

Vogelfedern und Vogelflug

3. Belegen Fossilfunde eine Evolution?

Reinhard Junker

Dieses PDF-Dokument enthält Anmerkungen mit weiteren Belegen und Originalzitate, das komplette Literaturverzeichnis und ausführlichere Beschreibungen der Gattungen mit Flaum und mit echten Federn.

1. Anmerkungen mit weiteren Belegen und Zitaten

- 1 „The phylogenetic placement of the Alvarezsauridae is controversial. Alvarezsaurids are highly specialized creatures and the rapid rate of new discoveries of early birds and non-avian maniraptoriforms has kept phylogenetic hypotheses about this segment of theropod evolution highly dynamic“ (SCHWEITZER et al. 1999, 154).
- 2 „[C]omplex integumentary appendages formed by hierarchical branches of rachis, barbs, and barbules which are composed of F-keratins and grow from a follicle. Such a structure is characteristic of a set of unique biochemical, morphological, and developmental features“ (CHUONG et al. 2003). Über diese summarische Definition hinaus stellen CHUONG et al. (2003, 42) folgende Kriterien zusammen: „1) possessing actively proliferating cells in the proximal follicle for proximo-distal growth mode; 2) forming hierarchical branches of rachis, barbs, and barbules, with barbs formed by differential cell death and bilaterally or radially symmetric; 3) having a follicle structure, with mesenchyme core during development; 4) when mature, consisting of epithelia without mesenchyme core and with two sides of the vane facing the previous basal and supra-basal layers, respectively; and 5) having stem cells and dermal papilla in the follicle and hence the ability to molt and regenerate“ (CHUONG et al. 2003, 42).
- 3 Außerdem meint WELLNHOFER (2002, 475): „Die am einfachsten gebauten Federn bei rezenten Vögeln sind modifizierte Borstenfedern. Es sind einfache, hohle Röhren, die oberflächlich an Säugerhaare erinnern. Ob aber die ähnlich aussehenden Filamente von *Sinosauropteryx* oder *Sinornithosaurus* diesen entsprechen, oder ob sie als ‘Protofedern’ bezeichnet werden können, ist nicht zu entscheiden.“
- 4 Weitere ähnlich lautende Einschätzungen: „Bei *Archaeopteryx* waren die Federn bereits ‘fertig’, entsprachen doch seine Schwung- und Schwanzfedern denen heutiger Vögel. Ihre aerodynamisch bedingte, asymmetrische Form, ihre Länge und Anordnung zu einer Flügelfläche lässt keinen Zweifel daran, dass *Archaeopteryx* bereits flugfähig war“ (WELLNHOFER 2002, 466). „Feathers first appear in the fossil record in *Archaeopteryx* in completely modern form“ (PRUM 1999, 291). „Die Schwungfedern entsprechen der bei *Archaeopteryx* schon bekannten, typisch vogelartigen Ausbildung und Anordnung, was auf relativ gute Flugleistungen schließen lässt“ (WELLNHOFER 2000, 4 über *A. bavarica*). „The closed pennaceous structure of the remiges and retrices of *Archaeopteryx* demonstrates an entirely modern morphology. ... Thus the oldest known fossil feathers give no more clues as to the ancestral morphology and ultimate origin of feathers than do the feathers of extant birds“ (PRUM & BRUSH 2002, 262).
- 5 Mit dieser Untersuchungsmethode kann viel besser als bisher der Körperumriss und das die Knochen umgebende Gewebe sichtbar gemacht werden.
- 6 So argumentiert PETERS (2001, 400): „Diese Federn haben offenbar eine dicht geschlossene Fahne. Nach unseren obigen Überlegungen bietet nur der Flug die nötigen Selektionsdrucke für eine

- solche Bildung. Der Schluss liegt demnach sehr nahe, dass es sich hier um sekundär flugunfähige Vögel handelt, deren Federn noch nicht wieder ihre feste Struktur völlig verloren haben.“ MARTIN & CZERKAS (2000, 691) halten *Protarchaeopteryx* aufgrund der großen Hand dennoch für begrenzt flugfähig; und diese Gattung sei aufgrund der typisch vogelartigen taillierten Zähne, des verkürzten Schwanzes und der Fibula sowie des gegenständigen Hallux fast sicher ein Vogel gewesen (ebenso MARTIN 2004). FEDUCCIA (2012, 175) ist der Auffassung, dass die Merkmale von *Protarchaeopteryx* (ebenso wie von *Caudipteryx*) bestens in das Muster von Flugunfähigkeit aufgrund von Pädomorphose passe, wie es Gavin de Beer bei Ratiten gezeigt habe.
- 7 In *Caudipteryx*, remiges are preserved along metacarpal II, phalanx II-1, and the base of phalanx II-2 and also appear to be along the forearms. The longest remex is about 160 mm long in IVPP V 12344 with an about-150-mm-long femur. The remiges have symmetrical vanes on either side of the rachis. As in *Protarchaeopteryx*, rectrices are attached to posterior caudal vertebrae“ (XU & GUO 2009, 316).
 - 8 „An examination of the living families of birds shows a significant correlation between the absence of ulnar papillae and the loss and/or reduction in volancy, even though some strong flyers lack papillae (TURNER et al. 2007, 7). This raises the possibility that ulnar papillar reduction or absence in large-bodied derived dromaeosaurids reflects loss of aerodynamic capabilities from the clade’s ancestral members. Quill knobs in *Velociraptor* could reflect retention of feathers from smaller possibly volant ancestors, but such feathers may have had other functions“ (TURNER et al. 2007).
 - 9 „... some paravians that evolved flightworthy plumage of large wings composed of asymmetrical feathers (such as *Microraptor* and perhaps other taxa that await discovery) evolved flight in parallel to flight in birds. This latter hypothesis is bolstered by the recent realization that flight probably evolved multiple times within maniraptoran dinosaurs, enabled by structures other than feathered wings: the enigmatic maniraptoran clade Scansoriopterygidae also evolved gliding flight through the use of fleshy patagia similar to flying squirrels. If derived bird-like dinosaurs were experimenting with using different body structures to evolve flight in parallel, it follows that different dinosaurs may have evolved different flightworthy feathered wings in parallel as well“ (BRUSATTE et al. 2015, 892).
 - 10 „If the ‘bristles’ of *Psittacosaurus* can be shown to be homologous to the filamentous structures of theropod dinosaurs, similar structures may have already been present in a more comprehensive clade including ornithischian dinosaurs. At present, however, this conclusion would be premature“ (MAYR et al. 2002, 364).
 - 11 „It is possible that these were present in the bird/pterosaur concestor [= common ancestor] and represent the earliest stage (Stage I ...) of feather evolution“ (MARTYNIUK 2012, 16).
 - 12 „The discovery of these branched integumentary structures outside theropods suggests that featherlike structures coexisted with scales and were potentially widespread among the entire dinosaur clade; feathers may thus have been present in the earliest dinosaurs“ (GODEFROIT et al. 2014a, 451).
 - 13 „*Sciurumimus* thus helps bridge the considerable gap between basal ornithischians, for which monofilaments have been reported (4), and coelurosaurs, for which protofeathers [morphotype 1 (39)] or feathers generally seem to be present. ... Large adult dinosaurs might have lost feathers secondarily ...“ (RAUHUT et al. 2012, 11750).
 - 14 XU et al. (2010) schreiben dazu: „Preservational factors make it difficult to observe the detailed structure of the filamentous feathers in available specimens of compsognathids, tyrannosauroids, and therizinosauroids, and thus we use a ‘?’ to indicate uncertainty regarding the presence of morphotypes 1, 3, 4 and 5 in these groups.“
 - 15 The plumage of paravian theropods was already diversified by the Late Jurassic, obviously adapted to different ecological niches“ (Godefroit et al. 2013b).
 - 16 „In combination with the wide distribution of proximally ribbon-like pennaceous feathers and elongate broad filamentous feathers among extinct theropods, this find suggests that early feathers were developmentally more diverse than modern ones and that some developmental features, and the resultant morphotypes, have been lost in feather evolution“ (Xu et al. 2010, 1338).

- 17 „Were there at least three independent and convergent shifts from scales to filaments in Archosauria, with only one of these linked to the origin of feathers and flight? Or was there a single ancient origin of filaments, with subsequent losses in some species and, much later, a second period of novelty seen in the evolution of a branching feather form?“ (CLARKE 2013, 691).
- 18 „Ornithischian dinosaurs, sauropod dinosaurs, and pterosaurs are on evolutionary branches that split from that of theropod dinosaurs and birds about 230 million years ago in the Triassic. If these structures have the same evolutionary origin, a form of filamentous integumentary structure evolved from scales nearly 100 million years before the locomotor transition that we call the origin of birds (see the figure)“ (CLARKE 2013, 690).
- 19 „These points of resemblance [bei *Beipiaosaurus*] suggest a potential primary homology among the integumentary features of these three disparate taxa. This reinforces the intriguing possibility, mentioned by some recent studies (1), that monofilamentous integumentary structures might have evolved early in archosaurian evolution and might characterize a clade far more inclusive than the Coelurosauria“ (XU et al. 2009b, 834).
- 20 „It is notable that integumentary structures in these dinosaurs can be roughly classified into two categories: one mostly fiber-like and unbranched, and the other including unambiguous true feather structures“ (ZHOU 2004, 461).
- 21 „We consider that integumentary feathers and ‘feather-like’ structures fall within two major structural categories (‘shafted’ and ‘non-shafted’)“ (ZHANG et al. 2006, 395).
- 22 „It has also been well documented for more than a century that hardly any known difference exists in feathers between the 10 000 or so extant taxa, and the most primitive known bird *Archaeopteryx*. In addition, the preserved feathers found to-date in other fossil birds are also generally similar to those of living birds“ (Zhang et al. 2006, 395). „The feathers of Mesozoic birds were generally similar to those of extant birds (Hecht et al. 1985; Feduccia 1999; Zhang and Zhou 2000)“ (ZHANG et al. 2006, 398). „Almost all feathers known from these birds, those of the Jurassic *Archaeopteryx*, and isolated feathers from Mesozoic rocks, are similar in structure to those of living birds“ (ZHANG et al. 2006, 400).
- 23 „Evidence from both the fossil record and from living birds suggests that all feathered wings reflect the same basic structural plan“ (Kaiser & Dyke 2015, 607).
- 24 „[T]he avian wing is an extremely conservative structure, perhaps constrained by rigorous limitations imposed by aerodynamics“ (KAISER & DYKE 2015, 613).

2. Ausführlichere Beschreibungen der Gattungen mit Flaum und mit echten Federn

2.1 Gattungen mit Dino-Flaum

Haarartige Strukturen sind seit Mitte der 1990er Jahre bei einer Reihe fossiler Theropoden-Gattungen gefunden worden und gelten für viele Paläontologen als eindrucksvolle Belege für die heutige Mehrheitsauffassung, dass Vögel von Dinosauriern abstammen. Außerdem werden sie als Belege für die Existenz von Stadium 1 und 2, eventuell auch von Stadium 3 von PRUMS Ontogenese-Modell gewertet. Die entsprechenden Körperanhänge werden häufig als „dino fuzz“ („Dino-Flaum“) bezeichnet.

Im Folgenden sollen die bisher bekannten Gattungen mit Dino-Flaum aufgelistet und ihre Körperbedeckung beschrieben werden. Die meisten Gattungen gehören zu unterschiedlichen Theropodenfamilien aus der Ordnung der Saurischia („Echsenbecken-Dinosaurier“), die zum Teil nicht näher verwandt sind; mittlerweile wurden auch bei einigen Gattungen der Ornithischier („Vogelbecken-Dinosaurier“) filamentöse Anhänge nachgewiesen. Bereits an dieser Stelle sei angemerkt, dass eine kleine Minderheit von Forschern der Deutung der betreffenden filamentösen Strukturen als Körperanhänge widerspricht und Indizien anführt, dass es sich um Kollagenfasern der

Haut handelt. Bei der folgenden Übersicht wird die Auffassung der Mehrheit unter den Bearbeitern wiedergegeben.

***Sinosauropteryx* (Compsognathidae)**

Einer der ersten Funde von Theropoden mit haarartigen, mähenförmigen Anhängen ist *Sinosauropteryx* (CHEN et al. 1998). Das Tier besaß einen maximal 2 cm hohen dichten und parallel angeordneten Besatz feiner „Fasern“ oder Borsten entlang der Wirbelsäule und auf beiden Seiten des Schwanzes. Die Fasern sind so dicht zusammengepackt, dass sie nicht einzeln isoliert werden konnten (CHEN et al. 1998, 151) und es schwierig ist, ihre genaue Struktur zu erkennen (CURRIE & CHEN 2001, 1724). CURRIE & CHEN (2001, 1724) sind dennoch der Auffassung, dass die Befunde die Interpretation begünstigten, dass die Fasern eine einfache Verzweigung hätten.¹ Auch CHEN et al. (1998, 152) charakterisieren die Anhänge zwar als einfach („simple“), aber auch als vielverzweigt („multibranched“), Aus den von ihnen veröffentlichten Abbildungen geht das aber nicht klar hervor. Diese beiden Autoren beschreiben die Fasern als meist deutlich dünner als 0,1 mm, selten dicker als 0,2 mm, und 2 mm bis gelegentlich über 40 mm lang. WITMER (2002, 10) hält angesichts des Fehlens von Calamus, Schaft und Ästen die Identifikation dieser Fasern als „Federn“ für nicht gerechtfertigt; der Schluss, es handle sich um „Protofedern“ sei problematisch.² PETERS (2001, 399) mahnt, man solle von (unverzweigten) Filamenten sprechen, nicht von Federn oder Haaren, da ihre Natur noch unklar ist. UNWIN (1998) ist noch vorsichtiger: Die Integumentbedeckung zeigt überhaupt keine federspezifischen Strukturen (vgl. BENTON 1998, 303; SAWYER et al. 2003, 31³). Klare Indizien, dass die Fasern hohl gewesen seien und in dieser Hinsicht Stadium 1 von PRUMs Modell repräsentieren könnten, fehlen (vgl. HUNTER o. J.).

***Beipiaosaurus* (Therizinosauria)**

Bei dieser 1999 beschriebenen Gattung wurden in enger Verbindung mit den Unterarmen, Hinterbeinen und dem Brustbereich faserförmige Strukturen gefunden, die denen von *Sinosauropteryx* gleichen. Sie sind 50-70 mm lang, zeigen flache Furchen und zweigen sich an ihrem Ende auf (WELLNHOFER 2002, 474; XU et al. 1999, 351). XU et al. (1999, 354) halten es für unwahrscheinlich, dass es sich bei den Fasern um Muskelfasern oder zerfranstes Kollagen handelt. Wie bei *Sinosauropteryx* ist es nicht möglich, einzelne Fasern zu isolieren (XU et al. 1999, 351). Zehn Jahre später beschreiben XU et al. (2009a) einen neuen „Federtyp“ (besser: neuer Typ einer Körperbedeckung), der als einzelnes breites Filament ausgebildet ist („elongated broad filamentous feathers“, EBFF); dieser Federtyp entspreche dem Stadium 1 des Modells von PRUM, unterscheidet sich davon aber in einigen Merkmalen, z. B. in der planaren Form; die Anhänge könnten basal hohl gewesen sein, aber es gibt dafür nur indirekte Hinweise (XU et al. 2009a, 832f.). XU et al. (2009a, 833) halten es für wahrscheinlich, dass die Anhänge von *Beipiaosaurus* aus einem Epidermalkragen wuchsen, und begründen dies mit der Ontogenese heutiger Federn.⁴ Das ist ein Zirkelschluss, da die Federnatur keineswegs klar ist. Ein Epidermalkragen ist fossil offenbar nicht nachgewiesen, daher kann auch nichts über seine Form gesagt werden (vgl. die Kritik von LINGHAM-SOLIAR 2015b, 275f.)

¹ „Preserved mostly as multi-layered carbonized traces, it is difficult to see the detailed structure. However, the evidence does favour the interpretation that each has a simple branching structure“ (CURRIE & CHEN (2001, 1724).

