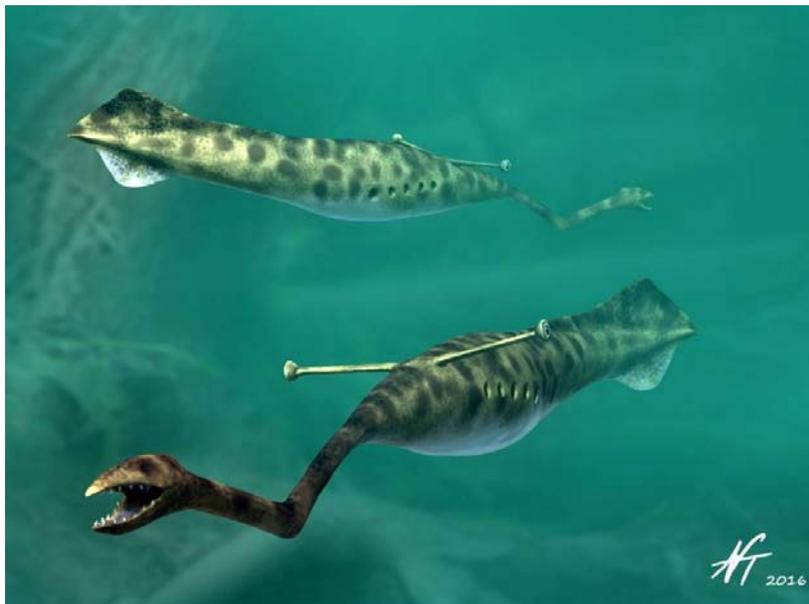


# DIE GROSSEN TRENDS IN DER FOSSILÜBERLIEFERUNG DER LEBEWESSEN

*Fossile Abfolgen, Abgrenzbarkeit, frühe Verschiedenartigkeit, Mosaikformen und Merkmals-Netzwerk*

Reinhard Junker



September 2025



# Inhalt

## Die großen Trends in der Fossilüberlieferung der Lebewesen

Fossile Abfolgen, Abgrenzbarkeit, frühe Verschiedenartigkeit, Mosaikformen und Merkmals-Netzwerk

Einleitung .....	3
Zu wenige oder zu viele Zwischenformen?.....	8
Abgrenzbarkeit größerer Gruppen.....	15
Frühe Verschiedenartigkeit .....	17
Netzwerk von Ähnlichkeitsbeziehungen .....	27
Ursachenforschung und „Experimentierung“ .....	66
Fazit .....	72
Glossar .....	75
Dank .....	75
Anhänge .....	76
Anmerkungen .....	78
Literatur .....	82

*Titelbild:* Rekonstruktion des Tully-Monsters. (Nobu Tamura, CC BY-SA 4.0)

„Das Markenzeichen einer guten Theorie sind sehr spezifische Vorhersagen, die nur für diese Theorie gelten und durch die spätere Entdeckung empirischer Belege erfolgreich bestätigt werden. Die Hypothese der gemeinsamen Abstammung ermöglicht offenbar die Vorhersage sehr präziser anatomischer Details hypothetischer Übergangsformen, die von der Hypothese des gemeinsamen Designs ohne die Einschränkung der gemeinsamen Abstammung nicht vorhergesagt werden könnten.“<sup>1</sup>

