

ZHANG XG, SIVETER DJ, WALOSZEK D & MAAS A (2007) An epipodite-bearing crown-group crustacean from the Lower Cambrian. *Nature* 449, 595-598.

Anmerkungen

- ¹ Damit liegt auch ein Erklärungsansatz für die theologisch motivierte Annahme der biblischen Schöpfungslehre vor, wonach alle Grundtypen innerhalb der Schöpfungswoche erschaffen wurden (vgl. dazu JUNKER 2005b, 8f., 35). Ökologische und evolutive Erklärungsmuster müssen sich jedoch nicht ausschließen. Weil sich ein Ansatz gut im Rahmen eines Schöpfungsparadigmas integrieren lässt und letztendlich Interpretationsschwierigkeiten für eine umfassende Evolutionslehre liefert (s.u.), ist er deswegen nicht anti-evolutionär.
- ² Dass die Autoren bei der Analyse der verschiedenen Evolutionslinien der Krebstiere bereits eine Stammesgeschichte voraussetzen, macht die Ergebnisse nicht wertlos, nur weil von einer ökologischen Ursache der Fossilabfolge ausgegangen wird. Ob nun eine Stammesgeschichtliche oder eine ökologische Erklärung der sukzessiv in Erscheinung tretenden Krebstierordnungen gegeben wird, macht für das Verständnis des hier beschriebenen Schrittes wenig aus: Der Komplexitätszuwachs wird nicht nur deutlich, wenn man alle Ordnungen der Krebstiere als Gesamtheit über das Phanerozoikum hinweg betrachtet, sondern auch, wenn man diese Menge in kleinere Untereinheiten einteilt. Unter der Voraussetzung einer Stammesgeschichte ist diese Unterteilung als separate Betrachtung verschiedener Evolutionszweige zu verstehen. Diese hypothetischen Stammesgeschichtlichen Wege werden jedoch auf der Grundlage morphologischer Ähnlichkeiten ermittelt. Man kann die Evolutionslinien daher auch einfach als individuelle Betrachtung von Untereinheiten der Krebstiere ansehen, die aufgrund ihrer Übereinstimmungen im Körperbau zusammengefasst werden. Dabei ist der Trend bezüglich der fossil in Erscheinung tretenden Taxa so stark und durchgehend, dass die Verschiebung zu einem höheren Komplexitätsniveau auch bei der auf dieser Basis durchgeführten Verschmälerung der untersuchten Datenbasis durch Konzentration auf kleinere taxonomische Untereinheiten (Ordnungen des Unterstamms werden verglichen → Ordnungen derselben Klassen werden verglichen) in Erscheinung tritt. Generell belegt dieses Resultat, dass für die fossile Überlieferung der Krebstiere tatsächlich eine systematische Ursache zu erwarten ist und diese (zumindest ungefähr) die Ordnungen im Auge haben sollte.

KURZBEITRÄGE

Neues von der Entstehung der Vierbeiner

Zusammenfassung: Die Gattungen *Panderichthys* und *Tiktaalik* gelten als Zwischenformen zwischen Fischen und Vierbeinern (Tetrapoden). Im Herbst 2008 wurden neue Details über diese beiden Gattungen veröffentlicht. Die neuen Befunde werden vorgestellt und in einem größeren Zusammenhang diskutiert: Gelingt eine widerspruchsfreie Interpretation von *Panderichthys* und *Tiktaalik* als evolutionäre Übergangsformen? Offenbar repräsentieren diese beiden Gattungen eine Übergangsökologie im Übergangsbereich von Wasser und Land. Können ihre Merkmalskonstellationen ökologisch verstanden werden oder ist eine Bezugnahme auf Evolution unabdingbar zum Verständnis? Es werden Kriterien vorgeschlagen, die ermöglichen sollen, zwischen ökologisch und evolutionär bedingten Merkmalsausprägungen zu unterscheiden.

