

Der Ursprung der Schildkröten

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn

Stand: 10. 10. 2011

Inhalt

Besonderheiten des Schildkröten-Bauplans

Phylogenetische Position der Schildkröten

Hypothesen zur Panzer-Entstehung

Zur Ontogenese des Panzers und die Carapaxfalte

Evolutionstheoretische Folgerungen

Genetische Studien

Folgerungen für die konkurrierenden Hypothesen der Panzer-Entstehung

Fossilfunde

Land oder Wasserschildkröten zuerst?

Odontochelys

Chinlechelys

Zusammenfassende Diskussion

Ontogenetische Befunde und die Bedeutung der Carapaxfalte

Molekulare Daten und der Fossilbefund

Einzigartige Merkmalskombinationen und Konvergenzen

Probleme des Umbaus

Ontogenese als Modell für Phylogenese?

Nichtevolutionäre Deutung der frühen Schildkrötenfossilien

Schnelle große Vielfalt

Schnelle weite geographische Verbreitung, kein Ausbreitungszentrum

Dank

Literatur

in ähnlicher Form als Zweiteiler veröffentlicht in:

Studium Integrale Journal 17 (2010), 21-28, 59-67.

Über den Ursprung der Schildkröten

Schildkröten haben einen sehr charakteristischen und zugleich ungewöhnlichen Bauplan. Ihre Stellung innerhalb der Wirbeltiere ist schwer bestimmbar. Die ältesten Fossilfunde könnten Hinweise auf Vorfahren geben, aber charakteristische Schildkröten-Merkmale finden sich auch bei den ältesten Schildkrötenfossilien. Bezüglich der Mechanismen der Entstehung des Schildkrötenbauplans bleiben viele Fragen offen.

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn

Besonderheiten des Schildkröten-Bauplans

Die Schildkröten besitzen den ungewöhnlichsten Bauplan unter den Reptilien. Mit ihrem zweiteiligen Panzer aus Carapax (Rückenpanzer) und Plastron (Bauchpanzer), die seitlich durch sogenannte „Brücken“ verwachsen sind, sind sie unverkennbar und deutlich verschieden von allen anderen Organismengruppen (Abb. 1). Aber

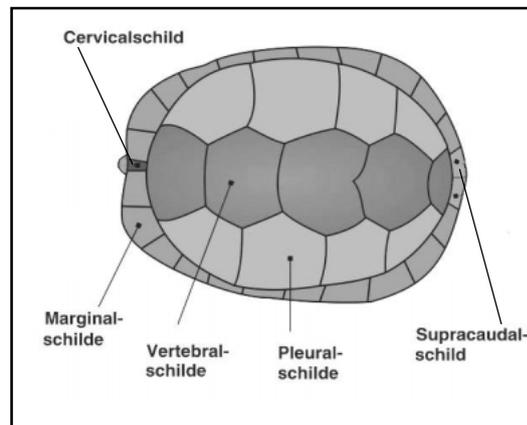


Abb. 1 Oben: Typischer Aufbau des Rückenpanzers (Carapax) von Schildkröten (GNU-Lizenz für freie Dokumentation). Unten: Sternschildkröte *Geochelone elegans*, Familie Testudinidae. (Foto: Joachim NEUMANN, fotolia.com)



nicht nur der Panzer ist einzigartig; auch viele andere Körperteile weisen Besonderheiten auf. So ist Atmung durch Bewegung des Brustkorbs wegen des starren Panzers nicht möglich, weshalb die Schildkröten ganz spezielle Atemtechniken und dafür besondere Muskulatur benötigen; dabei werden auch Bewegungen der Vordergliedmaßen eingesetzt (beschrieben z. B. unter <http://www.monta-n.net/sk/atem.html>). Ungewöhnlich ist auch die Lage des Schulterblatts; es befindet sich innerhalb des durch die Rippen gebildeten Brustkorbs – eine charakteristische Besonderheit des Schildkrötenskeletts (Abb. 2). Aufgrund dieser ungewöhnlichen Lage sind die Schildkröten die einzigen Wirbeltiere, bei denen die Beine unterhalb der Rippen gelegen sind (GILBERT et al. 2008, 2). Die Veränderungen des Skelettbaus korrelieren auch mit größeren Änderungen im Bau des Schädels, des Halses, der Muskeln der Körperachse, der Extremitäten und ihrer Gürtel und des Kopulationsapparats (GILBERT et al. 2001, 47; NAGASHIMA et al. 2005, 149, 150; NAGASHIMA et al. 2009).

Der Rückenpanzer besteht aus Hautknochen, die mit verbreiterten Rippen und Dornfortsätzen der Rückenwirbel verwachsen sind. Der Bauchpanzer ist vorne mit Teilen des Schultergürtels verschmolzen. Über der Knochenlage der Hautknochen befindet sich eine dünne, aber reichlich mit Blutgefäßen und Nerven versorgte Hautschicht. Darüber folgen Hornschilder, Gebilde der Oberhaut, die ähnlich wie die Knochenplatten angeordnet sind. Der Panzer fungiert in verschiedenen Arten als pH-Puffer, Reservoir für Wasser, Fett und Abfall sowie als Ort der Blutbildung (GILBERT et al. 2008, 1f.). Es gibt viele Variationen des Panzerbauplans, die hier nicht beschrieben werden sollen (siehe dazu <http://www.monta-n.net/sk/bewegung.html>).

Der Schädel ist anapsid gebaut, d. h. er besitzt keine Schläfenfenster (s. u.). Heutige Arten besitzen keine Zähne, ihre Kieferknochen sind mit scharfen Hornschneiden bedeckt.

Zusammenfassung

Schildkröten haben den ungewöhnlichsten Bauplan unter den Wirbeltieren. Er ist so verschieden von anderen Tiergruppen, dass über die taxonomische* Zuordnung keine eindeutige Aussage möglich ist. Nachdem morphologische* Merkmale eher Verwandtschaftsbeziehungen mit phylogenetisch* alten Gruppen unterstützten, wiesen neuere molekularbiologische Untersuchungen ab Ende der 1990er Jahre in eine neue Richtung, nämlich einer Verwandtschaft mit diapsiden Formen, die als abgeleitet gelten. Morphologische und molekulare Analysen passen nicht zusammen.

Über die Entstehung des hervorstechendsten Merkmals, den Panzer, werden unterschiedliche Hypothesen vertreten. Nach der *Transformationshypothese* entstand der Panzer allmählich aus Hautknochen durch Fusion mit den Rippen und Wirbelfortsätzen unter der Wirkung der natürlichen Selektion. Nach der *Emergenzhypothese* ist der Panzer dagegen zunächst unabhängig von Anpassungsprozessen durch Neuerschaltungen von Steuerungen und Entwicklungsmodulen, also durch Veränderungen in der ontogenetischen Entwicklung entstanden. Eine besondere Rolle spielt nach dieser Hypothese eine nur in der Ontogenese* der Schildkröten vorkommende Aufwölbung aus Ektoderm und Mesoderm, die sich oberhalb der Extremitätenknospe in Längsrichtung auf der Körperflanke bildet, die Carapaxfalte („carapacial ridge, CR). Beiden Hypothesen stehen schwerwiegende Probleme entgegen. Das Für und Wider der beiden Hypothesen wird erläutert.

In der Fossilüberlieferung erscheint der Schildkrö-

tenbauplan ziemlich abrupt. Neuere Fossilfunde könnten die Lücken zu anderen Tiergruppen verringern. Die in den Jahren 2008 und 2009 neu beschriebenen Gattungen *Odontochelys* und *Chinlechelys* werden im Rahmen der konkurrierenden Panzer-Entstehungshypothesen diskutiert. Diese beiden Gattungen besaßen Merkmale, aus denen Hinweise auf ihre hypothetische Evolution entnommen werden können. So besaß *Odontochelys* keinen verknöcherten Rückenpanzer, und der Panzer von *Chinlechelys* war sehr dünn und nur teilweise mit den Rippen verwachsen. Es ist aber in beiden Fällen nicht sicher, ob es sich dabei um phylogenetische Primitivmerkmale handelt. *Odontochelys* könnte auch eine spezialisierte wasserlebende Gattung gewesen sein. Und die fossilen Reste von *Chinlechelys* sind möglicherweise zu spärlich, um sichere Schlussfolgerungen zu erlauben.

Anschließend wird eine Reihe von Fragen zur Evolution der Schildkröten zusammenfassend diskutiert: Ontogenetische* Befunde und die Bedeutung der Carapaxfalte*, die uneinheitliche systematische Stellung der ältesten Fossilfunde, molekulare Daten und der Fossilbefund, einzigartige Merkmalskombinationen und Konvergenzen*, Probleme des Umbaus zum Panzer und die Ontogenese als fragwürdiges Modell für die Phylogenese*.

Abschließend werden kurz einige spekulative Ideen für die Möglichkeit einer nicht-evolutionären Deutung der Fossilüberlieferung der ältesten Schildkröten diskutiert.

GILBERT et al. (2001, 47) stellen zur Besonderheit des Schildkrötenbauplans fest: „Insgesamt enthält der Panzer über 50 Hautknochen, die es in keiner anderen Wirbeltierordnung gibt, und die Ausbildung dieser Knochenhülle erforderte umfangreiche Veränderungen des Vierfüßer-Bauplans. ... Der Hals, Schädel und Kopulationsapparat sind ebenfalls stark verändert.“

Die Einzigartigkeit des Bauplans wird auch daran deutlich, dass die systematische Stellung der Schildkröten schwer zu bestimmen ist. Der Grund dafür ist, dass nur wenige Merkmale Verbindungen zu anderen Amnioten*-Gruppen ermöglichen; es gibt zahlreiche Merkmalswidersprüche und Konvergenzen* (ZARDOYA & MEYER 2001, 193; LEE 1994, 63; LEE 2001; RIEPPEL 2000, 209). „Es ist kein Zufall, dass mehr als zehn verschiedene Gruppen früher Tetrapoden (Vierbeiner) als mögliche Vorfahren der Schildkröten identifiziert wurden“ (CHEREPANOV 1997, 155). Heutige Schildkröten sind einerseits stark abgeleitete* Reptilien, sie besitzen aber auch zahlreiche ursprüngliche (anzentrale*) Amnioten-Merkmale (ZARDOYA & MEYER 2001, 194). Sie sind somit auch in taxonomischer* Hinsicht markant

als eigenständige, für sich stehende Gruppe erkennbar.

Phylogenetische Position der Schildkröten

Da die Schildkröten keine Schläfenfenster besitzen, lag es nahe, sie als primär anapsid einzustufen (vgl. Abb. 4). Daher galten die Schildkröten als die einzigen Überlebenden unter den anapsiden Reptilien. Da die anapside Schädelform als ursprünglich gilt, wurde die Schildkrötenlinie bis vor gut einem Jahrzehnt entsprechend als alt und ursprünglich angesehen. Einige Autoren stellten die Schildkröten jedoch wegen auffälliger Gemeinsamkeiten im Beckengürtel und den Hinterbeinen mit den Lepidosauriern trotz fehlendem Schläfenfenster zu den Diapsiden (vgl. Abb. 5). Bis Mitte der 1990er Jahre schien sich ein Konsens einzustellen, dass die Schildkröten zu den Parareptilien zu stellen seien, als mutmaßliche Vorläufergruppe galten die Procolophoniden oder die Pareiasaurier (Abb. 3; LEE 1993; 1994; 1996; 1997; 2001; LAURIN & REISZ

Glossar

abgeleitetes Merkmal: Merkmal, das als „höherentwickelt“ eingestuft wird.

AER, Apikalfalte („apical ectodermal ridge“): Das körperferne Ende (Ektodermkappe) der Extremitätenknospe. Das Ektoderm an der Spitze der Knospe verdickt sich und bildet eine spezialisierte Struktur, die Apikalleiste oder Apikalfalte¹

Amnioten: Landwirbeltiere, deren Embryonen sich in einer mit Fruchtwasser gefüllten Amnionhöhle entwickeln.

anzestral: urtümlich, ursprünglich.

aquatisch: im Wasser lebend

biphyletisch: auf zwei unabhängigen Abstammungslinien, zweimal unabhängig entstanden

Carapaxfalte: Aufwölbung, die sich oberhalb der Extremitätenknospe in Längsrichtung auf der Körperflanke bildet (vgl. Abb. 7).

