

Entstehung der Vierbeiner – doch kein glatter Übergang

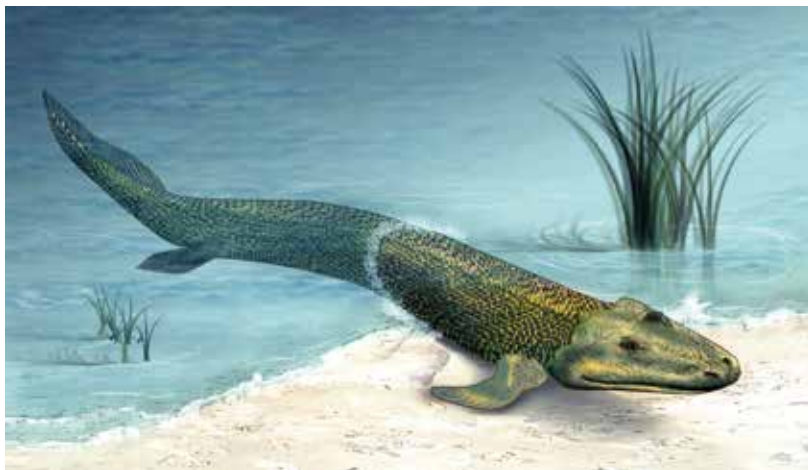
Bislang wurden einige Gattungen aus dem Oberdevon mit einer Kombination aus teils fisch- und teils vierbeinertypischen Merkmalen als sehr gut passende evolutive Übergangsformen zwischen Fischen und Vierbeinern (Amphibien) interpretiert. Deutlich ältere Vierbeiner-Spuren und eine neue Gesamtschau der Fossilien des Devons stellen diese Deutung jedoch in Frage. Damit wird die Kluft zwischen Fischen und Vierbeinern wieder deutlich größer als zuletzt angenommen.

Reinhard Junker

Einleitung

Als im Jahr 2006 die Entdeckung von *Tiktaalik* – scheinbar halb Fisch, halb Vierbeiner – veröffentlicht wurde, schien alles klar zu sein: Der mutmaßliche evolutive Übergang von Fischen zu Vierbeinern (Tetrapoden) war glänzend belegt. Denn *Tiktaalik* aus dem Oberdevon von Nordkanada weist eine ausgeprägte Kombination aus fischtypischen Merkmalen und typischen Tetrapodenmerkmalen auf und wurde in Rekonstruktionen als ein Zwischenwesen dargestellt, das dabei ist, das Land zu erobern (Abb. 1). Fischartig sind z. B. die großen Kiemenhöhlen, die ausgeprägten Flossenstrahlen, die Schuppenhaut, der Unterkiefer und der Gaumen. Dagegen sind das verkürzte Schädeldach, der flache Schädel mit nach oben gerichteten Augen, die Ohrregion, die Beweglichkeit der Halsregion, das Fehlen von Kiemendeckeln, der relativ kräftige Brustkorb mit überlappenden Rippen, der flache Körperbau und der Besitz eines Handgelenks Merkmale, die eher zu Tetrapoden weisen. Was für die

Abb. 1 *Tiktaalik roseae*. Oben aus AHLBERG (2018; CC BY 4.0); unten Rekonstruktion. (National Science Foundation, gemeinfrei)



Entstehung der Vögel der Urvogel *Archaeopteryx* ist, war nun für die Entstehung der Tetrapoden daher für manche Forscher die Gattung *Tiktaalik*.

Tiktaalik wurde zusammen mit der fischartigen Gattung *Panderichthys* (Abb. 2) und mit der Gattung *Elpistostege* zur Gruppe der Elpistostegiden zusammengefasst; neuerdings wird diese Bezeichnung verwendet, um diese drei Gattungen mit den Tetrapoden zusammenzufassen. Die nicht zu den Tetrapoden gehörenden Elpistostegiden des Oberdevons wurden entsprechend als Vorläufergruppe der Tetrapoden interpretiert.

Es wurde aber damals auch darauf hingewiesen, dass manche Merkmale von *Tiktaalik* nicht gut in eine Übergangsstellung passen (AHLBERG & CLACK 2006, vgl. JUNKER 2006), und AHLBERG & CLACK (2006, 748) schließen ihren damaligen Kommentar mit der Feststellung, dass fast nichts über den Schritt zwischen *Tiktaalik* und den frühesten Tetrapoden bekannt sei. Bei diesem Übergang habe die Anatomie die „dramatischsten Änderungen“ erfahren.