Einleitung

In den letzten Jahrzehnten wurden einige Fossilien entdeckt, die Fische mit Vierbeinern verbinden könnten. Die Behauptung, man habe nie evolutionäre Übergangsformen gefunden, ist in dieser undifferenzierten Form nicht mehr haltbar. Aus dem Übergangsbereich Fische–Vierbeiner (Tetrapoden)

kennt man mittlerweile jedenfalls einige *Mosaikformen*. Mit diesem *beschreibenden* Begriff sollen Formen bezeichnet werden, bei denen mosaikartig Merkmale kombiniert sind, die teils typisch für Fische, teils typisch für Vierbeiner sind. (Allgemein werden damit Formen bezeichnet, die Kombinationen von Merkmalen aufweisen, die typisch für verschiedene Taxa sind.) Ein eindrucksvolles Beispiel dieser Art ist *Acanthostega*, ein fischartiges Wirbeltier, das anstelle typischer Flossen Gliedmaßen mit acht Fingern besaß (Abb. 1). Aufgrund vieler Merkmale kann man einigermaßen sicher schließen, dass diese Gattung dauerhaft und ausschließlich im Wasser gelebt hat – vermutlich als lauernder Räuber im Uferbereich mit einer bestimmten Vegetation, wo der Besitz von Fingern aus ökologischen Gründen sinnvoll ist. Denn damit kann-



Abb. 1: Rekonstruktion von *Acanthostega* als schwimmender Vierbeiner
(© Richard HAMMOND)

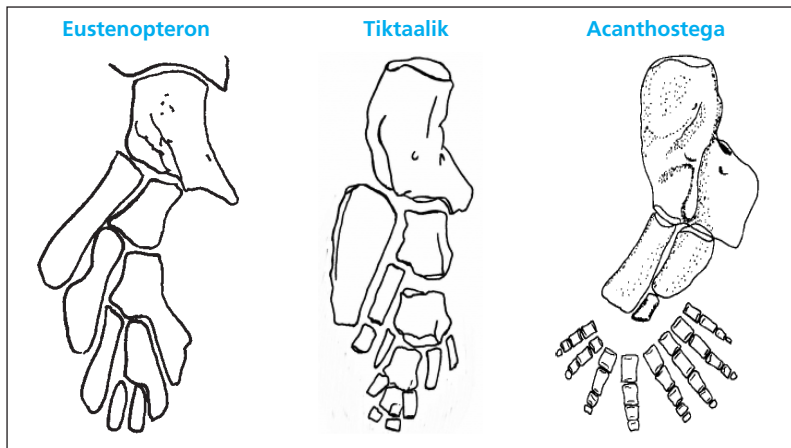


Abb. 2: Vorderextremitäten von Eusthenopteron, Tiktaalik und Acanthostega.

Demnach kann Tiktaalik grob zwischen die beiden anderen Gattungen gestellt werden. Aufgrund anderer Merkmale müsste Acanthostega jedoch zwischen Eusthenopteron und Tiktaalik gestellt werden; siehe Text. (Nach SHUBIN et al. 2006 und CLACK 2002)

ten die Tiere sich vermutlich effektiver in der Ufervegetation bewegen als mit Flossen (zusammenfassend dargestellt in JUNKER 2004).

Entsprechen Übergangsformen einfach nur Übergangsökologien?

Beispiele wie *Acanthostega* kann man durchaus als „Zwischenformen“ ansprechen. Damit ist aber nicht gesagt, dass es sich auch um evolutionäre Übergangsformen handelt. Erstens: Eine Zwischenform ist umso besser als Übergangsform interpretierbar, je besser das gesamte Merkmalsspektrum zu einer solchen Stellung passt (vgl. Abb. 2). Es genügt nicht, nur einzelne Merkmale zu vergleichen und ggf. eine intermediäre Ausprägung festzustellen. Wenn andere Merkmale einer Position als Übergangsform widersprechen, ist diese Deutung insgesamt fraglich. Zweitens entsprechen Zwischenformen zunächst einmal „Übergangsökologien“ (vgl. HEILIG 2009). Das heißt, es ist schon aus ökologischen Gründen verständlich, dass Fische, die in einem Uferbereich mit einer bestimmten (inzwischen ausgestorbenen) Vegetation leben, tetrapodenähnliche Merkmale besitzen.

Abb. 3: Tiktaalik roseae aus dem Oberdevon. (© Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Abdruck mit freundlicher Genehmigung von Ted DAESCHLER)



Tiktaalik

Ein weitere Art, die offenbar in einer Art „Übergangsökologie“ lebte, ist die im Jahr 2006 beschriebene fossile Gattung *Tiktaalik* (Abb. 3; der Name bedeutet nach der Inuitsprache „großer Flachwasserfisch“). Sie weist einige Merkmale auf, die eine mögliche Mittlerrolle zwischen Fischen und Vierbeinern begründen (AHLBERG & CLACK 2006, DAESCHLER et al. 2006, PENNISI 2006, SHUBIN et al. 2006; vgl. JUNKER 2006): Es besitzt einerseits fischartige Merkmale wie große Kiemenhöhlen, ausgeprägte Flossenstrahlen, Schuppenhaut, Bau des Unterkiefers und des Gaumens. Andererseits 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 eher tetrapodenartige Merkmale.

