

Die „Wolke“ über den karbonischen Tetrapoden

Zusammenfassung: Die ältesten Tetrapoden (Vierbeiner) aus dem Devon waren in den letzten Jahren häufig im Brennpunkt des Interesses. Es gibt manche Hinweise darauf, dass es sich bei diesen Formen wie *Ichthyostega*, *Tiktaalik* oder *Acanthostega* nicht um Vorläufer späterer Tetrapoden handelt, sondern um speziell angepasste Formen, die evolutionär auf einen blinden Ast gestellt werden müssen. Die jüngeren Tetrapoden aus Karbon (das dem Devon folgt) lassen sich nicht leicht an die devonischen Formen anschließen. Sie treten in großer Vielfalt und mit unterschiedlichsten Merkmalskombinationen „urprünglicher“ und „abgeleiteter“ Merkmale auf, so dass Abstammungsfolgen kaum rekonstruierbar sind. Außerdem müssen in großem Ausmaß Konvergenzen angenommen werden, also das unabhängige Auftreten baugleicher Merkmale. FRACASSO (1994) gebrauchte das Bild einer großen „Wolke“, unter der die evolutionär anzunehmenden Abstammungsbeziehungen verdeckt sind. Es wird diskutiert, wie die paläontologischen Befunde im Rahmen des Grundtypmodells und durch das Hervortreten aus geologisch nicht überlieferten Lebensräumen interpretiert werden könnten.

In den letzten Jahren war der Übergang von Fischen zu Tetrapoden (Vierbeinern) häufig in den Schlagzeilen der Wissenschaftsmeldungen. Immer mehr Gattungen waren entdeckt oder genauer untersucht worden, die eine evolutive Abfolge und die Existenz von Übergangsformen plausibel machen sollten (*Panderichthys*, *Tiktaalik*, *Acanthostega*, *Ichthyostega* und eine Reihe nur fragmentarisch erhaltener Gattungen). Besondere Berühmtheit erlangte *Tiktaalik*, da es in der „richtigen“ Zeitspanne im Oberdevon, mit der „richtigen“ Merkmalskonstellation und mit der „richtigen“ Ökologie gefunden wurde, um als Bindeglied interpretiert werden zu können (vgl. aber den vorigen Artikel über die mitteldevisonischen Spurenfossilien). Diese und zuvor schon entdeckte devonische Gattungen führten auch zu einem Umdenken über die Umstände dieses mutmaßlichen evolutiven Übergangs: insbesondere zur Auffassung, dass Beine schon vor der Eroberung des Landes erworben wurde. Daher wurde für manche fossile Gattungen der Begriff „fishapod“ („Fischbeiner“) eingeführt.

Romer-Lücke. Weniger bekannt ist das weitere „Schicksal“ der Tetrapoden, das sich anhand der Fossilüberlieferung des Karbons zeichnen lässt. Bemerkenswert ist hier zunächst ein markanter Schnitt: Die Schichtfolgen des unteren Unterkarbons lieferten bisher nur wenige Fossilfunde. Die Überlieferungslücke ist so markant, dass sie nach

dem berühmten Wirbeltierpaläontologen Alfred S. ROMER als „Romer-Lücke“ bezeichnete wurde (Abb. 1). Sie umfasst nach gängigen Altersbestimmungen etwa 20 Millionen Jahre, für den Großteil der Fossilgruppen sogar 30 Millionen Jahre: „Im Gegensatz zu unseren detaillierten Kenntnissen über *Acanthostega* und *Ichthyostega* ist der Fossilbericht der ersten 30 Millionen Jahre des Karbons karg und verwirrend“ (CARROLL 2009, 61). Das wäre sogar der größte Teil des Unterkarbons; es umfasst nach OGG et al. (2008, Fig. 8.6) insgesamt ca. 41 Millionen Jahre. Danach erscheint eine deutlich andere Tetrapoden-Fauna im Vergleich zu den oberdevonischen Formen. BENTON (2007, 101) spricht von „völlig anders zusammengesetzten Wirbeltierfaunen des Oberdevons“ gegenüber der ältesten bekannten unterkarbonischen terrestrischen (landlebenden) Wirbeltiergemeinschaft. Daher wurden zahlreiche devonische Tetrapoden auch schon als tote Seitenzweige der Evolution interpretiert; vielleicht gilt das – selbst unter evolutionstheoretischen Vorgaben – für alle.

