

# FOSSILE FLUGTIERE UND ERWERB DES FLUGVERMÖGENS.

VON

**W. BRANCA.**

AUS DEN ABHANDLUNGEN DER KÖNIGL. PREUSS. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN  
VOM JAHRE 1908.

BERLIN 1908.

VERLAG DER KÖNIGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

IN KOMMISSION BEI GEORG REIMER.

Gelesen in der Gesamtsitzung am 7. Juli 1904.  
Zum Druck eingereicht am 16. Januar 1908, ausgegeben am 9. März 1908.

Wer für die Tierwelt ein Wort prägen wollte, gleichwertig dem alten für Menschen gemünzten: Navigare necesse est, vivere non necesse, der brauchte nur das navigare zu verwandeln in ein volare; denn wenn Zahlen überhaupt Beweiskraft innewohnt, dann beweist die gewaltige Anzahl fliegender Tierarten die sehr große Wichtigkeit, welche das Flugvermögen für die Tierwelt besitzt. In seiner Abhandlung über die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren hat Döderlein gezeigt<sup>1</sup>, daß nicht weniger als 62 Prozent aller Tierarten das Flugvermögen erworben haben. Eine überraschend große Zahl. Aber so überzeugend die Sprache auch ist, die diese Zahl zu uns spricht, sie verrät doch noch nicht alles; denn man müßte eigentlich hierbei von den im Wasser lebenden Tieren, da ja von ihnen kein einziges zu fliegen vermag, gänzlich absehen<sup>2</sup>. Wenn man daher nur die Landtiere in Betracht zieht, so steigt für letztere der Prozentsatz derer, die das Flugvermögen besitzen, nach Döderlein sogar auf 75 Prozent.

Diese Zahl möchte nun vollends übertrieben erscheinen, da unser Auge doch so zahlreichen Lebewesen begegnet, die kein Flugvermögen

---

<sup>1</sup> Zoologische Jahrbücher Bd. 14, 1900, S. 49—61.

<sup>2</sup> Auch die sogenannten »fliegenden« Fische besitzen ja kein Flugvermögen; denn sie können, wie Möbius zeigte, ihre großen Flossen nicht als Flügel, sondern nur als Fallschirm benutzen. Ganz neuerdings hat O. Abel (Fossile Flugfische, Jahrbuch der k. k. Geolog. Reichsanstalt, Wien 1906. Bd. 56, S. 1—88. 3 Tafeln, 13 Textfiguren) in seiner schönen Arbeit über die fossilen Flugfische, die verschiedenen darüber gemachten Beobachtungen kritisch besprechend, den Vorschlag gemacht, den Namen Flugfische in Fallschirmfische umzuwandeln. Das würde sich dann sehr schön mit den Fallschirmtieren des Landes decken. Außerdem aber besitzen diese Fallschirmfische, ebenso wie die anderen Fische, im Wasser doch auch noch ein Flugvermögen ebenso wie die auf dem Lande lebenden Flugierte; nur daß es sich in einem anderen Medium betätigt. Siehe S. 2—4.

besitzen, und sie erklärt sich nur dadurch, daß von den ungefähr 420 000 Tierarten, welche Döderlein als zur Zeit bekannt nach Möbius annimmt, nicht weniger als 280 000 den Insekten angehören, die ja zum größten Teil zu fliegen vermögen. Dazu gesellen sich dann etwa 13 000 Vögel, 600 Fledermäuse und eine uns unbekannte Zahl ausgestorbener Flugsaurier, von denen vielleicht 60 Arten bisher namhaft gemacht worden sind.

Es ergibt sich somit auch hier ein Beleg für die bekannte Tatsache, daß statistische Zahlen leicht irrige Vorstellungen erwecken können. Wohl kommen auf je vier Landtierformen nicht weniger als drei, die fliegen können. Aber dieser fast ungeheuerlich hoch klingende Prozentsatz fliegender Tiere wird wesentlich nur durch das große Übergewicht der Zahl der Insektenarten über die der anderen Tiere bedingt. Müssen wir daraus folgern, daß die Insekten ihre so auffallende Überzahl wesentlich dem Umstande verdanken, daß sie durch den Erwerb des Flugvermögens so sehr viel günstiger im Kampfe ums Dasein gestellt waren? Oder sind es wesentlich doch andere Gründe gewesen, die dieses so außerordentliche, jedes Maß übersteigende Anschwellen der Zahl der Insekten bedingten? Denn man kann sich doch nicht verhehlen, daß der gewaltige Vorteil, den ein einzelnes Tier vor allen anderen erlangt, wenn es des Flugvermögens teilhaftig wird, in demselben Maße wieder sich verringert, in welchem zahllose andere Tiere ebenfalls das Flugvermögen erringen. Die Möglichkeit, sich den Feinden durch die Flucht in die Luft hinein zu entziehen und die Vorteile, die für Ernährung und Fortpflanzung sich ergeben — sie verringern sich ja in demselben Maße, in dem auch die Feinde und die Mitbewerber um Ernährung und Fortpflanzung sich in die Luft zu erheben vermögen.

Ich sagte oben, den im Wasser lebenden Tieren fehle ausnahmslos das Flugvermögen. Das klingt eigentlich selbstverständlich; denn wie sollte ein Tier, das nur durch Kiemen zu atmen vermag, und in dieser Lage sind doch fast ausnahmslos die Wassertiere, längere Zeit in der Luft zubringen und dabei noch heftig mit den Muskeln arbeiten können, ohne zu ersticken. Selbst im Besitze von Flügeln würde es also von diesen doch keinen Gebrauch machen können; auch dann wohl nicht, wenn seine Kiemen dem Zwecke, längere Zeit außerhalb des Wassers aushalten zu können, sich angepaßt haben. Derartiges findet sich be-

kanntlich bei Wassertieren; so unter den dekapoden Krebsen bei den Anomuren, bei denen der hintere Teil der Kiemenhöhle Luft aufnimmt und als Lunge funktioniert, wenn der Krebs an das Land geht; *Birgus* soll auf solche Weise sogar Palmenbäume erklettern können. Indes ist eine derartige Kieme doch nur zu langsamer Bewegung, also Atmung in der Luft angepaßt, kaum aber zu so stürmischer Bewegung bezüglich Atmung in der Luft, wie das zum Fliegen nötig wäre.

Indessen jene so selbstverständlich klingende Aussage, daß die im Wasser lebenden Tiere des Flugvermögens ausnahmslos entbehren, ist doch nur bedingt richtig; denn sie ist nur selbstverständlich, gilt nur so lange, als wir das Fliegen definieren als die Fähigkeit eines Tieres, sich in die Luft zu erheben. Bei dieser Definition wird aber, wie mir scheint ungerechtfertigterweise, alleiniges Gewicht gelegt auf die eine Seite der Sache: auf das, was die Natur hierbei leistete, indem sie, die Schwere überwindend, dem Körper die Fähigkeit verlieh, sich in die Luft erheben zu können: Eine Leistung, so staunenswert, so großartig, daß sie nur noch durch eines übertroffen wird, die Ausbildung des menschlichen Denkvermögens.

Die andere Seite der Sache dagegen und wie mir scheint die Hauptseite, weil sie das enthält, was für das Tier das hierbei Wichtige ist, findet in jener Definition gar keine Berücksichtigung. Ich meine die Befreiung des Tieres von den Fesseln, mit denen es an die Erdrinde gefesselt ist: Fesseln, die für seine Ernährung, seine Abwehr der Feinde und seine Fortpflanzung schwerwiegende Hindernisse darbieten können.

Setzen wir daher dieses für das Tier Wichtigere in die Definition ein, erklären wir also das Fliegen für die Fähigkeit eines Tieres, sich von diesen Banden freimachen und sich erheben zu können in dasjenige Medium, in welchem es atmet — so zeigt sich sofort, daß wir für die im Wasser lebenden Tiere genau denselben Gegensatz haben, zwischen denen, welche an den Boden gekettet sind und denen, welche zu fliegen vermögen. Nur daß wir hier das Fliegen heute als Schwimmen bezeichnen.

Und ganz wie bei den landlebenden Tieren die verschiedensten Grade der Flugfähigkeit bestehen, so besitzen auch die wasserlebenden Tiere die verschiedensten Grade der Flugfähigkeit in solchem Sinne.

Es verlohnte sich wohl der Mühe, nun auch für die im Wasser lebenden Tiere<sup>1</sup> den Prozentsatz derer zu bestimmen, welche in solchem Sinne die Flugfähigkeit erworben haben. So sind Fliegen und Schwimmen mit Bezug auf die Höhe der Leistung der Natur zwei sehr verschiedenwertige Dinge. Mit Bezug auf das aber, was sie dem Tiere geben, sind sie ganz dasselbe; und nur dadurch, daß wir heute zwei verschiedene Worte dafür besitzen, wird es bedingt, daß man das unwillkürlich vergißt.

Früher war dem nicht so, denn früher machte unsere Sprache gar keinen Unterschied zwischen beiden Tätigkeiten. Der Liebenswürdigkeit meines verehrten Herrn Kollegen Wilhelm Schulze verdanke ich hierüber die folgenden Angaben: »Noch heute sagt man im Slowenischen *riba pluje*, der Fisch schwimmt, und *ptič pluje*, der Vogel fliegt; für beide Tätigkeiten hat also die slowenische Sprache noch heute nur einen einzigen Ausdruck, und die demselben zugrunde liegende Wurzel *pleu* heißt sonst schwimmen. In einer erweiterten Form erscheint sie als litauisch *plaukiū*, ich schwimme; dazu stimmt fast ganz genau unser Fliegen (in ältester Form *flingan*), das also ursprünglich auch schwimmen bedeutet, aber diese seine ursprüngliche Bedeutung seit alters eingebüßt hat und im Germanischen nur noch von der Bewegung durch die Luft gebraucht wird«.

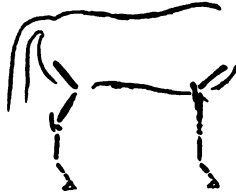
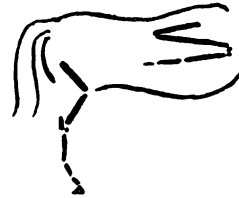
Zwei diametral entgegengesetzte Wege<sup>2</sup> sind es, auf welchen die Landtiere ihre Flugfähigkeit erworben haben; den einen gingen die Wirbeltiere, den anderen die Insekten.

Bei den Wirbeltieren wurde die vordere Extremität zum Flügel umgewandelt. Schon ohne weiteres geht aus diesen Worten hervor, daß

<sup>1</sup> Die Zahl der bisher bekannten Fische, 12 000 Arten, erreicht nicht ganz die Zahl der Vögel, die sich auf 13 000 beläuft. Diejenige der Reptilien beträgt etwa 8 300, die der Amphibien 1300, und von diesen ist ja nur ein kleinerer Teil mehr oder weniger wasserlebend. Die etwa 3 000 Echinodermen rechnen ganz, die 8 000 Würmer wieder nur zum Teil zu den Bewohnern des Wassers. Den größten Prozentsatz aber liefern die Mollusken, deren 50 000 Arten zum größten Teil im Wasser leben. Dazu kommen dann noch die niedersten Tiere, deren Artenzahl um so schwerer festzustellen ist, in je tiefere Stufen man hinabsteigt.

<sup>2</sup> Wenn hier und später von »demselben Wege« (bzw. von »verschiedenen Wegen«), auf dem die Flugfähigkeit erreicht wurde, die Rede ist, so soll damit selbstverständlich keinerlei Verwandtschaft der Tiergruppen angedeutet werden, sondern nur die von der Natur befolgte Art und Weise des Vorgehens, gewissermaßen die Methode.

hier dem Gewinne des Flugvermögens ein Verlust zweier Füße, d. h. der vollen Hälfte aller, gegenüberstand. Welch ein überaus harter Verlust! War zunächst doch mit ihm sogar noch viel mehr als die Hälfte des Gehvermögens verloren. Das geht am besten aus den folgenden schematischen Zeichnungen hervor, in welchen Fig. 1 ein vierfüßiges Tier vor Erwerb

*Fig. 1.**Fig. 2.*

des Flugvermögens, Fig. 2 nach Erwerb desselben und mit seitlich angelegten Flügelknochen darstellt.

Wenn wir einmal eine plötzliche Umwandlung aus dem einen in den anderen Zustand uns vorstellen wollen, so ergibt sich, daß das Tier nun seiner bisherigen Fähigkeit zu gehen, laufen oder springen zunächst nicht bloß halb, sondern sogar fast vollständig beraubt werden würde, indem es entweder gänzlich auf ein Gehen verzichten müßte oder doch nur höchst unbehilflich, seine Flügelextremität als Gehwerkzeug benutzend, auf allen Vieren sich fortbewegen könnte; wie letzteres auch heute noch, wenn auch zum Teil recht geschickt, die Fledermäuse tun.

Indessen die der Schonung bedürftigen Flügel, deren Flughaut bezüglich Federn durch das Gestrüpp des Waldes, die Härte der Felsen, den Sand und Schlamm des Bodens leicht Schaden nehmen können, durften in ausgedehntem Maße nicht dauernd als Gehwerkzeuge benutzt werden; sie mußten daher soweit wie möglich gänzlich befreit werden von solchem Dienste, das Tier mußte auf zwei Beine gestellt werden.

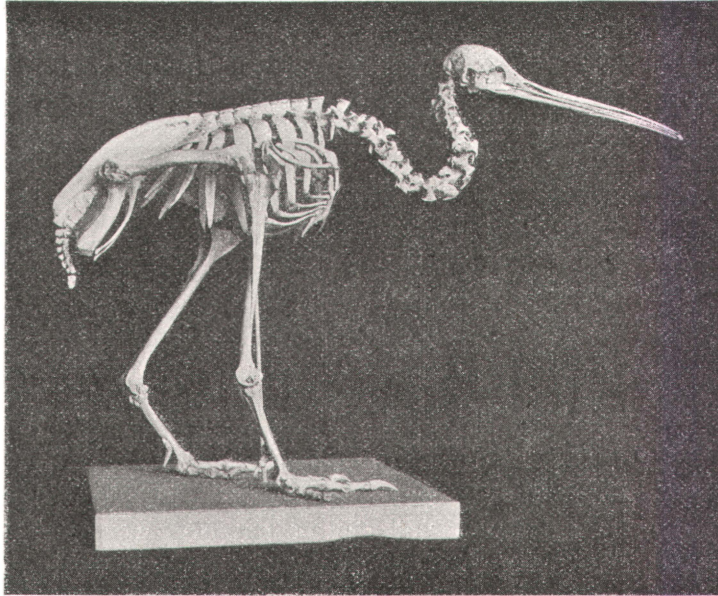
Das konnte zunächst bei horizontal bleibender Körperachse, also unter Beibehaltung der bisherigen Körperstellung des Vierfüßlers, nur ermöglicht werden dadurch, daß die Hinterextremität vom hinteren Ende des Tieres mehr nach der Mitte desselben zugeschoben wurde:

Entweder indem nur die Gelenkungsstelle des Oberschenkels im Becken weiter nach vorn rückte;

Oder indem außerdem noch der Oberschenkel selbst, anstatt seiner ursprünglich mehr vertikalen eine mehr oder weniger horizontale Stellung

annahm, so daß auf solche Weise der Unterschenkel es war, der den Körper weiter zur Mitte hin unterstützte, wie das Fig. 3 andeutet.

*Fig. 3.*



Oder endlich, indem umgekehrt der Rumpf es war, der seine ursprünglich horizontale, dem früheren Vierfüßler eigne Lage aufgab und eine mehr aufrechte Richtung annahm, wie Fig. 4 schematisch anzeigt und z. B. beim Pinguin, Kranich, Marabu usw. der Fall ist.

So steht also bei den Wirbeltieren dem Gewinne des Flugvermögens ein überaus harter Verlust gegenüber.

Von entgegengesetzter Richtung her, mit verlustloser Methode, haben die Insekten das Flugvermögen erlangt. Aus bedeutungslosen, wenigstens für das Gehen bedeutungslosen Rückenplatten wurden hier die Flügel geschaffen. Aber nicht nur das, es bildeten sich auf solche Weise auch meistens nicht nur 2, sondern sogar 4 Flügel. Eine Zahl, die bei den Wirbeltieren fast unmöglich sein würde, da letztere, wenn außer der Vorder- auch noch die Hinterextremität sich in Flügel verwandeln würde, fast jeder Gehfähigkeit beraubt werden müßten.

