

for the divergent morphology of the knee joint and the distal epiphyseal suture in hominoids. *Folia Primatol.* 66, 82-92.

SANDERS WJ (1998) Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H-41. *J. Hum. Evol.* 34, 249-302.

STRAUS WL, Jr. (1962) Fossil evidence of the evolution of erect, bipedal posture. *Clin. Orthop.* 25, 9-19.

STRAUS WL, Jr. (1963) The classification of *Oreopithecus*. In: WASHBURN SL (ed) *Classification and human evolution*. Aldine, Chicago, pp 146-177.

SZALAY FS & DELSON E (1979) *Evolutionary history of the primates*. Academic, San Diego.

TARDIEU C & TRINKAUS E (1994) Early ontogeny of the human femoral bicondylar angle. *Am. J. Phys. Anthropol.* 95, 183-195.

Mosaikformen und Baukastensystem

Fossilien, die aus Zeiten stammen, in denen größere evolutionäre Übergänge erfolgt sein sollen, weisen oft keine intermediäre Merkmalsausprägung auf, sondern sind ein „Mischmasch definierender Merkmale vieler verschiedener Gruppen“. Mit dieser Feststellung beginnt Neil SHUBIN von der Universität von Pennsylvania einen Kommentar über einen neuen Fund eines fossilen Amphibs, der von Jennifer CLACK (1998) präsentiert wurde. Die neue Gattung vereinigt in sich Merkmale, die gewöhnlich drei verschiedenen Typen früher Tetrapoden (Vierbeiner, Landwirbeltiere) zugeordnet werden: Die Ausprägung des Schädeldachs paßt zu den Temnospondylen (Schnittwirbler), der Gaumen gleicht dem von Anthracosauriern (Steinkohlensaurier) und die Augenhöhle ist intermediär zwischen den rätselhaften Baphetiden (früher Loxomatiden) und der anderer Amphibien. Die besondere Merkmalskombination erlaubt es nicht, diesen Fund in eine lineare evolutionäre Abfolge zu stellen. Die mosaikartige Verteilung der Merkmale steht aber auch einer widerspruchsfreien Einordnung in einen Stammbaum entgegen. Die Annahme von Konvergenzen (unabhängige Entstehung gleichartiger Merkmale) ist unvermeidlich.

SHUBIN bemerkt weiter, daß die Situation, wonach die Entdeckung eines Fossils die phylogenetische Rekonstruktion eher erschwert als erleichtert habe, in jüngerer Zeit mehrmals auch in anderen Gebieten der Wirbeltierevolution aufgetreten sei. Beispielsweise wurden beim frühen Tetrapoden *Acanthostega* innere Kiemen entdeckt, und der devonische Fisch *Sauripterus* besitzt fingerartige Strukturen. Damit entfallen die bislang als typisch tetrapod interpretierten Merkmale des Fehlens von Kiemen und des Besitzes von Fingern. Eine ähnliche Entwicklung haben neue Funde früher Vögel und von Dinosauriern eingeleitet: Federn können nicht mehr als vogeltypisch gelten, ebenso wenig das Fehlen von Zähnen (vgl. dazu den Beitrag von ZIMBELMANN in dieser Ausgabe sowie die kritische Diskussion der frühen Vogelevolution in FEHRER & ZIMBELMANN [1998]).

Doch gleichzeitig werden die Erklärungsprobleme der Evolutionslehre größer. Denn die betref-

fenden Formen, die zunächst – ohne Bezugnahme auf Ursprungsvorstellungen – als Mosaikformen bezeichnet werden sollten (SHUBIN spricht von „cut and paste“), erlauben keine widerspruchsfreie Einordnung in Stammbaumschemata (s. o.). In allen genannten Fällen (frühe Amphibien, gefiederte Tiere) muß im evolutionstheoretischen Rahmen von einer mehrfachen Entstehung der betreffenden Strukturen ausgegangen werden – eine Konsequenz, die evolutionstheoretisch unerwartet ist. So soll der Übergang von Fischen zu Amphibien mindestens dreimal erfolgt sein. Evolutionsbiologen sehen sich vermehrt der Aufgabe gegenüber, die an sich schon unwahrscheinliche Entstehung komplexer Strukturen mehrfach erklären zu müssen.

