Die Evolution des Fliegens bei Tieren

Autor(en): **Güntert, Marcel**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern**

Band (Jahr): **70 (2013)**

PDF erstellt am: **18.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-389797

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Marcel Güntert[1]

Die Evolution des Fliegens bei Tieren

Zusammenfassung des Vortrags vom 23. Oktober 2012

Einleitung

Der Luftraum dient heute unterschiedlichsten Organismen – auch dem Menschen – als Medium zur Fortbewegung. Die Eroberung des Luftraums durch fliegende Tiergruppen ist eines der faszinierenden Phänomene der Evolution. In den verschiedensten Tiergruppen gibt es Gleitflieger, doch nur vier Gruppen haben unabhängig voneinander den aktiven Schlagflug entwickelt, sind also in der Lage, sich mit Muskelkraft durch die Luft zu bewegen. Die spannenden und meist noch ungelösten Fragen sind bei allen vier Gruppen dieselben:

1) Woraus haben sich die Flugorgane entwickelt?
2) In welchem ökologischen Kontext (d.h. wozu) ist das Fliegen entstanden?
3) Wie sind die ersten Formen überhaupt in die Luft gekommen?

Nach unsern Vorstellungen über den Verlauf der Evolution sind die perfekten Flieger nicht plötzlich erschienen, sondern müssen über Zwischenstufen entstanden sein. Welches waren die selektiven Vorteile für Formen mit Vorstufen oder noch wenig perfekt ausgebildeten Flugorganen?

Am meisten wissen wir über die Flugentstehung bei den Vögeln, dies dank einem immer grösser werdenden Fundus von fossilen Vertretern, die mehr oder weniger gut ans Fliegen angepasst sind. Archaeopteryx als «missing link» ist inzwischen seit 150 Jahren bekannt, und vor allem aus China werden praktisch jährlich neue Funde beschrieben, welche die Entstehung von Strukturen für das Fliegen und die Perfektionierung des Flugapparates belegen und gleichzeitig die Grenzen zwischen Dinosauriern und Vögeln immer mehr verwischen.

Für die drei anderen Gruppen aktiver Flieger fehlen bis heute solche Vorstufen völlig. Die frühesten erhaltenen Fossilien zeigen fertig ausgebildete Fluginsekten, Flugsaurier oder Fledermäuse. Nicht umsonst findet sich in fast jeder Einleitung zu einem Werk über die Stammesgeschichte dieser Tiere das Bedauern, dass leider keine dem Archäopteryx entsprechende fossile Form bekannt sei. Deshalb kann über die Entstehung des Fliegens bei diesen Gruppen nur spekuliert werden. Dies gilt insbesondere für die Insekten, bei denen nicht einmal der Ursprung der Flug-

[1] Prof. Dr. Marcel Güntert, Naturhistorisches Museum der Burgergemeinde Bern.

organe mit Sicherheit bekannt ist; bei den Wirbeltieren ist wenigstens die Bildung der Flügel durch Umgestaltung der Vorderextremität unbestritten.

Wenn konkrete Belege fehlen, behilft man sich bei der Erklärung von Evolutionsvorgängen oft mit «Szenarien»; diese wurden allerdings verschiedentlich als blosse «just-so stories» abgetan und ihr wissenschaftlicher Wert in Frage gestellt. Jedoch lassen sich aus einem Szenario falsifizierbare Voraussagen ableiten und z.B. anhand von neuen Fossilfunden testen, und die dem Szenario zugrunde liegenden Annahmen selbst können überprüft und allenfalls falsifiziert werden (Garner et al. 1999).

Zeitlicher Rahmen der Flugentstehung

Erste landlebende Tiere – alle zu den Arthropoden (Gliederfüsslern) gehörend – sind fossil seit 420 Mio. Jahren nachgewiesen. Die ersten Tetrapoden (Amphibien) kennen wir seit dem Oberdevon. Fluginsekten sind seit der Karbon-Zeit bekannt, wogegen die Wirbeltiere erst ab dem Erdmittelalter den Luftraum bevölkerten *(Tab. 1).* Die jüngsten Flieger sind die Fledermäuse, sie sind erst aus dem Eozän bekannt. Die Flugsaurier sind am Ende der Kreidezeit, nach dem Einschlag eines Meteoriten ausgestorben (Chicxulub-Krater in Mexiko, nach neuester Datierung vor 66 Mio. Jahren; Renne et al. 2013).

Tiergruppe	Stratigrafie	erste Landtiere	erste Flieger
Fledermäuse	Palaeogen (Eozän)		50
Vögel	Jura-Kreide-Grenze		145
Pterosaurier †	Obere Trias		215
Wirbeltiere: Tetrapoden	Unterkarbon	370	
Hexapoda (Insekten)	Unteres Devon	405	320
Arachnida (Spinnentiere)	Unteres Devon	415	
Myriapoda (Tausendfüssler)	Silur	420	

Tabelle 1: Früheste Fossilnachweise von landbewohnenden Tiergruppen und ihrer ersten fliegenden Vertreter, in Millionen Jahren vor heute.

Aerodynamische Aspekte

Ein Tier oder ein anderes Objekt im Luftraum wird von der Erdanziehung nach unten gezogen. Damit es in der Luft bleibt, müssen Auftriebskräfte (engl. «lift») der Schwerkraft entgegenwirken. Für ein Tier im Gleitflug oder im «normalen» Schlagflug, aber auch für ein konventionelles Flugzeug, lässt sich die Entstehung dieser Auftriebskräfte am besten mit dem Bernoulli-Prinzip erklären, nach wel-

chem in einem fliessenden System die Summe der Energie (kinetische und potenzielle Energie, u.a. in Form von «innerem Druck») konstant bleibt.