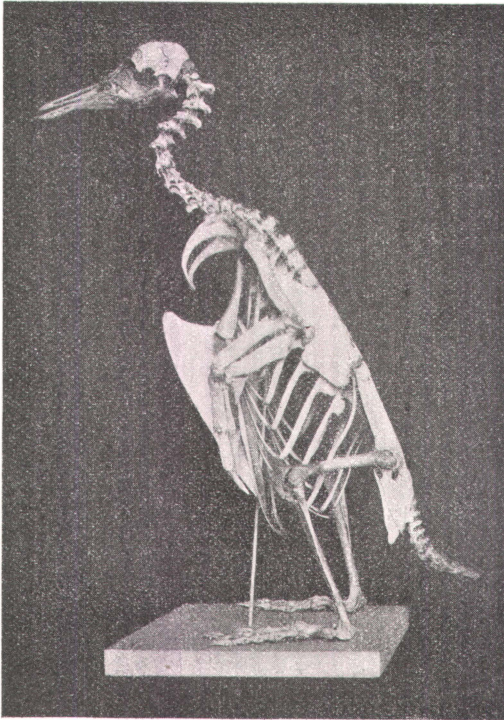
Es ist also, gerade umgekehrt wie bei Wirbeltieren, bei Insekten der Erwerb der Flugfähigkeit ein vollkommen reiner Ge-



winn gewesen, dem keinerlei Verlust der Gehfähigkeit gegenüberstand.

Wir müssen somit den Weg, welchen die Insekten bei Erwerb ihrer Flugfähigkeit gingen, d. h. also die Methode, welche die Natur hier befolgte, als die im Prinzip vollkommenste anerkennen, da sie dem Tiere nicht nur den vollen Gebrauch aller

*Fig. 4.*



seiner bisherigen Bewegungsorgane beließ, sondern auch diesen noch außerdem 4 neue hinzufügte.

Völlig fremd stehen sich diese beiden Wege, auf denen einerseits die Insekten, andererseits die Wirbeltiere das Flugvermögen erwarben, gegenüber; und nirgends hat die Natur eine Brücke geschlagen, die von dem einem Wege hinüberführte zu dem anderen. Weder hat sie bei Insekten Formen geschaffen, bei denen 2 bezüglich 4 Beine in Flügel umgewandelt worden wären, noch hat sie unter Wirbeltieren solche geschaffen, bei denen, unter gänzlicher Schonung der Extremitäten, Flügel auf dem Rücken entstanden wären.

Warum nicht? Offenbar weil sie das erstere, obwohl sie es gekonnt hätte — man gestatte einmal den Ausdruck —, nicht gewollt hat; und weil sie das zweite, auch wenn sie gewollt, wohl nicht gekonnt hätte.

Gewiß hätte sie bei Insekten ohne weiteres Formen werden lassen können, bei denen ein Teil der Extremitäten zu Flügeln spezialisiert wäre. Ja, es muß sogar in hohem Maße auffallen, daß die Natur das nicht getan hat; denn gerade bei Arthropoden sind die Beine in so verschiedenartigster Weise ausgebildet, zu Geh-, Lauf-, Springbeinen, zu Grab-, Schwimm-,

Raubbeinen, zu Freßwerkzeugen usw. spezialisiert, daß man erstaunt sich fragen muß, warum denn die Natur nicht auch, wie bei den Wirbeltieren, die Extremitäten zu Flugbeinen spezialisierte. An einem Unvermögen der Natur hat das also sicher nicht gelegen.

Man wird nicht etwa einwerfen können, ontogenetische Gründe sprächen dafür, daß die Insekten von fußlosen Arten abstammten, es sei daher eine Umwandlung der früher noch gar nicht vorhanden gewesenen Beine in Flügel überhaupt unmöglich gewesen. Abgesehen davon, daß die Paläontologie bisher keinerlei Beweise für jene ontogenetische Auffassung bringt — was freilich bei der Lückenhaftigkeit paläontologischer Überlieferung durchaus nicht als Gegenbeweis gelten darf —, so entstehen ja die Flügel bei den Insekten nicht, wie bei den Wirbeltieren, schon im embryonalen Zustande, sondern erst sehr viel später. Erst nachdem die Metamorphose vollendet ist, beim geschlechtsreifen, fertigen, mit seinen Beinen versehenen Insekte, bilden sich die Flügel.

Man darf daher gewiß annehmen, daß dem auch in früheren Zeiten so gewesen sein wird, daß also bei Insekten die Beine zur eventuellen Umwandlung in Flügel auch damals der Natur zur Verfügung gestanden haben, aber von ihr eben nicht benutzt worden sind.

Doch wie verhält sich das bei den Wirbeltieren? Warum ist bei diesen keinem einzigen die Wohltat zuteil geworden, unter völliger Schonung der Extremitäten in den Besitz von Flügeln zu gelangen? Die entsprechende Antwort dürfte lauten: Weil die Natur hier (fast) nicht konnte, selbst wenn sie gewollt hätte.

Der Mensch freilich, in seiner künstlerischen Phantasie, hat das getan, indem er Idealgestalten wie Pegasus, den geflügelten Löwen von St. Marcus, die Engel, Psyche, Amor, als halbe Insekten darstellte, d. h. mit Flügeln auf dem Rücken, aber mit Säugetierleib. Unbewußt hat so der Künstler das, was oben als das im Prinzip Vollkommenste bei dem Streben nach Flugfähigkeit bezeichnet wurde, auch für Säuger in Anwendung gebracht; doch verfuhr er hierbei nicht konsequent.

Um die Rückenflügel in rasche Bewegung setzen und den schweren Leib damit heben zu können, würde es auch gewaltiger Muskelmassen bedürfen, welche zwischen den Flügeln, also auf dem Rücken, sich befinden müßten. Diese Muskeln wiederum müßten ihren Ansatz finden an einem entsprechend hohen, durch die Dornfortsätze fest verwachsener

Rückenwirbel gebildeten Kamme, welcher der Crista Sterni der Vögel entspräche. Derartiges zu schaffen, würde auch durchaus innerhalb des Bereiches der Möglichkeit für die Natur gelegen haben.

Das zeigt sich einmal in dem Sakralabschnitte der Wirbelsäule, wo doch die Verwachsung zweier oder mehrerer Wirbel die gewöhnlichste Erscheinung ist.

Das zeigt sich, noch weiter gehend, bei Panzertieren, wo bei *Panochthus* sogar fast alle Wirbel verwachsen sind; denn wenn hier auch die Wirbelkörper verschwanden, so bilden doch ihre oberen Bögen eine das Rückenmark schließende feste Röhre, auf welcher die Dornfortsätze zu einer entsprechend langen Crista verschmolzen sind.

Das zeigt sich endlich und vor allem einmal bei Vögeln, bei denen die Dornfortsätze der Rückenwirbel oft zu einem Kamm verwachsen sind; und zweitens zeigt es sich bei geologisch jüngsten Vertretern der Flugsaurier in der Kreidezeit. Hier, bei *Ornithocheiridae*, finden sich ebenfalls mehrere Wirbel in der Gegend des Schultergürtels fest verwachsen und ihre Dornfortsätze zu einer Crista verschmolzen, an welcher übrigens auffallenderweise die Scapula gelenkte. Hier haben wir also auf dem Rücken fliegender Wirbeltiere eine Skelettbildung, deren Wirkung derjenigen des Sternum und seiner Crista bei Flugvögeln gleichkommen konnte.

Es ist mithin ersichtlich, daß die Natur durchaus imstande gewesen wäre, diese eine der beiden Bedingungen zu erfüllen, welche die *conditio* für den Gebrauch derartiger Rückenflügel bei Wirbeltieren, wie die künstlerische Phantasie sie schuf, bilden mußten.

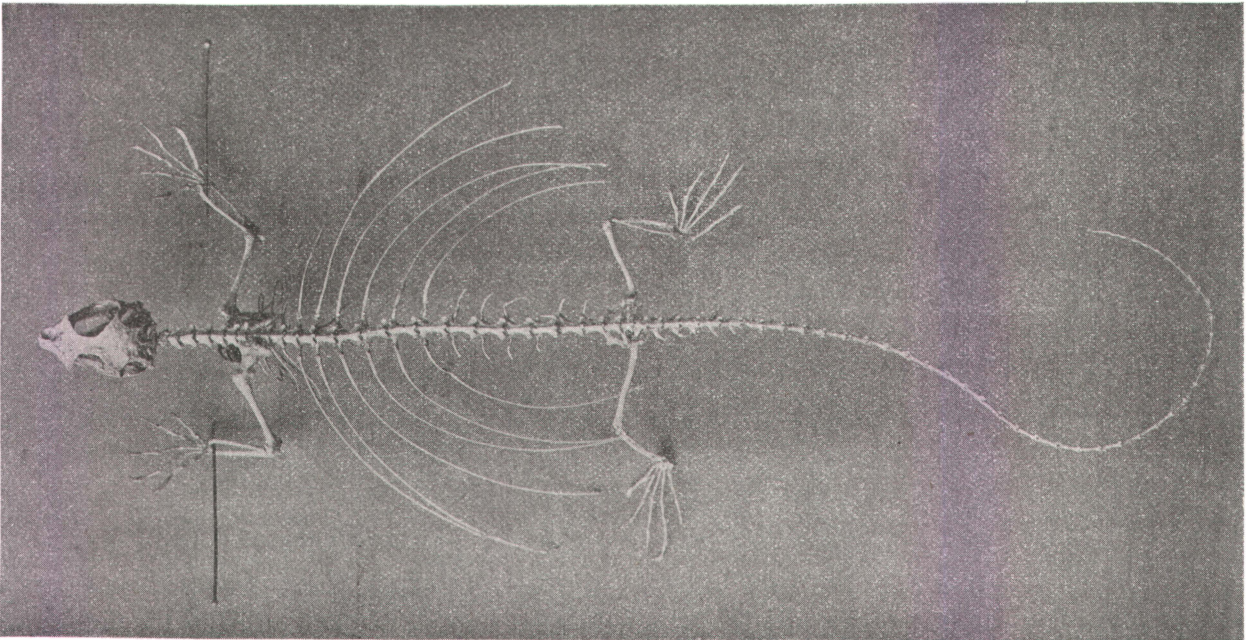
Ganz anders, sehr viel schwieriger steht es dagegen mit der Erfüllung der zweiten Bedingung zur Entstehung von Rückenflügeln bei Wirbeltieren unter Schonung der vorderen Extremität; denn auf dem Rücken von Wirbeltieren fehlt ja anscheinend jedes den Rückenplatten der Insekten entsprechende Gebilde, das sich zu Flügeln hätte entwickeln können, fehlen alle Knochen, die zu Stützen der Rückenflügelhaut hätten werden können.

Allerdings sehen wir bei Proboscidiern, daß es der Natur doch möglich gewesen ist, bei Säugetieren eine Extremität zu schaffen, ohne jeden dieselbe stützenden, inneren Knochen. Aber diese fünfte, unpaare Extremität, der Rüssel, vermag doch nur als Greiforgan zu dienen und

würde jeder Beanspruchung als Bewegungsorgan gegenüber versagen. Vollends aber würde es der Natur unmöglich sein, eine als Flugorgan dienende Extremität zu schaffen, ohne innere Stützen derselben.

Die Möglichkeit erscheint aber doch nicht völlig ausgeschlossen, daß die Natur stützende Knochen für Rückenflügel bei Wirbeltieren hätte beschaffen können. Unter den Eidechsen nämlich besitzt die Gattung *Draco* eine Hautduplikatur an den Seiten des Rumpfes zwischen Vorder- und Hinterextremität, welche das Tier beim Abspringen von erkletterten Punkten als Fallschirm benutzt. Sie wird durch fünf bis sechs abnorm verlängerte Rippen gestützt, wie das Fig. 5 zeigt.

Fig. 5.



Diese Rippen sind beweglich, denn sie können mit der Haut wie ein Fächer zusammengelegt werden. Es leuchtet ein, daß hier ein Weg, und zwar, wie mir scheint, der einzig denkbare, ersichtlich wird, auf welchem die Natur bei Wirbeltieren vielleicht zur Entwicklung von Rückenflügeln unter Schonung der Vorderextremität hätte gelangen können. Aber auch das nur unter so erschwerenden Umständen, daß es verständlich wird, wenn wir sehen,

daß die Natur diesen Weg zwar betrat, aber nicht bis zum Ziele verfolgte. Unter diesen »erschwerenden Umständen« verstehe ich weniger die Notwendigkeit, daß die Rippen noch hätten verlängert werden müssen, um eine genügende Größe der Flughaut zu ermöglichen; denn eine solche Verlängerung der Rippen würde sich bei dem Gebrauch der Flügel gewiß leicht herausgebildet haben; das beweisen uns die Flugsaurier und die Fledermäuse, bei denen die Länge des bzw. der Flugfingerknochen bedeutend variiert.

Viel mehr gilt das »Erschwerende« von der Notwendigkeit, bei einem Gebrauch als Flugorgan diese Flughaut, und damit die sich stützenden Rippen, ganz von dem Rumpfe loszulösen. Die Flughaut läuft jetzt nur als ein Saum an den Seiten des Rumpfes dahin, ist daher auch nur durch die distalen Hälften der Rippen gestützt, während die proximale Hälfte der letzteren im Rumpf steckt und diesen stützt. Wenn sich nun hieraus ein brauchbarer, großer Flügel hätte entwickeln sollen, so würde die Hautduplikatur sich schließlich bereits an und längs der Wirbelsäule von dem Rumpf getrennt haben müssen, so daß sie jederseits der Wirbelsäule in Form eines breiten Hautlappens über dem Rumpf und diesen weit überragend gelegen hätte. Auch das wäre indessen noch ganz im Bereich der Möglichkeit gewesen, wie uns die Bildung wenn auch kleinerer Hautlappen an anderen Stellen des Körpers, z. B. am Kopfe des Chamäleons, beweist.

Von Interesse ist übrigens die Anschauung — aber nicht der Beweis — Willistons, daß bei *Nyctosaurus*, also einem pteranodonten Flugsaurier, die hinteren Rippen, welche dünn und fast gerade sind, nicht die Bauchhöhle umschlossen, sondern wie bei *Draco* seitwärts gerichtet waren, um das Patagium zu stützen<sup>1</sup>.

Das Schwierigste aber würde für die Natur darin gelegen haben, daß eine so vergrößerte Flughaut nun auch die Rippen schon von der Wirbelsäule an zu ihrer Stütze notwendig gebraucht hätte. Die Rippen müßten daher bereits nahe ihrer Gelenkungsstelle an den Wirbeln den Rumpf verlassen haben und in die Hautduplikatur eingetreten sein. Damit aber würde der schwere Rumpf des Wirbeltieres der Stütze und Festigkeit, welche die Rippen ihm verleihen, und welcher ganz besonders der Rumpf eines Wirbeltieres beim Fliegen bedarf, beraubt worden sein.

---

<sup>1</sup> *Geological Magazine* 1904, S. 59.

In diesen Verhältnissen und Schwierigkeiten mag es begründet sein, daß die Natur diesen einzig möglichen Weg, auf welchem für Wirbeltiere das Ideal der Flugfähigkeit: Bildung von Rückenflügeln unter völliger Schonung aller Extremitäten, erreichbar sein könnte, zwar betreten konnte, indem sie Draco entstehen ließ; daß sie aber gezwungen war, auf halbem Wege, ohne das Endziel zu erreichen, stehenzubleiben.

So scheint die im Prinzip höchste Methode der Erwerbung von Flugfähigkeit nur bei den Insekten möglich, bei den durch ein inneres Skelett beschwerten Wirbeltieren aber unmöglich zu sein.

Auch innerhalb der Wirbeltiere ist der Weg<sup>1</sup>, auf welchem sie das Flugvermögen erwarben, anscheinend ein zweifacher gewesen. Den einen gingen die Hautflieger, d. h. Fledermäuse und Flugsaurier, den anderen die Federflieger, die Vögel.

Bei Fledermäusen und ausgestorbenen Flugsauriern hat die Natur die Flugfähigkeit mit genau demselben Mittel erreicht, auf dem gewisse Wirbeltiere wie Krokodile, Frösche, Schwimmvögel usw. ihre Schwimmfähigkeit erlangten bezüglich dieselbe doch verstärkten. Wie bei diesen schwimmenden Tieren zwischen den Zehen eine Hautduplikatur, bestehend aus der dorsalen und ventralen Haut, sich entwickelte, genau ebenso bildete sich bei jenen fliegenden die Flughaut zwischen den Zehen bezüglich Fingern. Die Sache, die Methode, ist also ganz dieselbe und der Unterschied liegt lediglich in dem Medium, in dem sie sich bewegen. Mit Hilfe dieser Hautduplikatur schwimmen die einen in der Luft, die anderen in bzw. auf dem Wasser. (Siehe S. 6.)

