

## Literatur

- FEDUCCIA A, LINGHAM-SOLIAR T & HINCHLIFFE JR (2005) Do Feathered Dinosaurs Exist? Testing the Hypothesis on Neontological and Paleontological Evidence. *J. Morphol.* 266, 125-166.
- FREY E & TISCHLINGER H (2000) Weichteilanatomie der Flugsaurierfüße und Bau der Scheitelkämme: Neue Pterosaurierfunde aus den Solnhofener Schichten (Bayern) und der Crato-Formation (Brasilien). *Archaeopteryx* 18, 1-16.
- FREY E & TISCHLINGER H (2003) Am Puls der fliegenden Drachen. *Fossilien* 20, 234-240.
- GALL J-C & KRUMBEIN WE (1992) Weichkörperfossilien. *Fossilien* 9, 35-49.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten • Rudimente • Atavismen. Design-Fehler oder Design-Signale? *Studium Integrale. Holzgerlingen.*
- JUNKER R (2005a) Der Ursprung der Vögel – ein Update. *Stud. Int. J.* 12, 51-57.
- JUNKER R (2005b) Unerhört: Konvergenz eines Schlüsselmerkmals. *Stud. Int. J.* 12, 74-76.
- JUNKER R (2006) Gefiederte Dinosaurier – eine Fehldeutung? *Stud. Int. J.* 13, 33-34.
- MAYR G (2004) Ein Papageienschnabel-Dinosaurier mit „Borsten“ am Schwanz. *Natur und Museum* 134, 26-28.
- PEI-JI C (2001) Die Jehol-Lebensgemeinschaft/The Jehol Biota. In: SCHLEICH HH (Hg) *Fossile Schätze Chinas*, 39-52. Fuhlrott-Museum, Wuppertal.
- STEPHAN M (2005) Plattenkalk: Neue Hinweise auf rasche Entstehung und geologisch nicht überlieferte Biotope. *Stud. Int. J.* 12, 85-87.
- TISCHLINGER H (2002) Der Eichstätt *Archaeopteryx* im langwelligen UV-Licht. *Archaeopteryx* 20, 21-38
- TISCHLINGER H (2006) ... und Goldfuß hatte doch Recht! *Fossilien* 23, 245-253.
- TISCHLINGER H & FREY E (2001) „Mit Haut und Haar!“ – Flugsaurier-Neufunde mit Weichteilerhaltung. *Fossilien* 18, 151-158.
- TISCHLINGER H & FREY E (2002) Ein *Rhamphorhynchus* (Pterosauria, Reptilia) mit ungewöhnlicher Hauerhaltung aus dem Solnhofener Plattenkalk. *Archaeopteryx* 20, 1-20.
- TISCHLINGER H & UNWIN D (2004) UV-Untersuchungen des Berliner Exemplars von *Archaeopteryx lithographica* H. v. MAYER 1861 und der isolierten *Archaeopteryx-Feder*. *Archaeopteryx* 22, 17-50.
- VIOHL G (2000) Drachen der Lüfte – Entwicklung und Leben der Flugsaurier. Jura-Museum Eichstätt. München.
- WELLNHOFER P (1983) Solnhofener Plattenkalk: Urvögel und Flugsaurier. Museum beim Solenhofer Aktien-Verein. Maxberg.

## Tiktaalik – ein erstklassiges Bindeglied?

**Zusammenfassung:** Das im Frühjahr 2006 in der Presse gefeierte Fischfossil *Tiktaalik* weist neben typischen fischartigen Eigenschaften auch eine Reihe von Merkmalen auf, die kennzeichnend für Tetrapoden (= Vierbeiner) sind. Der Fund paßt daher grob in einen Übergangsbereich Fische – Vierbeiner. Wie gut diese Passung ist, wird anhand einiger wichtiger Merkmale kritisch diskutiert. Alternative, nicht-evolutionäre Deutungsmöglichkeiten der Fossilabfolgen im Bereich Oberdevon/ Unterkarbon werden kurz betrachtet.

