

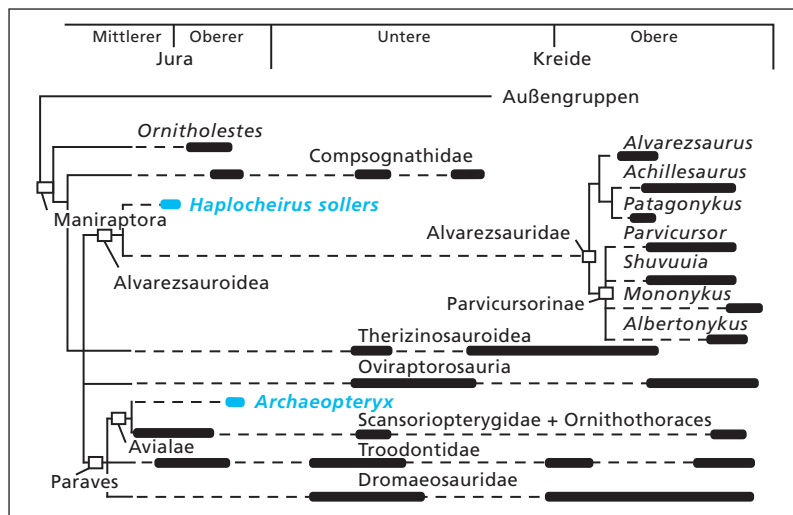


Abb. 2: Phylogenetische Position von *Haplocheirus sollers*. (Nach CHOINIERE et al. 2010)

gewissen Entschärfung des Zeit-Paradoxons nichts gewonnen. Es ist nun klar, dass die Alvarezsauriden als eine zur Vogellinie parallele Linie angesehen werden müssen, deren Merkmalsübereinstimmungen nicht auf Abstammung von den Vögeln

zurückgeführt werden können. Vielmehr müssen sie als „extreme morphologische Konvergenzen“ (CHOINIERE et al. 2010, 571) interpretiert werden – ein Umstand, der evolutionäre Deutungen nicht gerade erleichtert. Der Fund hilft aber zum Verständnis der (Mikro-)Evolution der Alvarezsauriden, da die Vorderbeine (mit längerem Arm und etwas kürzerer Klaue) und andere Merkmale als Vorfahrenstadium der oberkreidezeitlichen Vertreter dieser Gruppe angesehen werden können.

Reinhard Junker

Literatur

- STONE R (2010) Bird-Dinosaurier Link Formed Up, And in Brilliant Technicolor. *Science* 327, 508.
- CHOINIERE JN, XU X, CLARK JM, FORSTER CA, GUO Y & HAN F (2010) A Basal Alvarezsaurid Theropod from the Early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science* 327, 571-574.
- JAMES FC & POURTLESS IV JA (2009) Cladistics and the Origin of Birds: A Review and Two New Analyses. *Ornithological Monographs* 66, 1-78.

Frühe fossile Fährten werfen neues Licht auf Übergangsformen

Zusammenfassung: Fossile Fußabdrücke von Tetrapoden (Vierbeinern) aus dem unteren Mitteldevon Polens sprengen das bisherige Bild von der evolutiven Entstehung der Vierbeiner. Die bisher als Übergangsformen interpretierten tetrapodenähnlichen Fischgattungen *Panderichthys* und *Tiktaalik* (Elpistostegalia) verlieren diesen Status und rücken auf einen Seitenzweig, da sie in deutlich jüngeren Schichten gefunden wurden. Auch die bisherigen Vorstellungen über die ökologischen Bedingungen der Entstehung der Vierbeiner sind mit den neuen Funden sehr in Frage gestellt. Für die frühen Tetrapoden wie das bekannte *Ichthyostega* und andere Gattungen sowie die tetrapodenähnlichen Fische muss nun angenommen werden, dass sie als „ghost taxa“ (Geisterlinien) lange Zeit in geologisch bislang nicht überlieferten Lebensräumen existierten. Die neue Situation erlaubt noch mehr als bisher, die Abfolge der devonischen Fossilien ausschließlich unter ökologischen Gesichtspunkten zu interpretieren. Die Funde reißen sich in die große Zahl von Fossilien ein, die evolutionstheoretisch nicht vorhergesagt worden waren.