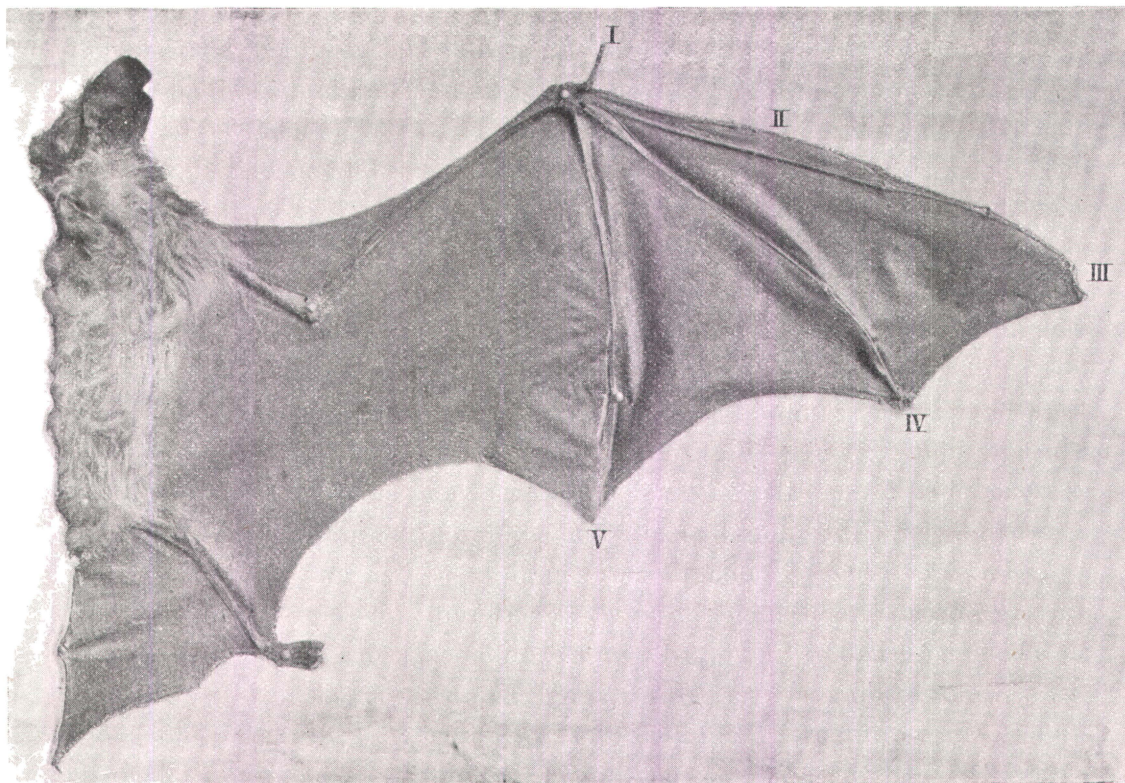
Aus der Verschiedenheit des Mediums mußte sich aber auch eine Verschiedenheit der Schnelligkeit ergeben, mit welcher das Ziel von beiden Gruppen mittels der gleichen Methode erreicht wurde. Das Schwimmvermögen mußte ein viel früher leichter Erreichbares sein, weil in dem dichten Medium des Wassers bereits eine kleine Flächenentwicklung der Hautduplikatur genügte, um das Tier kräftig vorwärts zu rudern. In dem so dünnen Medium der Luft dagegen mußte erst eine fast ungeheuerliche Flächenentwicklung dieser Hautduplikatur erreicht werden, bevor das Tier mit ihrer Hilfe durch die Luft rudern und sich

<sup>1</sup> Vgl. Anmerkung 2 auf S. 6.

gleichzeitig in dieser schwebend erhalten konnte. Entsprechend dieser gewaltigen Flächenentwicklung der Haut mußten natürlich auch die diese stützenden Fingerglieder bis zur Monstrosität verlängert werden.

Am stärksten springt diese Übereinstimmung des Mittels bei Hautschwimmern und Hautfliegern in die Augen, wenn wir von letzteren die

*Fig. 6.*



Fledermäuse betrachten. Abgesehen von dem kurzbleibenden bekrallten Daumen<sup>1</sup>, verlängerten sich hier alle vier übrigen Finger bis zum Exzeß, aber in der Weise, daß nicht so sehr ihre Phalangen, als vielmehr ihre Metacarpalia gewaltig lang wurden. Zudem spreizten auch die Finger bis zur Handwurzel auseinander, so daß die Flughaut, das Chiropatagium, bis an die Handwurzel hin sich zwischen ihnen ausdehnte.

---

<sup>1</sup> Eine Krallen findet sich übrigens bei frugivoren Fledermäusen auch noch am zweiten Finger, obgleich dieser in den Dienst der Flughaut mit hineingezogen ist.

Hier, bei Fledermäusen, haben wir also den Schwimmfuß ins Große übersetzt, auf die Hand übertragen und als Flugorgan benutzt, wobei freilich die Bewegungen, die mit diesem Organe ausgeführt wurden, andere sein mußten als die des Schwimmfußes bei den genannten Tieren.

Zugleich mit den Metacarpalien wurde dann aber auch noch der Unterarm verschieden stark verlängert, und das Brustbein erwarb eine Crista zum Ansatz der erforderlichen starken Muskeln; die Flughaut wuchs ins Ungeheuerliche.

Eine noch so gewaltige Entwicklung der Handflughaut allein konnte ja bei weitem noch nicht genügen, um das Tier durch das dünne Medium der Luft zu rudern und zu tragen. Es bedurfte dazu einer Verbreiterung des Chiropatagiums durch das, zwischen kleinem Finger und Rumpf sich ausdehnende Plagiopatagium. Dazu trat, zwischen Hals und Handwurzel und über Ober- und Unterarm sich erstreckend, das Propatagium; und zwischen Beinen und Schwanz bildete sich das in seiner Größenausdehnung sehr wechselnde Uropatagium.

Anders bei den Flugsauriern. Hier war die Ähnlichkeit mit einem vergrößerten Schwimmfuß, die bei Fledermäusen so deutlich in die Augen springt, stark verzerrt. Fig. 7 zeigt einen *Rhamphorhynchus* und einen *Pterodactylus*, bei denen die Länge der Flugknochen im richtigen Verhältnisse gezeichnet ist. Pro- und Uropatagium sind nur vermutet, nicht erwiesen.

Im Gegensatz zu den Fledermäusen blieb der größte Teil der Hand unvergrößert. Der Daumen ging ganz verloren, nur sein Metacarpale blieb anscheinend erhalten und ward zum Spannknochen des Propatagiums. Der 2., 3. und 4. Finger aber, mit starken Krallen versehen, blieben unverändert, unvergrößert. Lediglich der 5. Finger<sup>1</sup> mit seinen 4 Phalangen vergrößerte sich ins Ungemessene hinein und bildete, indem die 4 Phalangen

---

<sup>1</sup> Ob der Flugfinger der Pterosaurier wirklich, wie Williston jetzt wieder will (Geological Magazine. 1904. S. 59), nicht den 5., sondern den 4. Finger darstellt, wird sich auf Grund der Phalanzenzahl desselben und der anderen Finger nicht endgültig entscheiden lassen. Sollte es der Fall sein, so würde es für obige Betrachtung ohne Belang sein; es hieße dann 4. anstatt 5. Finger.

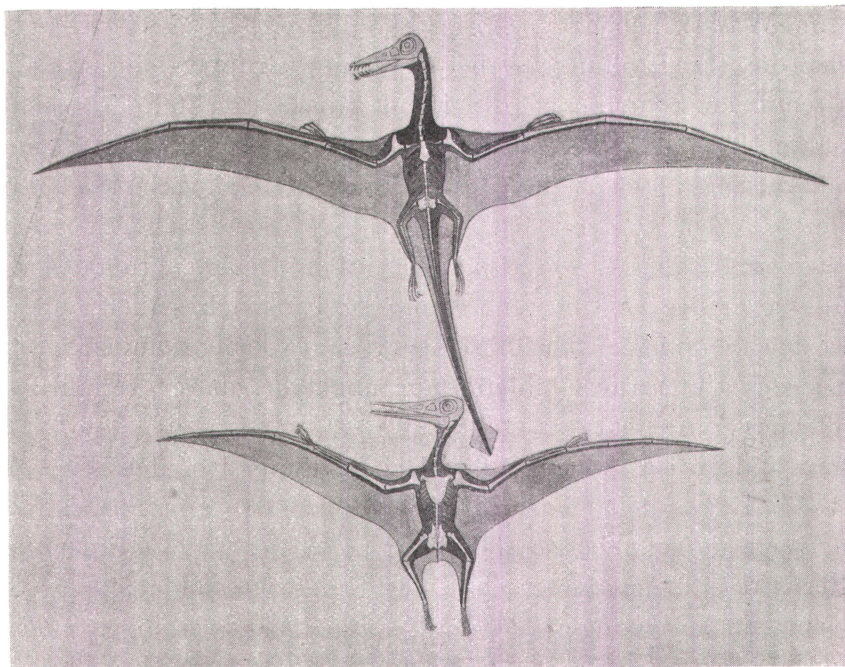
Ebenso ist es hierfür auch belanglos, ob der »Spannknochen« dem Daumen angehört oder eine selbständige Verknöcherung bildet; die Frage des Vorhandenseins eines Propatagiums wird dadurch weder im bejahenden noch im verneinenden Sinne definitiv gelöst. Aber sehr wahrscheinlich ist es doch wohl, daß der Knochen einen Zweck hatte und dieser deutet dann auf ein Propatagium hin.



ziemlich fest miteinander verbunden wurden, gleichsam eine riesige Schiffsrahe, an welcher, gleich einem dreieckigen, sogenannten lateinischen Segel, die Flughaut befestigt war.

Die Hauptgelenkungsstelle dieser Flughand lag auch nicht, wie bei den Fledermäusen, in der Handwurzel, sondern zwischen 1. Phalange und dem Metacarpale des Flugfingers. Zu dem Zwecke besaß das Metacarpale

*Fig. 7.*



distal eine tief ausgefurchte Rolle, an welcher die 1. Phalange gelenkte; und diese Phalange trug umgekehrt an ihrem proximalen Ende einen Fortsatz, der in eine entsprechende Vertiefung des distalen Metacarpale hineinpaßte, ähnlich wie das Olecranon der Ulna in die Fossa Olecrani des distalen Humerus faßt, um so ein Umkippen des Flugfingers nach oben zu verhindern.

Auch die Haltung der Hand während des Fliegens war bei Flugsauriern eine völlig andere als bei Fledermäusen. Zwar die Schlagbewegung aus dem Schultergelenk mit dem ganzen, ziemlich steifen Arme ausgeführt, mußte notwendigerweise bei allen Hautfliegern dieselbe wie bei

den Federfliegern sein, nämlich eine unter der Brust zusammenschlagende. Wenn wir des besseren Vergleiches halber von der in drei Akte geteilten menschlichen Schwimmbewegung ausgehen, bei der unter 1 das Gleiten der horizontal gestellten Hand über das Wasser, bezüglich in demselben, verstanden wird, unter 2 das senkrechte Hinabdrücken und schließliche Zusammenschlagen der Hände unter der Brust, unter 3 das Vorstoßen der Hände bzw. Arme — so entspricht die oben erwähnte Schlagbewegung beim Fliegen ganz der hier unter 2 bezeichneten, mit der wir unseren Körper im Wasser heben.

Aber die Handstellung ist bei allen drei Gruppen eine verschiedene. Wir halten beim Schwimmen die Hand mit gestreckten Fingern geradeaus gerichtet, so daß ihre Längsachse mit der des Armes zusammenfällt. Die Flugsaurier hielten beim Fliegen die Hand ähnlich wie wir beim Schwimmen. Aber da der 2., 3. und 4. Finger mit dem Fluggeschäfte hier nichts zu tun hatten, so waren sie vermutlich leicht gekrümmt; die Übereinstimmung in der Haltung der Hand bezieht sich daher nur auf den Kleinen, den Flugfinger, der in seiner riesigen Länge ungefähr die Verlängerung des Unterarmes bildete; nur ungefähr, da er vermutlich etwas nach aufwärts gerichtet war.

Ganz anders ist dagegen die Handstellung bei den Fledermäusen. Hier ist die Hand nicht in der Verlängerung des Unterarmes gestreckt, sondern nach unten gebogen dergestalt, daß der kleine Finger ungefähr einen Rechten mit der Längsachse des Unterarms bildet: eine Stellung, welche wir nur mit einigem Zwange anzunehmen vermögen und welche die Flugsaurier wohl gar nicht annehmen konnten. Der kleine Finger hat also bei Fledermäusen gegenüber den Flugsaurieren eine um mehr als 90 Grad voneinander geschiedene Stellung. Auch darin zeigt sich ein Unterschied, daß bei den Fledermäusen die Metacarpalia es ganz besonders sind, welche sich an der Verlängerung der Flughand beteiligen, wogegen bei den Flugsaurieren das Metacarpale des 5. Fingers bei dem größten Teile derselben kurz bleibt und nur bei einem kleinen Teile sich gleichfalls verlängert.

Ein schließlicher sehr wichtiger Unterschied zwischen beiden Gruppen von Hautfliegern besteht darin, daß die Fledermäuse keine hohlen Knochen besitzen, so daß die Last des zu hebenden Körpers hier also eine etwas größere bleibt. Bei den Flugsauriern dagegen sind, ganz wie bei den

Vögeln, die Knochen meistens hohl; ja bei den gewaltigsten Formen, denen der Kreidezeit, war ihre Wandung zum Teil bis fast zur Papierdünnigkeit reduziert.

Da nur ein einziger Flugfinger vorhanden war, so ging bei den Flugsauriern das Chiropatagium ohne Grenze in das Plagiopatagium über. Bekanntlich ist dasselbe nur in seltenen Fällen im Abdruck erhalten; das Berliner Museum hat neuerdings eins dieser seltenen Exemplare aus dem lithographischen Schiefer erworben. Mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit werden wir aber auch, wie bei Fledermäusen, das Vorhandensein eines Propatagiums annehmen dürfen, wiewohl ein Abdruck desselben auffallenderweise bisher noch unbekannt ist; denn das Pterodeum, der Spannknochen, welcher bei einer großen Zahl von Flugsauriern gefunden wurde, kann wohl nur die eine Bedeutung gehabt haben, ein vorhandenes Propatagium zu stützen. Vorsicht ist indessen hierin immer noch geboten.

Ob dagegen auch ein Uropatagium bei den Flugsauriern vorhanden war, entzieht sich bisher ganz einem sicheren Urteil. Bei den langschwänzigen Rhamphorhynchiden müßte das Uropatagium entweder nur den oberen Teil des Schwanzes umfaßt haben, oder aber sich in Form eines immer schmäler und schmäler werdenden Hautsaumes bis an die Schwanzspitze erstreckt haben. Nie aber hat man bisher auch nur eine Spur eines Abdrucks des Uropatagiums bemerkt; obgleich doch der, durch die verkalkte Scheide steife, überaus lange Schwanz so vollkommen bei vielen Exemplaren erhalten ist, daß man auch hier erwarten müßte, den Abdruck eines Hautsaumes am Schwanz einmal zu finden, wenn er überhaupt vorhanden gewesen wäre. Das, was Marsh als Schwanzsegel bei *Rhamphorhynchus phyllurus* (Fig. 7) uns kennen gelehrt hat, kann man jedenfalls nicht als Uropatagium bezeichnen, denn seine Fläche steht senkrecht zur Fläche des Patagiums, nicht aber parallel mit letzterem, wie das bei einem echten Uropatagium der Fall sein müßte. Mit Sicherheit geht diese senkrechte Stellung des Schwanzsegels bei *Rh. phyllurus* aus seinen, wenn auch nur knorpligen Stützen hervor, welche oberen und unteren Dornfortsätzen, mindestens ihrer Lage nach, entsprechen. Nur um es überhaupt sichtbar zu machen, muß man, fälschlich, dieses »Schwanzsegel« so zeichnen, als ob es mit dem Uropatagium in einer Ebene liege.