Eine kürzlich durchgeführte genauere Untersuchung der Schädelknochen ergab, dass *Tiktaalik* auch hier ein Mosaik fischtypischer und tetrapodenartiger Merkmale besitzt. Das Hyomandibulare, ein für die Kiemenatmung wichtiges knöchernes Stützelement, ist kleiner als bei Fischen und in der Größe intermediär zum entsprechenden Knochenelement der Vierbeiner. Es entspricht nach der Lage im Skelettgefüge dem Stapes (Steigbügel), einem Gehörknöchelchen der Landwirbeltiere (DOWNS et al. 2008).

Allerdings scheint dieser Befund nicht sehr aussagekräftig bezüglich des evolutionären Nacheinanders zu sein. Denn *Tiktaalik* wird in der hypothetischen evolutiven Abfolge zwischen dem Fisch *Panderichthys* (s. u.) und *Acanthostega* (s. o.) gestellt. *Acanthostega* aber besitzt einen kräftigen Stapes, der fest und unbeweglich mit der Wand des Hirnschädels verbunden ist und als einzige knöcherne Verbindung zwischen Ohrkapsel und Gaumen fungiert (CLACK 1994, 392). Dieser Knochen unterscheidet sich vom langen, schlanken Epihyale der Osteolepiformes und Panderichthyiden (entspricht dem Hyomandibulare und gleicht eher dem Hyomandibulare von Actinistiern (eine Quastenflosser-Gruppe) und devonischen Lungenfischen (JANVIER 1996, 272). Er hat wohl eine der Hyomandibula der Fische vergleichbare Funktion, nämlich die Kontrolle der Gaumen- und Spritzloch-Bewegung beim Atmen (CLACK 1989, 427). Dies passt nicht zu einer Übergangsstellung von *Acanthostega* als Bindeglied zu landlebenden Tetrapoden, und damit passt der Bau des Stapes bei dem als ursprünglicher geltenden *Tiktaalik* ebenfalls nicht als Beleg für eine solche Übergangsposition. JANVIER (1996, 272) bemerkt zum Stapes bei *Acanthostega*: „Obwohl auch hier die Homologie von Hyomandibulare und Stapes kaum fraglich ist, werden Übergangsstadi-

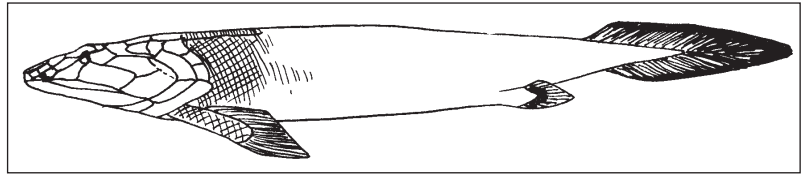
en unter den Fossilien, die diese morphologische Lücke überbrücken, immer noch gesucht.“ Es fehlen offenbar Kennzeichen dafür, dass der Stapes bei *Tiktaalik* eine neue Funktion übernommen hätte.

Es gibt noch einen weiteren Merkmalswiderspruch: Man vermutet, dass *Tiktaalik* ein Bewohner des küstennahen Flachwassers war und seine Brustflossen zur Fortbewegung und Abstützung auf dem Gewässergrund benutzte. Die Forscher schließen aus der Anatomie der Brustflossen, dass sie ähnlich gebeugt und gestreckt werden konnten wie die Gliedmaßen der Landwirbeltiere. Damit soll ein Kriechen auf dem Grund des Gewässers möglich gewesen sein, vermutlich auch ein Sich-Hochstemmen im Uferbereich und nach Meinung der Wissenschaftler auch kurze Landgänge. Sollte dies alles zutreffen, wäre *Tiktaalik* auch in dieser Hinsicht „fortschrittlicher“ („gehtauglicher“) als *Acanthostega*, dessen Extremitäten kaum zum Tragen des Gewichts geeignet waren; die genauen Bewegungsmöglichkeiten sind bei dieser Gattung allerdings schwer einzuschätzen (CLACK 2002, 137). Insgesamt wirken seine Extremitäten eher als Paddel denn als Füße und waren gut zum Schwimmen konstruiert (CLACK 2002, 127); für das Tragen des Körpergewichts an Land waren sie wohl nicht tauglich (CLACK 2002, 129). Damit aber wäre paradoxerweise das flossentragende *Tiktaalik* eher für kurze Landgänge geeignet als das vierbeinige *Acanthostega* – sofern die geschilderten Fortbewegungs-Deutungen zutreffen.