Eine Sensation. Überraschend frühe fossile Fußabdrücke von Tetrapoden (Vierbeinern) werden in der ersten Ausgabe 2010 der führenden Wissenschaftszeitschrift „Nature“ beschrieben (Abb. 1). Sie stammen aus dem tiefsten Teil des unteren Mit-

teldevons und werden auf ca. 395 Millionen Jahre datiert (vgl. Abb. 2). Damit sind sie ca. 18 Millionen Jahre älter als die ältesten bisher bekannten Körperfossilien von Tetrapoden, aber auch ca. 10 Millionen Jahre älter als ihre mutmaßlichen fischartigen Vorfahren der Elpistostegalia wie *Panderichthys* (Abb. 3, 4) und *Tiktaalik* (AHLBERG & CLACK 2006; DAESCHLER et al. 2006, SHUBIN et al., vgl. JUNKER 2006; Abb. 3). Das polnisch-schwedische Forscherteam um Grzegorz NIEDZWIEDZKI hält aufgrund dieser Funde eine „radikale Neubewertung“ des Zeitpunktes und der ökologischen Umstände des Übergangs von den Fischen zu den Vierbeinern für zwingend geboten (NIEDZWIEDZKI et al. 2010). JANVIER & CLÉMENT (2010) kommentieren die Funde so, als hätten die Forscher eine „Granate“ in das bisherige Bild der Evolution der Vierbeiner geworfen.

Die Funde. Die fossilen Fußspuren waren zwischen 2002 und 2007 in einem aufgelassenen Steinbruch im Heiligkreuzgebirge bei Zachemie im Südosten Polens entdeckt worden. Es handelt sich um mehrere Fährtenzüge und um einige einzelne größere Fußabdrücke (Abb. 1). Bei einem Fährtenzug sind unterschiedlich große Vorder- und Hinterfüße zu erkennen. Aufgrund der Größe und des Abstands der Fährten-Abdrücke schließen die Forscher auf eine Größe des Tieres von 40-50 cm. Die einzel-

nen Spuren dagegen sind sehr viel größer und dürften von einem Tier stammen, das ca. 2,5 m lang war. Bei einigen Abdrücken sind die Zehen deutlich erkennbar. Die Spuren können daher nur von einem Tetrapoden stammen, der zu Landgängen in der Lage war. Auch JANVIER & CLÉMENT (2010) halten diese Deutung in einem Kommentar für überzeugend. Die Spuren passen „beeindruckend“ gut zur Fußanatomie von *Ichthyostega*; wären sie auf Schichtflächen des Oberdevons gefunden worden, würde man sie ohne Zögern einem *Ichthyostega*-ähnlichen Tier zuordnen, meinen diese beiden Autoren (zu *Ichthyostega* siehe Abb. 3, 4).

Schleifspuren von Körper oder Schwanz wurden nicht beobachtet, was nach Ansicht der Wissenschaftler als Hinweis zu werten ist, dass die Tiere sich im seichten Wasser fortbewegt haben. Die Sedimente, die die Spuren enthalten, weisen aber auch viele Feinschichten (Laminite) mit Trockenrissen und fossilisierten Regentropfeneinschlüssen auf. Die Forscher schließen daher auf eine extrem flache marine, vielleicht lagunenartige Umgebung. Es handelt sich nicht nur um die ältesten zweifelsfreien Tetrapodenspuren, sondern auch um die bei weitem reichsten im Devon. Die zeitliche Einordnung wurde anhand von Conodonten-Leitfossilien bestimmt und gilt als sicher, zumal sie auch durch biostratigraphische Einordnung der über- und unterlagernden Sedimente bestätigt wurde.

