UEBER
DIE
BERLINER ARCHAEORNIS

BEITRAG
ZUR
OSTEOLOGIE DER ARCHAEORNITHES

VON
BRANISLAV PETRONIEVICS
Dr PHIL.

MIT SECHS TAFELN

GENF
BUCHHANDLUNG GEORG & Co
1925

Extrait

des **Annales Géologiques de la Péninsule Balkanique**

Tome VIII, fasc. 1.

IMPRIMERIE D'ÉTAT
DU ROYAUME DES SERBES, CROATES ET SLOVÈNES
BELGRADE — 1924

INHALTSÜBERSICHT

Einleitende Vorbemerkung

Im letzten Abschnitt meiner Abhandlung über die Londoner Archaeopteryx (Absch. VI, Schlussbemerkungen), hatte ich die Absicht kundgegeben, auch das Berliner Exemplar einer eingehenden Untersuchung unterziehen zu wollen.[1] Dieser Wunsch wurde seitens des Direktors des Berliner Palaeontologischen Instituts, des Herrn Geheimrath Prof. Dr. Fr. J. Pompeckj, in freundlichster Weise aufgenommen und so begab ich mich im Sommer 1922 nach Berlin, wo ich zwei Monate lang das Berliner Exemplar eingehend studieren konnte.

Noch bevor ich nach Berlin kam, erfuhr ich aus einer Abhandlung von W. Branca über triassische Säugetiere aus dem Jahre 1915,[2] dass Herr Prof. G. Tornier inzwischen umfangreiche neue Präparationen an dem Exemplar ausgeführt hatte, und dass die Publikation seiner Abhandlung darüber unmittelbar bevorstehe. Diese von Prof. Tornier ausgeführten Präparationen, so umfangreich sie und so wichtig die neuen daraus sich ergebenden Resultate auch waren, hatten jedoch nicht alles in dieser Hinsicht Erreichbare erschöpft und so war ich in der Lage durch neue Präparationen noch einige wichtige Resultate zu Tage zu fördern.

Da die Abhandlung des Herrn Prof. Tornier noch immer nicht erschienen ist, trotz meines wiederholten mündlichen und schriftlichen Drängens an ihn dieselbe zu publicieren, da schon anderthalb Jahre vorübergegangen seitdem ich das erste Mal davon mit ihm sprach, und da sogar die Möglichkeit nicht auszuschliessen sei, dass seine Abhandlung überhaupt nie erscheint, so bin ich genötigt im Folgenden auch die Resultate

---

[1] Vgl. *Petronievics* B., Ueber das Becken, den Schultergürtel und einige andere Teile der Londoner Archaeopteryx. Mit zwei Tafeln. Genf, 1921.

[2] Vgl. *Branca W. v.*, Einige Betrachtungen über die ältesten Säuger der Trias- und Liaszeit. Abh. der k. preuss. Akad. der Wissenschaften. Berlin, 1915.

der von ihm gemachten Präparationen mitzuteilen. Ich tue es aber recht ungerne, obgleich ich meine Beobachtungen in voller Selbstständigkeit gamacht habe (da ich weder das Manuskript von Prof. Tornier gesehen noch mit ihm mündlich die Resultate seiner Untersuchung besprochen habe). Was ich unter solchen Umständen tun kann, ist nur überall gewissenhaft anzugeben, welche Präparation von Prof. Tornier und welche von mir (resp. unter meiner Anweisung) ausgeführt worden. Auch bin ich gerne bereit jedes neue Resultat, das sich auf die durch Prof. Tornier's Präparationen entdeckte Tatsachen als solche bezieht, als sein Eigentum anzuerkennen, und ich erkläre hiermit auch ausdrücklich, dass dieselben als seine Entdeckung anzusehen sind.

Ich fühle mich auch an dieser Stelle verpflichtet, dem Herrn Geheimrath Pompeckj für das ausserordentlich freundliche Entgegenkommen, dass er mir bei meiner Arbeit in jeder Hinsicht erwies, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch dem Herrn Prof. Janensch und dem Herrn Bibliothekar Dr. Dietrich, sowie Herrn Dr. C. Stieler bin ich verschiedentlich zu Danke verpflichtet.

Ich werde im folgenden zünachst (im ersten Abschnitt) die neuen das Berliner Exemplar betreffenden Tatsachen, sowie einige, durch neue von mir im vorigen Jahre (1923) am Londoner Exemplar nachträglich veranlassten Präparationen zu Tage geförderten Tatsachen zur Darstellung bringen. Auf Grund des neu gewonnenen Materials werde ich dann in einem zweiten Abschnitt den Vergleich der beiden Exemplare, den ich schon in meiner oben erwähnten Abhandlung gemacht hatte, noch eingehender als es dort geschehen anstellen, woraus das Hauptresultat dieses Vergleichs, die Erhebung der beiden Exemplare zu zwei verschiedenen Gattungen *(Archaeopteryx* und *Archaeornis)*, definitiv bestätigt werden wird. Schliesslich werde ich in einem dritten Abschnitt meine Ansicht über Ursprung und Entwickelung der Vögel, auf Grund der neuen Ergebnisse über die Struktur der Archaeornithes, in Kürze darlegen.

I.

Zur Osteologie der Berliner Archaeornis

Indem ich der Darstellung dieses Abschnitts Dames' Beschreibung des Berliner Exemplars in seiner ersten grossen Abhandlung zu Grunde lege[1], werde ich die neuen Beiträge zur

[1] Vgl. *Dames W.*, Ueber Archaeoperyx, in „Palaeontologische Abhandlungen", Bd. II. H. 3, 1884. Im Folgenden citiere ich diese Abhandlung als *Dames* 1.

Osteologie dieses (sowie des Londoner) Exemplars im unmittelbarem Anschluss an die diesbezüglichen Ausführungen von Dames, die ich im Wesentlichen als bekannt voraussetze, zur Sprache bringen.

1. Der Kopf

Am Kopf des Berliner Exemplars (dem Londoner fehlt er) ist der Schädel sowohl von der Vorder- wie von der Unterseite von Prof. Tornier präpariert worden; es ist nunmehr also nicht nur, wie zu Dames Zeit, seine rechte Seite, sondern auch ein Teil der linken und ein Teil (und zwar die rechte Hälfte) der Vorderseite sichtbar. Durch diese Präparationen Prof. Tornier's sind folgende neue Tatsachen zu Tage gefördert worden.

Parietale und Frontale scheinen durch eine Naht an der Vorderseite voneinander getrennt zu sein (Vgl. Taf. II. Fig. 2). Die Fortsetzung dieser Naht an der Oberseite ist infolge der Baschädigung des Schädels an dieser Stelle nicht erhalten. Das Frontale ist vorne abgebrochen, trotzdem lässt sich mit Sicherheit behaupten, dass dasselbe nicht „bis über die mittlere Oeffnung" reicht, wie Dames sagt (Dames I, S. 11), da der Beginn des Nasale in der Mitte der Oberkante der Augenöffnung ausser Zweifel steht. Eine deutliche Naht bemerkte ich auch vorne zwischen dem Nasale und dem Maxilare, eine weniger deutliche zwischen diesem und dem Lacrimale (vgl. Taf. II, Fig. 1).

Die mittlere Oeffnung ist nicht vom hinteren Teil des Zwischenkiefers begrenzt, wie es Dames wahrscheinlich findet (a. a, O.), da der Oberkiefer diese Oeffnung sowohl von unten (teilweise) wie von vorne begrenzt. Die Grenze zwichen Oberkiefer und Zwischenkiefer ist vorne durch eine deutliche Naht angegeben (vgl. Taf. II Fig. 1). Das unregelmässig vierseitige Knochenstück, das in dieser Oeffnung liegt, halte ich eher für das oben und vorne etwas beschädigte mediane Septum als für den processus palatinus maxillae, wie es Dames wahrscheinlich findet (a. a. O. s. 11 f.).

Die Nasenöffnung ist von oben von einem Knochenstück begrenzt, dessen Natur Dames nicht bestimmen konnte, das sich aber nunmehr deutlich als ein Teil des rechten aufsteigenden Astes des Zwischenkiefers erweist, da an der Vorderseite des Schädels dieser aufsteigende Ast durch eine deutliche Naht vom Nasenbein getrennt ist. Der aufsteigende Ast setzt sich weit nach hinten fort, indem er auf der Höhe des Beginns der Augenöffnung etwas nach rechts umbiegt, um etwa auf der Höhe der Mitte der Augenöffnung zu enden. Hinten scheint sich zwischen die beiden Aeste des Zwischenkiefers das Frontale als ein Keil einzuschieben, da die Vorderseite des Schädels in dieser Gegend deutlich sichtbare Poren aufweist (vgl. Taf. II Fig. 2).

Die Natur des Knochenstücks zwischen dem Lacrimale und dem Quadratum lässt sich, wie Dames richtig bemerkt (a. a. O. S. 12), nicht bestimmen.

In Bezug auf die Bezahnung und den Unterkiefer halte ich die Darstellung von Dames im Wesentlichen für zutreffend.

2. Die Wirbelsäule und die Rippen

Uebereinstimmend mit Dames zähle ich *neun* erhaltene Halswirbel (der Atlas ist zerstört), von denen aber der fünfte und der neunte die längsten sind. Der neunte Halswirbel unterscheidet sich von dem dahinter liegenden ersten Rückenwirbel durch die Abwesenheit des Processus transversus. Der erste sichtbare Halswirbel zeigt einen deutlichen processus spinosus und dokumentiert sich dadurch, wie Dames (a. a, O. S. 18) richtig bemerkt, als Epistropheus, aber auch der neunte Halswirbel scheint einen processus spinosus zu besitzen. Deutliche Halsrippen sind nur am zweiten bis sechsten Wirbel zu konstatieren.

Die Vermutung von Marsh und Dames, dass die Gelenkflächen der Halswirbel biconcav waren, ist durch die von Prof. Tornier ausgeführte Präparation des sechsten (Hinterfläche) und des neunten Halswirbels (Vorderfläche) nunmehr bestätigt.

Abweichend von Dames zähle ich 13 Rückenwirbel, der letzte ist teilweise von Ilium verdeckt. Die Biconcavität ihrer Gelenkflächen ist wahrscheinlich, direkt festgestellt ist sie aber noch nicht.

In Bezug auf die Brustrippen bemerke ich, dass sie am proximalen Ende ganz sicher einfach waren: das sieht man deutlich an den zwei nach oben verschobenen links von der Wirbelsäule sichtbaren verbreiterten proximalen Enden zweier mittleren Rippen. Die vordere dieser zwei Rippen setzt sich, distal umbiegend, unter dem rechten Humerus fort, so dass deren distales Ende rechts von diesem deutlich sichtbar ist und fast in gleicher Höhe mit dem Vorderende des ersten Bauchrippenpaares liegt, eine Tatsache die Dames ganz übersehen hat (vgl. Taf. II, Fig. 3).

Was die Bauchrippen anbetrifft, glaube ich 12 Paare von solchen zählen zu können.

Dass weder Lenden- noch Sacralwirbel am Berliner Exemplar sichtbar seien, diese Behauptung von Dames ist zutreffend: nur von dem ersten von Ilium verdeckten Lendenwirbel ist ein kleines Fragment rechts sichtbar.

Dass von den zwanzig Schwanzwirbeln die ersten vier lange Querfortsätze haben, diese Behauptung von Dames ist zutreffend; mir scheint aber auch der fünfte noch einen deutlichen *langen* Querfortsatz zu besitzen. Deutliche Zygapophysen habe ich nur

am hinteren Ende des elften Schwanzwirbels bemerken können; beim zehnten sind sie weniger gut zu sehen. Auch die Angabe von Dames in Bezug auf das Vorkommen von nadelfeinen Knöchelchen (die er richtig als verknöcherte Sehnen deutet) vom 12-ten bis zum 16-ten Wirbel kann ich bestätigen; ich bemerke noch, dass ich auch am 11-ten Wirbel ein solches Knöchelchen (resp. das proximale Fragment eines solchen) sehe.

Beim Londoner Exemplar besitzt der Schwanz 21 Schwanzwirbel, von denen die sechs ersten (meistens beiderseits sichtbare) Querfortsätze aufweisen.[1]

3. Der Schultergürtel und das Sternum

Ueber die Scapulae habe ich nur zu bemerken, dass am proximalen Ende der rechten Scapula ein Teil der Glenoidgrube nunmehr sichtbar zu sein scheint.

Seine Darstellung über die Caracoidea beginnt Dames folgendermassen (Dames 1, S. 24):

„Unmittelbar rechts neben dem proximalen Ende der rechten Scapula erhebt sich aus der Platte eine knopfartige Erhöhung mit gerundet dreiseitiger Oberfläche, dicht an die Scapula gepresst und ganz nahe vom Kopf des Humerus. Dieselbe setzt sich in einen unter den Humerus geschobenen, nur auf 2 mm. Erstreckung undeutlich sichtbaren Knochen fort. Ich betrachte diesen Knochen als das proximale Ende des rechten Caracoids und zwar den hervorstehenden Knopf als die Tuberositas furcularis desselben. — — — — Auch von dem linkem Caracoid sind Spuren vorhanden; das proximale Ende legt sich auch in Form einer Erhöhung, deren Oberfläche aber abgesprengt ist, auf das Schulterblatt. Von hieraus lässt sich nach rechts hin, also nach dem processus furcularis der rechten Scapula zu ein schmaler, oben verletzter Knochen verfolgen, der unter der rechten Scapula seine Fortsetzung haben muss, und den ich als Schaft des Caracoids ansehe“.

Zu dieser Darstellung bemerke ich, dass ich die unter den rechten Humerus geschobene Fortsetzung des rechten Caracoidkopfes nicht habe bemerken können. Was die nach rechts liegende Fortsetzung des linken Caracoidkopfes anbetrifft, so habe ich diesen Knochenteil so herauspräpariert, dass es nunmehr deutlich ist, dass er in keinem Zusammenhang mit dem linken Caracoidkopf steht (vgl. Taf. II Fig. 3 und die Photographie Taf. III). Es handelt sich höchst wahrscheinlich um ein Fragment der Furcula, da derselbe in direkter Fortsetzung der zwei an

[1] Auf diese Zahl der Schwanzwirbel bei dem Londoner Exemplar hat zuerst *W. K. Parker* (in seiner Abhandlung „Remarks on the Skeliton of the Archaeopteryx“ in Geol. Magaz. 1864) hingewiesen.

der Unterseite gelegenen Furkulafragmente zu liegen scheint (vgl. Taf. IV, Fig. 1 und 2). Sollte er das nicht sein, so könnte sich nur um die ganz nach vorne verschobene erste Brustrippe handeln, was aber unwahrscheinlich ist.

Wie Dames richtig bemerkt (S. 25), ist der linke Caracoidkopf (der besser erhalten ist als es nach Dames Beschreibung zu vermuten wäre) nach rechts und der rechte etwas nach hinten durch Gesteinsdruck verschoben; durch denselben Druck wurden die beiden zugleich auch aus ihrer natürlichen Lage nach unten geschoben, da der caracoidale Teil der Glenoidgrube unsichtbar geworden (der scapulare ist am rechten Caracoidkopf teilweise sichtbar).

Von dem an der Unterseite der Platte vorkommenden Coracoidfragment, der von Dames zuerst freigelegt, dann von Prof. Tornier und teilweise auch von mir weiter herauspräpariert worden, will ich hier eine eingehende Beschreibung geben, da die kurze Beschreibung von Dames[1] (Dames 2, S. 5) nicht mehr genügt.

Das Fragment (vgl. Taf. V Fig. 1 und die Photographie Taf. V Fig. 3) stellt etwa zwei Drittel des Gesamtknochens dar. Der mediane Rand desselben verläuft in einer concaven Linie, die bei dem Uebergange des distalen verbreiterten Teils in den schmalen Schaft eine Knickung macht. Der laterale Rand hat einen deutlich ausgebildeten processus lateralis von romboidisch-verlängerter Gestalt, der vorne nach unten umbiegt und sich dann in die nach oben aufsteigende laterale Randlinie fortsetzt. Ein Teil dieser Randlinie ist vorne an dem abgebrochenen Ende des Schaftes deutlich sichtbar (dieser Teil des Randes wurde von mir herauspräpariert).

Der Uebergang des Processus lateralis in den Sternalrand erfolgt in einem fast rechten Winkel (an der Ecke, wo beide zusammenstossen, ist das Caracoid abgebrochen). Der sternale Rand ist schwach convex, weit nach der medianen Seite hin fortgezogen und geht im spitzen Winkel in den medianen Rand über.

Die sichtbare Oberfläche des Caracoids ist im wesentlichen convex, indem der median gelegene Teil derselben bei seinem Uebergange in den lateral gelegenen nach unten umbiegt. An der Stelle dieses Uebergangs aber ist die Oberfläche etwas eingedrückt, diese Einbuchtung setzt sich nach hinten bis zum Vorderrande des romboidalen processus lateralis fort, und verliert sich dann, langsam sich abflachend, in der Richtung des sternalen Randes. Die untere Randlinie dieser Einbuchtung setzt sich vorne in den Schaft des Caracoids fort. Ausserdem ist zu bemerken,

[1] Vgl. *Dames W.* Ueber Brustbein, Schulter- und Beckengürtel der Archaeopteryx, in „Sitzungsberichte der kgl. preuss. Akad. der Wissenschaften" 1897.-Jm folgenden citiere ich diese Abhandlung als Dames 2.

dass in der Nähe des Sternalrandes die Oberfläche des Caracoids etwas nach oben umbiegt.

An seinem medianen Rande ist das Caracoid verdickt, und zwar wird es in der Richtung des Schaftes immer dicker, dem sternalen Rande zu dünner. Am sternalen Rande selbst ist es dann wieder etwas dicker, während es lateral sehr dünn wird. Der Schaft selbst ist verhältnissmässig dick (medial gesehen ist der Schaft um das Doppelte dicker als der übrige mediane Caracoidrand), was dem dicken Caracoidkopfe an der Oberseite entspricht.

Das soeben beschriebene Caracoidfragment hatte Dames für das linke Coracoid erklärt. Er sagt darüber (Dames 2, S. 5): „Beim Freilegen der Platte von ihrer Gyps-Unterseite zeigte sich das Fragment des distalen Endes eines kleinen Knochens, welcher bald seine Natur als *Coracoid* erkennen liess; es gelang ihn etwa zur Hälfte herauszupräparieren. Darüber war er abgebrochen. Seine Fortsetzung liegt nach kurzer Lücke auf der Oberseite der Platte und ist von mir früher als proximales Ende des linken Caracoid gedeutet worden, was sich nunmehr bestätigt".

Es ist aber nicht linkes sondern rechtes Caracoid. Beweisen lässt sich das folgendermassen.

Erstens gehört die Fortsetzung auf der Oberseite, von der Dames hier spricht, wie wir sahen, nicht zum linken Coracoid, sondern stellt wahrscheinlich das Fragment der Furcula dar; wie man aus der kombinierten auf Taf. IV dargestellen Figur ersieht, liegt das in Rede stehende Fragment ganz *ausserhalb* der Linie, die das proximale Ende des erhaltenen Caracoidfragments mit dem linken Coracoidkopfe (Acrocoracoid) verbindet. Und zweitens, da das Coracoid des Berliner Exemplars ein Carinatencoracoid ist (worüber im zweiten Abschnitt ausführlich die Rede sein wird), muss das erhaltene Coracoidfragment das rechte sein. Beim Carinatencoracoid ist nämlich die ventrale Seite convex, die dorsale concav (man ziehe zum Vergleich z. B. das Coracoid der Hausente heran). Die an unserem Fragment sichtbare Oberfläche ist aber convex, folglich ist es von der ventralen Seite sichtbar. Nur beim rechten Coracoid eines Carinatenvogels aber ist der concave mediane Rand nach rechts gelegen (wie bei unserem Fragment), wenn man es von seiner ventralen Seite betrachtet.

Von der Furcula sind, nach Dames Darstellung, drei Fragmente erhalten, eines auf der Oberseite (Dames 1, S. 26) und zwei an der Unterseite (Dames 2 S. 6). Diese letzteren deutet Dames als Fragment des linken und des rechten Furcularzweiges. Da aber, wie wir sahen, noch ein viertes Furcularfragment auf der Oberseite vorkommt und dieses vierte Fragment die Lücke zwischen den beiden Fragmenten der Unterseite teilweise ausfüllt (vgl. Taf. IV, Fig. 2), so könnte es sich auch um Fragmente eines

einzigen Furcularzweiges (des linken) handeln. Es könnte aber auch das vierte Fragment nur in der direckten Fortsetzung des auf der Unterseite links gelegenen Fragmentes (Taf. IV. Fig. 2) liegen, in welchem Falle diese zwei Fragmente zum rechten Furcularzweig gehörren würden. Diese letztere Annahme ist die wahrscheinlichere.

Im Zusammenhang mit dem Coracoidfragment der Unterseite ist das Fragment des Sternum erhalten, das ebenfalls von Dames zu Tage gefördert wurde. Nirgends aber ist die Darstellung von Dames so unzutreffend wie in der Beschreibung und Deutung dieses Sternumfragments. Er sagt darüber: „Das *Brustbein* stellt sich in dem entblössten Querschnitt (Fig. 1, S) als ein dachförmiger dünner, kaum 0·5mm. dicker Knochen dar, dessen beide Seiten vorn unter einem spitzen Winkel von ca 45° zusammenstossen. Hier ist der Knochen etwas, aber nur wenig dicker als auf den Seiten. Die eigentümliche Lage des Sternum gegen das übrige Skelet erklärt sich leicht. Bei fast allen recenten Vögeln hängt das Sternum fast senkrecht herab, und davon machte *Archaeopteryx* keine Ausnahme. Sein distaler Teil bettete sich nun in die unterliegenden, noch nicht erhärteten Schichten des Schiefers ein, wurde beim Spalten der Platte nicht beachtet und ist nun verloren. Der proximale Teil verblieb in der Platte selbst in fast natürlicher Lage zu dem Schultergürtel, nur etwas auf die Seite und nach oben verschoben, was daraus hervorgeht, dass auf der linken Seite das linke Coracoid, auf der rechten das obere Ende des rechten Humerus über seine Ränder geschoben sind“ (Dames 2, S. 3 — und Taf. V, Fig. 2).

Drei Behauptungen finden wir hier: 1. das Fragment stelle den Querschnitt des Sternum dar; 2. es stelle den proximalen Teil desselben dar und 3. das Sternum sei in *fast* natürlicher Lage zum Schultergürtel erhalten, da links das linke Coracoid (und rechts der rechte Humerus) über seinen Rand geschoben seien. Wir wollen diese drei Behauptungen nunmehr prüfen.