Wird eine Tragfläche, z.B. ein nach oben gewölbtes Flügelprofil von einem flüssigen oder gasförmigen Medium umströmt, müssen die Partikel des Mediums die längere Strecke um die Oberseite schneller zurücklegen als die der Unterseite, denn sie müssen gleichzeitig den Hinterrand der Tragfläche erreichen. Wird die Tragfläche schräg nach oben in die Strömung gestellt, nimmt der Unterschied in der Umströmungsgeschwindigkeit zu. Die höhere Geschwindigkeit (kinetische Energie) hat zur Folge, dass der Druck (potenzielle Energie) auf der Oberseite geringer wird. Somit entsteht eine Saugkraft, die stets senkrecht zur Anströmungsrichtung wirkt und die Tragfläche nach oben zieht. Wird der Flügel von schräg vorne unten angeströmt (z.B. beim Abschlag), zieht die Saugkraft den Flügel schräg nach vorne oben, es entsteht also auch Vortrieb (Nachtigall 1985). Dabei spielt es keine Rolle, ob der Flügel ruhig in bewegter Luft (z.B. im Gegenwind) steht oder ob er von Muskelkraft (oder einem Düsenaggregat) durch eine stehende Luftmasse getrieben wird – oder ob sogar beides zusammenwirkt. Ausschlaggebend ist die Geschwindigkeit der umströmenden Luft.

Die Grösse der Auftriebskräfte wird u.a. bestimmt durch die Fläche des Tragflügels, den Anstellungswinkel zur Strömung und durch die Umströmungsgeschwindigkeit. Entscheidend ist dabei, dass die Auftriebskräfte (allerdings auch der erzeugte Widerstand) im Quadrat der Geschwindigkeit zunehmen. Langsam fliegende Vögel wie ein Storch oder ein Geier haben deshalb grosse, breite Flügel; mit hoher Geschwindigkeit fliegende Vögel kommen dagegen mit relativ kleinen Flügelflächen aus.

Die Erzeugung der Kräfte, die ein Tier bzw. ein Flugobjekt in der Luft halten oder vorwärts treiben, lassen sich auch aus einem anderen Blickwinkel betrachten. Der durch die Luft bewegte Flügel «verpasst» der ihn umgebenden Luft einen Stoss nach hinten unten, der zur Bildung eines Wirbels am Flügelhinterrand führt. Dieser Wirbel wirkt quasi wie ein Körper, aus dessen Massenzentrum eine Gegenkraft (actio = reactio) wirkt, die den Flügel nach vorn und oben treibt. Das Abschleudern eines Wirbels bei der Schlagumkehr (vom Abschlag zum Aufschlag) lässt sich mit geeigneten Mitteln sichtbar machen, z.B. in einem Rauchkanal.

Das Bernoulli-Prinzip gilt für einen quasi-stationären Zustand in einem strömenden System. Zur Erklärung von komplizierteren Flügelschlagbewegungen, wie etwa dem Schwirrflug von Insekten und Kolibris *(Abb. 1)* oder einer sich ständig ändernden Flügelform, ist es nicht mehr hilfreich.

Insekten

Erste geflügelte Insekten sind seit dem Karbon, d.h. seit etwa 320 Ma bekannt. Es waren einerseits Vertreter von Gruppen, die beim permo-triassischen Massenaussterben wieder verschwanden, z.B. die an Libellen erinnernden Geroptera und

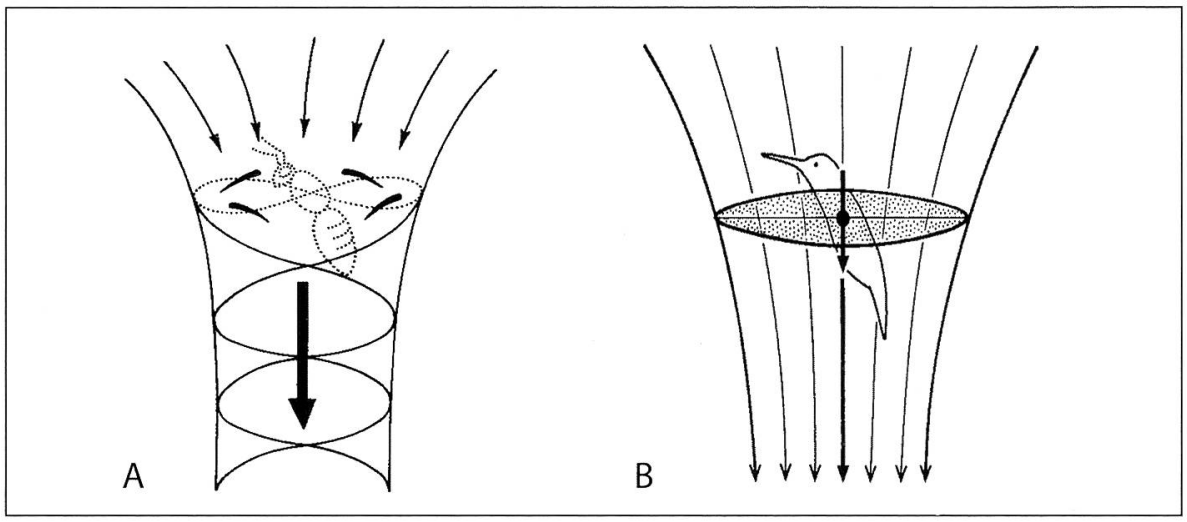

Abbildung 1: Schwirrflug bei Insekten (A) und Kolibris (B). Um in der Luft an Ort zu bleiben, schlägt das Insekt seine Flügel in der Horizontalen vor und zurück, wobei die Flügelwölbung je nach Schlagrichtung ändert. Dadurch wird ein nach unten gerichteter Luftstrom erzeugt, dessen Gegenkraft das Tier in der Luft hält (A: aus Brodsky 1994, B nach Nachtigall 1985).