Bei *Tiktaalik* und *Acanthostega* handelt es sich demnach um unterschiedliche Mosaikformen, die aufgrund mehrerer Merkmale nicht widerspruchsfrei in eine evolutive Reihe zu bringen sind. Beide Gattungen waren offenbar angepasst an die Übergangsökologie des mit einer spezifischen Pflanzengesellschaft bewachsenen Uferbereichs. So schreiben DOWNE et al. (2008, 929): „Ein Hals ist unter Bedingungen vorteilhaft, unter denen der Körper relativ ortsfest ist, wie das in flachen Gewässern oder in Randgebieten der Fall ist, wo der Körper durch Gliedmaßen unterstützt wird, die gegen einen Untergrund gestellt sind.“

Panderichthys

Ein weiteres Beispiel dafür, dass zwar *Einzelmerkmale* als Zwischenausprägung gewertet werden können, nicht aber das gesamte Merkmalspektrum, ist *Panderichthys* (Abb. 4). Er gilt als der tetrapodenähnlichste Fisch. Bislang schien es, als seien die Skelettelemente der Flossen breit und abgeflacht und deren körperferne Elemente in der Brustflosse zu einer Platte verschmolzen (CLACK 2002, 43; Abb. 5 links). Damit passte aber die Ausprägung der Flossen nicht in eine evolutive Abfolge von osteolepiformen Fischen zu *Acanthostega*. Eine kürzlich durchgeführte computertomographische



Untersuchung (CT) eines fast vollständig erhaltenen Exemplars offenbarte jedoch, dass die plattige Struktur ein Erhaltungsartefakt ist. In den CT-Bildern wurden nun in den Flossen von *Panderichthys* zahlreiche Knochen erkennbar, die als Vorläufer von Fingerknochen gedeutet werden können. Die Ähnlichkeit zum typischen Tetrapoden-Handskelett ist jedoch nur sehr vage, wie aus Abb. 5 rechts hervorgeht. Sie wird eher in das Skelett hineingelesen als aus ihm erschlossen. Dennoch reiht sich *Panderichthys* aufgrund dieser neuen Befunde viel besser in die Gruppe von Fischen ein, deren Extremitäten gewisse Ähnlichkeiten mit Tetrapodenbeinen zeigen.

Dennoch passt die nun nachgewiesene Anatomie nicht in eine Abfolge von *Eusthenopteron* zu *Acanthostega*, weil sie tetrapodenähnlicher ist als die von *Tiktaalik*, das auf der Basis anderer Merkmale den Tetrapoden näher steht (BOISVERT et al. 2008, 637). Die Autoren halten die Entscheidung für schwierig, ob der Bau der Extremitäten von *Tiktaalik* autapomorph (einzigartig) ist, ob die Gemeinsamkeiten von *Panderichthys* und Tetrapoden konvergent sind (also zweimal unabhängig entstanden), oder ob entgegen bisheriger Annahmen *Panderichthys* den Tetrapoden näher steht als *Tiktaalik*. Sie stellen abschließend fest: „Jedenfalls zeigt sich, dass der Übergang von Fischen zu Vierbeinern von einem signifikanten Merkmalswiderspruch bei funktionell wichtigen Strukturen begleitet wurde.“ Schon früher wurde auf die Problematik einer evolutiven Einordnung hingewiesen. So sind die Wirbel der Panderichthyiden sehr grazil (VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, 91), ihre Konstruktion ist nach AHLBERG & MILNER (1994, 508) einzigartig, was sie nach diesen Autoren aus der Stammlinie der Tetrapoden ausschließt.