Es könnte ohne weiteres recht zweifelhaft erscheinen, daß ein einziger, so bis zum Exzeß verlängerter Flugfinger, zumal da seine Knochen hohl

waren, fest genug, also praktisch gewesen wäre, um hohen Anforderungen an Flugfähigkeit zu entsprechen. Wir stehen indessen vor der Tatsache, daß die Flugsaurier mindestens von der oberen Trias an durch Jura und Kreidezeit hindurch bestanden und sich sogar in der letzteren zu Riesengestalten entwickelt haben, deren Flügelspannweite bis auf 26 Fuß angegeben wird. Mithin muß doch wohl diese Art des Flugmechanismus, mindestens ziemlich praktisch gewesen sein. Für hohe Flugfähigkeit sogar scheint sodann der weitere Umstand zu sprechen, daß ihre Flughaut lang, schmal, spitz zulaufend war, also eine Form hatte, wie sie die guten Flieger heute unter Vögeln wie unter Fledermäusen, selbst Schmetterlingen, besitzen. Endlich könnte auch die hohle Beschaffenheit ihrer Knochen eher dafür als dagegen sprechen, daß die Flugsaurier, zum Teil wenigstens, ein bedeutenderes Flugvermögen besessen haben.

Trotz alledem aber will ein solcher Schluß doch nicht als ganz gesichert erscheinen. Die Fledermäuse, obgleich wenigstens zum Teil ziemlich gute Flieger, haben dennoch keine hohlen Knochen; und umgekehrt, unter den Vögeln geht das Erscheinen der Pneumatizität der Knochen nicht unbedingt mit guter Flugfähigkeit Hand in Hand, da diese auch mit durch die Körpergröße bedingt wird. Die Dinosaurier endlich, die gar nicht fliegen können, besitzen trotzdem hohle Knochen. Dieses Merkmal ist also wohl nicht entscheidend.

Maßgebend jedenfalls dürfte für die Beurteilung dieser Frage aber auch der Umstand sein, daß das Sternum der Flugsaurier zwar einen langen, nach oben gerichteten Fortsatz besaß, an welchen sich zweifelsohne die Flugmuskeln anhefteten; daß aber selbst bei den größten Formen eine eigentliche Crista Sterni, wie sie die Flugvögel und selbst die Fledermäuse, wenn auch in geringerem Maße, besitzen, durchaus fehlte. Daraus geht doch mit zwingender Notwendigkeit zunächst soviel hervor, daß die Muskelmasse, welche sich an diesen Fortsatz des Sternums bei Flugsauriern heftete, unmöglich eine relativ ebenso riesige gewesen sein kann, wie die, welche sich an die Crista Sterni bei gleichgroßen guten Fliegern unter den Vögeln ansetzt. Wenn man mit Recht den Flugvogel einen fliegenden Muskel nennen konnte, den Flugsauriern würde sicher eine solche Bezeichnung nicht zuteil werden dürfen. Mit der geringen Masse der Flugmuskeln aber muß, *ceteris paribus*, ganz notwendig auch das Flugvermögen ein geringeres gewesen sein.

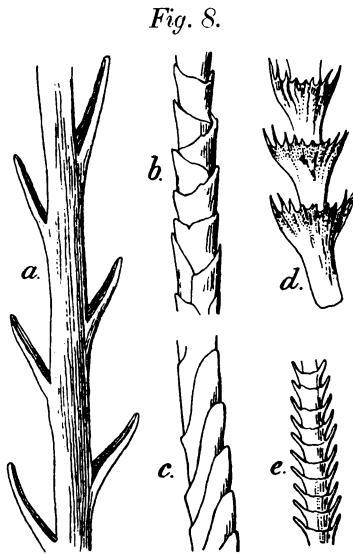
Davon ganz unabhängig wird selbstverständlich bei den Flugsauriern das Flugvermögen auch mit der Körpergröße ein verschiedengradiges gewesen sein, da diese zwischen den winzigen Dimensionen eines Sperlings und den riesigen der Kreideformen schwankte, welche unsere gewaltigsten heutigen Vögel an Größe noch übertreffen.

Ganz verschwunden erscheint die Ähnlichkeit zwischen Flug- und Schwimmhand, bezüglich Schwimmfuß, bei den Vögeln. Bei diesen fehlen der 4. und 5. Finger überhaupt gänzlich, und der Daumen ist zu einem Stummel reduziert; die Flughand wird mithin wesentlich nur durch die distal verwachsenen 2. und 3. Finger gebildet. Aber auch an diesen sind, wie bei Fledermäusen, die Phalangen klein, die Metacarpalia dagegen vergrößert. Auch ist, wie bei Fledermäusen und Flugsauriern, der Unterarm gegenüber dem Oberarme beträchtlich verlängert: eine Übereinstimmung, die immerhin hervorzuheben ist, weil sie offenbar für das Flugvermögen einen Vorteil darbietet. Während so schon das Knochengerüst gewisse Unterschiede der Federflieger gegenüber den Hautfliegern zeigt, besteht ein noch augenfälligerer Unterschied darin, daß die Funktion der Flughaut hier ausgeübt wird durch Federn. Das scheint laut dafür zu sprechen, daß der Weg, den die Federflieger beim Erwerbe ihres Flugvermögens gingen, ein ganz anderer gewesen ist als derjenige, den die Hautflieger zurücklegten. Und doch könnte das vielleicht nur scheinbar sein; denn wenn wir das Federkleid entfernen, so zeigt sich, wie jedes gerupfte Huhn erkennen läßt, bei den Vögeln eine dem Propatagium gleichende Hautduplikatur, sogar in ähnlich starker Entwicklung wie bei den Hautfliegern, und unterhalb des Oberarmes ist gleichfalls, wenigstens die Andeutung einer dem Plagiopatagium gleichenden Hautduplikatur deutlich erkennbar.

Es fragt sich daher, ob bei den Vögeln diese Hautfalten bedeutungslos, oder ob sie nur die letzten Reste eines, bei den Vorfahren der Vögel vorhanden gewesenen wirklichen, aber weit ausgedehnteren Patagiums sind. Sollte dem so sein, dann würde der Unterschied zwischen dem Wege oder Mittel, welche bei Hautfliegern und den, welche bei Federfliegern zum Erwerbe des Flugvermögens führten, nur ein scheinbarer sein. Die auffallende Befiederung, welche für die Federflieger ein so völlig anderes Aussehen bedingt als für die Hautflieger, sänke dann zu einem in Wirklichkeit nebensächlichen, erst später entstandenen Unterscheidungsmerkmale herab. Die Federflieger hätten dann ebenfalls begonnen als Hautflieger; anstatt der

Haare aber hätten sich auf ihrer Haut allmählich Federn ausgebildet, und damit wäre die nun unnütz gewordene Hautduplikatur bis auf kleine Reste allmählich reduziert worden.

Eine solche Entstehung von Federn wird vielleicht einleuchtender durch die Betrachtung der absonderlichen Gestalten, welche die Haare der Fledermäuse besitzen (Fig. 8)<sup>1</sup>. Wesentlich ist zwar nur der eigentliche Körper derselben behaart, aber auch ihre Flughaut trägt, besonders in der Nähe des Körpers, am Uropatagium auch bisweilen bis zur Mitte hin, Haare. Diese Haare nun



sind bei Fledermäusen ganz eigenartig gestaltet: schuppig, wie mit Widerhaken besetzt, wie aus ineinandersteckenden Tüten gebildet, deren Ränder jedoch ebenfalls weit abstehen; am auffallendsten bei Phyllorhina, wo sie Schachthalmen mit quirlförmigen, abstehenden Ästen gleichen. Zwar sind das nur mikroskopisch sichtbare Verhältnisse; aber Größe ist etwas Relatives und wenn schon Haare solche an Federn erinnernde Gestalten annehmen können, so leuchtet es um so leichter ein, daß anstatt der Haare bzw. Schuppen überhaupt Federn sich bilden konnten. Die Ursache einer solchen Bildung ist freilich damit nicht erklärt; aber angesichts jener an Federn erinnernden Gestaltung von Haaren bei Fledermäusen entsteht die Frage, ob es nicht

bedeutungsvoll ist, daß gerade bei fliegenden Tieren sich eine so eigenartige Gestaltung der Haare herausgebildet hat; ob also eine solche Gestaltung der Haare etwa mit dem Fliegen in irgendeinem Zusammenhange stehen könnte, so daß dann auch die Entstehung von Federn durch das Fliegen sich erklären könnte.

Umgekehrt wieder wird diese Vorstellung vervollständigt durch die Betrachtung der langen, ganz dünnen, völlig wie Haare mit aufgespaltener Spitze aussehenden Fadenfedern, die man ebenfalls leicht an jedem gerupften Huhn beobachten kann.

<sup>1</sup> Fig. 8 ist entnommen aus C. Koch, Das Wesentliche der Chiropteren. Jahrb. d. Vereins f. Naturk. im Herzogt. Nassau, 1865, Taf. II.

Wären nun in solcher Weise die Vögel wirklich ursprüngliche Hautflieger, so würde es nur zwei prinzipiell verschiedene Mittel oder Wege geben, durch die oder auf denen die Natur Flugvermögen erworben hätte: die der Insekten und die der Wirbeltiere. Irgendwelche sicheren Anhaltspunkte dafür, daß die Vögel als Hautflieger begonnen haben könnten, liefern indessen weder die Paläontologie noch die Ontologie der heutigen Vögel. Wenn aber die allgemeine Annahme richtig sein sollte, daß die fliegenden Tiere aus Fallschirmtieren sich entwickelt haben, dann müßten ja notwendig auch die Federflieger als Hautflieger begonnen haben. Wer alle Flieger auf Fallschirmtiere zurückführt, der sagt damit, daß auch die Federflieger solcher Entstehung sind.

Eine Beweiskraft wohnt indessen einem solchen auf die allgemeine Annahme sich gründenden Schlusse keineswegs bei; und wenn oben gesagt wurde, daß selbst jedes Huhn die Spuren von patagiumähnlichen Hautfalten deutlich erkennen lasse, so muß man ebenso geltend machen, daß auch der Mensch Spuren einer solchen Hautduplikatur zwischen den Fingern und unter den Armen besitzt, ohne daß man diese doch mit einer ehemaligen Flughaut in Beziehung bringen würde.

Trotz der Verschiedenartigkeit dieser beiden von der Natur befolgten Methoden zeigen übrigens die Flügel dieser Hautflieger und die der Insekten doch auch Übereinstimmendes: ganz nämlich wie bei den Hautfliegern die Flughaut aus einer dorsalen und einer ventralen Hautfläche gebildet ward — denn zweifellos mußte bei den ausgestorbenen Flugsauriern doch ebenfalls eine Hautduplikatur vorhanden gewesen sein — und noch wird, so besteht auch der Flügel der Insekten aus einer oberen und einer unteren Hautfläche, die am Rande ringsum verwachsen; wenn auch mit dem Unterschiede, daß diese Häute bei Insekten zum Teil mehr oder weniger verhärten, indem sie chitinisieren.

Auch eines Stützgerüsts bedürfen diese Flügel der Insekten natürlich ebenso wie die der Hautflieger; nur daß dieses hier und dort aus sehr verschiedenartigem Materiale besteht. Bei den Wirbeltieren konnte die Natur die bereits vorhandenen Hand- und Armknochen, nur verlängert, dazu verwenden. Bei den Insekten war sie gezwungen, ein Stützgerüst aus starken, hohlen Chitinrippen erst zu bilden, indem sie, ähnlich den Rippen der Blätter, auf langgestreckten, sich oft verzweigenden Linien eine

stärkere Chitinisierung der Flughaut bewirkte; wobei dann diese Rippen gleichzeitig noch anderen Zwecken, zur Aufnahme von Blutflüssigkeit, Nerven und Tracheen dienstbar wurden.

Die Insekten gehören also eigentlich gleichfalls zu den Hautfliegern; und so ergibt sich, daß wir zwei Gruppen der letzteren unterscheiden müssen:

Hautflieger der Wirbeltiere, deren Stützgerüst aus Knochen, aus der bereits vorhanden gewesenen, nur umgewandelten Vorderextremität besteht. Das sind Flugsaurier und Fledermäuse;

Hautflieger der Wirbellosen, deren Stützgerüst aus zu diesem Zwecke erst sich bildenden Chitinadern besteht; hier entsteht aber die Flughaut in Form von seitlichen Fortsätzen der Rückenplatten. Das sind die Insekten.

Sollten nun gar — was freilich ganz in der Luft schwebt — auch die Federflieger ursprünglich Hautflieger gewesen sein, bei denen die Flughaut durch die in ihr wachsenden Federn nur mehr und mehr verdrängt wurde, dann würde sich ergeben, daß die Natur bei Landtieren ein Flugvermögen überhaupt nur, wenigstens ursprünglich, durch Bildung einer Flughaut hätte hervorrufen können. Mit anderen Worten: es gäbe dann eigentlich überhaupt nur Hautflieger. Und nur darin sei die Natur verschiedene Wege gewandelt, daß erstens der Ursprung der Flughaut, zweitens und vor allem aber derjenige ihres Stützgerüsts und damit der so überaus folgenschwere Eingriff in die Gehorgane, bei Landwirbeltieren und Insekten diametral verschiedenartig gewesen wären; und daß endlich bei Vögeln die Funktion der Haut durch Hautgebilde übernommen wurde.

Andernfalls hätte die Natur gleich von Anfang an zwei verschiedene Methoden, wenn ich einmal so sagen darf, befolgt: die eine bei Haut-, die andere bei Federfliegern.

Viel mannigfacher jedenfalls sind die Mittel, mit denen bei Wassertieren das »Fliegen« in bzw. auf dem Wasser erlangt wurde. Zunächst ebenfalls durch Bildung einer Haut zwischen den Zehen, wie z. B. bei Schwimmvögeln, Krokodilen usw. Auch die Flossen der Fische bestehen ja aus einer Haut, deren Stützorgane durch gegliederte Strahlen oder feste Stacheln gebildet werden; indessen die Fortbewegung der Fische wird doch wesentlich nicht durch die paarigen Flossen, sondern durch ein ganz



anderes Mittel, schlängelnde Bewegungen des hinteren Teiles der Wirbelsäule und damit auch der Schwanzflosse, bewirkt.

Ganz anderer Art ist das Mittel, welches unter den Muscheln die Gattung *Pecten* anwendet, indem sie durch Auf- und Zuklappen der Schalen, und zwar mit dem Schloßrande bzw. den Ohren nach hinten, dem Unterande nach vorn<sup>1</sup> schwimmt. Andere Mollusken, Cephalopoden, schwimmen durch ein absolut anderes Mittel, indem sie stoßweise Wasser aus ihrem Mantelraume durch ihren Trichterfuß hindurchdrücken. Wieder andere Mollusken, Pteropoden, schwimmen, indem sie mittels zweier am Kopfe stehender muskulöser, flügelähnlicher Flossen schlagende Bewegungen ausführen. Da diese Flossen als ein paariger Fuß aufzufassen sind, so schwimmen sie also eigentlich mit Hilfe ihres Fußes. Ganz ebenso schwimmen andere Schnecken, wie *Ancillaria* und *Oliva*, mit Hilfe ihres einteiligen Fußes, der aber hier nicht am Kopfe steht; abermals andre Mollusken, die Heteropoden, schwimmen zwar ebenfalls mit Hilfe ihres Fußes, mehr aber doch mit der ihres ganzen Körpers, indem sie, den Rücken nach unten, den Bauch nach oben, den ganzen Körper hin und her schlagen.

Zahlreiche im Wasser lebende Wirbellose schwimmen, oft freilich nur im Larvenzustande, indem sie mit ihren Flimmerhaaren rasche, flimmernde Bewegungen ausführen. Unter den Ascidien vermögen einige zu schwimmen, indem sie (Appendikularien) mit ihrem peitschenförmigen Ruderschwanze schlängelnde Bewegungen ausführen.

So zeigt bereits eine oberflächliche Betrachtung, daß die Art und Weise des »Fliegens im Wasser« (S. 6) eine viel verschiedenartigere ist als die des Fliegens in der Luft.

Demgemäß gibt es auch die verschiedensten Vollkommenheitsgrade dieser Fortbewegungsfähigkeit im Wasser. Diese kann schließlich herabsinken bis zu dem denkbar tiefsten Grade dieser Fähigkeit; denn gegenüber jenen aktiven Schwimmern gibt es bei den wirbellosen Wassertieren auch zahlreiche solche, die nur passiv schwimmen. Diese sind zwar nicht an den Boden gefesselt, treiben aber nur mehr oder weniger willenlos auf oder in dem Meere schwimmend dahin. Das ist ein so niedriges Stadium der »Flugfähigkeit im Wasser«, wie es bei der Flugfähigkeit in der Luft

<sup>1</sup> Compt. rend. T. 143 1906 S. 611.