Duplikation: Verdopplung

Epithel: Deckgewebe

Expression, exprimieren: Ablesung und Nutzung der auf einem Gen niedergelegten Information.

juvenil: im Jugendalter

Konvergenz: gleichartige Entwicklung ähnlicher Strukturen und Funk-

tionen einzelner Organe nicht abstammungsmäßig verwandter Organismen.

Mesenchym: embryonales Bindegewebe

Morphologie: Lehre vom Bau und der Gestalt der Organismen.

Ontogenese: Individualentwicklung von der befruchteten Eizelle an.

orthologe Gene: Gene verschiedener Arten, die auf ein gemeinsames Vorläufergen zurückgeführt werden können.

Osteodermen: Hautverknöcherungen

Phylognese: Stammesgeschichte.

Schwestergruppen: Zwei Taxa (Gruppen), die auf eine nur ihnen gemeinsame Stammart zurückgeführt werden können.

Taxonomie: biologische Arbeitsrichtung, die die Mannigfaltigkeit der Organismen beschreibt, benennt und ordnet.

terrestrisch: auf dem Land lebend

Wnt-Signalweg: Einer der Wege, über die Signale weitergeleitet werden, durch die Zellen auf äußere Signale reagieren können.

nisse geführt, wonach die Schildkröten zu den als höherentwickelt geltenden diapsiden Formen (mit zwei Schläfenfenstern) zu rechnen sind (CAO et al. 2000; RIEPPEL & DE BRAGA 1996; ZARDOYA & MEYER 1998; 2001; WILKINSON et al. 1997; HEDGES & POLING 1999; REST et al. 2003; IWABE et al. 2005; HILL 2005). Nach neuerer Sicht gilt das Fehlen von Schläfenfenstern folglich als sekundär, das heißt die Schläfenfenster sind wieder verlorengegangen. Molekularen Studien zufolge sind die Archosaurier (Krokodile und Vögel) die heute lebende Schwestergruppe* der Schildkröten, während morphologische Daten Lepidosaurier (Brückenechsen, Eidechsen und Schlangen) als nächste Verwandte nahelegen (ZARDOYA & MEYER 2001, 193). Aber auch verschiedene molekulare Studien führten nicht zu einheitlichen Ergebnissen (ZARDOYA & MEYER 2001, 194, RIEPPEL 2008, 348; vgl. Abb. 6). Neuerdings sprechen vergleichende Daten der Embryonalentwicklung wieder dafür, dass Schildkröten eine alte Linie unter den Sauria sind (WERNEBURG & SANCHEZ-VILLAGRA 2009).

Wie in vielen anderen Fällen bestehen deutliche Merkmalswidersprüche zwischen molekularen Daten und morphologischen Befunden (vgl. RICHTER & SUDHAUS 2004; VALENTINE 2004, 32, 148) – entgegen oftmaliger Behauptungen einer guten Passung.

Wie in vielen anderen Fällen bestehen deutliche Merkmalswidersprüche zwischen molekularen Daten und morphologischen Befunden.

Die Schildkröten werden nun also als jüngste Gruppe unter den Reptilien angesehen. Untersuchungen der cDNA-Sequenzen einiger Laktat-Dehydrogenasen und α -Enolasen von MANNEN & LI (1999) lassen vermuten, dass die Schildkrötenlinie nach der Divergenz der Schuppenkriechtiere (Squamata) und Vögel abzweigte, womit die Schildkröten die späteste Reptilienlinie wären, die auf einen Vorfahren der Crocodylia innerhalb der letzten 200 Millionen Jahre zurückgeführt wird (MANNEN & LI 1999, 144). Verschiedene Untersuchungen führten zwar nicht zu einheitlichen Ergebnissen (s. o.), aber gemeinsam ist allen, dass die Schildkröten molekularen Studien zufolge eine relativ junge Linie innerhalb der Amnioten sein dürften. Das steht in Spannung zu paläontologischen Befunden, denn es wurden Fossilfunde gemacht, die bis zu 220 Millionen alt sind (s. u.). Aus der Obertrias (älter als 200 Millionen Jahre) sind mehrere Gattungen bekannt, die verschiedenen evolutionären Linien zugeordnet werden (vgl. z. B. GAFFNEY 1975). MANNEN & LI (1999, 147) ermittelten als Divergenzzeit für die Trennung der Alligatoren-

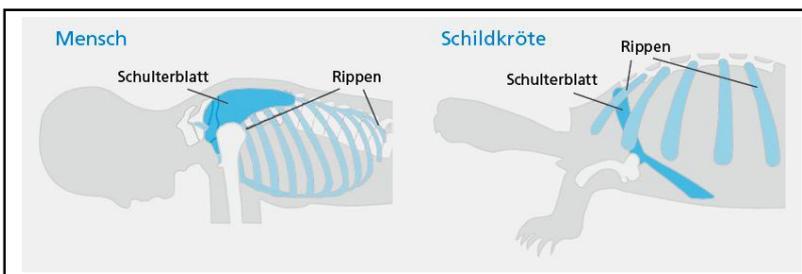
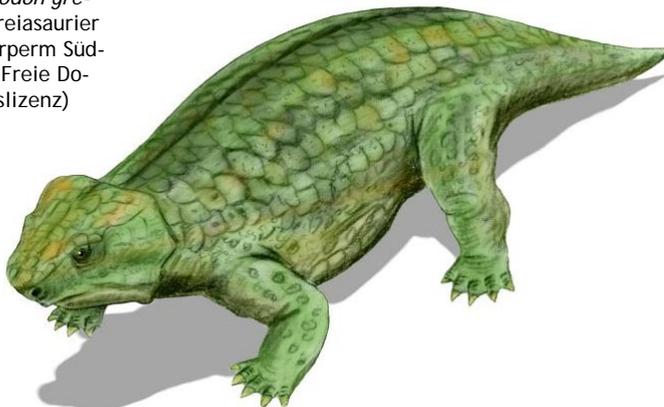


Abb. 2 Bei allen Landwirbeltieren befindet sich das Schulterblatt (Scapula) außerhalb des Brustkorbs, nur bei den Schildkröten ist es innerhalb der Rippen gelegen. (Nach scienceblogs.com)

1995; BENTON 2007, 245; RIEPPEL 2000; 2008), jedenfalls konnte man auf einige Merkmalsübereinstimmungen wie einen steifen Panzer und einen kurzen Körper sowie auf einige Ähnlichkeiten im Schädel, Wirbeln, Rippen, Gürtel und der Gliedmaßen verweisen (LAURIN & REISZ 1995, 168).

Neuere morphologische und vor allem molekulare Studien haben jedoch zu einer radikalen Neubewertung der Verwandtschaftsverhält-

Abb. 3 *Anthodon gregoryi*, ein Pareiasaurier aus dem Oberperm Südafrikas (GNU Freie Dokumentationslizenz)



und Schildkrötenlinie sogar nur $151,6 \pm 23,7$ Millionen Jahre, was einen deutlichen Widerspruch von molekularen Abschätzungen und dem Fossilbericht bedeutet.

Mit der Neuklassifizierung und den damit einhergehenden neuen Vorstellungen zur Phylogenie* müssen die bislang als Homologien interpretierten Merkmalsübereinstimmungen zwischen den Pareiasauriern und frühen Schildkröten gattungen wie *Proganochelys* als Konvergenzen neu interpretiert werden (vgl. LAURIN & REISZ 1995, 205f). Hier wird beispielhaft deutlich, dass Merkmalsübereinstimmungen an sich kein sicherer Führer für Verwandtschaftsverhältnisse sein können, sondern erst im Rahmen einer phylogenetischen* Hypothese entsprechend interpretiert werden können. Wegen der großen Bauplanunterschiede sind Vergleiche zwischen den Schildkröten und anderen Tiergruppen und daher der Nachweis von Homologien zudem oft schwierig (RIEPEL 2008, 345).

LYSON & GILBERT (2009, 134) fassen die Befunde zusammen: Sie halten anatomische Daten für möglicherweise irreführend, wenn es verbreitet Konvergenzen gibt, was bei den Schildkröten tatsächlich auch der Fall sei. Während einige Merkmale des Schädels für eine basale anapside Stellung der Schildkröten sprechen, tendieren mehrere andere Merkmale für eine Nähe zu den Diapsiden (vgl. Abb. 4). Molekulare Analysen hätten diesen Konflikt nicht gelöst. Sowohl mitochondriale Gendaten als auch Daten der Kern-DNA widersprechen beiden morphologischen Hypothesen und unterstützen stattdessen eine Verwandtschaft mit Archosauriern, was aber wiederum nicht durch morphologische Befunde unterstützt wird (vgl. auch LYSON et al. 2010 und WERNEBURG & SÁNCHEZ-VILLAGRA 2009).

Es ist vor diesem Hintergrund nicht verwunderlich, dass SCHEYER & SANDER (2007, 1885) feststellen, dass die phylogenetische Position der Schildkröten innerhalb der Amnioten eines der rätselhaftesten und kontroversen Probleme in der Wirbeltiersystematik sei (vgl. auch OHYA et al. 2005, 116).

Hypothesen zur Panzer-Entstehung

Bis vor kurzem konnte man bei Hypothesen zur Entstehung des Schildkrötenpanzers kaum auf Fossilfunde zurückgreifen. Aber auch ohne Fossilfunde stellte man Überlegungen an, wie der besondere Bau der Schildkröten entstanden sein könnte. Als ein Schlüssel zur Erklärung wurden und werden ontogenetische* Befunde angesehen, und neuerdings kamen auch Erkenntnisse in der Genetik hinzu, die helfen sollen, die Ent-

stehung des Schildkrötenbauplans zu verstehen. Darauf soll im Folgenden eingegangen werden.

Unter den Kennzeichnungen „transformistisch“ und „emergentistisch“ beschreibt RIEPEL (2009) zwei konkurrierende Hypothesen zur Entstehung der Schildkröten wie folgt:

Nach der *transformistischen* Sicht entstand der Panzer aus Hautknochen unter der Wirkung der natürlichen Selektion. Hautknochen gibt es bei vielen Arten, sie entstehen in tieferen Lagen der Haut. Bei den Schildkröten kam es nach dieser Hypothese zu einer Fusion von Hautknochen mit den Rippen und Wirbelfortsätzen.

Nach der *emergentistischen* Hypothese ist der Panzer dagegen durch Veränderungen in der ontogenetischen Entwicklung entstanden. Unabhängig von den Anpassungsprozessen, die durch die natürliche Selektion ausgelöst werden, bildete sich durch Neuerschaltungen von Steuerungen eine bisher nicht vorhandene Struktur. Man beachte hier die Verwendung des Begriffes „Emergenz“ („Auftauchen“). Damit ist eine aus den Vorbedingungen nicht ableitbare Neuheit zu verstehen; das kann man als „Überraschungseffekt“ bezeichnen. Dieses Verständnis ist typisch für den sogenannten Evo-Devo-Ansatz, wonach ein zufällig passendes, aber andersartiges Verschalten vorhandener Steuergene zu neuen Strukturen führen soll (vgl. JUNKER 2009).

Zur Entstehung des *Plastrons* (Bauchschild) gibt es keine vergleichbar ausformulierten Hypothesen wie zur Entstehung des Carapax. Nach KURATANI et al. (2011, 3) sind Ursprung und Homologie des Plastrons nicht gut verstanden und die Evolution des Plastrons bleibe rätselhaft (S. 9).