Günter Bechly 2023,

<https://evolutionnews.org/2023/12/fossil-friday-the-mess-of-arachnid>

# Die großen Trends in der Fossilüberlieferung der Lebewesen

## Fossile Abfolgen, Abgrenzbarkeit, frühe Verschiedenartigkeit, Mosaikformen und Merkmals-Netzwerk

Reinhard Junker

### Einleitung

Die Fossilüberlieferung und Befunde aus der vergleichenden Biologie (Ähnlichkeiten der Lebewesen) gelten als zwei wichtige Säulen der Theorie einer allgemeinen Evolution der Lebewesen. Die regelhaften *Abfolgen der fossil überlieferten Lebewesen* in der geologischen Schichtenfolge werden evolutionstheoretisch als Momentaufnahmen des hypothetischen Abstammungsprozesses interpretiert. Die groben Abfolgen unterstützen dabei insofern eine allgemeine Evolution der Lebewesen, als in verschiedenen geologischen Systemen *unterschiedliche* taxonomisch hochrangige Gruppen von Lebewesen anzutreffen sind – und das weltweit ähnlich. Zum Beispiel werden erste Fischfossilien in tieferen Schichten angetroffen als die ersten Landwirbeltiere (Vierbeiner, Tetrapoda). Oder es finden sich im Devon charakteristische Abfolgen von Pflanzengruppen, die großenteils in höheren Schichten bis zur Gegenwart nicht mehr angetroffen werden. Sie sind im Unterdevon vergleichsweise einfach gebaut und nehmen im Laufe des Devon rasch an Komplexität zu. Es gibt zahlreiche Beispiele dieser Art. Sie werden evolutionstheoretisch als „Stationen“ einer allgemeinen Evolution aller Lebewesen interpretiert. Kurz gesagt: Das Übereinander der Fossilgemeinschaften wird als ein Abstammen voneinander gedeutet. Ein solcher Abstammungsprozess ist mit diesem Übereinander jedoch nicht bewiesen, sondern nur eine mögliche Deutung. Das Übereinander könnte auch andere Ursachen haben, z. B. ökologisch bedingt oder Ausdruck einer verzerrten Fossildokumentation sein. Zudem ist evolutionstheoretisch die Frage nach dem Modus der Auseinanderentwicklung zu klären: Gibt es dafür experimentell nachvollziehbare natürliche Evolutionsmechanismen? Diese Frage kann nicht ausgeklammert werden, wenn man von einer rein natürlich verlaufenden Evolution ausgeht.

Wenn es allerdings tatsächlich einen Stammbaum aller Lebewesen gibt, was in der Evoluti-

onsforschung als Tatsache angesehen wird, und wenn Evolution – wie allgemein angenommen wird – auf rein natürlichem Wege verlaufen sein soll, müssten die fossilen Überreste sich in eine Baumstruktur einfügen lassen – so wie einzelne Puzzlestücke in ein bestimmtes Gesamtbild passen. Im Idealfall sind die Puzzlestücke so zahlreich und so spezifisch, dass das Gesamtbild in groben Zügen aus den vorhandenen Teilen erschlossen werden kann. Wenn die Datenbasis dafür zu schmal ist, sollten die Puzzlestücke aber wenigstens zu einem hypothetischen Gesamtbild passen oder diesem wenigstens nicht grundsätzlich widersprechen. Im Falle der Geschichte der Lebewesen müsste dieses Gesamtbild eine Baumstruktur aufweisen, wenn es tatsächlich eine allgemeine Evolution aller Lebewesen gab. (Zu möglichen Ausnahmen oder anderen Möglichkeiten siehe den folgenden Abschnitt „Sind Vorhersagen bezüglich des Ähnlichkeitsmusters eindeutig?“)

Auch die *Merkmalsverteilungen* heute lebender und fossil bekannter Arten sowie größerer Gruppen (Taxa) von Lebewesen sollten sich in einer Baumstruktur darstellen lassen. Schließlich folgt aus der Annahme einer allgemeinen Abstammung aller Lebewesen – ob heute lebend oder nur fossil bekannt –, dass die Geschichte der Lebewesen durch folgende zwei Aspekte gekennzeichnet sein müsste:

1. Eine *zunehmende Verschiedenartigkeit* infolge einer schrittweisen Evolution der Taxa ausgehend von einfachsten Bakterien (wobei durch Aussterben von Taxa manche Zweige auch wieder verlorengehen können).

2. *Gabelige Verzweigungen* durch Artbildung bzw. Artaufspaltung.

Eine widerspruchsfreie Stammbaumdarstellung lässt sich in ein *eingeschachteltes (enkaptisches) System* „übersetzen“ (**Abb. 1**). Hierbei werden Lebewesen in systematische Taxa von unterschiedlichem Rang hierarchisch angeordnet:

## Kompakt

Eine allgemeine Abstammung aller Arten von Lebewesen von einem gemeinsamen Vorfahren ist für eine große Mehrheit der Biologen eine Tatsache. Dies lässt bestimmte Merkmale des Fossilberichts erwarten: 1. ein evolutiv passendes Übereinander verschiedener Lebensgemeinschaften, 2. zahlreiche Funde, die als Bindeglieder gedeutet werden können, 3. eine allmähliche Zunahme an Verschiedenartigkeit, 4. eine Darstellung der Abstammungsabfolgen in Baumform, 5. eine relativ gleichmäßige Verteilung der Fossilfunde im Formenraum möglicher Baupläne zwischen den bekannten heute lebenden und fossilen Formen.