² „In the acknowledged absence of calamus, rachis, and barbs, the identification of these structures as true „feathers“ in *Sinosauropteryx* is clearly unjustified. Also problematic is the inference of ‘protofeathers.’ Although true feathers certainly had epidermal precursors that lacked such definitive attributes as rachis and barbs, how would we recognize them?“ (WITMER 2002, 10).

³ „However, the ‘filamentous integumentary appendages’ of *Beipiaosaurus* (Chen et al., ’98) and *Sinosauropteryx* (Xu et al., ’99a, b) are simple, un-branched structures, which do not resemble scales nor do they resemble hollow, conical structures with follicles or embryonic feather filaments“ (SAWYER et al. 2003, 31).
Dass PRUM & BRUSH (2003, 39f.) die Filamente als „kleine röhrenförmig-längliche, womöglich sogar verzweigte Gebilde“ beschreiben, ist nicht nachvollziehbar.

⁴ „Based on the ontogeny of feathers in modern birds, it is probable that the composite feathers of a typical feathered coelurosaur each grew from a collar of epidermal tissue that became differentiated into multiple barb ridges, each of which produced one of the filaments. By contrast, each EBFF on the body of *Beipiaosaurus* presumably grew from an epidermal collar that never underwent differentiation, so that subsequent growth produced a monofilamentous feather. The cross-section of the epidermal collar was probably elliptical, ...“ (XU et al. 2009b, 833).

Die EBFF sind nicht am ganzen Körper nachzuweisen, sondern nur an Teilen des Kopfes, Halses und Schwanzes und werden daher mit einer Schmuckfunktion (Balz) in Verbindung gebracht. Die EBFF sind bis zu 15 cm lang, relativ starr und 2-3 mm breit (YU & GUO 2009, 315).

Eine Studie von SAWYER et al. (2003) zeigte, dass die Anhänge von *Beipiaosaurus*, *Sinosauropteryx* und *Sinornithosaurus* Bartborsten ähneln könnten, die nicht mit Federn homolog sind (vgl. die Ausführungen zu *Psittacosaurus* weiter unten). Zur Klärung wären zelluläre und molekulare Details von den fossilen Strukturen nötig, ebenso müsste herausgefunden werden, ob Follikel ausgebildet waren (SAWYER et al. 2003, 30).

***Sinornithosaurus* (Dromaeosauridae)**

Die Integumentstrukturen von *Sinornithosaurus* sind besonders interessant, weil es Hinweise darauf gibt, dass Stadium 3 nach PRUMs Modell repräsentiert sein könnte. Die fossilen Reste von *Sinornithosaurus* sind von kohligen, 3-4 cm langen Integumentfasern eingehüllt, die zwei verschiedenen Typen zugeordnet werden konnten: büschelige und fiederige Filamente (XU et al. 2001; WELLNHOFER 2002, 471; JI et al. 2001; das von JI et al. beschriebene Fossil wird mittlerweile zu *Sinornithosaurus* gestellt). Erstere gleichen Jungvogeldunen. Nach dem Federentstehungsmodell von PRUM repräsentieren die Federn von *Sinornithosaurus* die Stadien 2 und 3a.⁵ WELLNHOFER (2001b) beschreibt drei Typen: einzelne Fasern, lange Faserbüschel und Filamente, die in fischgrätenartigem Muster um eine zentrale Achse angeordnet sind. Ein Nachweis der Anhänge fehlt an den Händen und am Schwanz; das könnte aber auf schlechte Erhaltung zurückzuführen sein (WITMER 2002, 14). Ein später gemachter, unbenannter Fund, der wahrscheinlich zu *Sinornithosaurus* gestellt werden kann, besitzt jedoch faserige Strukturen an den Händen und am Schwanz (JI et al. 2001). Eine Verankerung in der Körperoberfläche ist nicht dokumentiert, vielmehr sind die Integumentstrukturen abgelöst von der Körperoberfläche fossilisiert (XU et al. 2001, 201). Aufgrund der Art der Erhaltung schließen XU et al. (2001, 201) aus, dass es sich um interne Strukturen handelt.

Die Zuordnung einiger Integumentstrukturen zu Stadium 3 ist allerdings kaum gerechtfertigt. Die nachweisbaren Verzweigungen sind geringfügig und bilden keine flächige Struktur. Zudem bezweifeln Kritiker trotz der genannten Argumente von XU et al. (2001), dass es sich überhaupt um Anhänge handelt.

***Shuvuuia* (Alvarezsauridae)**

Diese Gattung aus der Familie Alvarezsauridae, deren Verwandtschaft mit den Vögeln kontrovers diskutiert wird⁶, ist erst aus der Oberkreide der Mongolei bekannt. Mit ca. 60 cm Länge ist *Shuvuuia* einer der kleinsten Dinosaurier. SCHWEITZER et al. (1999) fanden Fasern von unterschiedlicher Länge und unterschiedlichem Durchmesser (im Durchschnitt ca. 0,2 mm), in Büscheln erhalten, die senkrecht zur Achse der Knochen standen. Sie beschreiben die Fasern als extrem fein, dennoch hohl und

⁵ „The integumental appendages of *Sinornithosaurus* are compound structures composed of multiple filaments with two types of branched structure. First, the tufts of filaments joined at their bases are identical in structure to avian natal down feathers in which multiple filamentous barbs are basally fused to a single calamus. Among modern vertebrate integumental appendages, this type of branched structure is unique to avian feathers“ (XU et al. 2001, 202). „Second, the serial branching of filaments along a central shaft is identical in structure to the barbs and the rachis of a pennaceous feather, and is also unique to avian feathers. The integumental appendages of *Sinornithosaurus* are different from most modern avian feathers in their apparent lack of barbules. Thus *Sinornithosaurus* appendages could not have formed a closed pennaceous vane“ (XU et al. 2001, 202).

„An den Armen sind die einzelnen Fasern am Ende eines zentralen Schaftes so angeordnet, dass sie ein dichtes Fischgrätenmuster ergeben. Sie ähneln darin Vogelfedern mit ihrem zentralen Kiel und den in Serie daran ansetzenden Federstrahlen“ (WELLNHOFER 2001b, 489; weitere Details zu Ähnlichkeiten mit heutigen Vogelfedern dort; vgl. auch WELLNHOFER 2001a).

„Unlike *Sinosauropteryx*, the structure and distribution of filaments are heterogeneous. There are three basic types of filamentous structure: single fibres, long ‘sprays’ of fibres that resemble the plumulaceous feathers of *Protarchaeopteryx*, and fibres oriented around a central axis in a herring-bone pattern that resembles the remiges of *Caudipteryx*“ (JI et al. 2001, 1087).

„Recent models of feather evolution based on development predict that feathers went through evolutionary stages of unbranched ules, followed by the development of a rachis and finally barbs. The shape of the filaments on NGMC 91 meet these predictions, as several of these patterns are present on the specimen“ (JI et al. 2001, 1087).

„The most interesting integumentary areas are those on the arms and tail (Figs 5a, e and 6). In these areas the filaments are complex, bunched and tightly organized. Most of these filaments originate from a single point, forming a radiating spray“ (JI et al. 2001, 1087).

⁶ „The phylogenetic placement of the Alvarezsauridae is controversial. Alvarezsaurids are highly specialized creatures and the rapid rate of new discoveries of early birds and non-avian maniraptoriforms has kept phylogenetic hypotheses about this segment of theropod evolution highly dynamic“ (SCHWEITZER et al. 1999, 154).

interpretieren sie als federartige Strukturen (SCHWEITZER et al. 1999, 146). Dass die Fasern hohl gewesen sein könnten, geht aus der Mikrofotographie eines Querschnitts einer einzelnen, mit 0,5 mm besonders dicken Faser hervor, die im Zentrum heller erscheint. Außerdem wurde beta-Keratin nachgewiesen, was ebenfalls typisch für Federn ist. WITMER (2002, 14) äußerte sich jedoch skeptisch: „These findings are more provocative than conclusive, and, given the controversial phylogenetic position of alvarezsaurids (...), one should be hesitant to make too much of these findings.“ Der Hinweis auf die phylogenetische Position der Alvarezsauridae tut allerdings nichts zur Sache, welche genaue Struktur die Faserstrukturen von *Shuvuuia* hatten.

***Haplocheirus* (Alvarezsauridae)**

Diese Gattung machte im Jahr 2010 von sich reden als erster befiederter Fund, der in älterem Schichten als *Archaeopteryx* im Oberjura geborgen wurde (CHOINIERE et al. 2010). Der Fund war auch deshalb bemerkenswert, weil Alvarezsauriden-Gattungen zuvor nur aus der sehr viel jüngeren obersten Oberkreide bekannt waren. Deren systematische Stellung ist sehr umstritten (handelt es sich um sekundär flugunfähige Vögel oder sind die vogeltypischen Merkmale konvergent entstanden?). Die Natur der Körperbedeckung von *Haplocheirus* ist jedoch unklar. *Haplocheirus* besaß möglicherweise faserige Strukturen an den Armen (so in einer Rekonstruktion bei STONE 2010), ein Flaumbesatz wird auch in anderen Rekonstruktionen dargestellt; in der Originalarbeit (CHOINIERE et al. 2010) ist davon jedoch nicht die Rede.

***Sciurumimus* (Megalosauroida)**

Bei dieser oberjurassischen Gattung unklarer systematischer Stellung wurden faserige Strukturen an der Basis des Schwanzes und an Teilen des Körpers gefunden. RAUHUT et al. (2012, 11746) beschreiben sie als identisch mit Typ-1-Federn (nach PRUMs Modell). Das erscheint etwas gewagt, da Details über den Bau und die Verankerungen im Körper nicht klar erkennbar sind. RAUHUT et al. (2012, 11749) beschreiben die teils gut erhaltenen Anhänge, die sie als Protofedern bezeichnen, als wahrscheinlich fädig („monofilaments“), Verzweigungen seien nicht erkennbar oder eher Artefakte aufgrund der Kompaktion des Fossils. Aufgrund des Erhaltungszustandes könne nicht nachgewiesen werden, dass die Fasern hohl waren. Möglicherweise seien Follikel nachweisbar; die Interpretation der betreffenden Strukturen sei aber unsicher (RAUHUT et al. 2012, 11751).

***Dilong* (Proceratosauridae, Tyrannosauroida)**

Dilong ist eine weitere Gattung mit filamentösen Strukturen, die nicht näher mit den Vögeln verwandt ist. Bei einem Exemplar wurden am Schwanz über 20 mm lange einfache Anhänge gefunden, die in einem Winkel von 30° bis 40° abstehen und am Ende wahrscheinlich verzweigt sind. Auch in der Nähe des Kiefers wurden Filamente nachgewiesen (WELLNHOFER 2004; XU et al. 2004).⁷ Die ursprünglich zu basalen Tyrannosauriden gestellte Gattung wurde inzwischen als Proceratosauride identifiziert (PORFIRI et al. 2014).

***Yutyranus* (Tyrannosauridae)**

Die Körperbedeckung von *Yutyranus* bestand aus langen Filamenten von mindestens 15 cm Länge, die im Bereich der Schwanzwirbelsäule erhalten sind. Morphologische Details sind nicht erhalten (XU et al. 2012). Die Bezeichnung als „Federn“ erscheint nicht gerechtfertigt, zumal *Yutyranus* eine Körperlänge von etwa neun Metern erreichte und über eine Tonne schwer war. Für eine stammesgeschichtliche Verbindung mit Vögeln ist ein derart großes Tier völlig ungeeignet.

***Ornithomimus* (Ornithomimidae)**

In den Jahren 2012 und 2016 wurden bei den „Vogel-Nachahmern“ unter den Dinosauriern, den Ornithomimidae, schnellen Läufern vergleichbar den heutigen Laufvögeln, Reste federartiger

⁷ „Furthermore, the filamentous protofeathers are branched as in other coelurosaurians. This is a distinctive morphological feature of modern feathers, suggesting that this important modification occurred early in coelurosaurian evolution. Large, derived tyrannosauroids were reported to have scaled skin, but the presence of two kinds of body covering is not unexpected“ (XU et al. 2004, 683).

Anhänge bei juvenilen Tieren und eine flügelartige Struktur mit verlängerten Federn (ein sogenanntes „Pennibrachium“⁸) bei ausgewachsenen Exemplaren nachgewiesen (ZELENITSKY et al. 2012, VAN DER REEST et al. 2016a). Die schlechte Erhaltung erlaubt keine sichere Klärung darüber, ob es sich bei den Anhängen bei den adulten Exemplaren um flächige Federn handelt; die Abbildungen bei ZELENITSKY et al. (2012) lassen keine flächigen Strukturen erkennen.

VAN DER REEST et al. (2016a) fanden an einem ca. 4 m großen *Ornithomimus*-Fund aus der Oberkreide Nordamerikas (Dinosaur Park Formation of Alberta, Kanada) eine federartige Körperbedeckung. Die Autoren beschreiben die Strukturen als unzweideutige Federn, es handelt sich aber nur um Fasern mit einer Länge von 25 bis 87 Millimetern und nur 0,2-0,5 mm Durchmesser. In Figure 3 der Autoren werden die Körperanhänge als „filamentous“ beschriftet, auch in den weiteren Abbildungen werden die Anhänge faserig dargestellt. Die Fasern sind als dunkle kohlige Abdrücke erhalten. Daher ist es problematisch, dass die Autoren die Anhänge als „Federn“ bezeichnen. Der bereits 2009 gemachte Fund ist besonders bemerkenswert, weil nicht nur die Körperbedeckung in sehr guter Erhaltung überliefert ist, sondern auch klar erkennbar ist, welche Körperteile nicht bedeckt waren, da im Bereich des Fußes auch fossile Spuren von Hautresten sehr gut sichtbar sind. Die Körperbedeckung an Schwanz und an den Beinen und die nackten Bereiche ähneln stark den Verhältnissen heutiger großer Laufvögel wie Strauß oder Emu. So sind die Unterseite des Schwanzes und die Beine ab etwa der Mitte des Oberschenkels unbedeckt. Die Forscher schließen aus der gesamten Befundsituation auf eine ähnliche Thermoregulation bei *Ornithomimus* wie bei den heutigen Straußen.

Da die Ornithomimiden und die heutigen großen Laufvögel im aktuell favorisierten Evolutionsmodell auf relativ weit entfernten Ästen angeordnet sind, werden die genannten weitreichenden Ähnlichkeiten als Konvergenzen interpretiert, also nicht als Indizien für gemeinsame Abstammung.

***Aurornis* (Troodontidae?)**

Der etwa 50 cm lange *Aurornis xui* wurde in oberjurrassischen Sedimenten der Tiaojishan-Formation Chinas gefunden (160 Millionen radiometrische Jahre) und 2013 erstmals beschrieben (GODEFROIT et al. 2013a). Die systematische Einordnung (Avialae? Troodontidae?) ist umstritten (GODEFROIT et al. 2013a, BRUSATTE et al. 2014). *Aurornis* war vermutlich vollständig befiedert, allerdings nur mit flaumartigen Federn, die als Filamentbüschel ausgebildet waren. Konturfedern sind nicht erhalten (GODEFROIT et al. 2013a⁹). Ob man unter diesen Umständen überhaupt von „Befiederung“ sprechen sollte, sei dahingestellt. Dennoch gibt es Rekonstruktionen von *Aurornis*, bei denen Konturfedern angedeutet sind; und es wird vermutet, dass *Aurornis* einen Gleitflug ausüben konnte (WOOLSTON 2013¹⁰). Angesichts der Art der nachgewiesenen Körperbedeckung erscheint das jedoch als sehr fraglich und spekulativ.

Die stratigraphische Position (Oberjura) scheint nicht gesichert zu sein; der Fund wurde von einem Händler erworben und könnte auch aus der Unterkreide stammen und 35 Millionen radiometrische Jahre jünger als berichtet sein (BALTER 2013¹¹).