überhaupt nicht möglich ist, weil das spezifische Gewicht der Luft dazu ein zu geringes ist; denn das Schweben der Vögel, welches diesem (dauernden) Stadium im Wasser vergleichbar wäre, ist doch nur ein vorübergehendes Moment.

Wenn wir nun die Frage aufwerfen, welcher der geschilderten Wege zur Erlangung des Flugvermögens von der Natur zuerst beschritten wurde, so ist diese Frage an der Hand der paläontologischen Erfunde scheinbar leicht zu beantworten. Sie stößt indessen auf die große Schwierigkeit, daß wir nicht sicher wissen, ob die wirkliche Reihenfolge, in welcher die Flugfähigkeit der verschiedenen Tiergruppen nacheinander entstanden ist, ohne weiteres übereinstimmt mit der uns bis jetzt bekannten geologischen Altersfolge der fliegenden Tiere; denn jeder neue Fund kann ja diese Altersfolge umstoßen. Es läßt sich daher alles darüber zu Sagende nur als »anscheinend« sagen.

Stützen wir uns also, wie ja nicht anders möglich, auf das, was bisherige Funde uns lehren, so zeigt sich, daß von der Natur anscheinend zuerst der Weg beschritten wurde, welchen ich als den im Prinzip vollkommensten bezeichnet habe, weil hier das Flugvermögen erworben wurde, ohne daß die Geh- bzw. Greifwerkzeuge in Zahl und damit in Bewegungsfähigkeit eine Einbuße erlitten (S. 9). Das ist der Fall bei den Insekten. Schon im Devon<sup>1</sup>, besonders aber im Karbon finden wir eine große Mannigfaltigkeit geflügelter Insekten, welche bereits in ganz derselben Weise, wie die heute lebenden, ihre Flügel entwickelt zeigen.

Anscheinend erst sehr viel später, zur Zeit der oberen Trias, sehen wir die Natur jenen anderen Weg zur Erlangung des Flugvermögens beschreiten, auf welchem die Tiere diese neue Gabe so teuer erkaufen mußten, durch den Verlust der Hälfte ihrer Geh- bzw. Greifwerkzeuge und damit viel mehr als der Hälfte ihrer Gehfähigkeit. In der genannten Zeit treten uns bekanntlich zuerst die Hautflieger, und zwar zunächst in Gestalt der Flugsaurier, entgegen; erst sehr viel später dann, mit Beginn des Tertiär, in Gestalt der Fledermäuse. Sollte freilich Matschie Recht haben<sup>2</sup>, wenn er den als *Mikrolestes* bezeichneten

<sup>1</sup> Die vermeintliche *Palaeoblattina* aus dem Silur ist kein Insekt, sondern die Wange eines asaphiden Trilobiten. Agnus in Compt. rend. 1904, S. 398.

<sup>2</sup> Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde. Berlin 1899, S. 30.

Zahn aus dem Rät nicht als den eines Beuteltieres, sondern als den einer Fledermaus bestimmt wissen will, dann würden allerdings die Fledermäuse zu genau der gleichen Zeit mit den anderen Hautfliegern, den Flugsauriern, vor unserem Auge erschienen sein.

Es scheint indessen gewagt, diesen Zahn, trotz seiner allerdings unleugbaren Ähnlichkeit mit dem einer Megachiroptere, als einen Fledermauszahn zu erklären. Einmal deswegen, weil wir Zähne desselben allgemeinen multituberkulaten Typus bei *Tritylodon* Südafrikas noch in ihrem Schädel sitzend finden, welcher jedenfalls nicht derjenige einer Fledermaus gewesen ist; von Seeley wird er sogar als einem Reptil zugehörig betrachtet. (Freilich läßt sich gegen einen solchen Einwurf geltend machen, daß bei *Tritylodon* drei Höckerreihen vorhanden sind, bei *Mikrolestes* nur zwei, und daß auch die Höcker bei ersterem gleichmäßiger und regelmäßiger sind als bei letzterem, wo das eigentlich Höcker- oder Zitzenförmige keineswegs so stark ausgebildet ist.) Zweitens deswegen, weil die bisher bekannten fossilen Fledermäuse sämtlich nur zu den Mikrochiropteren gehören. Somit würde *Mikrolestes* überhaupt der einzige Vertreter der fossilen Makrochiropteren sein (was zwar nicht unmöglich, aber immerhin auffällig wäre). Drittens endlich (was zwar auch nicht unmöglich, aber noch verdächtiger erschiene), weil dann diese älteste Chiroptere in der Triaszeit ganz vereinzelt gegenüber allen anderen, so viel später erst auftretenden, tertiären stehen würde. Es liegt indessen auf der Hand, daß bei der durch die geringe Größe der Fledermäuse mindestens mitbedingten Seltenheit ihrer fossilen Reste alle Schlüsse bezüglich ihres ersten Auftretens mit besonders großer Vorsicht zu betrachten sind.

Die Federflieger tauchen vor unserem Auge zuerst bekanntlich am Ende der Jurazeit auf. Sollten sie also wirklich aus Hautfliegern hervorgegangen sein, dann würde ihr gegenüber den Hautfliegern späteres Auftreten ohne weiteres verständlich, weil notwendig erscheinen.

Von höchster Bedeutung wäre die weitere Frage nach dem Vorhandensein fossiler Formen, die man als Übergangsformen aus nichtfliegenden Tieren in fliegende deuten könnte. Soweit unsere bisherige Kenntnis reicht, wird man diese Frage kaum bejahen können.

In devoner und karboner Zeit erscheinen, soviel wir bis jetzt wissen, die Insekten sofort als vollkommen fertige, geflügelte Wesen. Zwar treten, ganz wie es heute unter ihnen noch *Apterogenea* gibt, so auch schon in

karboner Zeit solche noch von Uranfang her flügellose Insekten neben den geflügelten uns entgegen. Anstatt daß jedoch, wie man fordern müßte, die *Apterogenea* in jenen alten Zeiten gegenüber den geflügelten Formen noch stark in der Mehrzahl gewesen sein müßten, erscheinen sie, soviel wir zu sehen vermögen, gerade umgekehrt, gegenüber den geflügelten in relativ noch geringerer Zahl als heute, als vollständiges Unikum.

Bisher also ist bei den fossilen paläozoischen Insekten weder ein Übergang von beflügelten zu unbeflügelten noch eine früher stärkere Verbreitung der *Apterogenea* zu erkennen. Leicht könnte man freilich von den *Apterogenea* geltend machen, daß sie wegen zu großer Weichheit ihrer Körper nicht hätten versteinern bezüglich sich im Abdruck erhalten können. Es handelt sich indessen hier nur um das, was tatsächlich heute bekannt ist, nicht um das, was sein könnte.

Ganz ebenso wie die Insekten, so erscheinen, soweit bisherige Kenntnis reicht, auch die Flugsaurier sofort in vollkommen typischer Ausbildung. Hier würde man jenen Einwurf, daß ihr Körper anfangs zu weich gewesen sei, um zu versteinern, sicher nicht machen können; und trotzdem kennen wir keinen Übergang.

Genaueres über die Gestalt der ältesten Flugsaurier, die in der oberen Triaszeit lebten, wissen wir nicht. Es sind uns nur einige Bruchstücke von Knochen des Flugfingers bisher bekannt geworden. Immerhin aber bieten diese Reste, so geringfügig sie sind, doch den Beweis dafür, daß diese triassischen Formen bereits echte Hautflieger, völlig gleich oder doch sehr ähnlich denen des Lias gewesen sind; denn gerade der für diese Formen wichtigste aller Knochen, der Flugfinger, ist es ja, der hier erhalten ist.

In der Liaszeit haben wir bereits ganze Skelette, und diese zeigen bereits durchaus den fertigen Typus des Flugsauriers. Es fehlt also auch hier bisher jede Kenntnis von Übergangsformen.

Wie verhalten sich nun die Vögel in dieser Hinsicht? *Archaeopteryx* wird von Dames als echter Vogel erklärt, der zwar noch mit gewissen Merkmalen der Reptilien versehen sei, wie wir sie aber im Jugendzustande heutiger Vögel noch haben. Derartige Dinge werden indessen stets verschiedener Deutung fähig sein. Von einem Vogel, der im erwachsenen Zustand noch gewisse Merkmale der Reptilien zeigt, welche heutigen Vögeln im erwachsenen Zustande durchaus fehlen, wird man auf der anderen Seite auch sagen dürfen, daß er eine Übergangsform sei.

Ich möchte also definieren: *Archaeopteryx* ist zwar schon voll und ganz ein Federflieger, aber durchaus nicht voll und ganz ein echter Vogel. Als absoluten Federflieger wird man alles ansehen müssen, was, im Gegensatz zu den Hautfliegern, mittels seiner Federn fliegt; gleichviel, ob es schon ein richtiger Vogel oder noch ein mit Federn versehenes reptilähnliches Wesen ist. Als absoluten Vogel aber möchte ich *Archaeopteryx* nicht erklären, weil sie den Typus des heutigen Vogels doch noch nicht erreicht hat. *Archaeopteryx* ist, wenn man einmal heutige Flugvögel als Vollblut bezeichnen will, doch sicher kein ganzes Vollblut, sondern etwa ein — ich will sagen — Neunzehntelblut. Der Vergleich mit aus Kreuzung hervorgegangenen Produkten hinkt natürlich, aber er ist dennoch bezeichnend, um den Grad des beiderseitigen Anteiles auszudrücken, der bei dem Worte »Bindeglied« nicht mit ausgedrückt wird.

*Archaeopteryx* ist ganz unverkennbar eine der bisher äußerst spärlich gesäten Übergangsformen zwischen zwei großen Abteilungen des Tierreiches. So sehr es aber auch notwendig erscheint, auf diesem Gebiete alles auszumärzen, was nicht absolut sicher und beweisend ist, sondern nur in der Phantasie und dem Wunsche des betreffenden Forschers begründet liegt, ebenso sehr ist es doch auf der andern Seite berechtigt, das als Bindeglied gelten zu lassen, was auf den Namen eines solchen vollen Anspruch hat. Nur muß man sich hierbei das oben Gesagte vergegenwärtigen, daß man bei dem Worte »Bindeglied« stets geneigt ist, sich ein »Halbblut« vorzustellen, also eine gerade in der Mitte zwischen zwei Gruppen stehende Tierform. Davon kann hier keine Rede sein; *Archaeopteryx* ist ungefähr schon ein Neunzehntelblut-Vogel.

Es handelt sich indessen im vorliegenden Falle gar nicht um die Frage, ob *Archaeopteryx* als Übergangsform aus Reptilie in Vogel oder als absoluter Vogel zu betrachten sei, sondern um die ganz andere, ob *Archaeopteryx* eine Übergangsform aus einem unbeflügelten oder aus einem hautfliegenden Wesen in einen Federflieger darstelle. Beides ist, glaube ich, zu verneinen. Ganz sicher zu verneinen das letztere; denn die fossile Form ist ein absoluter Federflieger, ohne jede erkennbare größere Spur von Flughaut, als die heute lebenden Vögel sie haben. Aber auch das erstere scheint mir zu verneinen. Die Flügel sind zwar nicht groß, namentlich nicht spitz auslaufend wie heute bei guten Fliegern, also noch nicht so hochgradig spezialisiert. Wir haben jedoch auch bei heutigen

Vögeln noch ähnlich stumpfe kurze Flügel; und niemand wird sie deshalb für solche Übergangsformen ansehen wollen.

Also *Archaeopteryx* ist zwar ein Bindeglied aus Reptil in Vogel, aber keineswegs auch ein Bindeglied aus einem unbeflügelten oder aus einem hautfliegenden Wesen in ein beflügeltes. Wir kennen also bei Vögeln bisher eine solche Übergangsform nicht.

Über die fossilen Fledermäuse wissen wir am wenigsten. Zwar kennen wir sie seit ältester Tertiärzeit; indessen sind ihre Reste wegen der Zartheit der Knochen so unvollständig erhalten, daß ein Urteil in dieser Beziehung sehr schwierig ist. Immerhin aber kann man auch hier nur sagen, daß wir bisher keine Anhaltspunkte für das Vorhandensein von Übergängen aus ungeflügelten in beflügelte Fledermäuse besitzen.

Es sind uns also weder bei Insekten noch bei Flugsauriern, Vögeln und Fledermäusen bisher keinerlei Andeutungen eines Vorhandenseins von fossilen Übergangsformen aus noch ungeflügelt gewesenen in schon geflügelt gewordene Tierformen bekannt. Trotzdem wird man sich immerhin fragen dürfen, wie wir uns überhaupt solche Übergangsformen vorzustellen haben und an welchen Merkmalen wir eventuell das Vorhandensein solcher fossilen Übergangsformen erkennen könnten.

Bei den Insekten dürften wir sie wohl zu suchen haben in Formen mit 4 noch ganz kleinen und noch gleichen Flügeln in ausgewachsenem Zustande. Für die Wirbeltiere dürfte die allgemeine Annahme, wie Döderlein sie auch zum Ausdruck bringt, dahin gehen, daß wir diese Übergangsformen zu suchen hätten in der Form von Fallschirmtieren. Also in jener, heute zwar kleinen, aber vielgestaltigen Gruppe von Tieren, die wie die Hautflieger eine aus dorsaler und ventraler Haut gebildete, nur sehr viel weniger ausgedehnte Hautduplikatur besitzen, welche sie nicht zum Fliegen, sondern nur als Fallschirm beim Abspringen, also zum Abwärtsschweben, benutzen können. Ein Aufwärtsschweben ist ihnen dagegen unmöglich; in die Höhe müssen sie zuvor mit Hilfe ihrer Füße bzw. Krallen klettern.

Noch heute haben wir einen Vogel, *Opisthocomus hoazie*, welcher, wenn auch nur im jugendlichen Zustande, seine an der Flughand befindlichen Krallen zum Klettern benutzt — wie Döderlein in seiner eingangs erwähnten Arbeit hervorhebt, ein Zeugnis dafür, daß die Vorfahren der

Vögel ursprünglich solcher Krallen zum Emporklettern allgemein bedurften, als sie noch nicht emporfliegen konnten. Der älteste Vogel, *Archaeopteryx*, mit seiner bekrallten Flughand, bestätigt solche Auffassung. Aber auch recht viele andere der heute lebenden Vögel, namentlich Raubvögel und Strauße, tragen noch heute am Daumen der Flügelhand eine Kralle, wenngleich sie, wie ich freundlicher Mitteilung des Hrn. Kollegen Reichenow entnehmen darf, den Gebrauch derselben zum Klettern auch in der Jugend nie mehr üben. Trotzdem liegt auch darin mindestens doch ein Zeugnis dafür, daß auch bei den Vorfahren unserer heutigen Federflieger die Hand bekrallt gewesen ist.

Wenn nun alle Flieger von Fallschirmtieren ihren Ursprung nahmen, so würde es von höchstem Interesse sein, das Vorhandensein von Fallschirmen an fossilen Tieren erkennen zu können. Das einfachste Mittel, Erkennen des Fallschirmes selbst, versagt ja leider, da Hautduplikaturen nicht erhaltungsfähig sind.

Selbst nur im Abdruck kennt man die große Flughaut bei Flugsauriern nur ganz ausnahmsweise aus dem Solnhofener Schiefer. Wir werden daher kaum erwarten können, den Abdruck einer solchen, zumal doch kleineren Fallschirmhaut im Gesteine finden zu können. Trotzdem aber würde sich an fossilen Tieren das ehemalige Vorhandensein irgendwelcher Hautduplikaturen verraten können, wenn letztere durch Knochen gestützt oder etwa mit knöchernen Schuppen bedeckt gewesen wäre.

Wir wollen daher zunächst die heute mit Hautduplikaturen versehenen Tiere, gleichviel zu welchem Zwecke sie diese Haut verwenden, daraufhin betrachten, inwieweit hier knöcherne Stützen oder ein Schuppenbesatz der Hautduplikatur überhaupt vorhanden sind. Für mannigfache Unterstützung, auch an Material wie bezüglich der Literatur, bin ich hierin Hrn. Prof. Dr. Tornier zu lebhaftem Danke verpflichtet.

