

Seite frei. Die erste Zehe ist kurz und nach hinten gerichtet. Sie hat eine Grundphalange und eine kräftige, stark gekrümmte Krallen. Sie scheint also opponierbar gewesen zu sein. De Beer (1954) nahm deshalb an, dass *Archaeopteryx* fähig war, auf Ästen zu sitzen und eine arboreale Lebensweise zu führen. Für eine vogelartige Greif- und Klammerfunktion war diese Zehe allerdings relativ kurz. Die zweite Zehe hat mit der Krallen drei Phalangen. Die dritte und längste Zehe hat vier Phalangen, einschließlich des Krallengliedes. Unglücklicherweise liegt die vierte Zehe unter der zweiten und wird von dieser fast vollständig verdeckt. Lediglich die Krallen ist sichtbar. Deshalb kann die Zahl der Phalangen der vierten Zehe, auch nach vorliegenden Röntgenaufnahmen, nicht sicher ermittelt werden. In ihrer Länge rangiert die vierte Zehe zwischen der zweiten und dritten Zehe. Sie ist nur wenig kürzer als die dritte Zehe. Dies entspricht auch den Proportionen bei den anderen *Archaeopteryx*-Exemplaren, mit Ausnahme des Solnhofener Exemplars. Man kann deshalb mit einiger Zuverlässigkeit auch für das Londoner Exemplar fünf Phalangen in der vierten Zehe annehmen, woraus sich die Standard-Fußphalangenformel von 2-3-4-5-0 ergibt. Nur beim Solnhofener Exemplar hat die vierte Zehe vier Phalangen. Sie ist auch deutlich kürzer als die dritte Zehe (Wellnhofer 1988a,b, 1992). Für Elzanowski (2001b) war dies eines der diagnostischen Merkmale, die das Solnhofener Exemplar als neues Taxon, *Wellnhoferia grandis*, begründen sollten.

#### Maße der Skelettknochen des Londoner Exemplares (in mm)

Eigene Messungen, die zum Teil von denen de Beer's (1954) abweichen. Ein \* hinter der Zahl bedeutet »ungefähre Maßangabe«.

<b>Schädel, Länge, geschätzt</b>	60-65
<b>Wirbelsäule</b>	
Rumpfwirbelsäule (14 Wirbel)	91,5*
mittlere Dorsalwirbel, Länge	7*
posteriore Dorsalwirbel, Länge	5,5
Sacrum (5 Wirbel)	33*
Präcaudale Rumpfwirbelsäule (19 Wirbel)	124,5*
Schwanzwirbelsäule (23 Wirbel)	210
5. Caudalwirbel	5,4
6. Caudalwirbel	6,0
7. Caudalwirbel	6,5
8. Caudalwirbel	8
9. Caudalwirbel	10,5*
10. Caudalwirbel	10,5*
11. Caudalwirbel	11,7*
12. Caudalwirbel	12,3*
13. Caudalwirbel	13,0*
14. Caudalwirbel	12,3
15. Caudalwirbel	12,5
16. Caudalwirbel	12,4
17. Caudalwirbel	11,4
18. Caudalwirbel	11,4
19. Caudalwirbel	10,5
20. Caudalwirbel	9,3
21. Caudalwirbel	8,5
22. Caudalwirbel	7,0
23. Caudalwirbel	4,3
<b>Schultergürtel</b>	
Scapula, Länge	46
proximale Breite	10,6
mittlere Breite	4
distale Breite	6
Coracoid, Länge	19
dorsale Breite	9
mittlere Breite	12
ventrale Breite	12
Furcula, Länge eines Astes	23
Breite des Knochens	4
Weite zwischen den freien Enden	30
Innenwinkel	75°

<b>Vorderextremität</b>	
Humerus, Länge	74,6
proximale Breite	
über die Deltopectoralcrista	13,5
mittlerer Schaftdurchmesser	4
Ulna, Länge	67,2
proximale Breite	7
mittlerer Schaftdurchmesser	3
distale Breite	7
Radius, Länge	64,7
mittlerer Schaftdurchmesser	2,5
distale Breite	4,5
Carpus	
Carpale 1+2	
(»halbmondförmiges Carpale«)	6*
Radiale, Durchmesser	2,5*
Ulnare	4,5 × 2
Metacarpale II, Länge	34,4
Schaftdurchmesser	2
Fingerglieder	
2. Digitus	
2. Phalanx	25,5
3. Phalanx, Krallen	17,5
3. Digitus	
2. Phalanx	20,5*
Vorderextremität, Gesamtlänge (Humerus + Ulna + Manus)	244*
<b>Beckengürtel</b>	
Ilium, Länge	38
größte Höhe (am Pubis-Stiel)	15
Acetabulum, Durchmesser	6
Ischium, Länge	25,5*
proximale Breite	10
Pubis, Länge	51,5
Symphyse, Länge	19
<b>Hinterextremität</b>	
Femur, Länge	61,0
mittlerer Schaftdurchmesser	3,8
distale Breite	7,5
Tibia, Länge	80,7
mittlerer Schaftdurchmesser	3,5
proximale Breite	9,5
Metatarsale II	40,6
Metatarsale III	44,1
Zehenglieder	
1. Digitus, Länge	19,8
1. Phalanx	8,8
2. Phalanx (Krallen)	11
2. Digitus, Länge	33,9
1. Phalanx	10,5
2. Phalanx	11,4
3. Phalanx (Krallen)	12
3. Digitus, Länge	48,4
1. Phalanx	13,0
2. Phalanx	11,5
3. Phalanx	9,4
4. Phalanx (Krallen)	14,5
4. Digitus	
5. Phalanx (?), (Krallen)	12
Länge des Fußes (Metatarsale III + 3. Zehe)	92,5
Hinterextremität, Gesamtlänge (Femur + Tibia + Pes)	234,2