Abb. 4 Verschiedene Typen des Schläfenfensters bei Reptilien. Der Typ des Schläfenfensters dient zur Klassifikation. (Nach ROMER & PARSONS 1991)

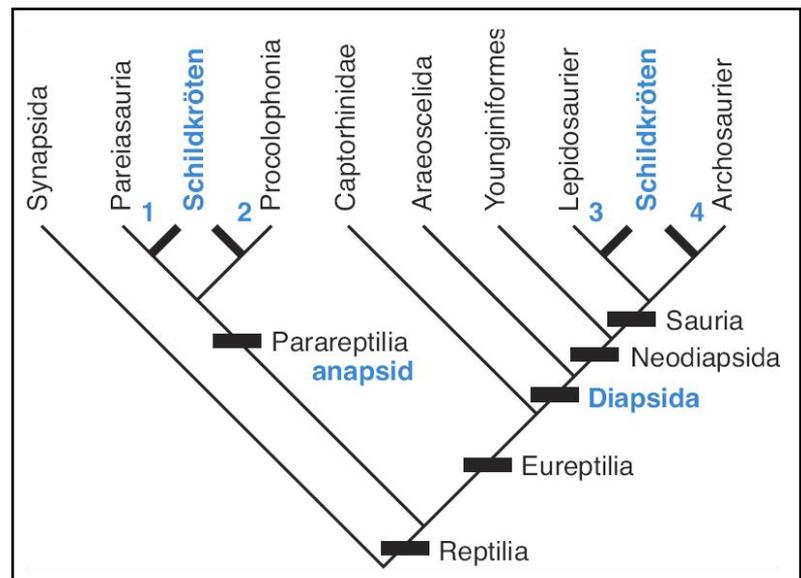


Abb. 5 Bis etwa Mitte der 1990er Jahre wurden die Schildkröten wegen ihres anapsiden Schädelbaus (vgl. Abb. 3) als Angehörige primitiver Reptilien betrachtet und zu den Parareptilia gestellt (Position 1 oder 2). Nach molekularen Studien müssen die Schildkröten jedoch zu den abgeleiteten Diapsiden gestellt werden, wobei die genaue Position unsicher ist (3 oder 4). (Nach RIEPEL 2008, verändert)

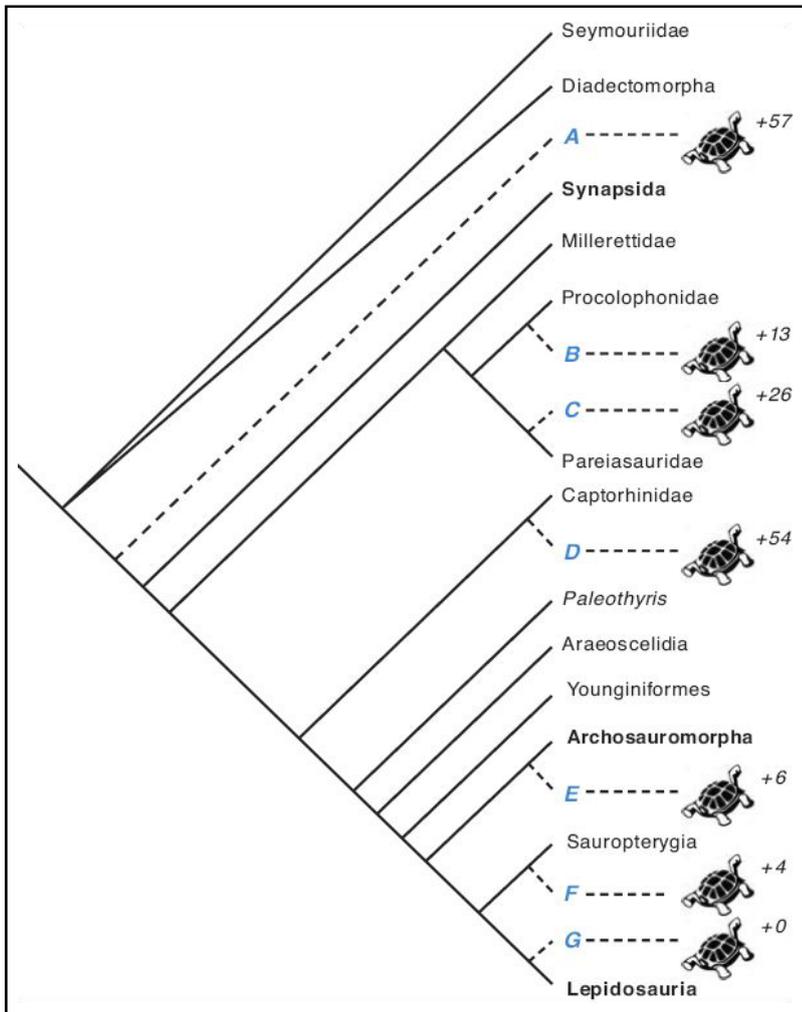


Abb. 6 Überblick über diskutierte alternative Hypothesen phylogenetischer Positionen der Schildkröten innerhalb der Amnioten (nach HILL et al. 2005). Taxa, die auch heute lebende Arten beinhalten, sind fett dargestellt. HILL et al. nutzten einen umfangreichen Datensatz aus morphologischen und molekularen Merkmalen von 80 Arten (insgesamt 370 Merkmale), fassten die Daten früherer Studien zusammen und ergänzten diese mit weiteren Daten. Die rechts angegebenen Zahlen geben an, wieviele zusätzliche evolutionäre Schritte gegenüber der sparsamsten Hypothese erforderlich sind.

Im Folgenden soll im Rahmen evolutionstheoretischer Vorstellungen dargestellt werden, welche Befunde jeweils für und gegen die beiden konkurrierenden Vorstellungen zur Entstehung des Carapax sprechen. Inwieweit die beiden geschilderten Szenarien zur Entstehung des Carapax realistisch sind, wird weiter unten diskutiert.

Zur Ontogenese des Panzers und die Carapaxfalte

Die Bildung des Schildkrötenpanzers hängt ontogenetisch eng mit der Ausbildung der „Carapaxfalte“ („carapacial ridge“, CR) zusammen, einer Aufwölbung aus Ektoderm und Mesoderm, die sich oberhalb der Extremitätenknospe in Längsrichtung auf der Körperflanke bildet (Abb. 7). Die CR ist eine einzigartige Struktur bei Amnioten (NAGASHIMA et al. 2007) und soll zu einer neuen Epithel*-Mesenchym*-Wechselwirkung geführt haben, die das Rippenwachstum beeinflusst (BURKE 1989, 365; BURKE 1991; GILBERT et al. 2001, 47; NAGASHIMA et al. 2007). Die ersten ontogenetischen Abfolgen – Bildung der Körperachse, der Somiten (Ursegmente) und der

Extremitätenknospen – sind bei den Schildkröten zunächst noch identisch mit denen anderer Tetrapoden (Vierbeiner). Erst wenn die Körperwand gebildet wird, weicht die Ontogenese deutlich bei der Entwicklung der Haut, der Wirbel und der Rippen ab (BURKE 1989, 372; RIEPPEL 2001, 991; KURAKU et al. 2005). Durch die Wechselwirkung mit der CR biegen die Rippen in eine andere Position ab, nämlich zur Seite. Dadurch positioniert sich der Schultergürtel innerhalb des Brustkorbs (Abb. 7). Die Rolle der CR zeigt sich darin, dass nach ihrer experimentellen Entfernung die Rippenbildung wie bei anderen Wirbeltieren verläuft (BURKE 1991; vgl. ROBERT 2002, 602f.; CEBRA-THOMAS 2005, 559). „Der CR ist für die Umlenkung der Zellwanderung verantwortlich und für die Ausrichtung der Schildkröten-Entwicklung entlang eines neuen Wegs“ (ROBERT 2002, 603).

Experimente von NAGASHIMA et al. (2007) zeigten allerdings, dass die CR nicht für die besondere *Lage* der Rippen, sondern nur für deren *fächerförmige Ausprägung* verantwortlich ist. Möglicherweise gilt dies aber nur für die von NAGASHIMA et al. untersuchte Art; die Methode der CR-Inaktivierung verlief bei ihren Versuchen anders als bei BURKE (1989). Die Autoren halten es auch für möglich, dass der Einfluss der CR auf das Wachstum der Rippen in einem früheren Stadium wirksam ist (NAGASHIMA et al. 2007, 2225). Die Funktion der CR scheint weniger weitreichend zu sein als früher angenommen (KURATANI et al. 2011, 6).

Die CR gilt trotz dieser Einschränkungen als eine Art Schlüssel-Organanlage, die eine notwendige Voraussetzung für die Bildung des ungewöhnlichen Schildkrötenbauplans darstellt. NAGASHIMA et al. (2007) bezeichnen sie als eine echte neue Struktur („genuinely novel structure“), die von den Somiten abgeleitet ist. KURATANI et al. 2011, 6) fassen zusammen: „Our current understanding of the CR, therefore, is that it does not simply function as an inducer of the turtle-specific rib growth pattern (axial arrest and lateral growth), but rather as the marginal growth center of the carapace, assisting the fan-shaped growth of the ribs. Nevertheless, the appearance of the CR and the axial arrest of the rib primordium are coextensive and these two phenomena are tightly linked to each other developmentally. Thus, we are tempted to assume that the CR and the axial arrest of the ribs are induced together by an as-yet unknown, identical upstream factor, or that the axially arrested ribs induce or maintain the CR, which further induces the fan-shaped growth of the ribs.“

Trotz der experimentell erforschten Zusammenhänge zwischen der Ausbildung der CR und dem Schildkrötenbauplan gelangen NAGASHIMA et al. (2007, 2226) zum Schluss, dass weitgehend Unkenntnis über die Faktoren besteht, die

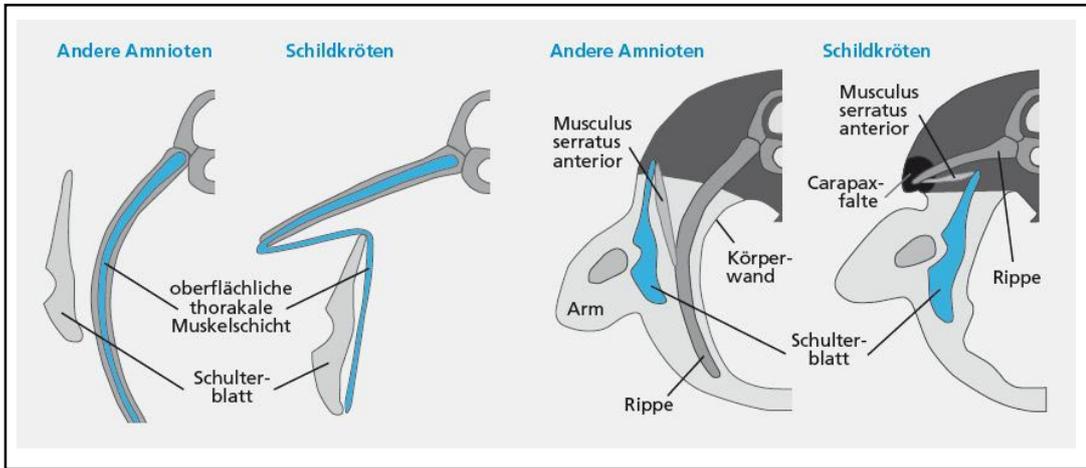


Abb. 7 Ungewöhnliche Lage des Schulterblatts und des Musculus serratus anterior bei Schildkröten im Vergleich zu anderen Amnioten (vgl. auch Abb. 2). Siehe rechts die Lage der Carapaxfalte (Näheres im Text). Der Musculus serratus anterior ist der vordere gezackte Muskel, er gehört zur tiefen Rückenmuskulatur. Mit „Körperwand“ ist die seitliche Körperwand des Brustkorbes gemeint. (Nach NAGASHIMA et al. 2009 und scienceblogs.com)

diesen besonderen Bauplan bewirken: „Wir verstehen immer noch nicht die wichtigsten Faktoren, die dem Bauplan der Schildkröten zugrunde liegen, nämlich die Faktoren, die zur rückenwärtigen Verschiebung der Rippen der Schildkröten führen.“ Dies ist zu bedenken, wenn man hypothetische Betrachtungen über die evolutionären Entstehungsmechanismen anstellt.

In einer neuen Studie beschäftigen sich NAGASHIMA et al. (2009) mit der Muskulatur, die bei der Bildung des Carapax beteiligt ist. Einige Beinmuskeln bilden im Zusammenhang mit der Bildung des Carapax spezifische Muskelansätze. NAGASHIMA et al. (2009, 193) erklären dies durch eine Heterotopie (räumliche Verschiebung), basierend auf Faltung und neuen Verknüpfungen. Obwohl der Panzer als evolutionäre Neuheit betrachtet werden könne, seien die muskulären Veränderungen nicht so radikal, dass sie die morphologischen Homologien der einzelnen Strukturen zerstören würden (NAGASHIMA et al. 2009, 195). Man kann also zwar eine Homologie der Bauelemente konstatieren, aber diese gehen dann im Schildkröten-Bauplan teilweise neue Verknüpfungen ein.