Spuren bringen einiges durcheinander

Anfang 2010 wurden dann aber zahlreiche Tetrapodenspuren und -fährten im unteren Mitteldevon in Zachełmie/Polen entdeckt. Das bedeutete, dass deutlich früher als *Tiktaalik* und auch als alle anderen mutmaßlichen Formen des Übergangsbereichs zwischen Fischen und Vierbeinern bereits landlebende Tetrapoden existierten; nach QVARNSTRÖM et al. (2018) bis zu 14 Millionen radiometrische Jahre früher. Auch

Beim mutmaßlichen Schritt von *Tiktaalik* zu den frühesten Tetrapoden habe die Anatomie die „dramatischsten Änderungen“ erfahren.

weitere eindeutige Tetrapodenspuren aus dem oberen Mitteldevon auf Valentia Island in Irland sind etwas älter als die Elpistostegiden. NIEDZWIEDZKI et al. (2010, 46–47) schlossen daraus, dass die fossile Überlieferung eine Evolution von Elpistostegiden zu Tetrapoden nur vortäusche, und sprechen von „falscher stratophylogenetischer Abfolge“. Der Körperbau der Elpistostegiden sei kein kurzes Übergangsstadium gewesen, sondern selber ein stabiler angepasster Rang. Deren Merkmale müssten daher als Anpassung an bestimmte ökologische Verhältnisse gewertet und könnten nicht als Hinweise auf ein evolutives Übergangsstadium interpretiert werden. QVARNSTRÖM et al. (2018, 1) bezeichnen die Abfolge von Elpistostegiden zu Tetrapoden als „Artefakt“.

In einer neueren Arbeit stellen QVARNSTRÖM et al. (2018) eine neue paläoökologische Interpretation der spurenführenden Sedimente von Zachełmie (s.o.) vor, wonach es sich beim Lebensraum der betreffenden Tiere um eine Abfolge von kurzlebigen Seen in Küstennähe handelt und nicht um eine Küstenzone des Meeres wie ursprünglich angenommen. Dieser Kontext unterstütze die Deutung, dass die Verursacher der Spuren sich auf dem Land fortbewegen konnten, was auch mit der Form der Spuren des Schwanzes übereinstimme.

Ein neues Szenario

In einem kürzlich erschienenen Überblicksartikel über Spuren und Körperfossilien devonischer Tetrapoden und Elpistostegiden unterstützt AHLBERG (2018), ein Spezialist für devonische Tetrapoden, die ökologische Deutung der Elpistostegiden und hält die angestammte evolutionäre Hypothese für eine „Fehlinterpretation“. Die Spurenfossilien aus dem Mitteldevon würden zeigen, dass Tetrapoden in der Lage waren, vor dem Ende des Mitteldevons Landgänge durchzu-



Abb. 2 Rekonstruktion von *Panderichthys rhombolepis*. (© N. TAMURA, CC BY 2.5)

führen. Der Fossilbericht der frühen Tetrapoden und verwandten Formen sei sehr unvollständig. Elpistostegiden und Tetrapoden hätten gleichzeitig gelebt und parallele Radiationen durchlaufen. AHLBERG (2018, 17) resümiert: „Es ist verlockend, die Elpistostegiden einfach als einen Zwischenschritt in einer gerichteten evolutionären Entwicklung zu betrachten, aber natürlich waren sie nichts dergleichen; wie alle Organismen wurden sie adaptiv für ihre eigene Lebensweise optimiert und waren nicht ‚auf dem Weg‘ zu irgendetwas.“ Stattdessen betrachtet er *Tiktaalik* und *Elpistostege* als die letzten nachkommenlosen Überlebenden der Radiation (Aufspaltung) der Elpistostegiden, deren Lebensräume nach ihrem Aussterben von

„Wie alle Organismen wurden sie [die Elpistostegiden] adaptiv für ihre eigene Lebensweise optimiert und waren nicht ‚auf dem Weg‘ zu irgendetwas.“

Tetrapoden übernommen wurden (S. 18) und die als Bewohner des Uferbereichs eine heute nicht mehr vorkommende Lebensweise gehabt hätten (S. 19; vgl. Abb. 3). Dazu passt eine sog. baraminologische¹ Analyse von GARNER & ASHER (2018), die als Ergebnis eine deutliche Diskontinuität, also eine Abgrenzbarkeit, zwischen Elpistostegiden und Devon- und Karbon-Tetrapoden erbrachte.