Eine systematische Analyse zeigt jedoch, dass 1. nur die erste (nicht sehr spezifische) Erwartung durch die fossilen Befunde bei höheren Taxa gestützt wird, alle anderen dagegen nicht. Im Einzelnen: 2. Die Formen, die als evolutionäre Bindeglieder interpretierbar sind, gibt es, aufs Ganze gesehen, nur sehr wenige, gemessen an der großen Zahl von Bindegliedern, die existiert haben müssten. Es gibt zwar viele Mosaikformen, diese sind in der Regel aber wegen Merkmalswidersprüchen nicht als Bindeglieder interpretierbar, sondern vergrößern die Zahl fehlender Bindeglieder in der Regel noch. 3. Es gibt eine klare Tendenz, wonach die maximale Verschiedenartigkeit größerer Gruppen (Ordnungen und höhere Taxa) zu Beginn der Fossilüberlieferung zu verzeichnen ist. Daher zeichnet sich kein von einfach zu komplex evolvierender Stammbaum ab (abgesehen von einem ganz groben Blick auf die Fossilüberlieferung gemäß 1.). 4. Anstelle stammbaumartiger Ähnlichkeitsbeziehungen finden sich gehäuft ausgeprägt netzartige Verbindungen zwischen Taxa\* oberhalb des Familienniveaus. Das eingeschachtelte System der Merkmalsbeziehungen wird regelmäßig mehr oder weniger von Querverbindungen durch gemeinsame Merkmale gestört; manche Gruppen erlauben kaum eine Darstellung in Form einer Einschachtelung. 5. Die Verteilung der heute lebenden und fossilen Formen im Formenraum ist auffällig diskontinuierlich.

Alle diese Beobachtungen (2.–5.) entsprechen nicht den Erwartungen oder den Vorhersagen im Rahmen evolutionstheoretischer Modellierungen. Es wird diskutiert und kritisch analysiert, wie diese Befunde dennoch im Rahmen des Evolutionsparadigmas gedeutet und welche evolutionären Prozesse dabei vorgeschlagen werden, die zu den unerwarteten systematischen Befunden geführt haben könnten. Außerdem wird diskutiert, wie die Befunde alternativ im Rahmen eines Schöpfungsparadigmas interpretiert werden können.

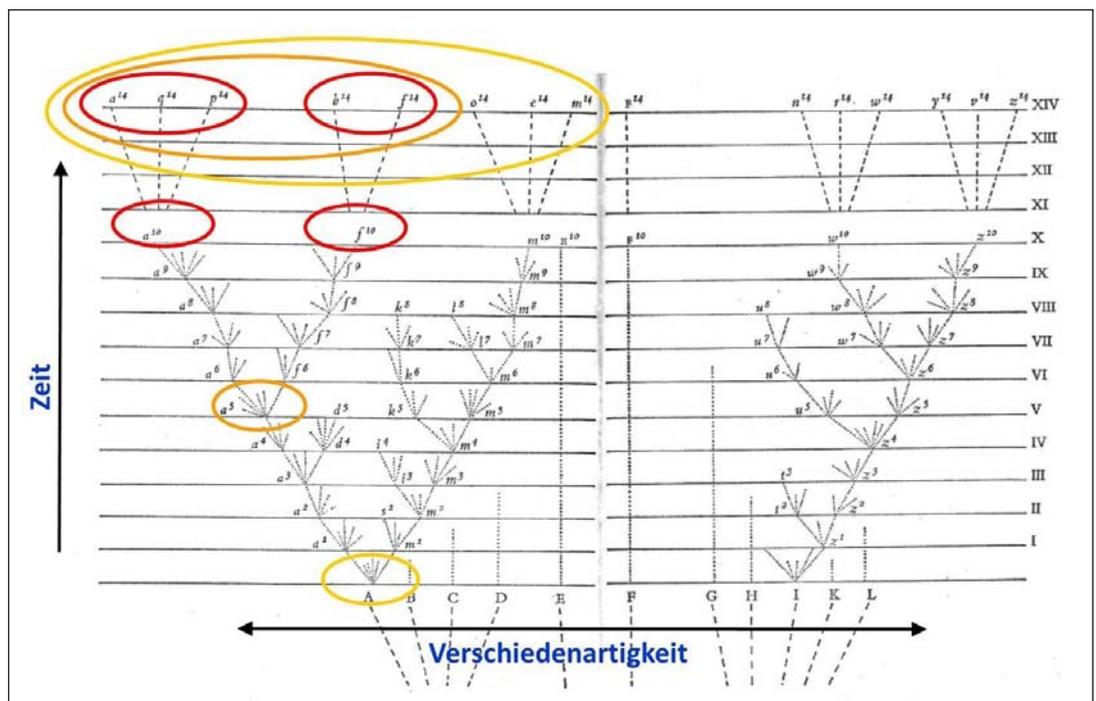
zuerst Arten, dann Gattungen, schließlich die mittlere Ebene von Familien und Ordnungen, und dann hochrangige Taxa wie Klassen, Stämme und zuletzt Reiche.