KURATANI et al. (2011, 6) stellen fest, dass die tieferen Muskeln, die Körperstamm und den Schultergürtel verbinden und früh Verbindungen eingehen, sich ontogenetisch im Laufe der Entwicklung nicht verändern, anders als die oberflächlichen Muskeln der Extremitäten, die ihre Verbindungen erst spät knüpfen und darin flexibler sind. Entsprechend würden die tieferen Muskeln den topographischen Änderungen bei den Schildkröten folgen und ihre Lage sei konserviert, während die oberflächlichen Muskeln diesbezüglich deutliche Änderungen erfahren hätten.

Evolutionstheoretische Folgerungen

Aufgrund ihrer Schlüsselrolle in der ontogenetischen Bildung des Panzers wird der Entstehung

der CR auch eine Schlüsselrolle in der phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Entstehung des Panzers zugewiesen (BURKE 1989, 365). Von besonderer Bedeutung ist dabei, dass die CR histologische (gewebliche) Ähnlichkeiten (Homologien) mit der Extremitätenknospe („apical ectodermal ridge“, AER) aufweist (NAGASHIMA et al. 2007). Diese Ähnlichkeit motivierte die Hypothese, dass die CR und im Gefolge ihrer Entstehung der Panzer durch eine Art „Mega-Duplikation“ der Extremitätenknospe entstanden sein könnte. „Mega-Duplikation“ bedeutet, dass mehrere vernetzte Gene oder ganze Bauteile verdoppelt und neuen Aufgaben zugeführt werden.

Dies würde eine große Veränderung in der frühen Embryonalentwicklung erfordern. RIEPPEL (2001, 987) schreibt dazu: „Die Evolution der hochgradig abgeleiteten Anatomie der ausgewachsenen Schildkröten ist ein Paradebeispiel eines makroevolutiven Ereignisses, das durch Veränderungen in der frühen Embryonalentwicklung ausgelöst wurde. Eine frühe ontogenetische Abweichung kann ein Muster morphologischer Veränderungen verursachen, das nicht mit Szenarien einer gradualistischen, schrittweisen Umbildung vereinbar ist“ (RIEPEL 2001, 987). Eine schrittweise Entstehung hält RIEPEL in diesem Szenario aus konstruktiven Gründen für ausgeschlossen, denn die Rippen können nur entweder unterhalb oder oberhalb des Schulterblatts lokalisiert sein (vgl. Abb. 2 und 7), daher seien die beiden Möglichkeiten ihrer Positionierung nur sprunghaft veränderbar. Die Entstehung durch eine Mega-Duplikation soll eine schnelle Evolution plausibel machen.

Ähnlich argumentiert auch BURKE (1989, 376): „Eine Zunahme der relativen Größe und des Einflusses des induktiven Feldes unter einer durchgängigen Hautverdickung resultierte in einer Struktur, die der Extremitätenknospe ähnelt. ... Die mechanistischen Ähnlichkeiten dieser Wechselwirkungen während der Entwicklung weisen darauf hin, dass neue Formen durch geringe Änderungen eines konservierten Sets

von Entwicklungsregeln hervorgerufen werden können.“

Die Hypothese der Mega-Duplikation ist eine typische Konsequenz aus dem Evo-Devo-Ansatz, wonach geringfügige Änderungen in der Ontogenese sollen umfangreiche Bauplanänderungen hervorrufen können. „Die Evolution des einzigartigen Umbaus der Achsen-Elemente der Schildkröten in einen Carapax resultierte nicht einfach aus einer Anfügung neuer Elemente in der späten Ontogenese. Vielmehr erforderte sie eine umfangreiche Neuordnung der Grundelemente des sich entwickelnden Wirbeltierskeletts“ (BURKE 1989, 364f.).

Die Hypothese einer Duplikation des AER wird durch die Nutzung identischer Gene in der CR und der AER unterstützt, ihr stehen allerdings auch einige bedeutende genetische Unterschiede zwischen der CR und der AER entgegen. Darauf wird im Folgenden eingegangen.

Genetische Studien

Verschiedene genetische Studien wiesen nach, dass in der CR zahlreiche Gene in einem spezifischen Muster exprimiert (abgelesen und genutzt) werden, die sonst auch anderweitig in der Entwicklung genutzt werden; eine Beobachtung, die mittlerweile oft gemacht wurde. Die Mehrfachnutzung („Kooption“) derselben Gene in verschiedenen Zusammenhängen ist weit verbreitet. KURAKU et al. (2005) fanden als CR-spezifische Gene *LEF-1*, *APCDD1*, *CRABP1* und *Sp5*, die alle ortholog* mit anderweitig vorkommenden Wirbeltiergenen sind, deren Regulation sich aber spezifisch in der Schildkrötenlinie geändert hat. Weiter gibt es Hinweise, dass der Wnt-Signalweg* die Entwicklung des Carapax auslöst und für diesen Zweck rekrutiert wurde (KURAKU et al. 2005). OHYA et al. (2005) entdeckten eine Schildkröten-spezifische Expression einiger Hox-Gene. Auch hier werten die Autoren die Befunde so, dass nicht die Hox-Proteine an sich für die Ausbildung des spezifischen Bauplans der Schildkröten verantwortlich sind, sondern ihre *Regulation* (OHYA et al. 2005, 116). Zur Sicherung dieses Ergebnisses seien aber weitere Studien nötig. Das Homeobox-Gen *Msx1* spielt eine Rolle bei der Hautverknöcherung des Carapax; dieser Vorgang ähnelt der Verknöcherung der Hautknochen des Schädels bei Maus und Hühnchen, wo *Msx1* auch beteiligt ist (KURAKU et al. 2005; vgl. VINCENT et al. 2003).

LOREDO et al. (2001) und KURAKU et al. (2005) fanden allerdings heraus, dass es in der Genexpression* der AER und CR wichtige Unterschiede gibt. Beim Hühnchen wird *Fgf10* (fibroblast growth factor) im frühen Mesenchym der Beinanlage exprimiert, das resultierende Protein induziert seinerseits FGF8 im AER, um den Aus-

wuchs der Extremitätenknospen zu initiieren. Im CR ist FGF8 jedoch abwesend. Die Abwesenheit von FGF8 im CR ist ein ernsthaftes Problem für die Hypothese von der Ableitung des CR durch Duplikation des AER, weil FGF8 zu den zentralen funktionalen Elementen der Extremitätenentwicklung gehört. Somit sind in der CR andere molekulare Kaskaden beteiligt, die nicht in der Ontogenese der Beine vorkommen (KURAKU et al. 2005, 3f.).

WAGNER & LYNCH (2010, R50) stellen neuerdings fest, dass durch detaillierte genetische Studien keine „Schlüssel-Regulationsgene“ im CR nachgewiesen werden konnten, die für die Extremitätenknospe charakteristisch sind, was eher für eine *de novo*-Entstehung des Gen-Regulations-Netzwerks der CR spreche als für eine Übernahme eines bestehenden Netzwerks. Andererseits berichtet MOUSTAKAS (2008), dass ein Vergleich der Regulationsgene der frühen Anlagen des Carapax, der Wirbeltierextremität und der Wirbelsäule zeige, dass „Schlüssel-Gen-Netzwerke“ bei der Entwicklung des Schildkrötenpanzers übernommen wurden.

Insgesamt ist eine Kooption der kompletten Steuerungskaskade des AER im CR als Erklärung der CR-spezifischen Gene also problematisch, wenn nicht ausgeschlossen. Es müssen demzufolge weitere tiefgreifende ontogenetisch relevante Änderungen postuliert werden, die den schwer verständlichen Verlust von FGF8 kompensieren und die die weiteren Unterschiede erklären können. (Einen Überblick über genetische Studien zur Carapaxfalte geben GILBERT et al. [2008, 5].)

Folgerungen für die konkurrierenden Hypothesen der Panzer-Entstehung

Die Bedeutung des CR für die Bildung des Panzers und die Ähnlichkeiten mit der AER können *unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen* als Argument für die Emergenzhypothese RIEPPELS gewertet werden. Die CR könnte als eine Mega-Duplikation der AER mit einigen anschließenden Veränderungen interpretiert werden. Aufgrund der vorhandenen Ähnlichkeiten von CR und AER ist ein schrittweiser Aufbau des CR (bzw. ein „Nachbau“ gleichsam nach dem Vorbild der AER) im Sinne der Transformationshypothese schwer verständlich. Denn wenn (nach der Transformationshypothese) Hautknochen allmählich vergrößert werden und mit den verkürzten und sich auffächernden Rippen und Wirbeln verwachsen, ist nicht zu erwarten, dass sich dabei eine CR mit Ähnlichkeiten zur AER bildet, dafür können kaum irgendwelche Gründe plausibel gemacht werden. Diese Ähnlichkeiten sehen schon eher nach einer „Kopie“ aus.

RIEPEL (2008, 347) ist der Auffassung, dass das gradualistische Szenario des Transformismus die morphologische Komplexität des Schildkrötenpanzers nicht erkläre, aber auch durch die Ontogenese der Schildkröten nicht unterstützt werde, die keine Anzeichen einer rückwärtigen Verschiebung des Schultergürtels erkennen lasse.

Vorerst fehlt noch die Basis, phylogenetische Hypothesen zur Entstehung des Panzers genauer prüfen zu können.

Andererseits ist die emergente Entstehung sehr problematisch: Wenn die CR wirklich durch eine Mega-Duplikation (mit nachfolgenden weiteren Veränderungen) entstand, ist unklar, weshalb mit FGF8 ein zentrales funktionales Steuerelement ohne Konsequenzen im Verlauf der Evolution aussortiert werden konnte (s. o.). In allen Fällen bleibt die Frage nach den *Mechanismen der Rekrutierung sowie der Einfügung* der CR-spezifischen Genkaskaden in den neuen Entwicklungszusammenhang offen, erst recht, wenn ein ganzer Komplex rekrutiert worden sein soll. Das würde viele Abstimmungen in den neuen genetischen und ontogenetischen Kontexten erfordern. Mit Begriffen wie „Kooption“ und „Rekrutierung“ wird nur ein *vergleichend-biologischer Befund* – nicht der evolutionäre Prozess selbst! – beschrieben, konkret die Nutzung derselben Gene in verschiedenen Zusammenhängen. Wie die Schritte zu deren zusätzlicher Verwendung in einem neuen Kontext im Einzelnen ablaufen, bleibt unbeantwortet, also wie neue Gene in neuen Zusammenhängen detailliert eingebunden werden, damit sie u. a. neue Regulationsfunktionen übernehmen können. Die bisherigen genetischen Studien (s. o.) haben gezeigt, dass allein die ontogenetischen Verhältnisse hochkompliziert sind. NAGASHIMA et al. (2007, 2220) kommen zum Schluss: „Daher bleiben die Funktion der CR-spezifischen Gene und ihre Regulation, die den Mechanismus der Entwicklung des CR erklären könnten, rätselhaft.“ Damit aber fehlt vorerst die Basis, phylogenetische Hypothesen zur Entstehung des Panzers genauer prüfen zu können. Solange die ontogenetischen Abläufe noch „rätselhaft“ sind, kann der evolutive Werdengang erst recht nicht als geklärt betrachtet werden.

Fossilfunde

Bis vor wenigen Jahren gab es keine guten fossilen Hinweise auf mögliche Schildkröten-Vorfahren. Der Schildkröten-Bauplan erschien fossil ohne dokumentierte Bindeglieder; vermittelnde Formen fehlten unabhängig von der syste-

matischen Stellung der Schildkröten. Schildkröten besaßen von Beginn ihrer Fossilüberlieferung an ihren typischen Bauplan (GILBERT et al. 2008), wenn auch die bis vor kurzem ältesten bekannten Gattungen *Proganochelys* und *Proterochersis* eine Reihe sogenannter Primitivmerkmale aufwiesen, so im Bau des Schädels, durch den Besitz von Gaumenzähnen oder durch den Besitz von Stacheln am Hals und am Schwanz (PRITSCHARD 2008, 47f.; BENTON 2007, 245ff.). Sie schützten ihren Kopf nicht durch Rückziehen in den Panzer (Halswender oder Halsberger), sondern mit Nackenstacheln oder mit einem Fortsatz des Carapax. Der Carapax von *Proganochelys* war jedoch im Wesentlichen gebaut wie der heutiger Schildkröten und das Plastron nahezu identisch mit dem vieler moderner Halswender-Schildkröten (PRITSCHARD 2008, 46f.). *Proganochelys quenstedti* (2. Stubensandstein; Löwenstein-Formation; ca. 212,5 Millionen Jahre und unterer Knollenmergel; Trossingen-Formation; ca. 206 Millionen Jahre) und *Proterochersis robusta* (1. Stubensandstein; Löwenstein-Formation; ca. 214 Millionen Jahre; FRAAS 1913) waren bis zum Jahr 2008 die ältesten bekannten fossilen Schildkröten.