Dass es sich um den proximalen Teil des Sternum handelt, darin stimme ich mit Dames überein: dies geht aus der natürlichen Lage des Sternum zu dem Coracoidfragment hervor. Es fragt sich aber, ob der Teil im *Querschnitt* oder im *Längsschnitt* gegeben sei? Dames behauptet, es handelte sich um den Querschnitt, ich glaube aber beweisen zu können, dass es der Längsschnitt sei. Wäre es nämlich Querschnitt, dann würde das Sternum der Archaeornis eine so spitze Dachform besitzen (wie es auch Dames hervorhebt, a. a. O. S. 4), dass ein solches Sternum ausser aller Analogie zu den Sterna der Carinatenvögel stünde (von den Ratiten zu schweigen), deren Sternum zwar dachförmig, aber nie als spitz-dachförmiges vorkommt. Dies ist aber nur ein indirekter Grund. Der direkte Grund liegt darin, dass die beiden Seiten unseres Fragments in ihrer Verlaufsform nicht

identisch seien; während der dem Coracoid zugekehrte Oberrand in einer schwach convexen Linie verläuft, verläuft der Unterrand, wie Taf. V, Fig. 1. zeigt, in einer schwach concaven Linie; es könne sich also nicht um die zwei symetrisch-gleichen Seiten des Querschnittes handeln.

Dasselbe Resultat folgt auch aus der natürlichen Lage des Sternum zum Coracoidfragment: die Behauptung von Dames, das Coracoid sei über den Rand des Sternum geschoben, ist unrichtig, wie das Fig. 1 Taf. V zeigt (vgl. auch die Photographie Fig. 3, Taf. V); wahrscheinlich war dieser Teil der beiden Knochen zu Dames Zeit nicht genügend herauspräpariert, da der Abstand zwischen dem deutlich sichtbaren Oberrande des Sternum und dem Sternalrande des Caracoids nunmehr deutlich sichtbar ist.

Die Lage des Sternum zum Coracoid ist gewiss eine *fast* natürliche, aber nicht deshalb, weil das Coracoid über den Rand des Sternum geschoben wäre, wie Dames behauptet, sondern deshalb, weil das Coracoid nur ganz wenig aus seiner Artikulationsstelle mit dem Sternum nach oben gerückt sei (Taf. V, Fig. 1).

Für diese Annahme spricht auch der mediane Rand des in Rede stehenden Fragments, der ebenfalls, wie es scheint, zu Dames Zeit noch nicht genügend herauspräpariert war (vgl. Taf. V, Fig. 2 aus Dames und unsere Fig. 1 auf derselben Tafel); hier ist das Sternum relativ dicker als an der Spitze und der Rand selbst ist tief ausgehöhlt. Stellte das Fragment den Querschnitt dar, so wäre das Vorkommen dieses Randes unmöglich; handelt es sich aber um den Längsschnitt, so ist der ausgehöhlte Rand als der mediane Rand einer Hälfte des Sternum aufzufassen und gehört zur *forderen Grube* des ganzen Sternum an, deren Dasein gerade auf Grund dieses Randes anzunehmen sei.

Aus all dem angeführten folgt also mit Gewissheit, dass das in Rede stehende Fragment eine von den beiden Sternumhälften im Längsschnitt darstellt, und zwar, da das mit dem Fragment articulierende Coracoid, wie wir oben sahen, ein rechtes ist, die *rechte* Sternalhälfte. Allerdings ist diese letztere in dem Fragment *nicht ganz* erhalten, es fehlt der distale Teil, der (wenn überhaupt erhalten) vom rechten Humerus teilweise verdeckt ist.

Die Annahme, die beiden Fragmente des Coracoid und des Sternum seien die der rechten Seite, wird auch durch die eben erwähnte Beziehung des Sternumfragments zum rechten Humerus bestätigt; das in natürlicher Lage zueinander verbliebene Coracoid-Sternum wurde so nach oben und auf die Seite verschoben, dass das Fragment der rechten Sternalhälfte teilweise unter den rechten Humerus geriet. Bei dieser Verschiebung zerbrach das rechte Coracoid und sein proximaler Teil (sein Acrocoracoid) verblieb auf der Oberseite neben der rechten Scapula (vgl. Taf. IV. Fig. 1 und 2).

4. Die Vorderextremitäten

In Bezug auf den Humerus habe ich zu bemerken, dass man am rechten Humerus auf der Unterseite den etwas beschädigten processus medialis antrifft (vgl. Taf. IV, Fig. 1), während der an demselben, sowie am linken Humerus auf der Oberseite sichtbare vordere Rand, wie ich dies in meiner früheren Abhandlung eingehend dargelegt habe (a. a. O. S. 26), die Pectoralcrista darstellt (deren Vorkommen an den Humeri sowohl des Londoner wie des Berliner Exemplars Dames — vgl. *Dames* 1, S. 29 — irrtümlich in Abrede gestellt hatte).

Ueber Radius und Ulna des Berliner Exemplars habe ich dem, was ich darüber, Dames' Darstellung folgend, bereits in meiner früheren Abhandlung (S. 27) gesagt habe, nichts hinzuzufügen.

In dem Carpus des Berliner Exemplars bestand zu Dames Zeit nur ein einziger Knochen, den er für das Radiale erklärte (*Dames* 1, S. 31). Prof. Tornier hatte dann von der Unterseite her diesen Teil der Platte soweit präpariert, das dadurch ein kleiner Fleck neben dem von ihm von unten freigelegten grossen Carpusknochen sichtbar wurde. Ohne diesem Fleck irgend welche Bedeutung beizulegen, suchte ich auf der Oberseite der Platte nach dem fehlenden Ulnare. Nachdem ich mehrere Male planmässig mit der Lupe die Umgebung des bis dahin sichtbaren Carpalknochens gemustert hatte, bemerkte ich endlich einen kleinen kaum sichtbaren schwarzen Fleck nahe dem hinteren Rande des grossen Carpalknochens und entschloss mich, denselben herauszupräparieren. Meine Vermutung, dass es sich hier möglicherweise um das fehlende Ulnare handeln könnte, wurde bald insoweit bestätigt, als in der Tat ein neuer Carpalknochen freigelegt wurde.

Ueber denselben habe ich bereits anderswo berichtet[1]. Die Figur (vgl. Taf. II, Fig. 3 und die Photographie Taf. III) zeigt ihn wie er in der Tiefe der zwischen dem linken Radius und dem linken zu Dames Zeit allein sichtbaren Carpalknochen bestehenden Lücke liegt. Der neue Knochenteil ist von ovaldreieckiger Gestalt, indem der links liegende ovale Teil sich rechts verschmälert und, etwas umbiegend, spitz endet. Seiner Grösse nach ist er bedeutend kleiner als der andere Carpalknochen.

Dass hier ein selbständiger Knochenteil (und nicht etwa ein Fortsatz des anderen Carpalknochens) vorliegt, zeigt erstens die deutlich sichtbare Rinne, die zwischen demselben und dem darüber sich etwas vorwölbenden vorderen Carpalknochen liegt, und zweitens die Umbiegung nach unten der demselben zugekehrten Oberfläche des letzteren, wodurch sich diese Oberfläche

[1] Vgl. *B. Petronievics*, Ueber das Ulnare im Carpus der Berliner Archaeornis, im „Centralblatt für Mineralogie etc.", 1923, № 3 (s. 94—5).

als die natürliche Grenze des vorderen Carpalknochens dokumentiert. Die Selbständigkeit des neuen Carpalknochens wurde auch von der neuen von mir vorgenommenen Präparation des von Prof. Tornier auf der Unterseite freigelegten Fleckens bestätigt, da sich dieser Fleck als die ganz ebene Unterseite desselben erwies (vgl. Taf. IV. Fig. 1)

Auch an dem Carpus der rechten Seite, der viel unvollständiger als der der linken erhalten ist, ist nunmehr, nach einer von mir versuchten Präparation, ein kleiner Knochenteil bemerkbar (vgl Taf. II, Fig. 3.), der in derselben Lage zum grösseren Carpalknochen liegt wie der entsprechende der linken Seite, aber weit weniger deutlich als dieser von dem grösseren Carpalknochen getrennt erscheint.

In der vorläufigen Mitteilung hatte ich den neuen Knochenteil (der linken Seite) für das so lange gesuchte Ulnare erklärt. Nach eingehenderem Studium der ganzen Carpusfrage bei den beiden Exemplaren, im Zusammenhang mit der embryonalen Entwicklung des Carpus bei den recenten Vögeln, glaube ich aber diese meine Deutung nicht mehr mit Bestimmtheit aufrechterhalten zu können, worüber eingehender im zweiten Abschnitt die Rede sein wird. Hier bemerke ich nur, dass ich den grösseren Carpalknochen des Berliner Exemplars nunmehr eher als zur distalen Carpusreihe gehörig, den kleineren, neuaufgefundenen aber als das Radiale zu betrachten geneigt bin.

Dames Beschreibung der Metacarpalia und der Phalangen finde ich im Wesentlichen zutreffend. Ich bemerke nur, dass die an der Kralle des mittleren Fingers der linken, sowie an den Krallen des ersten und zweiten Fingers der rechten Hand besonders deutlich sichtbare Furche besser ausgebildet ist, als dies nach Dames Darstellung (Dames 1, S. 32) zu vermuten wäre.

5. Das Becken

Zur Zeit der Beschreibung des Berliner Exemplars in Dames erster Abhandlung war von dem Becken desselben nur der proximale Teil des Iliums bekannt. Die spätere im Jahre 1897 von ihm gemachte Präparation hatte das Becken vollständig freigelegt, und so folge ich hier Dames Beschreibung desselben in seiner zweiten Abhandlung.

In Bezug auf das Ilium finde ich diese Beschreibung im Wesentlichen für zutreffend, ich möchte nur hinzufügen, dass beim Ilium ein kurzer *processus postacetabularis* vorkomme. In Bezug auf die Pubis aber nicht. Erstens ist das proximale Ende der Pubis nur unbedeutend verletzt, jedenfalls nicht so weit, dass man von einem Bruche sprechen könnte, wie dies von Dames geschieht (vgl. Dames 2, S. 8 und Taf. VI, Fig. 2., in der dieser Bruch abgebildet ist); das proximale Ende ist vielmehr in

seiner morphologisochen Form *ganz* erhalten (vgl. Taf. VI, Fig. 1). Zweitens ist es zwar richtig zu sagen, dass sich Ilium, Ischium und Pubis „in ihrer Richtung noch in natürlicher Lage zu einander" befinden (Dames 2, S. 7), es ist auch richtig gesagt, dass das proximale Ende der Pubis an den abwärts gerichteten Teil des Ilium anstösst, es muss aber ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die Pubis so weit nach oben verschoben worden ist, dass sie am Acetabulum, entgegen der Behauptung von Dames (ib. S. 8), *nicht* teilnimmt. Und drittens hat Dames nicht bemerkt, dass am Hinterrande des proximalen Teils der Pubis, zwischen diesem und dem Femur, eine Grube vorkommt (vgl. Taf. VI, Fig. 1), in der ich die natürliche untere Grenze der Pubis an dieser Stelle erblicke. Ausserdem muss bemerkt werden, dass die nach meiner Anleitung vom Herrn Präparator Borchert durchgeführte Präparation des distalen Endes der Pubis dieses Ende viel verdickter zeigt, als es Dames (a. a. O. S. 9) erschien.

In Bezug auf das Ischium, welches, wie Dames richtig hervorhebt (ib, S. 7), durch den Druck „in ein etwas tieferes Niveau herabgedrückt worden", ist zu bemerken, dass dasselbe, wie Fig. 1, Taf. VI zeigt, an seinem fast ganz sichtbaren proximalen Ende viereckig, während das distale Ende nur in *zwei* Teile zerfällt (und nicht in mehrere, wie bei Dames steht).

6. Die Hinterextremitäten

Nirgends sind die von Prof. Tornier ausgeführten Präparationen so umfangreiche gewesen wie an den Hinterextremitäten. Hier hat er das linke Femur zu zwei Dritteln freigelegt und vollständig die beiden Kniegelenke; weiter wurden von ihm die beiden Intertarsalgelenke, sowie die beiden Metatarsen teilweise freigelegt; schliesslich hatte Prof. Tornier an dem linken Fuss die erste Zehe vollständig und die vierte so weit freigelegt, dass sie eben sichtbar war. Herr Präparator Borchert hat, nach meiner Anleitung, nunmehr auch diese letztere vollständig freigelegt; auch wurde von ihm das distale Ende der linken Tibia (auf der Suche nach der linken Fibula, die nicht erreicht werden konnte) noch etwas mehr freigelegt, sowie der linke Metatarsus.

Auf die Beschreibung der einzelnen Teile der Hinterextremitäten übergehend, bemerke ich in Bezug auf die Femora, dass das linke Femur am distalen Ende gekrümmter als das rechte erscheint und etwas seitlich zusammengedrückt ist. An dem bereits von Dames (im Jahre 1897) freigelegten proximalen Teil des rechten Femurs sieht man, dass der Hals zwar gebogen aber noch nicht unter rechtem Winkel zur Femuraxe (wie bei modernen Vögeln) steht: an demselben lässt sich der trochanter externus nicht konstatieren. Am distallen Ende des rechten Femurs ist nur der äussere, an dem des linken nur der innere Ge-

lenkkopf sichtbar; dieselben sind, im Vergleich mit lebenden Vögeln, noch wenig entwickelt und wahrscheinlich nur durch eine seichte Grube voneinander getrennt. Die Cnemialcrista der Tibia ist besser entwickelt als es Dames (*Dames* 1, S. 35) zu konstatieren möglich war; die Peronealcrista fehlt ganz. Ein Fragment der rechten Fibula ist an der Gegenplatte erhalten, wie dies Dames richtig hervorgehoben hat (a. a. O. s. 35 f.) Seine Bemerkung aber, dass auf der Hauptplatte das distale Ende dieser Fibula „in ursprünglicher Lage zur Tibia" erhalten ist (a. a. O. s. 36), ist nur teilweise richtig, weil auf diesem distalen Ende nunmehr deutlich das *Fibulare* von der Fibula selbst zu unterscheiden ist (vgl. Taf. VI, Fig. 3).

Ausser Fibula und Fibulare sind am distalen Ende der rechten Tibia noch zwei (also im Ganzen *drei*) selbständige Tarsalknochen erhalten, von denen der obere in der Mitte der Vorderseite liegende von dreieckig-länglicher Gestalt ist (vgl. Taf. VI, Fig. 4), der untere aber nur teilweise sichtbar ist. Am distalen Ende der linken Tibia sind dagegen nur *zwei* selbständige Tarsusknochen sichtbar (vgl. Taf. VII, Fig. 2), von denen der obere dreieckige mit seiner Basis etwas nach unten in der Lücke zwischen dem proximalen Ende des linken Metatarsus und der Tibia gelegen und mit seiner ausgezogenen Spitze nach vorne gerichtet ist. Der zweite untere ist von dreieckig-länglicher Gestalt und weiter als der erste nach vorne ausgezogen. Dass das erste von diesen zwei Knochenstücken der linken Seite das (an der rechten Seite nur teilweise sichtbare) *Tibiale* darstellt, folgt aus seiner Lage zur linken Tibia und zum zweiten linken Metatarsale; das zweite unterscheidet sich von dem Fibulare der rechten Seite und stimmt in seiner Gestalt so mit dem mittleren Knochenstück der rechten Seite überein, dass wir in ihm das zwischen dem Tibiale und dem Fibulare liegende *Intermedium* zu erblicken haben, wofür auch seine Lage zum dritten linken Metatarsale spricht. Die proximale Tarsusreihe der Archaeornis enthält somit die drei typischen Bestandteile (Tibiale, Intermedium und Fibulare) als gesonderte Stücke.

Durch die neue Dames ganz unbekannte durch Prof. Tornier's Präparation entdeckte Tatsache der drei selbständigen Tarsusstücke in der proximalen Tarsusreihe bei der Berliner Archaeornis geleitet, hatte ich auch am Londoner Exemplar dieselbe Körpergegend präparieren lassen. Wie die Figur zeigt (vgl. Taf. VII, Fig. 3), ist hier am distalen Ende der linken Tibia nur das mit der Tibia verwachsene Intermedium noch als selbständige Ossifikation erkennbar, während Tibiale und Fibulare, ganz so wie bei den lebenden Vögeln, mit der Tibia vollständig verschmolzen sind. In derselben Figur ist auch der distale Teil der linken Fibula deutlich sichtbar und man sieht, dass die Fibula distal nicht verbreitert ist. Fig. 4 Taf. VII weist

die entsprechenden Verhältnisse des distalen Endes der rechten Tibia auf.

Dass die Metatarsalia am Metatarsus des Berliner Exemplars miteinander verwachsen waren, hatte Dames — insbesondere für das dritte und vierte Metatarsale — als sichere Tatsache hinstellen zu können geglaubt (*Dames* 1, S. 36—37). Die neue von Prof. Tornier ausgeführte Präparation zeigt, dass Dames ganz im Irrtum war. Aus der Fig. 3, Taf. VI, in der der *rechte* Metatarsus abgebildet ist, ersieht man, dass Metatarsale IV und III deutlich voneinander gesondert sind; das dem Metatarsale IV gehörige distale Stück ist dreieckig und an seinem distalen Ende breit, das dem Metatarsale III angehörige distale Stück länglich und schmal. Ausserdem sind am *proximalen* Ende des rechten Metatarsus deutlich *drei* getrennte Metatarsalstücke (und zwar sowohl von vorne wie von hinten) sichtbar, die von oben nach unten dem Metatarsale IV (vielleicht ist sogar noch ein dem reducierten Metatarsale V angehöriges Stück erhalten), dem Metatarsale III und dem Metatarsale II angehören (vgl. Fig. 5 Taf. VI); von diesen (vgl. Taf. VI, Fig. 4) articuliert Metatarsale IV mit dem Fibulare, Metatarsale III mit dem Intermedium und Metatarsale II mit dem Tibiale der proximalen Tarsusreihe (selbständige Bestandteile der distalen Tarsusreihe bestehen nicht). Endlich sind (vgl. Taf. VII, Fig. 1 und 2) am distalen Teile des linken Metatarsus *drei* getrennte Stücke (aber nur von oben und von vorne) sichtbar, die von oben nach unten dem Metatarsale I, II und III angehören. Das dem Metatarsale I zugehörige Stück ist schmal und länglich, das dem Metatarsale II zugehörige dreieckig-länglich und distal verhältnissmässig sehr breit (etwa zweimal breiter als das distale Ende von Metatarsale IV der rechten Seite), das dem Metatarsale III zugehörige länglich und schmal. Am *proximalen* Ende des linken Metatarsus ist nur ein Stück von Metatarsale II von oben sichtbar.

In Bezug auf die Phalangen (vgl. Dames Darstellung in *Dames* I, S. 37 f.) bemerke ich, dass die Krallenphalanx der ersten Zehe der linken Seite nunmehr ganz freigelegt ist, sowie die erste Phalanx der dritten Zehe, die sowohl mit Metatarsale II wie Metatarsale III gelenkt (an der rechten Seite gelenkt sie noch mit Metatarsale IV), auch ihre zweite Phalange und deren Kralle sind nunmehr ganz freigelegt (die zweite Phalange von mir, die Kralle von Prof. Tornier). Schliesslich ist zu bemerken, dass die nunmehr fast ganz bis auf die Gelenkung mit dem Metatarsus freigelegte vierte Zehe des linken Fusses fünf Phalangen, wie die des rechten, aufweist.

Auch am Londoner Exemplar wurde der linke Metatarsus etwas präpariert. Durch diese Präparation wurde meine Behauptung, dass das zweite und dritte Metatarsale dieses Exemplars „ihrer ganzen Länge nach unverwachsen waren“ (a. a. O. S. 29), vollkommen bestätigt.

II.

Vergleich der beiden Exemplare untereinander und ihr Gattungsunterschied.

Der Vergleich zwischen den beiden Exemplaren, den ich in meiner früheren Abhandlung gemacht hatte, will ich hier ergänzen und vervollständigen, teilweise auch berichtigen, da mir das Berliner Exemplar früher nicht aus eigener Anschauung bekannt war. Bei dem gegenwärtigen Vergleiche folge ich der Reihenfolge der Darstellung im vorigen Abschnitt.

1. Zähne.

Von dem Kopf sind bei dem Londoner Exemplar nur einige Zähne so weit erhalten, dass man einen Vergleich mit dem Berliner anstellen kann (über einige andere Kopfreste vgl. Dames 1, S. 15 f). Diese Zähne weichen nun sowohl durch ihre Form wie durch einige andere untergeordnete Merkmale so von den Zähnen des Berliner Exemplars ab (vgl. darüber Dames 1, S. 16), dass „die beiden wohl kaum zu einer Art zu rechnen sein würden.“ Da nun die beiden Exemplare sichtlich nicht zu einer Art gehören (Dames selbst hat sie ja für zwei Arten erklärt - vgl. Dames 2, S. 11 f. und meine Abhandlung, S. 10 f), ja auf Grund der Unterschiede der anderen Skeletteile als zwei Gattungen zu betrachten seien, so ist der Unterschied in ihrer Bezahnung — die Spitze des Zahnes ist beim Londoner Exemplar nach oben nicht auch nach hinten, wie beim Berliner, gerichtet, sein Querschnitt ist beim ersten eine Ellipse, beim letzteren kreisrund — nur ein Beweis mehr für ihren Art- und Gattungsunterschied.

2. Wirbel und Rippen.

Die Biconkavität der Wirbelgelenkflächen ist, wie wir sahen, nur in Bezug auf die Halswirbel am Berliner Exemplar direkt festgestellt worden. Da beim Londoner Exemplar sowohl die Hals- wie die Rückenwirbel fehlen, so ist ein Vergleich zwischen beiden Exemplaren in dieser Hinsicht unmöglich. Was die Gelenkflächen der Schwanzwirbel anbetrifft, so ist ihre Form weder beim Londoner noch beim Berliner Exemplar direkt festgestellt worden, wahrscheinlich ist sie in beiden Fällen die gleiche (da ja bei beiden zwei Wirbelkörper äusserlich in gerader Linie zusammenstossen). In Bezug auf die *Zahl* der Schwanzwirbel glaube ich aber einen Unterchied zwischen beiden behaupten zu können: beim Berliner Exemplar beträgt sie, wie wir sahen, 20, während am Londoner 21 zu zählen sind (worauf zuerst W. K. Parker hingewiesen hat), von denen die 6 er-

sten mit (beiderseits sichtbaren) Querfortsätzen versehen sind, während beim Berliner die 5 ersten Querfortsätze besitzen. Der erste überzählige Schwanzwirbel des Londoner Exemplars könnte aber auch der letzte Sacralwirbel sein, wofür seine Lage zum Ilium sprechen würde.

Ein Vergleich zwischen den Rippen beider Exemplare kann nicht angestellt werden. Nur soviel steht fest, dass auch das Londoner Exemplar Bauchrippen besitzt (vgl. darüber meine Abhandlung, s. 29). Wahrscheinlich waren diese gebogener als beim Berliner Exemplar (wo nur einige wenige Bauchrippen gekrümmt erscheinen).