Diese Deutung wurde jüngst durch die Entdeckung von Vierfüßerfährten aus dem untersten Mitteldevon unterstützt (NIEDZWIEDZKI et al. 2010; vgl. den vorigen Artikel). Demnach müssten die Tetrapoden deutlich früher und unter anderen ökologischen Verhältnissen entstanden sein, womit die Oberdevon-Tetrapoden auf einen Seitenzweig gestellt werden müssen. CARROLL (1992, 49) schreibt: „Es war seit langem klar, dass keine der frühen Tetrapoden-Gruppen ideale Vorfahren für irgendeine Gruppe der übrigen ist. Alle zeigen ein

„Es war seit langem klar, dass keine der frühen Tetrapoden-Gruppen ideale Vorfahren für irgendeine Gruppe der übrigen ist.“

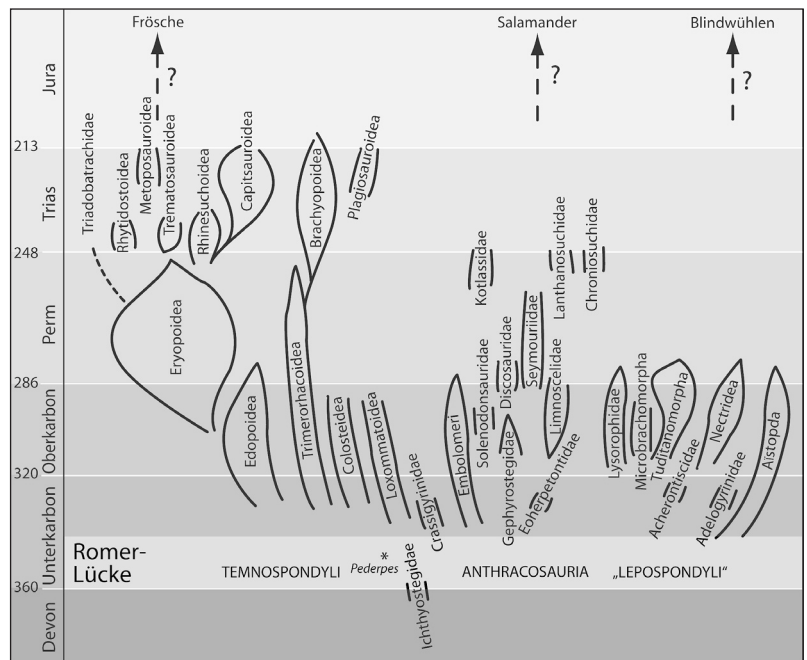
Mosaik aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen, die bedeutende Perioden unabhängiger Evolution seit der anfänglichen Divergenz jeder Gruppe zeigen.“ Daran hat sich mittlerweile nichts geändert: „Der genaue Ursprung und die Verwandtschaftsbeziehungen unter den vielen Amphibien des späteren Paläozoikums bleibt höchst umstritten“ (CARROLL 2009, 61). FRACASSO (1994, 112) stellt fest: Die am besten erhaltenen devonischen Tetrapodengattungen *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton* weisen nicht genügend abgeleitete Merkmale auf, um sie klar mit späteren Tetrapodenlinien zu verknüpfen; sie sind morphologisch möglicherweise ähnlich abgrenzbar wie die

besser bekannten Linien nach dem Devon. Besonders erwähnenswert ist die Gattung *Crassigyrinus*, die trotz ihres relativ späten Auftretens im Oberen Mississippium (oberes Unterkarbon) ein Mosaik aus primitiven Merkmalen besitzt, die in mancher Hinsicht noch fischartiger sind als die betreffenden Merkmale bei den devonischen Taxa (FRACASSO 1994, 115). Damals war *Tiktaalik* zwar noch nicht bekannt, aber an dem deutlichen Bruch zwischen Oberdevon-Tetrapoden und Tetrapoden des Karbons ändert dieser Fund nichts, da *Tiktaalik* am ehesten zwischen verschiedenen devonischen Formen vermittelt.

