

Trias-Schildkröten aus China und New Mexico

Der Ursprung und die frühe Evolution der Schildkröten stellen eines der großen Rätsel in der Stammesgeschichte der Landwirbeltiere dar. Es gibt nach wie vor nur wenige Funde aus der Obertrias und dem Unterjura, deren bereits typische Morphologie den Anschluss an eventuelle Vorfahren außerordentlich erschwert. Nun liegt aus der frühen Obertrias der südwestchinesischen Provinz Guizhou mit *Odontochelys* die älteste bekannte Schildkröte vor. Sie repräsentiert einen völlig neuartigen Typ, denn im Gegensatz zu allen bisher bekannten frühmesozoischen Arten handelte es sich um einen Meeresbewohner. Entstanden die Schildkröten also nicht, wie bisher vermutet, an Land, sondern in flachmarinen Lebensräumen? Diese Hypothese erscheint bei näherer Betrachtung zweifelhaft, insbesondere wenn man eine weitere Neuentdeckung, *Chinlechelys* aus der Obertrias der südwestlichen USA, berücksichtigt.

Die mittel- und spätriassischen flachmarinen Sedimente der südwestchinesischen Provinz Guizhou haben in den vergangenen Jahren eine Fülle hervorragend erhaltener Fossilien geliefert, die viele Fragen zur Phylogenie und Biologie insbesondere der meeresbewohnenden Reptilien klären halfen (vgl. NR 3/2008, S. 117). Nicht nur die Häufigkeit, sondern auch die Erhaltungsqualität der Funde stellen nahezu alles in den Schatten, was zuvor an triassischen Meeressauriern bekannt war.

Bislang gehörten die Funde ausschließlich zu Gruppen, die man in solchen Lebensräumen zur Zeit der Trias auch erwartet und die man bereits seit langem aus zeitgleichen Ablagerungen in Europa und Nordamerika kennt, darunter Fischesaurier (Ichthyosaurier), Pflasterzahnsaurier (Placodontier) oder die eidechsenartige Thalattosaurier.

Ein chinesisch-amerikanisches Forscherteam hat nun aus der Provinz Guizhou eine Schildkröte beschrieben, die dort niemand erwartet hätte [1]. Von dieser liegen zwei sehr gut erhal-

tene Exemplare vor, über deren exakten stratigraphischen und geographischen Ursprung allerdings nichts bekannt ist, da sie von Händlern erworben wurden. Sicher ist nur, dass sie aus den Schichten des Wayao Member der Falang Formation von Guanling stammen, also aus dem Karn (frühe Obertrias), und damit etwa 225 Millionen Jahre alt sind. Damit entthronen sie die bisher als weltweit älteste Schildkröten geltenden Funde von *Proterochersis* und *Murrhardtia* aus dem Stubensandstein von Baden-Württemberg, die norisches, also spätobertriassisches Alter haben (sowie mehr oder weniger zeitgleiche Funde aus den südwestlichen USA, Grönland und Argentinien).

Da die Schildkröten in der späten Obertrias bereits alle wesentlichen Merkmale zeigen, insbesondere einen vollständig verknöcherten Panzer aus Carapax (Rückenpanzer) und Plastron (Bauchpanzer) mit einem innerhalb des Rippenkorbs verlagerten Schultergürtel, war davon auszugehen, dass auch deutlich ältere als die bisher bekannten Formen existierten. Insofern ist der Fund von *Odontochelys semitestacea*, der „halbgepanzerten Zahnschildkröte“, wie die neue Form benannt wurde, keine Überraschung. Erstaunlich ist hingegen, dass die Tiere aus marinen Ablagerungen stammen, wie die zusammen mit ihnen überlieferten Ammoniten, Crinoiden und Ichthyosaurier belegen. Dass sie im Wasser lebten, lässt sich auch am Bau des Panzers, den Proportionen der Extremitäten und den großen, paddelartigen Händen ablesen (Abb.). Alle bisher bekannten Funde früher Schildkröten, von wenigen umstrittenen Einzelknochenfunden abgesehen, stammten aus terrestrischen Ablagerungen und weisen typische Eigenschaften heutiger Landschildkröten auf. Hierzu gehören ein gut und vollständig verknöchertes, hochgewölbtes Panzer sowie stämmige, plumpe Extremitäten mit normal großen Hand- und Fußskeletten. Bei *Odontochelys* hingegen war nur der Bauchpanzer, nicht aber der Rückenpanzer vollständig verknöchert.