Evolutionstheoretische Konsequenzen. Die fossilen Fußspuren aus Polen passen in mehrerer Hinsicht nicht zur bisher etablierten Sicht der Evolution der Tetrapoden. Wie schon erwähnt wurden sie dafür in deutlich zu alten Schichten gefunden. Das hat zur Folge, dass sowohl die bislang als ältesten Tetrapoden geltenden Gattungen *Ichthyostega*, *Acanthostega* (Abb. 4) und andere als auch ihre evolutionstheoretisch-hypothetischen Vorfahren, die Elpistostegalia, in geologisch bislang nicht überlieferten Lebensräumen als sog. „Geisterlinien“ („ghost lineages“) gelebt haben müssen. (Solche Linien müssen aufgrund der mutmaßlichen Stammesgeschichte zu einer bestimmten Zeit existiert haben, sind aber nicht als Fossilien dokumentiert.) Für *alle* frühen Tetrapoden und für alle Elpistostegalia, die tetrapodenähnlichsten Fische – das sind insgesamt über zehn Gattungen – müssen „ghost ranges“ von ca. 10-20 Millionen Jahren angenommen werden.

Bislang war man davon ausgegangen, dass die Elpistostegalia eine kurzlebige „Übergangsstufe“ von Fischen zu Vierbeinern darstellten und dass ihre Ablösung ein evolutionäres Ereignis war. Aufgrund der nun anzunehmenden langen Koexistenz mit Tetrapoden ist diese Deutung nach Auffassung von NIEDZWIEDZKI et al. (2010, 46) nicht mehr haltbar. Die Autoren schreiben: „Das bedeutet, dass der Körperbau der Elpistostegiden kein kurzes

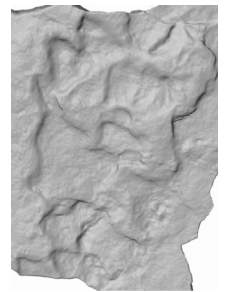


Abb. 1: Links: Große Spuren eines Vierbeiners mit parallelem Gang auf isolierten Blöcken. Oben: Einzelnener Tritt, der gut zur Gattung *Ichthyostega* passt. (Aus NIEDZWIEDZKI et al. 2010, Supporting Online Material; Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

Übergangsstadium war, sondern selber ein stabiler angepasster Rang.“ Diese Situation erinnert sie an die ähnlichen Verhältnisse unter den frühen Vögeln, wo ebenfalls eine sehr lange Koexistenz mit mutmaßlichen Vorfahren zu verzeichnen ist.

Die Entstehung von Beinen und Fingern muss nun mindestens ins obere Unterdevon (Ems-Stufe) wenn nicht noch früher vorverlegt werden. Aus diesen Schichten sind aber kaum Fossilien von den Fleischflosser-Fischen bekannt, die aufgrund ihrer Anatomie als Vorfahrengruppe am ehesten in Frage kämen, und von diesen eignet sich keines gut als möglicher Vorfahre der Tetrapoden oder Elpistostegialier (JANVIER & CLÉMENT 2010, 41).

Schließlich müssen auch die ökologischen Vorstellungen über die Begleitumstände der Entstehung der Vierbeiner revidiert werden. Galt es zuletzt als ausgemacht, dass der Übergang zu Vierbeinern im Wasser im Süßwasser-Uferbereich und Brackwasser mit starkem Pflanzenbewuchs stattfand, wo der Besitz von Extremitäten mit Fingern sinnvoll erscheint, plädieren NIEDZWIEDZKI et al. (2010, 47) nun für eine Entstehung im Lagunen-Schlick von Korallenriffen (s. auch JANVIER & CLÉMENT 2010, 41). Dieser Lebensraum sei für den Übergang ans Land günstig, weil gezeitenbedingt durch die Flut in diesem Lebensraum zweimal täglich Nahrung aus dem Meer herangespült wird.