3. Schultergürtel und Sternum.

Obgleich die Scapulae der beiden Exemplare in ihrer allgemeinen (säbelförmigen) Form übereinstimmen, so scheint doch das proximale Ende der Scapula des Berliner Exemplars verdickter, das distale weniger verbreitert zu sein als bei der Scapula des Londoner Exemplars.

Mein früherer Vergleich der Coracoidea beider Exemplare (a. a. O. s. 24) ist nunmehr in seinem Hauptresultat vollkommen bestätigt: das Coracoid des Berliner Exemplars ist ein typisches Carinatencoracoid, während dasjenige des Londoner Exemplars typisches Ratitencoracoid darstellt.

Die letztere Behauptung ist in meiner Abhandlung genügend begründet worden und ich komme nicht mehr darauf zurück. Dass aber das im vorigen Abschnitt eingehend beschriebene Coracoidfragment des Berliner Exemplars zum Carinatencoracoid gehört, will ich nunmehr hier definitiv feststellen.

In Bezug auf den Unterschied der Coracoiden beider Exemplare hatte ich in meiner Abhandlung gesagt: „Vergleichen wir schliesslich das Coracoid von Archaeopteryx mit demjenigen von Archaeornis, so wie dieses von Dames beschrieben worden ist, so konstatieren wir, dass dieselben wesentlich voneinander verschieden sind. Während nämlich nach Dames das Coracoid von Archaeornis von dem breiten sternalen Unterrande aus nach oben schmäler wird und auf der Oberseite der Platte nur mit einer sichtbaren Erhöhung endet, somit dem Typus des Carinatencoracoid entspricht, ist das Caracoid der Archaeopteryx sowohl durch seine beiden oberen Erhöhungen wie durch seine fast gleiche Breite von unten nach oben als typisches Ratitencoracoid characterisiert“ (a. a. O.). Und speziell in Bezug auf die Carinatennatur des Coracoidfragments beim Berliner Exemplar hatte ich bemerkt: „Auch wenn eine neue Präparation die Breite des Coracoid nach dem Vorderrande zu erheblich vergrössern würde (was infolge der nahe vor dem Coracoid liegenden Chaviculae — — - nicht wahrscheinlich ist), bleiben

doch die Verschmälerung nach oben und die Einzigkeit der proximalen Erhöhung bestehen, welche die Schlussfolgerung von Dames, dass sich die Archaeornis mit ihrem Coracoid „auf das engste an die Carinaten anschliesst“ — — — rechtfertigen (a. a. O. Anmerkung 4, S. 24).

Dieser Bemerkung gemäss war ich bei der Untersuchung des Coracoidfragments des Berliner Exemplars zunächst bestrebt zu entscheiden, wie weit sich der laterale Rand dieses Fragments nach vorne erstreckt. Das Coracoid ist hier in der Tat gebogen und es wäre möglich gewesen, dass sein laterater Rand, das vor dem Fragment liegende Claviculafragment umbiegend (was ich in der citierten Bemerkung nicht habe voraussehen können), auf der Oberseite der Platte seine Fortsetzung hätte finden können. Ich präparierte daher das früher erwähnte Fragment der Oberseite, das scheinbar in der Fortsetzung des linken Acrocaracoids liegt, und stellte fest, dass dasselbe nicht die Fortsetzung des lateralen Coracoidrandes der Unterseite darstellen könne (und nur das betreffende Fragment hätte diese Fortsetzung sein können). Dass der in der Tiefe der entsprechenden Grube an der Unterseite der Platte (vgl. die Photographie Taf. V, Fig. 3) liegende laterale Coracoidrand keine Fortsetzung nach oben besitzt, dafür spricht auch der obere Teil desselben, der (von mir präpariert) nunmehr vollkommen deutlich sichtbar ist. Aber als entscheidenden Grund dafür betrachte ich folgendes. Wenn das Coracoidfragment des Berliner Exemplars eine Biegung über den tatsächlich sichtbaren lateralen Rand besässe, dann müsste diese Biegung derjenigen bei dem Coracoid des Londoner Exemplars entsprechen. Nun ist aber der gebogene Teil (seine rechte Hälfte) des letzteren so gerichtet, dass die gerade Linie, die diesen Teil von dem übrigen Coracoid (seiner linken Häflte) trennt, die untere mediane Spitze des Coracoids mit dem Beginn seiner zweiten Erhöhung verbindet, so dass der sternale Rand den Unterrand dieses gebogenen Coracoidteiles bildet (vgl. Taf. II. Fig. 2 in meiner Abhandlung und die Beschreibung S. 18). Nun ist der sternale Rand des Coracoidfragments des Berliner Exemplars, obgleich lateral etwas beschädigt, *ganz* sichtbar und gehört als Unterrand zu dem von dem sichtbaren lateralen Rand begrenzten Teil dieses Coracoids an. Die Biegung über den sichtbaren lateralen Rand unseres Coracoidfragments hinaus würde also eine Biegung darstellen, die der Biegung des Coracoids bei dem Londoner Exemplar *nicht* entsprechen würde, eine solche Biegung kann also nicht als bestehend vorausgesetzt werden.

Während nun die eben erwähnte Biegung des Coracoids beim Londoner Exemplar ein unzweifelhaftes (sogar den Ratitenvögeln fehlendes) *Reptilmerkmal* darstellt, ist das Coracoidfragment des Berliner Exemplars ein *echt vogelartiges* Coracoid und zwar ein *typisches Carinatencoracoid.* Das Carinatencoracoid

unterscheidet sich nämlich von dem Ratitencoracoid durch die folgenden zwei Merkmale[1] (vgl. Taf. V, Fig. 4 und Fig. 5):

1. Es besitzt einen *verschmälerten, verlängerten* und *verdickten Schaft,* während das Ratitencoracoid unten wie oben von fast *gleicher* Breite ist;

2. Die zwei Erhöhungen am proximalen Ende des Carinatencoracoids (tuberositas coracoidalis und tuberositas glenoidalis) stehen in *ungleicher* Höhe zueinander, und zwar tuberositas coracoidalis über der tuberositas glenoidalis, so dass das Carinatencoracoid, von oben gesehen, nur mit *einer* Erhöhung (dem Acrocoracoid) endet, während beim Ratitencoracoid die beiden Erhöhungen entweder in *gleicher* Höhe stehen (wie bei Archaeopteryx) oder die tuberositas coracoidalis *unter* der tuberositas glenoidalis (bei anderen Ratiten).

Aus unserer früheren Beschreibung wissen wir nun, dass das Coracoidfragment des Berliner Exemplars einen verschmälerten, verdickten und verlängerten Schaft besitzt, obgleich dieser Schaft nicht vollständig erhalten ist. Es ist andererseits auf der Oberseite der Platte sowohl links wie rechts nur die *eine* zu den beiden Coracoiden gehörige Erhöhung sichtbar, die schon durch ihre Form sich als Acrocoracoid dokumentiert, während die tuberositas glenoidalis beiderseits unsichtbar bleibt. Das Coracoidfragment des Berliner Exemplars besitzt also unzweifelhaft die beiden wesentlichen Merkmale des Carinatencoracoids und seine Carinatennatur wird noch einleuchtender, wenn wir seine in Taf. V, Fig 6 versuchte Reconstruktion mit dem Carinatencoracoid etwa der Ente (vgl. Taf. V, Fig. 4) vergleichen.

Der Vergleich dieser beiden Figuren offenbart uns zugleich, dass das Coracoid der Archaeornis einen seiner Höhe nach relativ entwickelteren processus lateralis besitzt als das Coracoid der Ente, einer Carinate bei der dieser Process, wiederum seiner Höhe nach, relativ entwickelter ist als bei vielen anderen Carinaten.[2] Da wir nun unter den Ratiten bei *Hesperornis* einen

---

[1] Diesen zwei Merkmalen könnte man noch das folgende dritte hinzufügen:

3. Der mediane Rand des Carinatencoracoids ist mehr oder weniger *concav,* während der mediane Rand des Ratitencoracoids gewöhnlich *gerade* ist. Dieses Merkmal ist aber nicht so durchschlagend wie die beiden ersten, da einerseits der concave Rand auch beim Ratitencoracoid ausnahmsweise vorkommen kann (beim Dromaeus) und anderseits bei den Carinaten der mediane Rand mehr oder weniger gerade sein kann (namentlich im Falle *wenn* der Rand des processus procoracoideus direkt in deu medianen Rand übergeht, wie beim Coracoid von Buteo.)

[2] Ueber die Grösse des processus lateralis bei verschiedenen Vögeln vgl. M. Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Bd. I, 1888, S. 51 f. und Tabelle IX, s. 754, sowie Bd. II, 1888, Taf. IV. Fig. 1-46. Ueber die Höhe des processus bei verschiedenen Vögeln gibt Fürbringer keine besonderen Daten, vergleicht man aber

noch höheren Processus lateralis finden, so müssen wir schliessen, dass in dem hohen processus lateralis ihres Coracoids die *Archaeornis* ein Merkmal besitzt, das noch Zeugniss von dem Ursprung dieses Coracoids aus einem Ratitencoracoid ablegt.

Was die Furcula anbetrifft, so ist schon aus den erhaltenen Fragmenten des Berliner Exemplars erkennbar, dass die Archaeornis eine schlanke seitlich (mässig) comprimierte Furcula besass, während dagegen die Furcula der Archaeopteryx kräftig und rundlich ist. Ob die Claviculae der Archaeornis mit dem Acrocoracoid in Verbindung standen, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden; ich halte diese Verbindung für sehr wahrscheinlich, da, wie wir sahen, das linke Furculafragment auf der Oberseite der Platte etwas nach links und das linke Acrocoracoid nach rechts und unten aus ihrer natürlichen Lage zur Scapula verschoben worden sind.

In meiner Abhandlung habe ich noch auf einen möglichen Unterschied im Schultergürtel der beiden Exemplare hingewiesen: auf die Möglichkeit, dass Scapula und Coracoid beim Berliner Exemplar unverwachsen seien, während sie beim Londoner verwachsen sind (a. a. O. Anm. 5, S. 24). Das sehr wahrscheinliche Verschobensein der beiden Acrocoracoide am Berliner Exemplar aus ihrer natürlichen Lage (des linken nach rechts und unten, des rechten nach unten) spricht nun in der Tat für das Getrenntsein der Scapula vom Coracoid bei der Archaeornis.

Ist dem aber so, dann ist es wahrscheinlich, dass die beiden Claviculae beim Berliner Exemplar ebenfalls unverwaschsen waren.

Das Sternum ist bei dem Londoner Exemplar noch nicht aufgefunden worden.[1] Aus der Ratitennatur seines Coracoids haben wir aber Recht zu schliessen—über diese Schlussfolgerung wird noch im nächsten Abschnitt ausführlicher die Rede sein — dass auch sein Sternum kiellos war. Ist dem aber so, dann müssten wir folgerichtig aus der Carinatennatur des Coracoids von Archaeornis schliessen, dass ihr Sternum einen Kiel besessen.

Ueber die relative Grösse dieses Kiels können wir einige Klarheit erlangen nur, wenn wir versuchen, das Sternum des Berliner Exemplars zu reconstruieren. Der in Taf. V, Fig. 7 vor-

---

die Höhen in den von Fürbringer abgebildeten Coracoiden, so sieht man, dass die Höhe des processus bei der Ente zu den grössten gehört (es ist diese Höhe grösser als z. B. bei *Sula* und nur unbedeutend kleiner als bei *Ichthyornis*).

[1] In meiner Abhandlung — vgl. Taf. II, Fig. 4 — hatte ich bemerkt, dass in einer vor der Furcula dieses Exemplars sich befindenen Vorwölbung möglicherweise das Vorderende des Sternum vorliege, was bis jetzt weder bestätigt noch widerlegt worden ist. Es ist aber auch möglich, dass das Sternum in Verbindung mit dem Scapula-Coracoid der linken Seite verblieben sei.

liegenden Reconstruction liegt erstens die Annahme zu Grunde, dass der hintere Teil des lateralen Randes in der geraden Fortsetzung der letzten Abteilung des erhaltenen lateralen Randes liege und zweitens die Annahme, dass das Xiphosternum spitz ende. Machen wir diese zwei Annahmen, die nichts unwahrscheinliches an sich haben, dann wird wahrscheinlich die crista sterni gleich hinter der vorderen Grube des Sternum beginnen und entweder bis zur Spitze reichen oder in einiger Entfernung vor der Spitze enden, jedenfalls aber relativ klein und niedrig sein.

Zieht man die Lage der vordersten Bauchrippe in Betracht, dann muss man auch hieraus den Schluss ziehen, dass das vor den Bauchrippen liegende Sternum der Archaeornis relativ kurz gewesen sein muss und dass etwa nur zwei Brustrippen mit demselben articuliert haben.[1]

4. Vorderextremitäten.

Am Humerus des Londoner Exemplares kommt eine starke ventrale Biegung des processus lateralis vor, während eine solche Biegung am Humerus des Berliner Exemplars augenscheinlich fehlt. Auch scheint die crista medialis am letzteren vorzukommen, während sie dem ersteren vielleicht ganz fehlt. Das distale Ende des Humerus, soweit sichtbar, scheint in beiden Fällen gleichartig beschaffen zu sein.

Ueber den Unterschied von Radius und Ulna bei beiden Exemplaren ist schon in meiner Abhandlung (a. a. O. S. 27 f) alles wesentliche gesagt worden.

Was den Carpus der beiden Exemplare anbetrifft, so lässt sich ein eindeutiger Unterchied nicht mit Sicherheit feststellen. Der neuendeckte Carpalknochen im Carpus des Berliner Exemplars lässt nämlich zwei Deutungen zu: entweder handelt es sich um das Ulnare oder um das Radiale der proximalen Carpusreihe. Im ersten Falle bestünde der Unterschied im Carpus der beiden Exemplare nur darin dass, während die beiden Carpalknochen

---

[1] In seiner ersten Abhandlung sagt Dames in Bezug auf das Sternum und seinen Kiel: „Ueber das Sternum wissen wir noch nichts Sicheres. Dass ein solches vorhanden war und dass dasse be eine Crista besass, unterliegt für mich keinem Zweifel —“ (a. a. O. S. 53). In seiner zweiten Abhandlung dagegen hält er zwar noch das Vorhandensein einer Carina für möglich (a. a. O. S. 4), neigt aber eher der Annahme zu, dass sie nicht vorhanden sei („Nach dem neuen Befunde halte ich das Vorhandensein einer Carina für fast ausgeschlossen“) und erblickt in der dachförmig-zugespitzten Form des Sternums der Archaeornis einen Ersatz für dieselbe: „Die Carinaten besitzen fast ausnahmslos ein Brustbein, welches, abgesehen von der Carina, mehr oder minder hoch-dachförmig ist. — — *Archaeopteryx* hat diese dachförmige Zuschärfung in einem sonst nicht vorkommenden Extrem der Entwicklung so dass trotz des Mangels einer Crista die Seiten des Brustbeins zum Ansatz der Brustmuskeln ebenso tauglich wurden, wie bei Carinaten“ (ib.)

des Londoner Exemplars verwachsen seien, dieselben beim Berliner getrennt voneinander wären. Im zweiten Falle dagegen wäre der Unterschied ein viel grösserer: während der Carpus des Londoner Exemplars nur *eine* (die proximale) Reihe besitze, besässe der Carpus des Berliner Exemplars *zwei* Reihen, in denen nur je ein Stück ossificiert wäre. Versuchen wir nunmehr zu entscheiden, welcher von diesen beiden Fällen der tatsächliche ist.

Um das Dilemma zur Entscheidung zu bringen, müssen wir den Carpus des Berliner Exemplars mit dem Carpus der recenten Vögel sowohl in erwachsenem wie in emtryonalem Zustand vergleichen.

Bei den Carinatan sind, in reifem Zustand, in dem Carpus ausnahmslos nur zwei zur proximalen Carpusreihe gehörign Stücke, das Radiale und das Ulnare, vorhanden (bei den Ratiten sind nur beim Struthio beide Stücke vorhanden), während die distale Reihe vollständig fehlt. Das Auftreten der letzteren im embryonalen Zustand steht jetzt ausser Zweifel, die Forscher sind nur noch nicht über die Zahl ihrer Stücke vollständig einig. Während Rosenberg nur zwei solche anerkennt[1], nimmt Parker drei Stücke an[2]. Auch in der Deutung der Homologien dieser Stücke stimmen die Forscher nicht miteinander überein: während Rosenberg die zwei Stücke als Carpale 1 + 2 und Carpale 3 + 4 bezeichnet, deutet Leighton das Carpale 1 + 2 von Rosenberg als Carpale 2 + 3 und das Carpale 3 + 4 als das Carpale 4, entsprechend seiner abweichenden Homologisierung der drei Finger[3], und Parker bezeichnet seine drei Stücke als dc^1, dc^2 und dc^3. Die grösste Schwierigkeit hiebei macht die Frage des dem Metacarpale I entsprechenden Carpale 1 und die Deutung der im reifen Zustand an der Ventralseite von Metacarpus II vorkommenden Prominenz (der *apophyse pisiforme* von Milne-Edwards[4]). Während Parker diese Prominenz für das von der Dorsal- nach der Ventralseite verlegte Carpale 1 betrachtet[5], erklärt sie Rosenberg für das verdickte distale Ende von Carpale 3 + 4, und diese

---

[1] Vgl. A. Rosenberg, Ueber die Entwicklung des Extremitäten-Skeletes bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmassen characterisierten Wirbeltieren, in „Zeitchrift für wissenschaftliche Zoologie“ Bd. 23, 1873, p. 143 ff.

[2] Vgl. W. K. Parker, On the Structure and Development of the Wing in the Common Fowl, in „Philosophical Transactions,“ 1888 B. p.387 s.

[3] V. Leighton, The Development of the Wing in Sterna Wilsoni, in „Tufts College Studies“, N. III, 1894.

[4]) Vgl. Rosenberg, a. a. O. S. 148.

[5]) Vgl. Parker, a. a. O. p. 388 („The small first distal carpale d.c.[1] has been — — — thrust out of its place by the great second metacarpal, on the flexor or inner side of which it is developed“).

letztere Deutung halte ich für viel wahrscheinlicher[1] Damit will ich die Möglichkeit des selbständigen Auftretens von Carpale 1 in Einzelfällen bei verschiedenen Vögeln nicht in Abrede stellen[2], als Regel aber wird das Carpale 1 in frühen Entwicklungsstadien nur verschmolzen mit Carpale 2 auftreten können. Dass in dem Carpale 3 + 4 von Rosenberg auch das Carpale 4 als unselbständiger Bestandteil auftritt, halte ich, angesichts des transitorissh auftretenden Metacarpale IV, für wahrscheinlich[3]. Es sind also im Emtryonalzustand der Carinaten nur zwei Stücke in der distalen Carpusreihe als Regel anzunehmen, das Carpale 1 + 2 und das Carpale 3 + 4.

W. P. Pycraft war der erste der mit Bestimmtheit die Meinung aussprach, der grosse Carpalknochen des Berliner Exemplars gehöre zur distalen Carpusreihe und es seien in demselben vielleicht mehrere ursprünglich selbständige Stücke verschmolzen. Da aber das distale Ende von Metacarpale III nicht so weit reicht wie die distalen Enden der Metacarpalia I und II, so setzt Pycraft die Existenz noch eines selbständigen Carpalknochens voraus[4].

---

[1] Auch Parker selbst macht in einer späteren Abhandlung eine Reserve in Bezug auf das selbständige Aufreten von Carpale 1. Er sagt darüber (sich auf die entsprechende Tafel seiner Anhandlung beziehend): „In figs 1 and 2 of that plate, the soft cartilage inside the carpals is marked off as a l-st distal carpal (d.c.¹).: that is not correct, it is not defined until we get to the 3-rd stage (figs. 3,4), after 10 days of incubation“ (vgl. W. K. Parker, On the Morphology of the Gallinaceae, in „Transactions of the Linnean Society of London“, 1891, Anmerkung p. 225). Trotzdem bleibt Parker dabei, dass das erste Carpale nach der anderen Seite von Metacarpale II, im Laufe der Entwicklung, verlegt wird (ib., p. 225).

[2] In der Tat haben unlängst R. Anthony und L. Gain (in ihrer Arbeit „Contribution à l'étude de l'embryologie das Spheniscidae“, 1914) das selbständige Aufreten von Carpale 1 im Embryonalzustand der Pinguine konstatiert (a. a O. p. 11, und Fig. 1, I und II, sowie Tafel IX, I).

[3] In Bezug auf die Zusammensetzung des Vogelcarpus ist Siegebauer (teilweise im Anschluss an Norsa und Leighton) zu Resultaten gelangt, die ziemlich abweichend von denen früherer Autoren sind. So findet Siegelbauer in der proximalen Carpusreihe ein Intermedio-radiale und an Stelle des Ulnare das Pisiforme (das eigentliche Ulnare soll im Laufe der Entwicklung verschwinden). In der distalen Carpusreihe findet Siegelbauer (der Zählweise II, III und IV der Finger folgend) in einem bestimmten Stadium in der Entwicklung der Ente zwei (Carpale 2 + 3, Carpale 4 + 5) und in der des Pinguins drei Stücke (Carpale 2 + 3, Carpale 4 und Carpale 5). Ausserdem soll noch ein selbständiges Centrale auftreten, das später mit de Carpale 2 + 3 verschmeltze. Vgl. F. Siegelbauer, Zur Entwicklung der Vogelextremität, in „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“, Bd. 97, 1911, s. 262—297.

[4] Vgl. W. P. Pycraft, The Wing of Archaeopteryx, in „Natural Science “vol. VIII, 1896, wo Pycraft (p. 261) sagt: „Only one carpal can be traced in the Berlin fossil, and this has been identified by Dr. Hirst als the radiale. Fig. 1, which has been drawn carefully from the actual fossil, would seem to point otherwise. Surely the bone marked cp. scho-

Im Anschlusse an die embryologischen Untersuchungen von Rosenberg hatte Dames in seiner (ersten) Abhandlung die Existenz der distalen Carpusreihe beim Berliner Exemplar entschieden in Abrede gestellt: „Dass überhaupt eine distale Carpalreihe angelegt wurde, kann nicht bezweifelt werden, denn sie wird bei jedem Reptil und bei jedem Vogel, ja bei jedem Wirbeltier, vielleicht mit Ausnahme der Fische angelegt, und dass sie, dies zugegeben, mit den Metacarpalien verwachsen ist, lehrt die Ansicht unseres Exemplars“ (Dames I, S. 55). Für Dames handelt es sich nur um Entscheid, ob Metacarpale I und II jedes mit einem besonderen distalen Stück verwachsen sei, oder ob dies nur für das Metacarpale II gilt: in dieser Hinsicht äussert Dames nur eine hypothetische Meinung, und zwar neigt er zur zweiten Annahme[1].