Unter den Amphibien treffen wir Schwimmhäute bei Fröschen; *Rana* hat bekanntlich nur zwischen den Zehen, also nur an der Hinterextremität, eine Schwimmhaut, die freilich bei *Xenopus*, der infolgedessen pfeilschnell schwimmen kann, eine relativ gewaltige Größe erlangt. Für die vorliegende Betrachtung wichtiger ist indessen eine andere Froschgattung, *Rhacophorus*, von welcher etwa 40 Arten unterschieden sind<sup>1</sup>, die alle

<sup>1</sup> The Cambridge Natural History. Amphibia and Reptiles. London b. Macmillan 1901.

durch Haftscheiben an der Spitze der Zehen und Finger sowie durch eine nicht nur zwischen den Zehen, sondern auch zwischen den Fingern ausgebreitete Schwimnhaut gekennzeichnet sind. Sie dehnt sich zwischen den Phalangen und Metapodien aus. Bei den meisten Arten von *Rhacophorus* reicht sie nur bis zur Hälfte des Fußes bezüglich der Hand; nur bei wenigen erstreckt sie sich ganz bis vorn an die Haftscheibe heran. Diese wenigen Arten sind nun auch noch dadurch ausgezeichnet, daß das Hand- und Fußskelett relativ stark verlängert ist und daß die auf solche Weise noch mehr vergrößerte Hautduplikatur nicht als Schwimnhaut, sondern als Fallschirm benutzt werden soll, da die Tiere auf Bäumen leben. Außerdem treten aber bei einer Anzahl von *Rhacophorus*-Arten auch noch an anderen Stellen des Körpers Hautlappen auf: an der Ferse, an der Hinterseite des Unterarmes, am Ellbogengelenk, über dem After usw. Diese sind freilich von so geringer Ausdehnung, daß man sich von irgend-einer Bedeutung derselben keine Vorstellung machen kann. Sie beweisen nur, wie bei Fledermäusen, daß, wenn einmal eine auffallende Neigung zur Bildung von Hautduplikaturen vorhanden ist, diese keineswegs immer auf die Hände bzw. Füße beschränkt bleibt.

Größe und Wirkung dieser Fallschirmhaut bei *Rhacophorus* sind übrigens, wie Gadow zeigte, außerordentlich übertrieben worden. Die Angabe von Wallace und danach von Brehm, daß *Rhacophorus pardalis* bei einer Länge des Tieres von 6,5 cm eine Flächenausdehnung der Fallschirmhaut von 78 qcm besitze, ist um  $\frac{3}{4}$  zu groß; denn sie beträgt nur 18,8 qcm. Die auf die Aussage eines Chinesen gestützten Angaben bei Wallace, der Chinese habe den Frosch von einem hohen Baume hinabschwebend gesehen, ist nach Gadow daher wohl sehr zu modifizieren; denn die Fläche der Haut erscheint dazu als eine zu kleine.

An einem Skelette von *Rhacophorus Reinwardti* und an zwei Spiritus-exemplaren erhielt ich für die längste Zehe des Hinter- und Vorderfußes einschließlich des Metatarsale und Metacarpale die folgenden Maße:

	Hinterfuß	Vorderfuß	Länge des Rumpfes
1. <i>Rh. Reinwardti</i> . . . 19,0 mm (Phal. 11 mm, Mt. 8,0 mm)	10,0 mm (Phal. 6,0 mm, Mt. 4,0 mm)	33,0 mm	
2. <i>Rh. Reinwardti</i> . . . 25,5 " ( " 14 " , " 11,5 " )	18,0 " ( " 10,0 " , " 8,0 " )	42,0 "	
3. <i>Rh. maximus</i> . . . 40,0 " ( " 23 " , " 17,0 " )	25,0 " ( " 13,0 " , " 12,0 " )	71,0 "	
Bei			
4. <i>Rana hexadactyla</i> 31,5 " ( " 19 " , " 12,5 " )	13,5 " ( " 7,0 " , " 6,3 " )	22,5 "	
5. <i>Rana temporaria</i> 35,0 " ( " 22 " , " 13,0 " )	14,3 " ( " 8,5 " , " 5,8 " )	23,0 "	



## Verhältnis vom Fuß zur Rumpflänge

1. Hinterfuß	0,58:1	Vorderfuß	0,30:1
2. "	0,60:1	"	0,43:1
3. "	0,56:1	"	0,34:1
4. "	1,40:1	"	0,60:1
5. "	1,52:1	"	0,62:1

Man sieht, daß *Rana* relativ längere Zehen besitzt als *Rhacophorus*, zwar nicht am Hinter- aber am Vorderfuß. Das ist gerade umgekehrt wie man erwarten sollte. Indessen ist das für die vorliegende Frage ganz nebensächlich. Für diese ist nur dies Ergebnis von Wichtigkeit, daß man bei Auffinden einer fossilen Froschform nicht etwa aus einer relativ großen Länge der Hand- und Fußknochen auf das ehemalige Vorhandensein eines Fallschirmes mit Sicherheit schließen dürfte. Die Ausdehnung der Haut, nicht aber der Knochen, ist eben maßgebend; denn erstere kann entweder die ganzen Hand- bzw. Fußknochen umspannen, bis an deren Spitze sich erstrecken, oder sie kann viel weniger ausgedehnt sein. Aber selbst das ist nicht allein maßgebend; denn eine andere Froschform, *Xenopus*, besitzt vielleicht eine relativ noch größere Haut zwischen den Zehen als *Rhacophorus* und benutzt sie doch nur als Schwimnhaut. Das Wesentliche also für *Rhacophorus* liegt darin, daß er zwischen den Zehen und Fingern eine Haut hat und diese nie zum Schwimmen, sondern nur als Fallschirm benutzt.

Während wir von lebenden Amphibien nur diesen einen Vertreter eines Fallschirmtieres kennen, gibt es unter den lebenden Reptilien mehrere, die mit einer als Fallschirm versehenen Haut ausgerüstet sind. Es ist aber bemerkenswert, daß sie bei den Reptilien fast nirgends in solcher Weise wie bei *Rhacophorus* zwischen den Zehen auftreten; und wo das, wie bei *Phtychozoon*, dennoch der Fall ist, da geschieht es in sehr viel geringerem Grade.

Unter den Eidechsen gibt es mehrere mit Hautduplikaturen versehene Formen. Doch nur eine Gattung benutzt sie als Fallschirm, die zu den Baumagamen (*Iguanidae*) gehörige Gattung *Draco*. Die anderen verwenden sie teils als Schreckmittel für ihre Feinde, teils als Haftorgan beim Klettern.

*Draco taeniopterus* besitzt, abgesehen von einem kleinen, als Fallschirm bedeutungslosen dreieckigen Hautlappen zu beiden Seiten des Halses, der hinter dem Kopfe beginnt und zum Oberarm sich hinzieht, eine flügelartige große Hautfalte, die sich an beiden Seiten des Rumpfes zwischen

Vorder- und Hinterextremität ausdehnt; in der Weise jedoch, daß der Arm gar nicht, das Bein nur mit dem obersten Teil des Oberschenkels in die Falte eingezogen wird. Beide Extremitäten ragen also frei aus dem Rumpfe hervor.

Dieser großen Hautfalte wird bekanntlich eine besondere Eigenart dadurch verliehen, daß sie durch 5 bis 6 abnorm verlängerte Rippen getragen wird, welche aus dem Rumpfe in die Hautduplikatur hineingehen (vgl. Fig. 5). Bei einem ziemlich kleinen der mir vorliegenden Exemplare, als *Draco taeniopterus* bezeichnet, beträgt die Länge der mittleren dieser 6 Rippen 34 mm, während der Rumpf, vom Halse bis hinter das Sacrum, die Länge von 49 mm besitzt. Bei einem anderen, etwas größeren Skelette von *Draco volans* beträgt diese Rippenlänge 43,5 mm, bei einer Rumpflänge von 52 mm; sie ist somit absolut wie relativ größer als bei dem ersteren, da sie in demselben Verhältnisse wie bei diesem nur 37 mm messen dürfte.

Vergleichen wir diese Maße mit denen von *Rhacophorus*, so ergibt sich ein Längenverhältnis der den Fallschirm tragenden längsten Knochen (Rippe bzw. Hand- oder Fußknochen) zu der des Rumpfes bei:

*Draco taeniopterus* 0,69 : 1

*Draco volans* 0,83 : 1

*Rhacophorus* Vorderfuß 0,30—43 : 1

» Hinterfuß 0,56—60 : 1

Notgedrungenenerweise mußten hier ungleichwertige Knochen miteinander verglichen werden, bei *Draco* die Rippen, bei den anderen die Fingerknochen. Immerhin läßt sich doch wenigstens erkennen, um wieviel relativ größer der die Fallschirmhaut tragende Knochen, somit auch die Haut selbst, bei *Draco* als bei *Rhacophorus* sind und wie gewaltig viel größer der Apparat aber noch werden müßte, um zum Fluge dienen zu können.

Diese 5—6 langen Rippen von *Draco*, deren vorderste hinter der Scapula beginnt, setzen sich in derselben Weise und ebenso einköpfig an die Diapophysen der Wirbel an, wie die hinter ihnen folgenden, kürzer und immer kürzer werdenden Rippen, welche nun nicht mehr aus dem Rumpfe in die Hautduplikatur hineinreichen. Man wird daher die großen Rippen nicht wohl als falsche bezeichnen dürfen, wie wohl geschehen.

Bei *Draco fimbriatus* Kuhl zähle ich nur 5 solcher langen Rippen, und diese tragen auch nur den vorderen größeren Teil der Fallschirmhaut, wo-

gegen der hintere, kleinere, rippenfrei, also stützenlos ist. Auch noch in anderer Beziehung unterscheiden sich diese langen Rippen bei beiden Arten. Bei *Draco taeniopterus* ziehen sie in gerader Richtung bis zum Außenrande der Hautduplikatur hin und endigen dort, so daß der Außenrand der Haut zwischen ihnen ohne Stütze (s. Fig. 5) bleibt. Bei *Draco fimbriatus* dagegen biegen die vorderste Rippe, am Außenrande angelangt, die 4 hinteren Rippen aber schon in einiger Entfernung von dem Außenrande knieförmig nach hinten um und bilden dadurch eine fortlaufende Stütze, welche den ganzen Außenrand trägt. *Draco* hat zwar die Fähigkeit und Gewohnheit, diese flügelähnlichen Organe fächerartig zu entfalten und wieder zusammenzufalten; aber er vermag sie nicht zum Fluge auf und ab zu bewegen<sup>1</sup>.

An diesen langen Rippen würde nun das ehemalige Vorhandensein einer Fallschirmhaut bei fossilen Formen sicher zu erweisen sein. Es sind indessen zwar von anderen Baumagamen, speziell von *Iguana* oder doch von verwandten Vorläufern derselben, Fossilreste gefunden; von *Draco* jedoch scheint bisher noch nichts bekannt geworden zu sein.

Auch andere Eidechsen besitzen Hautduplikaturen, benutzen dieselben jedoch zu ganz anderen Zwecken. Eigentlich kommen diese Formen daher hier, wo es sich um Fliegen und Schweben handelt, nicht in Betracht. Trotzdem haben sie ein Interesse für diese Frage, weil es Tiere mit dieser eigentümlichen Neigung zur Bildung von Hautduplikaturen sind und weil, unter Umständen, eine Hautduplikatur auch einmal verschiedenen Zwecken gleichzeitig dienen könnte. So findet sich eine solche bei *Chlamydosaurus*, wo sie in Gestalt einer riesigen Halskrause, die, wie bei *Draco* der Fallschirm, entfaltet und wieder zusammengefaltet werden kann, den Kopf umgibt<sup>2</sup>. Es fehlt aber bei *Chlamydosaurus* jede knöcherne oder knorpelige, oder nur auch bindegewebige Stütze derselben. Ihre Entfaltung und Aufrichtung erfolgt, wie Tornier feststellte, nur durch Aufblasen<sup>3</sup>. Ganz dasselbe gilt von der Aufrichtung der am Kopfe befindlichen Hautduplikatur bei *Chamaeleon*. Beiden Tieren gilt dieselbe als Abschreckungsmittel den Feinden gegenüber.

<sup>1</sup> Gadow, Amphibia and Reptiles. The Cambridge Natural History. London 1901, S. 516.

<sup>2</sup> Gadow, Amphibia and Reptiles 1901, S. 523.

<sup>3</sup> G. Tornier, Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke bei Chamäleon. Zoologische Jahrbücher Bd. 21, 1904, Heft 1.

Wenn nun auch hier eine Anwendung der Hautduplikatur als Fallschirm nicht vorliegt, so wäre es doch immerhin von Interesse, zu wissen, ob auch in früheren Zeiten schon solche Abschreckfalten gebildet worden sind. Das könnte in der Tat der Fall gewesen sein, da Reste der Gattung *Chlamydosaurus* in Australien, wo sie heute lebt, auch fossil gefunden worden sind. Indessen handelt es sich hier nur um pleistozäne Schichten. Sehr viel älter, dem Eozän von Wyoming entstammend, sind Reste eines Chamäleoniden, die jedoch nur in einem Unterkieferfragmente bestehen. Angesichts aber des hohen Alters dieses Restes dürfte es doch wohl unzulässig sein, bei dieser Form bereits das Vorhandensein einer solchen Abschreckfalte als gesichert annehmen zu wollen; derartiges könnte sehr wohl erst späterer Erwerb sein.

Bei anderen Eidechsen wieder dient die Hautfalte als Haftmittel. Das ist der Fall bei *Ptychozoon homalocephalum*, einer Gattung der Geckonen. Hier verläuft längs beider Seiten des Körpers eine Hautduplikatur, die wie der Rumpf mit Schuppen bedeckt ist. Am Kopf, wo sie nur klein ist, und am Schwanze, an dessen ganzer Längserstreckung sie in zahlreiche Lappen zerschnitten ist, muß sie als Fallschirm gegenstandslos sein. Nur am Rumpfe zwischen Vorder- und Hinterextremität, die jedoch völlig freibleiben, gewinnt sie, ähnlich wie bei *Draco*, als bogenförmiger Hautlappen eine größere Ausdehnung. Selbst an der breitesten Stelle aber beträgt ihre Breite nur 64 Prozent von der ihres Rumpfes, nämlich 9 mm gegenüber der Rumpfbreite von 14 mm an dem von mir gemessenen Spiritusexemplare. Eine ebenfalls mit Schuppen bedeckte Hautduplikatur findet sich an den Beinen. Ober- und Unterarm sind an der Vorder- wie Hinterseite von derselben begleitet. Ober- und Unterschenkel dagegen tragen sie nur an ihrer Hinterseite; an der Vorderseite ist nur der Unterschenkel vom Knie abwärts mit ihr besetzt. Auch zwischen den Zehen der Vorder- und Hinterextremitäten breitet sich hier eine Haut aus.

Zum Teil sind diese Hautfalten von *Ptychozoon* überhaupt so klein, daß sie als Fallschirm bedeutungslos sein würden; zum Teil aber lassen sie sich, auch wenn sie, wie die Rumpffalte, größer sind, infolge ihres bogenförmigen Umrisses und des Fehlens von Stützknochen nicht straff anspannen. Als Fallschirm könnten diese Hautduplikaturen hier also doch wohl keine nennenswerte Verwendung finden, wemgleich das vermutet worden ist. Auch Gadow sagt sehr vorsichtig von *Ptychozoon*: »Es heißt,

daß diese Hautlappen als Fallschirm dienen.« Tornier ist indessen durch Beobachtung der Tiere zu der Überzeugung geführt worden, daß diese Haut mittels seitlicher Bewegungen des Tieres als Saugapparat dient, mit welchem dieses sich festheftet. Dasselbe gilt nach Tornier von der am Schwanze von *Uroplates* auftretenden Hautduplikatur. Auch Döderlein sagt (S. 1, Anm. 1), daß keinerlei Beobachtungen vorliegen, die hier einen Gebrauch als Fallschirm, den man vielleicht vermuten könnte, bestätigt.

Sogar von einigen Schlangen, die in Borneo auf Bäumen leben (zwei Arten von *Chrysopelaea*, eine Art von *Dendrophis*), sollen die Eingeborenen behaupten, daß sie »fliegen« könnten; und Shelford berichtete auch in einem Vortrage vor der zoologischen Gesellschaft in London über Versuche, die er mit einer *Chrysopelaea* darüber angestellt habe. Diese Schlangen sollen die Fähigkeit haben, die auf dem Bauch gelegenen großen Schuppen vermittels ihrer Muskeln nach einwärts zu ziehen, so daß auf dem ganzen Verlaufe des Bauchs eine Längsrinne entsteht. Wenn sich die Schlange von einem Baum herabfallen lasse, mache sie sich steif wie ein Stab, bilde so einen Hohlraum, und dieser wirke nun als Fallschirm verlangsamend auf den Fall; ganz wie ein der Länge nach aufgeschnittener Bambusstab langsamer falle als ein gleicher, der unaufgeschnitten sei<sup>1</sup>.

