Signalwegs unwirksam machen. Jedem einzelnen dieser Wege stehen der Evolution wiederum mehrere Routen offen. Bezogen auf den enzymatischen Weg kann ein Medikament zum Beispiel durch eine Spaltung oder chemische Modifikation unwirksam gemacht werden. Für jede Route kann die Evolution wiederum zahlreiche verschiedene Optionen nutzen. Zum Beispiel ist die Enzym-Klasse der β -Lactamasen sehr vielfältig. Dazu gehören Proteinfamilien, die sich strukturell kaum ähneln (HUNT 2007a). Zu guter Letzt kann jedes Protein eine enorme Variabilität aufweisen, ohne seine Funktion einzubüßen.

Die Annahme, es seien notwendigerweise mehrere aufeinander abgestimmte Mutationen erforderlich, um ein bestimmtes Ziel zu erreichen, erweist sich ebenfalls als falsch. Die Entstehung von Enzymen mit völlig neuartigen Eigenschaften lässt sich oft schon durch einzelne Mutationen bewerkstelligen (DE KRAKER & GERSHENZON 2011). Analog zu diesem Befund zeigten YONA et al. (2018), dass ~ **60%** aller möglichen Zufallssequenzen (!) nur *eine* Mutation davon entfernt sind, sich in aktive Promotor-Sequenzen zu verwandeln. Einer anderen Studie zufolge eignet sich ein hoher Prozentsatz zufällig erzeugter Peptide als funktionelle Zielsequenz, die man Proteinen anhängen kann, um sie in bestimmte Organellen zu importieren (TONKIN et al. 2008).

Selbst "nichtreduzierbar komplexe" Systeme mit mehreren "aufeinander abgestimmten" Komponenten wie spezifischen Protein-Protein-Bindungsstellen oder funktionell neu angeordneten Genen mit geeigneten Promotoren können erwiesenermaßen relativ schnell entstehen (vgl. dazu beispielsweise VIGAN & NEIL 2010; NEUKAMM 2012; SAUTER et al. 2012; BEYER et al. 2022; NEUKAMM 2022).

Monte-Carlo-Experimente zeigen, dass die Mechanismen der Evolution selbst mit drei, vier oder sogar mehr "passenden" Mutationen nicht zwangsläufig überfordert wären (TROTTER et al. 2014). Dies liegt daran, dass tausende von (kryptischen) Genen, Signal- und Co-Faktoren eine enorme Anzahl von Kombinationsmöglichkeiten bieten, um Neuerungen entstehen zu lassen. Und solange niemand zeigen kann, dass der Anteil erfolgversprechender Mutationen und Gen-Interaktionen gemessen am Universum an Möglichkeiten äußerst gering ist, bleibt das Wartezeitproblem ein Hirngespinnst.

C.5 Evo-Devo-Lösungen zur Vogelevolution

Ein wesentlicher Schritt in der Evolution der Vögel war die Umfunktionierung der Gliedmaßen zu funktionstüchtigen Flügeln. Damit ging beispielsweise die Verlängerung der Extremitäten, die Reduktion der Finger und das Verschmelzen der Handwurzel- und Mittelhandknochen zu einer Knochenspange (Carpometacarpus) einher. Evolutionsgegner stellen es gern so dar, als setze jede dieser Veränderungen eine komplizierte Abfolge von Mutationen oder sogar den Erwerb komplett neuer Gene voraus. Träfe das zu, wären derlei Anpassungen langwierig und Konvergenzen unwahrscheinlich. Das ist aber nicht der Fall, denn:

Der Übergang von den Gliedmaßen zum Flügel erfordert keinen komplett neuen Satz von Genen, sondern Änderungen in der Kontrolle einiger Gene, die das Wachstum fördern oder stoppen. Diese Gene produzieren... sogenannte Wachstums- und Signalfaktoren, die den Zellen in einem wachsenden Embryo Anweisungen geben. Wenn sie zu unterschiedlichen Zeiten ein- und ausgeschaltet werden, kann das die Form eines Tieres drastisch verändern. (HORNER & GORMAN 2009, S. 11; Dt. MN)

In diesem Zusammenhang hat die Erforschung der Variation von Aktivitäten einer begrenzten Zahl von Kontrollgenen und Signalmolekülen, die im Zusammenspiel mit Strukturgenen und Umweltbedingungen die Entwicklung des Embryos steuern, zu ganz neuen Einsichten in die Entstehung neuer Merkmale und Baupläne geführt. Mit diesen Mechanismen befasst sich die *evolutionäre Entwicklungsbiologie* (kurz: Evo-Devo).

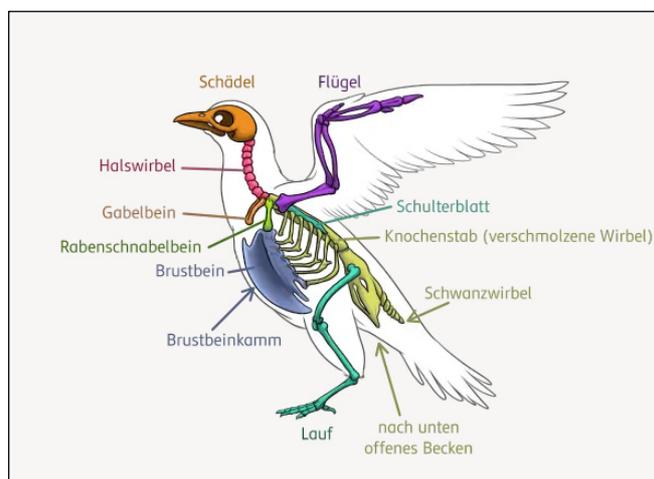


Abb. 11 Skelettbau der Vögel. Angefangen vom Schädelbau über die reduzierten Finger, die fusionierten Mittelhandknochen, den Brustbeinkamm, die verschmolzenen Mittelfuß- und Fußwurzelknochen bis hin zu den fusionierten Wirbeln erforderten die meisten Anpassungen der Vögel Änderungen in der Regulation von Genen. Nähere Erläuterungen im Text. Grafik: Mit freundlicher Genehmigung der SchuBu Systems GmbH (Stefan PROCHASKA). Quelle: www.schubu.at/p172/das-vogelskelett.

Viele erstaunliche Anpassungen beruhen i. w. auf Veränderungen der zeitlichen Koordination von Entwicklungsprozessen (*Heterochronien*). Manche Mutationen beeinflussen die Aktivität von Entwicklungsgenen so, dass Jugendmerkmale bis ins Erwachsenenstadium erhalten bleiben. In einem solchen Fall spricht man von **Pädomorphose**. Dazu gehören zahlreiche Anpassungen der Vögel, etwa die Verringerung der Körpergröße, die relative Zunahme des Hirnschädelsvolumens, der verkürzte Schnabel, die Reduktion der Zähne, die Bildung hakenförmiger Fortsätze an den Rippen (*Processus uncinati*),

der Verlust der Mittelfußflügel, die dünnen, biegsamen, lose verbundenen Schädelknochen (Schädelkinese) und vieles andere (vgl. etwa CHATTERJEE 2015, S. 275).

Andere Mutationen, die regulatorische Gene betreffen, beschleunigen oder verlängern das Wachstum von Merkmalen. Dies kann dazu führen, dass Strukturen verschmelzen, sich ineinanderschieben oder im Vergleich zum angestammten Merkmal vergrößern. Verlängerte Wachstumsphasen werden beispielsweise als Ursache für die Entstehung des markanten Brustbeinkamms der Vögel (Abb. 11) sowie des konvergenten Brustbeinkiels bei Fledertieren diskutiert (LÓPEZ-AGUIRRE et al. 2019).

Ein weiteres markantes Vogelmerkmal ist das Pygostyl. Dabei handelt es sich um ein Verschmelzungsprodukt aus den letzten Schwanzwirbeln (vgl. Abb. 12). Es dient den Vögeln als stabile Unterlage für die Schwanzfedern, die durch Hochklappen des Pygostyls aufgestellt werden. Vergleichbare Morphologien lassen sich schon experimentell (!) durch ektopische Überexpression von Hoxb13 oder Veränderungen des Retinsäure-Gradienten hervorrufen (RASHID et al. 2014, S. 9). Retinsäuren beeinflussen die Genexpression und üben Einfluss auf die Zelldifferenzierung aus.



Abb. 12 Skelett eines Riesensturmvogels mit aufgestelltem Pygostyl am Schwanzende. Urheber: Daiju AZUMA | Quelle: Wikiwand.com | Lizenz CC BY-SA 4.0.

PLATEAU & FOTH (2020) wiederum zeigten, dass der Schritt hin zu den hochgradig modularen, integrierten Schädeln der modernen Vögel auf einer abrupten Verschmelzung von Schädelknochen beruht. Phylogenetische Vergleiche deuten darauf hin, dass die Knochenfusion eine entwicklungsbedingte Übertreibung des ursprünglichen adulten Merkmals darstellt. So ähneln die Schädel jugendlicher Vögel in Anzahl und Verteilung der Module dem Erwachsenenschädel nicht-aviärer Theropoden (einschließlich *Archaeopteryx*) stärker als den elterlichen Schädeln.

Ein besonders interessanter Fall ist die

Evolution des Hornschnabels: Als *Schnabel* (Rostrum) bezeichnet man die mit verhärteten Hornscheiden (Rhamphothecae) verkleideten, zahnlosen Kieferpartien von Sauropsiden.⁶ Die knöcherne Basis des Schnabels bildet größtenteils das gegenüber

⁶ Unter den Sauropsiden sind Schnäbel nur noch in den Kronengruppen der Vögel und Schildkröten vertreten. Entsprechende Analoga treten auch bei Kopffüßern und wenigen Säugetierarten auf. Bei ausgestorbenen Sauropsiden finden sich Schnäbel in verschiedenen Theropoden-Gruppen, wie zum Beispiel bei Oviraptorosauriern, Ornithischern und Rhynchosauriern. Allerdings haben sich die Hornschnäbel in keiner Tiergruppe zu so einzigartigen und vielfältigen Mundwerkzeugen ausdifferenziert wie bei den Vögeln.

Nichtvogel-Theropoden stark vergrößerte Prämaxillare (Abb. 13). Das Prämaxillare sitzt auf einem verkürzten Gesicht und einem bauchig vergrößerten Gehirnschädel und ist funktional in das kinetische System des Vogelschädels integriert. Die Hornscheiden bestehen aus übereinanderliegenden mehreckigen Schuppen, die überwiegend aus speziellen β -Keratinen sowie einem geringen Anteil α -Keratin aufgebaut sind. Mischung und Schichtdicke variieren und bestimmen die mechanischen Eigenschaften der Schnäbel.

Übergangsformen wie *Archaeopteryx* und diverse kreidezeitliche Vögel wie *Ichthyornis* zeigen, dass der Schnabel nicht schlagartig entstand. Seine Bestandteile entstanden nicht simultan, sondern inkrementell und unabhängig voneinander. Zunächst fanden Schädelmodifikationen statt, die durch Pädormorphose verursacht wurden, wie die Verkürzung des Gesichts, die Verkleinerung der Maxilla (des Oberkieferknochens), die Vergrößerung des Gehirnschädels sowie eine Schrumpfung der Knochen, was zu einer bemerkenswerten Beweglichkeit (Kinese) der Schädelknochen bei Vögeln führte.

Dass es sich um Pädormorphose handelt, zeigen Schädelvergleiche zwischen jugendlichen Nichtvogel-Theropoden wie *Coelophysis* (Abb. 13, links unten) und basalen Vögeln wie *Archaeopteryx* (Abb. 13, Mitte oben). Erwartungsgemäß wird der Übergang von dünnen, intrakraniell beweglichen Knochen zu dicken, überlappenden und fest verbundenen Schädelknochen im Wachstum von Nichtvogel-Dinosauriern vollzogen und noch heute in der Ontogenese der Krokodile (BHULLAR et al. 2016, S. 397).

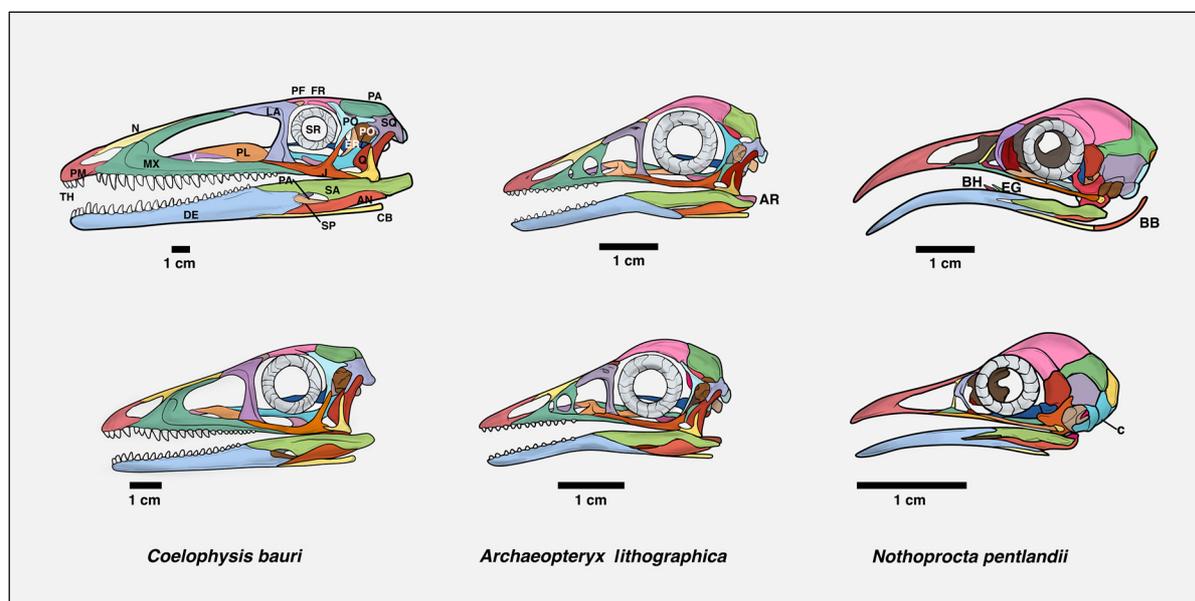


Abb. 13 Laterale Schädelansicht des Nichtvogel-Theropoden *Coelophysis* (linke Spalte), des ursprünglichen Vogels *Archaeopteryx* (mittlere Spalte) und dem rezenten Andensteiŝhuhn (rechte Spalte). Oben sind die Schädel der erwachsenen Tiere, unten die der juvenilen Tiere abgebildet. Die verschiedenen Schädelknochen sind farbkodiert. Man erkennt, dass der Evolution des Schnabels eine deutliche Reduktion der Maxilla (MX, dunkelgrün) vorausging. Dies schuf die Voraussetzung für die später einsetzende Vergrößerung des Prämaxillare (PM, rot), welches bei den modernen Vögeln den Oberschnabel bildet. Illustration: James Paul BAELO, verändert nach BHULLAR et al. (2016, S. 392).

Im nächsten Evolutionsschritt, mit dem Erscheinen der höheren Vögel, vergrößerte sich in verhältnismäßig kurzer Zeit das Prämaxillare und integrierte sich in das kinetische System von Schädelknochen. Studien legen nahe, dass eine funktionale Integration des vergrößerten Prämaxillare in den Schädel unter biomechanischen Gesichtspunkten erst nach der Verkürzung des Gesichts und einer deutlichen Reduktion der Maxilla durch Pädomorphose erfolgen konnte (BHULLAR et al. 2016).

Evolutionäre Modifikationen an Schädelmodulen wie der Prämaxillare sind nicht kompliziert. Arbeiten zur molekularen Kontrolle der Schnabelentwicklung bestätigen, dass ihre Parameter unabhängig vom Rest der Schnauze einer präzisen Kontrolle unterliegen (SCHNEIDER & HELMS 2003). Letztere lässt sich durch viele Stellschrauben beeinflussen, wie etwa durch Veränderungen in der Konzentration des Transkriptionsfaktors BMP4, der u.a. das Knochenwachstum steuert, oder dem BMP-Antagonisten Noggin. Danach ermöglichen Mutationen, die den BMP-Signalweg im Oberkieferknochen beeinflussen, ein "Fine-Tuning" von Form und Größe der Schnäbel.

Über einen weiteren Evolutionsschritt, die Bildung der Hornscheiden am Schnabel, geben verschiedene Übergangsformen Aufschluss. Bei einigen kreidezeitlichen Vögeln waren zunächst nur Teile der Schnauze mit Hornscheiden ausgekleidet, ausgehend von der Schnabelspitze. Auch bei den heutigen Vögeln beginnt die Bildung zunächst in den distalen Schnabelanlagen. *Ichthyornis* beispielsweise besaß noch einen kleinen Übergangsschnabel mit einer zahnlosen, mit Horn bedeckten Zangenspitze, die möglicherweise als eine Art Greifwerkzeug zum Aufpicken von Nahrung diente,⁷ weiter kaudal (zum Schädel hin) noch Zähne und einen unverhornten Kiefer (FIELD et al. 2018).