Große Verschiedenartigkeit. Neben der Romer-Lücke ist ein weiterer Befund bemerkenswert: die zeitlich ziemlich parallel auftretende Verschiedenartigkeit der unterkarbonischen Tetrapoden-Formen. In einem Überblicksartikel stellt FRACASSO (1994, 108) fest: „Fossilien, die konventionell als Amphibien klassifiziert werden, umfassen eine diverse, paraphyletische [nicht-verwandte] Ansammlung von ungefähr 15 Linien von nicht-amniotischen¹ Tetrapoden, deren phylogenetische Verwandtschaft sich anhaltend einer Aufklärung widersetzt. ... Die meisten Untersuchungen haben kaum zu mehr geführt als die Unterschiedlichkeit der größeren nicht-amniotischen Tetrapoden zu untermauern und die Verwandtschaft innerhalb der Linien zu klären.“ Es habe sich gezeigt, dass die Linien ziemlich einzigartig und verschiedenartig sind („disparity“ nach GOULD) und dass die Merkmale verbreitet konvergent (unabhängig entstanden) verteilt sind.

Daher haben sich frühere Klassifikationen höherer Taxa wie Labyrinthodontia und Lepospondyli nicht bewährt, da es sich nicht um monophyletische Gruppen handeln kann. Beispielsweise besitzen einige große Microsauria labyrinthodonte Zähne und einige kleine Temnospondyli nicht-labyrinthodonte Zähne. Viele Merkmale unter den Lepospondyliern müssen aufgrund ihrer Verteilung als konvergent gewertet werden (FRACASSO 1994, 117f.).

Zwei-Phasen-Modell. FRACASSO greift die Idee von GOULD auf, wonach die Evolutionsgeschichte größerer Gruppen durch ein Zwei-Phasen-Modell beschrieben werden könne. Dies zeige sich in charakteristischer Weise bei den frühen Vertretern der größeren Wirbellosen-Gruppen, und dieses Konzept könne auch auf andere Linien angewendet werden. Nach diesem Modell ist die Anfangsphase der Evolution einer Gruppe durch häufige weit divergierende Cladogenese („Verzweigung“, adaptive Radiation) ihrer frühen Mitglieder gekennzeichnet, was zu großer Verschiedenartigkeit (mit vielen besonderen Merkmalen [Autapomorphien]) und weit verbreiteten Konvergenzen führe. Zurückgeführt wird dies auf noch labile genetische und entwicklungsbiologische Systeme. Das kann



aber nur als spekulative Mutmaßung gelten. Diese Sicht entspricht dem Konzept experimenteller Phasen während des Ursprungs und der adaptiven Radiation höherer Taxa. Die zweite Phase ist durch morphogenetische Stabilisierung gekennzeichnet, in der ein Teil der Linien überlebt und sich spezialisiert, ein anderer Teil aber ausstirbt (was zu einem Rückgang der Verschiedenartigkeit führt).

Dieses Muster ist bei den nicht-amniotischen Tetrapoden ausgeprägt erkennbar. Sie zeigen eine frühe maximale Verschiedenartigkeit und nachfolgende Diversifizierung innerhalb der Linien sowie einen schnellen Rückgang der Verschiedenartigkeit. Außerdem existierten gleichzeitig mit den Amphibien-Gruppen ungefähr acht Amnioten-Linien (Reptilien) während des Karbons und Perms; und der Fund des frühesten bekannten Reptils im mittleren Mississippium (Unterkarbon) rückt die Herkunft der Amnioten sehr nahe an den oberdevonischen Ursprung der Tetrapoden, stellt FRACASSO (1994, 110) fest. Die neuen Funde von Tetrapodenspuren im unteren Mitteldevon lassen diesen Abstand zwar wieder größer werden, aber dennoch gilt, dass viele amniotische und nicht-amniotische Gruppen parallel in der Fossilüberlieferung des Karbons auftauchen. Allerdings ist es nicht leicht, allein anhand von Fossilien zu bestimmen, ob ein Vierbeiner ein Amniot ist oder nicht, da es für das definierende Kriterium, das amniotische Ei, keine eindeutige Entsprechung im Knochenbau gibt. Die Zuordnung ist daher nur anhand indirekter Kriterien möglich.