Dass der Anblick des Berliner Exemplars das Verwachsensein der distalen Carpalstücke mit den Metacarpalia lehrt, diese Behauptung von Dames ist nur insoweit richtig als in der Tat an den proximalen Enden der freien Metacarpalia keine Spur von distalen Carpalstücken anzutreffen ist. Daraus folgt aber gar nicht, dass diese Enden die distalen Stücke *in sich* enthalten, der entgegengesetzte Schluss, dass die distalen Stücke ganz selbständig seien, ist ebenso gerechtfertigt. Dass nun bei einem zu so primitiven Vögeln, wie es die Archaeornites sind, gehörenden

---

uld be regarded, not as the radiale, but as representing more or fewer of the distal carpals fused into one mass, as in living birds. — The fact that this bone is strictly confined to the bases of metacarpals I and II, and that metacarpal III was not producet backwards to the level of the bases of I and II, suggest that an additional and separate carpal was present, serving for the articulation of digit III —.“

Bereits lange vor Pycraft hatte Rosenberg (a. a. O. s. 151) auf die Möglichkeit zweier zur distalen Carpusreihe gehöriger Stücke im Carpus der Archaeopteryx hingewiesen. Allerdings hatte er dabei nur das Londoner Exemplar in Sicht, da das Berliner damals unbekannt war. Auch Seeley hatte eine diesbezügliche Frage aufgeworfen (vgl. *Dames* 1, s. 54).

[1] Dames sagt darüber, nachdem er die Frage des Zusammengesetztseins von Carpale 1 + 2 aus zwei ursprünglich selbständigen Elementen kurz berührt hatte: „Zugegeben aber, das Rosenbergsche Carpale 1 + 2 sei ursprünglich in zwei Elementen vorhanden gewesen, so steht nichts entgegen anzunehmen, dass bei *Archaeopteryx* das Carpale 1 mit dem ersten Metacarpale, das Carpale 2 mit dem zweiten Metacarpale verwuchs — und da diese unter sich bei Archaeopteryx nicht verschmolzen — die proximalen Gelenkflächen dieser beiden Metacarpalien als aus den distalen Carpalien bestehend anzusehen sind“. Da sich aber, wobei sich Dames auf Rosenberg beruft, das Metacarpale I im Embryonalstadium an die Seitenfläche des Carpale 1 + 2 anlege, so führt das zur Vermutung „dass für Metacarpale I überhaupt kein Carpale angelegt wird“. „Letztere Auffassung“, fährt Dames fort, „auf *Archaeopteryx* übertragen, würde ergeben, dass am proximalen Ende von Metacarpale I kein verwachsenes Carpale zu suchen ist, dass Metacarpale II mit dem von Rosenberg Carpale 1 + 2 genannten Elemente verwuchs, und dass dies ebenso mit Carpale 3 + 4 und Metacarpale III der Fall war“ (Dames 1, s. 55.).

Vogel das Carpale 1 der distalen Reihe gar nicht angelegt wurde, ist höchst unwahrscheinlich (da ja auch bei lebenden Vögeln hie und da dasselbe noch selbständig angelegt wird), so dass bei der ersten Alternative nur die Annahme bliebe, alle drei Metacarpalia seien an ihren proximalen Enden mit je einem Stück der distalen Carpusreihe verwachsen.

Solange nun der neue kleine Carpalknochen des Berliner Exemplars unentdeckt war, konnte man sowohl mit Dames schliessen, dass der grosse Carpalknochen zu der proximalen, wie mit Pycraft, dass er zur distalen Carpusreihe gehöre. Bei der gegenwärtigen Sachlage aber gewinnt die Annahme von Pycraft höhere Wahrscheinlichkeit. Für diese höhere Wahrscheinlichkeit sprechen folgende Gründe.

Erstens, die Form des grossen Carpalknochens des Berliner Exemplars stimmt eher mit dem proximalen Teil von Metacarpale II bei ben lebenden Vögeln als mit der Form des Radiale überein. In dieser Hinsicht ist insbesondere die schiefe nach unten und vorne gerichtete distale Articulationsfläche in beiden Fällen ckaracteristisch, und der rundliche proximale Rand.

Zweitens, die natürliche Lage des kleinen Carpalknochens. Nicht ganz unmöglich aber wenig wahrscheinlich ist nämlich die von mir früher gemachte Annahme einer Verschiebung seiner Lage von links nach rechts und unten. Gegen diese Annahme spricht auch das Vorkommen des homologen kleinen Carpalknochens am Carpus der rechten Seite in derselben Lage zum homologen grossen Carpalknochen. Der kleine Carpalknochen wird also zur proximalen Carpusreihe gehören, und der grosse somit zur distalen.

Drittens, am grossen Carpalknochen ist von oben eine kleine von vorne nach hinten verlaufende Rinne bemerkbar, gerade an der Stelle wo die proximale Randlinie eine Umkehrspitze aufweist (vgl. Taf. II, Fig. 3). Da der betreffende Wendepunkt die Randlinie in zwei den Gelenkflächen für das Metacarpale II und I entsprechende concave Linien teilt, so erblicke ich in dieser Rinne eine Spur der einstigen Trennung zwichen dem distalen Carpale 2 und dem distalen Carpale 1.[1] Diese Rinne spricht also dafür, dass der grosse Carpalknochen aus zwei verschmolzenen Stücken besteht und somit zur distalen Reihe gehört.

Ist das Letztere aber der Fall, dann haben wir erstens anzunehmen, dass das distale Carpale 3 + 4 im Carpus der Archaeornis nur knorpelig angelegt war und dass das zur proximalen Carpusreihe zugehörige Ulnare ebenfalls nur knorpelig angelegt war. Für beide Annahmen spricht die Tatsache, dass die bei

[1] Das Vorkommen dieser Rinne wurde bereits von Dames konstatiert, er hält es aber für wahrscheinlich, dass sie „nur eine Knickung des Knochens sei". Vgl. Dames, l. s. 37 f.

der Präparation der entsprechenden Lücke entfernte Steinmasse eine weiche war, somit wahrscheinlich zum kristallinischen Kalkspat gehörte. Auch das Vorkommen ähnlicher Embryonalstadien bei lebenden Vögeln spricht dafür.[1]

Wie ist nunmehr, fragen wir uns, der Carpus des Londoner Exemplars zu deuten? Dass der erhaltene Carpalknochen dieses Exemplars zur proximalen Reihe gehört, darüber kann, nach den Ausführungen in meiner früheren Abhandlung (a. a. O. S. 28), kein Zweifel obwalten. Es fragt sich nur, was aus der distalen Carpusreihe bei diesem Exemplar geworden? Bei dem sehr mangelhaften Erhaltungszustand der Hand auf beiden Seiten können aber nur Vermutungen darüber angestellt werden. Als die wahrscheinlichste Vermutung ergibt sich Folgendes.

In Bezug auf das Metacarpale II der linken Seite hatte ich bemerkt, dass dessen proximales Ende sehr gut erhalten und im Wesentlichen gleichartig mit dem der lebenden Vögel ist, dass es aber, da seine schiefe Articulationsfläche nach unten und hinten gerichtet ist, seine ventrale Seite dem Beschauer zukehrt.[2] Dieser Beschreibung ist zu entnehmen, dass das distale Carpale 1 + 2 mit dem Metacarpale II verwachsen sei, da die schiefe Artikulationsfläche an proximalem Ende des letzteren sonst unverständlich wäre. Das Metacarpale III der rechten Seite ist auf der Unterseite der Platte vollständig erhalten und ich bemerkte in Bezug auf dasselbe, dass es ebenfalls „seiner Beschaffenheit nach im Wesentlichen mit dem Metacarpale III bei den lebenden Vögeln (z. B. mit dem von Falco)“ übereinstimme.[3] Dem vollständig erhaltenen proximalen Ende desselben lässt sich entnehmen, dass dieses Ende wahrscheinlich ebenfalls wie bei lebenden Vögeln mit dem distalen Carpale 3 verwachsen sei, volkommen sicher ist das aber nicht.[4] Das Metacarpale I fehlt auf beiden Seiten.

---

[1] Ein damit fast ganz übereinstimmendes Embryonalstadium stellt z. B. das zwölfte Entwickelungsstadium von Pygoscelis Adeliae nach Anthony — Gain dar (vgl. l. c. p. 12 und Taf. VIII, Fig. VI). In diesem Entwicklungsstadium von Pygoscelis sind das Radiale und das distale Carpale 1 + 2 fast ganz ossificiert, während das distale Carpale 3 und das Ulnare noch knorpelig bleiben.

[2] a. a. O. s. 28. und Anm. 1, s. 29.

[3] a. a. O. s. 29.

[4] Vollkommen sicher ist das deshalb nicht, weil die Annahme des Verschmolzenseins von Carpale 3 mit Metacarpale III und von Carpale 1 + 2 (oder Carpale 2) mit Metacarpale II (sowie von Carpale 1 mit Metacarpale I) bei der *gleichzeitigen* vollkommenen Freiheit der Metacarpalien bis zu einem gewissen Grade mit den Tatsachen der embryonalen Entwicklung der lebenden Vögel nicht stimmt. Es ist nämlich bekannt (vgl. darüber Rosenberg, a. a. 0. S. 147 und Anthony-Gain, l. c., p. 11 — Stadium 4 und 8 von Pygoscelis Adeliae), dass das Verwachsensein der Metacarpalien untereinander an ihren proximalen Enden erst im Verknöcherungsstadium erfolgt, während die Verschmelzung der distalen Carpusstücke sowohl untereinander wie mit den Metacarpalien bereits im Knorpelstadium

Als ein indirekter Grund für das Verschmolzensein der distalen Carpusstücke mit den Metacarpalien bei dem Londoner Exemplar spricht auch das entsprechende Verschmolzensein der distalen Tarsusstücke mit der Tibia bei diesem Exemplar. Wenn das Berliner Exemplar sowohl im Carpus wie im Tarsus embryonale Zustände aufweist, der *Tarsus* des Londoner aber bereits in einem fortgeschrittenen Eutwicklungsstadium sich befindet, warum sollte sich dann auch sein *Carpus* nicht in einem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium befinden können?

5. Becken.

Dem ausführlichen Vergleiche zwichen den Becken der beiden Exemplare, den ich in meiner früheren Abhandlung angestellt (a. a. O. S. 7—11), habe ich hier nur Weniges hinzuzufügen.

In Bezug auf das Ilium bemerke ich Folgendes. Der scharfe horizontale Kiel am Ilium des Berliner Exemplars verläuft so wie es Dames angegeben hat, und meine frühere diesbezügliche Bemerkung (vgl. a. a. O. Anm. S. 8.) muss ich dahin berichtigen, dass sich beim Berliner Exemplar in der Tat der scharfe horizontale Kiel in der Richtung des Acetabulums verflacht, um sich dann in einer gewissen Entfernung von diesem ganz zu verlieren. Weiter trennt der horizontale Kiel dieses Exemplars zwar die spina iliaca von dem praeacetabularen Teile des Iliums, die spina iliaca und der processus lateralis ilii gehen aber *ohne Grenze* ineinander über. So dass der Unterschied dieses Kieles bei beiden Exemplaren dahin charakterisiert werden könne, dass sich

---

vor sich geht, so dass das Verwachsensein der Metacarpalien als eine Folge des Verwachsenseins der distalen Carpusstücke untereinander und mit ihnen angesehen werden könne. Da nun die Metacarpalien der Archaeornithes noch ganz unverwachsen sind, so wäre daraus zu schliessen, dass die distalen Carpusstücke bei ihnen ebenfalls weder untereinander noch mit den Metacarpalien verwachsen sein könnten.

Ein solcher Schluss ist aber nicht ganz zwingend. Wir konstatieren nämlich beim Berliner Exemplar das Verwachsensein von Carpale 1 und Carpale 2, obgleich diese Carpalia noch unverwachsen mit den Metacarpalia sind. Ausserdem, auch während der embryonalen Entwicklung der lebenden Vögel erlangt, wie Rosenberg bemerkt (a. a. O. s. 147), durch den Eintritt der Verknöcherung „das Carpale 3 + 4 in derselben Weise wie das Carpale 1 + 2, seine frühere Selbständigkeit für einige Zeit scheinbar wieder zurück". Warum könnte also im Lauf der phylogenetischen Entwicklung der Vögel nicht ein Stadium vorausgesetzt werden, in dem Carpale 3 + 4 und Carpale 1 + 2 als ganz selbständige Ossifikationen mit den entsprechenden Metacatpalien verschmelzen würden *ohne* vorher miteinander zu verschmelzen? Oder voraussetzen, dass dies nur mit dem Carpale 1 + 2 geschehe, das Carpale 3 aber noch knorpelig bleibe? Natürlich sind das nur Möglichkeiten, nur eine vollständig erhaltene Hand an einem neuen Exemplar der im Londoner Exemplar vorliegenden Gattung der Archaeornithes könnte vollkommene Klarheit in dieser Frage bringen.

derselbe beim Londoner Exemplar nach hinten in *zwei* Zweige spaltet, von denen der untere Zweig in der Fortsetzung der concaven Raumlinie des oberen Teils des Kieles liegt, der obere flache Zweig aber der hinteren Fortsetzung des Kieles beim Berliner Exemplar entspricht.

In Bezug auf das Ischium bemerke ich, dass auch am Berliner Exemplar das proximale Ende etwas verbreitert ist. Obgleich dasselbe proximal nicht ganz freigelegt ist, lässt sich doch auch so mit Wahrscheinlichkeit schliessen, dass das Ischium (wie ich früher bemerkte — a. a. O. S. 8 f.) weder die zwei processus acetabulares noch das foramen ischiadicum besitze. Ausserdem ist zu bemerken, dass, während eine deutliche Biegung nach Innen beim Ischium des Londoner Exemplars besteht, eine solche Biegung dem Berliner Ischium *ganz* fehlt.

Wie ich früher bemerkte (a. a. O. S. 9), der grösste Unterschied besteht zwichen den Pubes der beiden Exemplare, und dieser Unterschied ist noch potenziert durch das an der Berliner Pubis Neuconstatierte (vgl. Absch I, 5). Es handelt sich in dieser Hinsicht in erster Reihe um die proximalen Enden. Während an der linken Pubis des Londoner Exemplars das foramen obturatorium und ein aufwärts gerichteter Process zu konstatieren sind (a. a. O. s. 5), fehlen diese beiden Merkmale dem proximalen Ende der Berliner Pubis ganz. In zweiter Reihe kommen dann die distale Verbreiterung der Berliner Pubis einerseits und die medianen Verbreiterungen sowie die gemeinsame knorpelige distale Verbreiterung der beiden Londoner Pubes in Betracht. A. S. Woodward hat bemerkt, dass „the terminal expansion in the Berlin specimen may well be the apparently cartilaginous mass (x) of the Britich Specimen crushed from side to side".[1]

Diese Meinung von A. S. Woodward, die ich auch zuvor für unbegründet ansah (vgl. a. a. O.), muss ich nach Besichtigung des Berliner Exemplars für ganz unbegründet erklären: es kann kein Zweifel darüber obwalten, dass die distale Verbreiterung der Berliner Pubis zu dem Knochen *selbst* gehört und dass das Homologon der distalen gemeinsamen knorpeligen Verbreiterung der beiden Pubes des Londoner Exemplars bei der Berliner Pubis *ganz* fehlt.

Damit erledigt sich auch die Frage der Pubessymphyse beim Berliner Exemplar. Ich habe schon in meiner früheren Abhandlung (a. a. O. s. 9) diese Symphyse für ausgeschlossen erklärt. A. S. Woodward (a. a. O. p. 5) hat die Möglichkeit dieser Symphyse darauf zu begründen gesucht, dass die Pubes

[1] Vgl. B. Petronievics and A. S. Woodward, On the pectoral and pelvic arches of the British Museum Specimen of Archaeopteryx, in „Proc. Zool. Soc. London," 1917. p. 5.

des Londoner Exemplars nur eine Ansicht *von oben* darbieten sollen, während die Pubis des Berliner Exemplars *von der Seite* sichtbar ist (a. a. O. s. 5.). Bei näherem Zusehen ergibt sich nun aber, dass die rechte Pubis des Londoner Exemplars *nicht* nur *von oben,* wie Woodward behauptet, sondern auch *von der Seite* gesehen wird, worüber man sich leicht überzeugen kann, wenn man bedenkt, dass die rechte Pubis beim Londoner Exemplar, wie ich früher nachgewiesen habe (a. a. O. s. 7), in *natürlicher* Lage gesehen und als solche *nach innen* geneigt ist (man kann sich davon auch durch Anfertigung eines papiernen Modells des ganzen Londoner Beckens überzeugen, wobei man die linke Pubis durch Drehung nach unten in ihre natürliche Lage zu bringen hat). Wir können also mit Bestimmtheit behaupten, dass die mediane Verbreiterung der Londoner bei der Berliner Pubis ganz fehlt, sowie dass die Londoner Pubis dem distalen Ende zu sich verschmälert, während die Berliner im Gegenteil am distalen Ende sich stark verdickt. Eine Symphyse der Pubes beim Berliner Exemplar ist sowohl durch diesen Unterschied der distalen Abschnitte der Pubis bei beiden Exemplaren, wie durch die Geradheit des Ischiums und der Pubis und ihre Parallelität zum Ilium beim Berliner Exemplar selbst, vollkommen ausgeschlossen.

6. Hinterextremitäten

Das Femur zeigt bei beiden Exemplaren nur unbedeutende Unterschiede. Die Fibulae ber beiden Exemplare unterscheiden sich voneinander darin, dass die Fibula des Berliner Exemplars distal verbreitert ist, während diese distale Verbreiterung bei der Fibula des Londoner Exemplars fehlt.

Am proximalen Ende der Tibia scheint die Cnemialcrista beim Londoner Exemplar weniger entwickelt zu sein als beim Berliner.

Viel grössere Unterschiede zeigt das distale Ende der Tibia. Um diesen Unterschied eindeutig feststellen zu können, müssen wir zunächst die Homologiefrage der im embryonalen Zustand der recenten Vögel auftretenden Bestandteile der proximalen Tarsusreihe zur Sprache bringen.

Die Angaben der verschiedenen Autoren über diese Homologie weichen nun voneinander erheblich ab. Morse findet in der proximalen Tarsusreihe *drei* getrennte Stücke (Tibiale, Fibulare und Intermedium), von denen das Intermedium später mit dem verschmolzenen Tibio-Fibulare verschmilzt, um dann für einige Zeit als „aufsteigender Process des Astragalus" die Grube an der vorderen Seite der Tibia auszufüllen und schliesslich mit der Tibia zu verwachsen[1]. Nach Baur dagegen tritt das Inter-

[1] Vgl. *E. S. Morse*, On the Identity of the ascending process of the Astragalus in Birds with the Intermedium, in „Anniversary Memoirs of the Boston Society of Natural History", 1880.

medium als selbständiges Stück gar nicht auf und der aufsteigende Process tritt vorübergehend nur als ein Fortsatz des Tibiale (später des verschmolzenen Tibio-Fibulare) auf.[1] Von den neueren Autoren hat Anthony ebenfalls kein selbständiges Intermedium konstatieren können.[2] Siegelbauer dagegen, der frühe Verknorpelungstadien untersucht hat, behauptet das Auftreten des Intermedium mit Sicherheit konstatiert zu haben.[3]

Das eingehendere Studium der Arbeiten der angeführten Autoren hat mich zur Ueberzeugung geführt, dass das selbständige Auftreten des Intermediums im Embryonalzustande wenigstens bei einigen Vögeln als sichere Tatsache zu betrachten ist,[4] woraus folgt, dass der embryonal viel häufiger im Zusammenhang mit dem Tibiale auftretende aufsteigende Fortsatz zum Intermedium gehören muss. Diese Schlussfolgerung wird fast zur Gewissheit erhoben auf Grund des beim Berliner Exemplar konstatierten Auftretens eines selbständigen Intermediums. Und die Schlussfolgerung wird vollends zur vollen Gewissheit, wenn wir den diesbezüglichen beim Londoner Exemplar konstatierten Befund in Betracht ziehen: hier sehen wir direkt das Intermedium mit dem aufsteigenden Fortsatz als selbständige aber mit dem distalen Tibiaende bereits verschmolzene Ossifikation auftreten.

Hieraus erhellt zugleich der wesentliche Unterschied des distalen Tibiaendes bei beiden Exemplaren: während beim Berliner Exemplar noch der typische Reptilienzustand herrscht, ist

---

[1] Vgl. G. Baur, Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier, in „Morphologisches Jahrbuch", Bd. VIII, 1883.

[2] Vgl. R. Anthony et L. Gain, Contribution à l'étude de l'Embryologie des Spheniscidae, in „Deuxième expédition antarctique française (1908—1910)", 1914.

[3] Vgl. Siegelbauer F., Zur Entwicklung der Vogelextremität, in „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie", Bd. 97, 1911, s. 297—311.

[4] Es ist, um zu dieser Schlussfolgerung zu gelangen, erstens in Betracht zu ziehen, dass Baur, wie er dies selbst anerkennt (a. a. O. S. 423 f), nicht die Embryonen derselben Vögel untersuchen konnte, die Morse untersucht hat. Zweitens scheint mir auch aus dem Texte von Baur die Unselbständigkeit des aufsteigenden Processes bei den von ihm untersuchten Embryonen nicht mit voller Sicherheit hervorzugehen („Die ersten Stufen des aufsteigenden Fortsatzes fand ich", sagt Baur, „in diesen Stadien. Diese Verhältnisse sind ziemlich schwer zu erkennen", a. a. O. s. 425; auch soll das Tibiale selbst in diesen Stadien noch wenig characterisiert sein — a. a. O., s. 426). Und drittens hat Siegelbauer beim Pinguin (Pygoscelis papua) das selbständige Auftreten des Intermedium konstatiert: in einem bestimmten Verknorpelungsstadium der hinteren Extremität dieses Vogels weist nach Siegelbauer das Tibiale die deutliche Zusammensetzung aus einem medialen und lateralen Stück auf (a. a. O. s. 308 und Taf. XIV, Fig. 20), wobei aus dem Intermediumteil der Processus ascendens gegen den fibularen Rand der Tibia aufwärts wächst. Dagegen soll auch nach Sigelbauer bei der Ente das Intermedium nicht selbständig vorkommen (a. a. O. s. 304).

beim Londoner Exemplar fast der typische Vogelzustand erreicht, indem hier nur noch das als selbständige Ossifikation erkennbare Intermedium die Abweichung von diesem typischen Vogelzustand bildet (der Tatbestand des Londoner Exemplars entspricht teilweise dem des jungen von Huxley zuerst abgebildeten Strausses. Vgl. beim Baur, a. a. O., Taf. XIX, Fig. 47 und 48).