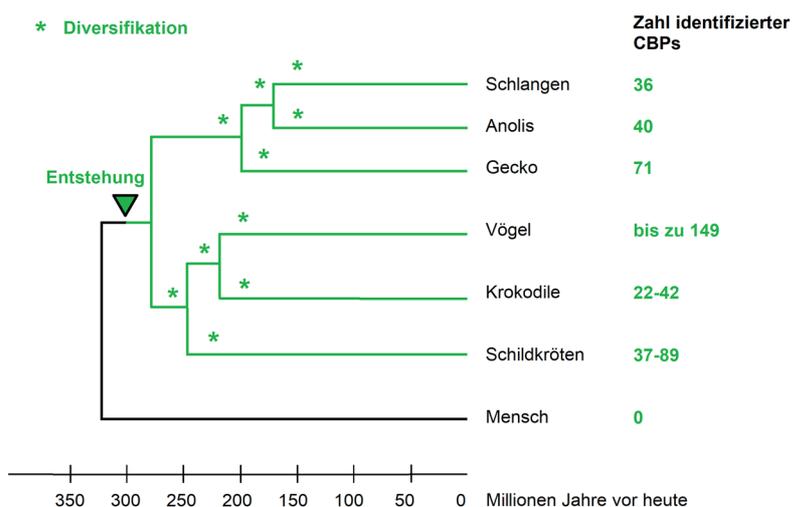


Abb. 14 Entstehung, Duplikation und anschließende Diversifikation der CBPs bei verschiedenen Sauropsiden. Nach HOLTHAUS et al. (2019).

Woher stammen die Gene, die in die Bildung von Hornscheiden involviert sind? Analysen zeigen, dass bei den Vögeln mindestens 149 unterschiedliche β -Keratine an der Bildung hornartiger Strukturen wie Klauen, Schnäbel und Federn beteiligt sind; sie werden als *corneous beta-proteins* (CBPs) bezeichnet (vgl.

⁷ Als entscheidender Selektionsvorteil wird die Bildung einer "Ersatzhand" angesehen, da gegen Ende der Kreidezeit die eigentlichen Hände in immer stärker spezialisierte Vogelflügel integriert wurden (BHULLAR et al. 2016, S. 398).

Abb. 14). Ihre Gene sind im epidermalen Differenzierungskomplex (EDC) organisiert und werden in einer bestimmten zeitlichen Abfolge exprimiert. Alle EDC-Gene sind an dem komplexen Differenzierungsprozess der Epidermis beteiligt. Sie kodieren sowohl interagierende Strukturproteine als auch regulatorische Proteine der Epidermis.

Doch weder der EDC noch die CBPs entstanden in der Vogellinie *de novo*. Vielmehr war das Potenzial zur Ausbildung horniger Epidermalbildungen wie Klauen, Schuppen, faseriger Hautanhänge und Hornscheiden bereits in den genetischen Anlagen der frühen Dinosaurier (etwa *Psittacosaurus*) vorhanden. Allerdings kam es bei den Vögeln zu einer starken Expansion und Differenzierung des Genclusters.

Studien zur β -Keratin-Gen-Evolution legen nahe, dass mehrere Wellen der Genduplikation (Verdopplung von Genen) innerhalb eines einzigen Genomorts mit anschließender Diversifikation der duplizierten Gene bei Vögeln zur Entstehung von Krallen, Federn und Hornschuppen und parallel zu den Schuppen des Panzers bei Schildkröten führten (LI et al. 2013; HOLTHAUS et al. 2019). Anders gesagt, die Epidermalbildungen der Sauropsiden haben einen gemeinsamen evolutiven Ursprung, der mit der Entstehung der ersten CBPs vor mehr als 300 Mio. Jahren begann (Abb. 14). In diesem Szenario ermöglichte eine wachsende Zahl neuer Varianten von CBP-Genen die fortschreitende Spezialisierung der Integumentstrukturen.⁸

Nebenbei bemerkt gibt es auch Hinweise darauf, dass Schuppen und Federn auf Entwicklungsebene als homolog zu betrachten sind (MUSSEY et al. 2015). So existieren bemerkenswerte Übereinstimmungen in der Wnt/ β -Catenin-Signalgebung während der frühen Entwicklung von Federn und Reptilienschuppen, etwa hinsichtlich der Lokalisierung des Transkriptions-Kofaktors β -Catenin. Die Expression von β -Catenin ist ein zuverlässiger Marker für die Fähigkeit von Epithelien, Federanlagen und Schuppen zu bilden. Im Wesentlichen unterscheidet sich die Feder- von der Schuppen-Morphogenese dadurch, dass inkrementell weitere Differenzierungsschritte addiert wurden, wie die Follikel-Bildung, die Entstehung eines Epidermalkragens usw. (vgl. PRUM 1999).

Noch ein Wort zu der jahrzehntealten Streitfrage, ob die Vögel einen Daumen besitzen (s. Abb. 15). Was auf den ersten Blick belanglos scheint, barg in der Vergangenheit viel Sprengstoff und führte vereinzelt dazu, dass die Theropoden-Abstammung der Vögel infrage gestellt wurde. Wie kam es dazu? Nun, in der Regel haben Landwirbeltiere fünf Finger pro Hand, der Vogelflügel besitzt nur drei Finger. Embryonal

⁸ Arbeiten über die Eigenschaften von β -Keratinen in der Epidermis verschiedener Reptilienarten deuteten auf eine Korrelation zwischen der Art und Menge des exprimierten β -Keratins und der Härte der Epidermis hin. Duplizierte β -Keratin-Gene blieben möglicherweise erhalten, weil eine größere Menge β -Keratin die Härte der Epidermis erhöht und die Ausprägung verschiedener Morphologien ermöglicht (ALIBARDI et al. 2007). Mutationen wiederum bewirkten ein "Fine-Tuning" der Eigenschaften.

lässt sich die Anlage eines vierten Fingers auf der Handinnenseite belegen, die aber wieder verschwindet. Welche Finger blieben bestehen – handelt es sich um Daumen, Zeigefinger und Mittelfinger (I–II–III) oder um Zeige-, Mittel- und Ringfinger (II–III–IV)?

Einerseits zeigen Fossilienreihen die Reduktion von zwei Fingern an der Handaußenseite unter den Vorfahren von *Deinonychus* (s. Abb. 15). Die übrig gebliebenen Finger ähneln den drei Fingern von *Archaeopteryx*. Dieser Befund sowie die Phalangenformel, die bei *Deinonychus*, *Archaeopteryx* und den Vögeln 2, 3, 4 beträgt, stützen die Indexierung als Daumen, Zeige- und Mittelfinger (I–II–III). Auch die Genexpressionsmuster des vordersten Vogelfingers entsprechen denen des Daumens bei anderen Tieren.

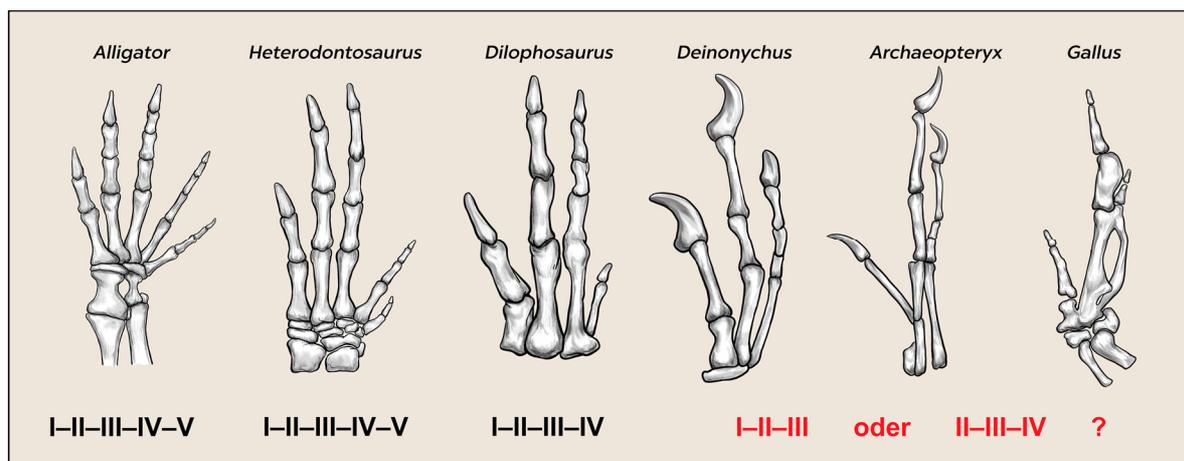


Abb. 15 Schematische Darstellung der Finger-Reduktion bei verschiedenen Archosauriern. Die Zahlen spiegeln die Zählweise der Finger beginnend mit dem Daumen zur Handaußenseite wider. Zeichnung von James Paul BAELLO, zusammengestellt nach WELTEN et al. (2005) und ČAPEK et al. (2014).

Auf der anderen Seite wird bei Landwirbeltieren als erstes der Ringfinger angelegt. Bei Vögeln handelt es sich um den Finger an der Handaußenseite, was ebenfalls für den Ringfinger spricht. Da auf der Handinnenseite eine embryonale Fingeranlage gebildet wird, die wieder verschwindet, spräche diese Fingeranlage für einen reduzierten Daumen. Es gibt auch Dinosaurier wie den *Limusaurus*, bei denen der Daumen teilweise reduziert war und der kleine Finger fehlte. Diese Daten sprechen wiederum für eine Identifizierung der Vogelfinger als Zeige-, Mittel- und Ringfinger (II–III–IV).

Das Problem der Finger-Zählweise bei den Theropoden-Dinosauriern blieb lange ungelöst. Neuere Erklärungen der Evolutionären Entwicklungsbiologie (Evo-Devo) haben das Problem behoben. Worin besteht die Lösung?

Die Embryonalentwicklung aller Lebewesen wird von nur etwa einer Handvoll allgemeiner Signalfaktoren orchestriert. Dazu zählen unter anderem Proteine der Familien HOX, Wnt, Hedgehog, TGFβ und ihre Liganden, wie das Wachstumshormon BMP4. Sie beeinflussen kontextabhängig die Expression hunderter Gene. So spielt in die

Entwicklung der Hand der Signalfaktor *Sonic Hedgehog* (Shh) eine Schlüsselrolle. Sein Gen wird nur auf einer Seite der Hand aktiviert; die Shh-Konzentration ist auf der Handaußenseite am höchsten und nimmt Richtung Handinnenseite ab. Die verschiedenen Fingeranlagen passen ihre Genexpression (und damit ihre Entwicklung) der Shh-Konzentration in ihrer Umgebung an. Sie gewinnen durch Shh sozusagen Information darüber, wo sie sich befinden und wie sie sich zu entwickeln haben.

Basierend auf diesem morphogenetischen Mechanismus schlagen ČAPEK et al. (2014) vor, dass genregulatorische Veränderungen zunächst zum Wegfall des kleinen Fingers sowie zur Teilreduktion des Ringfingers führten. Da Daumen und kleiner Finger als Letztes angelegt werden, ist es entwicklungsbiologisch aber einfacher, diese äußeren Finger komplett zu reduzieren als die zentralen Finger (II–III–IV). Zeige-, Mittel- und Ringfinger bleiben demnach erhalten und nutzen den zur Verfügung stehenden Platz aus, indem sie weiter nach innen wachsen.

Dies führt dazu, dass die biomechanisch nach *anterior* verlagerten Finger (II–III–IV) die ursprüngliche Shh-Aktivitätszone verlassen und unter dem Einfluss veränderter Signalfaktor-Konzentrationen das Genexpressionsmuster der inneren Finger (I–II–III) annehmen. Dieser konzertierte Mechanismus erklärt, warum die Finger von Theropoden wie *Deinonychus* die Form der inneren Finger (I–II–III) haben. Und er erklärt, weshalb das Transkriptom des vordersten Vogelfingers dem des Daumens anderer Tiere entspricht.

C.6 Nichtreduzierbar komplexer Vogelbauplan

Um zu suggerieren, die Evolution des Vogelflugs sei extrem unwahrscheinlich, wird gern behauptet, die Evolution hätte unzählige Merkmalsänderungen und Feinheiten im Bau des Gefieders, des Skelettbaus, des Verhaltens usw. *gleichzeitig* berücksichtigen müssen, um eine Flugfähigkeit zu erreichen. So behaupten JUNKER & WIDENMEYER (2021):

Neben geeignetem Federmaterial und zweckmäßigem Feinbau ist auch eine passende Verankerung der Federn in der Haut unabdingbar, ebenso ein komplexes Geflecht von Federmuskulatur, Nervensträngen und Sinnesorganen für die Bewegung der Federn. Außerdem muss insgesamt ein funktionsfähiges Federkleid ausgebildet sein, vielfältige Steuerungsmechanismen und Koordination der Flugbewegungen, Details des Baus des Vogelkörpers und anspruchsvolle Verhaltensweisen mit entsprechender Datenverarbeitung im Gehirn. Die Aufgaben, die Flugfedern erfüllen müssen, stellen besondere Anforderungen an den Aufbau... Zunächst ist geeignetes Baumaterial erforderlich. Dieses besteht aus langen Fasern eines speziellen Proteins, dem β -Keratin, ... Das Keratin muss in Federschaft, -asten und -strahlen auf eine ganz bestimmte Weise 'verbaut' sein, damit die Federn ihre besonderen Eigenschaften aufweisen... (S. 84)

Aus diesen Gründen weisen viele Forscher auf den Aspekt der Synorganisation hin. Die einzelnen Module und Ebenen (Baumaterial bis Verhalten) können nicht isoliert voneinander verstanden werden und auch nicht isoliert entstanden sein. In Summe haben wir

mit dem Federkleid eine Gesamtorganisation vor uns, die insgesamt bezüglich der Flugfähigkeit nichtreduzierbar komplex scheint und ein klares Design-Indiz darstellt. (S. 86)

Merkmale eines hochgradig spezialisierten Bewegungsapparats aufzulisten, mit denen **heutige** Vögel ihren Schlagflug perfektionieren, ist das eine. Zu folgern, all diese Merkmale seien für einen rudimentären Flug unentbehrlich und hätten nicht unabhängig voneinander entstehen können, das andere. Der Bruch in JUNKERS & WIDENMEYERS Argumentation besteht darin, dass ihre Folgerung ungültig ist.

Betrachten wir zum Beispiel den flugfähigen Theropoden *Anchiornis* (siehe Titelbild). Dieser besaß zwar schon einige der aufgelisteten Merkmale. Doch ihm fehlten noch zahlreiche Komponenten: Die Federn bestanden zu einem hohen Anteil noch aus α -Keratin (PAN et al. 2019), weswegen ihnen die "besonderen" biomechanischen Eigenschaften heutiger Federn (Flexibilität, Knickfestigkeit) nicht zukamen. Ihre Struktur wich auch deutlich vom "zweckmäßigen Feinbau" moderner Federn ab. So gibt es Hinweise darauf, dass die Federfahnen nicht geschlossen waren (SAITTA et al. 2017, S. 276).

Zudem besaß *Anchiornis*, verglichen mit heutigen Vögeln, viel kürzere Schwungfedern im Verhältnis zur Länge des Oberarmknochens. Die Federn waren symmetrisch, die Primär- und Sekundärfedern schmal und schwach (LONGRICH et al. 2012) und die verdeckten Federn noch nicht in gestaffelten Reihen angeordnet, was auf eine geringe Differenzierung der Federn im Gefieder hinweist (WANG et al. 2017). Zudem befanden sich die längsten Flügelfedern am Handgelenk, was den Flügel an der Spitze zu einem wenig flugangepassten Profil verjüngte (HU et al. 2009).

Generell überschätzen Kreationisten die Bedeutung des Federmaterials, der Federstrukturen und des Gefieders für die Flugfähigkeit: Experimente und Computersimulationen zeigen, dass nicht die Federn, sondern das *Propatagium* (Abb. 16) den Großteil des Auftriebs erzeugt. Entfernt man die Sekundärfedern, sodass nur sechs distale Primärfedern und ein intaktes Propatagium verbleiben, hat dies keinen nennenswerten Einfluss auf das Flugvermögen von Sperlingen (BROWN & COGLEY 1996). Selbst dann, wenn die Vögel bis auf die sechs Primärfedern alle Schwungfedern verlören und das Propatagium 50% seiner Fläche sowie sein spezifisch aerodynamisches Profil einbüßen würde, wäre noch immer ein (wenn auch ineffektiver) Schlagflug möglich! Für einen Gleitflug wiederum ist auch eine "Beweglichkeit der Federn" entbehrlich; auch sie stellt nur ein Optimierungsschritt dar (ALEXANDER 2015).

Wir sehen also auf der einen Seite, dass ursprünglichen flugfähigen Theropoden etliche der oben angeführten Passungen fehlten oder fehlen konnten. Das heißt, es handelt sich um nachgelagerte, *sukzessive* Optimierungsschritte höherer Vögel. Andererseits lassen sich die evolutionären Wurzeln unzähliger Charakteristika, die heute den Vögeln das Fliegen ermöglichen, bis zu den Nichtvogel-Dinosauriern zurückverfolgen.

Der Fachmann spricht von günstigen **Exaptationen**,⁹ die rückblickend der Evolution des Flugs überhaupt erst den Weg bahnten. Hier einige Beispiele (s. BRUSATTE et al. 2015):

- ✚ Die Bildung luftgefüllter Hohlknochen und eines vogelähnlichen Lungen-Luft-sacksystems nahm bei den ersten Echtenbecken-Dinosauriern ihren Anfang.
- ✚ 100 Mio. Jahre vor dem Erscheinen der Vögel bahnte sich eine rasante Zunahme der Stoffwechsel- und Wachstumsraten sowie die Entwicklung der typischen "Durchflusslungen" an, womit die Vögel heute ihren Sauerstoffbedarf decken. Auch dies war eine günstige Voranpassung, die mit dem Fliegen nichts zu tun hatte.
- ✚ Die langen Beine der späteren Vögel und ihre drei dünnen Hauptzehen entstanden erstmals vor mehr als 230 Millionen Jahren. Dies ging mit der Umgestaltung des "Reptilien"-Körpers in aufrecht gehende Theropoden einher.
- ✚ Etwa 50 Mio. Jahre vor dem Auftreten der Vögel verwuchsen die paarigen Schlüsselbeine zum Gabelbein. Vermutlich stabilisierten die wolfsgroßen Raptoren damit den Schultergürtel beim Zerreißen ihrer Beute. Bei ihren fliegenden Nachfahren hilft die Neuerung, beim Flügelschlag Energie einzusparen.
- ✚ Wahrscheinlich besaßen alle Maniraptoren, wie etwa *Deinonychus*, bereits vor der Entstehung des Vogelfluges ein Propatagium (UNO & HIRASAWA 2023).¹⁰ Ohne dieses Merkmal könnten Vögel nicht fliegen; es verleiht dem Flügel eine Vorderkante, erzeugt Auftrieb und hilft beim Flügelschlagen (Abb. 16).