⁸ Nach SULLIVAN et al. (2010) ist ein Pennibrachium „a forelimb bearing long feathers that form a planar, wing-like surface but are not necessarily used in aerial locomotion.“

⁹ „Traces of plumulaceous feathers, comprising a bundle of filaments joined together proximally and remaining almost parallel as they extend distally, are preserved along the proximal third of the tail, in YFGP-T5198 above the neck and around the chest (Fig. 1). Pennaceous feathers are not preserved“ (GODEFROIT et al. 2013a, 360).

¹⁰ „Godefroit says that *Aurornis* probably couldn't fly, but that it's hard to be sure because the feathers of the fossil are not well-preserved. Instead, he says, it probably used its wings to glide from tree to tree“ (WOOLSTON 2013).

¹¹ In der Online-Zusatzinformation schreiben GODEFROIT et al.: „... only known specimen of *Aurornis xui* was acquired by the Yizhou Fossil & Geology Park from a Chinese fossil dealer, according to whom the specimen was collected at the Yaolugou locality (Jianchang county, western Liaoning, China), not far from Daxishan village where *Anchiornis huxlei* specimen LPM (Liaoning Paleontological Museum)-B00169 was discovered. The Tiaojishan Formation is widely exposed in this area though it also has limited outcrops of the Early Cretaceous Yixian Formation. The *Aurornis xui* specimen is preserved in a shale slab, the sedimentary structures of which closely resemble those of the specimens of *Anchiornis huxlei* and *Xiaotingia zhengi* also described from the Tiaojishan Formation; it is in fact extremely difficult to distinguish between Tiaojishan and Yixian shale slabs on the basis of macro-sedimentary features. It is therefore necessary to study in detail the micro-sedimentary structures and the pollen assemblages within the shale slabs to certify the age of the specimen, ...“

***Scansoriopteryx* (Scansoriopterygidae)**

Die Scansoriopterygiden mit den Gattungen *Scansoriopteryx*, *Epidexipteryx* und der merkwürdigen Gattung *Yi* werden bezüglich ihrer systematischen Zugehörigkeit und ihrer möglichen Bedeutung als Vogelvorfahren kontrovers diskutiert. Sie weisen einige Merkmale auf, die für ein Leben in Bäumen sprechen, z. B. der Bau von Hand und Fuß (ZHANG et al. 2002, CZERKAS & FEDUCCIA 2014; das motivierte auch die Namensgebung für *Scansoriopteryx*: „kletternder Flügel“). Einige Forscher sehen sie aufgrund ihrer Anpassungen ans Baumleben fast als Kronzeugen dafür, dass der Vogelflug von Bäumen und nicht vom Boden aus seinen Start nahm (CZERKAS & YUAN 2002, 65; CZERKAS & FEDUCCIA 2014). Nach der Überzeugung von CZERKAS & FEDUCCIA (2014) liegen daher die Ursprünge der Vögel außerhalb der Dinosaurier und reichen zurück zu urtümlichen Archosauriern. Falls die (immer noch umstrittene) Datierung in den unteren Oberjura korrekt sein sollte, würde diese Sicht wegen der zeitlichen Passung zusätzlich gestützt.¹²

Die Scansoriopterygiden waren nur spatzen- bis taubengroß. Hervorstechendes Merkmal ist der stark verlängerte dritte Finger, typisch sind auch der kurze, hohe Schädel, große Frontzähne und lange Arme.

Die Fossilien aller drei Scansoriopterygiden-Arten weisen Spuren eines Federkleids auf. Bei zwei jugendlichen Exemplaren von *Scansoriopteryx* wurden Spuren daunenartiger Federn gefunden, besonders an Hand und Arm. CZERKAS & YUAN (2002) vermuten, dass die Tiere im erwachsenen Zustand gleiten konnten (ebenso auch CZERKAS & FEDUCCIA 2014¹³), allerdings sind nur dünne fadenförmige Federn in V-förmiger Anordnung nachgewiesen mit Ausnahme langer bandförmiger Schwanzfedern. Rekonstruktionen, die die Ausbildung *flächiger* Federn an der Peripherie der Vorderextremitäten andeuten, gehen über den fossilen Befund hinaus; solche Federn sind nicht nachgewiesen, sondern werden nur von manchen Forschern vermutet. Bei CZERKAS & YUAN (2002) und CZERKAS & FEDUCCIA (2014) sind nur faserige Strukturen in den Abbildungen und Nachzeichnungen zu sehen.

***Epidexipteryx* (Scansoriopterygidae)**

Diese Gattung wurde ebenfalls in Daohugou-Formation entdeckt, deren geologisches Alter bislang nicht geklärt ist (mutmaßlich unterer Oberjura, evtl. aber Unterkreide).¹⁴ Der Fund stammt ebenfalls von einem Jungtier. *Epidexipteryx hui* ist taubengroß, besitzt wie *Scansoriopteryx* einen dünnen, faserigen Körperbesatz („Federn“) am Rumpf und am Hals sowie am Schwanz zwei Paar bis zu 19 cm lange bandartige Federn; flugtaugliche Federn sind nicht erhalten (ZHANG et al. 2008, 1105, 1107; XU & GUO 2009¹⁵; SULLIVAN et al. 2014). An den Extremitäten wurde allerdings keine Körperbedeckung gefunden, was aber ein Erhaltungsartefakt sein kann (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 844; SULLIVAN et al. 2014). ZHANG et al. (2008, 1107) schließen nicht aus, dass *Epidexipteryx* sekundär flugunfähig gewesen sein könnte; CHATTERJEE & TEMPLIN (2012, 600) vertreten dies sogar ausdrücklich.

***Yi* (Scansoriopterygidae)**

Eine dritte erst in jüngerer Zeit entdeckte Art, die zu den Scansoriopterygidae gestellt wird, ist der merkwürdige *Yi qi* („merkwürdiger Flügel“ in der Mandarin-Sprache) aus dem Grenzbereich Mittel-

¹² CZERKAS & FEDUCCIA (2014, 850) gehen in ihren Schlussfolgerungen so weit, dass sie Dromaeosaurier und Troodontiden mit (Proto-)Federn als Vogelabkömmlinge, und nicht als deren Vorfahren betrachten: „Dromaeosaurs and troodontids with flight feathers should not be regarded as non-avian dinosaurs, because they are derived after *Scansoriopteryx* which makes them birds regardless of what degree of flight ability they might have possessed. This also indicates that larger flightless forms, including dromaeosaurs and other maniraptorans, are not simply precursors to extant birds but should be recognized as basal secondarily flightless birds. Instead of regarding Aves as a sub-Class derived from dinosaurs, *Scansoriopteryx* reinstates the validity of regarding Aves as a separate Class uniquely avian and non-dinosaurian.“

¹³ „However, in contrast to its significant plesiomorphic characteristics, *Scansoriopteryx* does have sufficient avian characters to be considered as a basal bird, at a four-winged gliding stage in the evolution of flight (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 849).

¹⁴ Dokumentation unter https://en.wikipedia.org/wiki/Tiaojishan_Formation.

¹⁵ „*Epidexipteryx hui* holotype has well preserved feathers around nearly the whole skeleton. Two morphotypes of feathers have been identified in this specimen. Short plumulaceous feathers are similar to those of other feathered dinosaurs in having branched structures, but their nearly parallel barbs appear to arise from the edge of a membranous structure (Zhang et al., 2008b). Four long tail feathers which miss the distal ends have a central rachis and unbranched vanes, a morphology similar to highly specialized tail feathers of several basal birds (Zhang and Zhou, 2006)“ (XU & GUO 2009, 316).

/Oberjura der Tiaojishan-Formation in der Hebei-Provinz in China.¹⁶ Eigenartig an dieser Art ist vor allem ein langer stabförmiger Knochen, der vom Handgelenk ausgeht und an dem vermutlich eine Flughaut aufgespannt war, worauf fossilisierte Reste membranartiger (häutiger) Strukturen im Bereich der Hand und der Vorderextremitäten hindeuten (XU et al. 2015). Die Rekonstruktion als quasi fledermausähnliches Tier gilt aber nicht als eindeutig gesichert. *Yi qi* war auch mit büscheligen haarartigen Anhängen ausgestattet, deren Federnatur wie bei den anderen Arten dieser Familie fragwürdig ist.

Die faserigen Körperanhänge waren extrem dünn, büschelig und pinselartig, sie konnten kaum eine aerodynamische Bedeutung besessen haben. Die Federnatur der Körperanhänge wird auch durch den mutmaßlichen Nachweis von Melanosomen sehr unterschiedlicher Größe begründet (XU et al. 2015; XU et al. weisen selbst darauf hin, dass der Nachweis, dass es sich tatsächlich um Melanosomen handelt, schwierig und umstritten ist).

Dino-Flaum bei Ornithischiern

Die bisher beschriebenen Funde mit faseriger Körperbedeckung gehören zu den Theropoden-Dinosauriern und damit zur Ordnung der Saurischia (Echsenbecken-Dinosaurier). Es sind aber auch Fossilien mit haarartiger Körperbedeckung entdeckt worden, die zur anderen Ordnung der Dinosaurier gehören, den Ornithischia (Vogelbecken-Dinosaurier). Diese werden nachfolgend vorgestellt.

Tianyulong (Heterodontosauridae)

Dieses etwa 70 cm lange Fossil aus der Unterkreide wird als „lebendes Fossil“ seiner Zeit angesehen, da es zur als ursprünglich geltenden Gruppe der Heterodontosauridae gestellt wird (ZHENG et al. 2009). *Tianyulong* besitzt unverzweigte fadenförmige Hautstrukturen. Die bis zu 60 mm langen und 0,4 mm dicken Filamente wurden an drei Stellen in der Nähe der Wirbelsäule vom Hals bis zum Schwanz gefunden, waren relativ starr und scheinen hohl gewesen zu sein. Die Autoren interpretieren dies als äußere Hautstrukturen; es soll sich nicht um innere Versteifungselemente der Haut handeln. WELLNHOFER (2009) ist allerdings der Auffassung, der letzte Beweis fehle, dass es sich wirklich um epidermale und nicht um innere Strukturen handle. Dazu müsse sicher geklärt werden, ob sie wirklich hohl waren, was für eine äußere Hautstruktur sprechen würde. Gegen eine Festigungsfunktion führt er an, dass die Filamente im Schwanzbereich extrem lang sind und die Schwanzwirbelsäule ohnehin durch verknöcherte Sehnen versteift gewesen sei. Vergleichbare epidermale Bildungen kennt man schon lange von den ebenfalls nicht näher verwandten Flugsauriern.

Die Länge der Anhänge erinnert an die langen Anhänge von *Beipiaosaurus*, die allerdings anders als die fadenförmigen Strukturen von *Tianyulong* abgeflacht waren.

Psittacosaurus (Ceratopsia)

Auch die Gattung *Psittacosaurus* wurde in der Unterkreide gefunden. Der Schwanz war von einer Reihe dicht stehender, langer, recht starrer Borsten gesäumt, die möglicherweise röhrenförmig ausgebildet und tief in der Haut verankert waren (MAYR et al. 2002). Wie bei *Tianyulong* zeigt auch dieser Fund, dass solche Strukturen nicht in direktem Zusammenhang mit dem Ursprung von Federn stehen müssen, da keine nähere Verwandtschaft mit Theropoden besteht (WELLNHOFER 2002, 474). Die Funktion der Anhänge ist unklar, zumal offenbar nur bestimmte Teile des Körpers damit bedeckt waren;¹⁷ am ehesten wird eine Signalfunktion vermutet. Eine Homologie mit ähnlichen Strukturen bei Theropoden-Gattungen sehen MAYR et al. (2002, 364) als fraglich an.

Eine neuere Untersuchung (MAYR et al. 2016) zeigte, dass die Schwanzborsten in Bündeln zu 3-6 Borsten angeordnet sind, die meist 1,5-1,7 mm dick und bis zu 15 cm lang sind; am Schwanzende sind

¹⁶ Der genaue Fundort ist nicht bekannt, da das Fossil nicht durch die Paläontologen *in situ* geborgen, sondern von einem Bauern erworben wurde. Die Autoren haben sich aber große Mühe gegeben, den Fundort zu rekonstruieren und sicherzustellen, dass es sich nicht um eine Fälschung handeln kann.

¹⁷ „Apart from their existence per se, it is very unusual that the ‘bristles’ of *Psittacosaurus* are restricted to the dorsal midline of the proximal part of the tail. ... they had no thermoregulatory function, as they only cover a very small part of the integument. A possible explanation is that these ‘bristles’ were used in some sort of display behavior“ (MAYR 2002, 364).

sie dünner (nur 0,5 mm im Durchmesser an der Basis). Sie ähneln damit den EBFF von *Beipiaosaurus* (s. o.) und von *Tianyulong*. Follikel wurden nicht nachgewiesen. Nach MAYR et al. (2016, 7) ähneln die Borsten dem verhornten Stachel auf dem Kopf des Hornwehrovogels (*Anhima cornuta*) oder den Bartborsten des Truthahns, die nicht mit Federn homolog sind, da sie keine Follikel haben. Anders als Federn wachsen diese Borsten kontinuierlich. Die Bartborsten sind hohl; es kann also daraus, dass faserige oder borstige Körperanhänge hohl sind, nicht auf eine Federnatur geschlossen werden. Das gilt auch für den Nachweis von Feder-Keratin und für Verzweigungen, beides kommt auch bei Bartborsten vor (CHUONG et al. 2003, 47¹⁸) und kann daher nicht als sichere Belege für echte Federn gelten.

***Kulindadromeus* (*Neornithischia inc. sedis*)**

Nach Merkmalen des Beckens wird auch *Kulindadromeus* zu den Ornithischiern gestellt; es wurden Reste von mehreren hundert Exemplaren in Schichten aus dem Bereich Mittel-/Oberjura gefunden (GODEFROIT et al. 2014a). Neben Schuppen wurden auch verschiedene filamentöse und bandartige Strukturen an verschiedenen Stellen der Fossilien entdeckt. Unverzweigte fadenförmige Anhänge gab es im Kopf- und Brustbereich, sie sind kürzer und dünner als die borstenartigen Anhänge bei *Psittacosaurus* und die filamentösen Strukturen bei *Tianyulong*. Am ehesten sind sie den Anhängen von *Sinosauropteryx* und dem Stadium 1 von PRUMs Modell vergleichbar (GODEFROIT et al. 2014a, 453). Außerdem wurden am Oberarm und Oberschenkel Gruppen von 6-7 bis 15 Millimeter langen Filamenten entdeckt, die gemeinsam an einer Art Grundplatte entspringen und den Typ-3-Federn vom PRUMs Modell ähneln. Sie ähneln laut GODEFROIT et al. (2014a, 453f.) Daunenfedern heutiger Küken. Schließlich wurden im oberen Bereich des Schienbeins Gruppen von 6-7 bandartigen Strukturen herauspräpariert, die 15-20 mm lang sind. Jedes dieser Bänder ist aus etwas zehn parallelen, bis zu 0,1 mm dicken Fäden zusammengesetzt. Dieser Integument-Typ ist sonst bisher bei keiner anderen Art entdeckt worden. Als Funktion der Körperbedeckung wird Wärmeschutz oder innerartliche Kommunikation vermutet.

2.2 „Nicht-Vogel-Dinosaurier“-Gattungen mit echten Federn

Archaeopteryx

Der sogenannte „Urvogel“ *Archaeopteryx* gehört zu den berühmtesten Fossilien und es gibt ein unübersehbares Schrifttum zu dieser Gattung aus dem fränkischen Oberjura. Die systematische Stellung von *Archaeopteryx* ist umstritten; auch die Frage, ob er aktiv fliegen konnte, wird bis heute kontrovers diskutiert. *Archaeopteryx* muss an dieser Stelle aufgrund seiner Bekanntheit und historischen Bedeutung in jedem Fall Erwähnung finden, aber auch weil er eine der ältesten Formen ist, die eindeutig Konturfedern besaßen, und man sehr viel über seine Federn weiß.