Abb. 4: *Panderichthys*.
(Nach CLACK 2002)

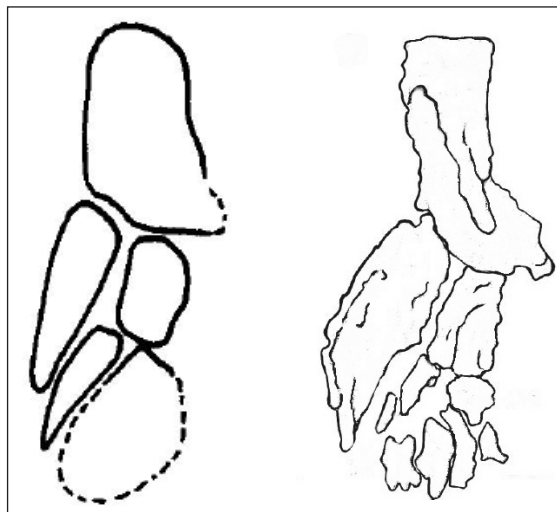


Abb. 5: Alte (links) und neue Rekonstruktion des Extremitätenskeletts von *Panderichthys*.
(Nach CLACK 2002 und BOISVERT et al. 2008)

Unterscheidung zwischen evolutionären und ökologischen Gründen der Existenz von Zwischenformen?

Die Existenz von Zwischenformen ist angesichts der Existenz von Übergangsökologien nicht überraschend. Je vielseitiger ökologische Nischen sind, desto vielfältigere Mosaikformen können erwartet werden. Sollte es früher vielseitigere Lebensräume gegeben haben, können unter den Fossilien auch zahlreichere Zwischenformen erwartet werden als heute.

Ein starkes Argument für Evolution liegt aber dann vor, wenn Zwischenformen in der geologischen Schichtenfolge an passenden stratigraphischen Positionen auftreten. Ohne diesen zeitlichen Aspekt bleiben nur vergleichend-biologische Argumente, deren Aussagekraft bezüglich Ursprungsfragen begrenzt ist (JUNKER 2002). In der Stratigraphie liegt das wichtigste Argument pro Evolution, denn das fossile Auftreten von *Panderichthys*, *Tiktaalik*, *Acanthostega* und anderen tetrapodenähnlichen Gattungen passt in der Schichtenfolge ungefähr zu einem evolutiven Szenario (vgl. JUNKER 2004).

Es gibt aber auch Befunde und Argumente, die eine evolutionäre Deutung von Zwischenformen als Übergangsformen in Frage stellen:

Vielseitige Merkmalskombinationen. Je häufiger widersprüchliche Merkmalskombinationen vorkommen, desto weniger plausibel wird eine evolutive Deutung. Denn Merkmalswidersprüche können evolutionär nur durch die Annahme von Konvergenzen erklärt werden. Dies aber ist umso problematischer, je häufiger und komplexer die betreffenden Konvergenzen sind, da Konvergenzen evolutionstheoretisch als unwahrscheinlich gelten (daher gilt das Sparsamkeitskriterium in der Kladistik, „Kanalisation“ und gleiche Selektionsdrücke reichen als Erklärung für komplexe Konvergenzen nicht aus, vgl. JUNKER 2003, 7). Wenn man so will: *Zuviele* Zwischenformen stützen evolutionstheoretische Vorstellungen dann nicht, wenn sie insgesamt zahlreiche Merkmalswidersprüche aufweisen und wenn die einzelnen Formen viele Autapomorphien, also einzigartige Merkmale besitzen.

Unpassende Stratigraphie. Das Argument der passenden Stratigraphie verliert dann an Gewicht, wenn Fundschichten mit Fossilien in evolutionär unrichtiger Reihenfolge *sich häufen*. Ob das der Fall ist, wird sich zeigen müssen. *Panderichthys* kann in dieser Hinsicht als unpassender Ausreißer gelten, da er in älteren Schichten als *Eusthenopteron* gefunden wurde (CLACK 2002, 48), das als Quastenflosser-Vorläufer der Tetrapoden diskutiert wird. *Einzelne* Beispiele dieser Art können angesichts der Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung aber noch als Ausnahmen gelten. Neue Funde können die Situation jederzeit verändern. Mit Zunahme der

Funde sollte sich aber ein Trend herausstellen und zeigen, wie gut die stratigraphische Abfolge passt. Die Flora des Devons und des Karbons zeigt vielfach Abfolgen, die keine Korrelation zwischen Stratigraphie und morphologischem Differenzierungsgrad aufweisen (JUNKER 1996; 2000). Es sei hier noch auf die sehr markante fossile Lücke zwischen oberdevonischen und unterkarbonischen Tetrapoden hingewiesen (JUNKER 2005).