Der Rückenpanzer der Schildkröten besteht „standardmäßig“ aus einer unpaaren Reihe von Knochenplatten in der Mittellinie, die mit den Dornfort-

sätzen der darunter liegenden Wirbel in Verbindung stehen (von vorn nach hinten: Nuchale, Neuralia und Pygale), ferner aus paarigen, seitlichen Knochenplatten (Costalia), die mit den Rumpfrippen assoziiert sind, sowie einem Kranz kleinerer randständiger Knochenplatten (Peripheralia), die unter anderem die Verbindung mit dem Bauchpanzer herstellen.

Odontochelys besitzt zwar eine Reihe von Neuralia (Abb., Mitte), doch sind diese nicht mit den Wirbeln verwachsen; die anderen Elemente des Carapax fehlen aber ganz. Zwar sind die Rumpfrippen plattenartig verbreitert, sie bilden aber keinen geschlossenen Panzer.

Eine schwache Panzerung kennt man von vielen fossilen und rezenten Formen des Meeres und des Süßwassers. Man sieht darin eine in Anpassung an den aquatischen Lebensraum erfolgte Reduktion. Im Falle von *Odontochelys* wird nun der Schluss nahegelegt, dass die schwache Rückenpanzerung keine Reduktion, sondern ein frühes Evolutionsstadium des Schildkrötenpanzers darstellt.

Was stützt, neben dem Alter der Funde, diese These? *Odontochelys* weist noch eine Reihe weiterer Besonderheiten auf, die man als ursprünglich ansehen muss: An erster Stelle sind die kleinen pflockförmigen, vollständig ausgebildeten Zähne zu nennen, die sich am Rand des Ober- und Unterkiefers befinden. Darin ist sie ursprünglicher als *Proganochelys*, die nur Zahnrudimente auf dem Gaumen trägt. Ein Primitivmerkmal ist auch das Basipterygoidgelenk zwischen Gaumen und Hirnschädelbasis; der Gaumen war also beweglich (kinetisch), was auch bei *Proganochelys* noch der Fall war. Außerdem tragen die im Gaumenbereich liegenden Flügelbeine (Pterygoide) von *Odontochelys* noch wohl ausgebildete Querfortsätze (Processus transversi), die bei *Proganochelys* bereits reduziert sind.

Im Postcranialskelett fällt vor allem das Fehlen eines nach vorne gerichteten Fortsatzes (Processus acromialis) am Schulterblatt auf, ein charakteristisches Merkmal aller Schildkröten inklusive *Proganochelys*.