Ein neues Bindeglied schickt sich an, Berühmtheit zu erlangen – *Tiktaalik roseae*, ein Fisch mit einigen Merkmalen, die typisch für Vierbeiner (Tetrapoden) sind. Anfang April wurde diese neue Fischgattung

in zwei ausführlichen Artikeln in *Nature* beschrieben (DAESCHLER et al. 2006, SHUBIN et al. 2006). Überreste mehrerer Exemplare wurden in der kanadischen Arktis auf der Insel Ellesmere gefunden; geologisch gehören die Fundschichten zum untersten Oberdevon (Unterfrasn). Erhalten sind Schädel, Halsbereich, Schultergürtel, Brustflossen, Rippen und ein größerer Teil der Wirbelsäule (Abb. 1). Die Tiere waren ca. 1,2-2,7 m groß, hatten einen flachen Körper und einen krokodilähnlichen Kopf und waren mit ihren scharfen Zähnen vermutlich gefährliche Räuber. Erik AHLBERG und Jennifer CLACK, zwei ausgewiesene Spezialisten für frühe Tetrapoden (Vierbeiner), halten es für möglich, daß der neue Fund eine ähnliche Bedeutung erlangen könnte wie der berühmte „Urvogel“ *Archaeopteryx* (AHLBERG & CLACK 2006, 747), und Neil SHUBIN kreierte anlässlich dieses Fundes den Begriff „fishopod“. Der Gattungsname *Tiktaalik* entstammt der Sprache der Inuit (Eskimos) und bedeutet „großer Fisch aus seichtem Gewässer“ in Anlehnung an den mutmaßlichen Lebensraum (s. u.); den Artnamen *roseae* verdankt der Fund einem anonymen Sponsor.

**Was macht diesen Fund so interessant?** *Tiktaalik* weist eine ausgeprägte Kombination aus eindeutig fischtypischen Merkmalen und typischen Tetrapodenmerkmalen auf. Fischartig sind die großen Kiemenhöhlen, die ausgeprägten Flossenstrahlen, die Schuppenhaut, der Unterkiefer und der Gaumen. Dagegen sind das verkürzte Schädeldach, der

Abb. 1: *Tiktaalik roseae* aus dem Oberdevon. (© Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Abdruck mit freundlicher Genehmigung von Ted DAESCHLER)



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 hinweisen. Die Forscher schließen aus der Anatomie der Brustflossen, daß sie ähnlich gebeugt und gestreckt werden konnten wie die Gliedmaßen der Landwirbeltiere. Damit war wahrscheinlich ein Kriechen auf dem Grund des Gewässers möglich, vermutlich auch ein Sich-Hochstemmen im Uferbereich und nach Meinung der Wissenschaftler auch kurze Landgänge. Kein Zweifel: *Tiktaalik* besitzt ein Merkmalsmosaik, das gut in einen Übergangsbereich zwischen Fischen und Vierbeinern paßt – hier geht ein Punkt an die Evolutionstheorie.

**Was nicht so gut paßt.** Daß Merkmale von *Tiktaalik* besonders hervorgehoben werden, die als „Übergangsmerkmale“ gedeutet werden können, ist legitim. Dennoch zeigt die Brustflosse insgesamt doch eher einen fischartigen Charakter (AHLBERG & CLACK 2006, 748). Ein Vergleich mit anderen Formen aus dem Übergangsbereich Fische – Vierbeiner macht dies deutlich. Bisher galt *Panderichthys* als tetrapodenähnlichster Fisch; dessen Flossen sind aber deutlich anders gebaut, ihrerseits aber nicht gut als Vorläufer für Tetrapodenextremitäten geeignet. Die Unterschiede zwischen *Tiktaalik* und gefingerten

