



6.32. Konstruktion verschiedener Fußtypen bei rezenten Vögeln im Vergleich zu *Archaeopteryx*. Dargestellt ist jeweils der rechte Fuß in Medianansicht, und zwar eines Bodenläufers (Leierschwanz, *Menura*, nach Feduccia 1993a), eines Baumvogels (Kragenlaubenvogel, *Chlamydera*, nach Feduccia 1993a), eines Raubvogels (Falke, *Falco*, nach Hertwig 1922) und des Solnhofener Urvogels (*Archaeopteryx bavarica*, nach Wellnhöfer 1993a). Die erste Zehe von *Archaeopteryx* ist für einen Baumvogel zu kurz und sitzt hoch mediocaudal am Mittelfuß. Trotzdem dürfte es ihm möglich gewesen sein, auf einem Ast zu sitzen und einen Zweig zu umklammern.

dass bodenlebende Vögel sich durch schwächere Krallenkrümmung von Baumvögeln und Stammkletterern signifikant unterscheiden, sondern das der Krümmungsgrad der Zehenkrallen von *Archaeopteryx* in den Messbereich heutiger Baumvögel fällt. Er nahm deshalb auch für *Archaeopteryx* eine arboreale Lebensweise an. Peters & Görgner (1992) wiesen aber darauf hin, dass die Krallen von *Archaeopteryx* sehr zart beschaffen und deshalb gegenüber heutigen stammkletternden Vögeln ganz untypisch seien. Solche Krallen kämen auch bei Felskletterern vor und sogar bei Vögeln, die überhaupt nicht klettern. Sie seien also kein untrüglicher Beweis für eine kletternde Lebensweise.

Ein besonderes Kennzeichen von *Archaeopteryx* sind jedoch seine gut entwickelten, stark gekrümmten und sehr scharfen Krallen an den drei Fingern der Hand. Auch sind sie an ihrer inneren Basis mit einem ausgeprägten Höcker für den Ansatz einer entsprechend kräftigen Beugesehne versehen. Es ist ganz unwahrscheinlich, dass diese Krallen funktionslos waren oder lediglich dem schützenden Abschluss der Flingerglieder dienten (Stephan 1992, 1994). Bei den meisten *Archaeopteryx*-Skeletten sind nicht nur die Knochenkrallen, sondern auch ihre Hornscheiden fossil erhalten geblieben. Nur sie sind für eine funktionelle Analyse von Bedeutung. Die Hornkrallen bedecken nicht die ganze Knochenkralle, sondern nur den distalen Teil, sind seitlich abgeflacht, haben eine verstärkte, gerundete Außenkrümmung und enden in nadelfeinen Spitzen. An ihren konkaven Innenseiten sind sie mit einer dünnen, scharfrandigen Doppellamelle versehen. Der Gedanke, dass die Fingerkrallen für die Pflege des Gefieders benutzt wurden, wie Rietschel (1985) meinte, liegt deshalb nahe. Gegen diese Interpretation wandte Bühler (1986) allerdings ein, dass die für die Gefiederpflege adaptierten »Putzkrallen« heutiger Vögel (z.B. Schleiereulen, Nachtschwalben oder Rohrdommlen) abgeflacht, gestreckt und kammförmig und nicht gekrümmt, scharf und spitz seien.

Bei der Internationalen *Archaeopteryx*-Konferenz in Eichstätt (1984) erregte der Beitrag des englischen Ornithologen Derek Yalden das größte Interesse. Er präsentierte damals seine funktionsmorphologischen Vergleichsuntersuchungen der Hornkrallen von *Archaeopteryx*, heutigen Vögeln und verschiedenen Säugetieren. Krallen wie bei *Archaeopteryx* fand Yalden (1985) weder bei Greifvögeln und Eulen, noch bei Bodenläufern oder Felskletterern und auch nicht bei Vögeln, wie der Elster, die sich sowohl im Geäst wie auf dem Boden aufhalten. Er fand aber Krallen mit dieser Morphologie bei Spechten, Baumseglern, Fledermäusen, Flughunden und Eichhörnchen, also bei Tieren, die an Stämmen klettern und sich an Rinde festhaken können. Die Lage der Fingerkrallen beim Berliner und Eichstätter Exemplar führten Yalden zu der Überzeugung, dass die Fingerkrallen von *Archaeopteryx* am waagrecht ausgestreckten Flügel senkrecht nach unten gerichtet waren, also beim Klettern gegen den Stamm wiesen. Die von Yalden während der Eichstätter Konferenz vorgebrachten Argumente waren so überzeugend, dass John Ostrom, damals der Hauptverfechter der Cursorial-Theorie,

nach dem Vortrag aufstand, Derek Yalden gratulierte und erklärte: "Now, I believe that *Archaeopteryx* could climb tree trunks." Es wurde aber trotzdem bezweifelt, ob die Solnhofener Urvogel wirklich in der Lage waren, Baumstämme nach Art von Eichhörnchen zu erklimmen (Peters 1994, 2002). Allenfalls könnten sie fähig gewesen sein, sich mit ihren Fingerkrallen an Stämmen oder Ästen anzuklammern und sich mit den Füßen und dem Schwanz abzustützen.