Zur Frage nach der Entstehung von Vogelfedern kann *Archaeopteryx* praktisch nichts beisteuern, weil nach übereinstimmender Einschätzung der Bearbeiter seine Federn „modern“ waren. Die Federn gleichen im Wesentlichen den Federn heutiger Vögel, wie die nachfolgenden Zitate belegen. Die 1860 in den Solnhofener Plattenkalken gefundene Feder ist knapp 6 cm lang, etwa 1 cm breit und besitzt eine betont asymmetrische Fahne, sie „ist in ihrem Aufbau von rezenten Vogelfedern nicht zu unterscheiden“ (KREMER et al. 2000, 323). Flügel- und Schwanzfedern „sind in ihrer äußeren Form und ihrem strukturellen Aufbau von den Federn heutiger Vögel nicht zu unterscheiden“ (WELLNHOFER 2002, 465). „Bei *Archaeopteryx* waren die Federn bereits ‘fertig’, entsprachen doch seine Schwung- und Schwanzfedern denen heutiger Vögel. Ihre aerodynamisch bedingte, asymmetrische Form, ihre Länge und Anordnung zu einer Flügelfläche lässt keinen Zweifel daran, dass *Archaeopteryx* bereits flugfähig war“ (WELLNHOFER 2002, 466). „Feathers first appear in the fossil record in *Archaeopteryx* in completely modern form“ (PRUM 1999, 291). „Die Schwungfedern entsprechen der bei *Archaeopteryx* schon bekannten, typisch vogelartigen Ausbildung und Anordnung,

¹⁸ „Turkey beard bristles are structures distinct from feathers, although they express feather-type beta keratin and show simple branching patterns (Sawyer et al., 2003b). These appendages are hollow at the distal end, and the branching may be due to partial separation (Lucas and Stettenheim, '72). They lack follicles, yet grow continuously“ (CHUONG et al. 2003, 47).

was auf relativ gute Flugleistungen schließen lässt“ (WELLNHOFER 2000, 4 über *A. bavarica*). Auch PRUM & BRUSH (2002, 262) stellen fest, dass die Federn von *Archaeopteryx* eine völlig moderne Morphologie aufweisen. Daher würden die ältesten bekannten fossilen Federn nicht mehr Hinweise über den Ursprung der Federn geben als Federn heutiger Vögel.¹⁹

NUDDS & DYKE (2010) veröffentlichten allerdings eine Studie, wonach verglichen mit heute lebenden Vogelarten die Schäfte der *Archaeopteryx*-Federn deutlich zu schwach für einen kontinuierlichen Ruderflug gewesen seien. Ihre Messdaten und Methodik wurden jedoch von PAUL (2010) und LINGHAM-SOLIAR (2015a; 2015b, 175f., 320f.) in Frage gestellt bzw. kritisiert und die und ihre Schlussfolgerungen daher zurückgewiesen. Auch FOTH et al. (2014, 80) halten die Deutung, die Federn seien angesichts eines schwach entwickelten Federschafte kaum flugtauglich gewesen, für falsch und möglicherweise auf schlechte Erhaltung der von ihnen untersuchten fossilen Federabdrücke zurückzuführen. Die neueren Erkenntnisse zum stärkenden Schaumkern des Schafts stellen nach DIETRICH-BISCHOFF (2014) die Einschätzung, die Federschäfte von *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* seien zu schwach für einen Schlagflug gewesen, ebenfalls in Frage.

***Anchiornis* (Troodontidae)**

Von *Anchiornis huxleyi* wurden über 200 Exemplare in Oberjura-Schichten gefunden, die mit 151-161 Millionen radiometrischen Jahren etwas älter als *Archaeopteryx* datiert werden (HU et al. 2009, XU et al. 2009b). Das zur Familie der Troodontidae gerechnete Tier war mit ca. 35 cm Länge und geschätzten ca. 100 g Gewicht ziemlich klein und hatte gut ausgebildete Federn an Armen und Beinen, ähnlich wie der Dromaeosaurier *Microraptor* und die Gattung *Pedopenna*, die zu den Avialae gerechnet wird. Vorderarm, Hand, Unterschenkel und Fuß hatten jeweils 10-13 lange Schwungfedern. Anders als bei *Archaeopteryx* und bei *Microraptor* (s. u.) lag der breitere Teil des Flügels zum Körperzentrum hin. Außer den Konturfedern wurden auch daunenähnliche Büschelfedern nachgewiesen.

Trotz der reichhaltigen Befiederung halten die Beschreiber HU et al. (2009) *Anchiornis* nicht für flugfähig, da die sehr langen Unterschenkel eher auf eine laufende Lebensweise hinweisen würden. Das lange und umfassende Federkleid passe allerdings wiederum dazu nicht. Federn an den Beinen kommen bei vielen heutigen Vögeln wie auch sehr wahrscheinlich bei *Archaeopteryx* vor und haben Schutzfunktion und dienen dem Wärmehaushalt. Sie sind dort aber nicht wie bei *Anchiornis*, *Microraptor* und *Pedopenna* in einer zusammenhängenden ebenen Oberfläche angeordnet. Daher ist zu vermuten, dass die Beinfedern dieser fossilen Formen eine andere Funktion hatten, so HU et al. (2009). SULLIVAN et al. (2014, 262) halten die Fähigkeit zum Gleitflug für naheliegend. Die Biologie von *Anchiornis* war bis vor Kurzem angesichts des ungewöhnlichen Merkmalsmosaiks unverstanden. Mittels Laserlicht²⁰ neu rekonstruierte Details offenbarten jüngst aber überraschend „moderne“ Vogelmerkmale, darunter auch eine Flughaut (WANG et al. 2017). Die Forscher fanden Reste einer kräftigen Hautmembran, die Ober- und Unterarme verbindet (ein sogenanntes Propatagium); dieser Befund legt nahe, dass das Tier entgegen bisheriger Auffassung doch flugfähig gewesen sein könnte (allerdings wurden *keine asymmetrischen* Federn nachgewiesen). Die Flughaut am Ellenbogen hilft heutigen Vögeln beim Start vom Boden aus; somit könnte sie auch *Anchiornis* zu dieser Fähigkeit verholfen haben, so die Wissenschaftler; sicher kann das aber nicht festgestellt werden. Die Flügel waren demnach den Flügeln heutiger Vögel bemerkenswert ähnlich. Regulär angeordnete Punkte auf der Körperoberfläche werden als Federfollikel interpretiert, diese bilden allerdings nicht wie bei heutigen Vögeln ein deutliches Muster von Federfluren und Federrainen (befiederte und unbefiederte Regionen), was neben der Symmetrie der Federn ein weiterer Hinweis auf eine besondere Art des Fluges hinweist (WANG et al 2017, 4). Die Forscher schließen aus der Existenz der Flughaut, dass *Anchiornis* den Arm relativ gerade ausrichten konnte, wie das bei heutigen Gleitern typisch ist; der Bau der Arme sei vermutlich auf eine bislang unter den Paraves unbekannte Weise gestaltet gewesen

¹⁹ „The closed pennaceous structure of the remiges and retrices of *Archaeopteryx* demonstrates an entirely modern morphology. ... Thus the oldest known fossil feathers give no more clues as to the ancestral morphology and ultimate origin of feathers than do the feathers of extant birds“ (PRUM & BRUSH 2002, 262).

²⁰ Mit dieser Untersuchungsmethode kann viel besser als bisher der Körperumriss und das die Knochen umgebende Gewebe sichtbar gemacht werden.

(WANG et al. 2017, 3). Die Forscher schließen aus den neuen Befunden, dass *Anchiornis* offenbar sehr viel besser fliegen konnte als bisher angenommen.

Bezüglich der zeitlichen Stellung würde *Anchiornis* in eine Vorfahrenstellung zu den Vögeln passen, allerdings ist diese Gattung vierflügelig, was der Vorstellung widerspricht, dass Vögel von zweibeinigen sich fortbewegenden Dinosauriern abstammen. Aufgrund des Besitzes vogeltypischer Merkmale wurde auch schon vorgeschlagen, *Anchiornis* zu den Vögeln zu stellen (FEDUCCIA 2012, 163; AGNOLÍN & NOVAS 2013, 23). Da es an dieser Stelle um die Entstehung von Federn gehen soll, sollen phylogenetische Hypothesen hier nicht diskutiert werden (die Situation wird hier zunehmend widersprüchlicher; vgl. dazu JUNKER 2009c).

***Jianianhualong* (Troodontidae)**

Aufgrund zahlreicher morphologischer Merkmale wird auch die kürzlich beschriebene Gattung *Jianianhualong* aus der Yixian-Formation der Unterkreide Chinas zu den Troodontidae gestellt (XU et al. 2017). Der Fund ist außergewöhnlich, weil erstmals bei einem Troodontiden asymmetrische Federn nachgewiesen wurden. Federn sind entlang fast der ganzen Wirbelsäule, an den Armen, an den Beinen und am Schwanz erhalten, der als Fiederschwanz ausgebildet ist und an dem auch die deutlich asymmetrischen Federn entdeckt wurden. An den bis zu 12 cm langen und bis 1 cm breiten Federn sind allerdings nicht viele morphologische Details erkennbar. Etwas ungewöhnlich ist, dass die Federn distal (am Ende) z. T. abgerundet („blunt“) und breiter sind als im proximalen Bereich. Aufgrund dieses Fundes nehmen XU et al. (2017) an, dass asymmetrische Federn ein ursprüngliches (anzestrales) Merkmal der Paraves waren. Das würde aber bedeuten, dass manche Gattungen asymmetrische Federn möglicherweise wieder verloren haben.

Jianianhualong besitzt ein Mosaik aus ursprünglichen (plesiomorphen) und abgeleiteten (apomorphen) Merkmalen und steht nach phylogenetischen Analysen entsprechend zwischen ursprünglichen und abgeleiteten Troodontiden. Plesiomorph sind Merkmale des Beckens und der Vorderextremitäten, während Schädel und Hinterextremitäten apomorph sind. Dagegen sind bei der Troodontiden-Gattung *Sinusonasus* die Verhältnisse teilweise umgekehrt (XU et al. 2017, 9).

***Jinfengopteryx* (Troodontidae?)**

Der gefiederte *Jinfengopteryx* aus der Unterkreide Chinas wird ebenfalls zu den Troodontidae gestellt, was allerdings nicht unumstritten ist (vgl. AGNOLÍN & NOVAS 2013). Federn sind um den Hals, am Rumpf, im Bereich der Hüfte, am oberen Bereich der Hinterextremität, am Schwanz und an der Hand erhalten. Die meisten Federn sind kurz und morphologisch einfach und einige sind nicht flächig (XU & GUO 2009); die Schwanzfedern sind symmetrisch und ähneln den Schwanzfedern von *Archaeopteryx* (ZHOU & ZHANG 2006, 93).

***Eosinopteryx* (Troodontidae?)**

Die oberjurassische Gattung *Eosinopteryx* aus der Tiaojishan-Formation Chinas wird zu Troodontidae gestellt; ihre systematische Stellung ist aber ebenfalls nicht gesichert. Im Skelettbau ist sie *Anchiornis* ähnlich, doch ist im Vergleich zu dieser Gattung das Gefieder weniger ausgeprägt, vor allem an den Beinen und am Schwanz, wodurch *Eosinopteryx* besser laufen konnte als *Anchiornis* (GODEFROIT et al. 2013b; die Autoren schließen allerdings nicht aus, dass das Fehlen ein Erhaltungsartefakt sein könnte [S. 5]). *Eosinopteryx* erweitert damit die Vielfalt oberjurassischer gefiederter Formen.²¹

Wie bei *Anchiornis* sind die längsten Schwungfedern von *Eosinopteryx brevipenna* mindestens 1 ½ mal so lang wie der Humerus und symmetrisch, während flächige Schwanzfedern fehlen.

Daunenartige Federn sind an Kopf, Hals, Brust, Rücken und Schwanz ausgebildet (GODEFROIT et al. 2013b, 4).

Aufgrund des kürzeren Humerus und kürzeren Hand und der geringeren Befiederung hatte *Eosinopteryx* eine viel kürzere Flügelspannweite als *Anchiornis* oder *Archaeopteryx* (GODEFROIT et al. 2013b, 5).

²¹ „The plumage of paravian theropods was already diversified by the Late Jurassic, obviously adapted to different ecological niches“ (GODEFROIT et al. 2013b).

Weitere Gattungen unter den Troodontiden könnten befiedert gewesen sein, doch eine Fiederung wird bei diesen nur indirekt erschlossen (*Mei*, *Sinornithoides*).

***Protarchaeopteryx* (Oviraptorosauria)**

Der befiederte trutzhahngröße *Protarchaeopteryx robusta* (JI et al. 1998) aus der Yixian-Formation Chinas (Unterkreide) wurde zunächst für einen Vorfahren von *Archaeopteryx* gehalten, wird mittlerweile jedoch aufgrund genauerer Untersuchungen zu den Oviraptorosauria gestellt.

Protarchaeopteryx war an Brust, Oberschenkeln sowie an beiden Seiten des Wirbelschwanzes befiedert. Auch Halbdaunen und daunenartige Federn wurden gefunden (JI et al. 1998, 760f.; XU & GUO 2009). Die körperfernsten Federn sind modern mit zentralem Schaft, von dem symmetrisch zu beiden Seiten Federäste abzweigen, die eine Fahne bilden (NORELL & XU 2005, 286; vgl. WITMER 2002, 11). Die Konturfedern waren symmetrisch und das Armskelett war nur gut halb so lang wie das Beinskelett; aus beidem folgt, dass *Protarchaeopteryx* kein aktiver Flieger sein konnte. Die Federn waren bis zu 5 cm lang; nur die (nicht vollständig erhaltenen) Schwanzfedern waren vermutlich bis über 15 cm lang.

Einige Forscher sind der Auffassung, dass es sich um einen flugunfähig gewordenen Vogel handelt. So argumentiert PETERS (2001, 400): „Diese Federn haben offenbar eine dicht geschlossene Fahne. Nach unseren obigen Überlegungen bietet nur der Flug die nötigen Selektionsdrucke für eine solche Bildung. Der Schluss liegt demnach sehr nahe, dass es sich hier um sekundär flugunfähige Vögel handelt, deren Federn noch nicht wieder ihre feste Struktur völlig verloren haben.“ MARTIN & CZERKAS (2000, 691) halten *Protarchaeopteryx* aufgrund der großen Hand dennoch für begrenzt flugfähig; und diese Gattung sei aufgrund der typisch vogelartigen taillierten Zähne, des verkürzten Schwanzes und der Fibula sowie des gegenständigen Hallux fast sicher ein Vogel gewesen²² (ebenso MARTIN 2004). FEDUCCIA (2012, 175) ist der Auffassung, dass die Merkmale von *Protarchaeopteryx* (ebenso wie von *Caudipteryx*) bestens in das Muster von Flugunfähigkeit aufgrund von Pädomorphy passe, wie es Gavin de Beer bei Ratiten gezeigt habe. Die meisten Paläontologen stellen *Protarchaeopteryx* jedoch außerhalb der Avialae (z. B. JI et al. 1998, 761; NORELL & XU 2005, 286).

***Caudipteryx* (Oviraptorosauria)**

Große Ähnlichkeit zu *Protarchaeopteryx* zeigt *Caudipteryx* („Schwanzfeder“) und wird daher ebenfalls zu den Oviraptorosauria gestellt. *Caudipteryx* ist mit einer Länge von 70 cm ein relativ kleiner Vertreter dieser Gruppe. Schwungfedern sind fossil erhalten am zweiten Mittelhandknochen und Finger sowie am Ende der Schwanzwirbelsäule (JI et al. 1998), außerdem scheinen Schwungfedern entlang der Vorderarme erhalten zu sein (XU & GUO 2009, 316). Die längste Feder ist etwa 16 cm lang.²³ Der Federschaft ist gut entwickelt, die Federfahne symmetrisch. „Der übrige Körper scheint von kleinen Kontur- und Dunenfedern bedeckt gewesen zu sein“ (WELNHOFER 2002, 470). Arm- und Handskelett sind wie bei *Protarchaeopteryx* allerdings ziemlich kurz. Wegen der Kleinheit der Federn und der Vorderextremitäten konnte *Caudipteryx* wie *Protarchaeopteryx* nicht flugfähig gewesen sein (PETERS 2002, 349).