Ökologische Deutung. NIEDZWIEDZKI et al. (2010, 47) stellen die Frage, warum einerseits die Elpistostegialier (also die mutmaßlichen letzten Tetrapodenvorfahren unter den Fischen) gleichzeitig mit den frühen Tetrapoden gelebt haben, diese andererseits in der Fossilabfolge früher als letztere auftauchen, also in einer Abfolge, die zu einem evolutionären Nacheinander passen würde. Warum passt z. B. die Abfolge „*Tiktaalik* (u. a.) → *Ichthyostega* (u. a.)“ stratigraphisch zu einer vermeintli-

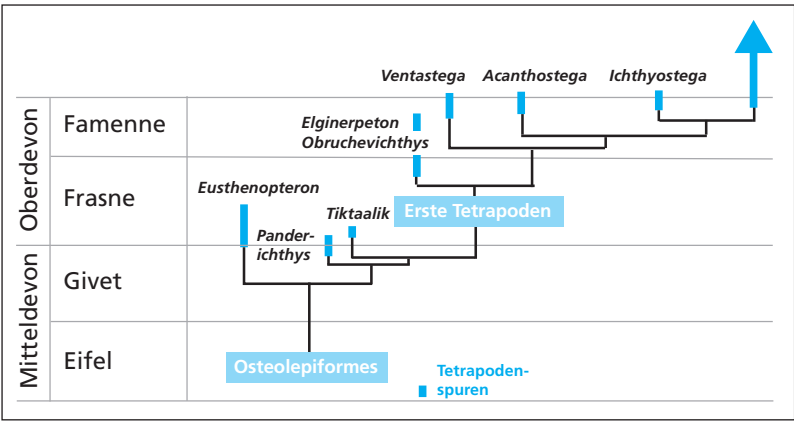


Abb. 2: *Stratigraphischer Überblick über die oberdevonischen Tetrapoden.* (Nach CLACK 2002, ergänzt)

chen Phylogenie, die aber gar nicht mehr stimmen kann? Die Stratigraphie (Schichtenfolge) täuscht sozusagen Evolution vor. Die Autoren sprechen von „falscher stratophylogenetischer Abfolge“! Diese irreführende Abfolge sei „mehr als ein Rätsel“, vielleicht ist die Abwesenheit von Tetrapodenfossilien in den älteren Schichten „einfach Ausdruck ökologischer Präferenz“. „Wenn ihr erstes Erscheinen als Körperfossilien die Zeit widerspiegelt, in der sie erstmals Lebenswelten mit Potential zur Erhaltung besiedelt haben, wie es zu sein scheint, kamen die Elpistostegiden offenbar den Tetrapoden zuvor. Der Grund dafür ist wahrscheinlich ökologisch, kann derzeit aber nicht ermittelt werden“ (S. 47). Für eine ökologische Deutung der Fossilien des Devons sprachen schon bisher manche Befunde (es sei dazu auf die zusammenfassende Darstellung von JUNKER [2005] verwiesen); z. B. die Tatsache, dass die karbonischen Tetrapoden sich nicht leicht an die devonischen anschließen lassen. BENTON (2007, 101) spricht von „völlig anders zusammengesetzten Wirbeltierfaunen des Oberdevons“ gegenüber der ältesten bekannten unterkarbonischen terrestrischen Wirbeltiergemeinschaft. Entsprechend wurden viele devonische Tetrapoden auch schon als tote Seitenzweige der Evolution interpretiert; vielleicht gilt das – selbst unter evolutionstheoretischen Vorgaben – für alle (vgl. CARROLL 1992, 49).