die Palaeodictyopera mit schnabelähnlichen saugenden Mundwerkzeugen. Andererseits lebten ab dem Oberkarbon bereits Eintagsfliegen (Ephemeroptera), die somit die ältesten der heute lebenden Fluginsekten sind. Auch Verwandte der Libellen hatten ihren Ursprung im Oberkarbon; die heutigen Odonata sind ab dem Perm bekannt. Im frühen Perm sind zahlreiche der heutigen Insektenordnungen, mit einer Vielfalt an Flügelformen und -strukturen, fossil nachgewiesen (Übersicht in Grimaldi & Engel 2005). Einige dieser Formen waren riesig, mit bis zu 70 cm Flügelspanne. Dieser Gigantismus, der sich auch bei nicht flugfähigen Gliederfüsslern äussert, wurde mit dem im späten Paläozoikum hohen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre in Verbindung gebracht; doch Schneider und Werneburg (2010) widersprechen dieser Hypothese.

Die Insektenforscher sind sich einig, dass Flügel nur einmal entstanden sind, die Frage ist bloss – woraus? Als Ursprungsstrukturen wurden einerseits die Paranoten vermutet, seitliche Auskragungen der Tergiten (Rückenschilder, vgl. *Abb. 2),* wie sie z.B. bei Geroptera und Palaeodictyoptera am ersten Thoraxsegment ausgebildet waren (das 2. und 3. Segment trugen die Flügel). Andererseits könnten sie von beweglichen Kiemenblättchen abgeleitet sein, wie sie an den Abdominalsegmenten heutiger Eintagsfliegenlarven vorhanden sind. Um ein Paranotum zum Flügel umzugestalten, müsste es nicht nur verlängert, sondern mit Gelenken und Muskulatur ausgestattet werden. Eine bewegliche Kieme hingegen verfügt schon über beides; allerdings ist keine Insektenlarve bekannt, welche Kiemen an den Thoraxsegmenten ausgebildet hätte. Trotzdem wird die Entstehung aus Kiemen heute als die wahrscheinlichere Hypothese betrachtet (Brodsky 1994).

Der Flugapparat der Libellen unterscheidet sich von dem aller anderen Insekten durch die direkte Bemuskelung der Flügel, d.h. die Flugmuskeln setzen direkt an

Abbildung 2: Gigantismus bei paläozoischen Arthropoden: lebensgrosse Rekonstruktion von Arthropleura. Die Tergiten (Rückenschilder) aller Körpersegmente tragen beidseits ein Paranotum. Diese Auskragungen wurden als mögliche Vorstufen der Insektenflügel betrachtet.
(Foto: TU Bergakademie Freiberg).

den Flügeln an. Deshalb können Libellen ihre vier Flügel unabhängig voneinander schlagen, was insbesondere den Grosslibellen ihre extreme Manövrierfähigkeit verleiht. Bei allen anderen Insekten ziehen die Flugmuskeln das «Dach» des flügeltragenden Thoraxsegments und mit diesem die Flügelbasis nach unten (ventral), wodurch die Flügel nach oben gedrückt werden. In der evolutiven Weiterentwicklung der Flügel und der Flugbewegungen zeigt sich die Tendenz, Vorder- und Hinterflügel einer Seite als Einheit schlagen zu lassen. Dazu haben verschiedene Gruppen (z.B. Hautflügler und Schmetterlinge) Strukturen entwickelt, welche die Flügel miteinander verhaken. Käfer und Zweiflügler erreichen das Ziel auf andere Weise: Bei Käfern sind nur die Hinterflügel als Flugorgan ausgebildet; die harten Vorderflügel (Elytren) bilden beim nicht fliegenden Tier einen Schutz für die Hinterflügel und den weichen Körper. Bei Dipteren dagegen ist der Hinterflügel zum Schwingkölbchen «verkümmert» und dient nur noch der Flugstabilisierung.