Es scheint, daß von allen oben aufgeführten Formen bisher keine fossilen Vertreter gefunden sind. Bei Absehen von *Draco* nämlich besitzen alle diese Eidechsen keine knöchernen Stützen ihrer Hautfalten, die sich fossil erhalten und damit das ehemalige Vorhandensein solcher Hautfalten anzeigen könnten. Trotzdem aber würde dasselbe bei fossilen Formen sich noch durch ein andres Merkmal verraten können: wenn nämlich diese Falten mit genügend harten Schuppen besetzt gewesen wären. Derartiges scheint indessen gleichfalls bisher nicht bekannt geworden zu sein.

Auch bei Säugern finden sich bekanntlich solche Hautduplikaturen, die als Fallschirme benutzt werden. Unter diesen besitzen die Flugbeutler, *Petaurus* und *Acrobates*, keinerlei Stützbildungen in der Hautduplikatur. Ihr etwaiges Vorhandensein in früheren Zeiten kann sich daher durch nichts verraten, wengleich in pleistozänen Schichten

---

<sup>1</sup> Ich kann nähere Angaben nicht machen, da ich das Obige einem Zeitungsberichte ohne nähere Angaben entnehme.

Australiens Flugbeutler in mehreren Gattungen gefunden worden sind. Bei dem Flugmaki, *Galeopithecus*, findet sich unter allen Säugern die größte Fallschirmhaut, die sich sogar zwischen den Fingern bis zu den Krallen ausdehnt. Trotz dieser gewaltigen Ausdehnung des Fallschirms wird dieser aber weder durch einen Knochen noch durch einen Knorpel gestützt, sondern nur durch eine dickere, quer verlaufende Hautfalte. Also auch hier keine Möglichkeit der Erkennung im fossilen Zustand. Wohl aber sind, ähnlich wie bei den *Rhacophorus*, hier die Zehen etwas verlängert, so daß sich an diesem Merkmal das Vorhandensein einer Fallschirmhaut bei fossilen Vertretern dieser Familie vielleicht erweisen lassen könnte. Man kennt indessen bisher wohl keine fossilen hierher gehörigen Formen.

Eine andere Gruppe mit Fallschirmhaut versehener Säuger steht in dieser Beziehung günstiger da, weil sie zur Stütze der Haut sogenannte Spannknochen besitzt; ganz ähnlich, wie zu diesem Zwecke die Flugsaurier einen von der Hand ausgehenden Knochen und die Fledermäuse einen vom Fuße am Hacken ausgehenden Sporn haben. Es sind das zu den Nagern gehörige Formen, Flugbilche und Flughörnchen. Die beiden Gattungen der Flugbilche, *Anomalurus* und *Idiurus*, sind mit einer solchen vom Unterarm ausgehenden, aber nur knorpligen Stütze versehen. Infolge ihrer knorpligen Beschaffenheit ist sie leider nicht versteinierungsfähig. Auch kennt man mit Sicherheit noch keine fossilen Reste dieser Gattungen.

Nur die Flughörnchen, *Pteromys* und *Sciuropterus*, haben, wie die Flugsaurier, eine von der Handwurzel abgehende, knöcherne Stütze ihres Fallschirmes, welche das ehemalige Vorhandensein eines solchen bei fossilen Formen verraten könnte<sup>1</sup>. Fossile Sciuriden sind auch wohlbekannt seit dem Obereozän; auch die Gattung *Sciurus* selbst hat bereits in dieser Zeit bestanden. Aber bisher dürfte ein solcher Spannknochen fossil noch nicht gefunden oder, falls gefunden, doch noch nicht als solcher erkannt worden sein.

Aus alledem geht nun das Folgende hervor:

Die mit einer als Fallschirm benutzten Hautduplikatur versehenen Tiere sind heute, gegenüber der riesigen Zahl der anderen Tiere, verschwindend selten; aus früheren Zeiten aber

<sup>1</sup> Auch unser Eichhörnchen hat, namentlich in seiner Jugend gut erkennbar, eine Hautduplikatur zwischen Ellenbogen und Knie, die jedoch durch keinen Knochen gestützt wird.

hat sich das Vorhandensein von Fallschirmen noch durch keine einzige paläontologische Tatsache beweisen lassen, weder durch Auffindung eines Abdruckes der Haut, noch einer Knochenstütze, noch eines Schuppenbesatzes derselben; also weder durch Auffindung irgendeiner nachweislich mit Fallschirmhaut versehen gewesenen fossilen Tierform, noch durch Auffinden einer mit einer erst sehr kleinen Flughaut versehen gewesenen, fossilen Übergangsform aus dem Fallschirm in das Flughautstadium. Das kann natürlich in der Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung seinen Grund haben; indessen soll hier ja nur festgestellt werden, was wir zur Zeit kennen.

Bemerkenswert erscheint immerhin die Tatsache, daß heute bei den mit einer Fallschirm-, Abschreck- oder Hafthaut versehenen Tieren diese Haut zwar am Rumpfe oder am Halse oder an den Armen und Beinen sich ausdehnt; daß sie aber an den Zehen und vor allem an den Fingern, also da, wo die Flughaut vor allem vorhanden sein muß, entweder, und fast immer, überhaupt ganz fehlt, oder doch eine ganz geringe Ausdehnung besitzt. Wesentlich nur *Rhacophorus* verhält sich abweichend, indem er an den Zehen und auch Fingern eine größere solche Haut trägt. Ebenso finden sich bei *Propithecus*, einer kleinen Lemurenform, neben einer kleinen Hautfalte an den Armen, alle Finger mit Ausnahme des Daumens bis zur zweiten Phalanx hin durch eine Hautduplikatur verbunden. Auch *Galeopithecus*, der bald zu Prosimiern, bald zu Chiropteren gestellt wird, hat zwischen den Fingern bis zu den Krallen hin eine Flughaut. Aber obgleich er unter den Säugern das größte Patagium besitzt, seine Finger, und damit das Chiropotagium, sind doch so klein geblieben, daß ein derartiger Typus unmöglich als Vorfahr irgendeines Flugsauriers oder irgendeines anderen Flughautfliegers angesehen werden könnte.

Überhaupt läßt sich ganz allgemein aussagen:

Formen, die nicht verlängerte Finger- bzw. Hand- oder auch Unterarmknochen besessen haben, können nicht in der Ahnenreihe von Flughautfliegern stehen. Folglich kann aus Formen, wie sie die heute lebenden Fallschirmtiere darstellen, kein Flughautflieger sich entwickelt haben. Höchstens am Voranfang der letzteren könnten solche kurzgefingerten Formen gestanden haben; aber das entzieht sich völlig unserer Erkenntnis; und das, worauf es uns hier ankommt, sind Übergangs-, keine Voranfangsformen.

Dagegen würde ein fossiles Tier mit stark verlängerten Handknochen und ebenso mit verlängertem Arm, besonders Unterarmknochen, gleichviel, ob man den Abdruck einer Flughaut fände oder nicht, der Ahnenschaft von Flughautfliegern verdächtig sein können.

Etwas anders liegt in dieser Beziehung die Frage hinsichtlich der Ahnen der Vögel. Hier ist wesentlich nur der Arm verlängert; wogegen zwei Finger, wenn auch relativ lang, doch keineswegs eine so abnorme Verlängerung aufweisen, wie das bei Flughautfliegern der Fall ist.

Wenn auf solche Weise die bisher bekannten fossilen Formen keinerlei Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage geben, welches die Ahnen der fliegenden Tiere waren, so gewährt leider auch die Ontogenie uns darüber keinen Aufschluß.

Unter solchen Umständen wird man die Frage aufwerfen dürfen, ob der erste Anstoß zur Bildung einer Flughaut vielleicht auch (ich sage »auch«, nicht »allein«) durch eine Schwimmhaut gegeben sein könnte; mit anderen Worten, ob nicht, wenn auch nicht alle, so doch ein Teil der Flieger, in letzter Linie aus Tieren hervorgegangen sein könnte, die ursprünglich, dauernd oder zeitweise, wasserlebend waren. So befremdend das klingen mag, die folgende Betrachtung läßt erkennen, warum man eine solche Frage wenigstens aufwerfen dürfte.

Man stelle sich *Rhacophorus* (S. 32) vor, einen Frosch, der seine zwischen den Zehen des Fußes und der Hand befindliche Hautduplikatur nur als Fallschirm benutzt, weil er auf Bäumen lebt. Wenn man nun einen *Rhacophorus* in das Wasser werfen würde, was würde er tun? Ich meine, er würde seine Fallschirmhaut als Schwimmhaut benutzen; vorausgesetzt natürlich, daß die Gelenke solcher Art wären, daß sie eine Schwimmbewegung gestatten würden; und warum sollte das nicht sein.

Wenn man aber weiter fragt, wodurch *Rhacophorus* wohl diese seine Hautduplikatur erstmals erworben haben mag, so will es doch gar nicht unwahrscheinlich dünken, daß er, wie andere Frösche, sie ursprünglich wenigstens in ihren Anfängen, als Schwimmhaut erworben habe; und daß er dann, im Gegensatze zu anderen Fröschen, sie später als Fallschirm benutzt und weiter vergrößert habe, als er selbst einem vorübergehenden Wasserleben gänzlich entsagte.

Wenn nämlich überhaupt Schwimmhäute und Flughäute dadurch entstanden sind, daß die betreffenden Tiere ent-



sprechende schlagende und stoßende Bewegungen gegen Wasser oder Luft gemacht und damit einen Reiz auf ihre zur Bildung von Duplikaturen überhaupt neigende Haut ausgeübt haben, dann ist aus einer Anzahl von Gründen einzusehen, daß sich auf solchem Wege viel leichter und schneller eine Schwimnhaut als eine Flughaut bilden konnte.

1. Einmal nämlich besteht ein schwerwiegender Unterschied zwischen der Ausübung der Schwimnfähigkeit und derjenigen der Flugfähigkeit darin, daß die Tiere beim Schwimmen von dem vorherigen Besitze einer Hautfalte bis zu gewissem Grade unabhängig sind, beim Fliegen jedoch in absolutester Abhängigkeit von einer solchen stehen:

Zahlreiche Tiere schwimmen auch bereits ohne Schwimnhaut. Sie machen dabei die entsprechenden Bewegungen; es wird ein Reiz auf ihre Haut an den betreffenden Stellen ausgeübt; und wenn nun ihre Haut zur Bildung von Falten überhaupt neigt, so entstehen diese und vergrößern sich. Das ist ein Vorgang, der ungemein einleuchtend ist.

Demgegenüber kann aber kein einziges Tier fliegen, ohne schon vorher eine Flughaut (bzw. Federn) besessen zu haben. Es wird daher niemals auch nur den Gedanken fassen können, entsprechende Flugbewegungen zu machen, bevor es eine solche Haut überhaupt auf irgendeine andere Weise erworben hat. Nur also wenn es bereits eine größere Hautfalte an geeigneter Stelle besitzt, wird es Flugbewegungen machen und sie damit vergrößern können.

2. Das Wasser ist ein ungemein viel dichteres Medium als die Luft. Das Wasser wird folglich einen viel stärkeren Reiz auf eine zur Bildung von Hautfalten überhaupt neigende Haut ausüben müssen als die Luft. Es wird daher auch eine Schwimnhaut viel leichter entstehen können als eine Fallschirmhaut.

3. Dieses Moment wird noch verstärkt durch ein weiteres. Eine Fallschirmhaut wird von einem auf Bäumen lebenden Tiere in der Zeiteinheit, sagen wir an jedem Tage, offenbar ganz unvergleichlich viel seltener benutzt als eine Schwimnhaut von einem im Wasser lebenden Tiere. Letzteres kann keine einzige Vorwärtsbewegung im Wasser machen, ohne diese Haut zu reizen und damit an deren Vergrößerung zu arbeiten. Ersteres aber kann zahllose Bewegungen auf Bäumen machen, ohne die Haut zu reizen; und nur dann, wenn es einmal abspringt, wird eine Reizung erfolgen

bzw. an der Vergrößerung der Haut gewirkt werden. Es muß also auch aus diesem Grunde eine Schwimmhaut viel schneller, leichter entstehen können als eine Fallschirmhaut.

Vielleicht erklärt es sich aus diesen drei Gründen, warum wir heute so viel mehr Tiere mit Schwimmhaut als mit Fallschirmhaut haben. Ob das früher anders, umgekehrt sich verhalten haben soll?

4. Ein viertes Moment liegt darin, daß, um als Flughaut benutzbar zu sein, eine Hautfalte vor allem an den Fingern (und Armen) ausgebildet sein muß. Wenn wir nun alle heutigen mit Fallschirm versehenen Tiere daraufhin mustern, so ergibt sich (S. 33, 39), daß sie gerade an den Fingern fast ausnahmslos keine Hautfalte besitzen. Fast die einzige Ausnahme bildet aber *Rhacophorus*, d. i. gerade jener Frosch, von dem man doch glauben könnte, daß er, wie andere Frösche, seine Hautfalte ursprünglich als Schwimmhaut erworben hätte.

So könnte man auf den Gedanken kommen, daß Tiere, die nicht an den Fingern oder die nicht auch an den Fingern eine Hautfalte schon vorher erworben hatten, von der Umwandlung in Hautflieger, wenn auch nicht geradezu ausgeschlossen waren, daß aber doch für sie eine solche Umwandlung viel umständlicher, viel schwerer war als für solche, die schon an den Fingern eine Hautfalte erworben hatten.

Es ergibt sich also aus Obigem, daß die Bedingungen zur Erwerbung einer Schwimmhaut wesentlich günstiger liegen als zur Erwerbung einer Fallschirmhaut. Dazu gesellt sich der weitere Umstand, daß die mit Schwimmhaut versehenen Tiere ja keineswegs notwendig an das Wasser gekettet sein müssen, sondern vielfach auch auf dem Lande leben können, auf dem nun ihre Schwimmhaut sofort als Fallschirm Dienste leisten kann und muß, sobald die Tiere von irgendeiner Erhöhung einmal abspringen.

Ich will aber damit nicht gesagt haben, aus einer Schwimmhaut<sup>1</sup> könne sich sofort eine Flughaut entwickelt haben; sondern, aus der Schwimmhaut könne, unter Umständen, erst eine Fallschirmhaut entstanden sein

---

<sup>1</sup> Pseudoschwimmhäute können, wie G. Tornier den experimentellen Nachweis führte (Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde, Berlin, Jahrgang 1904, S. 168), als ontogenetische Hemmungsbildungen zwischen den Fingern oder Zehen, oder auch zwischen Ober- und Unterschenkel dann entstehen, wenn diese Körperteile während der Ontogenese am normalen Indielänge- oder Auseinanderwachsen gehindert werden. Für die erstmalige Entstehung echter Schwimmhäute aber wird man eine solche abnorme Bildungsweise schwerlich annehmen können.

und aus dieser dann eine Flughaut. Mit anderen Worten: Flughaut mag zwar, wie allgemein angenommen wird, aus Fallschirmhaut entstanden sein. Aber nicht etwa jedes Fallschirmtier war an sich berufen, Flughauttier zu werden, sondern wesentlich nur solche Fallschirtiere, welche gerade an den Fingern eine Hautfalte besaßen. Eine solche aber erwirbt sich aus verschiedenen oben dargelegten Gründen viel leichter durch Schwimmen als durch Abspringen. Folglich dürfte die Frage nicht ganz unberechtigt sein, ob nicht auch (nicht allein) aus Schwimmhäuten Flughäute hervorgegangen sein könnten.

Das Vorhandensein von Krallen an der Flughand noch heutiger Flieger könnte nicht als gegenteiliger Grund geltend gemacht werden, da Tiere mit Schwimmhaut ebensowohl Krallen besitzen konnten wie Tiere mit Fallschirmhaut.

Wenn wir die fliegenden Wirbeltiere in ihrer zeitlichen Entwicklung betrachten, so tritt uns der auffallende Umstand entgegen, daß bei den beiden (soviel uns bekannt ist) ältesten Gruppen derselben, Vögeln und Flugsauriern, schließlich Zahnlosigkeit eingetreten ist. Von den Vögeln gilt das durchaus; von den Flugsauriern allerdings nur zum Teil insofern, als Pteranodon und Nyctodactylus in der Kreidezeit das Gebiß verloren hatten.