Land oder Wasserschildkröten zuerst?

Bis vor kurzem wurde eine Entstehung der Schildkröten im Wasser als wahrscheinlicher angesehen als eine Entstehung auf dem Land (z. B. LUCAS et al. 2000, MAISCH 2009). JOYCE & GAUTHIER (2004) meldeten aufgrund der Proportionen der Extremitäten von zweien der ältesten fossilen Gattungen, *Proganochelys* und *Palaeochersis*, Bedenken gegen eine Entstehung im Wasser an und plädierten für eine Entstehung auf dem Land. Diese Sichtweise schien sich durch eine Untersuchung der Knochenfeinstruktur ihrer Panzer im Vergleich mit heutigen Landschildkröten zu bestätigen (SCHEYER & SANDER 2007). Nach den von SCHEYER & SANDER (2007) und JOYCE & GAUTHIER (2004) vorgelegten Befunden konnten die Schildkröten nicht semiaquatisch, sondern mussten als Landtiere begonnen haben. Denn ihre Panzer waren ähnlich gebaut wie die Panzer heutiger Landschildkröten, und ihre Extremitätenproportionen passen am ehesten zu Landschildkröten. Auch aufgrund phylogenetischer Analysen spricht nach JOYCE (2007) einiges für eine terrestrische* Entstehung der Schildkröten. Schon früh in ihrer Geschichte nahmen danach die Schildkröten einen semiaquatischen und schließlich auch voll aquatischen und sogar einen sekundär terrestrischen Lebensstil an (SCHEYER & SANDER 2007, 1892; vgl. auch die Diskussion bei LYSON & GILBERT [2009]).

Im Jahr 2008 wurden zwei neue bedeutende Fossilfunde gemacht. Sie sollen zunächst be-

schrieben und anschließend bezüglich ihrer Bedeutung für die aufgeworfenen Fragen der Entstehung auf dem Land oder im Wasser und des Modus der Entstehung der Schildkröten (transformistisch oder emergentistisch) bewertet werden.

Odontochelys

LI et al. (2008) berichten von Fossilfunden einer Schildkröte, die einen Zwischenschritt in der Evolution des Panzers dokumentieren soll. Die neue Art *Odontochelys semitestacea* (Abb. 8) wurde in Schichten in der südwestchinesischen Provinz Guizhou in Küsten-Ablagerungen entdeckt, die mit datierten 220 Millionen Jahren noch etwas älter sind als die bislang älteste Schildkröte *Proterochersis* (ca. 214 Millionen Jahre; s. o.). Der Artnahme bedeutet sinngemäß „Halbpanzerschildkröte mit Zähnen“, womit zwei wesentliche Unterschiede zu heutigen Schildkröten angedeutet sind.

Abb. 8 *Odontochelys semitestacea*, specimen number IVPP V13240. Foto: Mr. Wei GAO, Abdruck mit freundlicher Genehmigung von Chun LI.



Zum einen waren Ober- und Unterkiefer des Tieres bezahnt und hatten keine schnabelartigen Kieferleisten wie heutige Schildkröten. Zum anderen war zwar der Bauchpanzer (Plastron) des etwa 40 cm großen Tieres voll entwickelt, der Rückenpanzer (Carapax) bestand aber nur aus Neuralplatten; die rückenseitigen Rippen waren lediglich verbreitert. Hautknochen 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.

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). NAGASHIMA et al. (2009) vermuten, dass in *Odontochelys* die Carapaxfalte* („carapacial ridge“, CR) nur an der Seite des Körperstamms ausgebildet und am vorderen und hinteren Ende unvollständig war. Erst deren Vervollständigung bewirkte das veränderte Rippenwachstum. LI et al. (2008) stellen demnach die Hypothese auf, dass sich der Schildkrötenpanzer in zwei Etappen gebildet hat, zuerst das Plastron, danach der Carapax, während man bislang davon ausgegangen war, dass sich beide Panzerteile zusammen entwickelt hätten (MAISCH 2009, 201). Entsprechend soll sich die CR in zwei Etappen gebildet haben (NAGASHIMA et al. 2009, 196). Im Wasser wäre eine solche Abfolge insofern plausibel, als ein Bauchpanzer vor Feinden von unten (vor lauernden Räubern) schützen konnte, während ein Schutz von oben weniger erforderlich gewesen wäre.

Bei *Odontochelys* liegt das Schulterblatt vor dem ersten Rippenpaar, was einem ontogenetischen Stadium der heutigen Schildkröte *Pelodiscus* entspricht (NAGASHIMA et al. 2009). Dies kann als Indiz dafür gewertet werden, dass *Odontochelys* als Übergangsform passen würde.

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. Zusammengefasst spreche das für die alternative Interpretation, dass ein Carapax doch ausgebildet gewesen sei, jedoch einige seiner Teile nicht verknöchert gewesen seien. Diese Interpretation von *Odontochelys* führe zur Möglichkeit, dass

dessen Panzer nicht primitiv, sondern stattdessen eine spezialisierte Anpassung durch einen sekundären Verlust gewesen sei (REISZ & HEAD 2008, 451), also keine Ausprägung, die einem frühen Ontogenesestadium entspricht. Eine Reduktion der Hautknochen ist bei wasserlebenden Schildkröten verbreitet; die Deutung einer Spezialisierung passt also zum vermutlichen Lebensraum von *Odontochelys* im küstennahen Wasser. Diese Ausprägung könne durch ein Stehenbleiben der Entwicklung auf einem jugendlichen Stadium (sog. Pädomorphose) zustande gekommen sein. Eine schwache Panzerung kommt bei vielen fossilen und rezenten Formen des Meeres und des Süßwassers vor (MAISCH 2009). Wegen eindeutiger Merkmale des Erwachsenenalters, der Körpergröße und Fusion von Fußwurzelementen „ist auszuschließen, dass die zwei Fossilien Jungtiere waren“ (MAISCH 2009, 201).

Allerdings passt die Bezahnung, die evolutivonstheoretisch als ursprüngliches Merkmal gelten muss, nicht ohne weiteres zu dieser Deutung. Denn wenn *Odontochelys* als eine spezialisierte Schildkrötenart interpretiert wird, wäre eher zu erwarten, dass sie wie die anderen Schildkröten Hornplatten statt Zähne besitzt. Außerdem gelten das Basipterygoidgelenk zwischen Gaumen und Hirnschädelbasis, das den Gaumen wie bei *Proganochelys* beweglich machte, und die Flügelbeine (Pterygoide) im Gaumenbereich mit vermutlich ausgebildeten Querfortsätzen, die bei *Proganochelys* reduziert sind, als Primitivmerkmale.

Merkmale können jedoch auch mosaikartig kombiniert sein; eine spezialisierte wasserlebende Art kann bezahnt gewesen sein. Einerseits ist der Rückenpanzer von *Odontochelys* mit keinen frühontogenetischen Stadien heutiger Schildkröten vergleichbar und sein Bau weicht von dem anderer aquatischer* Schildkröten ab. Andererseits ist das Plastron von *Odontochelys* gut verknochert und „lässt sich nicht von dem anderer Schildkröten unterscheiden“ (MAISCH 2009, 201). Die Rippen sind wie bei heutigen Schildkröten nicht ventral stark gebogen, sondern seitwärts abgehend und verkürzt. Wird das Fehlen des Carapax bei *Odontochelys* als ursprünglich interpretiert, stellt sich die Frage nach den Selektionsdrücken, die die Entstehung einer Vorstufe des Carapax wie z. B. seitwärts stehender Rippen begünstigen konnten. Im Falle einer sekundären Rückbildung erübrigt sich diese Frage, da sich ein Verlust viel leichter ereignen kann als ein Neuerwerb.

Wie bei der ebenfalls obertriassischen voll gepanzerten Gattung *Proganochelys* ist das Schädeldach anapsid (kein Schläfenfenster), obwohl – wie bereits ausgeführt – nach phylogenetischen Studien die Schildkröten zu den Diapsiden zu stellen sind, womit das Fehlen der Schädelfen-

ster als sekundär zu deuten ist. Dass bereits die ältesten Schildkrötenfunde einen anapsiden Schädelbau haben, passt nicht zur phylogenetischen Stellung als späte Amnioten-Linien. „Die Fossilien geben damit nach wie vor den Befürwortern einer Abstammung der Schildkröten von primär anapsiden Vorfahren Schützenhilfe“ (MAISCH 2009, 201). Insgesamt besitzt *Odontochelys* also ein Merkmalsmosaik, das nicht leicht in ein stammesgeschichtliches Schema eingeordnet werden kann. Wie in vielen anderen Fällen auch zeigt sich, dass Mosaikformen nicht ohne weiteres als evolutive Übergangsformen interpretierbar sind.

Die alternative Interpretation der Befunde durch REISZ & HEAD würde die Frage nach dem Ursprung der Schildkröten unverändert offen lassen und sogar verschärfen: Denn demnach wäre ausgerechnet eine spezialisierte Form die bislang älteste. Die Funde von *Odontochelys* machen auch beispielhaft deutlich, wie schwierig die Interpretation fossiler Funde ist.

Zur Frage, ob Schildkröten auf dem Land oder im Wasser entstanden sind, kann *Odontochelys* angesichts der verschiedenen Interpretationsmöglichkeiten keine sichere Auskunft geben. Die Gattung war zwar mit großer Wahrscheinlichkeit wasserlebend, aber eine sekundär aquatische Lebensweise kann nicht ausgeschlossen werden.

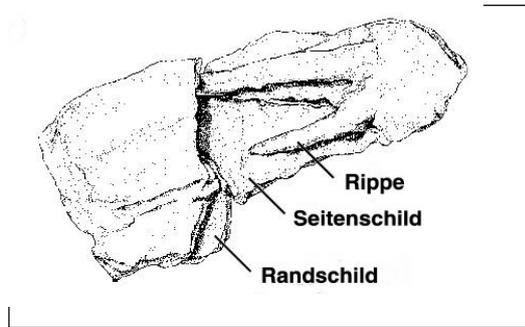
Die Merkmalskombination von *Odontochelys* passt im Rahmen des Evolutionsparadigmas eher zur Emergenzhypothese, da der Fund – evolutionstheoretisch interpretiert – nicht zur Vorstellung eines allmählich rundum entstehenden Panzers passt.

LYSON & GILBERT (2009, 134) kommentieren: „Die neue Entdeckung des wunderbar erhaltenen Fossils *O. semitestacea* produziert mehr Fragen als Antworten, eröffnet neu die Frage nach dem Ursprung der Schildkröten, der Evolution des Panzers und der ursprünglichen Paläoökologie. Eine Lösung dieser Probleme muss auf weiteres Fossilmaterial und auf eine Vereinheitlichung der morphologischen, entwicklungsbiologischen und molekularen Daten warten, die eine Hypothese zuungunsten anderer unterstützt.“

Chinlechelys

Nachdem mit der Entdeckung von *Odontochelys* die Waage überraschend zugunsten einer Entstehung der Schildkröten im Wasser ausgeschlagen war, scheint ein weiterer kurz darauf veröffentlichter ähnlich alter Fund diese Deutung wieder „massiv in Frage“ zu stellen (MAISCH 2009, 201). JOYCE et al. (2009) beschreiben Bruchstücke einer auf 215 Millionen Jahre datierten fossilen Schildkröte *Chinlechelys tenertesta* aus der Obertrias von New Mexico, bei der Panzer und

Abb. 9 Ventrale (bauchseitige) Ansicht eines Bruchstücks des Carapax von *Chinlechelys*, bestehend aus zwei Seitenschilden, zwei Rippen und einigen Randschilden. Die Rippen haben nur eine schwache Verbindung mit den Costalia. (Nach JOYCE et al. 2009; fig. 1g, Abdruck mit freundlicher Genehmigung von der Royal Society London)



Rippen nicht miteinander verschmolzen waren. Erhalten sind allerdings nur wenige Osteodermen (Hautverknöcherungen) des Hals- und Schwanzbereichs und Elemente des Panzers (Teile des Carapax und Hypoplastrons), weshalb weitergehende Schlussfolgerungen nur vorbehaltlich weiterer Erkenntnisse durch vollständigere Funde gemacht werden können.