Dass eine Hummel nur fliege, weil sie nichts von Physik versteht, ist ein verbreitetes Bonmot, laut welchem der mit den kleinen Flügeln erzeugte Auftrieb nicht genügt, um das relativ schwere Insekt in der Luft zu halten. Das stimmt zwar,

wenn es nach dem Bernoulli-Prinzip geht. Doch Insektenflügel funktionieren anders – mit einer ganzen Reihe von speziellen Flugweisen sind Insekten in der Lage, viel höhere Auftriebskräfte zu erzeugen (Übersicht in Sane 2003). Dazu gehört die Technik des «leading edge vortex», bei der am scharfkantigen Flügelvorderrand eine Wirbelwalze erzeugt wird, die sich dem Flügel anlegt und diesen nach oben saugt. Diese aus der Aviatik bekannte Technik, die den Auftrieb um ca. 40% erhöht, wurde zuerst bei Fliegen nachgewiesen und kommt bei verschiedenen Insekten vor, u.a. auch bei den Schwärmern (Sphingiden) unter den Schmetterlingen. Anders funktioniert das «wing clapping», bei dem die Flügel über und/oder unter dem Körper zusammengeschlagen werden. Beim schnellen Öffnen wird Luft zwischen die Flügel gesaugt, was einen Wirbel auslöst, der dem Insekt einen «Schubs» vorwärts verpasst. Einige Käfer, Schmetterlinge, Stein- und Köcherfliegen sowie die Staubläuse (Psocopteren) setzen diese Technik ein. Beim Schwirrflug werden die Flügel – mit Frequenzen bis 600 Hz – in einer horizontalen Ebene vor- und zurückgeschlagen. Der nach unten gerichtete Luftstrom bewirkt eine Gegenkraft, die das Insekt in der Luft hält *(Abb. 1)*.

Neben der Perfektionierung des Flügelschlags führte eine andere Weiterentwicklung zum evolutiven Erfolg der Insekten: Änderungen in der Ruhehaltung der Flügel. Damit wird die Gefahr von Beschädigungen der fragilen Flugorgane reduziert, und die Tiere können sich besser tarnen oder verstecken. Dazu waren Modifikationen der Flügelgelenke nötig. Das Einklappen der Flügel ist mehrmals unabhängig entstanden. Der ursprünglichere Zustand ist die dachförmige Haltung der Flügel, wie wir sie von Stein- und Köcherfliegen und den Kleinlibellen kennen. Netzflügler dagegen halten die Flügel flach über dem Körper. Vorteile sind besserer Schutz der Flügel während der Ruhe, aber auch die Möglichkeit, sich in Spalten oder unter Baumrinde zu verstecken. Der Schutz der nicht benutzten Flügel geht noch weiter mit dem Zusammenfalten, wie es die Faltenwespen zeigen. Käfer falten die zum Fliegen dienenden Hinterflügel zusammen und verbergen sie unter den harten Vorderflügeln.

Vögel (Dinosauria)

Die Flugorgane der Vögel werden durch die verlängerten Arm- und Handknochen gebildet, an denen die Schwungfedern (Arm- und Handschwingen) ansetzen, welche die eigentliche Tragfläche bilden. Zur Stabilisierung sind Mittelhand- und Fingerknochen untereinander verwachsen; auch die Handwurzelknochen sind zu zwei Elementen verschmolzen, welche bei modernen Vögeln zum Falten des ruhenden Flügels dienen bzw. den ausgestreckten Flügel kraftsparend arretieren (Peters 1984). Die Schwanzwirbelsäule ist reduziert auf wenige Wirbel und ein aus verschmolzenen Wirbeln gebildetes Pygostyl, an welchem die Steuerfedern ansetzen.

Der «Urvogel» *Archaeopteryx* aus dem obersten Jura (145 Ma) ist der früheste bekannte Vertreter der Vögel. Für das Verständnis der Vogelevolution ist er ein

Glücksfall, denn er zeigt eine Kombination von Reptilmerkmalen mit der Befiederung eines Vogels. Bis in die 1980er-Jahre kannte man nach *Archaeopteryx* nur die Zahnvögel aus der Oberkreide – eine mit den heutigen Vögeln nicht näher verwandte Seitenlinie, die am Ende der Kreidezeit ausgestorben ist. In den letzten 20 Jahren sind aus der Unterkreide von China, Madagaskar und Spanien weitere fossile Vögel gefunden worden, welche z.T. anstelle der Zähne einen Hornschnabel trugen (z.B. *Confuciusornis,* Liaoning, China). Unterschiede im Skelettbau dieser Fossilformen machen deutlich, dass die Vögel bereits in der frühen Kreidezeit eine erste evolutive Entfaltung machten. Von weltweit verteilten Fundstellen aus der Oberkreide ist dazu eine grosse Vielfalt von weiteren Vogelformen hinzugekommen (Chiappe & Witmer 2002, Wellnhofer 2008). Ebenfalls in der Oberkreide findet man die ersten Vertreter der modernen Vögel, z.B. der Gänsevögel und Hühnerartigen.

Auf welchem evolutiven Weg – ob als baumbewohnende Gleitflieger oder als rennend-springende, bodenlebende Räuber – die Vögel den aktiven Schlagflug entwickelt haben, ist nach wie vor umstritten. Die Verfechter der «trees-down»- bzw. «bottom-up»-Hypothesen halten sich zahlenmässig etwa die Waage.

Die Vorstellung eines gleitfliegenden Zwischenstadiums erscheint auf den ersten Blick einleuchtend. Vögel stammen aber von zweibeinig laufenden Dinosauriern ab. Wenn diese Annahme zutrifft, wird schwer vorstellbar, wie ein zweibeiniges Tier ohne Fluganpassungen baumlebend werden soll – das Abstürzen beim Springen von Ast zu Ast wäre quasi vorprogrammiert. Hinzu kommt, dass das Gleitfliegen zwar in vielen Tiergruppen unabhängig entstanden ist (s.u.), dass aber kein Fall bekannt ist, bei dem der Gleit- zum Schlagflug weiterentwickelt worden wäre. Bewegt ein Gleiter nämlich seine Tragflächen aus der optimalen Lage, z.B. beim Manövrieren, verschlechtert er seine aerodynamischen Eigenschaften und verliert schneller an Flughöhe; dasselbe würde beim Schlagen mit den Tragflächen geschehen.