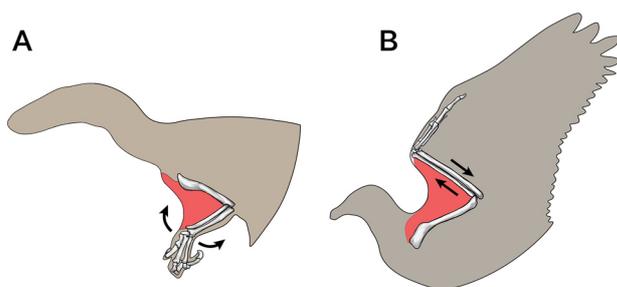


Abb. 16 A: Halsflughaut oder Propatagium bei *Deinonychus* (rot eingefärbt). Wahrscheinlich verhalf diese Struktur den Raptoren zu einer schnelleren, wendigeren Jagd. **B:** Halsflughaut bei *Sapeornis* mit dem ineinandergreifenden Flügelfaltsystem der Vögel. Die Weichteile sind nicht erhalten, aber die Gelenkwinkel der Ellenbogen sind gute Indikatoren für das Vorhandensein oder das Fehlen des Propatagiums. Grafik von James Paul BAELLO, gezeichnet nach UNO & HIRASAWA (2023, S. 7, Fig. 5).

Die Behauptung, die einzelnen Module des "Vogelbauplans" könnten nicht isoliert voneinander entstanden sein, ist also Unsinn: Die Theropoden-Fossilien lassen sich in eine Reihenfolge bringen, in der sich die "nichtreduzierbar komplexe" "Gesamtorganisation" der Vögel in einer Serie von Merkmals-Additionen auflöst. Man findet keine Vögel, die

⁹ Im Gegensatz zur *Adaptation* (Anpassung) beschreibt das Wort *Exaptation* ein Merkmal, dessen Funktion zu einem bestimmten Zeitpunkt zufällig adaptiv ist, ohne dass die Selektion "darauf hin" wirkte.

¹⁰ Zwar gibt es einige Veröffentlichungen, die die ungewöhnliche Idee vertreten, dass *Deinonychus* und *Caudipteryx* sekundär flugunfähige Vögel waren, das heißt: fliegende Vorfahren hatten (FEDUCCIA 2020, S. 281). Derzeit unterstützt der Fossilienbestand diese Annahme aber nicht, und die Idee erfordert zu viele unbelegte Zusatzannahmen, um als wissenschaftlich seriös gelten (QIU et al. 2019, S. 7; FOTH, pers. Mitteilung). Siehe auch Abschnitt C12.

sich wesensmäßig von Dinosauriern unterscheiden würden, sondern nur abgestufte Ähnlichkeiten innerhalb der Dinosaurier-Klade. Diese abgestuften Ähnlichkeiten deuten darauf hin, dass die Evolution von so charakteristischen Vogelmerkmalen wie Federn und Flügeln nicht von der Selektion auf aerodynamische Eigenschaften hin geprägt war. Vielmehr entwickelten sie sich aus anderen Gründen wie Balz, Imponier- oder Brutverhalten (BRUSATTE 2017, S. 793). Die Evolution scherte sich nicht um die "irreduzible Komplexität" eines (*noch nicht existenten*) Flugapparats. Sie addierte in der Dinosaurierlinie einfach ein Merkmal nach dem anderen und befand die Ergebnisse *in wechselnden Kontexten* für tauglich. Dabei wurden ganz beiläufig die Voraussetzungen für einen rudimentären Flug geschaffen, ohne dass dies intendiert oder absehbar war.

Nimmt man jene Nichtvogel-Theropoden als Maßstab, die gerade noch nicht die Schwelle zum Fliegen überschritten hatten, kam es im Wesentlichen darauf an, die bei ihnen bereits vorhandenen Vogelmerkmale (Exaptationen) für einfache Tragflächenkonstruktionen zu nutzen und mit einem Sprungverhalten zu kombinieren, so dass ein "Experimentierfeld" für einen rudimentären Gleitflug entstand (FOTH 2008).

Für den Selektionsvorteil einer einfachen Tragflächenkonstruktion genügen nach FOTH (2008) großflächige, versteifte Deckfedern oder Hautlappen. Dass es noch einfacher geht, beweisen die Sifaka-Lemuren auf Madagaskar: Lange verdickte Haare an den Armen sowie eine kleine Haut zwischen Oberarm und Körper bremsen den Fall beim Sprung von Baum zu Baum und tragen den Primaten bis zu zehn Meter weit (Abb. 17).

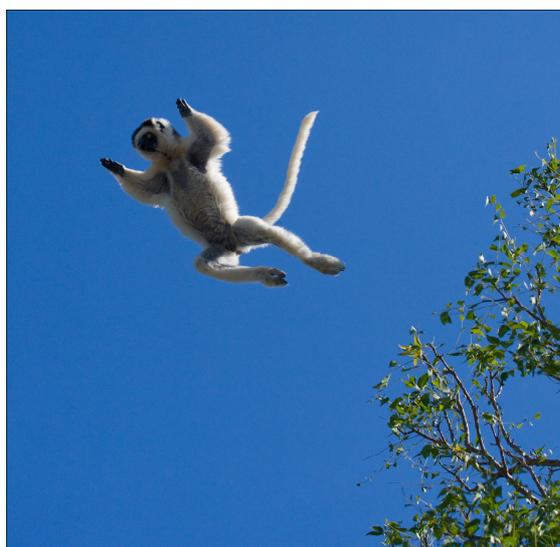


Abb. 17 Einfachste Anpassungen an einen Fallschirmflug in Kombination mit Sprungverhalten zeigen die Sifaka-Lemuren auf Madagaskar. Die Arme tragen lange versteifte Haare, und zwischen Oberarm und Körper befindet sich ein kleiner Hautlappen, der die Tragfläche vergrößert. Beim Sprung strecken die Sifakas ihre Vorderarme aus und können durch die vergrößerte Tragfläche über zehn Meter weit gleiten. Quelle: © Andrey GUDKOV | Depositphotos.com.

Wie gezeigt brachten die Nichtvogel-Theropoden günstige Startbedingungen (Exaptationen) mit. Biomechanische Untersuchungen zeigen außerdem, dass flugunfähige Tiere mit Konturfedern auch vom Boden aus, also laufend, einen dynamischen Auftrieb erzeugen können (HEERS 2016). Mit ihrer Hilfe lassen sich Hindernisse und kurze Distanzen gleitend oder flatternd überwinden. Zudem ermöglicht der Auftrieb ein schnelleres, wendigeres Laufen. Körpergröße, Bein-Flügel-Koordination, Muskelkapazität, Flügellänge und das Verhalten können so sukzessive an die Erfordernisse eines immer ausdauernderen Flugs angepasst worden sein (HEERS et al. 2018).

Ob der Vogelflug vom Boden aus oder über einen Fallschirm- und Gleitflug in den Bäumen seinen Anfang nahm, ist eine bislang offene Frage. Allerdings schließt das eine das andere nicht aus. Zwar schienen energetische Betrachtungen bislang gegen ersteres zu sprechen: *Archaeopteryx* hätte dreimal so schnell laufen müssen wie moderne Vögel, um vom Boden abzuheben. Neuere biophysikalische Berechnungen zeigen jedoch, dass Aufwinde an Hängen, Bergflanken oder Steilküsten ausreichen, um kleine gefiederte Paravianer vom Boden aus bis in die Bäume zu tragen (SHAHID et al. 2019).

Der meteorologische Aspekt beseitigt nach Ansicht von SHAHID und Kollegen die *bis dato* bestehenden Schwachstellen in beiden Szenarien und bringt die scheinbaren Gegensätze zwischen der "Bodentheorie" (**Cursorialtheorie**) und der "Baumtheorie" (**Arborealtheorie**) zum Verschwinden: Je nach Windbedingungen glitten die Paravianer sowohl aufwärts als auch abwärts und benötigten weder Kletterhilfen noch eine ausgeprägte Lauf- und Flugmuskulatur.

C.7 Gleitflug versus Schlagflug: ein falscher Gegensatz

JUNKER (2018) versucht, die Entwicklung des aktiven Flugs (Schlagflugs) aus dem Gleitflug zu problematisieren, indem er für den Übergang unüberwindbare Hürden postuliert. Er schließt mit der Bemerkung, die "Probleme der Entstehung des Vogelflugs von Bäumen aus" seien "so zahlreich und schwerwiegend, dass dieser Weg evolutiv nicht gangbar erscheint." Als Gründe hierfür gibt er im Wesentlichen an:

"Ein Übergang vom Gleit- zum Schlagflug ist kompliziert und aufwändig, da beide Flugarten sehr unterschiedlich sind (Padian 1982, 11). Gleiter haben abgesehen vom Besitz von Flughäuten vergleichsweise wenige Änderungen im Bauplan, während alle aktiven Flieger im Skelettbau und in ihrer Physiologie stark abgewandelt sind."

"Es gibt keinerlei Indizien dafür, dass sich irgendeine Gruppe gleitender Tiere... auf dem Weg zum aktiven Flug befindet oder jemals befand (Padian 1982, 12; Caple et al. 1983, 475; Paul 2002, 117) oder dass irgendein Gleiter seine Extremitäten benutzen würde, um aktiv Vor- oder Auftrieb zu erzielen (Dial et al. 2008, 988)."

"Damit zusammen hängt die Problematik, dass die Selektionsbedingungen bei Gleitern und aktiven Fliegern z.T. einander zuwiderlaufen. Ein Gleitflieger benötigt von Anfang eine möglichst große Tragfläche. Diese gewinnt er am besten dadurch, dass er alle Extremitäten ausstreckt, wie es heutige Gleitflieger auch machen. 'Bei den Vögeln deutet aber nichts darauf hin, dass ihre Beine jemals eine große Rolle als Teil der Tragfläche spielten' (Peters 2002, 425)."

"Bereits Gleitflug ist nicht gratis, sondern benötigt Kontrollmechanismen, das gilt selbst für schlechte Gleitflieger. Der Selektionsdruck auf Kontrolle und Stabilisierung bei einem gleitenden 'Proto-Vogel' muss hoch gewesen sein (Norberg 1985, 305f.)."

Zunächst fällt auf, dass JUNKER überwiegend alte Quellen heranzieht, um seine ungewöhnlichen Meinungen zu unterstreichen. Warum? Weil biomechanische Studien längst gezeigt haben, dass zwischen Gleit- und Schlagflug ein funktionelles Kontinuum

mit graduellen Anpassungsmöglichkeiten liegt. So bemerkt ALEXANDER (2015, S. 55) unter dem Abschnitt *Gleitflug versus Schlagflug: falscher Gegensatz*:

Einige Wissenschaftler haben argumentiert, dass ein schwaches oder schlecht entwickeltes Flattern so ineffektiv wäre, dass es gleitenden Tieren keinen Nutzen bringen würde (oder sogar weniger effektiv als das Gleiten sein könnte), sodass das Gleiten nicht direkt zum Schlagflug führen konnte.

Tatsächlich aber zeigen theoretische Modelle wie auch Experimente mit Schlagflugrobotern, dass selbst ein schwaches Schlagen mit niedriger Amplitude genug Schub erzeugen kann, um einen Nutzen daraus zu ziehen, selbst wenn ein solches Schlagen zu schwach ist, um einen Horizontalflug aufrechtzuerhalten. Diese Ergebnisse bedeuten, dass wir das Gleiten im Vergleich zum Flug mit voller Kraft – den Schlagflug, wie er von lebenden Vögeln, Fledermäusen und Insekten praktiziert wird – als zwei Extreme in einem Kontinuum betrachten müssen. Zwischen diesen Extremen könnten die Tiere das Schlagen mit einer Reihe von Vorteilen verbinden – angefangen von schwachem Flattern, um den Gleitflug etwas zu verlängern, bis hin zu stärkerem Schlagen, um die Gleitstrecke um das Fünf- oder Zehnfache zu erhöhen. (Dt. MN)

Die aus dem Ärmel geschüttelte Behauptung, die Selektionsbedingungen bei Gleitern und aktiven Fliegern würden einander teils zuwiderlaufen, hat sich damit wohl erledigt.

Anders gesagt, bei der "stark abgewandelten" Physiologie der aktiven Flieger kann es sich durchaus um **graduelle Optimierungen** von zuvor bestehenden Skelett- und Federstrukturen handeln. *Archaeopteryx* etwa besaß noch keinen Brustbeinkamm, an dem bei Vögeln die kräftige Muskulatur für den Schlagflug ansetzt. Auch der starre Schultergürtel ließ noch keinen ausdauernden Schlagflug zu. Trotzdem gibt es Hinweise, dass er kein reiner Gleiter mehr war, sondern schon zeitweise aktiv flog (VOETEN et al. 2018).

Die Behauptung, es gäbe "...keinerlei Indizien dafür, dass sich irgendeine Gruppe gleitender Tiere... auf dem Weg zum aktiven Flug befindet oder jemals befand", ist also insofern falsch, als *Archaeopteryx* im Kontinuum zwischen Gleitflug und vollendetem Schlagflug an anderer Stelle zu verorten ist als die modernen Vögel. *Anchiornis* besaß ein noch geringeres Schlagflug-Potenzial als *Archaeopteryx* (PITTMAN et al. 2022a, S. 9) und *Eosinopteryx*, *Aurornis* sowie *Xiaotingia* ein nochmals geringeres.

Dass "mesozoische Vögel, deren Flug hauptsächlich im Gleiten und Segeln bestand", "nicht bekannt" seien, ist bestenfalls ein Argument aus Nichtwissen: Ersetzt man "mesozoische Vögel" durch "basale Avialae", wie *Aurornis* und *Xiaotingia*, die vor 152 bis 166 Mio. Jahren lebten, ist die Aussage hinfällig.

Noch seltsamer mutet JUNKERS Argument an, bereits der Gleitflug erfordere Kontrollmechanismen. Das klingt, als habe die Evolution jede Nuance der Motorik berücksichtigen müssen. Dabei werden die Plastizität und Lernkurven neuronaler Systeme unterschätzt. *Velociraptor* etwa war ein intelligenter Jäger, der Gruppenstrategien verfolgte, um seine Beute zu überlisten. Sollen wir glauben, dass solche und artverwandte Tiere zu dumm

waren um zu lernen, wie man Extremitäten für das Gleiten ausbalanciert? Kein Kontrollverhalten muss perfekt sein, und jeder Jungvogel muss sie erst ... richtig: *erlernen!*

Zudem geht die Forschung davon aus, dass der Flugapparat mesozoischer Paravianer inklusive *Archaeopteryx* von Natur aus stabil ("*stabilitätskonfiguriert*") war; erst die hochgradig manövrierfähigen ("*kontrollkonfigurierten*") Systeme moderner Vögel erfordern aktive Kontrollmechanismen (MAYNARD SMITH 1952; ALEXANDER 2015). Mit anderen Worten: Eingebaute Stabilität und hohe Manövrierfähigkeit sind gegensätzliche Eigenschaften. Die aktiven Kontrollmechanismen im Nervensystem moderner Vögel erweisen sich als evolutionär neue und stark abgeleitete Spezialisierungen.

Im Übrigen zeigen schon diverse Ameisen, die keinerlei aerodynamische Anpassungen zeigen, Kontrollmechanismen in rudimentärster Form (ALEXANDER 2015). Fallen sie vom Baum, behalten sie die Orientierung über ihre Position und können beim Sturz in die Tiefe ihre Fallrichtung beeinflussen. Was bedeutet das für die Evolution der Vögel?

Wenn zahlreiche auf Bäumen lebende Tiere solche Fähigkeiten besitzen, was wahrscheinlich der Fall ist, und wenn einige dieser Tiere einem Selektionsdruck ausgesetzt waren, Stürze in einen Gleitflug zu verwandeln, dann hatten sie einen Vorsprung in der Evolution eines noch effektiveren Gleitfluges. Ironischerweise sahen Biologen die Entwicklung der Fähigkeit zur Flugkontrolle lange Zeit als eine der größten Hürden an, die es in der Entwicklung des Fliegens zu überwinden galt. Aber diese 'Hürde' liegt möglicherweise bereits hinter vielen Baumbewohnern. (ALEXANDER 2015, S. 50; Dt. MN)



Abb. 18 Keine Ausnahme: die Bruchlandung eines Albatros (rechts). Dies zur Behauptung, eine Landung müsse "von Anfang an" funktionieren. Quelle: Royal Albatros Cam.

Unklar ist auch, wie JUNKER (2018) zu der Behauptung kommt, eine Landung müsse "von Anfang an funktionieren". Als ob eine verpfuschte Landung bei Tölpeln nicht die Regel wäre! Oder denken wir an die Albatrosse, die zwar in Perfektion fliegen, deren Start und Landung jedoch mit erheblichen Problemen verbunden ist (Abb. 18) Ginge es nach JUNKER, wären diese Arten längst ausgestorben.