Was die distale Tarsusreihe anbetrifft, so lassen sich über deren Schicksal sowohl beim Berliner wie beim Londoner Exemplar nur Vermutungen anstellen. Hier stehen wir vor einem Dilemma. Entweder war diese Reihe selbständig angelegt, dann muss sie *knorpelig* gewesen sein, da von ihr keine Spur geblieben ist. Oder sie war bereits verknöchert: dann muss man voraussetzen, dass ihre Stücke *einzeln* mit den entsprechenden Metatarsalien verschmolzen seien.

Um das Dilemma zur Entscheidung zu bringen, müssen wir wiederum die Embryonalzustände bei recenten Vögeln berücksichtigen. Auch hier stimmen die Angaben der Autoren nicht vollständig miteinander überein, immerhin ist die Uebereinstimmung hier eine grössere als in Bezug auf die proximale Reihe. Während nach Gegenbaur[1], Rosenberg[2], Baur[3] und vielen anderen die distale Tarsusreihe bereits knorpelig als eine einheitliche Masse angelegt wird, sollen nach Siegelbauer bei dem Pinguin (Pygoscelis papua) im Verknorpelungsstadium *drei* selbständige Tarsalstücke vorkommen[4]. Während nach den erstgenannten Autoren nur *ein* Ossifikationszentrum in der knorpeligen einheitlichen Masse der distalen Tarsusreihe vorkommen soll, kommen nach Anthony in einem gewissen Entwicklungsstadium beim Pinguin (Pygoscelis papua) *drei* solche Centren vor[5]. Alle Autoren stimmen aber darin überein, dass die distale Tarsusreihe früher mit dem Metatarsus verschmilzt als die proximale mit der Tibia[6].

Wenn wir nun auf Grund des soeben über die Embryonalentwicklung der distalen Tarsusreihe bei recenten Vögeln Mit-

---

[1] Vgl. C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, 1898, s. 579.

[2] a. a. O. s. 153.

[3] a. a. O. s. 429.

[4] a. a. O. s. 308. und Taf. XIV, Fig. 20. Neben den drei Stücken erwähnt Siegelbauer noch ein viertes. Dieses vierte Stück ist aber wahrscheinlich mit dem Metatarsale V vollkommen identisch, während das dritte Stück aus dem vereinigten vierten und fünften distalen Stücke bestehe.

[5] a. a. O. p. 15 und Pl. X. Fig. VI. Auf einem *früheren* Stadium soll aber auch hier nur *ein* Ossifikationscentrum vorkommen (p. 14 und Pl. X. Fig. V).

[6] Nur Gegenbaur hatte in seiner bekannten epochemachenden Abhandlung (Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Heft I, Carpus und Tarsus, 1864) das Gegenteil behauptet. Vgl. darüber bei Rosenberg, a. a. O. s. 153, f. und Baur, a. a. O. s. 420. und 428

geteilten das Schicksal derselben bei unseren Exemplaren bestimmen wollen, so können wir die folgende hypothetische Vermutung darüber anstellen. Angesichts des fortgeschrittenen Zustandes der mit der Tibia verwachsenen proximalen Reihe beim Londoner Exemplar können wir nur schliessen, dass bei diesem Exemplar die distale Tarsusreihe mit dem Metatarsus bereits verschmolzen sei. Da aber die einzelnen Metatarsalien auch hier noch unverwachsen sind, müssen wir schliessen, dass die Stücke der distalen Tarsusreihe hier noch selbständig ossificierten und somit *einzeln* mit den entsprechenden Metatarsalien verwachsen seien[1]. Dieselbe Art der Verschmelzung der distalen Stücke kann auch beim Berliner Exemplar vorausgesetzt werden; angesichts der Selbständigkeit der proximalen Tarsusreihe bei diesem Exemplar aber ist die Môglichkeit einer rein knorpeligen Anlage der distalen Tarsusreihe bei demselben nicht ganz auszuschliessen (obgleich wenig wahrscheinlich da keine diesbezügliche Lücke vorkommt). Ob also ein Unterchied der beiden Exemplare in Bezug auf die distale Tarsusreihe besteht oder nicht, lässt sich nicht feststellen, ein solcher Unterchied ist aber wenig wahrscheinlich.

Was die Metatarsalien anbetrifft, so ist kein Unterschied zwischen beiden Exemplaren konstatierbar, da bei beiden die Metatarsalien unverwachsen seien[2]. Nur ein Unterschied könnte hier vorkommen: wenn nämlich das Metatarsale V beim Berliner Exemplar vorkommen sollte, was nicht unwahrscheinlich ist[3]

Die Fussfinger sind bei beiden Exemplaren übereinstimmend gebaut.

Damit ist unser Vergleich der beiden Exemplare beendet.

7. Gattungs- und Familienunterschied der beiden Exemplare

Auf Grund dieses Vergleichs können wir, zusammenfassend, die beiden Gattungen der Archaeornithes folgendermassen characterisieren, wobei nur die wichtigeren Mekmale berücksichtigt sind.

---

[1] Wenn Siegelbauer drei distale knorpelige Stücke im Tarsus von Pygoscelis papua angibt, und wenn Anthony übereinstimmend damit drei knöcherne distale Stücke im Tarsus desselben Vogels konstatiert, so liegt nichts Unmögliches in der Voraussetzung, dass während der *phylogenetischen* Entwicklung der Vögel, solange die Metatarsalien noch unverwachsen waren, die distalen Stücke des Tarsus noch einzeln mit diesen verschmolzen.

[2] Sollte ein Beginn der Verwachsung der Metatarsalien beim Londoner Exemplar statthaben, so könnten nur die Mitten ihrer lateralen Seiten dabei in Betracht kommen.

[3] Für die Wahrscheinlichkeit dieses Vorkommens würde auch das transitorische Auftreten von Metatarsale V im Embryonalzustand recenter Vögel sprechen. Ueber dieses transitorische Auftreten vgl. Rosenberg, a. a. O. s. 155, Baur, a. a. O. s. 428, Siegelbauer, a. a. O. s. 301 f. und Anthony, a. a. O. p. 12.

Archaeopteryx (Londoner Exemplar).

Metacarpale III seitlich zusammengedrückt. Carpus nur aus proximalen Reihe bestehend. Scapula und Coracoid verwachsen. Claviculae zur kräftigen Furcula verwachsen. Coracoid reptilien- und ratitenartig. Sternum wahrscheinlich ohne Kiel. Am Ilium spina iliaca und processus lateralis scharf voneinander getrennt. Ischia distal gebogen. Pubis proximal mit aufsteigendem Fortsatz und mit foramen obturatorium, distal dünn und spitzenförmig. Pubes median zusammenstossend. Proximale Tarsusreihe mit der Tibia verwachsen. 21 Schwanzwirbel.

Archaeornis (Berliner Exemplar).

Metacarpale III cylindrisch. Carpus zweireihig. Scapula und Coracoid unverwachsen. Claviculae wahrscheinlich getrennt. Coracoid carinatenartig. Sternum wahrscheinlich gekielt. Am Ilium spina iliaca und processus lateralis ohne Grenze ineinander übergehend. Ischia gerade. Pubis proximal ohne aufsteigenden Fortsatz und ohne foramen obturatorium, distal verdickt und verbreitert. Keine Pubessymphyse. Proximale Tarsusreihe frei. 20 Schwanzwirbel.

Angesichts der Natur dieser Unterschiede (insbesondere derjenigen im Schulter- und Beckengürtel) halte ich eine eingehende Erörterung der Frage nach einer etwaigen Zurückführung derselben auf secundäre Momente (Alter, Geschlecht, individuelle Variation) für überflüssig[1]. Auch sind die durch die Bedingungen der Erhaltung verursachten mechanischen Formveränderungen einzelner Teile so unbedeutend, dass daraus jene Unterschiede gar nicht folgen können.

Nur ein Punkt soll in diesem Zusammenhang nicht ganz unerörtert gelassen werden. Man könnte nämlich behaupten, dass wir im Berliner Exemplar, angesichts des knorpeligen Zustands

[1] Bemerken möchte ich nur, dass die Unterschiede zwischen den beiden Exemplaren des Urvogels bedeutend grössere sind, als die zwischen den Rassen der domesticierten Vögel bestehenden, deren Skeletunterschiede von Darwin eingehend untersucht worden sind (es gilt dies insbesondere für Tauben und Hühner, von denen wiederum die letzzteren grössere Unterschiede aufweisen). Nach Darvin variieren nun die domesticierten Tiere stärker als die im Naturzustand und zwar so stark, dass die Unterschiede zwischen den domesticierten Rassen einer und derselben Art Gattungsunterschiede bei wilden Tieren erreichen oder auch überschreiten sollen (vgl. Darwin Ch, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Uebers, v. J. V. Carus. Bd. I, 1868, S. 201—219, S. 322—340, S. 343. ff., sowie S. 164 f).

Selbst wenn wir also bei den Vögeln im Entwicklungsstadium der Archaeornithes eine Variationsbreite innerhalb einer und derselben Art zulassen wollten, die der Variationsbreite der domesticierten Vögel entspräche, könnten doch die zwischen den beiden Exemplaren des Urvogels konstatierten Unterschiede auf individuelle Variation nicht zurückgeführt werden.

einiger Carpalstücke und angesichts der Selbständigkeit der proximalen Tarsusreihe, vielleicht mit einem jugendlichen Exemplar der Gattung Archaeornis zu tun hätten. Ohne diese Möglichkeit ganz in Abrede stellen zu wollen, halte ich sie doch für höchst unwahrscheinlich. Denn bestünde sie zu Recht, dann müsste auch die distale Tarsusreihe knorpelig angelegt sein, für welche Voraussetzung jedoch kein genügender Grund vorliegt[1]

In meiner früheren Abhandlug (a a. O. s. 24) hatte ich die beiden Gattungen zu *zwei* verschiedenen Familien (*Archaeopterygidae* und *Archaeornithidae*) zugezählt und, da nunmehr neue Unterschiede hinzugekommen, glaube ich diesen Familienunterschied noch mehr betonen zu müssen. Dagegen bleibe ich auch jetzt dabei, die früher erhobene Frage ihrer Zugehörigkeit zu zwei Unterordnungen (a. a. O. s. 24 f.) zu verneinen.

III.

Bemerkungen über Ursprung und Entwicklung der Vögel

1.

Am Schlusse meiner früheren Abhandlung (a. a. O. s. 30 f.) hatte ich, als Ergebnis derselben, folgende Sätze formuliert:

1. Dass die Vögel unzweifelhaft von Reptilien abstammen;

2. Dass ihr Ahne unter den *Lacertilia* zu suchen ist, oder dass mindestens Vögel und Lacertilia von einem gemeinsamen Ahnen abstammen;

3. Dass die Aehnlichkeiten zwischen Vögeln einerseits und *Dinosauria* und *Pterosauria* anderseits auf Convergenz beruhen;

4. Dass die *Archaeopteryx* sowohl in ihrem Becken- wie in ihrem Schultergürtel primitiver als die *Archaeornis* ist;

5. Dass die Archaeopteryx sowohl einen generalisierten als einen gemischten Vogeltypus darstellt, da sie primitive Reptilienmerkmale mit fortgechrittenen Vogelmerkmalen vereinigt;

6. Dass die *Archaeopteryx* entweder jenem generalisierten Vogeltypus nahesteht, aus dem sich sowohl die modernen

[1] In seiner ersten Abhandlung hatte Dames die Grössenunterschiede der beiden Exemplare (auf welche zuerst Seeley aufmerksam gemacht hatte) auf individuelle Variation, Geschlechts- und Altersunterschiede (oder auf eine Combination derselben) zurückführen wollen (vgl. Dames 1, s. 44 f.). In seiner zweiten Abhandlung war er aber genötigt, auf Grund der von ihm konstatierten Unterschiede im Becken der beiden Exemplare dieselben zu zwei verschiedenen Arten zu erheben, und er erklärte dann auch die Grössenunterschiede zwischen beiden (sowie die mögliche Formverschiedenheit der Zähne) für Artunterschiede (s. 11). Er sagt ausdrücklich, dass die im Becken konstatierten Unterschiede nicht auf individueller Variation beruhen können, da die Unterschiede in dem Becken der recenten Vögel „niemals den Höhegrad erreichen, der zwischen den beiden Archaeopteryx-Becken liegt" (Dames 2, S. 12).

Carinaten wie die Ratiten entwickelt haben, oder selbst diesen Typus darstellt;

7. Dass schon in der Jurazeit das Auseinandergehen des Vogelstammes in die zwei Abteilungen der Carinaten *(Archaeornis)* und der Ratiten *(Archaeopteryx)* begonnen und

8. Dass dies Auseinandergehen in der Kreidezeit noch mehr potenziert worden ist, indem *Hesperornis* in der Richtung der Ratiten- und die *Ichthyornis* in derjenigen der Carinatenentwicklung liegt.

Ohne mich an dieser Stelle in eine eingehende Erörterung der Frage nach dem Ursprung und Entwicklung der Vögel einlassen zu können, beschränke ich mich darauf, jedem der angeführten acht Sätze eine kurze Erläuterung zu widmen.

2.

Bereits vor der genaueren Kenntnis der Archaeopteryx hatte Huxley, auf Grund ihrer gemeinsamen Merkmale besonders im Skelettbau, die beiden Klassen der Reptilien und Vögel zu dem Unterstamm der *Sauropsida* vereinigt[1]. Es ergab sich daraus der allgemeine Schluss, dass Vögel von Reptilien abstammen. Die Wahrscheinlichkeit dieses Schlusses wurde wesentlich erhöht durch die genauere Kenntnis der Osteologie der beiden Exemplare der Archaeornithes: der lange eidechsenartige Schwanz, die Freiheit der Metacarpalien, die der typischen Reptilhand entsprechende Zahl der Fingerphalangen an der Vorderextremität und die Bauchrippen sind die wichtigsten Merkmale derselben, die auf ihren Reptilienursprung hinweisen. Die neuentdeckten Teile der Archaeopteryx gehen in dieser Hinsicht aber noch einen Schritt weiter: sie erheben den allgemeinen Schluss zu einer unzweifelhaften Wahrheit. Denn die Pubessymphyse und das Foramen obturatorium einerseits, die Biegung des Coracoids und die obere halbkreisförmige Auszackung am medianen Rande desselben anderseits sind so unzweifelhafte Reptilienmerkmale, dass man deren Vorkommen an der Archaeopteryx, die sonst ein Vogel ist, nicht anders denn als Erbschaft von reptilienartigen Vorfahren auffassen kann.

3.

Diese unzweifelhaften Reptilienmerkmale der Archaeopteryx haben aber noch eine höhere Bedeutung: sie weisen mit Bestimmtheit auf die Lacertilia hin, als auf die einzige Reptiliengruppe von der die Vögel abstammen können. Entscheidend in dieser Hinsicht ist insbesondere die Beschaffenheit des Coracoids: dessen Biegung nach hinten kommt nur dei dem Coracoid

[1] Huxley hatte diese Vereinigung bereits vor 1867 vollzogen. Vgl. darüber *Newton A.*, A Dictionary of Birds, 1893-96, p. 82.

der Lacertilia vor, und ebenso kann die obere Auszackung am medianen Rande desselben nur als Homologon einer Randfenster am Lacertilien-Coracoid gedeutet werden[1]. Die Uebereinstimmung in diesen zwei Coracoidmerkmalen ist in der Tat eine so grosse, dass ich die Annahme der Abstammung der Vögel von den Lacertilia (selbstverständlich nicht von irgend einer Gruppe der heute lebenden Lacertilia, die dafür zu specialisiert sind, sondern von einer geologisch älteren und primitiveren Gruppe) für wahrscheinlicher halte als die Annahme der Abstammung beider aus einer und derselben gemeinsamen Ahnengruppe.

4.

Ist dem aber so, dann können die Aehnlichkeiten zwischen Dinosauria und Pterosauria einerseits und den Vögeln anderseits nur auf Convergenz beruhen. Dass die Aehnlichkeiten zwischen Vögeln und Pterosauria auf Convergenz beruhen, dürfte heute als ausgemachte Wahrheit gelten. Dass die Aehnlichkeiten zwischen Dinosauria und Vögeln (diese Aehnlichkeiten beschränken sich bekanntlich im Wesentlichen auf das Becken und die Hinterextremitäten) ebenfalls nur auf Convergenz beruhen, dafür lassen sich auch direkte Gründe vorbringen. Diese Gründe können wir folgendermassen formulieren[2].

1. Die Vogelähnlichkeit im Becken und dem Fusskelett der Dinosauria ist nicht gleichmässig ausgebildet: die grösste Vogelähnlichkeit erlangen die Hinterextremitäten bei den *Ornithomimidae*, einer Familie der *Theropoda*, während die grösste Vogelähnlichkeit im Becken bei den *Ornithopoden*, einer Unterordnung der *Orthopoda*, besteht. Bei diesen letzteren können zwar auch die Hinterextremitäten eine hohe Vogelähnlichkeit erreichen, dieselbe bleibt aber erheblich hinter dieser Vogelähn-

---

[1] Vgl. darüber meine frühere Abhandlung, s. 23.

[2] *Huxley* war bekanntlich der erste der die Ansicht einer Abstammung der Vögel von Dinosauria aussprach, und die Mehrzahl der Forscher (u. a. Marsh, Cope, Gegenbaur, Hulke, Baur), hat sich in der Folgezeit ihm angeschlossen. Dass Dinosauria und Vögel nur einen gemeinsamen Ahnen besitzen, diese Ansicht wurde insbesondere von Osborn verteidigt (und ihm haben sich dann mehrere Forscher angeschlossen, u. a. v. Huene, Abel, Gregory und Heilmann). Die Ansicht Huxleys wurde abgelehnt von Owen, Seeley, Vogt und Dames, ohne dass diese Forscher eine positive Antwort auf die Frage für möglich hielten, während Fürbringer die Ansicht aussprach, dass irgendwo „im Winkel" zwischen Dinosauria und Lacertilia „die Wurzel der Vögel von dem gemeinsamen Sauropsidenstocke" zu suchen sei. Vgl. Huxley Th. On the Animals which are most nearly intermediate between birds and Reptiles, in „Ann. Mag. Nat. Hist.", 1868, p. 66-75; Osborn H. F., Reconsideration of the Evidence for a common Dinosaur-Avian Stem in the Permian, in „The American Naturalist" 1900; Dames 1, s. 62-70 und Fürbringer M., a. a. O. Bd. II, S. 1620-1630.

lichkeit bei den Ornithomimidae zurück[1]. Es besteht dagegen keine besondere Vogelähnlichkeit im Becken bei diesen letzteren[2], woraus folgt, dass die Vogelähnlichkeit ihrer Hinterextremitäten nur auf Convergenz beruhen kann. Ist dem aber so, dann besteht auch kein ernster Grund mehr für die Annahme, dass die (geringere) Vogelähnlichkeit der Hinterextremitäten bei den Ornithopoden nicht ebenfalls auf Convergenz beruhe; beruht aber diese letztere auf Convergenz, dann wird auch die Vogelähnlichkeit von deren Becken auf Convergenz beruhen können.

2. Für diesen letzteren Schluss spricht auch die Nichthomologie der Pubis im Becken der Ornithopoda mit der Pubis der Vögel, da die nach hinten gerichtete Pubis der letzteren mit der Praepubis der ersteren zu homologisieren sei, während die nach hinten gerichtete Postpubis der Ornithopoda als eine Neuerwerbung zu betrachten ist[3].

5.

Dass die Archaeopteryx sowohl in ihrem Becken wie in ihrem Schultergürtel primitiver als die Archaeornis ist, diesen Satz hatte ich bereits auf S. 7—10 und auf S. 24 meiner frühe-

---

[1] Ueber die Vogelähnlichkeit des Fusskeletts der Ornithomimidae vgl. Marsh O Ch., The Dinosaurs of North America, 1896, p. 204-5 und Pl. LVIII. Fig. 1-4; Abel O. Palaeobiologie d. Wirbeltiere, 1912, s. 265 f. und Osborn H. F. Skeletal Adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus, in „Bull. Am. Mus. Nat. Hist." 1917, p. 738 s. und p. 751 f. sowie Fig. 3a und Fig. 11. Ueber die Vogelähnlichkeit des Fusskeletts der Ornithopoda bei Abel, a. a. O. s. 265.

[2] Die Aehnlichkeit im Becken beschränkt sich hier auf die allgemeine Aehnlichkeit des Dinosaurienbeckens mit dem Becken der Vögel: auf die Verlängerung des Iliums nach vorne (vgl. meine frühere Anhandlung, s. 17).

[3] Diese Nichthomologie halte ich noch immer für wahrscheinlicher als die Homologie der Postpubis der Ornithopoda (und der Orthopoda überhaupt) mit der Vogelpubis, trotz der neuen von v. Huene (vgl. seine Abhandlung „Beiträge zur Geschichte der Archosaurier" in „Geol. und palaeontol. Abhandlungen", 1914) und von v. Nopcsa (vgl. dessen Abhandlung „Ueber die Pubis der Orthopoden" in „Centralblatt für Mineralogie etc." 1917, s. 348-351) vorgebrachten Gründe. Den entscheidenden Grund für die Nichthomologie glaube ich bereits in meiner früheren Abhandlung geliefert zu haben (a. a. O. Anm. 5, s. 14): wenn die von Dollo gemachte Annahme einer bipeden Zwischenstufe bei den Stegosauria und Ceratopsia zutreffe, dann wird wohl jener Teil des Beckens, der bei Ceratopsia infolge des secundären Ueberganges zur Quadrupedie — die Pospubis — reduciert worden ist, mit demjenigen Teil ihres Beckens identisch sein, der bei Uebergang von der primären Quadrupedie zur Bipedie hinzukam (und es wird so nur die „Praepubis" derselben, und somit auch die „Praepubis" der Stegosauria und Ornithopoda, mit der Pubis der übrigen Dinosauria und der Vögel homolog sein). Gewichtige Gründe für dieselbe Ansicht hat auch N. G. Lebedinsky (in seiner wertvollen Abhandlung „Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens" in „Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft", 1913, s. 761-772) vorgebracht.

ren Abhandlung eingehend begründet. Als primitive dem Becken der Archaeopteryx eigentümliche Merkmale sind anzusehen (a. a. O. s. 17 f.):

1. Das foramen obturatorium im aufsteigenden Ast der Pubis;
2. Die Pubessymphyse;
3. Die Teilnahme der Pubis am Acetabulum von der Innenseite.