Aber man wird doch vielleicht nicht mit Unrecht vermutend folgern dürfen: die Vögel, weil sie sehr viel länger, bis auf heutige Zeit, gelebt haben, konnten es deswegen allmählich bis zur allgemeinen Zahnlosigkeit bringen. Die Flugsaurier dagegen, weil sie schon in der jüngeren Kreidezeit ausstarben, haben die Zahnlosigkeit nur erst in der Pteranodontengruppe erreicht. Wenn sie aber so lange wie die Vögel gelebt hätten, so würden sie gleich diesen wohl ebenfalls allgemeine Zahnlosigkeit erlangt haben.

Die (soviel uns bekannt ist) jüngst entstandene Gruppe der fliegenden Wirbeltiere, die Fledermäuse, haben dagegen das zahnlose Stadium nicht erlangt. Im Hinblick auf das Verhalten jener beiden älteren Gruppen wird man aber vielleicht die Vermutung äußern können:

Die Fledermäuse haben das zahnlose Stadium bisher noch nicht erlangt, würden es aber in späterer Zeit ebenfalls erreichen. Allerdings zeigt sich gegenwärtig noch nicht der geringste Anlauf dazu, so daß es hier, in viel höherem Maße als bei den Flugsauriern, lediglich Spekulation sein wird, sich in einem solchen Zukunftsbilde ergehen zu wollen.

Jedenfalls aber muß man es auffallend finden, daß die beiden anderen von vierfüßigen bezahnten Reptilien abstammenden Gruppen der Flugtiere, Vögel und Flugsaurier, in übereinstimmender Weise, wenn auch mit mehr oder weniger Erfolg, der Zahnlosigkeit verfielen, und man wird die Frage aufwerfen dürfen, ob diese Erscheinung etwa eine gemeinsame Ursache gehabt, eine Folge des Fliegens gewesen sein könnte.

Vergleichen wir Flieger und Nichtflieger miteinander, so zeigen sich in ihren äußeren Lebensbedingungen wie in anderer Beziehung vier Unterschiede:

Die Flugtiere leben, mindestens solange sie fliegen, unter einem geringeren Luftdruck als die an die Erdoberfläche gefesselten Tiere; das gilt in höherem Grade von denen, die sich zu bedeutenden Höhen erheben und auch in diesen horsten; in geringerem von denen, die sich zu keiner nennenswerten Höhe beim Fliegen erheben.

Ein zweiter, wenigstens für viele Flieger geltender Unterschied ist der, daß die Flugtiere sich schneller als andere Tiere fortbewegen.

Die Flugtiere müssen ferner ein relativ weit größeres Maß von Arbeit leisten, um sich fortzubewegen, als die nichtfliegenden Tiere; denn sie müssen, die Schwere überwindend, ihren Körper durch die Lüfte tragen.

Als viertes ergibt sich, daß bei Vögeln und Flugsauriern das Skelett relativ leichter ist als bei Nichtfliegern, daß also die Tendenz zur Erleichterung des Skeletts bei ihnen vorhanden ist bzw. war.

Es erscheint indessen vergeblich, eins oder mehrere dieser Momente in ursächliche Beziehung zur Entstehung von Zahnlosigkeit im allgemeinen zu bringen. Das Vorhandensein noch anderer zahnlos gewordener Tiergruppen, Schildkröten, gewisser Ichthyosaurer (*Baptanodon*), zahnloser *Edentata*, zahnloser Wale, widerspricht dem.

Durch Einwirkung geringeren Luftdrucks kann Zahnlosigkeit nicht bedingt werden; denn jene anderen zahnlosen Tiere sind einem solchen nicht ausgesetzt. Ja, die Wale sind sogar, solange sie tauchen, umgekehrt einem verstärkten Luftdruck unterworfen.

Die große Schnelligkeit der Bewegung kann ebenfalls nicht auf Zahnlosigkeit hinwirken; denn die *Edentata* bewegen sich, gerade umgekehrt, durchaus langsam und die Schildkröten sogar extrem langsam.

Eher ließe sich scheinbar ein Zusammenhang zwischen der gewaltigen Arbeit, welche ein Flieger zu leisten hat, und der Zahnlosigkeit, oder

weitergehend, und dem geringen Gewichte des Skeletts bei Vögeln und Flugsauriern denken; denn wenn die Nahrung ganz wesentlich für die gewaltige Arbeitsleistung und für Aufbau und Unterhaltung der relativ ungeheuerlich großen Flugmuskeln verwendet werden muß, dann wird für den Aufbau und die Erhaltung des Skeletts nur ein weniger großer Teil der Nahrung, so könnte man folgern wollen, zur Verfügung bleiben.

Indessen, das Skelett bedarf vorwiegend der Kalksalze, also ganz anderer Teile der Nahrung, als wesentlich für Muskeln und Arbeitsleistung gebraucht werden. Diese beiden Dinge schließen sich folglich nicht aus, sondern ergänzen sich vielmehr; jene Folgerung könnte daher gleichfalls nicht als stichhaltig anerkannt werden.

Aber es läßt sich doch nicht verkennen, daß für das fliegende Tier, im Gegensatze zu den nichtfliegenden, die Notwendigkeit vorliegt, das Gewicht des Skelettes möglichst zu erleichtern. Das ist bekanntlich bei Vögeln wie bei Flugsauriern durch Herausbildung dünner, markloser Knochen erfolgt; und namentlich bei den zahnlosen Flugsauriern, den *Pteranodonta*, ist das bis zum Exzeß gesteigert gewesen. Völlig im Rahmen dieser Tendenz einer Gewichtserleichterung läge es nun, wenn dabei auch die schweren Zähne der Flugtiere verloren gehen würden. So sehr einleuchtend eine solche Folgerung aber auch ist, bzw. zu sein scheint, man könnte sie doch unmöglich als allgemeine Ursache der Entstehung von Zahnlosigkeit ansehen; denn

bei Schildkröten ist das Gebiß verschwunden, obgleich gerade umgekehrt die Tendenz auf eine immer stärker werdende Schwere und Verdickung des ganzen Skelettes hinauslief;

bei den zahnlosen unter den Ichthyosaurern und Edentaten und Walen ist das Gebiß geschwunden, während das Skelett gegenüber demjenigen anderer Formen ihrer Verwandtschaft weder eine Tendenz zur Verdickung noch eine solche zur Verdünnung erkennen läßt.

Aus alledem geht für den Verlust des Gebisses hervor:

Der Verlust des Gebisses kann Hand in Hand gehen, hier mit Leben unter geringerem Luftdrucke, aber bei sehr schneller Bewegung oder bei gewaltiger Arbeitsleistung, dort mit Leben unter gewöhnlichem oder gar stärkerem (Wale) Luftdrucke, aber bei sehr langsamer Bewegung oder geringster Arbeitsleistung (Schildkröten). Er kann Hand in Hand gehen, hier mit einem Leichterwerden, dort mit einem Schwererwerden, da mit

einem Unverändertbleiben des Gewichtes des übrigen Skelettes. Er kann mithin weder die ausschließliche notwendige Folge des einen oder des anderen aller dieser Momente sein, sondern muß durch andere Ursachen bedingt worden sein, die vielleicht und anscheinend bei den verschiedenen zahlos gewordenen Gruppen ganz verschiedenartige waren.

Es steht ferner die Tatsache fest, daß der Verlust des Gebisses von einem gewissen Vorteile doch nur für die fliegenden Tiere sein konnte, insofern, als dadurch ihr Gewicht etwas erleichtert wurde. Für die anderen Tiere war dagegen der Verlust des Gebisses, solange die Nahrung dieselbe blieb, nur ein Nachteil.

Hier wie dort aber mußte der Verlust der Zähne erst wieder gutgemacht werden, entweder dadurch, daß die Verdauungskräfte um denselben Betrag zunahmen, um welchen die Tiere durch den Verlust des Gebisses geschädigt worden waren, oder dadurch, daß die Tiere sich zu einer ganz anderen, leichter zu bewältigenden und zu verdauenden Nahrung veranlaßt sahen.

## Inhalt.

---

Großer Prozentsatz fliegender Tiere S. 3; wesentlich durch die große Zahl der Insekten bedingt S. 4. Den im Wasser lebenden Tieren fehlt das Flugvermögen nur so lange, als wir bei der Definition des Begriffes »Fliegen« nur Rücksicht nehmen auf das, was die Natur hierbei leistete S. 5; sobald wir aber auf das, was für das Tier hierbei das Wichtige ist, Rücksicht nehmen, haben auch sehr viele Wassertiere das Flugvermögen S. 5; Fliegen und Schwimmen sind also für das, was sie dem Tiere gehen, ganz dasselbe; früherer Sprachgebrauch kannte auch für beides nur das eine Wort ~~Schwimmen~~ <sup>Fliegen</sup> S. 6.

Zwei entgegengesetzte Wege, auf denen die Landtiere das Flugvermögen erwarben S. 6; bei Wirbeltieren ward die Vorderextremität zum Flugorgan. Es stand diesem Gewinne also ein schwerer Verlust an Gehvermögen gegenüber S. 7; bei Insekten wurden Rückenplatten zum Flugorgan; hier war es also ein verlustloser, reiner Gewinn; folglich ist der Weg, den die Insekten bei Erwerb des Flugvermögens beschritten, der im Prinzip vollkommenste S. 9.

Keine verbindende Brücke führt von einem dieser Wege zum anderen hinüber S. 9. Es ist sehr auffallend, daß bei Insekten nicht auch Beine zu Flugorganen wurden, da hier die Beine doch so vielgestaltige Spezialisierung zeigen; möglich wäre das der Natur sicher gewesen S. 9. Bei Wirbeltieren aber wäre es der Natur fast unmöglich gewesen, Rückenflügel unter Schonung der Vorderextremität zu erzeugen, wie der Mensch in seiner künstlerischen Phantasie das getan hat S. 10; die notwendige Ausbildung einer starken Crista für den Muskelansatz auf dem Rücken wäre zwar leicht möglich gewesen S. 11; dagegen fehlen auf dem Rücken die notwendigen Stützorgane der Flügel; nur *Draco* unter den Eidechsen zeigt den einzig möglichen Weg zur Erlangung solcher Stützorgane, mittels der Rippen S. 12; damit wäre jedoch die Brust dieser ihr notwendigen Stützorgane beraubt und zum Fluge unfähig geworden S. 13.

Auch innerhalb der Wirbeltiere war der Weg zur Erlangung des Flugvermögens anscheinend ein zweifacher: Hautflieger und Federflieger S. 14. Bei Hautfliegern war das Mittel ganz dasselbe wie bei gewissen auf oder im Wasser schwimmenden Tieren, Bildung einer Hautduplikatur S. 14; die viel größere Dichte des Wassers gegenüber der der Luft brachte es aber mit sich, daß das Schwimmvermögen hierbei viel schneller erreichbar werden mußte als das Flugvermögen S. 14. Bei Fledermäusen ist die Ähnlichkeit des Flugorgans mit einem Schwimmfuße größer, bei Flugsauriern verschwindet sie S. 15; andere Haltung der Hand bei beiden S. 17; weitere Unterschiede S. 18. Der Grad des Flugvermögens bei Flugsauriern S. 20; das Fehlen einer Crista Sterni spricht notwendig für das

Fehlen so starker Brustmuskeln, wie sie die Flugvögel haben S. 20. Flugorgan der Vögel S. 21; waren sie ursprünglich im Besitze eines größeren Patagiums als heute? S. 21. Entstehung von Federn wird angesichts der auffallenden Gestalt der Fledermaushaare leicht verständlich S. 22. Sollten nun die Federflieger aus Hautfliegern ursprünglich hervorgegangen sein, so würde es nur zwei prinzipiell verschiedene Wege geben, auf denen Flugvermögen erlangt wurde, den der Insekten und den der Wirbeltiere S. 23. Wer aber der allgemeinen Annahme beipflichtet, daß die Flieger aus Fallschirmschwebern hervorgegangen sind, sagt damit, daß auch die Federflieger aus Hautfliegern entstanden sind.

Ganz wie bei Hautfliegern besteht auch bei Insekten der Flügel aus einer oberen und einer unteren Hautfläche; nur das Stützgerüst ist ein anderes S. 23; die Insekten sind also ebenfalls Hautflieger S. 24.

Mannigfacher jedenfalls sind die Mittel, durch die bei Wassertieren das Fliegen im Wasser erlangt wurde S. 24. Es gibt aber auch hier die verschiedensten Grade der Vollkommenheit desselben.

Die Frage, welcher der erwähnten Wege zur Erlangung des Flugvermögens zuerst beschritten worden ist, stößt auf große Schwierigkeiten S. 26. Stützen wir uns indessen auf das, was bisherige Erfunde lehren, so zeigt sich, daß zuerst der Weg beschritten wurde, welcher der im Prinzip vollkommenste war: Flugvermögen ohne Schädigung der Gehwerkzeuge, schon im Devon, Insekten S. 26. Erst zur Zeit der oberen Trias wird der im Prinzip unvollkommenere Weg beschritten: Flugvermögen unter Vernichtung der halben Gehwerkzeuge, Wirbeltiere S. 26; zuerst bei Flugsauriern, erst später bei Fledermäusen, falls *Mikrolestes* nicht etwa eine Megachiroptere war, was indessen nicht wahrscheinlich S. 27. Federflieger S. 27.

Die Frage, ob Übergangsformen aus nichtfliegenden Tieren in fliegende bisher bekannt sind, ist zu verneinen S. 27. *Apterogenea* der Insekten schon im Karbon anscheinend ebenso selten wie heute S. 28; Flugfinger der Flugsaurier in der oberen Trias und im Lias schon völlig wie in späterer Zeit vorhanden; *Archaeopteryx* ebenfalls schon völliger Federflieger, aber nicht völliger Vogel S. 29; Fledermäuse zu mangelhaft erhalten S. 30.

Die Frage, wie wir uns solche Übergangsformen vorzustellen hätten S. 30; Fallschirmschweber; die Möglichkeit, fossile Fallschirme erkennen zu können, hängt davon ab, ob diese knöchernen Stützorgane hatten oder nicht. *Rhacophorus*, relative Länge von Hand und Fuß S. 32. *Draco*, relative Länge der Rippen S. 32. Chlamydosaurus S. 35. *Ptychozoon* und *Uroplates* nach Tornier keine Fallschirmschweber. *Chrysopelaea*. *Petaurus* und *Acrobates* ohne Stützbildungen S. 37, *Galeopithecus* ebenfalls S. 38. *Anomalurus* und *Idiurus* haben nur eine knorpelige Stütze S. 38. Lediglich *Pteromys* und *Sciuropterus* besitzen knöchernen Stützen, an denen man im fossilen Zustande das Vorhandensein einer Fallschirmhaut erkennen könnte S. 38. Es ergibt sich: Heute ist die Zahl der mit Fallschirm versehenen Tierarten eine kleine, und aus früherer Zeit kennt man bisher gar keine solchen Formen S. 38. Auch die Ontologie der heutigen Flieger ergibt bisher keine Beweise dafür, daß die Flieger aus Fallschirmtieren sich entwickelt haben. Bei den mit Fallschirm versehenen Tieren fehlt diese Haut fast stets da, wo die Fluchtiere sie vor allem haben müssen, an den Fingern S. 39.

Es entsteht die Frage, ob nicht der erste Anstoß zur Bildung einer Flughaut auch (nicht allein) durch eine Schwimmhaut gegeben sein könnte S. 40. Kein Tier kann auf den Gedanken kommen, Flugbewegungen zu machen, ohne bereits eine Flughaut zu haben; wohl aber kann ein Tier Schwimmbewegungen machen, ohne eine Schwimmhaut zu haben S. 41. Wasser ist auch ein viel dichteres Medium als Luft, übt daher viel stärkeren Reiz



aus auf die Haut S. 41. Solche Bewegungen werden auch im Wasser viel häufiger gemacht als in der Luft. Fallschirmhäute fehlen auch meist gerade da, wo Flughäute am allerersten vorhanden sein müssen, an den Fingern bzw. Zehen, fast nur *Rhacophorus* hat solche S. 42.

Bemerkenswert ist die Erscheinung, daß von den fliegenden Tieren die Vögel ganz, die Flugsaurier in jüngsten Formen zahnlos geworden sind. Man könnte daher annehmen, daß alle Flugsaurier schließlich zahnlos geworden sein würden, wenn sie lange genug gelebt hätten, und daß die Fledermäuse in Zukunft zahnlos werden würden S. 43. Die Ergründung der Ursache dieser Zahnlosigkeit bei Fliegern ist sehr erschwert, weil andere Tiere, obgleich unter entgegengesetzten Bedingungen lebend, dennoch ebenfalls zahnlos wurden S. 44.

---

**Berlin, gedruckt in der Reichsdruckerei.**