Fehlende Selektionsdrücke. Evolutionäre Szenarien gewinnen an Plausibilität, wenn Selektionsdrücke für die hypothetischen Änderungsschritte plausibel gemacht werden können. Umgekehrt kann es sein, dass im Lebensraum eines Organismus Selektionsdrücke in eine andere Richtung weisen könnten als die tatsächlichen Selektionsdrücke, die der Fossilbefund erkennen lässt. So stellt sich die Frage, warum es bei Fischen überhaupt zum Abbau von Knochenelementen kommen sollte, die für Kiemenatmung nützlich sind. Müsste das nicht durch Selektion verhindert werden? Sind bestimmte Formen aber für eine Übergangsökologie konstruiert, erübrigt sich dieses Problem. Genauso stellt sich die Frage bei den Extremitäten: Weshalb sollten im Wasser aus Flossen Beine mit Fingern entstehen? Müsste Selektion das nicht verhindern, da es für die Fähigkeit zum Schwimmen eine Einschränkung bedeutet? Extremitäten mit Fingern ermöglichen zwar ein besseres Kraulen in dichter Vegetation, gleichzeitig wird aber ein bewährtes Organ (Flossen) aufgegeben, obwohl sich der Lebensraum nicht wesentlich gewandelt hat (vgl. dazu ausführlicher JUNKER 2005).

Reinhard Junker

Literatur

- AHLBERG PE & CLACK JA (2006) A firm step from water to land. *Nature* 440, 747-749.
- AHLBERG PE & MILNER AR (1994) The origin and early diversification of tetrapods. *Nature* 368, 507-514.
- BOISVERT CA (2005) The pelvic fin and girdle of *Panderichthys* and the origin of tetrapod locomotion. *Nature* 438, 1145-1147.
- BOISVERT CA, MARK-KURIK E & AHLBERG PE (2008) The pectoral fin of *Panderichthys* and the origin of digits. *Nature* 456, 636-638.
- CLACK JA (1989) Discovery of the earliest known tetrapod stapes. *Nature* 342, 425-430.
- CLACK JA (1994b) Earliest known tetrapod braincase and the evolution of the stapes and fenestra ovalis. *Nature* 369, 392-394.
- 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.
- DOWNS JP, DAESCHLER EB, JENKINS JR. FA & SHUBIN NH (2008) The cranial endoskeleton of *Tiktaalik roseae*. *Nature* 455, 925-929.
- HEILIG C (2009) Ursachen fossiler Muster. Vergleich von phylogenetischer und ökologischer Deutung am Beispiel des Komplexitätsgewinns der Krebstiere (Crustacea). *Stud. Int. J.* 16, 22-35.

- JANVIER P (1996) Early Vertebrates. Oxford.
- JUNKER R (1996) Evolution früher Landpflanzen. Holzgerlingen.
- JUNKER R (2000) Schachtelhalme, Bärlappbäume, Samenfarne. Holzgerlingen.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Holzgerlingen.
- JUNKER R (2003) Baum, Baukasten, Netzwerk. Ist die evolutionäre Systematik zirkelschlüssig? Stud. Int. J. 10, 3-11.
- JUNKER R (2004) Vom Fisch zum Vierbeiner – eine neue Sicht zu einem berühmten Übergang. Teil 2: *Ichthyostega*, *Acanthostega* und andere Tetrapoden des höheren Oberdevons. Stud. Int. J. 11, 59-66.
- 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, 11-17.
- JUNKER R (2006) *Tiktaalik* - erstklassiges Bindeglied? Stud. Int. J. 13, 88-91.
- PENNISI E (2006) Fossil shows an early fish (almost) out of water. Science 312, 33.
- SHUBIN NH, DAESCHLER EB & JENKINS FA (2006) The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. Nature 440, 764-771.
- VOROBYEVA E & SCHULTZE H-P (1991) Description and Systematics of Panderichthyid Fishes with Comments on Their Relationship to Tetrapods. In: SCHULTZE H-P & TRUEB L (eds) Origins of the higher groups of tetrapods. Ithaca, London: Comstock Publ. Associates, S. 69-109.

Schildkröten-Übergangsform?