„Wenn unabhängige Evolution
von Schlüsselmerkmalen verbreitet ist,
wie soll Phylogenese dann
rekonstruiert werden?“

Der gängige Hinweis auf „experimentelle Phasen“ der Evolution kann nicht als Erklärung gelten, weil damit keine Mechanismen des mehrfach unabhängigen Neuerwerbs angegeben werden (vgl. dazu die Diskussion in JUNKER (1996) bezüglich der Formenvielfalt früher Landpflanzen, die ebenfalls ausgeprägt mosaikartig verteilt ist). Wichtige Einsichten erhoffen sich die Biologen durch molekulare Studien. Der Mosaikcharakter der Fossilien könnte eine Widerspiegelung ähnlicher regulatorischer Gene sein, meint SHUBIN. Reguliert werden kann aber nur das, was schon da ist. Soll man also annehmen, daß die in den Fossilien zum Vorschein kommende Vielfalt in einem hypothetischen Vorläufer „gesammelt“ bereits vorlag? Im Grunde genommen nähert man sich mit solchen Überlegungen ideellen Bauplänen, die als „Baukästen“ für unterschiedliche Kombinationen dienen.

Nebenbei könnte sich, sollte die Entwicklung in

dieser Richtung weitergehen, ein grundlegender Wandel in phylogenetischen Rekonstruktionen einstellen: „Wenn unabhängige Evolution von Schlüsselmerkmalen verbreitet ist, wie soll Phylogenese dann rekonstruiert werden?“ fragt Neil SHUBIN. Die Orientierung an gemeinsamen abgeleiteten Merkmalen (Synapomorphien) könnte in die Irre führen. Darauf machte auch ADLER (1997) in seinem Beitrag über Evolution der Gliederfüßer (Arthropoden) aufmerksam. Es kann kein Zufall sein, daß auch in der ins Schwimmen geratenen Systematik der Gliederfüßer Hoffnungen auf Erkenntnisse der Molekulargenetik und Embryologie gesetzt werden. In einem gedachten Ur-Arthropoden könnte „ein beachtliches Arsenal an Gestaltungsmöglichkeiten vermutet werden, das vornehmlich durch Variation der Kontrollinstanz zur vorliegenden Formenfülle geführt haben könnte“ (ADLER 1997, 43). Schließlich sei noch die Vielfalt der ausgestorbenen karbonischen Lepido-

phyten (Schuppen- und Siegelbäume) erwähnt, die auf ähnliche Weise gedeutet werden kann (vgl. den Beitrag von JUNKER in dieser Ausgabe).

Reinhard Junker

Literatur

- ADLER M (1997) Neues zur Systematik der Arthropoden. Stud. Int. J. 4, 41-43.
 CLACK JA (1998) A new early Carboniferous tetrapod with a *mélange* of crown-group characters. Nature 394, 66-69.
 FEHRER J & ZIMBELMANN F (1998) Neues über alte Vögel. Stud. Int. J. 5, 31-33.
 JUNKER R (1996) Evolution früher Landpflanzen. Neuhausen-Stuttgart.
 JUNKER R (1999) Konvergenzen und komplexe Stammform: Zur Phylogenese der Bärlappbäume. Stud. Int. J. 6, 13-18
 SHUBIN N (1998) Evolutionary cut and paste. Nature 394, 12-13.
 ZIMBELMANN (1999) Sind Vögel Dinosaurier mit Federn? Stud. Int. J. 6, 3-7.

Über 150 Jahre altes Rätsel gelöst?