Abb. 3: *Gliedmaßen von Panderichthys, Tiktaalik und Acanthostega.* (Nach BOISVERT et al. 2009, CLACK 2002 und SHUBIN et al. 2006)

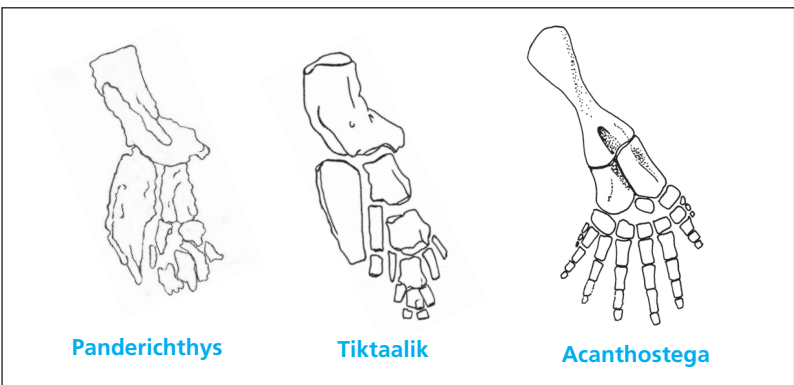
Zeitlicher Rahmen. Dass Spurenfossilien zeitlich deutlich vor Körperfossilien fossil erscheinen, ist in einem Kurzzeitszenario und in ökologischer Per-

spektive viel leichter zu verstehen als in einem Jahrtausenden-Zeitraum. Ein einziges Tier kann fast beliebig viele Spuren hinterlassen, es ist also zu erwarten, dass häufig Spurenfossilien vor Körperfossilien auftauchen (s. u.). Dass aber dazwischen große Zeiträume liegen, ist nicht plausibel und nicht zu erwarten, auch wenn hier nicht zwingend argumentiert werden kann. Eindeutige Schlussfolgerungen verbieten sich schon deshalb, weil der Fossilbefund nur eine Momentaufnahme sein kann – ob er nun zu bestimmten theoretischen Vorstellungen passt oder nicht. Die Fußspuren aus dem polnischen Mitteldevon haben nach Ansicht der Bearbeiter und wissenschaftlichen Kommentatoren erhebliche Konsequenzen für das Verständnis der Evolution der Vierbeiner – neue Funde können jederzeit auch für weitere Überraschungen gut sein.

Die Fußspuren haben nach Ansicht der Bearbeiter und Kommentatoren erhebliche Konsequenzen für das Verständnis der Evolution der Vierbeiner.

Weitere Beispiele: Fußspuren lange vor Hörperfossilien.

Fährten verschiedener Reptilien (z.B. Stammwurzeltzähner-Reptilien, „Urkrokodile“, Echtenbecken-Dinosaurier) treten erheblich früher auf als ihre *Skelettreste* – nach herkömmlicher Datierung 3-10 Millionen Jahre (STEPHAN 2002, 141). Beispielsweise äußert HAUBOLD (1984, 150) über Fährten mehrerer Reptilienformen der Newark-Gruppe (Trias; östliche USA): „Sie alle eilen wiederum den bis dato durch Skelettreste bekannt gewordenen Formen um Jahrtausenden voraus.“ Das gilt auch für das erste Auftreten von Dinosaurier-Fährten *überhaupt*. Denn Fährten dreizehiger Dinosaurier erscheinen weltweit erstmals im Benker Sandstein Oberfrankens (unterster Mittel-Keuper, unterste Obertrias), mit ca. 231 Millionen Jahre angegeben (MENNING & HENDRICH 2005, Tab. VII). Die ältesten Dinosaurier-Skelettreste liegen mit mehreren Arten aus Argentinien (*Herrerasaurus*, *Eoraptor* und *Pisanosaurus*) und ähnlichen Formen in New Mexiko (USA) vor; sie werden in die obere Karn-Stufe (untere Obertrias) datiert (HAUBOLD & KLEIN 2000, 61) deren Obergrenze mit ca. 220 Millionen Jahren angegeben wird (MENNING & HENDRICH 2005, Tab. VII). Im Interpretationshorizont der Historischen Geologie liegen dazwischen ca. 10 Millionen Jahre – zwischen den ersten Fährten und den ersten Körperfossilien! Das Problem wird von SCHOCH (2007, 33) auch für Süddeutschland gesehen; hier ist ebenfalls „das erste Auftreten der Dinosaurier besonders rätselhaft, denn zunächst finden sich nur ihre Fährten“, also ab dem Benker Sand-



stein (s. o.), und erst im „Unteren Stubensandstein treten dann die ersten Skelettreste auf.“