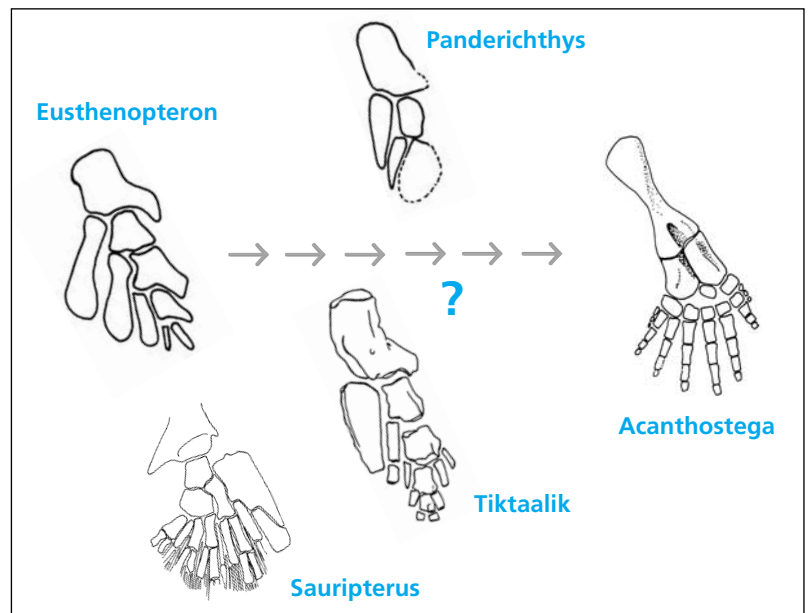


Abb. 2: *Panderichthys* und *Tiktaalik* eignen sich kaum als Übergangsformen zwischen *Eusthenopteron* oder anderen Fleischflossern und Tetrapoden (Vierbeinern) wie *Acanthostega*, da der Bau der Flossen einer solchen Interpretation entgegensteht. Die mehrstrahlige Extremität der Tetrapoden gilt als evolutive Neuheit und taucht abrupt im Fossilbericht auf. Eine Homologisierung zwischen der viergliedrigen Tetrapodenextremität und Flossenknöcheln von Fischen ist insgesamt nach wie vor unsicher (vgl. dazu die Diskussion von SHUBIN et al. 2006). Einige Merkmale der Extremitäten von *Tiktaalik* ähneln Rhizodontiden wie *Sauripterus*; SHUBIN et al. (2006) halten sie für „wahrscheinlich homoplastisch“, also konvergent entstanden (d.h. kein Erbe eines gemeinsamen Vorfahren). (Nach SHUBIN et al. 2006 und CLACK 2002)

Position entfernt ist (CLACK 2002, AHLBERG et al. 2005; zusammenfassend JUNKER 2004; 2006).

Nicht nur der Bau der Flossen, sondern auch der Schädelbau paßt insgesamt nicht in eine Reihe von tetrapodenähnlichen Fischen hin zu frühen Tetrapoden. Auch in dieser Hinsicht würde sich *Acanthostega* auf einer anderen „Schiene“ bewegen, wenn man die relevanten fossilen Gattungen in evolutionäre Abfolgen einfügen wollte (Abb. 3).

**Lebensraum.** Die Deutung von *Tiktaalik* als evolutionäre Übergangsform muß mit einigen Unbekannten leben, da die hinteren Teile des Tieres fossil nicht überliefert sind. Über den Bau des Beckens, der Hinterextremitäten und des Schwanzes veraten die Funde leider nichts. Daher kann auch die Lebensweise nicht sicher rekonstruiert werden. (Man sollte in diesem Zusammenhang nicht vergessen, daß lange vermutet wurde, daß die Quastenflosser ihre kräftigen Flossen zur Bewegung auf dem Grund genutzt haben könnten, bis Filmaufnahmen des „lebenden Fossils“ *Latimeria* diese Vermutung widerlegten.) Wie alle anderen oberdevonischen Vierbeiner und vierbeinerähnlichen Gattungen ist auch *Tiktaalik* zusammen mit Fischen eingebettet worden (DAESCHLER et al. 2006, 758). Vermutlich war er ein Beutelauerer im Uferbereich; die lange Schnauze war zum Schnappen nach Beute geeignet, und die beweglichen Extremitäten und der relativ bewegliche Halsbereich erlaubten in diesem Lebensraum eine entsprechende Wendig-