Chinlechelys tenertesta besitzt Nackenstachel, die aus mehreren Osteodermen aufgebaut sind. Nach Auffassung von JOYCE et al. deuten sie an, dass die ersten Schildkröten von Reihen aus schützenden Strukturen (Schilden etc.) der Haut bedeckt waren. Wesentlich bedeutender sei jedoch, dass die primitiven, vertikal orientierten dorsalen Rippen der neuen Schildkröte nur eine schwache Verbindung mit den darüber liegenden Seitenschilden des Carapax aufweisen (Abb. 9). Das weist darauf hin, dass es sich hier um zwei unabhängig voneinander verknöchernde Strukturen handelt. Die Carapax-Knochenelemente sind sehr dünn (bis maximal drei Millimeter). Diese Beobachtungen an *Chinlechelys* unterstützen die Hypothese, dass der ursprüngliche Schildkrötenpanzer nur aus Schutzstrukturen der Haut bestand, und zwar rundum, der dann erst später mit den Rippen und Wirbeln des Innenskeletts verschmolzen ist und es sich somit beim Schildkrötenpanzer nicht um eine „Neuerfindung“ handelt, sondern dass er sich eher aus einer Vorläuferlinie kontinuierlich entwickelt hat. Der Fund passt also – anders als *Odontochelys* – eher zur klassischen transformistischen Entstehungshypothese. Die lose Verbindung zwischen den Rippen und den Hautknochen, die sehr dünne Panzerung und der „beginnende doppelte Kontakt der dorsalen Rippen mit den Centra der Wirbel“ können gut als intermediäre Ausprägungen zwischen nichtgepanzerten Vorläufern und vollgepanzerten Schildkröten interpretiert werden (JOYCE et al. 2009, 510f.). Die zahlreichen Hautknochen im Nacken- und Schwanzbereich seien ein Argument dafür, dass der Panzer ein „Komposit aus Hautknochen, Wirbeln und Rippen“ darstellt (MAISCH 2009, 201).

Die für die Beurteilung wesentlichen Panzer-elemente (Seiten- und Wirbelsäulenschilder, Costalia und Neuralia) sind also keine Auswüchse (Verbreiterungen) der Knochen des Innen-

skeletts (Rippen, Wirbel), wie einige embryologische Untersuchungen nahelegen. JOYCE et al. betrachten damit die embryologischen Befunde, wonach der Panzer direkt aus den Rippen entsteht, als nicht maßgeblich. Darauf kommen wir weiter unten zurück.

Unklar ist, welche funktionale Bedeutung die veränderte Lage der Rippen hat, wenn diese nur lose mit den Hautknochen verbunden sind. Die Möglichkeit, dass es sich um ein frühes ontogenetisches Stadium handelt, halten JOYCE et al. (2009, 509) für eher unwahrscheinlich. Sie merken an, dass das relative ontogenetische* Alter zwar schwer zu bestimmen sei, sie sind sich aber ziemlich sicher, dass die besondere Orientierung und Platzierung der Rippen und die Platzierung sowie geringe Dicke des Panzers keine juvenilen* Ausprägungen sind. Zusätzliches Fundmaterial könne einen Test auf diese Interpretation liefern.

Dieser Fund spricht nun wiederum für eine terrestrische* Entstehung der Schildkröten und für das klassische Modell und lässt sich mit *Odontochelys* nicht in eine Reihe bringen, es sei denn man interpretiert das Fehlen der Rückenpanzerung bei *Odontochelys* doch als Rückbildung. Andernfalls müssten *Chinlechelys* und *Odontochelys* als Vertreter deutlich verschiedener evolutiver Linien interpretiert werden, was auf eine mindestens biphyletische* Entstehung der Schildkröten hinausläufe.

Zusammenfassende Diskussion

Ontogenetische Befunde und die Bedeutung der Carapaxfalte

Wie entstand die Carapaxfalte („carapacial ridge“, CR) und wie entstanden die Interaktionen mit der CR, die zur Bildung des Panzers geführt haben sollen? Die Bedeutung der CR für die ontogenetische Bildung des Panzers wurde eingangs erläutert. Die CR, eine Aufwölbung aus Ektoderm und Mesoderm, die sich oberhalb der Extremitätenknospe in Längsrichtung auf der Körperflanke bildet, ist eine einzigartige Struktur, die unter den Amnioten* nur bei den Schildkröten bekannt ist, und soll zu einer neuen Epithel*-Mesenchym*-Wechselwirkung geführt haben, die das Rippenwachstum beeinflusst. Durch die Wechselwirkung mit der CR biegen die Rippen zur Seite ab und der Schultergürtel positioniert sich innerhalb des Brustkorbs (Abb. 2, 7). Die CR wird als eine Art Schlüssel-Organanlage betrachtet, die eine notwendige Voraussetzung für die Bildung des ungewöhnlichen Schildkrötenbauplans darstellt.

Im Abschnitt „Evolutionstheoretische Folgerungen“ wurde die Hypothese der Entstehung

des Schildkröten-Panzers als Folge einer Mega-Duplikation (Verdopplung) erläutert. Die Duplikation der Randleiste („apical ectodermal ridge“, AER*) der Extremitätenknospe soll zu einer Aufwölbung aus Ektoderm und Mesoderm und damit zur CR geführt haben, was wiederum ein verändertes Rippenwachstum zur Folge hatte und mit der Bildung des Panzers korreliert sei. Die CR wird nach dieser Hypothese als Schlüsselneuheit interpretiert, die zur Entstehung des Schildkrötenbauplans führte.

Damit wird aber nur eine *notwendige*, jedoch bei weitem nicht hinreichende Voraussetzung für die Entstehung des Schildkrötenpanzers geliefert. Ob diese Veränderung *ursächlich* für den mutmaßlichen evolutionären Wandel ist, ist hypothetisch. Denn der Weg zur „Installation“ der CR auf dem Wege einer Duplikation ist vollkommen unklar. Eine „Mega-Duplikation“ (mit den weiter oben diskutierten Einschränkungen) kann nur dann funktional sein, wenn viele Wechselwirkungen zugleich aufeinander abgestimmt werden; es sind bei einem solchen Vorgang sonst schwere Missbildungen zu erwarten. Wie eine solche vielfache Abstimmung von Einzelteilen vor sich gehen soll, also wie z. B. die Duplikation der AER das veränderte Rippenwachstum und die anderen Veränderungen hervorgebracht haben soll, die wiederum zur Bildung des Panzers geführt haben sollen, darüber wird keine Rechenschaft abgegeben.

Daher steht die Idee, mit der evolutiven Neubildung der CR eine schnelle und sehr umfangreiche Neubildung plausibel machen zu können, auf sehr schwachen Füßen. Die hypothetischen evolutiven Vorgänge müssten *konkret* beschrieben werden und es müsste eine Analyse erfolgen, welche Wechselwirkungen betroffen sind und welche neuen Abstimmungen zwischen den Geweben und den ontogenetischen Entwicklungswegen erfolgen müssten. GILBERT et al. (2001, 56) argumentieren zwar, dass die Wechselwirkung zwischen Epithel* und Mesenchym* am Beginn der Carapax-Entwicklung die Basis für Hypothesen einer schnellen Evolution des Körperbauplans liefere, doch diese „Basis“ liefert allenfalls eine *notwendige* Voraussetzung für eine Erklärung, der hypothetische Prozess der Veränderung wird damit nicht aufgeklärt.

Dasselbe gilt für Überlegungen von NAGASHIMA et al. (2005, 149). Diese Autoren betrachten die Verschiebung des Rippenwachstums in seitliche Richtung als Basis für veränderte Wechselwirkungen zwischen den Geweben, die zu den Hautknochen und verbreiterten Platten des Carapax führen. Eine kleine räumliche Veränderung in der Entwicklung (Heterotopie) könne zu einer größeren morphologischen Änderung führen. Auch hierbei handelt es nur um Begleiterscheinungen oder notwendige Voraussetzungen, denn eine Heterotopie für sich alleine kann

keine Erklärung sein, da zum einen die verschiedenen Bauelemente *koordiniert* geändert werden müssen, was zahlreiche aufeinander abgestimmte Schritte benötigen würde, und zum anderen auch neue Wechselwirkungen entstehen mussten. Auch CEBRA-THOMAS et al. (2005) beschreiben in ihrem Modell nur notwendige Bedingungen bzw. Begleiterscheinungen der Panzerbildung.

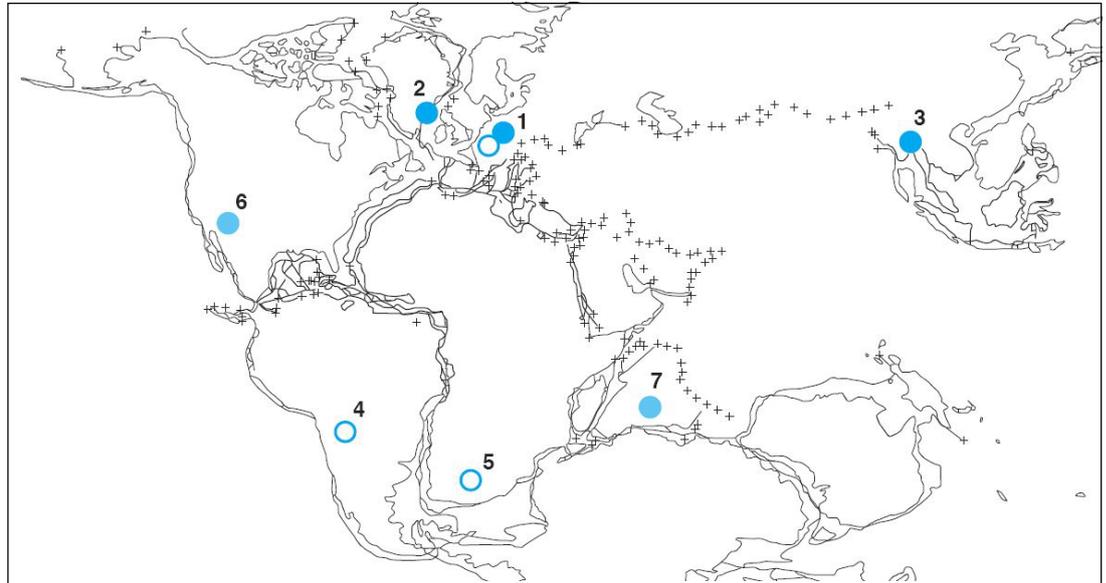
Die alternative Erklärung einer allmählichen Entstehung des Panzers durch sukzessives Größerwerden von Hautknochen und ihr Verschmelzen mit Rippen und Wirbelteilen wirft auf der anderen Seite die Frage auf, wie es unter diesen Umständen zu den markanten Gemeinsamkeiten zwischen der CR und der AER kommen konnte (die im Abschnitt „Evolutionstheoretische Folgerungen“ dargestellt wurden). RIEPPEL (2009) nennt zwei Probleme der Transformationshypothese: Wie konnte es zur Fusion mit den Rippen kommen, da sie normalerweise in den Bauchraum wachsen? Und wie gelangt das Schulterblatt ins Innere des Brustkorbs? Nach der transformistischen Hypothese bewegte sich der Schultergürtel während der Evolution der Schildkröten nach hinten, so dass er innerhalb des Panzers zu liegen kam, der seinerseits die Rippen einschloss. Dafür gibt es jedoch keine Befunde als Anhaltspunkte; in der Embryonalentwicklung heutiger Schildkröten tritt eine solche Bewegung nicht auf (RIEPEL 2009, 154).

Die notwendigen Umbauten erforderten nicht nur Veränderungen im Skelettbau, sondern abgestimmte Änderungen anderer Teile des Bauplans. So ist die Muskulatur stark verändert und einige Muskeln haben neue Ansatzstellen (NAGASHIMA et al. 2009). Dass dafür geringe Anpassungen von Entwicklungsabfolgen ausreichen (JOYCE 2009, 512), muss bezweifelt werden. So erfordert die Ausbildung neuer Muskelansätze innovative Änderungen, die mehr als bloße Anpassungen beinhalten. Um die Tragfähigkeit evolutiver Modelle beurteilen zu können, müssen die genetischen und entwicklungsbiologischen Details bekannt sein. Wie erwähnt ist hier vieles ungeklärt, weshalb darauf aufbauende evolutionäre Hypothesen nur vage formuliert werden können. Dabei ist immer zu bedenken, dass einzelne Strukturen immer in der Wechselwirkung mit anderen gesehen werden müssen.