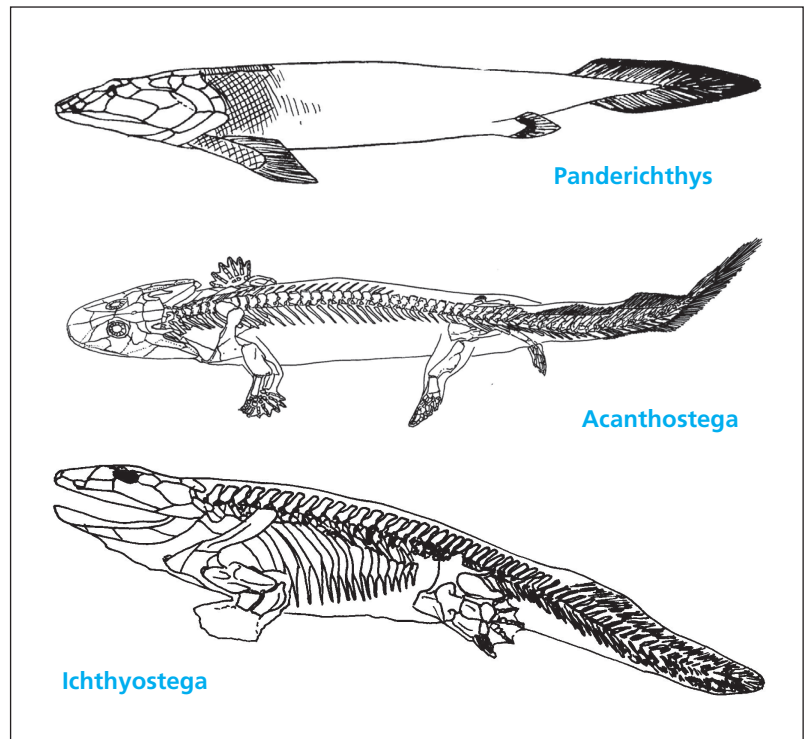
Übergangsformen kommen und gehen – oder warum historische Evolutionsforschung sich mit Vorhersagen schwer tut. Der Elpistostegialier *Tiktaalik* wurde vielfach als grandioser Erfolg evolutionärer Theoriebildung und als hervorragende Bestätigung evolutionstheoretischer Vorhersagen gefeiert (so z. B. SHUBIN 2009, 34). Diese Vorhersage ist mit den neuen Funden stark relativiert. Wenn man überhaupt von „Vorhersagen“ sprechen kann, hätte man dieses Fossil auch im Kontext einer ökologischen Deutung vorhersagen können, denn in Übergangsökologien sind auch am ehesten „Übergangsformen“ zu erwarten, und auch am ehesten dort, wo man bislang schon fündig war – auch dann, wenn man die Fossilabfolge nicht in einen evolutionären Kontext stellt.

Das Beispiel der Tetrapodenfährten aus dem Mitteldevon zeigt beispielhaft, dass die historische Evolutionsforschung allenfalls vage Vorhersagen machen kann, was dem Charakter historischer Theorien entspricht. Natürlich widersprechen die von NIEDZWIEDZKI et al. beschriebenen fossilen Spuren nicht einer evolutiven Entstehung, aber weder ihre stratigraphische Position noch ihr Fundgebiet noch ihre Ökologie wurden vorhergesagt. Man hätte eher vorhergesagt, dass man diese Spuren nicht im unteren Mitteldevon und nicht im heutigen Europa findet, wenn man *Tiktaalik* als stratigraphisch, geographisch und ökologisch vorhergesagtes Bindeglied interpretiert. Genauso wenig wurden vierflügelige Vögel im Oberjura (Hu et al. 2009; WITMER 2009) und Vogelspuren im Grenzbereich Obertrias/Unterjura (GENISE et al. 2009) vorgesagt, und diesen Beispielen ließen sich beliebig viele weitere anfügen. Historische Evolutionsforschung deutet Indizien (Fossilien, Merkmale geologischer Schichten usw.) *im Nachhinein* und passt ihre theoretischen Entwürfe den Indizien immer wieder neu an. Diese Vorgehensweise ist auch in einem schöpfungstheoretischen Ansatz möglich.