### Der Erwerb von Fingern würde eine erhebliche Umorganisation erfordern.

Gattungen wie *Acanthostega* sind erheblich (Abb. 2). AHLBERG & CLACK (2006, 748) weisen darauf hin, daß der Erwerb von Fingern, von *Tiktaalik* ausgehend, eine erhebliche Umorganisation („developmental repatterning“) erfordern würde. Der achtfingrige oberdevonische Tetrapode *Acanthostega* war höchstwahrscheinlich ausschließlich wasserlebend; seine Extremitäten waren relativ unbeweglich. Aus diesen Gründen eignet sich diese Gattung nicht als vermittelnde Form zwischen *Tiktaalik* und landlebenden Tetrapoden. Man kann es so sagen: *Tiktaalik* hatte deutlich andere „Übergangsmerkmale“ auf dem hypothetischen Weg zum Landleben als *Acanthostega*. Der Weg aufs Land konnte nicht über beide Formen zugleich führen, es sei denn, er wurde mindestens zweimal unabhängig durchlaufen, womit dann aber die Vierbeinigkeit nicht mehr als Schlüsselmerkmal (d. h. als Hinweis auf gemeinsame Vorfahren) gelten könnte, sondern konvergent entstanden wäre. Schon länger ist klar, daß auch das berühmte *Ichthyostega*, vor noch nicht langer Zeit die Ikone für den Übergang vom Wasser zum Landleben, deutlich von einer vermittelnden

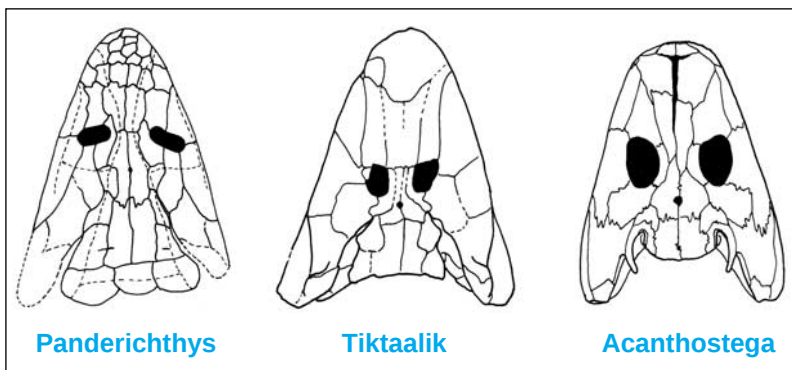


Abb. 3: Schädel von Panderichthys, Tiktaalik und Acanthostega. (Nach DAESCHLER et al. 2006)

keit. JUNKER (2004) diskutiert für andere Gattungen, daß es in Uferbereichen eine Vielfalt ökologischer Nischen gegeben haben könnte, „darunter möglicherweise auch (damalige) Lebensräume, die es in dieser Form heute nicht mehr gibt. Dieser Vielfalt könnte eine anatomische Formenfülle mit unterschiedlichen Konstruktions-Mosaiken des Kiemenapparats, der Extremitäten, der Wirbelsäule, des Schwanzes usw. entsprechen.“ In diesem Sinne kann möglicherweise auch *Tiktaalik* interpretiert werden, als Form, die für einen bestimmten (nicht mehr genau rekonstruierbaren Lebensraum) optimal konstruiert war.

**Übergang bisher schlecht belegt?** Etwas verwundert stellt man fest, daß Autoren und Kommentatoren *Tiktaalik* als langgesuchtes Bindeglied zwischen wasser- und landlebenden Wirbeltieren begrüßen. Hieß es nicht schon seit Jahrzehnten, die wesentlichen fossilen Belege für diesen Übergang seien gefunden worden? Nun aber schreiben AHLBERG & CLACK, bis vor kurzem sei die morphologische Lücke „frustrierend weit“ geblieben – trotz *Panderichthys*, *Acanthostega* und *Ichthyostega* und anderen overdevonischen Tetrapoden-Gattungen. Ähnlich meinen auch DAESCHLER et al. (2006, 757), daß die Verwandtschaft zwischen Tetrapoden und Fleischflossern (Sarcopterygier) zwar gut begründet, der Ursprung der wichtigen Tetrapodenmerkmale jedoch im Dunkeln verblieben sei. Und PENNISI (2006) stellt in ihrem Kommentar in *Science* fest, daß die bislang bekannten Fossilien entweder vornehmlich fischartig oder tetrapodenartig waren statt wirklich intermediär zu sein. Offenbar erlaubt erst die verbesserte Datenlage, den bisherigen Stand des Wissens weniger geschönt darzustellen.