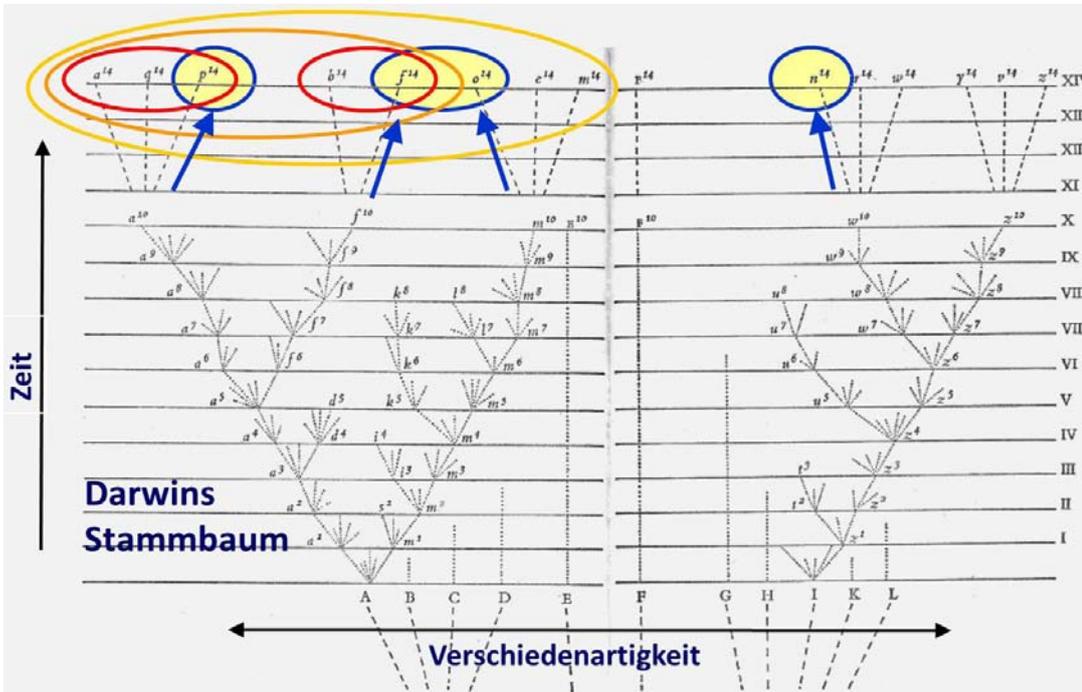
## Die Einschachtelung der Ähnlichkeitsmuster der Lebewesen gilt als eines der starken Belege für eine allgemeine Evolution.

Die Einschachtelungen der Ähnlichkeitsmuster der Lebewesen und die damit verbundene Hierarchie von Ähnlichkeiten gelten als eines der starken Belege für eine allgemeine Evolution der Lebewesen. Es sei aber angemerkt, dass ein eingeschachteltes System seit der Erfindung der modernen Systematik der Lebewesen durch Carl von LINNÉ (1707–1778 n. Chr.) von Biologen vor der Durchsetzung von DARWIN'S Evolutionstheorie im Sinne einer Schöpfungsordnung und nicht als Evolutionsbeweis gedeutet worden ist. In diesem Sinne ist ein eingeschachteltes System der Lebewesen für die Vorstellung von Höherentwicklung kein hinreichender, aber ein sehr gut passender Befund.