Die abgeleiteten Merkmale des Körperbaus von Elpistostegiden und devonischen Tetrapoden stünden im Zusammenhang mit der Bewegung auf dem Untergrund, der Stützung des Gewichts

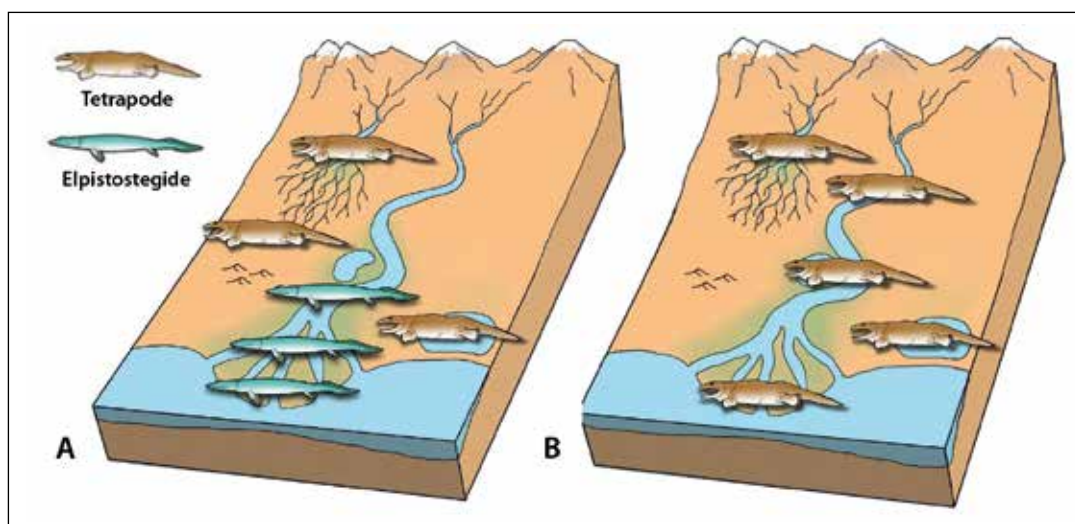


Abb. 3 Blockdiagramme idealisierter devonischer Landschaften, die die Verteilung von Elpistostegiden und Tetrapoden zeigen, die aus fossilen Daten abgeleitet wurden.
A Mitteldevon bis frühes Frasnium (unteres Oberdevon): Elpistostegiden besetzen die unteren Teile von Flusssystemen, während Tetrapoden in den oberen Teilen von Flusseinzugsgebieten, in Sabkha-Umgebungen und in Küstenseen vorkommen.
B Vom späten Frasnium bis zum Famennium (oberes Oberdevon): Die Elpistostegiden sind verschwunden und alle Lebensräume sind von Tetrapoden besetzt. (AUS AHLBERG 2018; CC BY 4.0)

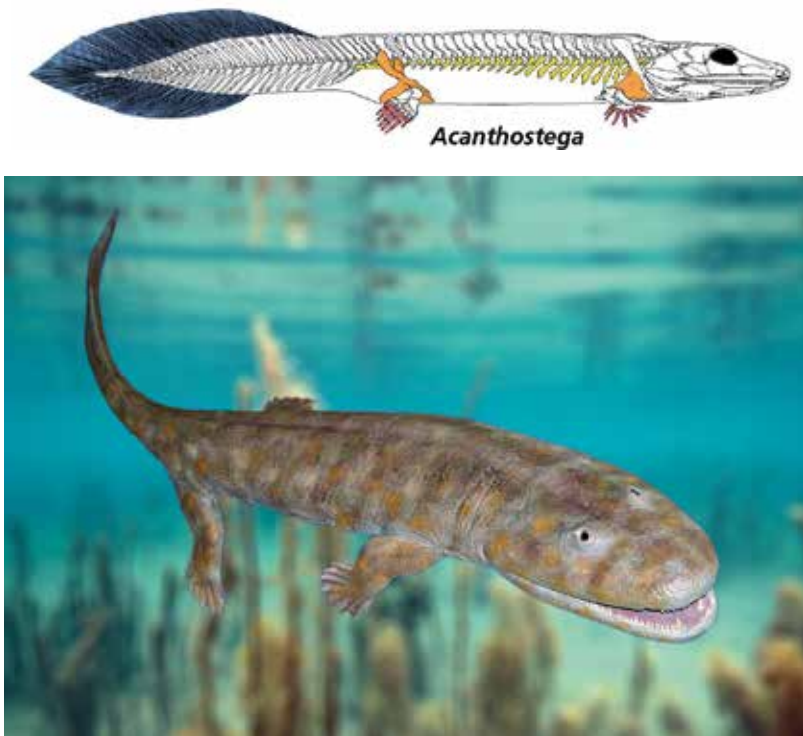


Abb. 4 *Acanthostega*. Oben aus AHLBERG (2018 ; CC BY 4.0), unten lebensgroßes Modell von *Acanthostega* am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. (Bild: Dr. Günter BECHLY, CC BY-SA 3.0)

und dem Sehen in der Luft, seien also Ausdruck von „terrestrischer Kompetenz“ (Fähigkeit zum Leben auf dem Land), während die Beibehaltung von Seitenlinienkanälen, Kiemen und Flossenstrahlen zeige, dass sie gleichzeitig eng mit dem Wasser verbunden waren. AHLBERG präsentiert vor diesem Hintergrund eine neue Hypothese, wonach einige devonische Gattungen und eine Reihe von Tetrapoden des Karbons, die bislang als sekundär wasserleidend interpretiert wurden, nicht von landangepassten Formen abstammen würden, sondern wiederholt von