**Schlußfolgerungen und alternative Deutung.** Zusammenfassend kann man sagen, daß *Tiktaalik* das Spektrum von Fischen mit tetrapodenartigen Merkmalen erweitert und in diesem Sinne einerseits einen Baustein für evolutionäre Übergangshypothesen darstellt. Die morphologische Lücke zwischen manchen Formen wird mit dem neuen Fund verkleinert. Andererseits wird nicht die Lücke zwischen den bisher nächststehenden fossilen Gattungen verkleinert (das wäre zwischen *Pander-*

*ichthys* und *Acanthostega*), sondern im Übergangsbereich Wasser – Land eine neue Mosaikform hinzugefügt. Das Merkmalsmosaik von *Tiktaalik* paßt gut zu einem im Uferbereich lauerrnden Räuber. AHLBERG & CLACK (2006, 748) schließen ihren 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. Außerdem weisen sie auf die markante Lücke zu den karbonischen landlebenden Tetrapoden hin (dazu siehe zusammenfassend JUNKER 2005).

Eine Reihe evolutionstheoretischer Probleme wird mit dem neuen Fund nicht verkleinert (s. CLACK 2002, 99-104, 129-138, zusammenfassend in JUNKER 2005). So sind die Selektionsdrücke, die zur Entstehung der Vierbeinigkeit bei den devonischen Formen geführt haben könnten, unklar. Es gibt einander widersprechende Argumente sowohl für eine Entstehung von Fingern und Tetrapodenextremität *im Wasser* als auch für deren Entstehung an Land, was ein sekundäres Wasserleben mancher Tetrapoden bedeuten würde. Die jeweiligen Argumente stellen beide Szenarien deutlich in Frage, woraus ein evolutionstheoretisches Dilemma folgt.

Die oberdevonischen/unterkarbonischen Formenabfolgen könnten anstelle eines evolutionstheoretischen Szenarios auch ökologische Zonierungen widerspiegeln. Oder es könnte sich um lokale Sukzessionen von Lebensgemeinschaften handeln, die jeweils durch Einwanderer aus anderen Gegenden abgelöst wurden, oder es handelt sich um eine komplexe Mischung aus beiden Aspekten (vgl. MILNER et al. 1986). Diese nicht-evolutionären Szenarien lassen unterschiedliche, sich mehr oder weniger widersprechende Merkmalskombinationen durchaus erwarten. Man kann sogar auf dieser Basis die Vorhersage treffen, daß mit der Zunahme an Funden die Widersprüche der Merkmalsverteilungen zunehmen werden und in evolutionstheoretischen Szenarien in wachsendem Ausmaß Konvergenzen angenommen werden müssen.

Reinhard Junker

## Literatur

- AHLBERG PE & CLACK JA (2006) A firm step from water to land. *Nature* 440, 747-749.  
 AHLBERG PE, CLACK JA & BLOM H (2005) The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Nature* 437, 137-140.  
 CLACK JA (2002) Gaining Ground. The origin and evolution of Tetrapods. Bloomington and Indianapolis.  
 DAESCHLER EB, SHUBIN NH & JENKINS FA (2006) A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature* 440, 757-763.  
 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.

MILNER AR, SMITHSON TR, MILNER AC, COATES MI & ROLFE WDI (1986) The search for early tetrapods. *Modern Geology* 10, 1-28.

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.