DARWIN (1872) hat sich diesem Befund gewidmet und damit zugleich eine Schöpfungsanschauung bestritten: „Es ist eine wahrhaft wunderbare Tatsache, ... dass alle Tiere und Pflanzen durch alle Zeiten und Räume hindurch in Gruppen, die den Gruppen untergeordnet sind, miteinander verwandt sind, ... Wären die Arten unabhängig voneinander entstanden, ... wäre diese Art der Klassifizierung nicht zu erklären; sie erklärt sich jedoch durch Vererbung und die komplexe Wirkung der natürlichen Auslese, die das Aussterben und die Divergenz

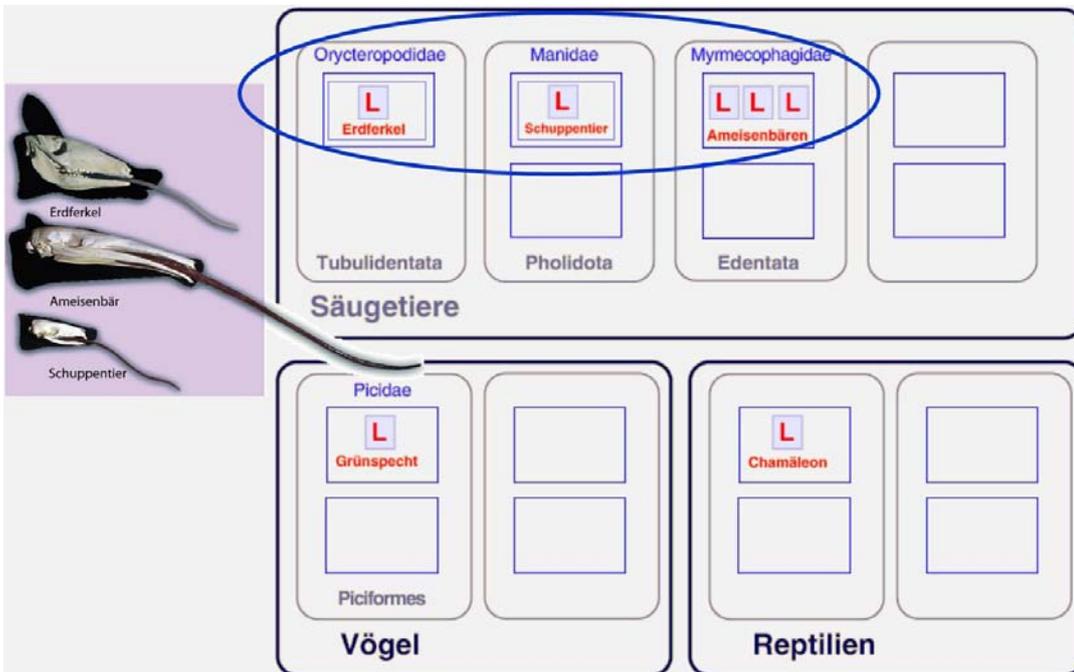
**Abb. 1** Darwins Stammbaum – die einzige Abbildung in seinem Buch *On the origin of species*. Wenn eine Evolution aller Lebewesen abgelaufen ist, kann man erwarten, dass sich die Formenvielfalt in einer Baumstruktur darstellen lässt. Diese kann in ein eingeschachteltes System (oben) übersetzt werden. Die verzweigten Formen werden außerdem im Laufe der Zeit allmählich verschiedenartiger. Am Anfang sind die Unterschiede zwischen den aufgespaltenen Formen noch gering, doch mit der Zeit nimmt die Verschiedenartigkeit immer mehr zu. Diese Darstellung ist folgerichtig, wenn die Lebewesen durch *graduelle* Evolution entstanden sind.





**Abb. 2 Oben:** Konvergenzen (blaue Pfeile durchbrechen das eingeschachtelte System, weil in diesem Fall gleiche bzw. ähnliche Merkmale unabhängig von einer gemeinsamen Abstammung auftreten).