Die „Wolke“. FRACASSO verdeutlicht an einer Abbildung (Abb. 2) seine Schlussfolgerungen: Die phylogenetischen Beziehungen der größeren nicht-amniotischen Tetrapoden sind durch eine „Wolke der adaptiven Radiation“ verdeckt. „Eine Anzahl ein-

Abb. 1: Überblick über die stratigraphischen Positionen der paläozoischen Tetrapoden. Die Romer-Lücke ist hervorgehoben. Die Verwandtschaftsverhältnisse können kaum bestimmt werden. Es gibt für keine Gruppe einen Konsens über die genauen Verwandtschaftsbeziehungen. Zudem sind unter den ältesten karbonischen Fossilien auch ausgesprochen abgeleitete Formen. Schließlich sind auch die Verbindungen zu den heutigen Amphibiengruppen unklar. (Nach CARROLL 1992)

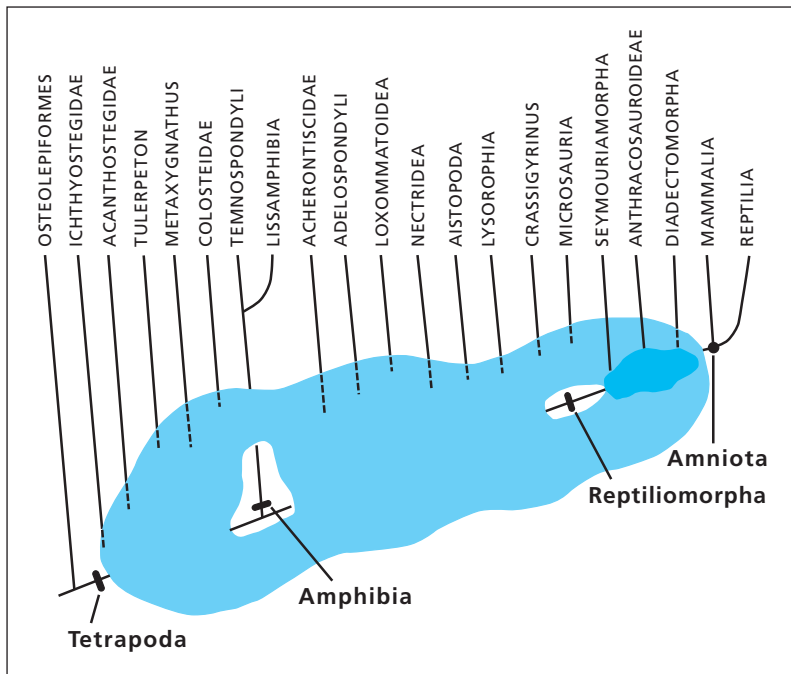


Abb. 2: Die Wolke über den karbonischen Tetrapoden. Erläuterungen im Text. Nach FRACASSO (1994).

zigartiger Linien ist zu erkennen, aber ihre Beziehungen bleiben verdeckt unter einer Wolke von disparaten (verschiedenartigen) und konvergenten Merkmalen ...“ (FRACASSO 1994, 118). Die in Abb. 2 dargestellte Ordnung soll keine cladistische Verzweigungsabfolge wiedergeben, vielmehr ist der gegenwärtige Status der Gruppen in einem so großen Ausmaß unsicher, dass die Wurzeln der Linien fast überall innerhalb der „Wolke“ positioniert werden könnten. Die „fundamentalen“ Aspekte der amphibischen und amniotischen Linien scheinen im Wesentlichen Artefakte einer etablierten cladistischen Konvention zu sein. Dabei werden fossile Schwestergruppen durch ein „Rückwärtsarbeiten“ bestimmt, und zwar ausgehend von Taxa mit heute lebenden Mitgliedern.