Solche schlecht angepasste Zwischenstufen treten nicht auf, wenn von der Flugentstehung am Boden ausgegangen wird. Die Ausgangssituation wäre ein zweibeinig laufendes Tier, das nach fliegenden Insekten springt oder sich von einem erhöhten Hinterhalt (z.B. Felsbrocken) auf vorbeikriechende Beutetiere stürzt (Garner et al. 1999). Dabei geht es anfänglich nicht um die Verlängerung der Flugbahn, sondern um die Kontrolle der Körperhaltung während des Sprungs und insbesondere bei der Landung. Bei einem Szenario, in dem Sprungkontrolle im Zentrum steht, bringen bereits geringfügige morphologische Veränderungen, z.B. kleine auftriebserzeugende Verbreiterungen an der Spitze der Vorderextremitäten, einen selektiven Vorteil. Die Armbewegungen zum Stabilisieren der Körpers entsprechen dabei den Bewegungen des späteren Flügelschlags (Caple et al. 1983). Erst eine weitere Vergrösserung der auftriebserzeugenden Flächen führt zur Flugbahnverlängerung und schliesslich zum eigentlichen Fliegen.

Neuen Diskussionsstoff lieferte die Entdeckung von befiederten vierflügeligen Dromaeosauriern (Gattung *Microraptor),* d.h. Dinosauriern aus der Schwester-

Abbildung 3: Vierflügeliger Dromaeosaurier der Gattung *Microraptor.* An den Hinterbeinen sind verlängerte Schwungfedern erkennbar; auch der lange Schwanz ist befiedert. Original im Naturhistorischen Museum Bern; der Schädel dieses Exemplars ist nicht erhalten; er wurde entsprechend dem Holotyp nachmodelliert. (Foto P. Vollenweider, NMBE).

gruppe der Vögel, die auch an den Hinterbeinen Schwungfedern trugen *(Abb. 3).* Dass diese Tiere in Bäumen lebten und wohl Gleitflieger waren, erscheint plausibel, denn die langen Federn an den Läufen wären bei der Fortbewegung am Boden hinderlich gewesen. Daraus zu schliessen, dass die Vögel aus einem vierflügeligen Vorfahren entstanden sein müssten (Zheng et al. 2013), ist nicht angebracht, denn schliesslich sind die vierflügeligen Formen mit einer vermutlich stark spezialisierten Lebensweise rund 20 Mio. Jahre jünger als der zweiflügelige *Archaeopteryx.*

Der aktive Schlagflug ermöglicht einen Ruderflug, wie wir ihn z.B. von Krähen kennen; etwa so dürfte bereits *Archaeopteryx* geflogen sein. Dieser Grundtyp wurde bei den modernen Vögeln vielfältig abgewandelt. Grosse Vögel wie Geier, Störche oder Albatrosse perfektionierten den energiesparenden Gleitflug und nützen Thermiken, Hangaufwinde oder die unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten über dem Meer aus. Alle diese passiven Gleitflieger sind aber auch zum Schlagflug befähigt. Spezialisierte Luftjäger wie der Wanderfalke oder die Segler haben lange, schmale Flügel und setzen auf hohe Geschwindigkeit. Mauersegler halten zum Erreichen hoher Geschwindigkeit den Handflügel schräg nach hinten und fliegen – wie ein Kampf-Jet mit Deltaflügeln – nach dem Prinzip des Leading-Edge-Vortex (Videler 2005). Kolibris, blütenbesuchende Vögel der neuen Welt, haben einen Schwirrflug entwickelt, ähnlich dem der Schwebefliegen. Sie bewegen die Flügel in einer horizontalen Achterschlaufe und können so vor einer Blüte in der Luft stillstehen, während sie den Nektar aufnehmen *(Abb 1).*

Flugsaurier (Pterosauria)

Flugsaurier (Pterosauria) sind die ersten Wirbeltiere, die sich die Lüfte als Lebensraum zu eigen machten. Sie dürften vor ca. 220 Mio. Jahren entstanden sein, denn in der Oberen Trias sind sie fossil bereits mit Vertretern aus vier verschiedenen Stammeslinien bekannt. Sie entfalteten sich durch das ganze Erdmittelalter hindurch, waren weltweit verbreitet und erfuhren nochmals einen Diversifizierungsschub während der Kreidezeit, an deren Ende sie abrupt ausstarben. Ihre Abstammung liegt im Dunkeln, gewiss ist nur ihre Zugehörigkeit zu den Archosauriern, der Gruppe, zu der auch Krokodile, Dinosaurier und die aus diesen entstandenen Vögel zählen. Wer ihre bodenlebenden Vorfahren waren, ist nicht bekannt, auch sind keine Übergangsstufen zu den ersten, bereits voll flugfähigen Formen fossil erhalten. Demzufolge ist auch offen, ob der aktive Flug über ein rennend-springendes Verhalten (Padian 1984) oder über Zwischenstadien des Gleitflugs entstanden ist. Der Reichtum an grossen fliegenden Insekten in der Perm- und Triaszeit könnte den Anstoss für die Evolution des Fluges gegeben haben.