#### Befiederung

Die Fossilisation der Federn von *Archaeopteryx* unterlag in den Solnhofener Schichten ganz besonderen Bedingungen. Rietschel (1985a) hat darauf hingewiesen, dass unter den subaquatischen Entstehungsbedingungen des Kalksediments die Urvogelfedern eigentlich keine »Eindrücke« auf der Sedimentoberfläche hinterlassen haben können. Vielmehr wurde die nach oben weisende Seite der Federn entweder von sehr feinkörnigem Sediment bedeckt oder es wurde durch einen Bewuchs von Bakterienmatten eine frühe Diagenese (also Versteinerung) des Sediments beschleunigt, ein Ergebnis, zu dem u.a. auch Davis & Briggs (1995) kamen. Die Federstrukturen beim Londoner Exemplar von *Archaeopteryx*, aber auch beim Berliner Exemplar, sind also nicht als Eindrücke oder

stempelartige Abdrücke auf der Sedimentoberfläche entstanden, sondern sie sind nach dem »Precipitation-Modell« von Rietschel (1985a) negative Formen und positive Abgüsse.

Das Londoner Urvogel-Individuum wurde auf dem Rücken liegend eingebettet. Die ausgebreiteten Flügel und der Federschwanz lagen also mit ihrer Oberseite auf dem Lagunenboden. Die Unterseiten waren frei, wurden langsam von Bakterienmatten überzogen und von Kalksediment zugedeckt. Als Ergebnis zeigt die obere Platte auf ihrer Unterseite, also die Hauptplatte mit dem Knochenskelett, eine Negativform dieser ventralen Federseite. Die untere Platte, die Gegenplatte, zeigt auf ihrer Oberfläche die gleiche Federseite, die ventrale, aber als positiven Abguss der negativen Form. Wir kennen also nur die Unterseite des Gefieders, nicht die Oberseite. De Beer war irrtümlich der Ansicht, dass die Hauptplatte die Unterseite, die Gegenplatte die Oberseite der Flügel zeige, dass also die Federn auf beiden Platten ihren Abdruck hinterlassen hätten.

#### Flügelbefiederung

Beim Londoner Exemplar sind die Hand- und Armschwingen beider Flügel sowie die Schwanzfedern erhalten. De Beer gibt darüber hinaus auch die Erhaltung von Deckfedern über der Basis der Schwungfedern an. Jedoch sind Konturfedern, die den übrigen Körper bedeckten, nicht erhalten geblieben. Die Einzelfedern entsprechen in ihrer Struktur dem Bau moderner Vogelfedern. Auch hier müssen, wie bei der einzelnen Feder von *Archaeopteryx lithographica*, an den Federästen Haken- und Bogenstrahlen vorhanden gewesen sein, da sonst die reguläre, glatte und parallele Anordnung der Federäste (Rami) nicht zu erklären wäre. Die Asymmetrie der Federfahnen der Schwungfedern ist bei den distalen Handschwingen stärker ausgeprägt als bei den proximalen Armschwingen, ein Muster, das ganz dem moderner Flugvögel entspricht und aerodynamisch bedingt ist. Die vordere Federfahne ist jeweils schmaler, als die hintere, allerdings nicht so ausgeprägt, wie bei modernen flugfähigen Vögeln. (Feduccia & Tordoff 1979, Speakman 1993, Speakman & Thompson 1994).

Die Federabdrücke des rechten Flügels sind besser erhalten, als die des linken. Die Verankerung der Hand- und Armschwingen am Flügelskelett, das heißt die Zuordnung der Handschwingen zum zweiten Metacarpale und Finger, der Armschwingen zur Ulna, kann nicht direkt beobachtet werden. Die Ulna von *Archaeopteryx* hat darüberhinaus übrigens keine Federmarken, die bei vielen modernen Flugvögeln die ligamentösen Anheftungsstellen der Armschwingen kennzeichnen. Dieser Knochen ist bei *Archaeopteryx* völlig glatt. Im rechten Flügel scheinen die Schwungfedern fächerartig aus einem zentralen Bereich hervorzugehen. Die Handschwingen und die äußeren (distalen) Armschwingen sind mit 130 mm etwa gleich lang. Die Federsäfte (Rachis) sind leicht nach hinten gebogen, bei den Armschwingen etwas mehr als bei den Handschwingen. Sie haben eine Längsfurche, ein Merkmal, das wie bei heutigen Vogelfedern ihre Unterseite anzeigt. De Beer zählte sechs Handschwingen und zehn Armschwingen, zu wenig, wie das Berliner Exemplar beweist. Der Grund dafür lag in seiner Interpretation der eigenartigen Doppeldrucke (»double-struck impressions«) einiger Federsäfte, die er folgendermaßen erklärt:

„... the imprints of the rachis had been made first and then, by displacement of the feather, the impression of the barbs had been superimposed to that impression.“ (de Beer 1954: 34)

[ »... der Abdruck des Schaftes wurde zuerst erzeugt und dann ist infolge einer Verschiebung der Feder der erste Abdruck durch den Eindruck der Federäste überprägt worden.« ]

Rietschel (1985a) hingegen interpretierte diese »double-struck«-Säfte als eine früh verfestigte Struktur von darunter liegenden Federn und nannte sie »weiche Schatten« (soft-shadows) von originalen Federn. Diese unterschiedliche Interpretation hat natürlich Konsequenzen bei der Zählung der