Die Linien sind ziemlich einzigartig und verschiedenartig und die Merkmale verbreitet konvergent verteilt.

FRACASSO (1994, 123) zieht folgende Schlussfolgerung, die auch durch CARROLLS (2009) Ausführungen bestätigt wird: „Es gibt derzeit wenig Übereinstimmung bezüglich der Systematik der höheren Stufen, abgesehen davon, dass die meisten traditionellen höherrangigen Kategorien wie Labyrinthodontia und Lepospondyli ausrangiert werden sollten, weil sie nicht monophyletisch sind. ... Die systematische Mehrdeutigkeit der größeren Linien resultiert aus dem großen Ausmaß der allgemeinen Verschiedenartigkeit und der verbreiteten Konvergenz ...“

Kommentar. Solche Befunde entsprechen früheren evolutionstheoretischen Erwartungen nicht. Eine

gradualistische Sicht erscheint nahezu ausgeschlossen. Es verbleibt die Möglichkeit einer sprunghaften Evolution, wie sie neuerdings im Rahmen von Evo-Devo wieder diskutiert wird. Hier stellt sich aber ebenso wie in der gradualistischen Sicht die Frage nach den Mechanismen. Die Rede von „experimentellen Phasen“ der Evolution beschreibt nur den Befund des schnellen Auftauchens disparater Gruppen mit vielen Konvergenzen, erklärt aber nichts.

Das Zwei-Phasen-Modell könnte im Rahmen der Grundtypenbiologie Anwendung finden, wenn man davon ausgeht, dass die relativ abrupt auftauchenden verschiedenartigen Gruppen Grundtypen mit einem Polyvalenzpotential repräsentieren, das in der „zweiten“ Phase ausgeschöpft wird. Ob die Radiation wirklich „adaptiv“ ist, wird schwer nachzuweisen sein. Der Befund ist die Radiation, ihre Ursache ist damit aber nicht geklärt. Es könnte sich auch um das Ausschöpfen von Flexibilitätsspannen handeln. ECK (1988) spricht in solchen Fällen von „evolutiver Radiation“. Diese Deutung würde gestärkt, wenn Folgendes nachgewiesen werden könnte: 1. Für das Auftreten der karbonischen Tetrapoden können ökologische Gründe plausibel gemacht werden. 2. Die Geologie liefert Indizien für eine rasche Entstehung der betreffenden Sedimentfolgen, so dass die Zeit für evolutive Änderungen nicht hinreichend vorhanden ist. Dies weist die Forschung nicht in Richtung Evolution, sondern auf einen alternativen Weg.

Reinhard Junker

Anmerkung

¹ Amnioten oder Nabeltiere sind diejenigen Landwirbeltiere, deren Embryonen sich in einer mit Fruchtwasser (Amnionflüssigkeit) gefüllten Amnionhöhle entwickeln (nach Wikipedia).

Literatur

- BENTON MJ (2007) Paläontologie der Wirbeltiere. München.
 CARROLL R (1992) The primary radiation of terrestrial vertebrates. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 20, 45-84.
 CARROLL R (2009) The rise of amphibians. 365 million years of evolution. Baltimore
 ECK S (1988) Ist Otto Kleinschmidts Formenkreis-Konzept wieder aktuell? *Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol.*, Bonn, S. 61-66.
 FRACASSO M (1994) Amphibia: Disparity and Diversification of Early Tetrapods. In: PROTHERO DR & SCHOCH RM (eds) *Major Features of Vertebrate Evolution*. Knoxville, TN, S. 108-128.
 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.
 OGG JG, OGG G & GRADSTEIN F (2008) *The Concise Geological Time Scale*. Cambridge University Press.