Die genannten Merkmale sprechen also dafür, dass *Odontochelys* nicht nur

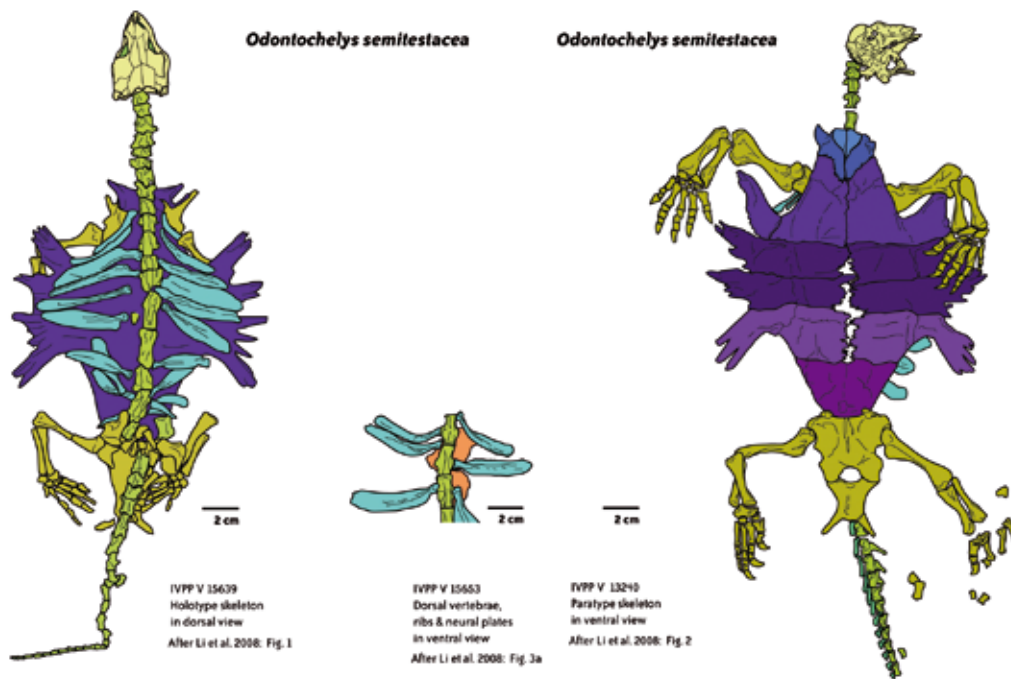


Abb. Dorsal- (links) bzw. Ventralansicht (rechts) der zwei gut erhaltenen Exemplare von *Odontochelys*. Die Elemente des Bauchpanzers (Plastron) sind blauviolett hervorgehoben; die hellblauen Elemente sind verbreiterte Rumpfrippen. Neuralia ockerfarben (Mitte, fragmentarisches Exemplar). Die Extremitäten waren an das Schwimmen angepasst. Umgezeichnet von Matt Celleskey nach Li et al. 2008 [1].

die älteste, sondern auch die in vieler Hinsicht ursprungsnächste Schildkröte ist. Führt sie damit gleichsam das Grundmuster der Schildkröten vor Augen? Dies nehmen die Autoren an, wobei sie insbesondere auf die mögliche Evolution des Panzers eingehen. Da der Rückenpanzer von *Odontochelys* mit keinen frühontogenetischen Stadien rezenter Schildkröten vergleichbar ist und sein Bau von dem anderer aquatischer Schildkröten abweicht, soll er den Grundzustand repräsentieren (wegen eindeutiger Adultmerkmale wie der Körpergröße und Fusion von Fußwurzelementen ist auszuschließen, dass die zwei Fossilien Jungtiere waren). Ein fester Carapax hätte demzufolge nicht zum Grundplan gehört. Auch Hautknochenplatten (Osteoderme), die bei den übrigen Schildkröten am Aufbau des Carapax wesentlich beteiligt und bei *Proganochelys* (noch) als freie Elemente zahlreich vorhanden sind, hätte es anfangs nicht gegeben. Dass die freien Neuralia als solche angesehen werden könnten, wird von den Autoren allerdings nicht ernsthaft diskutiert.

Das Plastron von *Odontochelys* ist hingegen gut verknöchert und lässt sich nicht von dem anderer Schildkröten unterscheiden. Den Autoren zufolge hätte sich demnach der Schildkrötenpanzer in zwei Etappen entwickelt: Zunächst wurde ein Bauchpanzer, dann ein Rückenpanzer ausgebildet.

Die konventionelle Vorstellung war, dass beide zusammen sich größtenteils aus einem Hautknochenpanzer entwickelt hätten. Im Zusammenhang mit einer primär aquatischen Lebensweise erscheint die Entstehung eines Bauchpanzers plausibel, denn dieser hätte vor Lauerräubern, die ihre Beute von unten angreifen, Schutz bieten können. Die Evolution des Plastrons wurde daher schon früher von Autoren ins Feld geführt, die einen aquatischen Ursprung der Schildkröten propagierten, denn terrestrische Tiere können darauf eher verzichten; sie schützen sich vielmehr durch Rückenpanzer, wie die ausgestorbenen Ankylosaurier oder die Gürteltiere. Alles scheint also die Hypothesen zu stützen, dass der Ursprung der Schildkröten im Wasser zu suchen sei und dass ihre Vorfahren keinen Hautknochenpanzer trugen.