Eine ganze Reihe von Bearbeitern betrachtet *Caudipteryx* als sekundär flugunfähig. So meinen MARTIN & CZERKAS (2000, 691), dass die Form der Hand nur als abgeleitet von einem flugfähigen Vorfahren verstanden werden könne. JONES et al. (2000) kommen zu diesem Schluss aufgrund der Körperproportionen und durch einen Vergleich mit flugunfähigen Vögeln und Theropoden²⁴, während DYKE & NORELL (2005) in einer Entgegnung zu JONES et al. zu einer anderen Einschätzung gelangen

²² „[H]as a large hand, and given long enough feathers it might have had limited flight capabilities“. „*Protarchaeopteryx* has a shortened tail and fibula, as well as a reflexed hallux. It is almost certainly a bird“ (MARTIN & CZERKAS 2000, 691).

²³ In *Caudipteryx*, remiges are preserved along metacarpal II, phalanx II-1, and the base of phalanx II-2 and also appear to be along the forearms. The longest remex is about 160 mm long in IVPP V 12344 with an about-150-mm-long femur. The remiges have symmetrical vanes on either side of the rachis. As in *Protarchaeopteryx*, rectrices are attached to posterior caudal vertebrae“ (XU & GUO 2009, 316).

²⁴ Die relativen Proportionen der Hinterextremitäten von *Caudipteryx* stehen in scharfem Kontrast mit anderen bipeden Dinosauriern; sie sind nicht unterscheidbar von Laufvögeln. Ebenso ist der Schwerpunkt deutlich weiter vorn im Körper als bei allen bipeden Dinosauriern. Daher ist die Deutung von *Caudipteryx* als sekundär flugunfähiger Vogel aufgrund dieses Gesichtspunktes am plausibelsten – auch wenn cladistische Analysen die Gattung zu den Coelurosauriern stellen (JONES et al. 2000, 717).

und *Caudipteryx* außerhalb der Vögel platzieren. FEDUCCIA et al. (2005) und OSMÓLSKA et al. (2004) wiederum ordnen die Oviraptorosauria, zu denen *Caudipteryx* gerechnet wird, innerhalb der Vögel ein. Für WELLNHOFER (2002, 470) deuten Schädelmerkmale darauf hin, dass die Oviraptorosaurier flugunfähige Vögel sind; er schreibt: „*Caudipteryx* darf nun wohl als sekundär flugunfähig gewordener Vogel eingestuft werden, obwohl er seinem Skelettbau nach urtümlichere theropodenartige Merkmale aufweist, als sie bei *Archaeopteryx* vorliegen“ (WELLNHOFER 2002, 474). Auch PETERS (2002, 349) hält es nicht für plausibel, dass *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx* Vogelvorläufer seien. *Caudipteryx* habe anatomische Merkmale, die sehr ähnlich zu flugunfähigen Laufvögeln sind, was einen deutlichen Hinweis darauf abgibt, dass *Caudipteryx* ein Vogel sei und flugfähige Vorfahren hatte (PETERS 2002, 350). Auch FEDUCCIA (1999, 4742), OLSON (2002, 1204), GEIST & FEDUCCIA (2000, 668), MARTIN & CZERKAS (2000, 691) und FEDUCCIA & CZERKAS (2015) plädieren aufgrund vogeltypischer Merkmale für einen Vogelstatus bei *Caudipteryx*; RUBEN & JONES (2000, 594) sind der Auffassung, dass die Merkmale, die für einen Status als „Noch-nicht-Vogel“ sprechen, nicht eindeutig seien.

Dagegen bestreitet WITMER (2002, 11, 12) die Vogel-Hypothese wegen (zu vieler) plesiomorpher dinosaurierartiger Merkmale (vgl. NORMILE 2000). Für ZHOU & HOU (2002, 180) stellt sich die Situation so dar: *Caudipteryx* habe zwar einige „unerwartete“ Vogelmerkmale, sei aber andererseits im Grundsatz anderen kleinen „Nicht-Vogel-Theropoden“ ähnlich.²⁵ DYKE & NORELL (2005) sehen keinen Grund dafür, *Caudipteryx* als etwas anderes als einen „Nicht-Vogel-Dinosaurier“ anzusehen.²⁶ CHIAPPE & DYKE (2002, 107) kritisieren, dass die Befürworter des Vogelstatus Merkmale zugrunde legen, die entweder fehlerhaft oder zirkulär seien oder auch bei „Nicht-Vogel-Dinosauriern“ vorkommen; außerdem müssten in diesem Fall einige Rückentwicklungen angenommen werden (CHIAPPE & DYKE 2002, 109).²⁷

PAUL (2002, 124) wiederum listet 6 Merkmale auf, die bei unter Zugrundelegung der Cursorialhypothese bei Vogelvorfäulern verwirklicht sein sollten²⁸, und stellt fest, dass keines bei *Caudipteryx* vorkomme, sondern dass dessen Merkmale direkt diesen Erwartungen widersprechen. Die symmetrischen Federn seien ungeeignet, um Auftrieb oder Schub zu ermöglichen; *Caudipteryx* habe so wenig *beginnende* Flügel gehabt wie der Vogel Strauß. Aber auch als Räuber, der (gemäß dem Flugentstehungsmodell von GARNER et al. 1999) auf seine Beute herabstürzt, komme *Caudipteryx* wegen der kurzen Vorderextremitäten und fehlender Raubtiermerkmale nicht in Frage. Der Vergleich seiner Merkmale mit heutigen Vögeln lege eine sekundäre Flugunfähigkeit nahe.²⁹ Man kann aus alledem schließen, dass die Oviraptorosauria eine Gruppe eigener Art mit spezieller Merkmalskombination sind. Die morphologischen Daten sind offenbar unterschiedlich interpretierbar

²⁵ ZHOU et al. (2000, 251f.) konstatieren: „Therefore *Caudipteryx* retained an unexpected combination of primitive and derived characters. ... it must be admitted that we have no compelling evidence to exclude it from being a flightless bird; in other words, theoretically there is no single dinosaurian character in *Caudipteryx* that could not have been reversed from its presumable avian ancestor.“

²⁶ „There is no reason — phylogenetic, morphometric or otherwise — to conclude that *Caudipteryx* is anything other than a small non-avian theropod dinosaur“ (DYKE & NORELL 2005, 101).

²⁷ „Morphological arguments in favor of an avian placement of *Caudipteryx* have relied on characters that are either incorrect, circular, or also found among other non-avian coelurosaurians“ (CHIAPPE & DYKE 2002, 107). „For example, if Feduccia’s (1999) interpretation of *Caudipteryx* as a flightless enantiornithine were correct, it would require the re-elongation of a bony tail, separation of the vertebral elements co-ossified into a pygostyle, development of new phalanges and finger re-elongation, substantial transformations in the sternum (from the single large and keeled element of Enantiornithes to the two small and separate plates of *Caudipteryx*), and loss of fusion of several compound bones (e.g., carpometacarpus, tibiotarsus, tarsometatarsus)“ (CHIAPPE & DYKE 2002, 109).

²⁸ „• Tail longer or no shorter than in *Archaeopteryx*.

• Sternum shorter or no longer than in *Archaeopteryx*.

• Arms longer than usual in dino-avepods, because the arms were evolving into wings.

• Long arm contour feathers asymmetrical and streamlined, in order to maximize aero-dynamic effectiveness.

• Size small, under 1 kilogram, in order to facilitate ease of development of flight.

• Insectivorous or otherwise predaceous, as per the terrestrial leaping hypotheses“ (PAUL 2002, 124).

²⁹ „The argument by Garner et al. (1999) that *Caudipteryx* is an example of a pouncing predator that used its symmetrical distal feathers to control ambush leaps is contradicted by the combination of its atrophied arms and nonpredaceous habits.

Without lift, thrust, or strong drag-inducing protowings, *Caudipteryx* cannot in any way be described as a protoflier. One could argue that this avepod descended from running protofliers and that herbivory lead to the shortening of its arms. But this argument neither explains the shortness of the tail nor constitutes positive evidence for the running or pouncing hypothesis.

How then do we explain the flight-related features of *Caudipteryx*? By considering the modern avepods that combine short arms and tails, symmetrical feathers, large size, a small head, and herbivory with long legs. These are ratites and other birds that have lost flight, a point that we pursue in greater depth later in this book“ (PAUL 2002, 124).

und scheinen keine sichere Positionierung im System zu erlauben. Mit einer nennenswerten Anzahl von Konvergenzen und/oder Reversionen muss im evolutionstheoretischen Rahmen in jedem Fall gerechnet werden.

***Gigantoraptor* (Oviraptorosauria)**

Diese Gattung aus der Oberkreide wird trotz des geschätzten enormen Gewichts von 1.400 kg zu den Oviraptorosauria gestellt. Sie weist noch mehr Vogelmerkmale als die anderen Gattungen dieser Gruppe auf (XU et al. 2007) – entgegen dem Trend der Verkleinerung bei zunehmender Vogelähnlichkeit. Da einige Oviraptorosauria gefiedert sind, wird dies auch bei *Gigantoraptor* vermutet (XU et al. 2007; Suppl. Inform.), doch ist der Besitz von Federn nicht nachgewiesen worden.

***Nomingia* (Oviraptorosauria)**

Auch die Gattung *Nomingia* aus der Oberkreide soll Federn besessen haben; sind allerdings wie bei *Gigantoraptor* nicht nachgewiesen, sondern deren Vorkommen wird indirekt daraus geschlossen, dass *Nomingia* ein vogeltypisches Pygostyl besaß (OSMÓLSKA et al. 2004, 182; BARSBOLD et al. 2000).

***Yixianosaurus* (Maniraptora inc. sedis; Scansoriopterygidae? Dromaeosauridae?)**

Von dieser ca. 1 m großen Gattung aus der Unterkreide sind Bruchstücke von Brustgürtel, der Vorderextremitäten und einige Rippen erhalten. Die systematische Zugehörigkeit ist unklar. Die verlängerten vorletzten Fingerglieder dürften eine Kletteranpassung sein (XU & WANG 2003). An den Vorderextremitäten wurden schlecht erhaltene Integumentstrukturen gefunden, bei denen es sich um Reste von Konturfedern handeln könnte (NORELL & XU 2005).

***Microraptor* (Dromaeosauridae)**

Zu dieser Gattung der Dromaeosauriden aus der Unterkreide werden zwei relativ kleine Arten gerechnet, *Microraptor zhaoianus* (krähengroß) und *Microraptor gui* (ca. 77 cm Gesamtlänge). Letztere erlangte einige Aufmerksamkeit, weil es sich sehr wahrscheinlich um einen Doppeldecker-Flieger handelt, einem Bauplan also, der in dieser Hinsicht nicht vogeltypisch ist, da beide Extremitätenpaare zum Fliegen, vermutlich einem Gleitflug mit Auf- und Abschwüngen dienen (CHATTERJEE & TEMPLIN 2007). Bemerkenswerterweise gehört ausgerechnet die gefiederte Gattung *Microraptor* zu den ältesten Dromaeosauriden. Außer bei *Microraptor*, *Sinornithosaurus*, *Changyuraptor* und *Zhenyuanlong* sind Federn oder federartige Körperbedeckungen bei Dromaeosaurier-Gattungen fossil nicht belegt, ihre Existenz wird aber evolutionstheoretisch vermutet, weshalb bei Rekonstruktionen von Dromaeosauriern trotz fehlenden Nachweises oft Federn gezeichnet werden.³⁰

Microraptor gui war mit zum Teil asymmetrischen, langen Schwungfedern an den Vorderarmen, an der Hand, am Schienbein, am Metatarsus und an der vorderen Hälfte des Schwanzes befiedert. Der ganze Körper war mit 25-30 mm langen daunenartigen Federn bedeckt, das Federkleid insgesamt vogelartig (XU et al. 2003; WELLNHOFER 2003, 208f.). PRUM (2003, 323) bezeichnet die Konturfedern als „fully modern“. Auf dem Kopf waren bis zu 40 mm lange Federn, die vermutlich als Schmuck- oder Imponierfedern dienen. „Die Schwungfedern (Remiges) an den Vordergliedmaßen sind dabei nach einem vogelähnlichen Muster angeordnet und umfassen etwa 12 lange Handschwingen und 18 deutlich kürzere Armschwingen. Der Grad der Asymmetrie nimmt zum Körper hin ab, wie bei rezenten Vögeln“ (WELLNHOFER 2003, 209). Praktisch das gesamte Hinterbein war bis auf die Füße befiedert; die Beinfedern waren 12-19 cm lang (CHATTERJEE & TEMPLIN 2007, 1576). Neu ist der Nachweis von asymmetrischen langen Schwungfedern am Mittelfuß (WELLNHOFER 2003, 209). HONE et al. (2010) zeigten, dass die Federn wie bei Vögeln an den Knochen ansetzten, und schließen, dass sich die Federn des *Microraptor*-Holotyps in einer natürlichen Position befanden. Die Federn bei *Microraptor zhaoianus* sind nicht so gut erhalten. Typische Konturfedern seien nicht zu erkennen, manche Abdrücke könnten aber von Federschäften echter Konturfedern stammen (XU et al. 2000, 707).

³⁰ Bei *Velociraptor* wurden Strukturen an der Elle nachgewiesen, die als Federknubbel (Quill knobs) und somit als deutliche indirekte Hinweise auf Federn interpretiert werden (TURNER et al. 2007).

Cryptovolans. Als artgleich mit *Microraptor* wird heute die von CZERKAS et al. (2002) beschriebene Gattung *Cryptovolans* eingestuft. CZERKAS et al. (2002, 118) beschreiben die Federn des von ihnen beschriebenen Exemplars als asymmetrisch und eindeutig vogelartig (ebenso NORELL et al. 2002, 36³¹). Diese Autoren betrachten die Dromaeosauridae, zu denen *Cryptovolans* bzw. *Microraptor* gehören, wegen des Besitzes von flugtauglichen Federn als Vögel und nicht als Vogelvorfahren – eine Auffassung, der die Mehrheit der Paläontologen allerdings nicht folgt.

***Changyuraptor* (Dromaeosauridae)**

Changyuraptor yangi aus der Unterkreide Chinas (Yixian-Formation) wird ebenfalls zu den Microraptorinae (Dromaeosauridae) gestellt und war wie *Microraptor gui* vierflügelig und vermutlich ein Gleitflieger. Mit ca. 1,30 m Länge und einem geschätzten Gewicht von ca. 4 kg handelt es sich um den mit Abstand größten Vertreter der Microraptorinae. Die Federn waren denen heutiger Vögel vergleichbar. Die Schwanzfedern waren fast 30 cm lang und die längsten bei einer Gattung, die nicht zu den Vögeln gerechnet wird, und waren vermutlich für den Landevorgang wichtig (HAN et al. 2014).

***Zhenyuanlong* (Dromaeosauridae)**

Mit über 1,50 m Größe ist *Zhenyuanlong* aus der Yixian-Formation der Unterkreide Chinas die größte Dinosaurier-Gattung mit Federn, die der Fiederung heutiger Vögel gleichen (LÜ & BRUSATTE 2015) – falls diese Gattung wirklich ein Dinosaurier war. Einige Merkmale sprechen eher dafür, dass es sich um einen sekundär flugunfähigen Vogel handelt.