Dank: Den Abschnitt „Weitere Beispiele: Fußspuren lange vor Körperfossilien“ sowie einige Hinweise verdanke ich Manfred STEPHAN.

Literatur

- AHLBERG PE & CLACK JA (2006) A firm step from water to land. *Nature* 440, 747-749.
BENTON MJ (2007) Paläontologie der Wirbeltiere. München.
BOISVERT CA, MARK-KURIK E & AHLBERG PE (2008) The pectoral fin of *Panderichthys* and the origin of digits. *Nature* 456, 636-638.
CARROLL RL (1992) The primary radiation of terrestrial vertebrates. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 20, 45-84.
CLACK JA (2002) *Gaining Ground*. Bloomington, IN.



DAESCHLER EB, SHUBIN NH & JENKINS FA (2006) A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature* 440, 757-763.

GENISE JF, MELCHOR RN, ARCHANGELSKY M, BALA LO, STRANECK R & DE VALAIS S (2009) Application of neoichnological studies to behavioural and taphonomic interpretation of fossil bird-like tracks from lacustrine settings: The Late Triassic–Early Jurassic? Santo Domingo Formation, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 272, 143-161.

HAUBOLD H (1984) Saurierfährten. Neue Brehm-Bücherei, 479. Wittenberg-Lutherstadt.

HAUBOLD H & KLEIN H (2000) Die dinosauroiden Fährten *Parachirotherium* – *Atreipus* – *Grallator* aus dem unteren Mittelkeuper (Obere Trias: Ladin, Karn, ?Nor) in Franken. *Hallesches Jb. Geowiss. B* 22, 59-85.

HU D, HOU L, ZHANG L & XU X (2009) A pre-Archaeopteryx troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature* 461, 460-463.

JANVIER P & CLÉMENT G (2010) Muddy tetrapod origins. *Nature* 463, 40-41.

JUNKER R (2005) Vom Fisch zum Vierbeiner – eine neue Sicht zu einem berühmten Übergang. Teil 3: Tetrapoden des Unterkarbons, unklare Selektionsdrücke und evolutionstheoretische Probleme. *Stud. Int. J.* 12, 11-18.

JUNKER R (2006) *Tiktaalik* – ein erstklassiges Bindeglied? *Stud. Int. J.* 13, 88-91.

MENNING M & HENDRICH A (Hg, 2005) Erläuterungen zur Stratigraphischen Tabelle von Deutschland (ESTD) 2002. *Newsl. Strat.* 41 (1-3).

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.

SCHOCH R (2007) Die Erfolgsgeschichte der Dinosaurier. In: SCHOCH R (Hg) *Saurier. Ostfildern*, 27-34.

SHUBIN N (2009) Der Fisch in uns. Eine Reise durch die 3,5 Milliarden Jahre alte Geschichte unseres Körpers. Frankfurt/M.

SHUBIN NH, DAESCHLER EB & JENKINS FA (2006) The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature* 440, 764-771.

STEPHAN M (2002) Der Mensch und die geologische Zeittafel. Holzgerlingen.

WITMER LM (2009) Feathered dinosaurs in a tangle. *Nature* 461, 601-602.

Abb. 4: Rekonstruktionen von *Panderichthys*, *Acanthostega* und *Ichthyostega*. (Nach CLACK 2002)