**Unten:** Beispiel zu DARWIN'S Darstellung: Die Verteilung von Tieren mit Leimruten (= lange, klebrige, ausstülpbare Zunge, bei den drei Säugergruppen zusätzlich mit Kaumagen) stört das eingeschachtelte System, weil sie bei nicht näher verwandten Taxa (Gruppen) auftreten und bei den jeweiligen Vorfahren der übergeordneten Gruppen fehlen.



von Merkmalen zur Folge hat, wie wir in der Abbildung gesehen haben.“<sup>2</sup> SOBER (2008, 124) kommentiert: „Darwin behauptete später zu Recht, dass seine eigene Theorie die Hierarchie vorhersagt.“<sup>3</sup>

Es können also konkrete Vorhersagen bei gemeinsamer Abstammung abgeleitet werden:

1. Die Abfolge der Arten und größeren Gruppen von Lebewesen zeigt sich in der Fossilüberlieferung in Form einer *zunehmenden Verzweigung*, wenn auch unterbrochen von Aussterbeereignissen.

2. Es zeigt sich eine *allmähliche* Zunahme von Verschiedenartigkeit (s. **Kasten 1**, S. 17)

3. Die Merkmalskonstellationen sowohl der fossil bekannten als auch der heute existierenden

Arten lassen sich in Form eines *eingeschachtelten Systems* darstellen.

4. Es gibt ungezählte Übergangsformen (bzw. Bindeglieder; s. **Tab. 2**), deren Merkmalsmix *widerspruchsfrei* zwischen zwei andere Arten oder höhere Taxa\* passt. *Widerspruchsfreiheit* bedeutet hier, dass sich der *gesamte* Merkmalsmix eines Bindeglieds zwischen zwei anderen Taxa eingeordnet werden kann.

### Sind Vorhersagen bezüglich des Ähnlichkeitsmusters eindeutig?

Doch sind diese Vorhersagen wirklich so klar zu treffen? Tatsächlich liegen diesen Vorhersagen bestimmte Vorstellungen über den Modus der (hypothetischen)

tischen) Evolution zugrunde. Geht man vom Darwin'schen Mechanismus\* aus, ist ein eingeschachteltes System zu erwarten. Schließlich ist das Kernstück des Darwin'schen Mechanismus das Wechselspiel von Zufallsmutation und natürlicher Selektion.<sup>4</sup> Mit diesem Mechanismus – wenn er denn auch in Bezug auf evolutionäre Innovationen funktionieren würde (was aber zu beweisen wäre) – ist nämlich nicht zu erwarten, dass gleichartige *komplexere* Merkmale häufig mehrfach unabhängig (*konvergent*\*) entstehen. Daher werden im Rahmen von Evolution Ähnlichkeiten standardmäßig erst einmal als Ergebnis gemeinsamer Abstammung (als *Homologien*\*) interpretiert. Und daraus folgt ein enkaptisches System von Ähnlichkeiten (**Abb. 1**). Es kommen noch andere Evolutionsfaktoren wie Gendrift und Hybridisierungen nah verwandter Arten hinzu, die aber am zu erwartenden Gesamtbild nichts Wesentliches ändern, jedenfalls bei höheren Taxa ungefähr ab Familienniveau. Denn oberhalb des Familienniveaus sind in aller Regel keine Hybridisierungen zu erwarten, die zu Vernetzungen von Merkmalsbeziehungen führen würden (vgl. hierzu sowie zu seltenen Ausnahmen KUTZELNIGG & SCHOLL [2025]). Zu klären wäre aber auch, in welchem Ausmaß horizontaler Gentransfer vorkommt, aber bislang ist ein horizontaler Transfer ganzer Bauplanmodule, um die es in dieser Abhandlung geht, nicht bekannt. Leitend ist in jedem Fall, dass es sich um einen rein natürlichen Prozess ohne jede Steuerung von außen handelt. Das wird von Befürwortern der Evolutionslehre selbst vielfach betont.

Ein Prozess ohne Steuerung und damit ohne Ziele lässt nicht erwarten, dass zweimal oder gar mehrfach unabhängig dieselben oder sehr ähnliche Strukturen entstehen – vor allem nicht, dass dies häufig oder gar systematisch auftritt. Kommt es doch zu mehrfachem Auftreten solcher Merkmale ohne gemeinsame Abstammungsgeschichte, spricht man in der Evolutionsforschung von *Konvergenz* (oder allgemeiner von *Homoplasi*\*, darunter fallen auch Parallelentwicklungen und Rückentwicklungen). Auf der Basis des Darwin'schen Mechanismus sind Konvergenzen von Merkmalen<sup>5</sup> also überraschend und sie stören das eingeschachtelte System (**Abb. 2**). Wie wir sehen werden, muss das Auftreten von Konvergenzen dennoch angenommen werden, weil die Merkmale *häufig* mosaikartig und widersprüchlich unter verschiedenen Gruppen von Lebewesen verteilt sind; dazu später mehr.