Zusammenfassung: Der Ursprung der Schildkröten liegt im Dunkeln. Das jüngst entdeckte Fossil *Odontochelys semitestacea* scheint ein Übergangsstadium zu repräsentieren. Einige Befunde sprechen jedoch eher dafür, dass *Odontochelys* eine spezialisierte Form ist, deren Bau durch einen sekundären Verlust zu erklären ist.

Schildkröten (Testudines) sind faszinierende Tiere. Ihr ungewöhnlicher Bauplan ist sehr verschieden von den Bauplänen anderer Echsen. Der einzigartige Panzer ist aus zahlreichen Knochenplatten zusammengesetzt, die von ca. 50 Hornschilden oder lederartiger Haut bedeckt sind. Er entsteht durch Verschmelzung von Wirbelsäule, Rippen, Teilen des Schultergürtels und spezialisierten Hautknochen. Rückenpanzer (Carapax) und Brustpanzer (Plastron) sind durch eine Knochen- oder Knorpelbrücke miteinander verbunden. Der eigenartige Bau erfordert entsprechende bauliche und funktionale Abstimmungen mit anderen Organen, zum Beispiel bei der Atmung und Fortbewegung. Einzigartig ist auch die Lage des Schultergürtels, der sich innerhalb der Rippen entwickelt. Der Körperbau ist so ungewöhnlich, dass nur wenige Merkmale benutzt werden können, um die Schildkröten mit irgendwelchen anderen Tiergruppen zu verbinden und daraus Hinweise auf mögliche stammesgeschichtliche Beziehungen zu entnehmen. Da auch die bislang ältesten fossilen Schildkröten der Gattung *Proganochelys* aus der Obertrias Deutschlands (auf 204-206 Millionen Jahre datiert) den typischen Schildkröten-Bauplan bereits besaßen (LI et al. 2008), gaben Fossilien bis vor kurzem keine Hinweise auf den Ursprung der Schildkröten.

LI et al. (2008) berichten nun von Fossilfunden einer Schildkröte, die einen Zwischenschritt in der Evolution des Panzers dokumentieren soll. Die neue Art *Odontochelys semitestacea* wurde in Schichten in der südwestchinesischen Provinz Guizhou in Küsten-

Ablagerungen entdeckt, die mit datierten 220 Millionen Jahren noch älter sind als *Proganochelys*. Der Artnahme bedeutet sinngemäß „Halbpanzerschildkröte mit Zähnen“, womit zwei wesentliche Unterschiede zu heutigen Schildkröten angedeutet sind. Zum einen waren Ober- und Unterkiefer des Tieres bezahnt und hatten keine schnabelartigen Kieferleisten heutiger Schildkröten. Zum anderen war zwar der Bauchpanzer des etwa 40 cm großen Tieres voll entwickelt; der Rückenpanzer bestand aber nur aus Neuralplatten; die rückenseitigen Rippen waren lediglich verbreitert. Hautknochen („osteoderms“) waren nicht ausgebildet. LI et al. (2008) schließen daraus, dass sich der bauchseitige Panzer vor dem Rückenpanzer entwickelt hat und dass der erste Schritt der Entstehung des Rückenpanzers in der Verknöcherung von Neuralplatten und Verbreiterung der Rippen bestand. Diese Abfolge stimmt mit dem Verlauf der frühen Embryonalentwicklung der heutigen Schildkröten überein. Bisher war ein Zusammenwachsen verknöchelter Hautschuppen als erster Schritt favorisiert worden. Gegen die Deutung, es handle sich um ein jugendliches Exemplar spricht nach LI et al. (2008, 499) die Verschmelzung von Sprungbein (Astragalus) und Fersenbein (Calcaneum).

Der Interpretation von LI et al. stellen REISZ & HEAD (2008) in einem Kommentar jedoch eine andere entgegen: Lange, verbreiterte Rippen sind Bestandteile des Rückenpanzers aller Schildkröten. Deren Vorkommen bei *Odontochelys* sei ein Hinweis darauf, dass das embryonale Gewebe, welches die Bildung des Carapax kontrolliere, ebenfalls vorhanden gewesen sei. Ebenso sei die Verbindungsbrücke zwischen Carapax und Plastron ausgebildet, was ebenfalls für die Anwesenheit eines Carapax spreche. Zusammengenommen spreche das für die alternative Interpretation, dass ein Carapax doch ausgebildet gewesen sei, jedoch einige seiner Teile nicht verknöchert gewesen seien. Diese Interpre-