Yalden (1997) wies später nochmals darauf hin, dass die Fußkrallen von *Archaeopteryx* in ihrem Querschnitt schmal und dorsoventral höher sind, wie bei den Krallen von typischen Kletterern. Sie seien deutlich von Fußkrallen terrestrisch lebender Theropoden, wie von *Compsognathus*, unterschieden, die bei einem mehr dreieckigen Querschnitt breiter als hoch seien. Dem hielt Chiappe (1997) entgegen, dass die Fingerkrallen von *Archaeopteryx* in ihrer Morphologie mit denen von sicher nicht baumkletternden Nicht-Vogel-Theropoden, wie *Deinonychus* oder *Oviraptor*, übereinstimmen. Diese sind stark gekrümmt, lateral komprimiert und an ihrer Oberseite bis zur Spitze hin verdickt.

Von den Befürwortern einer arboricolen Lebensweise von *Archaeopteryx* wurde immer wieder das südamerikanische Schopfhuhn, der Hoatzin (*Opisthocomus hoazin*), als analoges lebendes Beispiel vorgebracht. Dessen Junge haben noch Krallen an den ersten beiden Fingern der Hand, mit deren Hilfe sie im Geäst herumklettern. Um dies zu ermöglichen, ist die Entwicklung der benachbarten Schwungfedern der Hand verzögert, die durch ihre Kürze dann nicht beim Greifen im Wege stehen können. Die äußeren zwei Handschwingen überragen den zweiten Finger nicht, die folgenden sind ebenfalls kurz und werden nur graduell länger. Bei *Archaeopteryx* hingegen überragen die äußeren Handschwingen den zweiten Finger ganz erheblich (Gauthier & Padian 1985). Klettern an Stämmen und Umgreifen von Ästen mit den Fingern der Hand wäre ohne Beschädigung der hinderlich langen Handschwingen nicht möglich gewesen, ganz abgesehen davon, dass lediglich der erste Finger frei aus dem Flügel nach vorne und unten herausragte, während die beiden anderen Finger im Flügelgefieder weitgehend fixiert waren. Das bestritt allerdings Bock (1985), der aufgrund der anatomischen Verhältnisse annahm, dass die Rolle

der sich festklammernden Hand beim Klettern und Landen durch die Schwungfedern nicht gestört würde, ebensowenig wie der Flügel beim Fliegen durch die Krallen behindert worden wäre. Griffiths (1993b) war der Ansicht, dass die hauptsächliche Funktion der Fingerkrallen von *Archaeopteryx* das Herumklettern in niederm Buschwerk war. Alle drei Fingerkrallen, auch die des den zweiten Finger kreuzenden dritten Fingers seien beim lebenden Urvogel nach vorne orientiert gewesen und hätten ihn befähigt nach Art eines Eichhörnchens zu klettern. Ob das südamerikanische Schopfhuhn, der Hoatzin, als Modell für die Lebensweise von *Archaeopteryx* dienen kann, ist fraglich. Er ist kein primitiver, sondern ein sekundär spezialisierter Vogel, der in der Ufervegetation von Gewässern nistet. Nur als Nestling trägt er an den beiden ersten Fingern Krallen, die nach hinten gerichtet sind und sich später zurückbilden. Sie werden benutzt, um ins Nest zurückzuklettern. Sollte er dabei ins Wasser fallen, so ist er auch fähig zu tauchen und zu schwimmen.

Dass *Archaeopteryx* aber durchaus in der Lage war, auf einem Ast zu sitzen oder Zweige mit seinen Zehen zu umklammern, zeigt besonders deutlich das Münchener Exemplar, *Archaeopteryx bavarica*. Ein Fuß ist hier nämlich eng an den Unterschenkel herangezogen und die mittleren Zehen (II, III, IV) sind kreisförmig nach innen gekrümmt. Die erste, nach rückwärts gerichtete Zehe steht mit ihrer Kralle dazu in Opposition und bildet mit den nach vorne gerichteten drei langen Zehen einen geschlossenen Kreis, was den Eindruck erweckt, der Fuß hielte einen Zweig umklammert. Die Konstruktion des Fußes zeigt damit nicht nur eine Anpassung an das Laufen auf dem Boden, sondern auch eine Greif- und Klammerfunktion, die es *Archaeopteryx* ermöglichte, sich im Geäst von Bäumen und Büschen festzuhalten und auf Zweigen zu sitzen. Es ist sogar wahrscheinlich, dass starke Beugung im Knie- und Fußgelenk, wie sie beim Münchener Exemplar vorliegt, eine automatische Klammerstellung der Zehen zur Folge hatte, wie das bei heutigen Vögeln der Fall ist. Deshalb können sie, wenn sie zum Schlafen auf einem Zweig sitzen, nicht vom Baum fallen. Im Gegensatz zu den Klammerfüßen von typischen Baumvögeln, wie sie Feduccia (1993a) zum Vergleich herangezogen hat, ist die erste Zehe von *Archaeopteryx* aber viel kürzer

6.33. Klammerfuß bei einer rezenten Taube (*Columba livia*) (a) und rekonstruiert nach dem Münchener Exemplar bei *Archaeopteryx* (b). Dargestellt ist, wie ein Objekt (Zweig) von 2 cm Durchmesser maximal umklammert werden kann. Abkürzungen: mt I, Metatarsale I; mt, Metatarsus; tmt, Tarsometatarsus; I, II, III, Zehen I, II, III.