**Auf der Basis des Darwin'schen Mechanismus sind Konvergenzen überraschend und sie stören das eingeschachtelte System.**

Aus dem Darwin'schen Mechanismus folgt der *Gradualismus*. Das hat Charles DARWIN selbst betont<sup>6</sup>, und es ist auch heute noch eine naheliegende Schlussfolgerung. Die Quelle der evolutiven Veränderungen sind Zufallsmutationen (was DARWIN aber noch nicht wusste), genauer: Kopierfehler bei der Zellteilung. Es ist nicht zu erwarten, dass größere, umfangreiche genetische Änderungen zu funktionalen Strukturen bei den Lebewesen führen, weil komplexe Systeme bei zufälligen, vielfachen Änderungen mit größter Wahrscheinlichkeit zerstört statt verbessert werden.<sup>7</sup> Daher wird im klassischen Neodarwinismus\* bzw. gemäß der sog. „Modernen Synthese“ angenommen, dass *selektierbare* Änderungen geringfügig sein müssen. Zahlreiche aufeinanderfolgende geringfügige und selektierbare Änderungen führen demnach zu einem graduellen Wandel.

Aus diesen Vorgaben des Darwin'schen Mechanismus folgen die ersten beiden der oben genannten Vorhersagen. Die dritte und vierte Vorhersage ergeben sich als logische Konsequenzen daraus – jedenfalls wenn genügend Daten zu Ähnlichkeiten von heute lebenden sowie fossilen Arten vorliegen.

### **Vorhersagen bei nicht-Darwin'scher Evolution**

*Wie gestalten sich aber Vorhersagen zu den Merkmalsverteilungen und die Darstellungen der Formenvielfalt, wenn sie nicht durch den Darwin'schen Mechanismus entstanden sind?* Es gibt neuere Vorstellungen über größere Evolutionssprünge<sup>8</sup> – trotz einer rein natürlichen Entstehungsweise (was aber außerhalb von bereits vorhandener Vorprogrammierung im Erbgut bisher spekulativ ist; vgl. Diskussion zur Erweiterten Evolutionären Synthese bei JUNKER & WIDENMEYER [2021]). Außerdem wird mittlerweile auch darüber diskutiert, ob es Konstellationen und Mechanismen gibt, die das Auftreten von Konvergenzen fördern. Zudem ist bei Mikroorganismen auch lateraler Gentransfer bekannt, wodurch Gene einer Art in eine andere transferiert werden und so vernetzte Merkmalsbeziehungen auftreten können (zumindest, solange die Gene nicht zu stark in miteinander verschachtelte Gennetzwerke eingebunden sind). Gibt es nennenswerten lateralen Gentransfer von genetischen Grundlagen von Merkmalen vielleicht auch bei Vielzellern?

Wie gut begründet diese neueren Ansätze sind, soll hier zunächst nicht diskutiert werden. Sollten sie tragfähig sein, hätte das aber Konsequenzen für die Erwartungen an die Merkmalsverteilungen der Arten und größeren Organismengruppen. Wenn Auftreten zahlrei-

	Grundaussagen	Variablen
<b>Evolutionsparadigma</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Es gibt einen Stammbaum aller Lebewesen</li> <li>• Alle Baupläne der Lebewesen sind durch einen rein natürlichen Prozess entstanden</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Details des Stammbaums, wenige oder zahlreiche Konvergenzen, graduell oder sprunghaft.</li> <li>• (Neo-)darwinistisch oder durch andere Mechanismen</li> </ul>
<b>Schöpfungsparadigma</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Grundtypen des Lebens sind in fertiger Form durch Schöpfungsakte ins Dasein gekommen</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• gleichzeitige oder sukzessive Erschaffung</li> <li>• Definition „Grundtyp“</li> <li>• Quellen von präexistenter Variation</li> </ul>

**Tab. 1** Grundaussagen und Variablen von Evolutions- und Schöpfungsparadigma. Nicht alle Variablen bei „Schöpfungsparadigma“ entsprechen der biblischen Sicht von der Schöpfung.

cher Konvergenzen zu erwarten wäre, würde die Formenvielfalt eher netzartig darstellbar sein. Eine Baumstruktur wäre dann u. U. gar nicht zu erwarten (damit wäre aber auch die Basis des Cladismus\* zerstört). Dasselbe gilt, wenn es in großem Umfang lateralen Gentransfer bei Vielzellern, Pflanzen und Tieren, gäbe. Außerdem müsste die Erwartung einer *Allmählichkeit* von Verzweigungen aufgegeben werden, wenn selektierbare Änderungen auf evolutivem Wege auch sprunghaft möglich wären.