Zhenyuanlong besaß zwar einerseits Federn wie heutige Vögel, mehrlagig angeordnet, mit Schaft, Feinstrukturen und z. T. mit asymmetrischer Form, was als Indiz für die Flugtauglichkeit zu werten ist. Andererseits aber sind seine Vorderextremitäten viel zu kurz, um einen Flug zu ermöglichen. Wofür unter diesen Umständen die gut ausgebildeten Federn dienten, ist unklar, daher wird auch die Deutung erwogen, dass es sich um eine sekundär flugunfähige Form handeln könnte (wie bei *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx*). *Zhenyuanlong* wäre dann kein befiederter Dinosaurier, sondern Abkömmling eines Vogels, was nach Auffassung von CZERKAS & FEDUCCIA (2014, 2) und CZERKAS et al. (2002, 118) für alle Dromaeosaurier gilt.

***Unenlagia* (Dromaeosauridae)**

Wie bei *Gigantoraptor* und *Nomingia* wird auch beim Dromaeosauriden *Unenlagia comahuensis* die Existenz von Federn nur anhand indirekter Indizien wahrscheinlich gemacht. So sind NOVAS & PUERTA (1997, 391) der Auffassung, dass die Größe von *Unenlagia*, kombiniert mit kurzen Vorderextremitäten für Flugunfähigkeit sprechen, dass aber aus der phylogenetischen Position geschlossen werden könne, dass *Unenlagia* von flugfähigen Formen abstammt. In Rekonstruktionen wird *Unenlagia* entsprechend als teilweise befiedert dargestellt, obwohl Federn nicht direkt nachgewiesen wurden (z. B. http://www.dinosaur-world.com/feathered_dinosaurs/unenlagia_comahuensis.htm).

***Velociraptor* (Dromaeosauridae)**

Einen indirekten Hinweis auf den Besitz von Federn gibt es bei *Velociraptor*. TURNER et al. (2007) wiesen an einer Elle von *Velociraptor* Ansätze (quill knobs) für zwölf Federkiele der Armschwingen nach. Diese Papillen befinden sich an den Stellen, an denen sie auch bei heutigen Vögeln vorkommen. Federn selber wurden allerdings nicht direkt nachgewiesen. Die Forscher schließen, dass 14 Armschwingen ausgebildet waren, was gut zur Anzahl von 12 oder mehr Armschwingen bei *Archaeopteryx* passe. Die Funktion der mutmaßlichen Federn ist unklar. TURNER et al. (2007) halten es für möglich, dass es sich um Reste von kleineren, möglicherweise flugfähigen Vorfahren handelt.³²

³¹ „Here we describe the occurrence of pinnate feathers, which clearly feature a rachis and barbs, on a small, nonavian dromaeosaur from northern China. This finding indicates that feathers of modern aspect evolved in dinosaurs before the emergence of birds and flight“ (NORELL et al. 2002, 36).

³² „An examination of the living families of birds shows a significant correlation between the absence of ulnar papillae and the loss and/or reduction in volancy, even though some strong flyers lack papillae (7). This raises the possibility that ulnar papillar reduction or absence in large-bodied derived dromaeosaurids reflects loss of aerodynamic capabilities from the clade’s ancestral members. Quill knobs in

***Pedopenna* (Avialae inc. sedis)**

Von der Gattung *Pedopenna* sind nur die Hinterbeine fossil überliefert (XU & ZHANG 2005); sie wird zu den Maniraptoren gestellt; eine genauere Zuordnung (Avialae? Paraves?) ist unsicher (SULLIVAN et al. 2014). Sie hat ihren Namen von langen symmetrischen Konturfedern, die an ganzer Länge am Metatarsus ansetzen. Die Daohugou-Schichten Chinas, in denen *Pedopenna* entdeckt wurde, werden neuerdings in den Oberjura gestellt (SULLIVAN et al. 2014). Lange Konturfedern an den Beinen werden als Indiz für einen vierflügeligen Gleitflug gewertet (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 844; XU & ZHANG 2005, 173); XU & ZHANG (2005, 176) diskutieren die Hypothese, dass *Pedopenna* ein Evolutionsstadium vom Gleiten zum Fliegen durch Reduktion der Hinterflügel repräsentiert; sie halten aber auch eine Ornamentfunktion für möglich. Eine Änderung der Funktion, etwa vom Fliegen zur Ornamentierung, zum Schutz oder Wärmedämmung oder die relative Bedeutung bezüglich der Aerodynamik könnte die Variation in der Morphologie der Fußfedern unter den Eumaniraptoren und basalen Vögeln erklären.³³ Gattungen wie *Pedopenna* werden von XU & ZHANG (2005, 176) als Belege für die Hypothese gewertet, dass zuerst ein Gleitflug evolvierte und im Verlauf der weiteren Evolution des Schlagflugs die Befiederung der Hinterextremitäten reduziert wurde. Für SULLIVAN et al. (2014) ist unklar, in welchem Umfang die Federn an den Hinterbeinen von *Pedopenna* zu einem Flug beigetragen haben könnten.

***Xiaotingia* (Avialae inc. sedis)**

Die im Jahr 2011 beschriebene Gattung *Xiaotingia* aus der oberjurassischen Tiaojishan-Formation Chinas erlangte einige Bekanntheit, weil ihr Einbezug in die stammesgeschichtliche Analyse dazu führte, dass *Archaeopteryx* näher zu den Deinonychosauriern als zu späteren Vögeln gestellt wurde (XU et al. 2011), was später jedoch revidiert wurde (TURNER et al. 2012). SULLIVAN et al. (2014) berichten von einem undeutlich erhaltenen Gefieder mit besonders langen Federn am Femur. Auch an den Phalangen des Fußes sind Federn nachweisbar. Die Erhaltung ist allerdings zu schlecht, um Details erkennen zu können. Da die Vorderextremitäten ziemlich lang sind und die Furkula robust ist (XU et al. 2011), können die Federn dennoch als Indiz für eine Flugfähigkeit von *Xiaotingia* gewertet werden.

3. Komplettes Literaturverzeichnis (zu Text, Anmerkungen, Gattungsbeschreibungen sowie weiterführende Literatur)

- Agnolín FL & FE Novas (2013) Avian ancestors: A review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptoria, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Springer: Dordrecht, Heidelberg, New York, London.
- Bachmann T, Emmerlich J, Baumgartner W, Schneider JM & Wagner H (2012) Flexural stiffness of feather shafts: geometry rules over material properties. *J. Exp. Biol.* 215, 405-415.
- Balda RP, Caple G & Willis WR (1985) Comparison of the gliding to flapping sequence with the flapping to gliding sequence. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) The beginnings of birds. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 267-277.
- Balter M (2013) Authenticity of China's fabulous fossils gets new scrutiny. *Science* 340, 1153-1154.
- Barsbold R, Osmólska H, Watabe M, Currie PJ & Tsogtbaatar K (2000) A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with a pygostyle. *Acta Palaeont. Polon.* 45, 97-106.
- Bell PR, Campione NE, Persons IV WS, Currie PJ, Larson PL, Tanke DH & Bakker RT (2017) Tyrannosauroid integument reveals conflicting patterns of gigantism and feather evolution. *Biol. Lett.* 13: 20170092.
- Binder H (2012) Federfragmente in Kanadischem Bernstein aus der Oberen Kreide. *Stud. Integr. J.* 19, 42-44.
- Bock WJ (1985) The arboreal Theory for the origin of birds. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) The Beginnings of Birds. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp199-207.
- Bock WJ (1986) The arboreal origin of avian flight. *Mem. Calif. Acad. Sci.* 8, 57-72.
- Bock WJ (2000a) Explanatory history of the origin of feathers. *Amer. Zool.* 40, 478-485.

Velociraptor could reflect retention of feathers from smaller possibly volant ancestors, but such feathers may have had other functions“ (TURNER et al. 2007).

³³ „A shift in function (from flight to ornamentation, protection or insulation) and/or relative importance in aerodynamics might explain the variation in leg feather morphology among eumaniraptorans including basal birds“ (XU & ZHANG 2005, 176).

- Bock WJ (2000b) Explanations in a historical science. In: Peters DS & Weingarten M (Hg) *Organisms, Genes and Evolution*. Stuttgart, S. 33-42.
- Bock WJ (2001) Explanations in Systematics. In: Williams DM & Forey PL (eds) *Milestones in Systematics*. CRC Press, Boca Raton, S. 49-56.
- Bock WJ (2007) Explanations in evolutionary theory. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45, 89-103.
- Bock WJ & Bühler P (1995) Origin of birds: Feathers, flight and homoiothermy. *Archaeopteryx* 15, 5-13.
- Bossert B (2000) Untersuchung einer Vogelfeder. *Unterricht Biologie* 256, 20-22. (Online: <http://www.bossert-bcs.de/biologie/feder.htm>)
- Brusatte S (2017) Taking wing. *Sci. Am.* 316, 48-55.
- Brusatte SL, Lloyd GT, Wang SC & Norell MA (2014) Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. *Curr. Biol.* 24, 2386-2392.
- Brusatte SL, O'Connor JK & Jarvis ED (2015) The origin and diversification of birds. *Curr. Biol.* 25, R888-R898.
- Brush AH (2000) Evolving a protofeather and feather diversity. *Am. Zool.* 40, 631-639.
- Brush AH (2001) The beginnings of feathers. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Yale Peabody Mus. Natural History, 171-179.
- Bundle MW & Dial P (2003) Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). *J. Exp. Biol.* 206, 4553-4564.
- Burckhardt C, Fölsch DW & Scheifele U (1979) Das Gefieder des Huhnes. *Animal Management / Tierhaltung* Volume 9.
- Burgers P & Chiappe LM (1999) The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. *Nature* 399, 60-62.
- Caple G, Balda RP & Willis WR (1983) The physics of leaping animals and the evolution of preflight. *Am. Nat.* 121, 455-476.
- Carney RM, Vinther J, Shawkey MD, D'Alba L & Ackermann J (2012) New evidence on the colour and nature of the isolated *Archaeopteryx* feather. *Nature Comm.* 3, Art.-No. 637, doi:10.1038/ncomms1642
- Chatterjee S (1997) *The rise of birds*. Baltimore, Maryland: John Hopkins Univ. Press.
- Chatterjee S & Templin RJ (2003) The flight of *Archaeopteryx*. *Naturwissenschaften* 90, 27-32.
- Chatterjee S & Templin RJ (2012) Palaeoecology, aerodynamics, and the origin of avian flight. In: Talent JA (ed) *Earth and life. International Year of Planet Earth*. Springer, pp 585-612.
- Chen P, Dong Z & Zhen S (1998) An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391, 147-152.
- Chen CF, Foley J, Tang PC, Li A, Jiang TX, Wu P, Wideltz RB & Chuong CM (2015) Development, regeneration, and evolution of feathers. *Ann. Rev. Anim. Biosci.* 3, 169-195.
- Chiappe LM (1995) The first 85 million years of avian evolution. *Nature* 379, 349-355.
- Chiappe LM (2009) Downsized dinosaurs: The evolutionary transition to modern birds. *Evo. Edu. Outreach* 2, 248-256.
- Chiappe LM & Dyke GJ (2002) The mesozoic radiation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 91-124.
- Choiniere JN, Xu X, Clark JM, Forster CA, Guo Y & Han F (2010) A Basal Alvarezsaurid Theropod from the Early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science* 327, 571-574.
- Chuong CM, Wu P, Zhang FC, Xu X, Yu M, Wideltz RB, Jiang TX & Hou L (2003) Adaptation to the sky: Defining the feather with integument fossils from Mesozoic China and experimental evidence from molecular laboratories. *J. Exp. Zool.* 298B, 42-56.
- Clarke J (2013) Feathers before flight. *Science* 340, 690-692.
- Cleland CE (2001) Historical science, experimental science, and the scientific method. *Geology* 29, 987-990.
- Cleland CE (2002) Methodological and Epistemic Differences between Historical Science and Experimental Science. *Phil. Sci.* 69, 474-496.
- Colleary C, Dolocan A et al. (2015) Chemical, experimental, and morphological evidence for diagenetically altered melanin in exceptionally preserved fossils. *PNAS* 112, 12592-12597.
- Cowen R & Lipps JH (1982) An adaptive scenario for the origin of birds and of flight in birds. *Proceedings of the Third North American Paleontological Convention, Volume 1*, 109-112. Montreal, Canada, August 5-7, 1982.
- Cracraft J (1977) John Ostrom's study on *Archaeopteryx*, the origin of birds, and the evolution of avian flight. *Wilson Bull.* 89, 488-492.
- Currie PJ and Chen P (2001) Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. *Can. J. Earth Sci.* 38, 1705-1727.
- Czerkas (o.J.) Are birds really dinosaurs? http://www.dinosaur-museum.org/featheredinosaur/Are_Birds_Really_Dinosaurs.pdf
- Czerkas SA & Feduccia A (2014) Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird. *J. Orn.* 155, 841-851.
- Czerkas SA & Yuan C (2002) An arboreal maniraptoran from northeast China. In: Czerkas SJ (ed) *Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight*. The Dinosaur Museum Journal 1. The Dinosaur Museum, Blanding, USA, pp 63-95.
- Czerkas SA, Zhang D, Li J & Li Y (2002) Flying dromaeosaurs. In: Czerkas SJ (ed) *Feathered dinosaurs and the origin of flight*. The Dinosaur Museum, Blanding, pp 97-126.
- Davidson EH (2011) Evolutionary bioscience as regulatory systems biology. *Dev. Biol.* 357, 35-40.
- Dececchi TA & Larsson HCE (2011) Assessing arboreal adaptations of bird antecedents: Testing the ecological setting of the origin of the avian flight stroke. *PLoS ONE* 6(8): e22292; doi:10.1371/journal.pone.0022292.
- Dececchi TA, Larsson HCE & Habib MB (2016) The wings before the bird: an evaluation of flapping-based locomotory hypotheses in bird antecedents. *PeerJ* 4:e2159; DOI 10.7717/peerj.2159
- Denton M (2016) *Evolution: Still a theory in crisis*. Seattle: Discovery Institute Press.
- Dietrich-Bischoff V (2014) Wunderwerk Feder. *Die Vogelwarte* 52, 59.