Der Flugapparat besteht aus einer Membran, die an den Armknochen und einem extrem verlängerten 5. Finger aufgespannt ist. Nach hinten setzt die Flughaut an den Fussgelenken an, und je nach Gruppe ist eine weitere Membran zwischen den Hinterbeinen oder nur entlang der Beininnenseite aufgespannt. Ein spezieller, am Handgelenk gelenkig ansetzender Knochen, das Pteroid, stützte während des Fliegens eine vor den Schultern ausgespannte Haut.

Unter den Flugsauriern finden wir die grössten Lebewesen, die je zum Fliegen befähigt waren: *Quetzalcoatlus* (Oberkreide, Texas) erreichte 11–12 m Spannweite; der Wanderalbatros – Rekordhalter unter den heute lebenden Vögeln – hätte mit seinen 3,6 m Flügelspanne dagegen eher mikrig gewirkt. Grössere Flügelspannen haben nur noch die vom Menschen gebauten, aber eben leblosen Flugapparate (Boeing 777 mit 60 m; Hughes H-4 Hercules, ein 1947 gebautes Wasserflugzeug mit 97,5 m Spanne). Die grossen Flugsaurier waren sekundär wieder Gleitflieger, die wohl nur über dem Meer fliegen konnten und sich aus der Luft von Fischen und anderen Meerestieren ernährten. Daneben gab es auch kleine Formen, bis etwa zur Grösse einer Haustaube, allerdings zierlicher gebaut und mit relativ längeren Flügeln.

Verschiedene, lang diskutierte Fragen um Körperbau und Lebensweise sind inzwischen dank neuen Fossilfunden gelöst, etwa die Frage nach der Fortbewegungsart am Boden. Die frühere Vorstellung (Padian 1984), wonach Pterosaurier frei auf den Hinterbeinen liefen und die geschlossenen Flügel horizontal – ohne Bodenkontakt – neben dem Körper gehalten hätten, hat sich aufgrund von Spurenfunden als unzutreffend herausgestellt. Beim vierfüssigen Schreiten war der Körper am Boden auf die verlängerten Vorderarme abgestützt; die Bewegung erinnert also etwas ans Nordic Walking. Umstritten war auch die Ausdehnung der Flughaut im Bereich des Beckens und der Hinterbeine; ein aufrechter zweibeiniger

Gang wäre mit einer die Beine und sogar den Schwanz umfassenden Membran nicht zu vereinbaren. Deshalb nahm man an, dass der Hinterrand der Flughaut nur bis in die Mitte des Rumpfs, etwa bis zum Vorderrand des Beckens gereicht hätte. Auch diese Annahme stellte sich aufgrund neuer Fossilfunde mit erhaltener Flughaut an und zwischen den Beinen als falsch heraus. Diese und weitere Überraschungen – etwa die Erkenntnis, dass zahlreiche der als kleinwüchsige «Arten» beschriebenen Pterosaurier in Wirklichkeit flugfähige Jugendstadien von grösseren Formen sind, beschreibt Unwin (2006) in einem populär gehaltenen Buch.

Fledertiere (Chiroptera)

Bei den Chiroptera, den Fledermäusen und Flughunden also, werden die Tragflächen durch eine Flughaut gebildet, welche zwischen den extrem verlängerten Fingern II–V und bis zu den Fussgelenken ausgespannt ist. Auch zwischen den Beinen ist eine Flughaut ausgebildet, in welche bei gewissen Arten auch der Schwanz miteinbezogen ist. Fledertiere sind nachtaktiv, wobei die Flughunde (Megachiroptera) sich in der Dunkelheit dank stark vergrösserter Augen und einer ebenfalls vergrösserten Sehregion im Gehirn visuell zurechtfinden. Flughunde sind Frucht- oder Nektarfresser. Dagegen orientieren sich Fledermäuse (Microchiroptera) nach dem Echolot-Prinzip mit Ultraschalllauten, die im Kehlkopf gebildet werden. Unter den Flughunden ist zwar die Gattung *Rousettus* ebenfalls zu Echolot-Ortung befähigt; sie erzeugt die Ortungslaute («Klicks») aber mit der Zunge. Fledermäuse haben je nach Familie sehr unterschiedliche Nahrung: die meisten sind spezialisierte Insektenjäger, doch einige ernähren sich von Früchten, Nektar oder Blut.

Die grossen Unterschiede in den Sinnesorganen und in der Ernährungsweise sowie erste molekulare Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen führten in den 1980er-Jahren dazu, eine unabhängige, also konvergente Entstehung der beiden Gruppen aus je verschiedenen Vorfahren anzunehmen. Das hätte auch bedeutet, dass in jeder der beiden Stammeslinien das Fliegen unabhängig entstanden wäre. Aufgrund neuer anatomischer Studien des Flugapparats (Thewissen & Babcock 1992) sowie neuer molekulargenetischer Befunde (Teeling et al. 2005) geht man heute wieder von einer monophyletischen Abstammung der Chiropteren aus, d.h. innerhalb der Fledertiere ist das Fliegen nur einmal entstanden.

Der früheste Fossilnachweis einer Fledermaus ist *Icaronycteris* aus dem Eozän von Wyoming (Simmons et al. 2008). Auch von anderen Kontinenten sind inzwischen Funde bekannt; die am besten – sogar mit Flughaut – erhaltenen Exemplare (z.B. *Archaeonycteris)* stammen aus der Ölschiefergrube Messel in Hessen (Alter: 49 Mio. Jahre). Aber alle sind fertig ausgebildete Fledermäuse, die aufgrund der Konfiguration ihres Schultergelenks zu aktivem Schlagflug befähigt waren. Zum Verständnis der Flugentstehung können sie nichts beitragen.