Es besteht dagegen ein Merkmal im Becken der Archaeornis in dem diese primitiver als die Archaeopteryx ist (a. a. O. s. 12 und 17 f.): der Neigungswinkel zwichen Ischium und Pubis einerseits und Ilium anderseits ist erheblich geringer bei der Archaeopteryx (etwa 14°) als bei Archaeornis (45°). So wichtig dieses Merkmal für die Homologisierug der Vogelpubis mit der nach vorne gerichteten Reptilpubis auch ist, so machen doch die drei ersten Merkmale das Becken der Archaeopteryx im Ganzen zu einem viel primitiveren. Wichtig genug ist es aber hervorzuheben, dass, wie man sieht, im Becken eine Spezialisationskreuzung bei den beiden Gattungen der Archaeornithes vorkommt.

Eine Spezialisationskreuzung scheint auch in der Beschaffenheit ihrer Schultergürtel vorzukommen. Die Merkmale, in denen der Schultergürtel der Archaeopteryx primitiver als derjenige der Archaeornis ist, sind die folgenden:

1. Die obere Auszackung am medianen Coracoidrande;
2. Die Biegung des Coracoid nach hinten;
3. Zwei (von oben sichtbare) Erhöhungen am Coracoid;
4. Das Verwachsensein von Coracoid und Scapula.

Nur in einem Merkmale scheint der Schultergürtel der Archaeornis primitiver als derjenige der Archaeopteryx zu sein: im Getrenntsein der Claviculae. Dieses Merkmal ist aber ein hypothetisches.

In der Beschaffenheit des Carpus und des Tarsus ist aber, wie wir sahen, die Archaeornis primitiver als die Archaeopteryx. In den Merkmalen des Carpus und des Tarsus besteht somit ebenfalls eine Specialisationskreuzung der beiden Gattungen.

6.

Im Ganzen genommen ist, wie aus dem Obigen erhellt, die Archaeopteryx primitiver und daher weniger specialisiert, also verhältnissmässig mehr generalisiert als die Archaeornis. Dagegen ist die Archaeornis offenbar ebenso ein gemischter Vogeltypus wie die Archaeopteryx.

7.

Aus dem so berichtigen Satz 5 folgt zwar, dass die Archaeopteryx jenem generalisierten Vogeltypus näher steht, aus dem

sich sowohl die Carinaten wie die Ratiten entwickelt haben, es kann aber auf Grund desselben nicht mehr behauptet werden, dass sie selbst diesen Typns darstellt. Die Specialisationskreuzung im Carpus und im Tarsus der beiden Gattungen weist nämlich mit Entschiedenheit auf einen gemeinsamen Ahnen hin, der mehr generalisiert war als jede derselben; in diesem gemeinsamen Ahnen haben wir uns im Wesentlichen einen Vogeltypus vorzustellen, in dem der primitive Schulter- und Bekkengürtel der Archaeopteryx mit dem primitiven Carpus und Tarsus der Archaeornis vereinigt war. Diesen hypothetischen Vogeltypus wollen wir *Protornis* nennen.

Die wichtigste Frage, die wir uns in Bezug auf diesen Typus zu stellen haben, ist die nach dessen activem Flugvermögen.

Dass den beiden Gattungen der Archaeornithes dies Vermögen zukam, lässt sich folgendermassen einsehen. Das carinatenartige Coracoid der Archaeornis weist mit Entschiedenheit auf das active Flugvermögen dieses Vogeltypus hin, denn ein solches Coracoid konnte offenbar nur durch activen Flug aus dem ursprünglichen Ratitencoracoid entstehen.[1] Da aber die Flugfeder an der Vorderextremität der Archaeopteryx ebenso gut ausgebildet sind wie diejenigen der Archaeornis, so haben wir zu schliessen (und die kräftige Furcula spricht auch dafür) dass, trotz der Abwesenheit des Carinatencoracoids bei diesem Vogeltypus, derselbe doch activ fliegen (d. h. sich in die Höhe erheben) konnte, obgleich im geringeren Grade als die Archaeornis.

Ist dem aber so, dann besteht kein ernster Grund mehr gegen die Annahme, dass das active Flugvermögen bereits bei dem gemeinsamen Ahnen beider, der Protornis, ausgebildet war, da sich dieselbe in ihrem Schultergürtel nur wenig von der Archaeopteryx habe unterscheiden können.

Weiter haben wir vorauszusetzen, dass die Protornis ein kielloses Sternum besass. Für diese Annahme sprechen zunächst dieselben Gründe die auch für ein kielloses Sternum bei der Archaeopteryx anzuführen sind. Diese Gründe können folgendermassen formuliert werden.

---

[1] Das active Flugvermögen der Archaeornithes war bekanntlich seit jeher ein Streitobjekt unter den Palaeontologen und Ornithologen: während die einen in denselben reine Fallschirmvögel sehen wollten, schrieben andere ihnen ein actives Flugvermögen von beträchtlichem Grade zu, während die dritten sie als schlechte Flieger oder gar nur eines beginnenden Flatterfluges (beim Herabgehen von höheren Orten) für fähig hielten (über diese verschiedenen Annahmen vgl. *z. B. Stellwag* F., Das Flugvermögen der Archaeopteryx, in „Naturwissenschaftliche Wochenschrift", 1916, s. 33-40). Der von mir festgestellte Gattungsunterschied der beiden Exemplare entscheidet nun diese Frage endgiltig dahin, dass der Archaeornis unzweifelhaft ein nicht unbeträchtliches actives Flugvermögen zukommen musste.

Erstens. Man findet ein carinatenartiges Coracoid stets mit einem gekielten Sternum associiert, oder wenigstens mit einem Sternum, dessen Kiel mehr oder weniger reduciert worden ist, also bei den Vorfahren der entsprechenden Vögel mit einem gekielten Sternum associiert war.[1]

Zweitens. Man findet nirgends ein ratitenartiges Coracoid mit einem gekielten Sternum associiert, sondern stets mit einem kiellosen.

Diese zwei Gründe sprechen mit grösster Wahrscheinlichkeit dafür, dass das ratitenartige Coracoid der Archaeopteryx mit einem kiellosen Sternum associiert war, woraus auch auf die Kiellosigkeit des Sternum bei der Protornis zu schliessen ist.

Für die Kiellosigkeit des Sternum bei diesen beiden Vogeltypen lässt sich aber noch ein besonderer Grund allgemeiner Natur anführen: das Gesetz der nichtkorrelativen Entwicklung.[2] Nach diesem Gezetz besteht nämlich keine Notwendigkeit einer gleichzeitigen Entwicklung der funktional zu einer Gruppe gëhoriger Organe während der phylogenetischen Entwicklung eines Tiertypus, die Organe können unabhängig und successive die Anpassung an dieselbe Funktion erlangen. Es konnte sich demnach auch bei den Vögeln im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung zuerst die Vorderextremität an die Funktion des Fluges anpassen, nachher das Coracoid und zuletzt das Sternum. Es ist also ganz wohl erklärlich, dass die Archaeopteryx ein Flugvogel war, obgleich ihr Coracoid noch ratitenartig und ihr Sternum noch kiellos war, und es ist dann ganz wohl auch ein noch primitiverer Flugvogel (wie die Protornis) denkbar, bei dem das Coracoid und das Sternum noch reptilenartiger waren als bei der Archaeopteryx.

---

[1] Die Behauptung, der man hie und da in den Werken der Ornithologen begegnet, es gebe ächte Carinaten mit einem kiellosen Sternum (resp. einem Sternum mit ganz reduciertem Kiel), ist sicherlich falsch. Als solche Beispiele werden angeführt: Didus (Dodo), Ocydromus (Weka), Cnemiornis und insbesondere Stringops. In Bezug auf den letzteren bemerkt jedoch A. Newton (vgl. dessen „A Dictionary of Birds", p. 475): „The keel, however, is undoubtedly there — — — and, though much reduced in size, is nearly as much developed as in the Dodo and the Weka"

[2] Als allgemeines Gesetz der organischen Entwicklung ist dieses Gesetz zuerst von mir formuliert worden in dem Aufsatze „La Loi de l'évolution non correlative "(erschienen in „Revue générale des Sciences", 30 Avril 1919). Als Illustration des Gesetzes wurden die phylogenetischen Reihen der Dipneusten, der Equiden und der Proboscidien angeführt, sowie solche nichtcorrelative Tiertypen wie die Archaeopteryx, Chalicotherium etc. Das Gesetz darf nicht als Behauptung einer regellosen Unabhängigkeit der Entwicklung einzelner Organe (und Organteile) verstanden werden, diese Unabhängigkeit wird von dem Princip der funktionalen Anpassung der Organe beherrscht und geleitet.

8.

Von der Protornis konnte nun das Auseinandergehen des Vogelstammes in die beiden Abteilungen der Ratiten und der Carinaten seinen Weg nehmen: denn physiologisch war die Protornis eine Carinate, da sie ja actives Flugvermögen besass. Wir haben nur vorauszusetzen, dass diejenigen Nachkommen der Protornis, die auf den Bäumen verblieben und sich immer mehr auf das Baumleben anpassten, ihr actives Flugwermögen erheblich steigerten und so zur Ausbildung der Archaeornis führten. Diejenigen Nachkommen der Protornis dagegen, die sich daran gewöhnten auch auf dem Boden sich länger aufzuhalten, konnten ihr Flugvermögen nicht in dem Maase wie die ersteren entwickeln (vielleicht nicht einmal auf der Höhe der Protornis erhalten) und gaben Anlass zur Ausbildung der Archaeopteryx.

Diese Divergenz im Entwicklungsgange der Nachkommen der Protornis muss verhältnissmässig bald nach deren Ausbildung eingetreten, sonst hätten so characteristische Unterschiede wie diejenigen zwischen Archaeopteryx und Archaeornis nicht entstehen können. Das ausschliessliche Baumleben der Archaeornis und ihrer unmittelbaren Vorfahren erklärt uns den primitiven Carpus und Tarsus derselben: da die Archaeornithes ihre Vorderextremität noch als ein Greiforgan gebrauchten, so konnte die Zweireihigkeit des Carpus die Beweglichkeit der Hand bei der Archaeornis nur erhöhen. Und da sich die Archaeornis auf dem Boden entweder gar nicht oder recht wenig aufhielt, so konnte sie ihren primitiven Tarsus als Erbschaft von der Protornis aufbewahren. Bei der Archaeopteryx dagegen, die sich auf den Bäumen weit weniger denn die Archaeornis aufhielt, konnte im Carpus bereits eine Reduktion eintreten, und die kräftigere Ausbildung ihrer Füsse sowie der fortgeschrittene Zustand ihres Tarsus sind ebenfalls Folgen dieser ihrer teilweisen Anpassung an das Bodenleben. Und die Pubessymphyse sowie der kleine Neigungswinkel der Ischia und Pubes zum Ilium bei der Archaeopteryx einerseits, das Fehlen der Pubessymphyse sowie der grössere Neigungswinkel der Ischia und Pubes bei der Archaeornis anderseits werden wahrscheinlich aus derselben Ursachenverschiedenheit folgen.

Bevor wir weiter gehen wollen wir noch die Frage der Vorfahren der Protornis kurz berühren. Es können nun in Bezug auf den unmittelbaren Ahnen der Protornis die folgenden zwei Annahmen gemacht werden:

1. Dieser Ahne war ein zweibeiniges Bodentier mit voll ausgebildetem Flugvermögen; und

2. Dieser Ahne war ein Baumtier ohne actives Flugvermögen, ein Fallschirmvogel.

Die erste, bekanntlich von Franz v. Nopcsa zuerst geäusserte Hypothese[1], steht so ausser aller Analogie zu den bis jetzt bekannten mit der Entstehung activen Flugvermögens bei den Wirbellosen und den Wirbeltieren im Zusammenhang stehenden Tatsachen[2], dass man sie als höchst unwahrscheinlich bezeichnen muss. Aber auch ein indirekter Grund lässt sich gegen dieselbe anführen: wäre das active Flugvermögen der Vögel durch das schnelle Laufen der zweibeinigen Bodentiere entstanden, so hätte dies schnelle Laufen bereits bei der Protornis zur Ausbildung des vollständig vogelartigen Tarsometatarsus und Tibiotarsus führen müssen, was jedoch nicht einmal für die Archaeopteryx und Archaeornis zutrifft.[3]

Es bleibt also nur die zweite Annahme übrig. Was die nähere Beschaffenheit des Fallschirmvogels anbetrifft, so sind wiederum zwei Annahmen möglich: entweder war derselbe ein nur mit Dunenfedern bedecktes Haut-Fallschirmtier (mit einem beträchtlich entwickelten Patagium) oder ein an den Vorderextremitäten Conturfedern besitzendes Tier, bei dem diese Conturfedern als Fallschirm fungierten. Die erste Annahme scheint mir die weniger wahrscheinliche, obgleich gewichtige Gründe auch für sie sprechen.[4]

Was schliesslich den unmittelbaren Ahnen des Fallschirmvogels selbst anbetrifft, so sind wiederum nur zwei Annahmen darüber möglich:

1. Dieser Ahne war ein zweibeiniges Bodentier;
2. Derselbe war ein vierfüssiges Bodentier.

Es handelt sich also bei diesen zwei Annahmen um die Frage, ob die Bipedie der Vögel noch vor ihrem Baumleben erworben wurde, oder ob dieselbe erst auf den Bäumen entstand?

Solange nun der relativ primitive Zustand im Metatarsus und Tarsus der Archaeornis unbekannt war, konnte man noch die erste Annahme mit gewisser Wahrscheinlichkeit verteidigen,

---

[1] Vgl. dessen Aufsatz „Ideas on the Origin of Flight" in „Proc. of the Zool. Soc. of London", 1907.

[2] Eine kurzgefasste Zusammenstellung dieser Tatsachen findet man bei Abel O. Palaeobiologie der Wirbeltiere, 1912, s. 349-355. Vgl. auch W. Branca, Fossile Flugtiere und Erwerb des Flugvermögens, 1908; L. Döderlein, Ueber die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren, in „Zoologische Jahrbücher", 1901; sowie F. Zschokke, Der Flug der Tiere, 1919.

[3] Als einen der wichtigsten Gründe für seine Hypothese führt v. Nopcsa gerade die damals fast allgemein geltende Behauptung an, dass die Hinterextremitäten der Archaeornithes „already perfectly bird-like" seien (a. a. O.)

[4] W. Branca betrachtet sie für die einzig mögliche, wenn „die allgemeine Annahme richtig sein sollte, dass die fliegenden Tiere aus Fallschirmtieren sich entwickelt haben" (a. a. O. s. 23).

jetzt betrachte ich sie aber für unhaltbar.[1] Es kann sich jetzt meines Erachtens nur darum handeln, zu entscheiden, ob sich die Bipedie der Vögel bereits beim Uebergang des vierfüssigen Ahnen des Fallschirmvogels in diesen ausbildete, oder erst beim Uebergange des Fallschirmvogels in die activ fliegende Protornis. Angesichts des relativ primitiven Zustandes im Metatarsus und Tarsus der Archaeornis halte ich diese letztere Möglichkeit für die wahrscheinlichere.[2]

Was die nähere Beschaffenheit des vierfüssigen Ahnen des Fallschirmvogels anbetrifft, so halte ich denselben, im Anschluss an Fürbringer, für ein mit Dunenfedern bedecktes eidechsenartiges Tier (Protoherpornis), da ich den ersten Grund für das Auftreten des Federkleides nur in dem durch (lokale) Klimaänderung veranlassten Bedürfniss des Wärmeschutzes erblicken kann.[3]

Im folgenden Schema will ich die drei ersten Entwicklungsstufen der Vögel, das vorstehend über dieselben Gesagte zusammenfassend und einige neue Details hinzufügend, übersichtlich zur Darstellung bringen.

Schema der drei ersten Entwicklungsstufen der Vögel.

1. Eidechsenartiger Urvogel *(Protoherpornis)*	Eidechsenartiger Schwanz. Wirbel biconcav Eidechsenartige Hände und Füsse mit voller Finger- und Phalangenzahl. Metacarpalia und Metatarsalia frei. Carpus und Tarsus zweireihig. Coracoid eidechsenartig. Sternum ohne Kiel. Mit Dunenfedern bedeckt.

[1] Bereits Pycraft hat die erste Annahme für unhaltbar betrachtet und die Richtigkeit der zweiten zu zeigen versucht. Vgl. seinen Aufsatz „The Origin of Birds" in „Knowledge and Scientific News", 1906, p. 531 s.

[2] Sollte sich die von W. Beebe gemachte Annahme eines vierflügeligen Fallschirmvogels bewahrheiten, so würde das nur ein Beweis mehr für die zweite Möglichkeit sein. Ueber diese Hypothese von Beebe vgl. W. K. Gregory, Theories of the Origin of Birds, in „Annals of the New York Acad. of. Sci." 1916, p. 35 s.

[3] M. Fürbringer hat bekanntlich in seinem grossen Werke „Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel", dieser Fundgrube morphologischen und allgemein-biologischen Wissens, folgende Stufen in der Entwicklung der Vögel unterschieden:

1. *Protoherpornithes*, quadrupede Urkriechvögel mit ganz primitivem Dunenkleid;
2. *Protaptenornithes*, bipede fluglose Urvögel;
3. *Protoptenornithes*, Urflugvögel von denen Archaeopteryx (resp. Archaeornithes) einen Typus darstellt;
4. *Deuteroptenornithes*, höhere Flugvögel (Beispiel: Ichthyornis);
5. *Deuteraptenornithes*, höhere fluglose Vögel (Ratiten);
6. *Tritoptenornithes*, höhere Flugvögel (moderne Carinaten);
7. *Tritaptenornithes*, flug ose Carinaten (Impennes, Dididae etc.)

Vgl. a. a. O. Bd. II, s. 1518 und s. 1563 f.

2. Fallschirmvogel *(Alexiptotornis)**	Eidechsenartiger Schwanz mit Contourfedern. Vorderextremitäten (auch Hinterextremitäten?) mit Contourfedern. Wirbel biconcav. An Händen der fünfte Finger rudimentär. Füsse fünfzehig mit nach hinten gewendeter erster Zehe. Metacarpalia und Metatarsalia frei. Carpus und Tarsus zweireihig. Coracoid reptilienartig. Sternum ohne Kiel. Claviculae getrennt. Zwei Sacralwirbel.
3. Flugfähiger Urvogel *(Protornis)*	Langer Schwanz mit Contourfedern. Vorderextremitäten mit an den Phalangen des Mittelfingers und dem Unterarm befestigten Contourfedern. Wirbel biconcav. An Händen der vierte Finger rudimentär. An Füssen die fünfte Zehe rudimentär. Metacarpalia und Metatarsalia frei. Carpus und Tarsus zweireihig. Coracoid mehr reptilien- als ratitenartig. Scapula und Coracoid unverwachsen. Sternum ohne Kiel. Claviculae getrennt. Becken mit Pubes- und Ischia-Symphyse und nach abwärts herabhängenden Ischia und Pubes.

9.

In Bezug auf den Ursprung der Ratiten sind bisher drei Annahmen gemacht worden:

1. Die Ratiten besassen nie ein actives Flugvermögen und ihr Reptilienursprung ist verschieden von dem der Carinaten (Wiedersheim u. a.);

2. Die Ratiten besassen nie ein actives Flugvermögen, sie stammen aber von derselben Reptilgruppe ab, von der die Carinaten abstammen (Marsh, Dames u. a.);

3. Die Ratiten stammen von flugfähigen Carinaten ab (Fürbringer u. a.).

Auf Grund des von uns festgestellten Gattungsunterschieds der beiden Exemplare der Archaeornithes und auf Grund der Ratitennatur der Archaeopteryx sind wir aber berechtigt noch die folgende vierte Annahme hinzuzufügen:

4. Die fluglosen Ratiten stammen von flugfähigen Ratiten ab.

Während nun auf Grund der ersten, der zweiten und der vierten Annahme die Ratiten als eine natürliche Gruppe zu betrachten sind, kann man ihnen diese Natürlichkeit auf Grund der dritten Annahme absprechen, wie dies in der Tat von Fürbringer (und nach ihm von vielen anderen) geschehen ist.

Wir wollen zunächst die zwei ersten Annahmen kurz besprechen.

---

* Von: τὸ ἀλεξίπτωτον, Fallschirm (neugriechisch) und ἡ ὄρνις, Vogel.

Die erste Annahme, die Annahme von dem diphyletischen Ursprung der Vögel, kann nach unserer heutigen Kenntnis der Vogelanatomie wohl nicht mehr ernstlich in Betracht kommen[1].

Die zweite Annahme (in ihrem ersten Teil) war nur solange möglich, solange die Ratitennatur der Archaeopteryx unbekannt war. Das ratitenartige Coracoid, das Fehlen einer Beziehung der Clavicula zu der tuberositas coracoidalis des Coracoids[2] und die Pubessymphyse sind in der Tat so ausgesprochene ratitenartige Merkmale der Archaeopteryx, dass man sie auch dann zu den Ratiten eher als zu den Carinaten zählen müsste, wenn sie ein gekieltes Sternum besitzen sollte, was jedoch, wie wir sahen, höchst unwahrscheinlich ist. Da die Archaeopteryx aber unzweifelhaft actives Flugvermögen besessen, so ist durch ihre Existenz die zweite Annahme widerlegt.

Es bleibt uns also nur die Wahl zwischen der dritten und der vierten Annahme übrig. Diese Wahl ist nicht schwer zu treffen: durch die Ratitennatur der Archaeopteryx ist die dritte Annahme in Wahrheit jeder Notwendigkeit entkleidet. Denn diese Annahme konnte man nur solange machen, solange das Beispiel einer flugfähigen Ratite unbekannt war und die Existenz eines solchen Gebildes sogar für unmöglich galt. Da jedoch der Uebergang einer flugfähigen in eine fluglose Ratite ein viel einfacherer Vorgang ist als der Uebergang einer flugfähigen Carinate in eine fluglose Ratite, so ist die Annahme jenes ersten Ueberganges als die viel wahrscheinlichere der zweiten entschieden vorzuziehen.[3]

---

[1] Bereits Marsch, Seeley und Dames äussern sich in diesem Sinne (vgl. Dames 1, s. 76 ff.). Vergl, auch Fürbringer M., a. a. O. Bd. II, s. 1491 und 1504, sowie Beddard Fr., The Structure and classification od Birds, 1898, p. 495.

[2] Wie es in dieser Hinsicht mit der Archaeornis steht, ist schwer zu sagen, nach dem links auf der Oberseite der Platte nahe dem proximalen Ende der linken Scapula liegenden Claviculafragment zu urteilen (vgl. Taf. II, Fig. 3), stand die Clavicula wahrscheinlich sowohl mit der Scapula wie mit dem Acrocoracoid in Verbindung.