C.8 Offene Fragen zu den Mechanismen der Evolution

[D]ie Frage nach dem evolutiven Umbau... [ist] nicht beantwortet. Das Vorhandensein mutmaßlicher Zwischenstufen ist kein Beleg für einen hinreichend wahrscheinlichen Mechanismus. Aus diesen Gründen ist im Wesentlichen ungeklärt, **wie** flugtaugliche Federn allein durch zukunftsblinde Variation und Selektion und andere rein natürliche Prozesse entstanden sein konnten – und damit natürlich auch das '**ob**'. (JUNKER & WIDENMEYER 2021, S. 91)

Die Antwort auf die Frage, **ob** die Vögel samt Federn ein evolutionsgeschichtliches Produkt sind, ist logisch unabhängig von der Kenntnis der *Mechanismen* (dem "**Wie**") dieser Evolution. In analogen Fällen ist dies völlig unstrittig: Die Wirksamkeit von Medikamenten lässt sich belegen, ohne den Wirkmechanismus zu kennen. Die Glazialtheorie hatte sich bis zum Ende des 19. Jahrhunderts durchgesetzt, obwohl zu diesem Zeitpunkt noch nichts über die Ursachen der Eiszeiten bekannt war (EHLERS 2011). Meeresfossilien bezeugen den Prozess der Gebirgsauffaltung auch ohne die Kenntnis der dafür verantwortlichen Kräfte im Erdmantel (s. Abb. 19). Der Urknall ist wohlbestätigt, obwohl sein Mechanismus unklar ist. Die Liste mit Beispielen ließe sich beliebig verlängern.

Die Tatsache, dass die Vögel das Produkt eines historischen Entwicklungsprozesses sind, belegt allein schon der Fossilienbefund,¹¹ ohne dass dazu die Kenntnis der molekulargenetischen Details dieser Transformation erforderlich wäre. Das gilt erst recht vor dem Hintergrund, dass Abstammung, erbliche Variabilität und Artbildung *Erfahrungstatsachen* sind. Selbst dann also,

...wenn wir über die Ursachen gar nichts wüssten, bliebe der Sachverhalt der Evolution unangetastet. (REMANE et al. 1973, S. 11)



Abb. 19 Links: Fossile Rippelmarken in den Bayerischen Haßbergen. Rechts: Rezente Rippelmarken am Strand von Borkum. Findet man solche Strukturen im Hochgebirge, eventuell mit eingebetteten Fossilien einstiger Meeresbewohner, ist der Nachweis geführt, dass der Meeresboden Tausende Meter emporgehoben wurde. Die Belege für die Gebirgshebung sind logisch unabhängig davon, ob wir die Kräfte im Erdmantel, die Drift der einzelnen Kontinentalplatten usw. kennen. Linkes Bild: R. KIRCHNER | Mineralienatlas.de | CC BY-NC-SA 3.0. Rechtes Bild: Amanda77 | [Wikipedia, Rippel](https://de.wikipedia.org/wiki/Rippel) | CC BY-SA 3.0.

In einem Punkt hat JUNKER freilich recht: Variation und Selektion *allein* liefern keine *hinreichende Erklärung* zur Entstehung des Flugapparats der Vögel. Das hat einen einfachen **praktischen** Grund: Variation und Selektion sind *allgemeine* Mechanismen. Sie erklären Evolution auf einer *prinzipiellen* Ebene. Um etwas so *Spezielles* wie den Flugapparat der Vögel erklärt zu bekommen, müssen Evolutionsbiologen aus der allgemeinen Theorie ein spezifisches Modell entwickeln (MAHNER & BUNGE 2000, S. 91ff).

¹¹ Dass der Fossilienbefund "mehrdeutig" ist, also auch transzendenten Deutungen wie "Intelligent Design" offensteht, ist übrigens kein vernünftiger Einwand. Transzendentes lässt sich nämlich zur "Erklärung" von allem und jedem heranziehen, ohne selbst prüfbar (oder eingeschränkter: widerlegbar) zu sein. Selbst eine vollkommen natürlich verlaufende Evolution kann und wird (!) problemlos als Ergebnis von Design gedeutet (vgl. etwa BEHE 2008, S. 166). Diese, wie Wissenschaftsphilosophen es nennen, *omniexplinatorische* Qualität rückt Intelligent Design außerhalb jedes wissenschaftlichen Bezugsrahmens (siehe MAHNER & BUNGE 2000, S. 103).

Idealerweise würde ein solches Modell Schritt für Schritt zeigen, wie Mutationen und entwicklungsbiologische Mechanismen unter den realhistorischen Gegebenheiten die ursprünglichen Dino-Merkmale zu Vogelmerkmalen umgestalteten. Besonderes Augenmerk gilt der Frage, wie dieser Umbau die Funktionalität jedes Einzelschritts gewährleistete. Kurz: Wir müssten die allgemeine Evolutionstheorie mit **zusätzlichem Wissen** über die strukturellen, funktionellen und entwicklungsbiologischen Details der betreffenden Arten versehen. Zudem müsste das Modell Daten über die historischen Randbedingungen, etwa jurassische Selektionsregimes, enthalten.

Das Problem ist, dass wir über dieses Wissen nicht ohne Weiteres verfügen; wir können es nur bruchstückhaft und hypothetisch rekonstruieren. Dazu kommt, dass wir es mit so individuellen wie komplexen Biosystemen in ungeheurer Mannigfaltigkeit zu tun haben:

Gerade die Randbedingungen, wie z. B. ökologische Wechselbeziehungen und andere historische Umstände und Zufälle aller Art, sind dabei in jedem Einzelfall nicht nur anders, sondern auch einmalig und mithin konstitutiv für das zu betrachtende biologische System... (MAHNER 1986, S. 42)

Dies schließt das Arbeiten mit hochplausiblen Szenarien, die bekannte Entwicklungsmechanismen enthalten, nicht aus (ein paar Beispiele hierzu besprachen wir in Abschnitt C.5). Zum einen aber wissen wir nie *sicher*, dass diese Mechanismen früher eine Rolle spielten. Zum anderen fällt es einem uneinsichtigen Gegner leicht, beliebig viele offene Fragen nachzuschieben: Welche *konkreten Mutationen* lösten die Entwicklungsänderung aus? Über welche adaptiven Zwischenschritte entstand das genregulatorische Netzwerk, das die Voraussetzungen dafür schuf? Woher stammen die Gene? Welche Selektionsdrücke "erzwingen" die phylogenetische Änderung? Wie und warum änderten sich die Selektionsregimes? Und so weiter.

Auch hier: Wir wissen zwar recht detailliert, welche Mechanismen am Aufbau und an der Differenzierung genregulatorischer Netzwerke beteiligt sind.¹² Die Analyse **konkreter** Netzwerke ist aber schwierig, insbesondere die Rekonstruktion vorangegangener Differenzierungsschritte, da von den Genomen ausgestorbener Tiere nichts übrig ist. Wir sehen also, dass gesicherte und zugleich hinreichende Detaillierungen nicht zu haben sind. Komplexe Naturprozesse unter Berücksichtigung aller Interdependenzen und Randbedingungen Schritt für Schritt erklärt zu bekommen, ist illusorisch!

Deshalb glauben Kreationisten, ein Argument gegen die Plausibilität evolutiver Modelle zu haben. Sie übersehen, dass **praktische** Probleme der Erkenntnisgewinnung nicht auf einen Defekt der Evolutionstheorie (Unkenntnis geeigneter Mechanismen) schließen lassen. Und auch, wenn die betreffenden Modelle nur einen Teil der relevanten Mechanismen enthalten, liefern sie doch die Ausgangsbasis für vollständigere

¹² Wer sich für das Thema interessiert, dem sei das lesenswerte Buch von Rouven METTERNICH (2021) empfohlen.

Erklärungen. *Ohne* diese Basis ist **keine** Erklärung möglich, *mit* ihr existieren zumindest plausible Teilerklärungen. (Plausibel heißt, dass die Annahmen und Mechanismen empirisch sauber begründet sind und mit dem Hintergrundwissen harmonieren.)

Fazit: "Was in einem historischen Kontext als mechanistische Erklärungen erreichbar ist, könnte man 'mechanistische evolutionäre Szenarien' nennen", sagt der Wissenschaftstheoretiker Martin MAHNER (pers. Mitteilung). Plausible hypothetische Erklärungsansätze reichen also vollkommen, weil sie eben das sind, was wir erreichen.

Nicht nur bei *historischen* Rekonstruktionen müssen wir uns mit vereinfachten, hypothetischen Erklärungsansätzen behelfen. Auch Modelle zur Beschreibung komplexer Entwicklungen der Gegenwart, etwa des Klimawandels, enthalten idealisierte Annahmen (VOLLMER 2000, S. 210). Die Realitätsnähe der Prämissen ist dabei nicht immer hundertprozentig gegeben: Man denke an ideale Gase und ideale Populationen. Obwohl es sie nicht gibt, sind sie Ausgangspunkt für realistischere Modelle und liefern reichen Erkenntnisgewinn.

Naturprozesse sind komplexe Systemprozesse. Wir entwirren nur einzelne Fäden des undurchschaubaren Knäuels an Wechselwirkungen und Randbedingungen. Daher finden Kreationisten immer einen formalen Grund, um evolutionäre Erklärungen nicht akzeptieren zu müssen. Konsequenterweise müssten sie dann fast alle Modelle der Naturwissenschaften zurückweisen – und erst recht ihren hochspekulativen Design-Ansatz.

C.9 Geisterlinien im Fossilbericht

JUNKER (2019) meint, dass es sich bei den in der Paläontologie als "Geisterlinien" (*ghost lineages*) bezeichneten Abstammungslinien um problematische *Ad-hoc*-Annahmen der Evolutionsbiologie handele, sofern sie sich über lange Zeiträume erstrecken. Paläontologen nennen sie so, weil ihre Existenz in einer bestimmten Zeitepoche nicht direkt fossil nachgewiesen ist, sondern *theoretisch* erschlossen werden muss:

Es muss unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen angenommen werden, dass viele Linien während 20-30 und z. T. noch mehr Millionen Jahren ihrer anzunehmenden Existenz keine Fossilien hinterlassen haben, während von anderen Linien aus vergleichbaren geologischen Schichten fossile Reste überliefert sind. Eine solche Situation ist evolutionstheoretisch und in einem Langzeitrahmen problematisch. (S. 65)

Entgegen solcher Behauptungen beweist eine Fülle an Taxa, dass Geisterlinien real existieren und in dieser Länge keineswegs ungewöhnlich sind. Dazu zählt die Quasenflosser-Familie der Latimeriidae (Abb. 20). Fossile Gattungen sind aus dem Mesozoikum bekannt und reichen bis in die Trias zurück, verschwanden aber am Ende der Kreidezeit aus dem Fossilbericht (FOREY 1998). Während des gesamten Känozoikums

waren Quastenflosser nicht mehr in den Gesteinsschichten vorhanden und galten als ausgestorben. Seit 1938 wissen wir jedoch, dass latimeriide Quastenflosser noch immer die Meere bevölkern (VENTER et al. 2000). Wir haben es also mit einer Geisterlinie zu tun, die sich **nachweislich** über 70 Mio. Jahre erstreckt.

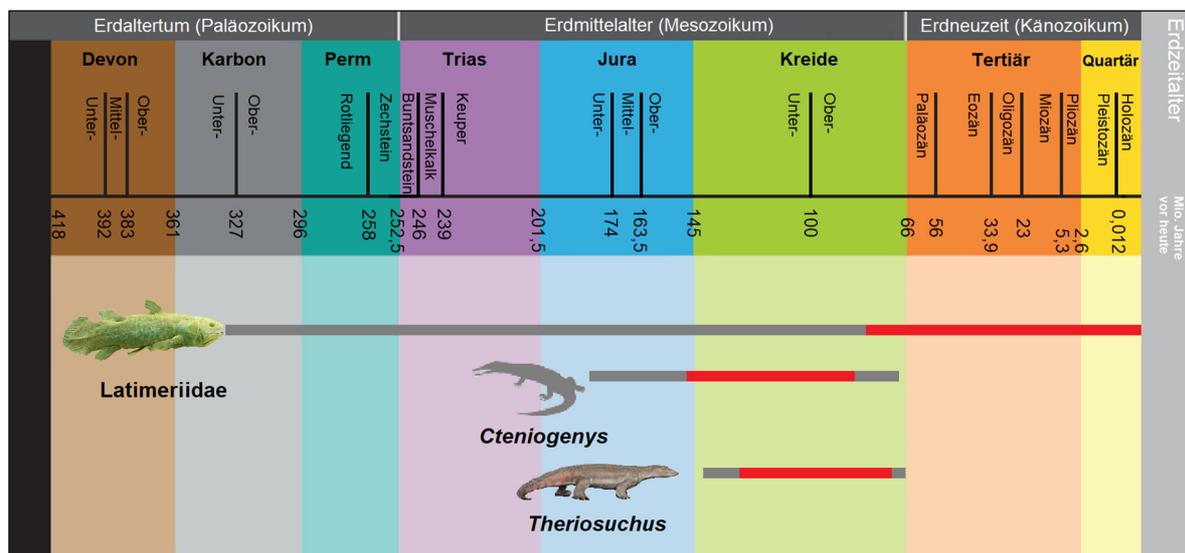


Abb. 20 "Geisterlinien" (Lücken dargestellt als rote Linien) einiger ausgewählter Taxa, deren Überlieferung im Fossilbericht Dutzende bis Hunderte Millionen Jahre später erneut einsetzt. Das beweist, dass es sich entgegen JUNKER nicht um Erfindungen handelt. Diese und weitere Beispiele siehe: https://en.wikipedia.org/wiki/Ghost_lineage.

Die Geisterlinie der atoposauriden Gattung *Theriosuchus* aus dem Spätjura erweist sich als ähnlich lang. Der Fossilienbericht des Krokodylomorphen bricht vor etwa 135 Millionen Jahren ab und setzt erst in der obersten Kreidezeit wieder ein. Die Geisterlinie erstreckt sich auf 55 bis 75 Millionen Jahre (CSIKI et al. 2011).

Damit ist belegt, dass JUNKER die Fossilisations- und Fundwahrscheinlichkeiten um Größenordnungen überschätzt. Und er ignoriert, dass die Existenz langer Geisterlinien keine unüberprüfbare, evolutionstheoretische *Ad-hoc*-Annahme darstellt.

C.10 Die "stratigraphisch-phylogenetische Diskrepanz"

Kreationisten argumentieren oft, dass die Abfolge der Arten bzw. Taxa im Fossilbericht nicht mit den phylogenetischen Szenarien übereinstimme. Auch hierzu einige Beispiele:

Die meisten Theropoden-Dinosaurier-Gattungen, die vogelartige Merkmale besitzen, sind geologisch jünger als die geologisch ältesten Vögel. (JUNKER 2019)

Cruralispennia nimmt eine abgeleitete Stellung unter den Gegenvögeln ein und ist nicht als Übergangsform deutbar. Zudem gehört diese Gattung nach *Archaeopteryx* zu den ältesten Vögeln – eine 'stratigraphisch-phylogenetische Diskrepanz' (Wang et al. 2017). (JUNKER 2019, S. 52)

Sowohl die Enantiornithes als auch die Ornithurae erscheinen in der Fossilabfolge relativ abrupt in großer Vielfalt, zeitlich gemeinsam mit Formen wie *Confuciusornis*, *Jeholornis* und *Sapeornis*, die als primitiver eingestuft werden. (JUNKER 2019, S. 65)

Die Dromaeosauriden wiederum werden in einen weiteren Abstammungszusammenhang mit Vögeln gestellt (obwohl sie in deutlich jüngeren Schichten gefunden wurden als Formen mit echten, flächigen, flugtauglichen Federn). (JUNKER 2022)

Inhaltlich sind die Aussagen zwar korrekt, sie taugen aber nicht als Einwand gegen Evolution. Wie Abb. 21 zeigt, lassen sich all diese Mosaikformen bzw. Taxa nämlich ohne Schwierigkeiten für die Evolutionstheorie in ein Stammbaumschema einfügen.

Tatsächlich ist die Erklärung für die "stratigraphisch-phylogenetische Diskrepanz" denkbar einfach: Als in einigen Entwicklungslinien fortschrittlichere Vogelmerkmale evolvierten, starben die Dinosaurier mit primitiveren Merkmalen keineswegs aus. Warum sollten sie auch? Diese unterschiedlich entwickelten Theropoden koexistierten über sehr lange Zeit. (Schließlich existieren heute auch noch "Fische", von denen einige vor 380 Mio. Jahren zu den Stamm-Tetrapoden, der Stammgruppe aller Landwirbeltiere, wurden.)

Viele urtümliche Nichtvogel-Dinosaurier entstanden sogar deutlich später als mancher "Urvogel". Als zum Beispiel *Utahraptor* erschien, war *Archaeopteryx* bereits ausgestorben (Abb. 21). Parallel evolvierten etwa zeitgleich die ersten Gegenvögel (Enantiornithes). Warum auch nicht? Wer dies als problematisch für die Evolutionstheorie wertet, hat die Grundlagen der Evolution (bzw. das Prinzip der *Kladogenese*) nicht verstanden.