Damit kommen wir wieder zu möglichen Szenarien, welche die Entstehung von Tragflächen und des Flugverhaltens plausibel machen sollen. Die Alternativen sind

ein Gleitflug-Stadium, das wohl dem energiesparenden Ortswechsel von einem Baum zum anderen dient, aber kaum zum erfolgreichen Fang fliegender Beute beiträgt. Die andere Möglichkeit geht von einem Kleintiere fressenden Wartenjäger aus, der an schiefen Ebenen, wie Felswänden oder schräg gewachsenen Baumstämmen jagt und nach seiner Beute springt. Dabei würden kleine Tragflächen an den Enden der Vorderextremität die Sprungkontrolle und eine sichere Landung unterstützen.

Dieses Szenario ist also ähnlich wie die «bottom-up»-Hypothese in der Vogelevolution. Nur haben Säugetiere kein Problem, sich in einem arborealen Lebensraum zu bewegen. Im Gegensatz zu den zweibeinig laufenden Vogelvorfahren bewegten sich die Vorfahren der Fledertiere auf vier Füssen und konnten deshalb mit vier Extremitäten klettern, wie es heute z.B. die Eichhörnchen tun.

Neben der Entstehung des Fliegens stellt sich auch die Frage, wann bzw. wie oft die Echo-Orientierung entstanden ist – bereits vor oder erst nach dem Flugvermögen. «A leap in the dark» (ein Sprung ins Dunkel) umschreibt die Situation, dass ein mit durchschnittlichem Sehvermögen ausgestatteter Kleinsäuger nachts von einem Ast abspringt und hofft, unterwegs ein Insekt zu fangen oder wenigstens den nächsten Ast zu erwischen. Die verschiedenen Hypothesen sind in Speakman (2001) sehr anschaulich gegenübergestellt.

Speakman selbst entwickelt ein überraschendes, aber plausibles Szenario, das mit dem einmaligen Entstehen des Flugvermögens im Einklang ist und dessen Annahmen anhand von bisherigen oder neuen Fossilfunden überprüft bzw. falsifiziert werden können.

Fledertiere müssen in der Kreidezeit entstanden sein; molekulare Studien gehen von 14 Mio. Jahren vor den ersten Fossilnachweisen im Eozän aus (Teeling et al. 2005). In der Kreidezeit entwickelten sich die Angiospermen (bedecktsamige Pflanzen), was zu einer Vielfalt an Früchten und somit zu einer neuen Nahrungsquelle führte. Die Vorfahren der Fledertiere wären baumlebende, tagaktive Fruchtfresser gewesen, die den Bereich der Baumkronen zuerst kletternd, später gleitend/fliegend besiedelten. Der gemeinsame Vorfahr der heutigen Fledertiere war bereits zu aktivem Schlagflug befähigt. Insekten dienten als Zusatzdiät (zum Decken des Stickstoffbedarfs) und wurden im Flug gefangen. Das Insektenangebot muss sehr reichlich gewesen sein, und Konkurrenz durch auf fliegende Insekten spezialisierte Vögel oder Flugsaurier gab es im Paläozän noch nicht, bzw. nicht mehr. Einige Stammeslinien der Fledertiere spezialisierten sich deshalb auf Insektennahrung. Doch im frühen Tertiär entfalteten sich die modernen Vögel, darunter tagaktive Greife. Unter dem Druck dieser Beutegreifer verlegten die Fledertiere ihre Aktivität in die Nacht, was eine Anpassung der Sinnesorgane ans Leben in der Dunkelheit zur Folge hatte. Die Fruchtfresser verbesserten ihr Sehvermögen (grosse Augen, vergrösserter visueller Cortex im Gehirn), die Insektenjäger dagegen entwickelten das Echo-Ortungssystem zur Orientierung im Dunkel und zum nächtlichen Insektenfang.

Tiergruppe	Gleitfliegende Formen	Auftriebsstruktur, -organ	erste Flieger
Milben		«Ballooning» mit Spinnfaden	bis mehrere km
Spinnen		«Ballooning» mit Spinnfaden	bis mehrere km
Insekten	Schmetterlings-raupen	«Ballooning» mit Spinnfaden	mehrere m
	Baumameisen *(Cephalotes)*	abgeflachte Hinterbeine	± Fallschirmflug
Knochenfische	«Fliegende Fische» (Exocoetidae)	verlängerte Brust- und vergrösserte Bauchflossen	400 m
	Beilbäuche (Gastro-pelecidae)	verlängerte Brustflossen	
Amphibien	Flugfrosch *(Rhacophorus)*	«Schwimmhaut» zwischen Fingern und Zehen	bis 15 m Sprungweite
Reptilien	Flugagame, -drache, *(Draco volans)*	seitlich abspreizbare Rippen	
	Faltengecko *(Ptychozoon)*	Flughaut zwischen Fingern und Zehen, Hautsaum entlang des Körpers, verbreiterter Schwanz	5–10 m
	Flugschlange *Chrysopelea*	Körper wird in S-förmige horizontale Schlaufen gelegt, konkave Bauch-fläche	bis 24 m
Säugetiere	Flugbeutler (Sugar Glider, Petauridae)	Flughaut zwischen Armen und Beinen	60 m
	Flattermaki oder Colugo *(Cynocephalus)*	Flughaut zwischen Armen und Beinen bis zum Schwanzende	150 m
	Amerik. Flughörn-chen *(Glaucomys)*	Flughaut zwischen Armen und Beinen	70 m
	Riesenflughörnchen *(Petaurista)*	Flughaut zwischen Armen und Beinen bis zur Schwanzmitte	400 m

Tabelle 2: Gleitfliegende Tiere mit speziellen Verhaltensweisen und morphologischen Anpassungen für die Fortbewegung in der Luft.