Die ältesten Fossilfunde unterstützen widersprechende Hypothesen

Zweifellos unterstützen die ältesten Schildkrötenfunde insofern evolutionstheoretische Deutungen, als diese Gattungen (wie *Proganochelys*) mutmaßliche Primitivmerkmale besitzen, z. B. in der Kopfmorphologie, und dass unter den älteren fossilen Gattungen Tendenzen hin zum Bau der modernen Formen gibt (GAFFNEY et al. 1987;

Abb. 10 Paläogeographische Verbreitung der Proganochelyidae (blau), der Australochelyidae (hellblau) und ursprünglicher Halsberger-Gattungen (offene Kreise) aus dem Unterjura. (Nach KARL & TICHY 2000)



GAFFNEY & KITCHING 1994; ROUGIER et al. 1995; BENTON 2007, 245ff.; PRITCHARD 2008). Und manche Merkmale können als intermediär zwischen Schildkröten und mutmaßlichen Vorläufern gelten. Es sei hier vor allem an die Gattungen *Odontochelys* und *Chinlechelys* erinnert. Doch diese Befunde sind nur ein Teil einer komplexen Befundlage. Es sind nämlich folgende Punkte zu berücksichtigen:

- Die Bestimmung „ursprünglich“ / „abgeleitet“* ist objektiv allein anhand der jeweiligen Merkmalszustände nicht möglich. Diese Kennzeichnung erfolgt im Rahmen phylogenetischer Hypothesen und kann je nach Datenlage wechseln. Dies wird besonders deutlich an der Wertung des anapsiden Schädels der Schildkröten. Diese Schädelform gilt gewöhnlich als ursprünglich; bei den Schildkröten wird sie seit gut einer Dekade als abgeleitet gewertet. Viele als Homologien betrachtete Merkmale, die früher eine Verwandtschaft der Schildkröten mit den Pareiasauriern oder Procolophoniden begründeten, müssen nach den neueren molekularen Studien als Konvergenzen gewertet werden.

- Die ältesten Funde sind morphologisch sehr facettenreich mit einer mosaikartigen Merkmalsverteilung und müssen deshalb – in einer evolutionstheoretischen Lesart – sehr verschiedenen Linien zugeordnet werden. Während *Odontochelys* als wasserlebend angesehen wird, war *Chinlechelys* sehr wahrscheinlich landlebend. In eine evolutive Reihe passen die beiden Gattungen auch aufgrund ihrer Merkmalsausprägungen nicht; sie müssen evolutionstheoretisch auf verschiedene divergente Linien gestellt werden (s. o.). Die Gattung *Proterochersis* (ca. 214 Millionen Jahre; s. o.) besitzt einige abgeleitete Merkmale, ist aber älter als die „primitivere“ Gattung *Proganochelys* (ca. 206 und ca. 212,5 Millionen Jahre; s. o.). Unter den Schildkröten tauchen also fossil zwar die insgesamt „primitiveren“ Formen

zuerst auf, aber sie sind von Beginn der Fossilüberlieferung an in deutlich verschiedene Formen aufgefächert. Die widersprüchlichen Merkmalsverteilungen unter den frühen Formen (ROUGIER et al. 1995; vgl. RIEPPEL & DE BRAGA 1996), können evolutionstheoretisch nur als Hinweis auf eine konvergente Evolution parallel existierender Linien gewertet werden.

- Die beiden ältesten Gattungen *Chinlechelys* und *Odontochelys* begünstigen die beiden konkurrierenden Panzer-Entstehungshypothesen; *Chinlechelys* passt eher zur Transformationshypothese, während die Merkmale von *Odontochelys* eher für die Emergenzhypothese sprechen. Dieser Umstand nötigt dazu, beide Gattungen evolutionstheoretisch auf verschiedene Äste zu stellen oder *Odontochelys* als abgeleitet und das Fehlen des Carapax als sekundär zu interpretieren (vgl. Abschnitt „Neue Fossilfunde“).

Der erstere Fall liefe auf eine zweifach unabhängige Entstehung der Schildkröten hinaus, was evolutionstheoretisch sehr problematisch wäre.

Molekulare Daten und der Fossilbefund

Die zeitliche Stellung der Fossilien scheint im Vergleich zur systematischen Position deutlich zu früh zu sein. Wie oben erwähnt ermittelten MANNEN & LI (1999) aufgrund molekularer Befunde eine Divergenzzeit für die Trennung der Alligatoren- und Schildkrötenlinie von $151,6 \pm 23,7$ Millionen Jahren. Die ältesten Schildkrötenfossilien werden dagegen auf etwa 220 Millionen Jahre datiert. Aus der Obertrias (um 200 Millionen Jahre und älter) ist eine große Fülle fossiler Formen bekannt. Wie ist diese deutliche Inkonsistenz von molekularen Daten und dem Fossilbericht zu deuten?

Eine Untersuchung der Vorderextremitäten der nach phylogenetischen Analysen ursprünglichsten Schildkrötengattungen *Proganochelys*

und *Palaeochersis* durch JOYCE & GAUTHIER (2004) ergab, dass es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um landlebende Schildkröten handelt. Dagegen weisen phylogenetische Studien wasserlebende Formen als ursprünglich aus. Diese Diskrepanz molekularer und paläontologischer Daten könnte durch *Odontochelys* (s. o.) gemildert werden, falls diese Gattung primär wasserlebend war.

Einzigartige Merkmalskombinationen und Konvergenzen

Eingangs wurde bereits angesprochen, dass die Schildkröten systematisch mit keiner anderen Amniotengruppe gut verbunden werden können. Es gibt für die diskutierten und weit divergierenden systematischen Positionen der Schildkröten jeweils Argumente; die Schildkröten sind ein besonders schwer zu klassifizierendes Taxon (WILKINSON et al. 1997; vgl. JOYCE & GAUTHIER 2004, 1). Die Schildkröten sind zu allen möglichen Gruppen hin im Bau deutlich abgegrenzt. Dendrogramme weisen ein hohes Maß an Konvergenzen auf (vgl. RIEPPEL & DE BRAGA 1996, 454; ROUGIER et al. 1995; HILL 2005). Beispielsweise müssen die gleichen Änderungen des Schultergürtels und der Extremitäten in mehreren Linien von wasserlebenden Schildkröten angenommen werden (DEPECKER et al. 2006); sehr ähnliche Schädel- und Panzerformen kommen bei den Emydidae, Geoemydidae und Testudinidae vor (CLAUDE et al. 2005). Und einen keulenartigen Schwanz besitzt nicht nur eine der ältesten fossilen Gattungen, *Proganochelys*, sondern 180 Millionen Jahre später auch die Landschildkröte *Meiolania platyceps*; und die heute lebende Landschildkröte *Chelus fimbriatus* hat einen auffallend ähnlichen Bau wie *Proganochelys*. Viele konvergente Entwicklungen müssen auch in den beiden Hauptgruppen der Cryptodira und Pleurodira angenommen werden (GAFFNEY 1975, 391, 421f.).

Der Befund weitverbreiteter Konvergenzen ist evolutionstheoretisch insofern problematisch, als vernetzte Merkmalsbeziehungen der verschiedenen Taxa aufgrund von Konvergenzen in einem evolutionstheoretischen Baumschema auf höherem taxonomischem Niveau eher die Ausnahme und nicht die Regel sein sollten. Denn in einem evolutionären Prozess, der ohne jede Zielorientierung abläuft, ist die zwei- oder mehrmalige Entstehung derselben oder einer sehr ähnlichen Struktur sehr unwahrscheinlich.

Probleme des Umbaus

Bei einer Evolution der Schildkröten ausgehend von Amnioten-Vorfahren müssten sehr weitgehende „Umbaumaßnahmen“ vorgenommen worden sein. Diese Problematik wurde am Bei-

spiel des Panzers angesprochen und soll hier an einem weiteren Beispiel kurz verdeutlicht werden. Die Rippen erfüllen bei landlebenden Vierbeinern Funktionen in der Atmung und der Fortbewegung; Beide Funktionen können sie bei den Schildkröten nicht (mehr) erfüllen. Durch die Verwachsung der Rippen mit dem Panzer fehlt die Beweglichkeit des Brustkorbs. Die Atmung muss daher durch Bewegung über die Extremitäten unterstützt werden und erfordert ganz neue spezielle Atemtechniken und dafür besondere Muskulatur (genauer beschrieben z. B. unter <http://www.monta-n.net/sk/atem.html> oder unter <http://www.ausgabe.natur-lexikon.com/Schildkroeten.php>). Der Übergang zu dieser andersartigen Atemtechnik wäre besonders schwierig gewesen, wenn er in landlebenden Reptilien hätte vollzogen werden müssen, da dort die Möglichkeit der Unterstützung durch den Wasserdruck fehlt. In einem hypothetischen Übergangsstadium gäbe es Konflikte in den funktionalen Rollen der Muskulatur der Atmung und des Bewegungsapparats (RIEPEL 2008, 349). Evolutionäre Szenarien der Schildkrötenentstehung, bei denen Details des mutmaßlichen Umbaus nicht bedacht werden, könnten daher fragwürdig sein.

Ontogenese als Modell für Phylogenese?

LI et al. (2008) begründen die Interpretation von *Odontochelys* als Vorstufe zu vollgepanzerten Schildkröten unter anderem damit, dass man diese Gattung mit einem embryonalen Stadium heutiger Schildkröten vergleichen könne. Auch NAGASHIMA et al. (2009, 196) bemerken, dass *Odontochelys* embryonalen modernen Schildkröten in mancher Hinsicht ähnlich sei und ein Vorfahrenstadium repräsentieren dürfte. Dagegen passen die Merkmale von *Chinlechelys* nicht zu ontogenetischen Befunden. Bei *Chinlechelys* sind Rippen und Osteodermen* nur lose verbunden, was evolutionstheoretisch als allmähliche Entstehung des Panzers durch Vergrößerung der Hautknochen und deren spätere Verschmelzung mit Rippen und Wirbeln gedeutet wird. Ontogenetisch entsteht der Panzer aber anders. Die Seiten- und Wirbelsäulenschilde bilden sich ontogenetisch nicht unabhängig von den Rippen und den Wirbeln (GILBERT et al. 2001; JOYCE et al. 2009, 511), allerdings sprechen Analysen der Gewebe wiederum für eine getrennte Entstehung der später verschmolzenen Elemente.

Die Ontogenese eignet sich angesichts dieser divergierenden Befunde wie so oft nicht als Wegweiser für die stammesgeschichtliche Rekonstruktion. JOYCE et al. (2009, 511) drücken das so aus: „Wir argumentieren daher, dass Daten von heutigen Formen alleine den Prozess, durch den der Schildkrötenpanzer entstand, nicht schlüssig aufklären können.“ Wie im Fall der

bensbedingungen in so großem Ausmaß verfügbar waren, dass sie sich in genügender Zahl vermehren und ausbreiten konnten. Zuvor lebten sie in geologisch nicht überlieferten Lebensräumen. Diesen Ansatz beschreibt STEPHAN (2002). Ein solches Szenario kann das Nebeneinander verschiedener Formen möglicherweise besser verständlich machen als ein evolutionäres, wonach ein allmähliches Divergieren eher zu erwarten wäre.

Schnelle weite geographische Verbreitung, kein Ausbreitungszentrum

Das Szenario des ökologisch bedingten Hervortretens aus geologisch zuvor nicht überlieferten Lebensräumen wird durch die schnelle weitweite *Verbreitung* der ältesten Schildkröten aus der Obertrias unterstützt. Schildkrötenfossilien der Obertrias wurden auf verschiedenen Kontinenten gefunden: in Grönland, Südamerika (Argentinien), Asien (Thailand, China), Europa (Deutschland) und Nordamerika (LUCAS et al. 2000, KARL & TICHY 2000, 66; JOYCE et al. 2009, LI et al. 2008, PRITCHARD 2008, 46; vgl. Abb. 10). Ein paläogeographisches Ausbreitungszentrum zeichnet sich nicht ab (JOYCE et al. 2009, 510); evolutionstheoretisch wäre eher ein Ausbreitungszentrum zu erwarten.