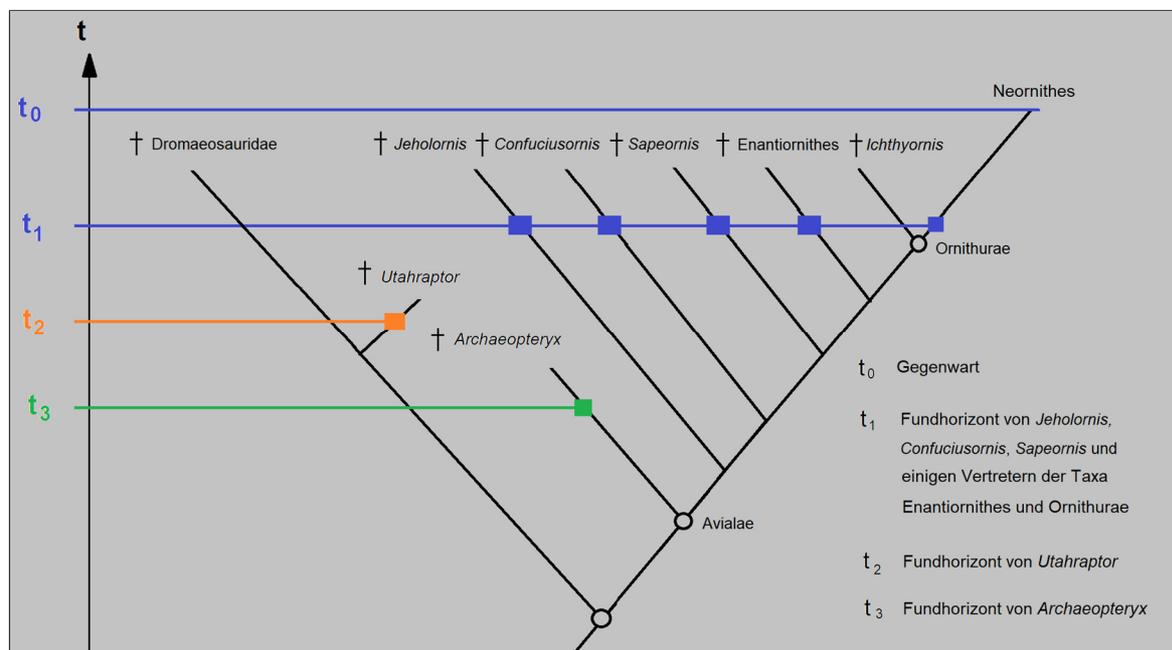


Abb. 21 Vereinfachter Stammbaum der Vögel (Avialae) mit den Fundhorizonten verschiedener Fossilien (blaue, orangefarbene und grüne Horizontallinien). Die ausgestorbenen Vogelarten *Jeholornis*, *Confuciusornis* und *Sapeornis* sind älter und urtümlicher als die ebenfalls ausgestorbenen "Gegenvögel" (Taxon der Enantiornithes) und die ältesten Vertreter aus der Gruppe Ornithurae. Gleichwohl koexistierten sie alle über einen langen Zeitraum, sodass es nicht verwundert, dass entsprechende Fossilien aus dem gleichen Zeithorizont (t₁) bekannt sind. Das Dinosaurier-Taxon der Dromaeosauridae wiederum ist ursprünglicher als das der Vögel. Einige Dromaeosauriden, wie beispielweise *Utahraptor*, sind aber erst später entstanden, sodass sie in jüngeren Schichten (t₂) gefunden werden als zum Beispiel *Archaeopteryx* (t₃).

NORELL (1992) hat Recht, wenn er betont, dass es auf die *phylogenetischen* Beziehungen der Gruppen ankommt, nicht auf ihre *stratigraphischen* Beziehungen. Wale aus dem Pliozän sind zum Beispiel nicht enger mit Flusspferden aus dem Pliozän verwandt als mit den heutigen Walen.

Dazu kommt, dass weltweit nur wenige ergiebige Fossilienlagerstätten existieren, die einige spärliche Einblicke in die Lebenswelt jurassisch-kreidezeitlicher Theropoden gestatten. Dazu zählen die 150 Mio. Jahre alten Solnhofen Plattenkalke der Fränkischen Alb, in denen alle (!) bekannten *Archaeopteryx*-Exemplare gefunden wurden. Da sich die Schichten des ehemaligen Lagunensystems innerhalb weniger Jahrmillionen bildeten, liefern sie nur Stichproben. Deshalb darf nicht erwartet werden, dass die Fossilien repräsentativ über die Dauer ihrer Existenz in den geologischen Schichten auffindbar sind. Die wahrnehmbaren Muster der Fossilienvielfalt

...sind stark verzerrt durch ungleiche Intensität der Probenahme über die Zeit, durch geologische Verzerrungen, die die zeitliche Verteilung von Fossilien und Formationen beeinflussen, durch unterschiedliches Erhaltungspotenzial von Organismen in verschiedenen Umgebungen, durch die heterogene Sammelpraxis, die Berichterstattung und sogar durch die Geopolitik. Daher ist der bekannte Fossilienbestand nicht nur eine unvollständige Stichprobe des gesamten Fossilienbestands..., sondern diese Unvollständigkeit ist auch zeitlich und räumlich uneinheitlich. (FLANNERY-SUTHERLAND et al. 2022; Dt. MN)

Gleichwohl entspricht "die Abfolge der Fossilien in der Zeit hinsichtlich ihrer morphologischen Änderung keiner Zufallsfolge" (MAHNER 1986, S. 61). Mit abnehmendem Alter der Schichten finden sich dort erwartungsgemäß zusehends vogelähnlichere Theropoden.

Die folgenden zwei Einwände stammen nicht direkt von JUNKER; wir müssen sie trotzdem erwähnen, weil sie auf den bekannten Paläornithologen Professor Alan FEDUCCIA zurückgehen und häufig von den Kreationisten instrumentalisiert werden.

C.11 Spricht DOLLOS "Gesetz" gegen die Theropoden-Abstammung?

Theropoden-Dinosaurier (immer noch ohne sinnvolle morphologische Definition) zeichnen sich im Allgemeinen durch Vorderbeine aus, die ungefähr halb so lang sind wie die Hinterbeine. Wären die Vögel aus den Theropoden hervorgegangen, wäre es äußerst unwahrscheinlich, dass sich die Vorderbeine zu Vogelflügeln verlängerten. Diese Feststellung entspricht dem allgemein anerkannten Gesetz (bzw. der Regel) von DOLLO, die sich mit der Unwahrscheinlichkeit eines erneuten Auftretens von bereits verloren gegangenen oder reduzierten Merkmalen befasst. S.J. GOULD schlug vor, dass bestimmte Entwicklungspfade für immer ausgeschlossen seien, nachdem die Evolution einmal einen bestimmten Bauplan festlegte: '... nachdem sich der Bauplan eines Reptils etablierte, waren Hunderte von Optionen für immer ausgeschlossen, und zukünftige Möglichkeiten mussten sich innerhalb der Grenzen des vererbten Designs entfalten.'

Mit anderen Worten, die stark reduzierten Vorderbeine von Dinosauriern machen die nachträgliche Verlängerung und Veränderung zu Flügeln äußerst unwahrscheinlich.

Genau das sehen wir bei flugunfähigen Vögeln, wo es kein Beispiel dafür gibt, dass eine der flugunfähigen Linien jemals wieder die Vorderbeine verlängert und die Flügel entwickelt hätten.

(A. FEDUCCIA, E-Mail vom 30.12.2021; Dt. MN; Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

Wir befragten den Paläontologen Professor Oliver RAUHUT, der sich auf Raubdinosaurier (Theropoden) spezialisiert hat, was er von FEDUCCIAs Argumentation halte. Seine Antwort wollen wir im Folgenden auszugsweise wiedergeben:

Die Aussage von FEDUCCIA ist in so vielen Hinsichten problematisch, dass es schon fast wieder schwierig ist, dagegen zu argumentieren...

'Theropoden-Dinosaurier (immer noch ohne sinnvolle morphologische Definition)...'

Theropoden sind eine seit den 1880er Jahren anerkannte Untergruppe der Dinosaurier, die zig-Mal anhand von apomorphen Merkmalen definiert worden sind, in neuerer Zeit unter anderem von GAUTHIER (1986), OSMÓLSKA (1990), SERENO (1999), mir selbst (RAUHUT 2003), HOLTZ & OSMÓLSKA (2004), NESBITT et al. (2009), CAU (2018) und vielen mehr. Für eine gerade erschienene Diskussion der Merkmale, die die verschiedenen Dinosauriergruppen an der Basis trennen, siehe NOVAS et al. (2021, <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103341>). Ich fürchte allerdings (aus anderen Schriften von ihm), dass FEDUCCIA eine typologische Charakterisierung meint – die in einem evolutiven Kontext keinerlei Bedeutung hat und daher von den allermeisten Biologen seit 50 Jahren zunehmend aufgegeben wurde.

'...zeichnen sich im Allgemeinen durch Vorderbeine aus, die ungefähr halb so lang sind wie die Hinterbeine.'

Genau dies ist ein typologisches Statement, das aus einer Zeit von vor 80 Jahren stammt. Theropoden zeigen eine sehr weite Variation der Länge der Vorderextremitäten gegenüber den Hinterextremitäten, so dass dieses Statement schlicht falsch ist. Es gibt Tiere mit sehr stark reduzierten Vorderextremitäten, wie etwa Abelisauriden oder Alvarezsauriden, aber auch Theropoden mit sehr viel längeren Armen, wie etwa Dromaeosauriden. [Viele frühe Coelurosaurier, wie etwa *Guanlong*, ein Vorfahre des *Tyrannosaurus rex*, hatten ebenfalls relativ lange Arme; die Autoren].

'Wären die Vögel aus den Theropoden hervorgegangen, wäre es äußerst unwahrscheinlich, dass sich die Vorderbeine zu Vogelflügeln verlängerten.'

Ich kenne keinerlei Grund, weshalb Vorderextremitäten sich nicht evolutiv verlängern können sollten. In Studien von heutigen Tieren hat sich gezeigt, dass gerade solche Proportionen extrem plastisch sein können und sich häufig sogar über wenige Generationen ändern können (egal in welche Richtung), wenn ein neuer Lebensraum erobert wird.

'Diese Feststellung entspricht dem allgemein anerkannten Gesetz (bzw. der Regel) von DOLLO, die sich mit der Unwahrscheinlichkeit eines erneuten Auftretens von bereits verloren gegangenen oder reduzierten Merkmalen befasst.'

Dazu mehrere Anmerkungen. Erstens zielt DOLLOS Gesetz auf Strukturen hin, die entweder *völlig* rudimentär (also praktisch nutzlos) oder *ganz reduziert* sind, etwa die Beine der Schlangen. Das ist bei den Armen der Theropoden nicht der Fall – die meisten Theropoden haben zwar relativ kurze, aber voll funktionelle Arme, die vermutlich für eine Vielzahl von Funktionen eingesetzt wurden. Und niemand hat behauptet, dass die Vögel z. B. von den Abelisauriden abstammen...

Zum anderen hat sich DOLLOS 'Gesetz' zwar als eine oft beobachtete Regel erwiesen, es ist aber nicht unumstößlich, wie zahlreiche Atavismen zeigen. Gerade die moderne Genetik (von der DOLLO natürlich noch nichts wissen konnte) hat gezeigt, dass die genetischen 'Programme' für viele reduzierte oder verlorene Organe oft immer noch vorhanden sind, aber nicht mehr abgerufen werden. Es gibt aber keinen Grund, weshalb sich so etwas nicht doch vielleicht manchmal wieder umkehren könnte (experimentell kann man zum Beispiel bei heutigen Vögeln durch Zugabe bestimmter Hormone in einem bestimmten Embryonalstadium die Ausbildung von Zahnanlagen auslösen, obwohl Vögel seit mindestens 80 Mio. Jahren zahnlos sind).

'GOULD schlug vor, dass bestimmte Entwicklungspfade für immer ausgeschlossen seien, nachdem die Evolution einmal einen bestimmten Bauplan festlegte: '... nachdem sich der Bauplan eines Reptils etablierte, waren Hunderte von Optionen für immer ausgeschlossen, und zukünftige Möglichkeiten mussten sich innerhalb der Grenzen des vererbten Designs entfalten'.'

Das ist die Denkrichtung der Konstruktionsmorphologie, die in den 1960er und 1970er Jahren sehr populär war. Da ist sicherlich etwas dran – Evolution muss natürlich immer im Rahmen der physikalischen, chemischen und auch genetischen Möglichkeiten stattfinden. Dennoch ist das Statement in dieser Form problematisch. Erst einmal – was ist ein 'Reptil'? Die noch bis in die 1990er Jahre gebräuchliche Definition von Reptilien war typologisch, was, wie oben bereits gesagt, in einem evolutiven Kontext keinerlei Bedeutung hat. Wenn ich meine Organismengruppen in einem sehr engen Rahmen definiere und dann behaupte, dass es aus diesem Rahmen keinen Ausweg gibt, dann wird damit Evolution unmöglich. Bei diesem Zitat stellt sich dann auch die Frage: Glaubt FEDUCCIA somit, dass die Vögel gar nicht von 'Reptilien' abstammen? Wo kommen sie dann her?

'Mit anderen Worten, die stark reduzierten Vorderbeine von Dinosauriern machen die nachträgliche Verlängerung und Veränderung zu Flügeln äußerst unwahrscheinlich.'

Das ist, mit Verlaub gesagt, aus den ... [oben] ausgeführten Punkten Unsinn. Die Vorderextremitäten sind weder 'greatly reduced' (zumindest nicht in einer Form, die nicht bei zahlreichen anderen Reptiliengruppen ebenso der Fall ist) und es gibt überhaupt keinen Grund, weshalb sich die Proportionen eines funktionellen Armes bei veränderten Selektionsbedingungen nicht in egal welche Richtung evolvieren kann.

'Genau das sehen wir bei flugfähigen Vögeln, wo es kein Beispiel dafür gibt, dass eine der flugfähigen Linien jemals wieder die Vorderbeine verlängert und die Flügel entwickelt hätten.'

Mag sein, obwohl das ein Argument aus Unwissenheit ist. Der Fossilbericht der Vögel ist so unvollständig, dass ich es nicht ausschließen würde, dass es irgendwann flugfähige Vögel gegeben hat, die wieder die Arme verlängert haben (gerade unsere heutigen Ratiten haben einen grottschlechten Fossilbericht). Aber auch das Argument ist im Zusammenhang auf den Ursprung der Vögel irrelevant.

Flugfähige Vögel, die von flugfähigen Vögeln abstammen, haben natürlich dieselbe Arm- und Handkonfiguration, die flugfähige Vögel ausmacht, und fast nirgendwo ist der Umbau der Anatomie in Anpassung an den Flug so gravierend wie in den Armen. Das heißt, diese extrem spezialisierten Arme wieder für andere Nutzungen zu modifizieren ist evolutiv schwierig – aber nicht unmöglich, wie z.B. Pinguine zeigen (hier wäre es zum Beispiel interessant zu sehen, ob es nicht in bestimmten Entwicklungslinien der Pinguine Verlängerungen der ursprünglich reduzierten Arme gab).

(O. RAUHUT, E-Mail vom 30.12.2021; Abdruck mit freundlicher Genehmigung.)

C.12 FEDUCCIAS typologische Einordnung der Spezies *Scansoriopteryx*

Vor Jahren ging die Nachricht durch die Presse, dass der gefiederte Gleiter *Scansoriopteryx* die Lehrmeinung zum Ursprung der Vögel über den Haufen werfe. Diese Ansicht vertreten CZERKAS & FEDUCCIA (2014) mit Blick auf die ungewöhnliche Skelettanatomie des taubengroßen, 120 bis 170 Mio. Jahre alten "Kletterflüglers", der vermutlich mit *Epidendrosaurus* (Abb. 22) identisch ist. Der Maniraptor verbrachte einen Großteil seines Lebens in den Bäumen und kletterte möglicherweise die Stämme empor.



Abb. 22 Rekonstruktion von *Epidendrosaurus*
Quelle: Wikipedia | Urheber: Matthew Martyniuk | Lizenz: CC BY 3.0

Die Autoren bemerken, dass bestimmte Merkmale, wie das nach vorn gerichtete Schambein, das große Sitzbein, die weit auseinanderstehenden Darmbeine sowie die im Verhältnis zur Beinlänge relativ große Gesamtlänge der Arme untypisch für Theropoden seien. Zudem fehle den Scansoriopterygiden eine vollständig perforierte Hüftgelenkpfanne:

Eine vollständig perforierte Hüftgelenkpfanne (Acetabulum) ist eine unabdingbare Voraussetzung für den Dinosaurierstatus, der mit großen Veränderungen in Haltung und Gang verbunden ist, wodurch eine aufrechtere Körperhaltung und eine parasagittale Haltung erreicht werden. (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, S. 846; Dt. MN)

Dieses Mosaik aus primitiven Skelettstrukturen und fortgeschrittenen Vogelmerkmalen nehmen die Autoren zum Anlass für eine gewagte Interpretation. Sie bestreiten, dass es sich bei *Scansoriopteryx* um einen Dinosaurier handele und meinen, dass sich die Vögel aus sehr ursprünglichen, avemetatarsalischen Nicht-Dinosaurier-Archosauriern wie *Scleromochlus* entwickelten (s. Abb. 23).

Zudem interpretieren sie die basalen, noch flugunfähigen Maniraptoren zu sekundär flugunfähig gewordenen Vögeln um (vgl. CZERKAS & FEDUCCIA 2014, S. 850), womit sie vergleichende Studien ignorieren, welche die Maniraptoren aufgrund ihrer Synapomorphien einhellig als nicht-vogelartige Theropoden-Dinosaurier identifizieren.

Die starke Divergenz zwischen diesem alternativen und dem allgemein akzeptierten Verwandtschaftsbaum kann in Laienkreisen den Eindruck völliger Beliebigkeit und Inkonsistenz bei der Rekonstruktion evolutionärer Beziehungen hervorrufen. Doch das täuscht, womit wir zu den Gründen kommen, warum eine überwältigende Mehrheit der Fachleute der Klassifikation der Autoren keine evolutive Bedeutung beimisst.