Gleitfliegende Tiere

Aktive Schlagflieger können energiesparende Gleitphasen einlegen oder unter Ausnützung günstiger Winde oder Thermiken stundenlang ohne einen Flügelschlag segeln. Im Folgenden geht es jedoch um jene Tierformen, die ausschliesslich zum Gleitfliegen befähigt sind. Dazu wurden verschiedenste Körperpartien und Organe umgewandelt zu Auftrieb erzeugenden Strukturen. Im einfachsten Fall geht es darum, einen Sturz ins Leere abzubremsen (Fallschirmflug, parachuting). Sobald aber auch horizontale Verdriftungen hinzukommen und diese zu einem gewissen Grad gesteuert werden können, kann das Sich-fallen-lassen zur Fortbewegung oder zur Ausbreitung dienen *(Tab. 2).*

Fliegende Fische schnellen über die Wasseroberfläche hoch, um angreifenden Raubfischen zu entkommen. Den Vortrieb erzeugen sie noch schwimmend im Wasser. Einmal in der Luft gleiten sie, sind aber in der Lage, durch Schwimmbewegungen mit der ins Wasser getauchten Schwanzflosse erneut Vortrieb zu erzeugen. So können sie bis gegen 40 Sekunden in der Luft bleiben.

Einige Milben- und Spinnenarten produzieren einen Faden, an dem sie vom Wind mitgerissen werden; auch gewisse Schmetterlingsraupen verwenden diesen Trick. Die Distanz der Verfrachtung hängt von der Windgeschwindigkeit ab. Winzige Organismen, wie z.B. Milben, können auch ohne Spinnfaden allein durch den Wind verdriftet werden.

Dank

Für zahlreiche Hinweise und anregende Diskussionen bin ich Gerald Mayr, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/M und Christian Kropf vom Naturhistorischen Museum der Burgergemeinde Bern zu Dank verpflichtet. Auch dem Redaktor Thomas Burri danke ich für die verschiedenen Anregungen. Jörg W. Schneider (TU Bergakademie Freiberg) stellte freundlicherweise das Bild des riesigen Gliederfüsslers *Arthropleura* zur Verfügung.

Literatur

Brodsky, A.K. (1994): The Evolution of Insect Flight. Oxford Univ. Press, Oxford.

Caple, G., Balda, R.P. & Willis, W.R. (1983): The physics of leaping animals and the evolution of preflight. Amer. Nat.121: 455–476.

Chiappe, L.M. & L.M. Witmer (2002): Mesozoic Birds. Univ. Calif. Press, Berkeley.

Garner, J.P., Taylor, G.K. & Thomas, A.L.R. (1999): On the origin of birds: the sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. Proc. R. Soc. Lond. B 266: 1259–1266.

Grimaldi, G. & Engel, M.S. (2005): Evolution of the Insects. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Nachtigall, W. (1985): Warum die Vögel fliegen. Rasch & Röhring, Hamburg.

Padian, K. (1984): The origin of pterosaurs. In: Reif. W-E. & Westphal, F. (eds.) Proceedings of the 3rd Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Attempto, Tübingen: 163–168.

Peters, D.S. (1984): Konstruktionsmorphologische Gesichtspunkte zur Entstehung der Vögel. Natur und Museum 144: 199–210.

Renne, P.R., Deino, A.L., Hilgen, F.J., Kuiper, K.F., Mark, D.F., Mitchell, W.S., Morgan, L.E., Mundil, R. & Smit, J. (2013): Time scales of critical events around the Cretaceous-Paleogene boundary. Science 339: 684–687.

Sane, S.P. (2003): The aerodynamics of insect flight. J. Ex. Biol. 206: 4191–4208.

Schneider, J.W. & Werneburg, R. (2010): Arthropleura, der grösste landlebende Arthropode der Erdgeschichte – neue Funde und neue Ideen. Semana 25: 61–86.

Simmons, N.B. , Seymour, K.L., Habersetzer, J. & Gunnell, G.F. (2008): Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. Nature 451: 818–822.

Speakman, J.R. (2001): The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark. Mammal. Rev. 31: 111–130.

Teeling, E.C., Springer, M.S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S.J. & Murphy, W.J. (2005): A molecular phylogeny of bats illuminates biogeography and the fossil record. Science 307: 580–584.

Thewissen, J.G.M. & Babcock, S.K. (1992): The origin of flight in bats. BioScience 42: 340–345.

Unwin, D.M. (2006): The Pterosaurs from Deep Time. Pi Press, New York.

Videler, J.J. (2005): Avian Flight. Oxford Univ. Press, Oxford.

Wellnhofer, P. (2008): Archaeopteryx. Der Urvogel von Solnhofen. Pfeil, München.

Zheng, X., Zhou, Z., Wang, X., Zhang, F., Zhang, X., Wang, Y., Wei, G., Wang, S. & Xu, X. (2013): Hind wings in basal birds and the evolution of leg feathers. Science 339: 1309–1312.