- Di-Poï N & Milinkovitch MC (2016) The anatomical placode in reptile scale morphogenesis indicates shared ancestry among skin appendages in amniotes. *Sci. Adv.* 2016; 2: e1600708.
- Dial KP (2003) Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* 299, 402-404.
- Dial KP, Randall & Dial TR (2006) What use is half a wing in the ecology and evolution of birds? *BioScience* 56, 437-445.
- Dial KP, Jackson BE & Segre P (2008) A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight. *Nature* 451, 985-990.
- Dimond CC, Cabin RJ & Brooks JS (2011) Feathers, dinosaurs, and behavioral cues: defining the visual display hypothesis for the adaptive function of feathers in non-avian theropods. *Bios* 82, 58-63.
- Dudley R, Byrnes G, Yanoviak SP, Borrell B, Brown RM & McGuire JA (2007) Gliding and the functional origins of flight: Biomechanical novelty or necessity? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 179-201.
- Dyck J (1985) The evolution of feathers. *Zool. Scripta* 14, 137-154.
- Dyke GJ & Norell MA (2005) *Caudipteryx* as a non-avian theropod rather than a flightless bird. *Acta Palaeontol. Pol.* 50, 101-116.
- Evangelista D, Cam S, Huynh T, Kwong A, Mehrabani H, Tse K & Dudley R (2014) Shifts in stability and control effectiveness during evolution of Paraves support aerial maneuvering hypotheses for flight origins. *PeerJ* 2:e632; DOI 10.7717/peerj.632
- Falk AR, Kaye TG, Zhou Z & Burnham DA (2016) Laser fluorescence illuminates the soft tissue and life habits of the Early Cretaceous bird *Confuciusornis*. *PLoS ONE* 11(12): e0167284. doi:10.1371/journal.pone.0167284
- Feduccia A (1993) Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx*. *Science* 259, 790-793.
- Feduccia A (1996) The origin and evolution of birds. Yale University Press, New Haven.
- Feduccia A (1999) 1,2,3 = 2,3,4: Accommodating the cladogram. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 4740-4742.
- Feduccia A (2001) The problem of bird origins and early avian evolution. *J. Ornithol.* 142 Sonderheft 1, 139-147.
- Feduccia A (2012) The riddle of the feathered dragons. New Haven & London: Yale Univ. Press.
- Feduccia A (2016) FANTASY VS REALITY: A Critique of Smith et al.'s Bird Origins. *Open Ornithol. J.* 9, 14-38.
- Feduccia A, Lingham-Soliar T & Hinchliffe JR (2005) Do Feathered Dinosaurs Exist? Testing the Hypothesis on Neontological and Paleontological Evidence. *J. Morphol.* 266, 125-166.
- Feduccia A & Czerkas SA (2015) Testing the neoflightless hypothesis: propatagium reveals flying ancestry of oviraptorosaurs. *J. Orn.*, doi:10.1007/s10336-015-1190-9
- Fischer J, Buchwitz M, Voigt S & Kogan I (2007) Lebensbilder von *Longisquama insignis* SHAROV, 1970 (Diapsida, Eureptilia) – eine wissenschaftshistorische Betrachtung. *Hallesches Jahrb. Geowiss. Beiheft* 23, 141-144.
- Foth C, Tischlinger H & Rauhut OWM (2014) New specimen of *Archaeopteryx* provides insights into the evolution of pennaceous feathers. *Nature* 511, 79-82.
- Foth C, Rauhut O & Tischlinger H (2015) Als die Federn fliegen lernten. *Spektr. Wiss.* 4/2105, 28-33.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB & Kambic ER (2011) The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in birds. *PLoS ONE* 6(12):e28964.
- Garner JP, Taylor GK, Thomas ALR (1999) On the origins of birds: the sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. *Proc. R. Soc. Lond.* 266, 1259-1266.
- Gauthier JA & Padian JK (1985) Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses on the origin of birds and their flight. In: In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) The beginnings of birds. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp 185-197.
- Geist NR & Feduccia A (2000) Gravity-defying behaviors: Identifying models for protoaves. *Am. Zool.* 40, 664-675.
- Gibbons A (1996) New feathered fossil brings dinosaurs and birds closer. *Science* 274, 720-721.
- Glen GL & Bennett MB (2007) Foraging modes of Mesozoic birds and non-avian theropods. *Curr. Biol.* 17, R911-R912.
- Godefroit P, Cau A, Hu DY, Escuillié F, Wu W & Dyke G (2013a) A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. *Nature* 498, 359-362.
- Godefroit P, Demuynck H, Dyke G, Hu D, Escuillié F & Claeys P (2013b) Reduced plumage and flight ability of a new Jurassic paravian theropod from China. *Nat. Comm.* 4:1394, doi:10.1038/ncomms2389
- Godefroit P, Sinita SM et al. (2014a) A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. *Science* 345, 451-455.
- Godefroit P, Sinita SM et al. (2014b) Response to Comment on "A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales". *Science* 346, 434.
- Hall BK & Vickaryous MK (2015) Merrythoughts of the past and present: revisiting the homology of the furcula. In: Bininda-Emonds ORP, Powell GL, Janniczky HA, Bauer AM & Theodor J (eds) All Animals are Interesting: A Festschrift in Honour of Anthony P. Russell. BIS Verlag, Oldenburg, pp 439-454.
- Han G, Chiappe LM, Ji SA, Habib M, Turner AH, Chinsamy A, Liu X & Han L (2014) A new raptorial dinosaur with exceptionally long feathering provides insights into dromaeosaurid flight performance. *Nat. Comm.* 5:4382, doi: 10.1038/ncomms5382.
- Hanson T (2016) Federn. Ein Wunderwerk der Natur. Berlin.
- Harris MP, Fallon JF & Prum RO (2002) Shh-Bmp2 signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers. *J. Exp. Zool.* 294, 160-176.
- Harris MP, Williamson S, Fallon JF, Meinhardt H & Prum RO (2005) Molecular evidence for an activator-inhibitor mechanism in development of embryonic feather branching. *PNAS* 102, 11734-11739.
- Haubold H & Buffetaut E (1987) A new interpretation of *Longisquama insignis*, an enigmatic reptile from the Upper Triassic of Central Asia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Sér. 2*, 305, 65-70.
- Hedenström A (1999) How birds became airborne. *Trends Ecol. Evol.* 14, 375-376.

- Heers AM & Dial KP (2012) From extant to extinct: locomotor ontogeny and the evolution of avian flight. *Trends Ecol. Evol.* 27, 296-305.
- Heers AM, Dial KP & Tobalske BW (2014) From baby birds to feathered dinosaurs: Incipient wings and the evolution of flight. *Paleobiology* 40, 459-476.
- Heilmann G (1926) *The Origin of Birds*. Witherby, London.
- Holtz TR Jr (2001) Arctometatarsalia revisited: The problem of homoplasy in reconstructing theropod phylogeny. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 99-121.
- Homberger DG & De Silva KN (2000) Functional microanatomy of the feather-bearing integument: implications for the evolution of birds and avian flight. *Amer. Zool.* 40, 553-574.
- Hone DWE, Tischlinger H, Xu X & Zhang F (2010) The extent of the preserved feathers on the four-winged dinosaur *Microraptor gui* under ultraviolet light. *PLoS ONE* 5(2): e9223. doi:10.1371/journal.pone.0009223
- Hopson JA (2001) Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: Implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, 211-234.
- Howgate ME (1985) Back to the trees for a *Archaeopteryx* in Bavaria. *Nature* 313, 435-436.
- Hu D, Hou L, Zhang L & Xu X (2009) A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature* 461, 460-463.
- Hunter S (o.J.) Feathers: What's flight got to do - got to do with it? <http://ncsce.org/pages/feathers.html>.
- Jackson BE, Tobalske BW & Dial KP (2011) The broad range of contractile behaviour of the avian pectoralis: functional and evolutionary implications. *J. Exp. Biol.* 214, 2354-2361.
- Ji Q, Currie PJ, Norell MA & Ji SA (1998) Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393, 753-761.
- Ji Q, Norell MA, Gao KQ, Ji SA & Ren D (2001) The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature* 410, 1084-1088.
- Jones TD, Farlow JO, Ruben JA, Henderson DM & Hillenius WJ (2000) Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature* 406, 716-718.
- Junker R (2009a) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 2: Wiederverwendung, Umfunktionierung und Neuprogrammierung. *Stud. Integr. J.* 16, 17-21.
- Junker R (2009b) Methodologie der Naturgeschichtsforschung. Internetartikel. <http://www.wort-und-wissen.de/fachgruppen/wt/naturgeschichtsforschung.pdf>
- Junker R (2009c) Vierflügelige Vögel am Anfang? http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n137.php
- Junker R (2009d) Protofedern in Bernstein? *Stud. Integr. J.* 16, 120-121.
- Junker R (2015) Das Design-Argument in der Biologie – ein Lückenbüßer? <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/a19/a19.pdf>
- Kämpfe L (2003) Federentstehung und Vogelflug – neue evolutionsbiologische Gesichtspunkte. *Praxis Nat. – Biol. in der Schule* 6, 40-46.
- Kaiser G & Dyke G (2015) The development of flight surfaces on the avian wing. *Biol. Bull.* 42, 607-615.
- Kamphuis A (2008) *Vögel: Die große Bild-Enzyklopädie*. München: Dorling Kindersley.
- Koschowitz MC, Lambert M, Fischer & C Sander PM (2014) On the origin of feathers. *Reply. Science* 346, 1466-1467.
- Kremer BP, Welsch U & Wink M (2000) *Archaeopteryx* auch nach 140 Jahren in den Schlagzeilen. *Biol. in uns. Zeit* 30, 322-331.
- Laurent CM, Palmer C, Boardman RP, Dyke G & Cook RB (2014) Nanomechanical properties of bird feather rachises: exploring naturally occurring fibre reinforced laminar composites. *J. R. Soc. Interface* 11: 20140961; doi:10.1098/rsif.2014.0961
- Lefèvre U, Cau A, Cincotta A, Hu D, Chinsamy A Escuillié F & Godefroit P (2017) A new Jurassic theropod from China documents a transitional step in the macrostructure of feathers. *Sci. Nat.* 104:74.
- Lewin R (1983) How did vertebrates take to the air? *Science* 221, 38-39.
- Li Q, Clarke JA, Gao KQ, Zhou CF, Meng Q, Li D, D'Alba L & Shawkey MD (2014) Melanosome evolution indicates a key physiological shift within feathered dinosaurs. *Nature* 507, 350-353
- Lin CM, Jiang TX, Widelitz RB & Chuong CM (2006) Molecular signaling in feather morphogenesis. *Curr. Opin. Cell Biol.* 18, 730-741.
- Lindgren J, Moyer A et al. (2015) Interpreting melanin-based coloration through deep time: a critical review. *Proc. R. Soc. B* 282: 20150614.
- Lingham-Soliar T (2010) Dinosaur protofeathers: pushing back the origin of feathers into the Middle Triassic? *J. Ornithol.* 151, 193-200.
- Lingham-Soliar T (2011) The evolution of the feather: *Sinosauropteryx*, a colourful tail. *J Ornithol.* 152, 567-577.
- Lingham-Soliar T (2012) The evolution of the feather: *Sinosauropteryx*, life, death and preservation of an alleged feathered dinosaur. *J. Orn.* 153, 699-711.
- Lingham-Soliar T (2014) Comment on "A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales". *Science* 346, 434.
- Lingham-Soliar T (2015a) Feather structure, biomechanics and biomimetics: the incredible lightness of being. *J. Ornithol.* 155, 323-336; doi:10.1007/s10336-013-1038-0.
- Lingham-Soliar T (2015b) *The vertebrate integument. Vol. 2. Structure, design and function*. Heidelberg.
- Lingham-Soliar T (2016a) A densely feathered ornithomimid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada: A comment. *Cret. Res.* 62, 86-89.

- Lingham-Soliar T (2016b) How microbes helped solve a complex biomechanical problem associated with bird flight. *J. Microb. Biochem. Technol.* 8, 177-182. doi: 10.4172/1948-5948.1000282.
- Lingham-Soliar T (2017) Microstructural tissue-engineering in the rachis and barbs of bird feathers. *Sci. Rep.* 7:45162; doi:10.1038/srep45162.
- Lingham-Soliar T, Bonser RHC & Wesley-Smith J (2010) Selective biodegradation of keratin matrix in feather rachis reveals classic bioengineering. *Proc. R. Soc.* 277B, 1161-1168.
- Lingham-Soliar T, Feduccia A & Wang X (2007) A new Chinese specimen indicates that ‘protofeathers’ in the Early Cretaceous theropod dinosaur *Sinosauropteryx* are degraded collagen fibres. *Proc. R. Soc. Lond.* 274B, 1823-1829.
- Lingham-Soliar T & Murugan N (2013) A new helical crossed-fibre structure of β -keratin in flight feathers and its biomechanical implications. *PLoS ONE* 8(6): e65849. doi:10.1371/journal.pone.0065849
- Long CA, Zhang GP, George TF & Long CF (2003) Physical theory, origin of flight, and a synthesis proposed for birds. *J. Theor. Biol.* 224, 9-26.
- Longrich N (2006) Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica*. *Paleobiology* 32, 417-431.
- Lü J & Brusatte SL (2015) A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. *Sci. Rep.* 5:11775, doi: 10.1038/srep11775.
- Maderson PFA, Homberger D et al. (2000) Symposium on evolutionary origin of feathers: Panel discussion. *Amer. Zool.* 40, 695-706.
- Martin LD (1985) The relationship of *Archaeopteryx* to other birds. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (Hg) The beginnings of birds. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 177-183.
- Martin LD (1991) Mesozoic birds and the origin of birds. In: Schultze HP & Trueb L (eds): *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Ithaca: Cornell Univ. Press, pp 485-540.
- Martin LD (1995) A new skeletal model of *Archaeopteryx*. *Archaeopteryx* 13, 33-40.
- Martin LD (2004) A basal archosaurian origin for birds. *Acta Zool. Sin.* 50, 978-990.
- Martin LD (2008) Origins of avian flight – a new perspective. *Oryctos* 7, 45-54.
- Martin LD, Zhou Z, Hou L & Feduccia A (1998) *Confuciusornis sanctus* compared to *Archaeopteryx lithographica*. *Naturwissenschaften* 85, 286-289.
- Martin LD & Czerkas SA (2000) The fossil record of feather evolution in the Mesozoic. *Amer. Zool.* 40, 687-694.
- Martyniuk MP (2012) A field guide to Mesozoic birds and other winged dinosaurs. Vernon, NJ: Pan Aves.
- Mayr G (2014) On the origin of feathers. *Science* 346, 1466.
- Mayr G, Peters DS, Plodowski G & Vogel O (2002) Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften* 89, 361-365.
- Mayr G, Pittman M, Saitta E, Kaye TG & Vinther J (2016) Structure and homology of *Psittacosaurus* tail bristles. *Palaeontology* doi: 10.1111/pala.12257.
- McDonald JF (1983) The molecular basis of adaptation: A critical review of relevant ideas and observations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 77-102.
- McKellar, Chatterton BD, Wolfe AP & Currie PJ (2011) A diverse assemblage of late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber. *Science* 333, 1619-1622.
- McKellar RC, Chatterton BDE, Wolfe AP & Currie PJ (2012) Response to comment on “A diverse assemblage of late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber”. *Science* 335, 796-c.
- McKittrick J, Chen PY, Bodde SG, Yang W Novitskaya EE & Meyers MA (2012) The Structure, Functions, and Mechanical Properties of Keratin. *JOM* 64, 449-468.
- Moyer AE, Zheng W, Johnson EA, Lamanna MC, Li DQ, Lacovara KJ & Schweitzer MH (2014) Melanosomes or microbes: Testing an alternative hypothesis for the origin of microbodies in fossil feathers. *Sci. Rep.* 4:4233.
- Nachtigall W (1985) Warum die Vögel fliegen. Hamburg – Zürich.
- Naish D (2000) Theropod dinosaurs in the trees: a historical review of arboreal habits amongst nonavian theropods. *Archaeopteryx* 18, 35-41.
- Navalón G, Marugán-Lobón J, Chiappe LM, Sanz JL & Buscalioni A (2015) Soft-tissue and dermal arrangement in the wing of an Early Cretaceous bird: Implications for the evolution of avian flight. *Sci. Rep.* 5:14864.
- Norberg UM (1985) Evolution of vertebrate flight: An aerodynamic model for the transition from gliding to active flight. *Am. Nat.* 126, 303-327.
- Norell M, Ji Q, Gao K, Yuan C, Zhao Y & Wang L (2002) ‘Modern’ feathers on a non-avian dinosaur. *Nature* 416, 36-37.
- Norell MA & Xu X (2005) Feathered dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 33, 277-299.
- Normile D (2000) New feathered dino firms up bird links. *Science* 288, 1721.
- Novas FE & Puerta PF (1997) New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387, 390-392.
- Nudds RL & Dyke GJ (2004) Forelimb posture in dinosaurs and the evolution of the avian flapping flight-stroke. *Evolution* 63, 994-1002.
- Nudds RL & Dyke GJ (2010) Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight Ability. *Science* 328, 887-889.
- O’Connor JK, Chiappe LM, Chuong CM, Bottjer CJ & You H (2012) Homology and potential cellular and molecular mechanisms for the development of unique feather morphologies in early birds. *Geosciences* 2, 157-177.
- O’Connor JK & Chang H (2015) Hindlimb feathers in paravians: Primarily „wings“ or ornaments? *Biol. Bull.* 42, 616-621.
- Olson SL (2002) Review: “New perspectives on the origin and early evolution of birds. Proceedings of the International Symposium in Honor of J.H. Ostrom.” *Auk* 119, 1202-1205.