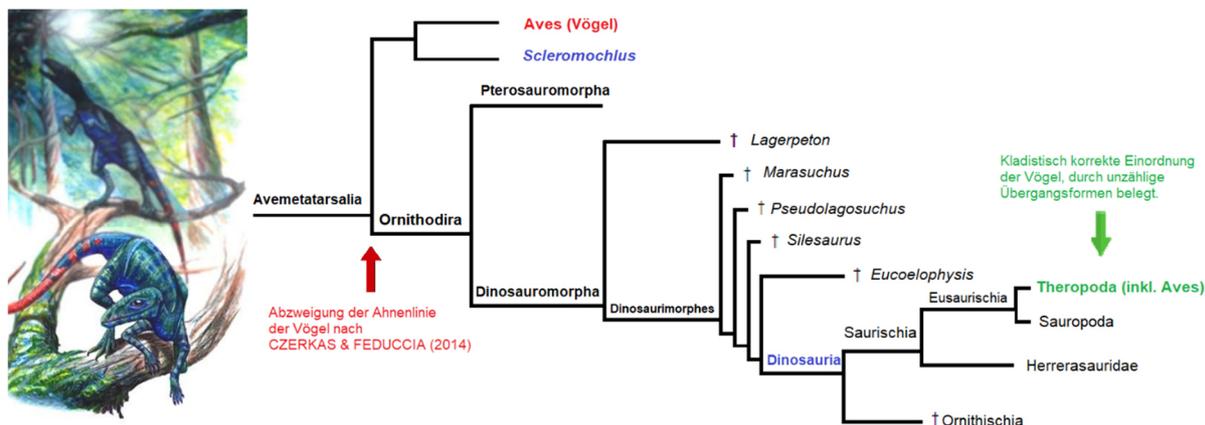


Abb. 23 Links: Zeichnerische Darstellung des Nicht-Dinosaurier-Archosauriers *Scleromochlus*, der noch relativ nah mit dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Krokodile und Vögel verwandt ist. Rechts: Verwandtschaftsbaum der Avemetatarsalia mit der basalen Gattung *Scleromochlus* und der hochdiversen, tief ins Avemetatarsalia-Taxon eingeschachtelte Gruppe der Dinosaurier (inklusive der Theropoden). Entgegen der orthodoxen Auffassung stellen CZERKAS & FEDUCCIA (2014) die Vögel neben *Scleromochlus* an die Basis der Avemetatarsalia. Die Entwicklungslinie der Vögel hätte sich demnach schon sehr früh von den übrigen Archosauriern abgespalten (roter Pfeil); sie wären mit den Dinosauriern nicht näher verwandt. Ein Großteil der Vogelmerkmale wäre somit innerhalb der Dinosaurier-Linie *konvergent* entstanden. Grüner Pfeil: Kladistisch saubere Einordnung der Vögel, die auch durch unzählige Übergangsformen belegt ist. Quelle: Wikipedia | Urheber: Pavel.Ruha.CB | Lizenz CC BY-SA 3.0.

Wie RAUHUT oben anklingen ließ, besteht das Hauptproblem darin, dass CZERKAS & FEDUCCIA (fortan als C&F bezeichnet) nicht das *reguläre Taxon* der Dinosaurier heranziehen, das konsequent durch abgeleitete Merkmale definiert ist. Stattdessen wählen sie die traditionelle, *typologische Kategorie* der "Dinosaurier", die sich über einen idealtypischen Bauplan definiert. Dieser reduziert, unter Vernachlässigung artspezifischer Variation, die Merkmalsfülle auf wenige "Schlüsselmerkmale". Die Arten weichen mehr oder weniger von diesem typologischen Bauplanschema ab. Einige fallen ganz aus der Kategorie heraus, die ja nur über einige starre Gruppenmerkmale definiert ist.

Eine solche typologische Sicht erkennen wir in C&Fs Behauptung, dass nur "Reptilien" mit vollständig perforierter Hüftpfanne als Dinosaurier zu gelten haben, bzw., dass der Besitz von Einzelmerkmalen wie „kurzen, nach vorne gerichtete Schambeinknochen“ und dergleichen ihre Besitzer „eindeutig als Nicht-Dinosaurier“ ausweise.

Aufgrund des Fehlens solcher "Schlüsselmerkmale" lösen sie *Scansoriopteryx* wie auch die übrigen Maniraptoren aus dem Theropoden-Taxon heraus. Stattdessen ordnen sie die Mosaikform sehr ursprünglichen Avemetatarsalia zu, weil *Scansoriopteryx* in Bezug auf *einzelne Merkmale* diesen stärker ähnelt.

Fazit: C&F reißen die solide begründete Abstammungsgemeinschaft der Theropoden auseinander, da sie nur einzelne Merkmale eines typologisch definierten Dinosaurier-Bauplans im Blick haben, anstatt *alle abgeleiteten Merkmale* sauber für die Klassifikation heranzuziehen.

Nach einer solchen Typologie (die auch Ernst MAYR mit seiner "evolutionären" Klassifikation noch vertrat) können, um mit MAHNER & BUNGE (2000, S. 247) zu formulieren,

...Kusinen näher miteinander verwandt sein als Schwestern, nur, weil sie sich oberflächlich ähnlicher sind.

Die erhebliche Subjektivität typologischer Betrachtungen ist der Grund, warum sie die Biologie heute praktisch einhellig ablehnt. Würden C&F die *phylogenetische Systematik* anwenden, erschienen die vermeintlich wesensmäßigen Unterschiede zwischen *Scansoriopteryx* und Dinosauriern nur noch in Form abgestufter Ähnlichkeiten, zwischen denen etliche Theropoden vermitteln. Wie ordentliche Merkmalsanalysen gezeigt haben, gehört *Scansoriopteryx*, wie alle Maniraptoren, den Coelurosauriern und damit den Dinosauriern an:

Die Pennaraptoren sind eine Gruppe von gefiederten Coelurosauriern, die sich aus den Oviraptorosauria, Scansoriopterygidae, Dromaeosauridae, Troodontidae und Avialae zusammensetzt. ... Sie sind die einzigen Dinosaurier, die den Flug entwickelt haben und die einzigen, die bis heute überlebt haben. (PITTMAN & XU 2020, S. 38; Dt. MN)

C&F zerpfücken nicht nur das Theropoden-Taxon, sondern kreieren auch eine enorme Lücke innerhalb der ursprünglichen Avemetatarsalia: Die künstlich geschaffene Kluft zwischen triassischen Archosauriern wie *Scleromochlus* und vogelähnlichen Formen wie *Scansoriopteryx* müsste jetzt durch entsprechende Übergangsformen überbrückt werden. **Diese findet man unter den basalen Avemetatarsalia aber nicht, weil sie nur in der hoch diversifizierten Dinosaurier-Linie auftauchen.** Die frühen Maniraptoren können diese Lücke auch nicht schließen, weil ausgerechnet diese (ungeachtet ihrer zahlreichen ursprünglichen Merkmale) zu *sekundär* flugunfähigen Vögeln umgedeutet werden! Phylogenetisch ist C&Fs Verwandtschaftshypothese damit äußerst unplausibel.

Fatalerweise kommt hinzu, dass der von C&F favorisierte Verwandtschaftsbaum es erfordern würde, ein Maximum an Konvergenzen anzunehmen: Sämtliche Merkmale, die innerhalb der Ornithodira (s. Abb. 23) entstanden und sowohl bei Nichtvogel-Dinosauriern als auch bei Vögeln präsent sind, müssten *parallel* evolviert sein.

Gewiss, bei nahen Verwandten wie den Maniraptoren ist immer mit Konvergenzen zu rechnen. Diese betreffen insbesondere die Reduktion und die Reversion einfacher bis mäßig komplexer Merkmale. Doch die Annahme, dass an der Basis der Avemetatarsalia-Stammgruppe sowie in der phylogenetisch weit entfernten Dinosaurier-Gruppe dutzende, wenn nicht hunderte anatomische Details parallel entstanden seien, ist völlig unglaublich. Dies würde ja voraussetzen, dass ein noch ursprünglicherer Archosaurier

auf der Stammlinie der Avesuchia, von denen auch die Krokodile abstammen, das entwicklungs-genetische Potenzial zu derart weitreichenden Parallelentwicklungen besaß. Ein solches Szenario ist mit entwicklungsbiologischem Wissen unvereinbar.¹³

Da C&F die abgestuften Gemeinsamkeiten hinsichtlich ganzer Komplexe von Merkmalen durch willkürlich konstruierte Konvergenzbehauptungen auflösen, ist zudem unklar, warum sie die letzte gemeinsame Stammart der Vögel und Nichtvogel-Theropoden just unter den Archosauriern suchen. Sie könnten diese genauso gut basalen Parareptilien oder Synapsiden zuschlagen und noch weitreichendere Konvergenzen postulieren.

Da sie anscheinend konsistente Muster abgestufter Ähnlichkeiten nicht als überzeugende Belege für Homologie bzw. Verwandtschaft akzeptieren, fragt sich, warum sie dann überhaupt von einer Evolution ausgehen.

C.13 Zur Konvergenz federhaarartiger Integumente bei Flugsauriern

Kommen wir zur Evolution der Federn: JUNKER (2022) weist darauf hin, dass die interessante Feder-Zwischenform des Typs 3a (s. Abb. 1 und 3) auch bei den evolutionär weitläufiger mit den Vögeln verwandten Flugsauriern entdeckt wurde. Nach seiner Meinung stelle dies die Interpretation als Vorläufer echter Federn infrage:

Aufgrund der Verteilung der 'Federn' des Typs 3b [dies entspricht oben Typ 3a; d.A.] am Körper müsste man – wie von Cincotta et al. auch angemerkt – von einer konvergenten Entstehung bei Flugsauriern und Dromaeosauriden ausgehen. Selbst wenn man also evolutionstheoretisch argumentiert, könnte gerade das interessante Stadium 3b, dem die Integumentstrukturen von *Tupandactylus* ähneln, nicht als Vorläufer von echten Federn interpretiert werden.

Wie JUNKER selbst weiß, ist die Erkenntnis, dass federhaarartige Anhängsel schon vor 235 Millionen Jahren bei ursprünglichen **Ornithodira**-Vertretern präsent waren, nicht mehr neu (vgl. YANG et al. 2018, S. 25, Fig. 1; FOTH et al. 2020, S. 96). Zur Gruppe der Ornithodira gehören sowohl die Flugsaurier (Pterosaurier) als auch die Dinosaurier; sie sind phylogenetisch gesehen *Schwestergruppen*. Es liegt daher nahe, dass die Bildung solcher Hautanhängsel schon bei der letzten Stammart aller Ornithodira-Angehörigen in den Entwicklungsmöglichkeiten der Follikel lag.

¹³ Wohlgermerkt, es geht *nicht* um die konvergente Entstehung oberflächlicher Strukturähnlichkeiten, die sich durch Funktionsgleichheit und Anpassung an gleiche Lebensräume erklärt. Solche *analogen* Merkmale wären beispielsweise die Flügel von Flugsauriern und Vögeln. Wir sprechen vielmehr von detaillierten Übereinstimmungen hierarchisch organisierter Merkmalskomplexe. Unzählige Merkmale der Vögel lassen sich in abgestufter Ähnlichkeit bis zu den frühen Tyrannoraptoren, Coelurosauriern, Theropoden und Dinosauriern zurückverfolgen. Dazu zählen dutzende Details im Feinbau des Skeletts (vgl. CAU 2018, S. 5–9) ebenso wie das Luftsacksystem, die dünnwandigen, luftgefüllten Hohlknochen mit Verbindung zu den Luftsäcken, die langen Beine mit drei dünnen Hauptzehen, die Ultrastrukturen der Federn und federhaarartigen Integumente und vieles, vieles mehr.

Neben einer konvergenten Entwicklung bei Flugsauriern und Vögeln besteht auch die Möglichkeit, dass die Strukturen in der Stammlinie der Vögel erhalten blieben und in *einigen* Seitenästen (etwa den Sauropodomorphen) *reduziert* wurden (vgl. Abb. 24). Darum gibt es keinen Grund, warum sie *nicht* als "Vorläufer echter Federn" interpretierbar sein sollten.

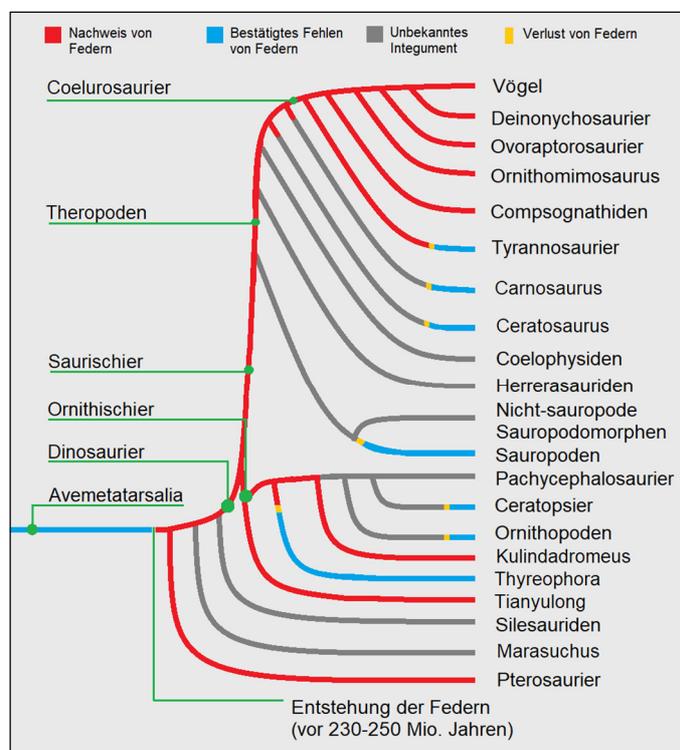


Abb. 24 Evolutionäre Beziehungen innerhalb des Avemetatarsalia-Taxons, welches die Flugsaurier (Pterosaurier) und Dinosaurier als nahe Verwandte umfasst. Das Diagramm zeigt die einmalige Entstehung der (Proto-) Federn bei einem gemeinsamen Vorfahren der Flugsaurier und Dinosaurier vor etwa 230-250 Millionen Jahren. Außerdem veranschaulicht sie den mehrfachen Verlust der Federn innerhalb verschiedener Dinosaurier-Gruppen. Die roten Äste symbolisieren Abstammungslinien, deren Mitglieder Federn besaßen. Die blauen Äste repräsentieren Dinosaurierarten, deren Haut keine federartigen Integumente mehr aufwies. Die grauen Äste wiederum stellen Linien dar, von denen keine Hautfossilien überliefert sind. Nach BUCHHOLZ (2021).

C.14 Waren Flugsaurier befiedert?

Nun bestreitet JUNKER (2022), dass Flugsaurier überhaupt Federn besaßen:

Wer denkt bei 'Federn' nicht zuerst an die flächigen Vogelfedern, die Teil eines komplexen Flugapparats bilden? Meldungen wie 'Federn bei Flugsauriern' wirken daher irreführend.

Irreführend wirkt die Meldung allenfalls vor dem Hintergrund der traditionellen Systematik Carl von LINNÉs, die im Wesentlichen von einer *Merkmalskonstanz* ausging und Gruppen, unter Vernachlässigung von Variationsmöglichkeiten, **typologisch** definiert. So grenzt LINNÉs Klassifikation die Vögel samt ihren hervorstechendsten Merkmalen – den Federn – noch klar von den so bezeichneten "Reptilien"¹⁴ ab. Wir wissen aber längst, dass Vögel und "Reptilien" keine wesensmäßig voneinander verschiedenen Gruppen sind. Sie bilden das gemeinsame Taxon der *Sauropsiden*, in

¹⁴ Im Gegensatz zu den Vögeln handelt es sich bei der traditionellen Kategorie der *Reptilien* nicht um eine geschlossene Abstammungsgruppe. Vielmehr handelt es sich um eine paraphyletische Gruppe von Arten, das heißt nicht alle von ihnen abstammenden Arten sind in dieser Gruppe enthalten. Um anzudeuten, dass im phylogenetischen System keine Reptilien existieren (WIESEMÜLLER et al. 2003, S.107), setzen wir das Wort *Reptilien* in Anführungszeichen.

dem die ehemals "großen" Unterschiede zwischen "Reptilien" und Vögeln nur noch in Form abgestufter Ähnlichkeiten existieren (siehe oben).

Auch viele Vogelmerkmale tauchen im Fossilienbestand abgestuft und sukzessive auf, anderes dürfte man auch gar nicht erwarten. Das gilt auch für die keratinösen Hautanhängsel verschiedenster Dinosaurier, die bei den Maniraptoren gradweise bis zu hochentwickelten Konturfeder überleiten.

Was die Flugsaurier angeht, sieht es aktuell so aus, als zeigten die bei ihnen nachgewiesenen Hautanhänge nicht nur in Bezug auf die grobe Morphologie, sondern auch hinsichtlich der Ultrastruktur, bis hinab zur molekularen Ebene, klare abgestufte Ähnlichkeiten zu den Federn der Nichtvogel-Theropoden und Vögel. Sollte sich das bestätigen, wären sie aus evolutionärer Sicht in der Tat homolog (ursprungsgleich). Dann ist es eine reine Geschmacksfrage, ob man diese Strukturen "Federn", "Federvorläufer" oder sonst wie nennt. Persönlich würden wir die Bezeichnung "Pyknofasern", "Protofedern" oder "federhaarartige Integumente" bevorzugen.

C.15 Sind Federn zum Fliegen entstanden?

Um den Hautanhängseln der Flugsaurier den Status von Federn oder Protofedern abzusprechen, bedient sich JUNKER (2022) eines noch seltsameren Arguments:

Eine Folge der Begriffsverwirrung ist die verwirrende Aussage, Flugsaurier hätten Federn besessen. Man wird hier unwillkürlich denken, das habe etwas mit ihrer Flugfähigkeit zu tun. Aber wozu sollen Federn dienen bei einem Spezialisten, der mit einer ausgefeilten Flughaut exzellent fliegen kann (vgl. Pittman et al. 2021)? Zu einer Flugfähigkeit tragen diese Gebilde offensichtlich nichts bei.