[3] Die morphologischen Schwierigkeiten, die in der Annahme eines Uebergangs der flugfähigen Carinaten in die fluglosen Ratiten liegen, hat auch Fürbringer selbst teilweise anerkannt. So wenn er auf gewisse Muskelbildungen verweist, welche bei den Ratiten eine primitivere Configuration als die ihnen homologen Muskeln der Carinaten aufweisen (a. a. O., Bd. II. s. 1502 f). So wenn er auf die Verbindung der Clavicula mit dem Acrocoracoid auch bei den fluglosen Carinaten hinweist, während dieser Contact bei den Ratiten ausnahmslos fehlt (a. a. O. Bd. II, s. 1501) u. s. w. Diese Schwierigkeiten nötigen Fürbringer zum Eingeständniss, dass die flugfähigen Carinaten, von denen die Ratiten abstammen, bedeutend primitiver waren als die lebenden und dass ihre „noch wenig fixierten Skelet- und Muskel - Configurationen eine gründlichere Rückbildung ermöglichte, als z. B. bei jenen später fluglos gewordenen Vögeln, welche..... an Formen anknüpften, die im Grossen und Ganzen mit noch lebenden Vögeln übereinkommen“ (a. a. O., Bd. II. s. 1505).

Sind aber die flugfähigen Carinaten, von denen nach Fürbringer die Ratiten abstammen, viel primitiver zu denken als die lebenden, warum hätten dann die flugfähigen Ratiten wie die Archaeopteryx nicht die Ahnen per fluglosen Ratiten sein können?

Die Wahrheit der vierten Annahme wird auch indirekt durch die Existenz der cretacäischen Hesperornis und Ichthyornis bestätigt. Morphologisch ist die Hesperornis unzweifelhaft als eine Ratite zu characterisieren, da sie ratitenartiges Coracoid und kielloses Sternum besitzt[1], während die Carinatennatur der Ichthyornis auf Grund ihres carinatenartigen Coracoids und ihres gekielten Sternums, im Zusammenhang mit der vollentwickelten Flügelextremität, feststeht. Wie wir nun alles Recht haben, zwischen der cretacäischen Ichthyornis und der jurassischen Archaeornis eine Anzahl von Zwischenformen uns zu denken, durch die der Carinatenstamm bis zur Archaeornis zurückgeht, so liegt auch keine Schwierigkeit in der Voraussetzung, dass zwischen Hesperornis und Archaeopteryx eine Anzahl von Zwischenformen liege, die den Ratitenstamm bis zur Archaeopteryx zurückgehen lässt[2].

Haben wir so die vierte Annahme als die viel wahrscheinlichere für richtig anzuerkennen, dann entfällt auch jeder Grund für die Behauptung. dass die Ratiten keine natürliche Gruppe bilden. Denn gehen die Ratiten über die Hesperornis bis auf die Archaeopteryx (genauer bis auf die Archaeopterygidae) und die Carinaten über die Ichthyornis bis auf die Archaerornis (genauer bis auf die Archaeornithidae) zurück, dann können wir die Natürlichkeit der Ratitengruppe ebenso wenig in Abrede stellen wie die der Carinatengruppe: in diesem Falle haben ja beide Gruppen gleichermassen, jede für sich, einen monophyletischen Ursprung und beide gleiches geologisches Alter[3].

---

[1] Die Ratitennatur der Hesperornis wurde von älteren Anatomen fast ausnahmslos anerkannt (so von Marsh, Dames etc., auch von Fürbringer selbst). Erst bei neueren Anatomen, bei denen der genealogische Standpunkt den klaren morphologischen Tatbestand verdunkelt hat, kam es in Mode von der Carinatennatur der Hesperornis zu sprechen.

[2] Damit will ich nicht behaupten, dass die Archaeopteryx den direkten Vorfahr der Hesperornis bildet, denn das Getrenntsein der Scapula von dem Coracoid sowie die getrennten Claviculae bei der Hesperornis bilden eine Schwierigkeit für diese Annahme. Wenn aber bei der Protornis diese beiden Knochenpaare ebenfalls getrennt waren (wie wir das vorausgesetzt haben), dann wird eine Ableitung der Hesperornis von einer zwichen Archaeopteryx und Protornis liegenden Zwischenform (die wir aber der Familie der Archaeopterygidae zuzuzählen haben) keine Schwierigkeit bereiten. Dass von der Hesperornis keine der lebenden Ratitenformen abzuleiten ist, ist zu bekannt um besonders erörtert zu werden. Die Bedeutung der Hesperornis für die Ableitung der modernen Ratiten von der jurassischen Archaeopteryx liegt nur darin, dass sie uns eben die Existenz der Ratiten in der Kreidezeit bezeugt.

[3] Dass die modernen Carinaten eine wohldefinierte natürliche Gruppe bilden, wird meistens auch von denjenigen Morphologen und Biologen anerkannt, die den Ratiten diesen Charakter absprechen. Nur Fürbringer, in den abschliessenden Kapiteln seines Werkes, hat, indem er den genealogischen Standpunkt zu sehr betonte und den Differentialcharakter gewisser die Carinaten von den Ratiten unterscheidender morphologischer

Wir können somit an der Natürlichkeit der Ratitengruppe nicht zweifeln.[1]

10.

Die klassifikatorischen Consequenzen, die sich aus unseren Erörterungen in den beiden vorigen Paragraphen ergeben, wollen wir nunmehr in folgenden drei Schemen zum Ausdruck bringen.

I.

Schema der vier Entwicklungsstufen des Vogelstammes.

1.

Protoherpornithes *(Protoherpornis, Alexiptotornis).*

2.

Archaeornithes *(Protornis, Archaeopteryx, Archaeornis).*

3.

Odontornithes *(Hesperornis, Ichthyornis, Apatornis).*

4.

Euornithes *(Ratitae, Carinatae)*

II.

Schema der zwei Entwicklungshauptstufen des Vogelstammes.

1.

Saururae *(Protoherpornithes, Archaeornithes).*

2.

Ornithurae *(Odontornithes, Euornithes).*

Merkmale (insbesondere der Crista sterni) abzuschwächen suchte, auch den Carinaten den Charakter einer natürlichen Gruppe abgesprochen. Nach ihm bilden erst die die beiden künstlichen Gruppen der Ratiten und der Carinaten umfassenden *Ornithurae* den älteren *Saururaen* gegenüber eine natürliche Gruppe (eine Subklasse) des Vogelstammes. Vgl. a. a. O., Bd. II, s. 1558 f. und s. 1565 im Zusammenhang mit s. 1480-1504.

[1] Mit der Anerkennung der Natürlichkeit der Ratitengruppe entfallen alle die Schlussfolgerungen über die Verwandtschaft der Ratiten mit einzelnen Carinatenfamilien, die Fürbringer gemacht hat (a. a. O. Bd II, s. 1506-1518) und die entsprechenden Aehnlichkeiten (z. B. diejenigen zwischen den Hesperornithidae und Colymbopodicipidae) sind als auf blosser Convergenz beruhend zu betrachten. Auch die Zeitfolge der Entstehung einzelner Ratitenfamilien muss als eine von der von Fürbringer behaupteten verschiedene angesehen werden.

III.

Schema der vier morphologischen Haupttypen (der vier Unterklassen) des Vogelstammes.

1. Protoherpornithes	a) *Protoherpornis.* b) *Alexiptotornis.*
2. Protornithes	*Protornis*
3. Ratitae	a) *Urratiten (Archaeopteryx).* b) *Zahntragende Ratiten (Hesperornis).* c) *Zahnlose (moderne) Ratiten.*
4. Carinatae	a) *Urcarinaten (Archaeornis).* b) *Zahntragende Carinaten (Ichthyornis, Apatornis).* c) *Zahnlose (moderne) Carinaten.*

Wie man sieht, in den beiden ersten Schemen sind die Entwicklungsstufen des Vogelstammes zur Darstellung gebracht worden, indem in dem zweiten Schema die zwei ersten Stufen des ersten Schemas zu der Hauptstufe der *Saururae* und die zwei letzten zu der Hauptstufe der *Ornithurae* zusammengefasst wurden. Im dritten Schema dagegen glaube ich eine rationelle Einteilung des Vogelstammes, unter Hinzuziehung der beiden hypothetischen Typen der Protoherp- und der Protornithes, auf Grund rein morphologischer Merkmale vorgebracht zu haben. Eine nähere Erörterung der Schemen halte ich für überflüssig.

11.

Am Schlusse dieser Abhandlung will ich die acht in diesem Abschnitte erörterten Sätze noch einmal, und zwar diesmal in berichtigter und vervollständigter Form, wiederholen.

1. Die Vögel stammen unzweifelhaft von den Reptilien ab;

2. Der Reptilienvorfahr der Vögel ist in einer primitiven Gruppe der Lacertilia zu suchen;

3. Die Aehnlichkeiten zwischen Vögeln einerseits, Dinosauria und Pterosauria anderseits beruhen auf Convergenz;

4. Die Archaeopteryx ist sowohl in ihrem Becken- wie in ihrem Schultergürtel primitiver als die Archaeornis, diese aber in ihrem Carpus und Tarsus primitiver als jene;

5. Die Archaeopteryx stellt einen generalisierteren Vogeltypus dar als die Archaeornis, beide sind sie aber gemischte Vogeltypen;

6. Die Archaeopteryx steht näher als die Archaeornis jenem generalisierten Vogeltypus (der hypothetischen Protornis), aus dem sich sowohl die Ratiten wie die Carinaten entwickelt haben;

7. Das Auseinandergehen des Vogelstammes in die beiden Abteilungen der Ratiten und der Carinaten, die beide als näturliche Gruppen zu betrachten sind, begann schon in der Jurazeit, indem die Archaeopteryx eine Urratite und die Archaeornis eine Urcarinate darstellt; und

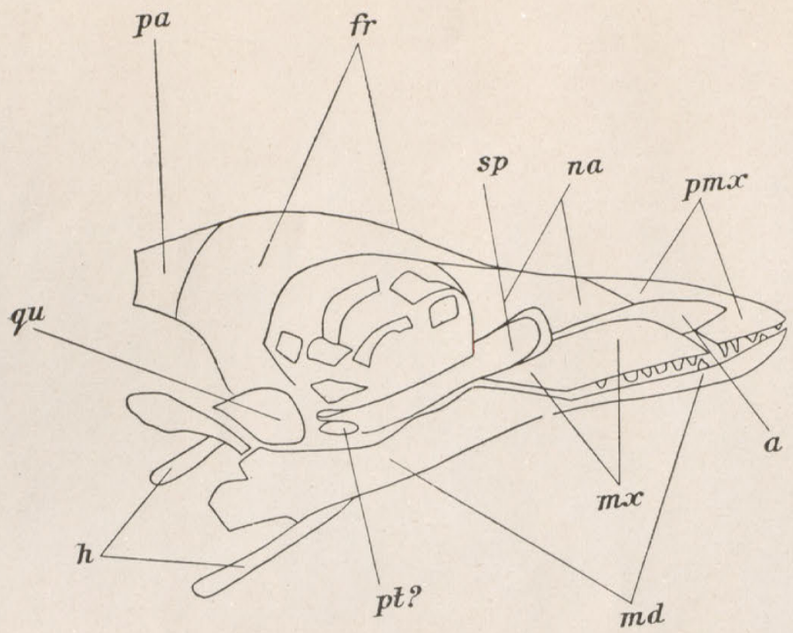
8. Dies Auseinandergehen wurde in der Kreidezeit noch mehr potenciert, indem Hesperornis in der Richtung der Ratiten- und Ichthyornis in derjenigen der Carinateinentwicklung liegt.

Tafel II

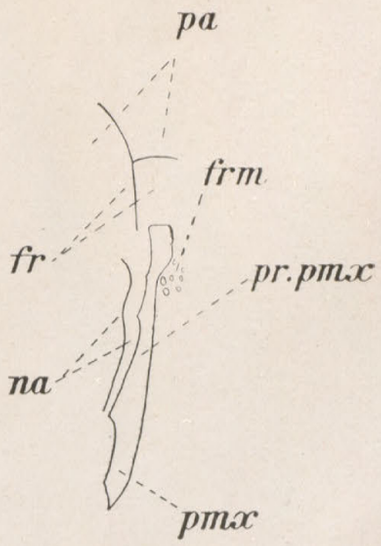
Fig. 1. — *Schädel der Archaeornis*, Oberseite, zweimal vergrössert. — qu, Quadratum; h, Hyoideum; pt, Pterygoideum?; md, Unterkiefer; mx, Oberkiefer; a, Nasenöffnung; pmx, Zwischenkiefer; na, Nasale; sp, medianes Septum in der mittleren Oeffnung; fr, Frontale; pa, Parietale.

Fig. 2. — *Schädel der Archaeornis*, Vorderseite, natürliche Grösse. — pa, Parietale; fr, Frontale; na, Nasale; pmx, Zwischenkiefer; pr. pmx, aufsteigender Ast des Zwischenkiefers; frm, Poren im Frontalbein.

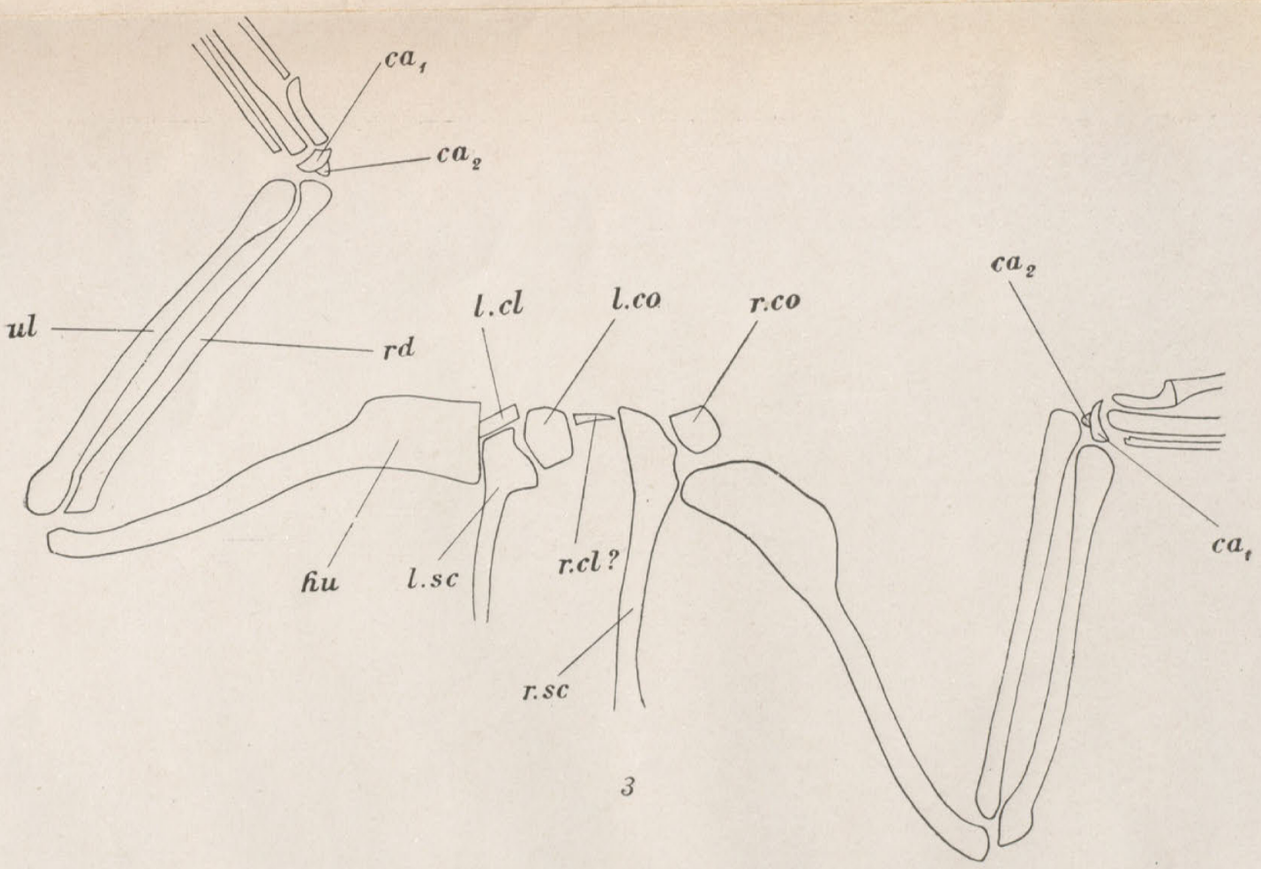
Fig. 3. — *Vorderextremitäten und Schultergürtel der Archaeornis* — ca_1, der grosse Carpalknochen; ca_2, der kleine Carpalknochen; ul, Ulna; rd, Radius; hu, Humerus; l. cl, Fragment der linken Clavicula; r. cl, Fragment der rechten Clavicula?; l. sc, linke Scapula; r. sc, rechte Scapula; l. co, Acrocoracoid des linken Coracoid; r. co, Acrocoracoid des rechten Coracoid.


pa
fr
sp
na
pmx
qu
a
mx
h
pt?
md

1


pa
frm
fr
pr.pmx
na
pmx

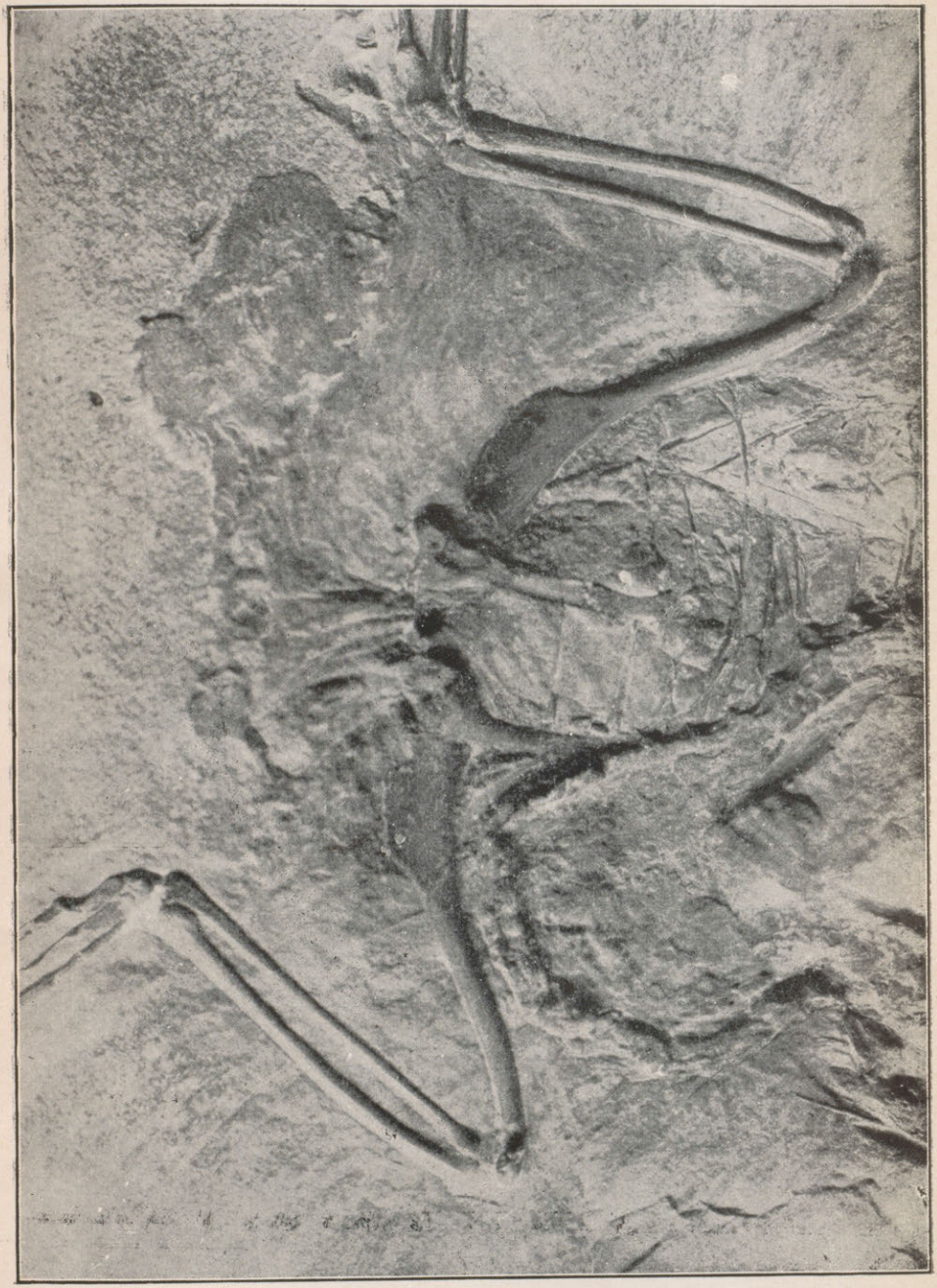
2


ca1
ca2
ul
rd
l.cl
l.co
r.co
ca2
hu
l.sc
r.cl?
ca1
r.sc

3

Tafel III

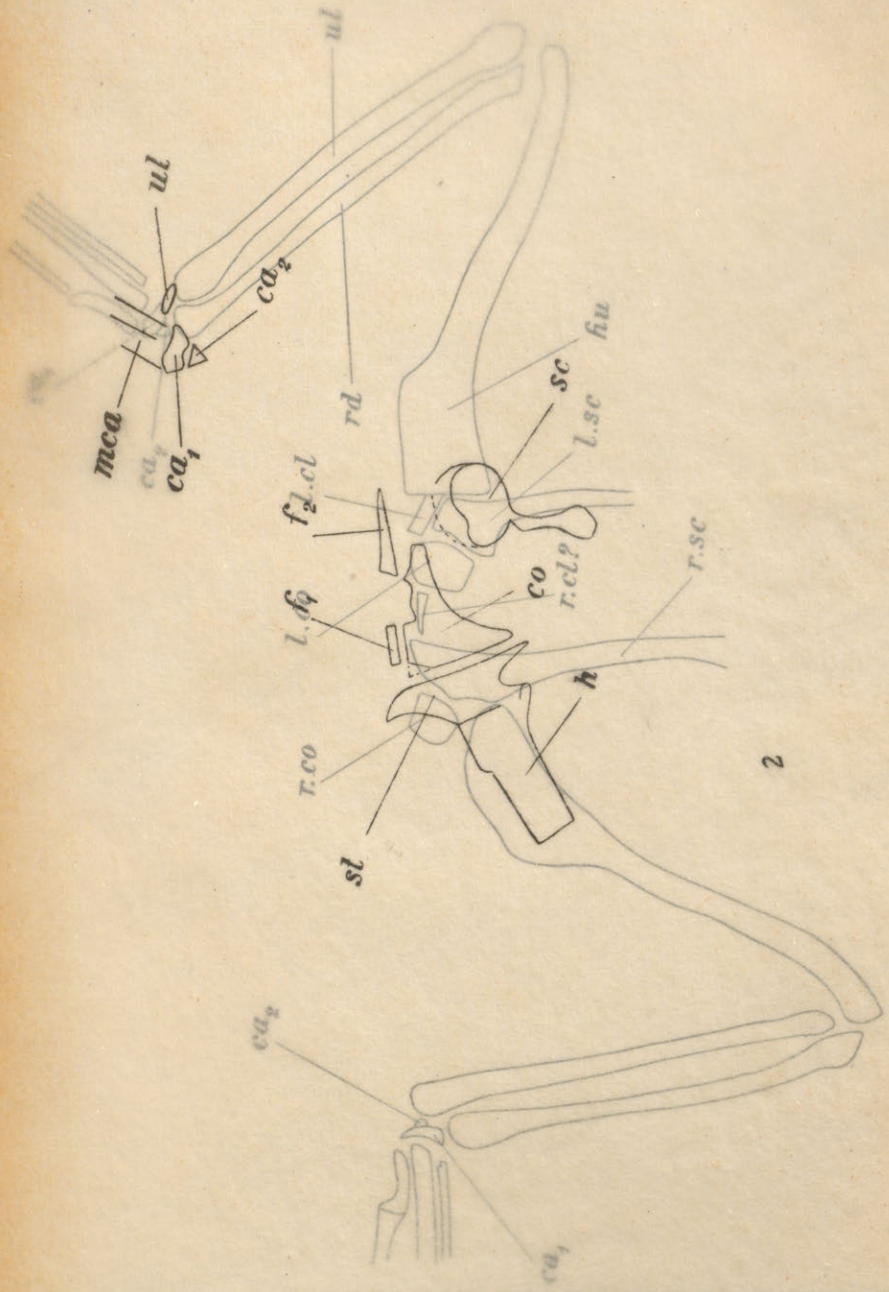
Photographie der Vorderextremitäten und des Schultergürtels der Archaeornis, Oberseite, natürliche Grösse.