Diese auf den ersten Blick überzeugende Argumentation wurde jedoch kurze Zeit darauf massiv in Frage gestellt. Auslöser ist der Fund von *Chinlechelys tenertesta* aus der spät-obertriassischen (norischen) Chinle-Formation von New Mexico [2]. Von dort waren bereits Fragmente triassischer Schildkröten bekannt, die als Vertreter der europäischen Gattung *Proganochelys* interpretiert wurden. Neues, vollständigeres Material zeigt indessen, dass hier eine eigene Gattung früher Landschildkröten vorliegt,

die ein evolutionäres Szenario plausibel macht, das weitaus besser in das „klassische Modell“ passt. *Chinlechelys* zeigt sowohl im Carapax als auch im Plastron erstaunlich dünne Knochenelemente, die sehr gut als frühe Stufe in der Panzerevolution interpretiert werden können. Zudem weist sie wie *Proganochelys* zahlreiche Osteoderme im Nacken- und Schwanzbereich auf. Dies spricht dafür, dass der Schildkrötenpanzer wie bislang angenommen ein Komposit aus Hautknochen, Wirbeln und Rippen darstellt. Auch die bei *Odontochelys* beschriebenen Neuralia, die noch nicht mit den Dornfortsätzen der Wirbel verbunden sind, könnte man als Reste eines Hautknochenpanzers ansehen.

Die Merkmale beider neuen fossilen Schildkrötengattungen sind daher am einfachsten mit der alten Vorstellung vereinbar, dass die Schildkröten von Vorfahren abzuleiten sind, die einen Knochenpanzer aus Osteodermen trugen. Diese könnte bei *Odontochelys* leicht in Anpassung an das Wasserleben reduziert worden sein, vor allem, wenn man dünne Panzelemente wie bei *Chinlechelys* zugrundelegt.

Gleich, ob *Odontochelys* nun tatsächlich die „Urmutter“ aller Schildkröten ist oder „nur“ – was wohl wahrscheinlicher ist – einen sehr frühen, gescheiterten Versuch der Gruppe repräsentiert, das Meer für sich zu erobern: Die

neuen Funde aus China und Nordamerika zeigen, dass die frühe Evolution der Schildkröten offenbar komplexer verlief als bislang angenommen.

Auf eine alte Frage der Stammesgeschichte wirft übrigens auch *Odontochelys* kein neues Licht. Wie bei *Proganochelys* ist das Schädeldach vollständig geschlossen; es ist anapsid, lässt also keine Spuren von Schläfenfenstern erkennen. Sowohl weichteil-anatomische als auch genetische Befunde an rezenten Schildkröten legen mittlerweile den Schluss geradezu zwingend nahe, dass sie die Schwestergruppe der Archosaurier (Krokodile und Vögel) innerhalb der Diapsiden sind. Diapsidie bedeutet aber, dass zumindest irgendwann in der Geschichte der Schildkröten jederseits zwei Schläfenfenster vorhanden gewesen sein müssen. Die Fossilien geben damit nach wie vor den Befürwortern einer Abstammung der Schildkröten von primär anapsiden Vorfahren Schützenhilfe.

Sowohl die innerhalb der Anapsiden als nächste Verwandte diskutierten Pareiasaurier (vgl. NR 3/1995, S. 113) als auch die überwiegende Mehrzahl der triassischen Archosaurier-Stammlinienvertreter hatten einen wohl ausgebildeten osteodermalen Knochenpanzer. Welche der Abstammungshypothesen auch richtig sein mag: Beide lassen sich mit einer Entstehung des Schildkrötenpanzers unter Beteiligung eines bereits zuvor vorhandenen Hautknochenpanzers hervorragend in Einklang bringen. Dies muss, trotz der etwas rätselhaften Befunde bei *Odontochelys*, nach wie vor als die bestbegründete Hypothese zur Entstehung des Schildkrötenpanzers gelten.

[1] C. Li et al., *Nature* **456**, 497 (2008). – [2] W. G. Joyce et al., *Proc. Roy. Soc. B* **297**, 507 (2009).

Dr. Michael Maisch, Tübingen