Wäre dies ein vernünftiges Argument, dass Federn zwangsläufig etwas mit Flugfähigkeit zu tun haben, dann dürften auch die Federn der flugunfähigen Oviraptorosaurier ("Eierdieb-Echsen") oder die Federn der Pinguine nicht als "Federn" bezeichnet werden. Selbst der Status der Federn des Urvogels *Anchiornis* wäre unter diesem Gesichtspunkt fraglich. Sie bestanden nämlich hauptsächlich noch aus dicken, unflexiblen α -Keratinen (PAN et al. 2019), und es ist immer noch umstritten, was dieses wenig differenzierte Merkmal zum Flug von *Anchiornis* beitragen konnte. Computermodellierungen ergaben ohnehin, dass das Propatagium die wichtigste Auftriebskomponente der Flügel ist (BROWN & COGLEY 1996).

Ein Großteil der Vogelmerkmale kommt in Kontexten vor, die weder mit Vögeln noch mit Vogelflug etwas zu tun haben – im Übrigen ein Entwicklungsweg, der für die Evolution charakteristisch ist. Beispielsweise hatte sich die hocheffiziente Lunge der Vö-

gel mit dem assoziierten Luftsack-System schon bei Nichtvogel-Theropoden entwickelt, die dadurch erhebliche Leistungssteigerungen im Vergleich zu vorher erreichten – ein entscheidendes Erfolgskriterium für einen aktiv jagenden Räuber.

Ebenso verhielt es sich mit den Federn: Bevor sie von Vögeln für den aktiven Schlagflug eingesetzt werden konnten, dienten sie dem Gleitflug. Davor waren sie der Wärmeisolierung, wahrscheinlich auch der Balz, der Tarnung sowie dem Brüten dienlich (ZHOU 2014). Letzteres wissen wir dank eines Oviraptors, der beim Brüten von einer Wanderdüne bedeckt wurde, in Brut-Haltung starb und dann versteinerte (CLARK et al. 1999).

D. Zusammenfassung

Die Erkenntnis, dass die Vögel von bestimmten Dinosauriern abstammen, ist seit über 20 Jahren wissenschaftlicher Konsens. Nur noch sehr wenige Fachleute, wie etwa der Ornithologe Alan FEDUCCIA, stellen ihn infrage. In den Abhandlungen derer, die eine "Makroevolution" leugnen (Kreationisten im weiteren Sinn) ist deren Kritik freilich überproportional vertreten. Doch im Gegensatz zu den Wissenschaftlern, die sie zitieren, melden Kreationisten nicht primär Zweifel an der Zugehörigkeit der Vögel zu bestimmten Archosaurier-Taxa an. Vielmehr wollen sie die evolutionäre Entwicklung als solche in Frage gestellt sehen. Dies erreichen sie nur, indem sie die Kritik einzelner Wissenschaftler mit unhaltbaren Evolutionsvorstellungen vermischen.

Einer der Kreationisten, die sich mit der Evolution der Vögel auseinandersetzen, ist Reinhard JUNKER, ehemals Geschäftsführer des evangelikalen Vereins WORT-UND-WISSEN. Im Lichte seines überholten Evolutionsverständnisses nehmen sich zahlreiche Befunde wie schwere Anomalien aus. Offene Fragen zu den Ursachen bestimmter Evolutionsschritte sollen die Zweifel an der Vogelevolution noch vertiefen.

In der vorliegenden Abhandlung erläutern wir, warum die Abstammung der Vögel von den Dinosauriern des Mesozoikums eine wissenschaftlich gut belegte Tatsache ist. Anschließend diskutieren wir populäre Einwände gegen diese Auffassung, die von Kreationisten wie Reinhard JUNKER, teilweise aber auch von Wissenschaftlern wie Alan FEDUCCIA vorgebracht werden. Wir erörtern insbesondere, weshalb die Argumente der Kreationisten zum Scheitern verurteilt sind.

Die zehn Hauptaussagen unserer Analyse lauten wie folgt:

- Die Erkenntnis, dass die Vögel das Produkt eines langen, evolutionshistorischen Entwicklungsprozesses sind, ist logisch unabhängig von der Frage, wie diese Evolution im Detail ablief. Analoges gilt auch für andere Naturprozesse. Zum Beispiel

bezeugen Meeresfossilien den Prozess der Gebirgsauffaltung auch ohne die Kenntnis der dafür verantwortlichen Ursachen bzw. Kräfte im Erdmantel.

Die Evolution und Abstammung der Vögel von mesozoischen Dinosauriern wird im Wesentlichen durch die Tatsache belegt, dass sich Theropoden-Fossilien in eine Abfolge bringen lassen, in der ihre Gestalt schrittweise das Erscheinungsbild der heutigen Vögel annimmt. Vor dem Hintergrund, dass Abstammung, Variabilität, Rassen- und Artbildung *Erfahrungstatsachen* sind, bliebe der Sachverhalt der Evolution selbst dann unangetastet, wenn wir über deren Ursachen *gar nichts* wüssten.

- ✚ Die These, evolutionäre Mechanismen seien aufgrund des "[Wartezeitproblems](#)" überfordert, in geologisch kurzen Zeiträumen die große Formenvielfalt der Vögel "relativ abrupt" hervorzubringen, ist aus mehreren Gründen unhaltbar.

Zum einen wird von falschen Voraussetzungen ausgegangen: Die Evolution stand nie vor der Aufgabe, zu "warten", bis ein *vorgegebenes* Ziel erreicht ist. Zum anderen ist die Evolvierbarkeit von qualitativ Neuem, ja sogar von [nichtreduzierbar Komplexem](#), inzwischen hinreichend belegt (s. etwa HUNT 2007b; TONKIN et al. 2008; DE KRAKER & GERSHENZON 2011; SAUTER et al. 2012; TROTTER et al. 2014; YONA et al. 2018; RAWCLIFFE 2019; BEYER et al. 2022; NEUKAMM 2022).

- ✚ Hinsichtlich des "[abrupten Auftretens von Merkmalen](#)" im Fossilienbefund ist die Erklärung des *Punktualismus* ebenso zu berücksichtigen wie die Ambiguität des Begriffs "abrupt": Wenn ein Paläontologe "abrupt" sagt, meint er immer noch Zeiträume von Zehntausenden bis Millionen von Jahren. Zudem handelt es sich wegen der schwierigen Fossilisationsumstände und aufgrund räumlicher und zeitlicher Verzerrungen bei der Sedimentaufzeichnung häufig um ein *geologisches Artefakt*.

- ✚ Evolutionsgegner ignorieren häufig die Fortschritte der [Evolutionären Entwicklungsbiologie](#) bei der Lösung konkreter Problemstellungen. Sie erklärt das relativ rasche, teils konvergente Auftreten einer Reihe von Vogelmerkmalen ebenso wie die scheinbar widersprüchliche Zählweise der Finger bei einigen Theropoden (I–II–III) und den Vögeln (II–III–IV).

- ✚ Evolutionsgegner stellen das [Konvergenzproblem](#) gravierender dar, als es ist. Trotz verbreiteter Konvergenzen und der Unsicherheit hinsichtlich der Stellung einiger Taxa ist die Anordnung der Haupttaxa im Stammbaum der Theropoden stabil und unter den Experten unstrittig. Die Vögel sind und bleiben tief ins Taxon der Theropoden eingeschachtelt (RAUHUT & FOTH 2020, S. 37).

- ✚ Entgegen kreationistischer Darstellungen sind **verbreitete Konvergenzen keine Anomalien**, sondern unter Berücksichtigung *entwicklungsbiologischen Hintergrundwissens* eine klare *Erwartung* der Evolutionstheorie (MCGHEE 2011, S. 7).
- ✚ Die Vorstellung, dass Evolution **kontinuierlich und linear** zu verlaufen habe, verträgt sich seit einem halben Jahrhundert nicht mehr mit dem Wissen über die Prozesse der Artdifferenzierung (MAHNER 1986, S. 68). Dass gerade diese Prozesse Diskontinuitäten, Inkongruenzen und einen Zickzackkurs (etwa Rückentwicklungen und Reversionen von Merkmalen in unterschiedlichen Entwicklungslinien) erzeugen, scheint nicht bekannt zu sein.
- ✚ Kreationisten stellen antiquierte Erwartungen an die Natur evolutionärer **Übergangsformen** und behaupten, "widersprüchliche" Merkmals-Mosaik erkannt zu haben. Dass Mosaik-Evolution gerade das Ergebnis von Artaufspaltungen (MAYR 1967, S. 465f) und genetischen Bürden (RIEDL 2003, S. 209) ist, wird verkannt.
- ✚ Die Behauptung, die verschiedenen Merkmale des Vogelbauplans könnten nicht isoliert voneinander entstanden sein, ist falsch: Die Theropoden-Fossilien lassen sich in eine Reihenfolge bringen, in der sich die **nichtreduzierbar** komplexe "Gesamtorganisation" der Vögel in einer Serie von Merkmals-Additionen auflöst.
- ✚ Kreationisten scheinen das Prinzip der *Kladogenese* (Stammesverzweigung) nicht verstanden zu haben, sonst würden sie nicht die "**phylogenetisch-stratigraphische Diskrepanz**" problematisieren, das heißt das zeitlich *spätere* Auftreten von einigen Arten mit *ursprünglicheren* Merkmalen im Fossilienbefund.

E. Danksagung

Unser besonderer Dank gilt dem Dinosaurierspezialisten John HARSHMAN, der die englische Fassung unserer Arbeit begutachtete und mit kritischen Anmerkungen zu ihrem Gelingen beitrug. Des Weiteren danken wir Prof. Oliver RAUHUT für seine Ausführungen, die wir in Abschnitt C.11 wiedergeben durften. Wir danken auch Dandan WU von der PNSO und Stefan PROCHASKA von der SchuBu Systems GmbH für die Erlaubnis, ihre Bilder zu reproduzieren.

F. Literatur

- ALEXANDER, D. E. (2015). *On the wing: insects, pterosaurs, birds, bats, and the evolution of animal flight*. New York: Oxford University Press.
- ALIBARDI, L., TONI, M., & DALLA VALLE, L. (2007). Hard cornification in reptilian epidermis in comparison to cornification in mammalian epidermis. *Experimental Dermatology*, 16, 961–976. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0625.2007.00609.x>.
- BEHE, M. (2008). *The Edge of evolution*. Los Angeles: The Free Press.
- BEYER, A., HEMMINGER, H., & NEUKAMM, M. (2022). *The evolution of T-URF13: does irreducible complexity count or not?* <https://pandasthumb.org/archives/2022/06/evolution-of-t-urf13.html>.
- BHULLAR, B.-A., HANSON, M., FABBRI, M., et al. (2016). How to make a bird skull: major transitions in the evolution of the avian cranium, paedomorphosis, and the beak as a surrogate hand. *Integrative and Comparative Biology*, 56, 389–403. <https://doi.org/10.1093/icb/icw069>.
- BRELSFORD, A. (2011). Hybrid speciation in birds: allopatry more important than ecology? *Molecular Ecology*, 20, 3705–3707. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05230.x>.
- BROWN, R. E., COGLEY, A. C. (1996). Contributions of the propatagium to avian flight. *Journal of Experimental Zoology*, 276, 112–124. <https://tinyurl.com/4dd3evc9>.
- BRUSATTE, S. L., O'CONNOR, J. K., & JARVIS, E. D. (2015). The origin and diversification of birds. *Current Biology*, 25, R888–R898. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.003>.
- BRUSATTE, S. L. (2017). A Mesozoic aviary. *Science*, 355, 792–794. <https://doi.org/doi/10.1126/science.aal2397>.
- BUCHHOLZ, P. (2021). *Exquisitely preserved fossils prove pterosaurs grew bird-like feathers*. <https://eartharchives.org/articles/exquisitely-preserved-fossils-prove-pterosaurs-grew-bird-like-feathers/index.html>.
- ČAPEK, D., METSCHER, B. D., & MÜLLER, G. B. (2014). Thumbs down: a molecular-morphogenetic approach. *The Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 322, 1–12. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22545>.
- CARROLL R. L. (1997). *Patterns and processes of vertebrate evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- CARROLL, N. R., CHIAPPE, L. M., & BOTTJER, D. J. (2019). Mid-Cretaceous amber inclusions reveal morphogenesis of extinct rachis-dominated. *Scientific reports*, 9, 18108. <https://doi.org/10.5061/dryad.bzkh1894f>.
- CAU, A. (2018). The assembly of the avian body plan: A 160-million-year long process. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 57, 1–25. <https://doi.org/10.4435/BSPI.2018.01>.
- CHATTERJEE, S. (2015). *The rise of birds: 225 million years of evolution*. 2nd Ed. Baltimore: John Hopkins University Press.
- CLARK, J. M., NORELL, M. A., & CHIAPPE, L. M. (1999). An oviraptorid skeleton from the Late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avian brooding position over an oviraptorid nest. *American Museum Novitates*, 3265, 1–35.
- CSIKI, Z., MARTIN, J. E., RABI, M., et al. (2011). Unexpected survival and wide distribution of *Theriosuchus* in the Late Cretaceous Europe. In CSIKI, Z. (Ed.) *Eighth Romanian Symposium on Paleontology* (S. 24–25). University of Bucharest.
- CZERKAS, S. A., & FEDUCCIA, A. (2014). Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird. *Journal of Ornithology*, 155, 841–851. <https://doi.org/10.1007/s10336-014-1098-9>.

- DECECCHI, T. A., ROY, A., PITTMAN, M., et al. (2020). Aerodynamics show membrane-winged theropods were a poor gliding dead-end. *iScience*, 23, 101574. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.101574>.
- DE KRAKER, J.-W., & GERSHENZON, J. (2011). From amino acid to glucosinolate biosynthesis: protein sequence changes in the evolution of methylthioalkylmalate synthase in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 23, 38–53. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.079269>.
- DODSON, P. (1990). Counting dinosaurs: how many kinds were there? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87, 7608–7612. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.19.7608>.
- EHLERS, J. (2011). Das Eiszeitalter. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- ELDRIDGE, N., & GOULD, S. J. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In SCHOPF, T. J. M. (Ed.) *Models in Paleobiology* (pp. 82–115). 1st edition. San Francisco: Freeman, Cooper & Co. <https://tinyurl.com/2p8xfnan>.
- ELŻANOWSKI, A. (2002). Biology of basal birds and the origin of avian flight. In ZHOU, Z., & ZHANG, F. (Eds.) *Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution* (S. 211–226). Beijing: Science Press.
- FEDUCCIA, A. (2013). Bird origins anew. *The Auk: Ornithological Advances*, 130, 1–12. <https://doi.org/10.1525/auk.2013.130.1.1>.
- FEDUCCIA, A. (2020). Romancing the birds and dinosaurs: forays in postmodern. Boca Raton: Brown Walker Press.
- FELICE, R. N., & GOSWAMI, A. (2018). Developmental origins of mosaic evolution in the avian cranium. *PNAS*, 115, 555–560. <https://doi.org/10.1073/pnas.1716437115>.
- FIELD, D. J., HANSON, M., BURNHAM, D., et al. (2018). Complete *Ichthyornis* skull illuminates mosaic assembly of the avian head. *Nature*, 557, 96–100. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0053-y>.
- FLANNERY-SUTHERLAND, J. T., SILVESTRO, D., & BENTON, M. J. (2022). Global diversity dynamics in the fossil record are regionally heterogeneous. *Nature Communications*, 13, 2751. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-30507-0>.
- FOREY, P. (1998). History of the coelacanth fishes. London: Chapman & Hall.
- FOTH, C. (2008). Konvergente Entstehung des Fluges bei Amniota und ihre Bedeutung zum Verständnis der Vogelevolution. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 47, 33–66. <https://tinyurl.com/3yweazj6>.
- FOTH, C., HAUG, C., HAUG, J., et al. (2020). Two of a feather. In FOTH, C., & RAUHUT, O. (Eds.) *The evolution of feathers. From their origin to the present* (S. 79–101). Berlin: Springer Nature.
- FRASER, G. (2014). “Bizarre structures” point to dromaeosaurs as parasites and a new theory for the origin of avian flight. *The Journal of Paleontological Sciences*, 6, 1–27. <https://www.aaps-journal.org/pdf/Garnet-Fraser-JPS.C.2014.01.pdf>.
- FUTUYMA, D. J. (2015). Can modern evolutionary theory explain macroevolution? In SERRELLI, E., & GONTIER, N. (Eds.) *Macroevolution. Explanation, interpretation, and evidence* (S. 29–85). Heidelberg: Springer.
- GAUTHIER, J. A. (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. In PADIAN, K. (Ed.) *The origin of birds and the evolution of flight* (S. 1–55). San Francisco: California Academy of Science.
- GOULD, S. J. (2002). Illusion Fortschritt. Die vielfältigen Wege der Evolution, 2. Auflage. Frankfurt: S. Fischer Verlag.
- HALL, B. K. (2012). Parallelism, deep homology, and evo-devo. *Evolution & Development*, 14, 29–33. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2011.00520.x>.
- HAVSTAD, J. C., & SMITH, N. A. (2019). Fossils with feathers and philosophy of science. *Systematic Biology* 68, 840–851. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz010>.