Vermeintliche Übergangsformen waren nicht auf dem Weg vom Wasser ans Land, sondern für einen bestimmten Ufer-Lebensraum spezialisiert.

Formen ausgehend evolviert seien, die noch an das Wasser gebunden waren. Zu diesen Formen rechnet er auch die Gattung *Acanthostega* (Abb. 4), die wie *Tiktaalik* häufig als Bindeglied zwischen Fischen und Vierbeinern gewertet wurde. *Acanthostega* besaß zwar acht Finger an seinen Flossen, war aber vollständig wasserleidend und wird wie *Tiktaalik* als lauernder Räuber in der Ufervegetation rekonstruiert. Statt auf dem Weg zum Landleben sieht AHLBERG (2018, 2) *Acanthostega* also auf einem Weg in umgekehrter Richtung: von einer semiaquatischen zurück zu einer vollaquatischen Form.

Kommentar

Folgt man der Interpretation von AHLBERG und NIEDZWIEDZKI, bricht eine ganze Reihe mutmaßlicher Übergangsformen zwischen Fischen und Vierbeinern weg: *Panderichthys*, *Elpistosteg* und *Tiktaalik*, aber auch *Acanthostega*, der Fisch mit acht Fingern. Zwischen Fischen und Vierbeinern klafft damit eine entsprechende Lücke, die erheblich größer ist als bisher angenommen. Nach AHLBERG lässt die Fossilsituation aus evolutionstheoretischer Sicht schließen, dass die Elpistostegiden und landlebenden Tetrapoden mindestens an der unteren Grenze des Mitteldevons existiert haben müssen, aber kaum fossil überliefert sind (Tetrapoden im Mitteldevon nur durch Spuren bekannt, Elpistostegiden gar nicht). Somit müssen geologisch nicht überlieferte Lebensräume angenommen werden. AHLBERG (2018, 18) schreibt: „Der rätselhafteste Aspekt der Elpistostegiden ist ihre völlige Abwesenheit im Fossilbericht während des Eifeliums und des frühen Teils des Givetiums [Anm.: das sind die beiden Stufen des Mitteldevons]. ... Vermutlich existierten sie anderswo, entweder ökologisch oder biogeographisch, aber derzeit haben wir keine Hinweise darauf, wo sie gelebt haben.“

Anmerkung

¹ Begriff aus den hebräischen Wörtern „bara“ und „min“ zusammengesetzt und steht für „geschaffene Art“. Bei einer baraminologischen Analyse erfolgt ein umfangreicher Merkmalsvergleich verschiedener Arten oder höherer Taxa mit dem Ziel, herauszufinden, ob sich deutlich voneinander abgegrenzte Gruppierungen ergeben. Die Art der Analyse an sich ist unabhängig von der Annahme geschaffener Arten.

Literatur

- AHLBERG PE (2018) Early Vertebrate Evolution. Follow the footprints and mind the gaps: a new look at the origin of tetrapods. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb.*, doi:10.1017/S1755691018000695
- AHLBERG PE & CLACK JA (2006) A firm step from water to land. *Nature* 440, 747–749.
- GARNER PA & ASHER J (2018) Baraminological analysis of Devonian and Carboniferous tetrapodomorphs. In: WHITMORE JH (ed) *Proc. Int. Conf. Creat.*, 8, 458–471. Pittsburgh, Pennsylvania: Creation Science Fellowship, doi:10.15385/jpicc.2018.8.1.36
- JUNKER R (2006) *Tiktaalik* – ein erstklassiges Bindeglied? *Stud. Integr. J.* 13, 88–91.
- NIEDZWIEDZKI G, SZREK P, NARKIEWICZ K, NARKIEWICZ M & AHLBERG PE (2010) Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature* 463, 43–48.
- QVARNSTRÖM M, SZREK P, AHLBERG PE & NIEDZWIEDZKI G (2018) Non-marine palaeoenvironment associated to the earliest tetrapod tracks. *Sci. Rep.* 8:1074.