## Von komplex nach einfach: Flechtenbildner als Vorfahren freilebender Pilze

Symbiosen sind fein aufeinander abgestimmte Lebensgemeinschaften zwischen verschiedenartigen Organismen, von denen beide Partner profitieren. Ein sehr bekanntes Beispiel sind die Flechten, ein Zusammenschluß aus Pilz und Alge. Die Alge bildet durch Photosynthese mit Hilfe von Sonnenlicht Nährstoffe und dient dem Pilz damit als Lebensgrundlage; der Pilz bietet der Alge mineralische Stoffe, Lebensraum und Schutz vor Austrocknung, wodurch diese ihr sonst unzugängliche Lebensräume erschließen kann. Flechten können dadurch auch sehr unwirtliche Standorte wie nackte Steine besiedeln und sind in der Lage, extreme Temperaturen (von – 48 °C bis + 80 °C) zu überstehen.

Aus evolutionstheoretischer Perspektive ging man lange davon aus, daß freilebende, einfach strukturierte Pilze irgendwann die Fähigkeit zur Flechtenbildung erworben hätten, also die komplexere Lebensform das Ergebnis einer Höherentwicklung ist. Allerdings kam man vor ca. 10 Jahren mit Hilfe von molekularen Stammbäumen zu dem Ergebnis, daß Flechten mindestens fünfmal unabhängig voneinander entstanden sein müßten (vgl. *Studium Integrale Journal* 10, 2003, S. 40). Einige Jahre später hatte sich aufgrund der hohen biologischen Diversität und des gemischten Vorkommens flechtenbildender und nicht-flechtenbildender Arten in vielen verschiedenen Pilzordnungen bereits die Sicht durchgesetzt, daß Flechtenbildner vielfach unabhängig voneinander entstanden seien. Mittlerweile findet sich in der evolutionsbiologischen Literatur zu diesem Thema eine völlige Umkehr des ursprünglichen Paradigmas, nämlich daß nicht die komplexeren Organisationsformen aus einfacheren entstanden seien, sondern umgekehrt.

Einige Ergebnisse aus dem Jahre 2001 seien nachfolgend zusammengefaßt: 1. Wesentliche, nicht-flechtenbildende Linien des Pilzstamms der Ascomycota (>15000 Arten) werden von flechtenbildenden Vorfahren abgeleitet; unter den ersteren sind zahlreiche für den Menschen wichtige Antibiotika-Produzenten. 2. Der Erwerb der Fähigkeit

zur Flechtenbildung in diesem Pilzstamm (der die weitaus meisten Flechtenbildner überhaupt umfaßt) kam extrem selten vor, wohingegen sie häufig und unabhängig voneinander verloren ging. 3. Flechten müssen wesentlich früher entstanden sein, als früher angenommen.

Inwieweit diese Ergebnisse Paläontologen dazu bewegt haben mögen, genauer hinzuschauen, läßt sich schwer sagen. Tatsache ist, daß in späteren Publikationen auf verschiedene Weise ein hohes Alter der Flechten zutage gefördert wird: 2003 konnte mit Hilfe von Isotopenverteilungen gezeigt werden, daß es sich bei dem global verbreiteten Makrofossil *Spongiophyton minutissimum* aus dem frühen Devon, das aufgrund seiner Mor-

---

Nicht die komplexeren  
Organisationsformen sollen aus  
einfacheren entstanden sein,  
sondern umgekehrt.

---

phologie entweder für ein Moos oder für eine Flechte gehalten wurde, definitiv *nicht* um ein Moos handelt. Da dieser Organismus sich nun also als Flechte entpuppte, wurde vermutet, daß die Präsenz großer, globaler Flechtenpopulationen im unteren Devon einen massiven Einfluß auf die Bodenbildung terrestrischer Ökosysteme im Paläozoikum gehabt haben könnte. Aus dem Jahre 2005 stammt die Entdeckung flechtenartiger Fossilien in marinen Ablagerungen aus dem Präkambrium Südchinas, datiert auf 600 Millionen Jahre. Daraus wird evolutionstheoretisch geschlossen, daß es Symbiosen zwischen Algen und Pilzen schon vor der Entstehung der Gefäßpflanzen (d.h. im wesentlichen der Landpflanzen) gegeben haben mußte.

Auch die ursprüngliche Annahme einer Koevolution zwischen Algen und Pilzen aufgrund der intimen Ver„flechtung“ dieser symbiotischen Lebensform ist vom Tisch. Wegen signifikanter Unstim-