- Osmólska H, Currie PJ & Barsbold R (2004) Oviraptorosauria. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds) *The Dinosauria*. 2nd ed., University of California Press, Berkeley CA, S. 165-183, online: <http://tinyurl.com/oghn3bt>
- Ostrom JH (1974) *Archaeopteryx* and the origin of flight. *Quart. Rev. Biol.* 49, 27-47.
- Ostrom JH (1976) *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biol. J. Linn. Soc.* 8, 91-182.
- Ostrom JH (1979) Bird flight: How did it begin? *American Scientist* 67, 46-56.
- Ostrom JH (1986) The cursorial origin of avian flight. *Mem. Calif. Acad. Sci.* 8, 73-82.
- Ostrom JH (1991) The question of the origin of birds. In: Schultze HP & Trueb L (eds) *Origins of the higher groups of tetrapods: Controversy and consensus*. Cornell: Cornell Univ. Press, pp 467-484.
- Padian K (1982) Running, leaping, lifting off. *The Sciences* 22, 10-15.
- Padian K (2001) Stages in the origin of bird flight: Beyond the arboreal-cursorial dichotomy. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 255-272.
- Padian K (2003) Four-winged dinosaurs, bird precursors, or neither? *BioScience* 53, 450-452.
- Padian K (2016) Doing the locomotion. *Nature* 530, 416-417.
- Padian K & Chiappe LM (1998a) The origin and early evolution of birds. *Biol. Rev.* 73, 1-42.
- Padian K & Chiappe LM (1998b) The origin of birds and their flight. *Sci. Am.* 2/1998, 38-47.
- Paul GS (2002) *Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Paul GS (2010) Comment on "Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight ability". *Science* 330, 320b.
- Persons WS & Currie PJ (2015) Bristles before down: A new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution* 69, 857-862.
- Perrichot V, Marion L, Neraudeau D, Vullo R & Tafforeau P (2008) The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proc. R. Soc.* 275B, 1197-1202.
- Peters DS (2001) Probleme der frühen Vogelevolution. I. Die Sache mit den Federn. *Nat. Mus.* 131, 387-401.
- Peters DS (2002a) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347-354.
- Peters DS (2002b) Der undeutliche Beginn – die frühe Vogelevolution. *Ornithol. Mitt.* 54, 421-427.
- Porfiri JD, Novas FE, Calvo JO, Agnolín FL, Ezcurra MD & Cerda IA (2014) Juvenile specimen of Megaraptor (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretaceous Res.* 51, 35-55.
- Proctor NS & Lynch PJ (1993) *Manual of ornithology. Avian structure & function*. Yale Univ. Press.
- Prum RO (1999) Development and evolutionary origin of feathers. *J. Exp. Zool.* 285, 291-306.
- Prum RO (2002) Why ornithologists should care about the theropod origin of birds. *The Auk* 119, 1-17.
- Prum RO (2003) Are current critiques of the theropod origin of birds science? Rebuttal to Feduccia (2002). *The Auk* 120, 550-561.
- Prum RO (2005) Evolution of the morphological innovations of feathers. *J. Exp. Zool.* 304B, 570-579.
- Prum RO (2010) Moulting tail feathers in a juvenile oviraptorosaur. *Nature* 468, E1.
- Prum RO & Brush AH (2002) The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quart. Rev. Biol.* 77, 261-295.
- Prum RO & Brush AH (2003) Zuerst kam die Feder. *Spektr. Wiss.* 10/03, 32-41.
- Rauhut OWM, Foth C, Tischlinger H & Norell MA (2012) Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 11746-11751.
- Rayner JMV (1988) The evolution of vertebrate flight. *Biol. J. Linn. Soc.* 34, 269-287.
- Rayner JMV (2001) On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds. In: Gauthier J & Gall LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 363-383.
- Regal PJ (1975) The evolutionary origin of feathers. *Quart. Rev. Biol.* 50, 35-66.
- Reichholf JH (1996) Die Feder, die Mauser und der Ursprung der Vögel. Eine neuere Sicht zur Evolution der Vögel. *Archaeopteryx* 14, 27-38.
- Reichholf JH (1997) Die Vogelfeder – ein Eiweiß-Endlager? *kosmos* 4/97, p.68-71.
- Reichholf JH (2011) Der Ursprung der Schönheit: Darwins größtes Dilemma. München.
- Reichholf JH (2014) *Ornis. Das Leben der Vögel*. München.
- Ruben J (2010) Paleobiology and the origin of avian flight. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 2733-2734.
- Ruben JA & Jones TD (2000) Selective factors associated with the origin of fur and feathers. *Amer. Zool.* 40, 585-596.
- Sawyer RH, Washington LD, Salvatore BA, Glenn TC & Knapp LW (2003) Origin of archosaurian integumentary appendages: The bristles of the wild turkey beard express feather-type β keratins. *J. Exp. Zool.* 297B, 27-34.
- Sawyer RH, Rogers L, Washington L, Glenn TC & Knapp LW (2005) Evolutionary origin of the feather epidermis. *Dev. Dyn.* 232, 256-267.
- Schweitzer MH, Watt JA, Avci R, Knao L, Chiappe LM, Norell MA & Marshall M (1999) Beta-keratin specific immunological reactivity in feather-like structures of the Cretaceous alvarezsaurid *Shuvuuia deserti*. *J. Exp. Zool.* 285, 146-157.
- Senter P (2006) Scapular orientation in theropods and basal birds, and the origin of flapping flight. *Acta Palaeont. Polon.* 51, 305-313.
- Shipman P (1998) *Taking Wing: Archaeopteryx and the evolution of bird flight*. New York: Simon and Schuster.
- Stephan B (1979) Urvögel. Wittenberg-Lutherstadt.
- Stephan B (2003) Die nachweisbaren Strukturen der Federn von *Archaeopteryx* mit Anmerkungen zu *Longisquama* und diversen Proavis-Modellen. *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl. Geowiss. Reihe* 6, 183-194.
- Stettenheim PR (2000) The integumentary morphology of modern birds – an overview. *Amer. Zool.* 40, 461-477.

- Stokstad E (2000) Feathers, or flight of fancy? *Science* 288, 2124-2125.
- Stone R (2010) Bird-dinosaur link formed up, and in brilliant technicolor. *Science* 327, 508.
- Sullivan C, Hone DWE, Xu X & Zhang F (2010) The asymmetry of the carpal joint and the evolution of wing folding in maniraptoran theropod dinosaurs. *Proc. R. Soc. B*, doi:10.1098/rspb.2009.2281.
- Sullivan C, Wang Y, Hone DWE, Wang Y, Xu X & Zhang F (2014) The vertebrates of the Jurassic Daohugou biota of Northeastern China. *J. Vertebr. Paleont.* 34, 243-280.
- Unwin DM (1998) Feathers, filaments and theropod dinosaurs. *Nature* 391, 119-120.
- Tarsitano SF, Russell AP, Horne F, Plummer C & Millerchip K (2000) On the evolution of feathers from an aerodynamic and constructional view point. *Amer. Zool.* 40, 676-686.
- Tobalske BW & Dial KP (2007) Aerodynamics of wing-assisted incline running in birds. *J. Exp. Biol.* 210, 1742-1751.
- Turner AH, Makovicky PJ & Norell MA (2007) Feather quill knobs in the dinosaur *Velociraptor*. *Science* 317, 1721.
- Turner AH, Makovicky PJ & Norell MA (2012) A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 371, 206 pp.
- Van der Reest AJ, Wolfe AP & Currie PJ (2016a) A densely feathered ornithomimid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada. *Cretaceous Res.* 58, 108-117.
- Van der Reest AJ, Wolfe AP & Currie PJ (2016b) Reply to comment on: „A densely feathered ornithomimid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada.“ *Cret. Res.* 62, 90-94.
- Vinther J, Nicholls R, Lautenschlager S, Pittman M, Kaye TG, Rayfield E, Mayr G & Cuthill IC (2016) 3D Camouflage in an Ornithischian Dinosaur. *Curr. Biol.* 26, 2456-2462.
- Wellnhofer P (1999) *Archaeopteryx*: Vom Boden in die Luft. *Nat. Rdsch.* 52, 414-415.
- Wagner GP (2014) Homology, genes, and evolutionary innovation. Princeton and Oxford.
- Wang B, Yang W, McKittrick J & Meyers MA (2016) Keratin: Structure, mechanical properties, occurrence in biological organisms, and efforts at bioinspiration. *Progr. Materials Sci.* 76, 229-318.
- Wang B & Meyers MA (2017) Light like a feather: A fibrous natural composite with a shape changing from round to square. *Adv. Sci.* 2017, 4, 1600360.
- Wang M, O'Connor JK, Pan Y & Zhou Z (2017) A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with unique crural feathers and an ornithuromorph plough-shaped pygostyle. *Nat. Comm.* 8:14141, doi: 10.1038/ncomms14141
- Wang X, Pittman M, Zheng X, Kaye TG, Falk AR, Hartman SA & Xu X (2017) Basal paravian functional anatomy illuminated by high-detail body outline. *Nat. Comm.* 8:14576, doi: 10.1038/ncomms14576.
- Wellnhofer P (2000) Der bayerische Urvogel, *Archaeopteryx bavarica*. *AvH-Mitteilungen* 75, 3-10.
- Wellnhofer P (2001a) Neues zum Ursprung der Vogelfeder. *Nat. Rdsch.* 154, 366-367.
- Wellnhofer P (2001b) Ein neuer Dinosaurier mit Federn. *Nat. Rdsch.* 154, 489-490.
- Wellnhofer P (2002) Die befiederten Dinosaurier Chinas. *Nat. Rdsch.* 55, 465-477.
- Wellnhofer P (2003) *Microraptor gui* – ein vierflügeliger Dinosaurier. *Nat. Rdsch.* 156, 208-210.
- Wellnhofer P (2004) Basale Tyrannosaurier mit „Protofedern“. *Nat. Rdsch.* 58, 85-86.
- Wellnhofer P (2009) Protofedern bei Vogelbeckensauriern? *Nat. Rdsch.* 62, 311-312.
- Widenmeyer M & Junker R (2016) Der Kern des Design-Arguments in der Biologie und warum die Kritiker daran scheitern. Internetpublikation, <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/a22/a22.pdf>
- Witmer L (1991) Perspectives on avian origins. In: Schultze HP & Trueb L (eds) *Origins of the higher groups of tetrapods*. Ithaca: Cornell University Press, pp 427-466.
- Witmer LM (2002) The debate on avian ancestry: Phylogeny, function, and fossils. In: Chiappe LM & Witmer LM (eds) *Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 3-30.
- Witmer LM (2009) Fuzzy origins for feathers. *Nature* 458, 293-295.
- Witmer LM (2011) An icon knocked from its perch. *Nature* 475, 458-459.
- Woolston C (2013) New contender for first bird. *Nature News*, doi:10.1038/nature.2013.13088.
- Wright NA, Steadman DW & Witt CC (2016) Predictable evolution toward flightlessness in volant island birds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 4765-4770.
- Wu P, Hou L, Plikus M, Hughes M, Schemet J, Suksaweang S, Widelitz RB, Jiang TX & Chuong CM (2004) Evo-Devo of amniote integuments and appendages. *Int. J. Dev. Biol.* 48, 248-267.
- Xing L, McKellar RC et al. (2016a) A feathered dinosaur tail with primitive plumage trapped in mid-Cretaceous amber. *Curr. Biol.* 26, 1-9, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.10.008>
- Xing L, McKellar RC, et al. (2016b) Mummified precocial bird wings in mid-Cretaceous Burmese amber. *Nat. Comm.* 7:12089, doi: 10.1038/ncomms12089.
- Xu X (2006) Feathered dinosaurs from China and the evolution of major avian characters. *Integr. Zool.* 1, 4-11.
- Xu X, Currie P, Pittman M, Xing L, Meng Q, Lü J, Hu D & Yu C (2017) Mosaic evolution in an asymmetrically feathered troodontid dinosaur with transitional features. *Nat. Comm.* 8:14972, doi:10.1038/ncomms14972.
- Xu X & Guo Y (2009) The origin and early evolution of feathers: Insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Palasiatica* 47, 311-329.
- Xu X, Norell MA, Kuang X, Wang X, Zhao Q & Jia C (2004) Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* 431, 680-684.
- Xu X, Ma QY, Hu DY (2010) Pre-*Archaeopteryx* coelurosaurian dinosaurs and their implications for understanding avian origins. *Chinese Sci. Bull.* 55, 3971-3977.
- Xu X, Tan Q, Wang J, Zhao X & Tan L (2007) A gigantic bird-like dinosaur from the Late Cretaceous of China. *Nature* 447, 844-847.

- Xu X & Wang X (2003) A new maniraptorian dinosaur from the early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning. *Vertebrata Palasiatica* 41, 195-202.
- Xu X, Tang ZL & Wang XL (1999) A therizinosaurid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature* 399, 350-354.
- Xu X, Wang K, Zhang K, Ma Q, Xing L, Sullivan C, Hu D, Cheng S & Wang S (2012) A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China. *Nature* 484, 92-95.
- Xu X, You H, Du K & Han F (2011) An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature* 475, 465-470.
- Xu X & Zhang F (2005) A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus. *Naturwissenschaften* 92, 173-177.
- Xu X, Zheng X & You H (2009a) A new feather type in a nonavian theropod and the early evolution of feathers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 832-834.
- Xu X, Zhao Q, Norell M, Sullivan C, Hone D, Erickson G, Wang XL, Han FL & Guo Y (2009b) A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chin. Sci. Bull.* 54, 430-435.
- Xu X, Zheng X & You H (2010) Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature* 464, 1338-1341.
- Xu X, Zheng X, Sullivan C, Wang X, Xing L, Wang Y, Zhang X, O'Connor JK, Zhang F & Pan Y (2015) A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature* 521, 70-73.
- Xu X, Zhou ZH & Prum RO (2001) Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature* 410, 200-204.
- Xu X, Zhou ZH, Wang X, Kuang X, Zhang F & Du X (2003) Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421, 335-340.
- Yalden DW (1985) Forelimb function in *Archaeopteryx*. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) *The Beginnings of Birds*. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp 91-97.
- Yalden DW (1997) Climbing *Archaeopteryx*. *Archaeopteryx* 15, 107-108.
- Yu M, Wu P, Widelitz RB & Chuong CM (2002) The morphogenesis of feathers. *Nature* 420, 308-312.
- Yu M, Yue Z, Wu P., Wu DY, Mayer JA, Medina M, Widelitz RB, Jiang TX & Chuong CM (2004) The developmental biology of feather follicles. *Int. J. Dev. Biol.* 48, 181-191.
- Zelenitsky DK, Therrien F, Erickson GM, DeBuhr CL, Kobayashi N, Eberth DA & Hadfield F (2012) Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins. *Science* 338, 510-514.
- Brush AH (1996) On the origin of feathers. *J. Evol. Biol.* 9, 131-142.
- Zhang F, Kearns SL, Orr PJ, Benton MJ, Zhou Z, Johnson D, Xu X & Wang X (2010) Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature* 463, 1075-1078.
- Zhang FC, Zhou ZH & Dyke G (2006) Feathers and 'featherlike' integumentary structures in Liaoning birds and dinosaurs. *Geol. J.* 41, 395-404.
- Zhang F, Zhou Z, Xu X & Wang X (2002) A juvenile coelurosaurian tetrapod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften* 89, 394-398.
- Zhang F, Zhou Z, Xu X, Wang X & Sullivan C (2008) A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455, 1105-1108.
- Zheng XT, You HL, Xu X & Dong ZM (2009) An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures. *Nature* 458, 333-336.
- Zhou Z (2004) The origin and early evolution of birds: Discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455-471.
- Zhou Z, Barrett PM & Hilton J (2003) An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature* 421, 807-814.
- Zhou Z & Hou L (2002) The discovery and study of Mesozoic birds in China. In: Chiappe LM & Witmer LM (eds) *Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs*. University of California Press, Berkeley CA u. a., S. 160-183.
- Zhou Z & Zhang F (2003) *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften* 90, 220-225.
- Zhou Z & Zhang F (2005) Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *PNAS* 102, 18998-19002.
- Zhou Z & Zhang F (2006) Mesozoic birds of China – a synoptic review. *Vertebr. Palasiatica* 44, 74-98.