Spätestens seit im Jahr 1835 erstmals die bekannten *Chirotherium*-Fährten beschrieben worden waren, rätselte man über ihre Erzeuger. Zeitweise dachte man an gepanzerte Amphibien (FRAAS 1910, 191f.). Vor allem im Oberen Buntsandstein von Thüringen und Franken sind sie häufiger; dort wurden Sedimentfolgen nach ihnen benannt. Aber auch aus anderen Buntsandstein-Gebieten hat man sie hin und wieder beschrieben (HADERER et al. 1995, 7-11). Der Name *Chirotherium* = „Handtier“ rührt daher, daß die Fährten eine entfernte Ähnlichkeit mit einer menschlichen Hand haben. Wie man längst erkannt hat, handelt es sich bei dem nach außen, also seitenverkehrt (!) abgespreizten „Daumen“ in Wirklichkeit um die nach außen weisende (kleine) Zehe V eines Reptilienfußes (HADERER 1997, 102). Doch der geheimnisvolle Erzeuger der Trittsiegel blieb unbekannt (Abb. 1).

1992 wurden von einem Amateur-Paläontologen in Hardheim (bei Wertheim/Main) im Rötquarzit („Fränkischer Chirotheriensandstein“) des Oberen Buntsandsteins auf einer Fläche von etwa 15 x 6 Meter 10 Fährtenzüge von Reptilien gefunden und vom Staatlichen Museum für Naturkunde (Stuttgart) paläontologisch ausgewertet, darunter die längst bekannten Fährten-Arten *Chirotherium sickleri* und *C. barthii* sowie die seltene Art *Isochirotherium felenci*. Es konnte ermittelt werden, daß die Fährten-Art *C. sickleri* u.a. wegen der weitestgehend fehlenden vorderen Trittsiegel (HADERER et al.

1995, 12f.) auf einen etwa 1,50 Meter langen und „zumindest zeitweise, wenn nicht ständig aufgerichtet oder halbaufgerichtet auf den Hinterbeinen“ laufenden Saurier zurückzuführen ist. Schon 1989 waren bei Kilsheim (nahe Hardheim) im Rötquarzit Fährtenzüge von *C. barthii* entdeckt worden, die von einem etwas größeren, sich aber ständig vierfüßig fortbewegenden Saurier herrühren. Eine ca. 4 x 2 Meter große Platte mit solchen Fährtenabfolgen wurde am geologisch-naturkundlichen Wanderweg in Kilsheim am Parkplatz an der Straße von Kilsheim nach Bronnbach unter einer Überdachung aufgestellt (WILD 1998, 43).

Bereits länger war vermutet worden, daß die Fährten-Erzeuger zu den sogenannten Scheinkrokodilen (Rauisuchier) gehören könnten (vgl. EBEL et al. 1998, 15). Neben zahlreichen anderen Wirbeltierknochen und wenigen *Chirotherium*-Fährten fand 1989 ein anderer Amateur-Paläontologe bei Waldshut (Südschwarzwald) im Oberen Buntsandstein einige Skeletteile des Sauriers *Ctenosaurus*. Die extrem hohen Dornfortsätze der Rückenwirbel ähneln dem Skelettrest der bereits seit dem 19. Jahrhundert bekannten, geologisch etwas älteren Art *Ctenosaurus koeneni* aus dem oberen Mittel-Buntsandstein von Göttingen (KREBS 1969, 698-702; vgl. MÜLLER 1985, 496f.). Dazu kommt nun vor allem ein Darmbein (Ilium) mit einem besonderen Bau, das die Zuordnung zu den Rauisuchiern belegt. Die Artgleichheit der Waldshuter Knochen



Abb. 1: Vorder- und Hinterfußfährten des „Handtiers“ *Chirotherium* auf einer durch Abtrocknung aufgerissenen, ehemals schlammigen Oberfläche einer Buntsandsteinbank. (Aus STIER et al. 1989)