Das zeitlich gestaffelte Auftreten verschiedener Gattungen bleibt eine Herausforderung für nicht-evolutionäre Erklärungsansätze.

Ein ökologisch bedingtes Hervortreten könnte besonders durch geologische Studien überprüft werden: Weisen die Schichten, in denen die Schildkrötenfossilien entdeckt wurden, offenkundige Kennzeichen einer schnellen Bildung auf? Wenn die fossil überlieferten stratigraphisch ältesten Fossilien auf Ausbreitung aus geologisch nicht überlieferten Lebensräumen zurückzuführen sind, lässt sich ein solches geologisches Szenario am besten mit einem kurzen Zeitrahmen von Jahren und Jahrzehnten vereinbaren. Das könnte anhand von Indizien der betreffenden geologischen Schichten überprüft werden.

Eine Herausforderung bleibt auch im ökologischen Ansatz die Erklärung des zeitlich gestaffelten Auftretens verschiedener Gattungen. Warum sind Formen, die am ehesten als Übergangsformen interpretierbar sind, unter den ältesten? Zu prüfen wäre in diesem Zusammenhang, ob die unterschiedlichen Gattungen auf eine Radiation eines oder weniger Grundtypen zurückgeführt werden könnten. Auch diese Frage eröffnet ein weites Forschungsfeld.

Dank: Einige hilfreiche Hinweise verdanke ich Manfred STEPHAN und Dr. Henrik ULLRICH.

Literatur

- BENTON MJ (2007) Paläontologie der Wirbeltiere. München.
- BURKE AC (1989) Development of the Turtle Carapace: Implications for the Evolution of a Novel Bauplan. *J. Morphol.* 199, 363-378.
- BURKE AC (1991) The development and evolution of the turtle body plan: inferring intrinsic aspects of the evolutionary process from experimental embryology. *Amer. Zool.* 31, 616-627.
- CAO X, SORENSON MD, KUMAZAWA Y, MINDELL DP & HASEGAWA M (2000) Phylogenetic position of turtles among amniotes: evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Gene* 259, 139-148.
- CEBRA-THOMAS J, TAN F, SISTLA S, ESTES E, BENDER G, KIM C, RICCIO P & GILBERT SF (2005) How the Turtle Forms its Shell: A Paracrine Hypothesis of Carapace Formation. *J. Exp. Zool.* 304B, 558-569.
- CHEREPANOV GO (1997) The origin of the bony shell of turtles as a unique evolutionary model in reptiles. *Russ. J. Herpetol.* 4, 155-162.
- CLAUDE J, PRITCHARD P, TONG H, PARADIS E & AUFRAY JC (2005) Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment. *Syst. Biol.* 53, 933-948.
- DEPECKER M, BERGE C, PENIN X & RENOUS S (2006) Geometric morphometrics of the shoulder girdle in extant turtles (Chelonii). *J. Anat.* 208, 35-45.
- FRAAS E (1913) *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. *Jh. Ver. vaterländ. Nat.kd. Württ.* 69, 13-30.
- FRAAS E (1913) *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. *Jh. Ver. vaterländ. Nat.kd. Württ.* 69, 13-30.
- GAFFNEY ES (1975) A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 155, 387-436.
- GAFFNEY ES, HUTCHINSON JH, JENKINS FA & MEEKER LJ (1987) Modern Turtle Origins: The Oldest Known Cryptodire. *Science* 237, 289-291.
- GAFFNEY ES & KITCHING JW (1994) The most ancient African turtle. *Nature* 369, 55-58.
- GILBERT JF, CEBRA-THOMAS JA & BURKE AC (2008) How the turtle gets its shell. In: WYNEKEN J, GODFREY MH & BELS V (eds) *Biology of Turtles*. Boca Raton: CRC Press, S. 1-16.
- GILBERT SF, LOREDO GA, BRUKMANN A & BURKE AC (2001) Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evol. Dev.* 3, 47-58.
- HEDGES SB & POLING LL (1999) A molecular phylogeny of reptiles. *Science* 283, 998-1001.
- HILL RV (2005) Integration of Morphological Data Sets for Phylogenetic Analysis of Amniota: The Importance of Integumentary Characters and Increased Taxonomic Sampling. *Syst. Biol.* 54, 530-547.
- IWABE N, HARA Y, KUMAZAWA Y, SHIBAMOTO K, SAITO Y, MIYATA T & KATOH K (2005) Sister Group Relationship of Turtles to the Bird-Crocodylian Clade Revealed by Nuclear DNA-Coded Proteins. *Mol. Biol. Evol.* 22, 810-813.
- JOYCE WG (2007) Phylogenetic Relationships of Mesozoic Turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48, 3-102.
- JOYCE WG & GAUTHIER JA (2004) Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proc. R Soc. Lond. B* 271, 1-5.

- JOYCE WG, LUCAS SG, SCHEYER TG, HECKERT AB & HUNT AP (2009) A thin-shelled reptile from the Late Triassic of North America and the origin of the turtle shell. *Proc. R. Soc.* 276B, 507-513.
- JUNKER R (2009) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 2: Wiederverwendung, Umfunktionierung und Neuprogrammierung. *Stud. Int. J.* 16, 17-21.
- KARL HV & TICHY G (2000) *Murrhardtia staeschei* n. gen. n. sp. – eine neue Schildkröte aus der Oberen Trias von Süddeutschland. *Joannea Geol. Paläont.* 2, 57-72.
- KURAKU, S USUDA R & KURATANI S (2005) Comprehensive survey of carapacial ridge-specific genes in turtle implies co-option of some regulatory genes in carapace evolution. *Evol. Dev.* 7, 3-17.
- KURATANI S, KURAKU S & NAGASHIMA H (2011) Evolutionary developmental perspective for the origin of turtles: the folding theory for the shell based on the developmental nature of the carapacial ridge. *Evol. Dev.* 13, 1-14.
- LAURIN M & REISZ RR (1995) A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zool. J. Linn. Soc.* 113, 165-223.
- LEE MSY (1993) The Origin of the Turtle Body Plan: Bridging a Famous Morphological Gap. *Science* 261, 1716-1720.
- LEE MSY (1994) The turtle's long-lost relatives. *Nat. Hist.* 103, 63-65.
- LEE MSY (1996) Correlated progression and the origin of turtles. *Nature* 379, 812-815.
- LEE MSY (1997) Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zool. J. Linn. Soc.* 120, 197-280.
- LEE MSY (2001) Molecules, morphology, and the monophyly of diapsid reptiles. *Contr. Zool.* 70, 1-22.
- LI C, WU XC, RIEPPEL O, WANG LT & ZHAO LJ (2008) An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456, 497-501.
- LOREDO GA, BRUKMAN S et al. (2001) Development of an Evolutionarily Novel Structure: Fibroblast Growth Factor Expression in the Carapacial Ridge of Turtle Embryos. *J. Exp. Zool.* 291, 274-281.
- LUCAS SG, HECKERT AB & HUNT AP (2000) Probable turtle from the Upper Triassic of East-Central New Mexico. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 2000 (5), 287-300.
- LYSON T & GILBERT S (2009) Turtles all the way down: loggerheads at the root of the chelonian tree. *Evol. Dev.* 11, 133-135.
- LYSON TR, BEVER GS, BHULLAR BAS, JOYCE WG & GAUTHIER JA (2010) Transitional fossils and the origin of turtles. *Biol. Lett.* 6, 830-833.
- MAISCH M (2009) Trias-Schildkröten aus China und New Mexico. *Nat. Rdschau* 162, 199-201.
- MANNEN H & LI SSL (1999) Molecular evidence for a clade of turtles. *Mol. Phyl. Evol.* 13, 144-148.
- MOUSTAKAS JE (2008) Development of the carapacial ridge: implications for the evolution of genetic networks in turtle shell development. *Evol. Dev.* 10, 29-36.
- NAGASHIMA H, UCHIDA K, YAMAMOTO K, KURAKU S, USUDA R & KURATANI S (2005) Turtle-Chicken Chimera: An Experimental Approach to Understanding Evolutionary Innovation in the Turtle. *Dev. Dyn.* 232, 149-161.
- NAGASHIMA H, KURAKU S, UCHIDA K, OHYA YK, NARITA Y & KURATANI S (2007) On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function and the chelonian body plan. *Development* 134, 2219-2226.
- NAGASHIMA H, SUGAHARA F, TAKECHI M, ERICSSON R, KAWASHIMA-OHYA Y, NARITA Y & KURATANI S (2009) Evolution of the Turtle Body Plan by the Folding and Creation of New Muscle Connections. *Science* 325, 193-196.
- OHYA YK, KURAKU S & KURATANI S (2005) Hox Code in Embryos of Chinese Soft-Shelled Turtle *Pelodiscus sinensis* Correlates With the Evolutionary Innovation in the Turtle. *J. Exp. Zool.* 304B, 107-118.
- PRITCHARD PCH (2008) Evolution and Structure of the Turtle Shell. In: WYNEKEN J, GODFREY MH & BELS V (eds) *Biology of Turtles*. Boca Raton: CRC Press, S. 45-83.
- REISZ RR & HEAD JJ (2008) Palaeontology: Turtle origins out to sea. *Nature* 456, 450-451.
- REST JS, AST JC, AUSTIN CA, WADDELL PJ, TIBBETTS EA, HAY JH & MINDELL DP (2003) Molecular systematics of primary reptilian lineages and the tuatara mitochondrial genome. *Mol. Phyl. Evol.* 29, 289-297.
- RICHTER S & SUDHAUS W (2004, eds) *Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa*. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin N. F. 43, 1-221.
- RIEPEL O (2000) Turtles as diapsid reptiles. *Zool. Scripta* 29, 199-212.
- RIEPEL O (2001) Turtles as hopeful monsters. *BioEssays* 23, 987-991.
- RIEPEL O (2008) The Relationships of Turtles within Amniotes. In: WYNEKEN J, GODFREY MH & BELS V (eds) *Biology of Turtles*. Boca Raton: CRC Press, S. 345-353.
- RIEPEL O (2009) How did the turtle get its shell? *Science* 325, 154-155.
- RIEPEL O & DE BRAGA M (1996) Turtles as diapsid reptiles. *Nature* 384, 453-455.
- ROBERT JS (2002) How developmental is evolutionary developmental biology? *Biol. Philos.* 17, 591-611.
- ROMER AS & PARSONS TS (1991) *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Hamburg.
- ROUGIER GW, DE LA FUENTE MS & ARCUCCI AB (1995) Late Triassic turtles from South America. *Science* 268, 855-858.
- SCHEYER TM & SANDER PM (2007) Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proc. R. Soc.* 274B, 1885-1893. (deutsche Übersetzung des Abstracts unter <http://www.schildkroeten-im-fokus.de/wif/scheyer01.html>)
- STEPHAN M (2002) *Der Mensch und die geologische Zeit-tafel*. Holzgerlingen.
- ULLRICH H (2008) Sind Vogelflügel umgestaltete Dinosaurierhände? Zum Konflikt zwischen fossilen und entwicklungsbiologischen Daten bei der phylogenetischen Herleitung eines Vogelflügels. *Stud. Int. J.* 15, 18-30.
- VALENTINE JW (2004) *On the origin of phyla*. Chicago.
- VINCENT C, BONTOUX M, LE DOUARIN NM, PIEAU C & MONSORO-BURQ AH (2003) *Msx* genes are expressed in the carapacial ridge of turtle shell: a study of the European pond turtle, *Emys orbicularis*. *Dev. Genes Evol.* 213, 464-469.
- WAGNER GP & LYNCH VJ (2010) Evolutionary novelties. *Curr. Biol.* 20, R48-R52.
- WERNEBURG I & SANCHEZ-VILLAGRA MR (2009) Timing of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. *BMC Evolutionary Biology*, 9:82, doi:10.1186/1471-2148-9-82.
- WILD R (1998) Zwischen Land und Meer. Saurier der Keuperzeit. In: HEIZMANN EPJ (Hg.) *Vom Schwarzwald zum Ries*, München, S. 57-66.
- WILKINSON M, THORLEY J & BENTON MJ (1997) Uncertain turtle relationships. *Nature* 387, 466.
- ZARDOYA R & MEYER A (1998) Complete mitochondrial genome suggests diapsid affinities of turtles. *Proc. Natl. Acad. Sci USA* 95, 14226-14231.
- ZARDOYA R & MEYER A (2001) The evolutionary position of turtles revisited. *Naturwissenschaften* 88, 193-200.