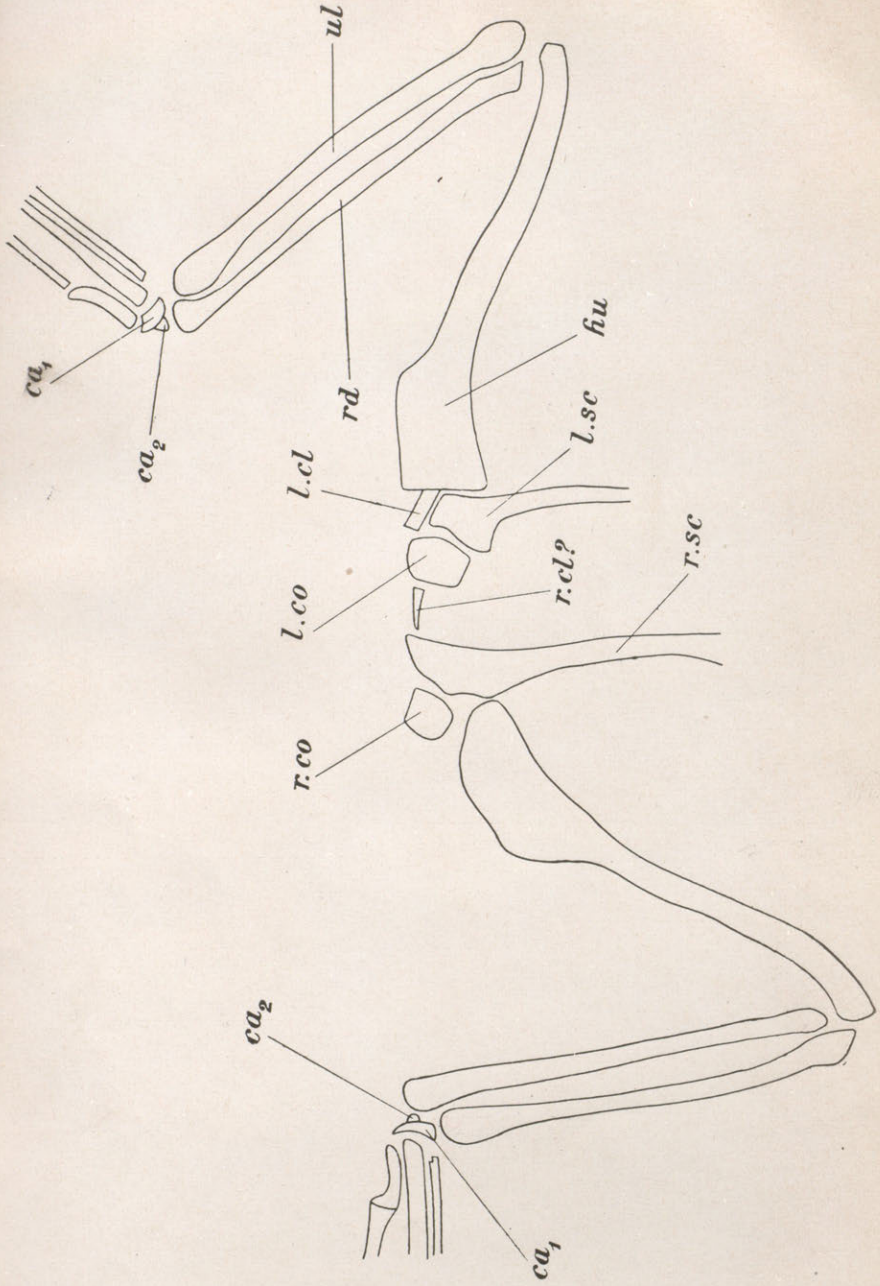
Tafel IV

Fig. 1. — *Vorderextremitäten und Schultergürtel der Archaeornis,* Oberseite wie sie, von unten gesehen, erscheinen würde; natürliche Grösse. — Bezeichnungen wie in Fig. 3, Taf. II.

Fig. 2. — *Schultergürtel und Teile der Vorderextremitäten von Archaeornis,* Unterseite, natürliche Grösse. — h, Fragment des rechten Humerus; st, Fragment des Sternums; co, Fragment des rechten Coracoid; sc, linke Scapula; f_1, f_2, Fragmente der Furcula; ca_1, der grosse Carpalknochen der linken Seite; ca_2, der kleine Carpalknochen der linken Seite; ul, Ulna; mca, Metacarpalia.


ul
ul
cd_2
mca
ca_1
cd_2
rd
hu
sc
l.sc
f_2.cl
l.cl
co
r.cl?
r.sc
h
r.co
sl
2
cd_2
ca_1

1



1

m
m
m
cd
cd
cd
cd
1

Tafel V

Fig. 1. — *Coracoid- und Sternumfragment der Archaeornis in ihrem gegenwärtigen Zustand,* natürliche Grösse. — h, rechter Humerus; st, Fragment der rechten Sternalhälfte; co, Fragment des rechten Coracoids; f_1, f_2, Fragmente der Furcula.

Fig. 2. — *Coracoid- und Sternumfragment der Archaeornis nach Dames,* natürliche Grösse (aus *Dames* 2, Fig. 1). — s, Querdurchschnitt durch das Brustbein; c, distales Ende des linken Coracoid von der Unterseite; f_1, Querdurchschuist des rechten; f_2, des linken Furculaastes; h, rechter Humerus von der Unterseite.

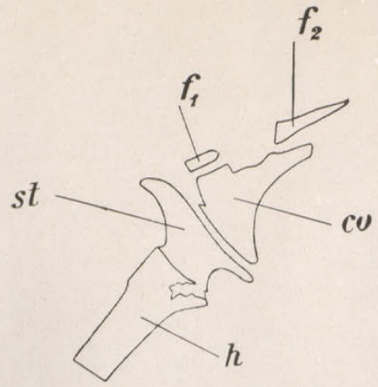
Fig. 3. — *Photographie der Unterseite der Platte mit dem Coracoid- und Sternumfragment der Archaeornis,* natürliche Grösse.

Fig. 4. — *Das Coracoid der Hausente,* natürliche Grösse. — co, rechtes Coracoid von der Ventralseite gesehen; pr. l, processus lateralis; pr. prc, processus procoracoideus; tu. cor., tuberculum coracoidale; tu. gl, tuberculum glenoidale; fs. gl, fossa glenoidalis.

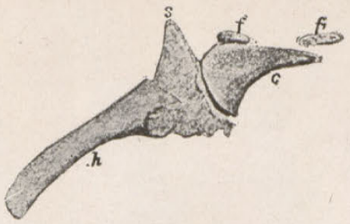
Fig. 5. — *Vorderansicht des rechten Stultergürtels von Struthio,* $^1/_4$ nat. Grösse. — co, Coracoid; fen. cor, fenestra coracoidalis; tu gl, tuberculum glenoidale; fs. gl, fossa glenoidalis; prc (+ mcr), Procoroid (und Mesocoracoid); tub. prc, tuberculum procoracoidale (processus coraco-scapularis?); acr. sc, acromion scapulae; sc, Scapula.

Fig. 6. — *Reconstruktion des Coracoids von Archaeornis,* natürliche Grösse, — co, rechtes Coracoid von der Ventralseite gesehen; pr. l, processus lateralis; pr. prc, processus procoracoideus (hypothetisch); tu. cor, tuberculum coracoidale; tuberculum glenoidale (hypothetisch).

Fig. 7. — *Reconstruktion des Sternums von Archaeornis,* nat. Grösse. — st_1, rechte Sternalhälfte (ergänzt); st_2, linke Sternalhälfte (hypothetisch); pr. l. a, processus lateralis anterior; cr. st.?, Brustbeinkiel (hypothetisch); fr., Vordergrube des Sternum (ergänzt).

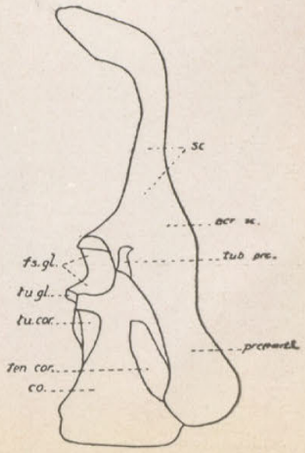

f_2
f_1
st
co
h

1

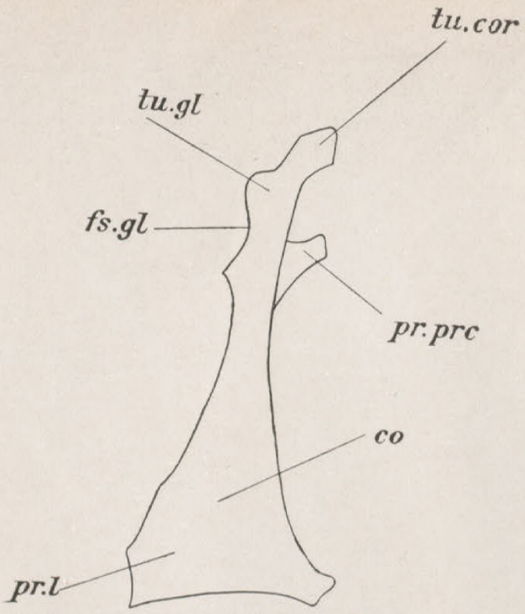

s
f
fr
c
h

2

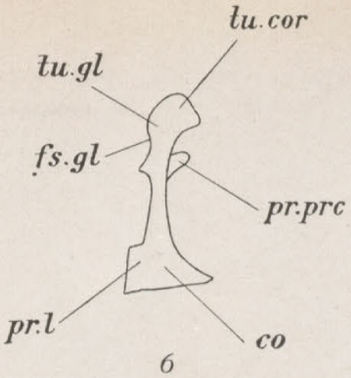
3


sc
acr sc.
fs.gl.
tub prc.
tu.gl.
tu.cor.
tem cor.
co.

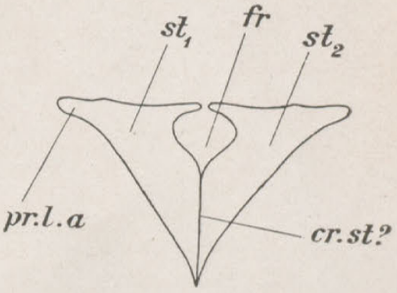
5


tu.cor
tu.gl
fs.gl
pr.prc
co
pr.l

4


tu.cor
tu.gl
fs.gl
pr.prc
pr.l
co

6


st_1
fr
st_2
pr.l.a
cr.st?

7

Tafel VI

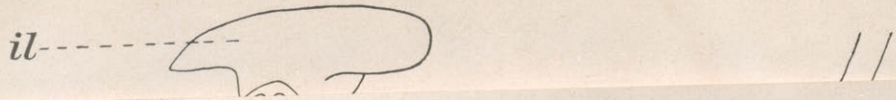
Fig. 1. — *Beckengürtel der Archaeornis in seinem gegenwärtigen Zustand*, nat. Grösse. — il, Ilium; is, Ischium; pu, Pubis; fe, Femur.

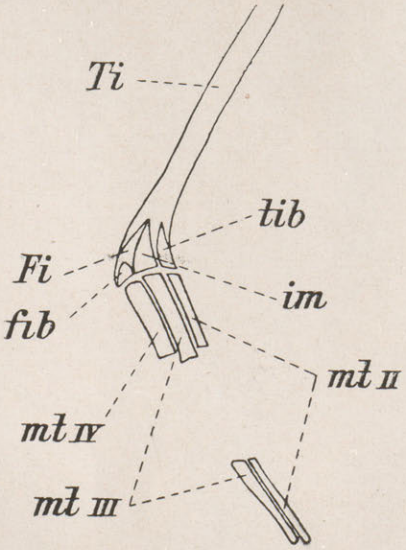
Fig. 2. — *Beckengürtel der Archaeornis nach Dames*, nat. Grösse (aus *Dames* 2, Fig. 2). — il Ilium; is Ischium; pu Puhis; fe Femur.

Fig. 3. — *Rechter Fuss zusammen mit dem distalen Ende der rechten Tibia von Archaeornis*, Aussenseite, nat. Grösse. — Ti, Tibia; Fi, Fibula; fib, fibulare; mt. III, Metatarsale III; mt. IV, Metatarsale IV; II, Fragment einer Phalange des zweiten Fingers; III, der dritte Finger; IV, der vierte Finger.

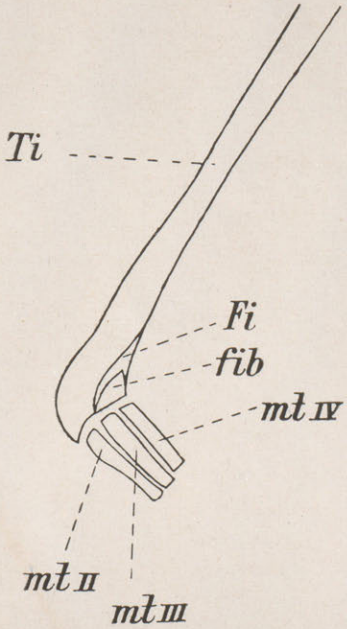
Fig. 4. — *Metatarsus des rechten Fusses zusammen mit dem distalen Ende der rechten Tibia von Archaeornis*, Vorderseite, nat. Grösse. — Ti, Tibia; Fi, Fibula; tib, tibiale; im, intermedium; fib, fibulare; mt. II, Metatarsale II; mt III, Metatarsale III; mt IV, Metatarsale IV.

Fig. 5. — *Proximaler Teil des rechten Metatarsus zusammen mit dem distalen Ende der rechten Tibia von Archaeornis*, Hinterseite, nat. Grösse. — Ti, Tibia; Fi, Fibula; fib, fibulare; mt II, Fragment von Metatarsale II; mt III, Fragment von Metatarsale III; mt IV, Fragment von Metatarsale IV.


il



4

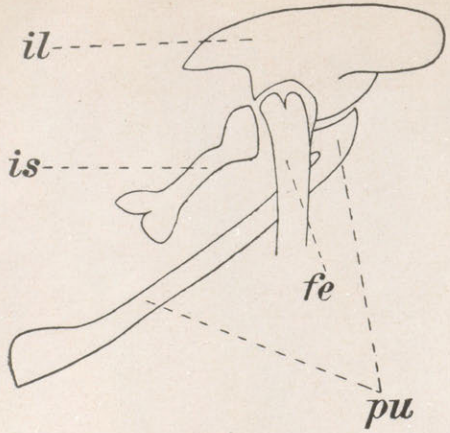


5

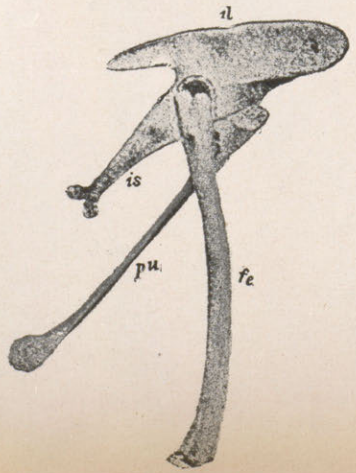
I
stand,
I
(aus *D*
I
Tibia v
fib, fib
ment e
vierte

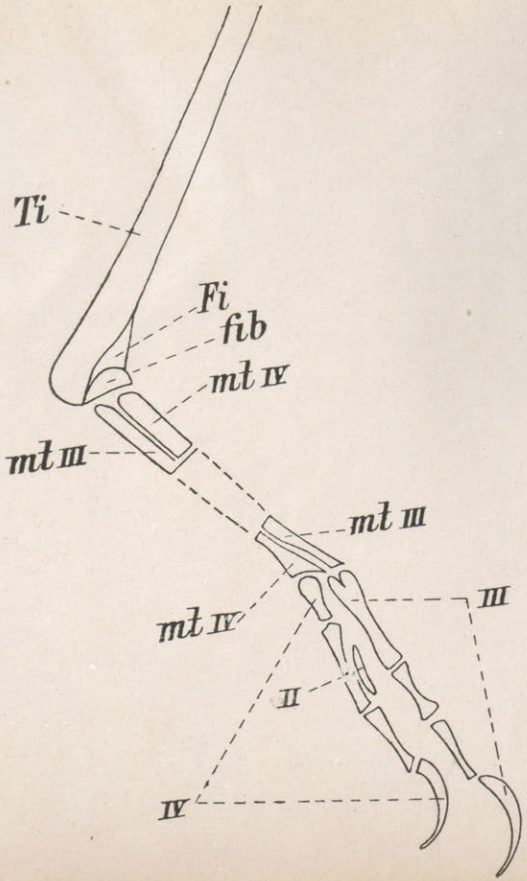
Ende d
Tibia;
sale II

distale
— Ti,
mt III,



1





3

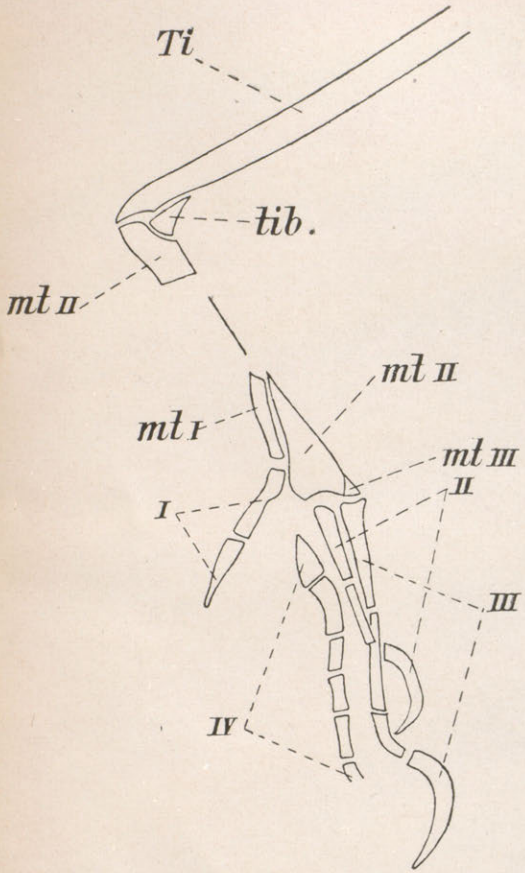
Tafel VII

Fig. 1 — *Linker Fuss zusammen mit dem distalen Ende der linken Tibia von Archaeornis*, Innenseite, nat. Grösse. — Ti, Tibia; tib, tibiale; mt I, Metatarsale I; mt II, Metatarsale II; mt III, Metatarsale III; I, erster Finger; II, zweiter Ffnger; III, dritter Finger; IV, vierter Finger (die zweite Phalange dieses vierten Fingers scheint aus zwei Bruchstücken zu bestehen).

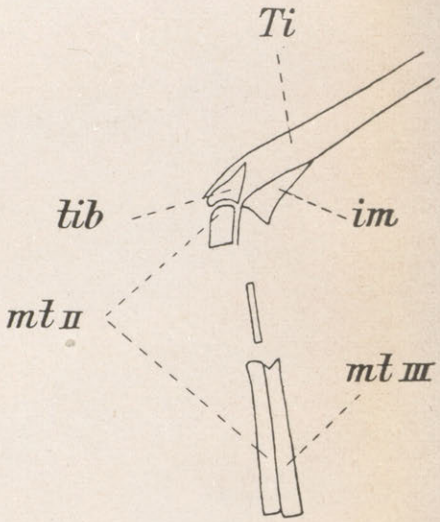
Fig. 2. — *Metatarsus des linken Fusses zusammen mit dem distalen Ende der linken Tibia*, Vordeseite, nat. Grösse. — Ti, Tibia; tib. tibiale; im, intermedium; mt II, Metatarsale II; mt III, Fragment von Metatarsale III.

Fig. 3. — *Metatarsus des linken Fusses zusammen mit dem distalen Ende der linken Tibia von Archaeopteryx*, Vorderseite, nat. Grösse. — l. Ti, linke Tibia; Fib, Fibula; im, intermedium; mt. II, Metatarsale II; mt III, Metatarsale III; mt IV, Metatarsale IV.

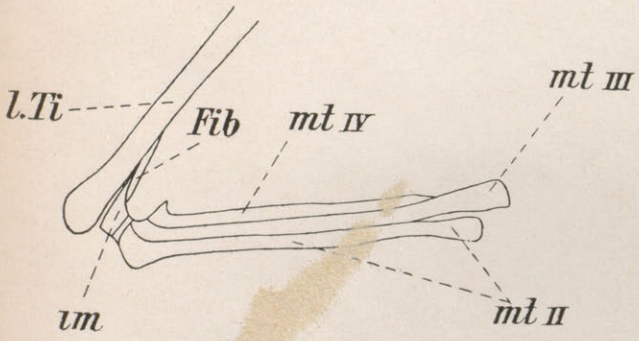
Fig. 4. — *Distaler Teil der rechten Tibia von Archaeopteryx*, Aussenseite, nat. Grösse.


Ti
tib.
mt II
mt II
mt I
mt III
II
I
III
IV

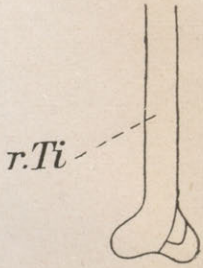
1


Ti
tib
im
mt II
mt III

2


l.Ti
Fib
mt IV
mt III
im
mt II

3


r.Ti

4