- HEERS, A. M. (2016). New perspectives on the ontogeny and evolution of avian locomotion. *Integrative and Comparative Biology*, 56, 428–441. <https://doi.org/10.1093/icb/icw065>.
- HEERS, A. M., RANKIN, J. W., & HUTCHINSON, J. R. (2018). Building a bird: musculoskeletal modeling and simulation of wing-assisted incline running during avian ontogeny. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 6, 1–25. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2018.00140>.
- HEILMANN, G. (1926). The origin of birds. London: H. F. & G. Witherby.
- HOLTHAUS, K. B., ECKHART, L., DALLA VALLE, L., et al. (2019). Review: evolution and diversification of corneous beta-proteins, the characteristic epidermal proteins of reptiles and birds. *The Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 330, 438–453. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22840>.
- HORNER, J., & GORMAN, J. (2009). How to build a dinosaur: extinction doesn't have to be forever. New York: Dutton.
- HÖSSJER, O., BECHLY, G., & GAUGER, A. (2021). On the waiting time until coordinated mutations get fixed in regulatory sequences. *Journal of Theoretical Biology*, 524, 110657. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2021.110657>.
- HU, D., HOU, L., ZHANG, L., et al. (2009). A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature*, 461, 640–643. <https://doi.org/10.1038/nature08322>.
- HUNT, A. (2007a). *Axe (2004) and the evolution of enzyme function*. <https://pandasthumb.org/archives/2007/01/92-second-st-fa.html>.
- HUNT, A. (2007b). *On the evolution of Irreducible Complexity*. <https://pandasthumb.org/archives/2007/05/on-the-evolutio-1.html>.
- JUNKER, Thomas, & HOSSFELD, U. (2001). Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt: WBG Academic.
- JUNKER, R. (2018). *Vogelfedern und Vogelflug. Teil 4: Modelle zur Entstehung des Vogelflugs*. <https://tinyurl.com/ywjf5dvw>.
- JUNKER, R. (2019). *Sind Vögel Dinosaurier? Eine kritische Analyse fossiler Befunde*. <https://www.tinyurl.com/msw952vh> (Kurzversion), <https://www.tinyurl.com/4eutmru7> (Langfassung).
- JUNKER, R., & WIDENMEYER, M. (Eds., 2021). Schöpfung ohne Schöpfer? Eine Verteidigung des Design-Arguments in der Biologie. Holzgerlingen: SCM-Verlag.
- JUNKER, R. (2022). *Flugsaurier mit Federn? Begriffsverwirrung führt zu verwirrenden Aussagen*. <https://www.tinyurl.com/yn7p9b6p>.
- KSEPKA, D. T. (2022). Evolution of birds. In SCANES, C. G., & DRIDI, S. (Eds.) *Sturkie's avian physiology, 7th Edition* (S. 83–107). Cambridge: Academic Press.
- LI, Y. I., KONG, L., PONTING, C. P., et al. (2013). Rapid evolution of beta-keratin genes contribute to phenotypic differences that distinguish turtles and birds from other reptiles. *Genome Biology and Evolution*, 5, 923–933. <https://doi.org/10.1093/gbe/evt060>.
- LONGRICH, N. R., VINTHER, J., MENG, Q., et al. (2012). Primitive wing feather arrangement in *Archaeopteryx lithographica* and *Anchiornis huxleyi*. *Current Biology*, 22, 2262–2267. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.052>.
- LÓPEZ-AGUIRRE, C., HAND, S. J., KOYABU, D., et al. (2019). Postcranial heterochrony, modularity, integration, and disparity in the prenatal ossification in bats (Chiroptera). *BMC Evolutionary Biology*, 19, 75. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1396>.
- LUO, Z.-X., CHEN, P., LI, G., et al. (2007). A new eutriconodont mammal and evolutionary development in early mammals. *Nature*, 446, 288–293. <https://doi.org/10.1038/nature05627>.

- MACFADDEN, B. J. (2005). Fossil horses – evidence for evolution. *Science*, 307, 1728–1730. <https://doi.org/10.1126/science.1105458>.
- MADERSON, P. F. A. (1972). On how an archosaurian scale might have given rise to an avian feather. *The American Naturalist*, 106, 424–428. <https://doi.org/10.2307/2459789>.
- MAHNER, M. (1986). Kreationismus. Inhalt und Struktur antievolutionistischer Argumentation. Berlin: Pädagogisches Zentrum Berlin.
- MAHNER, M., & BUNGE, M. (2000). Philosophische Grundlagen der Biologie. Berlin: Springer.
- MARTIN, L. D. (1983). The origin of birds and of avian flight. In JOHNSTON, R. F. (Ed.) *Current Ornithology* (S. 105–129). New York: Plenum Press.
- MAYNARD SMITH, J. (1952). The importance of the nervous system in the evolution of animal flight. *Evolution*, 6, 127–129. <https://www.jstor.org/stable/2405510>.
- MAYNARD SMITH, J. (1983). The genetics of stasis and punctuation. *Annual Review of Genetics* 17, 11–25. <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ge.17.120183.000303>.
- MAYR, E. (1967). Artbegriff und Evolution. Singhofen: Verlag Paul Parey.
- MCGHEE, G. R. (2011). Convergent evolution. Limited forms most beautiful. Cambridge: The MIT Press.
- MCKELLAR, R. C., CHATTERTON, B. D. E., WOLFE, A. P., et al. (2011). A diverse assemblage of late cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber. *Science*, 333, 1619–1622. <https://doi.org/10.1126/science.1203344>.
- MEAD, L. S. (2009). Transforming our thinking about transitional form. *Evolution: Education and Outreach*, 2, 310–314. <https://doi.org/10.1007/s12052-009-0126-3>.
- METTERNICH, R. (2021). *Panta Rhei. Eine Reise auf dem Fluss der Evolution*. Darmstadt: WBG Academic.
- MIHLBACHLER, M. C., RIVALS, F., SOLOUNIAS, N., et al. (2011). Dietary change and evolution of horses in North America. *Science*, 331, 1178–1181. <https://doi.org/10.1126/science.1196166>.
- MUSSER, J. M., WAGNER, G. P., & PRUM, R. O. (2015). Nuclear β -catenin localization supports homology of feathers, avian scutate scales, and alligator scales in early development. *Evolution & Development*, 17, 185–194. <https://doi.org/10.1111/ede.12123>.
- NARAMOTO, S., JONES, V. A. S., TROZZI, N., et al. (2019). A conserved regulatory mechanism mediates the convergent evolution of plant shoot lateral organs. *PLoS Biology*, 17, e3000560. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000560>.
- NEUKAMM, M. (2012). *Langzeitexperiment mit Bakterien belegt die Entstehung einer komplexen Neuerung*. <https://www.ag-evolutionsbiologie.net/html/2012/lenski-langzeitexperiment.html>.
- NEUKAMM, M. (2022). Evolution und das Designargument in der Biologie. In LOSCH, A., & VOGELANG, F. (Eds.) *Gottes Schöpfung und menschliche Technik* (S. 36–47). Darmstadt: WBG Academic.
- NOLTE, A. W., FREYHOF, J., STEMSHORN, K. C., et al. (2005). An invasive lineage of sculpins, *Cottus sp.* (Pisces, Teleostei) in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridization between old phylogeographic groups. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, 2379–2387. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3231>.
- NORELL, M. A. (1992). Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny. In NOVACEK, M. J., & WHEELER, Q. D. (Eds.) *Extinction and phylogeny* (S. 89–118). New York: Columbia University Press.
- OSTROM J. H. (1976). *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8, 91–182. https://doc.rero.ch/record/16120/files/PAL_E2122.pdf.

- OTTENBURGH, J. (2018). Exploring the hybrid speciation continuum in birds. *Ecology and Evolution*, 8, 13027–13034. <https://doi.org/10.1002/ece3.4558>.
- PADIAN, K., & CHIAPPE, L. M. (1998). The origin of birds and their flight. *Scientific American*, 278, 38–47. <https://www.jstor.org/stable/26057663>.
- PADIAN, K., & ANGIELCZYK, K. D. (1999). Are there transitional forms in the fossil record? *The Paleontological Society Papers*, 5, 47–82. <https://doi.org/10.1017/S108933260000053X>.
- PADIAN, K., & HORNER, J. R. (2002). Typology versus transformation in the origin of birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 120–124. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(01\)02409-0](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(01)02409-0).
- PAN, Y., ZHENG, W., SAWYER, R. H., et al. (2019). The molecular evolution of feathers with direct evidence from fossils. *PNAS*, 116, 3018–3023. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815703116>.
- PENNY, D., FOULDS, L. R., & HENDY, M. D. (1982). Testing the theory of evolution by comparing phylogenetic trees constructed from five different protein sequences. *Nature*, 297, 197–200.
- PENNY, D., & HENDY, M. D. (1986). Estimating the reliability of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 3, 403–417. <http://www.molbioevol.org/cgi/content/abstract/3/5/403>.
- PERRICHOT, V., MARION, L., NERAUDEAU, D., et al. (2008). The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 1197–1202. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0003>.
- PETERSON, T., & MÜLLER, G. B. (2016). Phenotypic novelty in EvoDevo: the distinction between continuous and discontinuous variation and its importance in evolutionary theory. *Evolutionary Biology*, 43, 314–335. <https://doi.org/10.1007/s11692-016-9372-9>.
- PFENNINGER, M. (2016). Artbegriff im Wandel der Zeit. In LOZÁN, J. L., et al. (Eds.) *Warnsignal Klima: Die Biodiversität* (S. 26–31). Hamburg: Verlag Wissenschaftliche Auswertungen.
- PITTMAN, M., & XU, X. (2020). Pennaraptoran theropod dinosaurs. Past progress and new frontiers. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 440, 1–355. <https://doi.org/10.1206/0003-0090.440.1.1>.
- PITTMAN, M., BELL, P. R., MILLER, C. V., et al. (2022a). Exceptional preservation and foot structure reveal ecological transitions and lifestyles of early theropod flyers. *Nature Communications*, 13, 7684. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35039-1>.
- PITTMAN, M., KAYE, T. G., WANG, X., et al. (2022b). Preserved soft anatomy confirms shoulder-powered upstroke of early theropod flyers, reveals enhanced early pygostylian upstroke, and explains early sternum loss. *PNAS*, 119, e2205476119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2205476119>.
- PLATEAU, O., & FOTH, C. (2020). Birds have peramorphic skulls, too: anatomical network analyses reveal oppositional heterochronies in avian skull evolution. *Communications Biology*, 3, 195. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-0914-4>.
- PROTHERO, D. R. (2017). *Evolution. What the fossils say and why it matters*. 2nd edition. New York Chichester, West Sussex: Columbia University Press.
- PRUM, R. O. (1999). Development and evolutionary origin of feathers. *Journal of Experimental Zoology*, 285, 291–306. https://prumlab.yale.edu/sites/default/files/prum_1999_mde_development.pdf.
- PRUM, R. O. (2003). Are current critiques of the theropod origin of birds science? Rebuttal to Feduccia (2002). *The Auk: Ornithological Advances*, 120, 550–561. <http://www.jstor.org/stable/4090212>.

- PRUM, R. O., & BRUSH, A. H. (2003). Which came first, the feather or the bird? *Scientific American*, 288, 84–93. https://prumlab.yale.edu/sites/default/files/prum_n_brush_2003_origin.pdf.
- QIU, R., WANG, X., WANG, Q., et al. (2019). A new caudipterid from the Lower Cretaceous of China with information on the evolution of the manus of Oviraptorosauria. *Scientific reports* 9, 6431. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42547-6>.
- RASHID, D. J., CHAPMAN, S. C., LARSSON, H. C., et al. (2014). From dinosaurs to birds: a tail of evolution. *EvoDevo*, 5, 25. <https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-25>.
- RAUHUT, O. W. M., & FOTH, C. (2020). The origin of birds: current consensus, controversy, and the occurrence of feathers. In FOTH, C., & RAUHUT, O. (Eds.) *The evolution of feathers. From their origin to the present* (S. 27–45). Berlin: Springer Nature.
- RAUHUT, O. W. M., FOTH, C., & TISCHLINGER, H. (2020). *Archaeopteryx* und andere Urvögel aus dem Solnhofener Archipel. *Archaeopteryx*, 36, 4–15.
- RAUP, D. M. (1994). The role of extinction in evolution. *Proceedings of the National Academy of Science*, 91, 6758–6763.
- RAWCLIFFE, G. (2019). Exploring the protein universe: a study of subdomain driven evolution (Thesis, Doctor of Philosophy). University of Otago. <http://hdl.handle.net/10523/9772>.
- REMANE, A., STORCH, V., & WELSCH, U. (1973). Evolution. Tatsachen und Probleme der Abstammungslehre. München: Deutscher Taschenbuch Verlag.
- RIEDL, R. (2003). Riedls Kulturgeschichte der Evolutionstheorie. Berlin: Springer.
- ROY, A., MILLER, C. V., PITTMAN, M., et al. (2020). Three-dimensionally preserved ‘Stage IIIb’ fossil down feather supports developmental modularity in feather evolution. *BioRxiv preprint*, 1–5. <https://doi.org/10.1101/2020.08.26.268060>.
- SAITTA, E. T., GELERNTER, R., & VINTHER, J. (2017). Additional information on the primitive contour and wing feathering of paravian dinosaurs. *Palaeontology*, 61, 273–288. <https://doi.org/10.5061/dryad.h0f41>.
- SAUTER, D., UNTERWEGER, D., VOGL, M., et al. (2012). Human tetherin exerts strong selection pressure on the HIV-1 group N Vpu protein. *PLoS Pathogens*, 8, e1003093. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003093>.
- SCHNEIDER, R. A., & HELMS, J. A. (2003). The cellular and molecular origins of beak morphology. *Science*, 299, 565–568. <https://doi.org/10.1126/science.1077827>.
- SHAHID, F., ZHAO, J., & GODEFROIT, P. (2019). Aerodynamics from cursorial running to aerial gliding for avian flight evolution. *Applied Sciences*, 9, 649. <https://doi.org/10.3390/app9040649>.
- SHIPMAN, P. (1999). Taking wing: *Archaeopteryx* and the evolution of bird flight. New York: Simon & Schuster.
- SHUBIN, N., TABIN, C., & CARROLL, S. (2009). Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature*, 457, 818–823. <https://doi.org/10.1038/nature07891>.
- SIMPSON, G. G. (1951). Horses. The story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history. New York: Oxford University Press.
- SMITH, N. A., CHIAPPE, L. M., CLARKE, J. A., et al. (2015). Rhetoric vs. reality: a commentary on “Bird origins anew” by A. Feduccia. *The Auk: Ornithological Advances*, 132, 467–480. <https://doi.org/10.1642/AUK-14-203.1>.
- SUES, H.-D. (2001). Palaeontology: ruffling feathers. *Nature*, 410, 1036–1037. <https://doi.org/10.1038/35074225>.
- TATTERSALL, I. (1997). Puzzle Menschwerdung. Auf der Spur der menschlichen Evolution. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- TAYLOR, P. (2004). Extinction in the history of life. Cambridge: Cambridge University Press.

- THEOBALD, D. (2013). 29+ *Evidences for macroevolution. Part 1: The unique universal phylogenetic tree*. <https://www.tinyurl.com/4kzfp5jt>.
- TOKITA, M., MATSUSHITA, H., & ASAKURA, Y. (2020). Developmental mechanisms underlying webbed foot morphological diversity in waterbirds. *Scientific reports*, *10*, 8028. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64786-8>.
- TONKIN, C. J., FOTH, B. J., RALPH, S. A., et al. (2008). Evolution of malaria parasite plastid targeting sequences. *PNAS*, *105*, 4781–4785. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707827105>.
- TROTTER, M. V., WEISSMAN, D. B., PETERSON, G. I., et al. (2014). Cryptic genetic variation can make “Irreducible Complexity” a common mode of adaptation in sexual populations. *Evolution*, *68*, 3357–3367. <https://doi.org/10.1111/evo.12517>.
- UNO, Y., & HIRASAWA, T. (2023). Origin of the propatagium in non-avian dinosaurs. *Zoological Letters*, *9*, 4. <https://doi.org/10.1186/s40851-023-00204-x>.
- VENTER, P., TIMM, P, GUNN, G., et al. (2000). Discovery of a viable population of coelacanths (*Latimeria chalumnae* Smith, 1939) at Sodwana Bay, South Africa. *South African Journal of Science*, *96*, 567–568. https://journals.co.za/doi/pdf/10.10520/AJA00382353_8924.
- VIGAN, R., & NEIL, S. (2010). Determinants of tetherin antagonism in the transmembrane domain of the human immunodeficiency virus type 1 Vpu protein. *Journal of Virology*, *84*, 12958–12970. <https://doi.org/10.1128/JVI.01699-10>.
- VOETEN, D., CUBO, J., DE MARGERIE, E., et al. (2018). Wing bone geometry reveals active flight in *Archaeopteryx*. *Nature Communications*, *9*, 923. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03296-8>.
- VOLLMER, G. (2000). Was sind und warum gelten Naturgesetze? *Philosophia Naturalis*, *37*, 205–239.
- WANG, X., PITTMAN, M., ZHENG, X., et al. (2017). Basal paravian functional anatomy illuminated by high-detail body outline. *Nature Communications*, *8*, 14576. <https://doi.org/10.1038/ncomms14576>.
- WELTEN, M. C. M., VERBEEK, F. J., MEIJER, A. H., et al. (2005). Gene expression and digit dhomology in the chicken embryo wing. *Evolution & Development*, *7*, 18–28. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2005.05003.x>.
- WIESEMÜLLER, B., ROTHE, H., & HENKE, W. (2003) *Phylogenetische Systematik*. Berlin: Springer-Verlag.
- XU, X., ZHENG, X., & YOU, H. (2010). Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature*, *464*, 1338–1341. <https://doi.org/10.1038/nature08965>.
- YANG, Z., JIANG, B., MCNAMARA, M. E., et al. (2018). Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. *Nature Ecology & Evolution*, *3*, 24–30. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0728-7>.
- YONA, A. H., ALM, E. J., & GORE, J. (2018). Random sequences rapidly evolve into de novo promoters. *Nature Communications*, *9*, 1530. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04026-w>.
- ZHOU, Z. (2014). Dinosaur evolution: feathers up for selection. *Current Biology*, *24*, R751–R753. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.07.017>.