Das hätte aber schwerwiegende Folgen für die Vorhersagbarkeit von Evolutionsmodellen. Von Spezifität und Eindeutigkeit evolutions-theoretischer Vorhersagen könnte dann nicht mehr die Rede sein. Wenn sowohl bestimmte Erwartungen als auch gegenteilige oder mindestens deutlich verschiedene Erwartungen möglich wären, wären viele Befunde, auch teils widersprüchliche, in irgendein Evolutionsmodell einpassbar. Damit aber ginge ein ziemlich unstrittiges Qualitätsmerkmal wissenschaftlicher Hypothesen verloren (vgl. CHALMERS 2007): *Vorhersagbarkeit und Prüfbarkeit*. Tatsächlich ist es in der Evolutionsforschung fast schon systematisch der Fall, dass sowohl bestimmte Behauptungen als auch ihr Gegenteil gemacht wurden (JUNKER 2021).

### Wenn Auftreten zahlreicher Konvergenzen zu erwarten wäre, würde die Formenvielfalt eher netzartig darstellbar sein.

Bei Nicht-Eintreffen von Vorhersagen wird nicht das zugrundeliegende Paradigma einer *durch rein natürliche Prozesse verlaufenden Evolution aller Lebewesen* in Frage gestellt, sondern innerhalb dieses Paradigmas nach neuen Modi des Verlaufs

gefragt. Es werden neue evolutionstheoretische Hypothesen über die Evolutionsmechanismen aufgestellt. Eine Reihe von Forschern betrachtet heute den Darwin'schen Mechanismus nur als tauglich für Feinabstimmungen, nicht aber für innovative Evolution.<sup>9</sup>

Wie gut sich alternative Evolutionsmechanismen bewähren, soll an dieser Stelle nicht thematisiert werden (s. dazu JUNKER & WIDENMEYER 2021). Hier soll nur Folgendes festgehalten werden:

1. Die Erwartungen an die Merkmalsmuster der Lebewesen (Baum, enkaptisches System, Netzwerk, graduell oder sprunghaft, passende Übergangsformen) und die damit verbundenen Prüfmöglichkeiten hängen von den Vorstellungen über die Evolutionsmechanismen ab.

2. Hypothesen über Evolutionsmechanismen müssen sich experimentell bewähren, sonst sind sie *ad hoc* und nur geeignet, evolutionstheoretische Probleme zu verschleiern.

3. Es spricht Vieles dafür (und das soll im Folgenden anhand vieler Beispiele belegt werden), dass kaum echte Vorhersagen, sondern nur Deutungen im Nachhinein möglich sind. Wir werden im Abschnitt „Fazit“ darauf zurückkommen.

4. Deutungen im Nachhinein sind auch möglich, wenn von einer Erschaffung der Lebewesen ausgegangen wird. Es kann anhand der bisherigen Befunde beurteilt werden, welche Deutung besser zu den Daten passt.

In Bezug auf „Schöpfung“ soll im Folgenden von „Schöpfungsparadigma“ gesprochen werden. Damit ist gemeint, dass Lebewesen willentlich, kreativ verursacht sind und von Beginn an in abgegrenzter Form (Grundtypen) ins Dasein gekommen sind. Es gibt hier keinen Stammbaum aller Lebewesen.

# Zu wenige oder zu viele Zwischenformen?

Eines der umstrittenen Argumente zur Evolution der Lebewesen ist die Frage nach der Existenz von Übergangsformen. Diese Frage kann auf der Basis des heutigen Wissens nicht in allgemeiner Form beantwortet werden, denn die Situationen sind bei verschiedenen Tier- und Pflanzengruppen teilweise recht unterschiedlich. Die Problematik um die Existenz von Übergangsformen fängt schon damit an, wie man „Übergangsform“ definieren soll und woran man erkennen kann, dass eine Art eine Übergangsform ist.

Tab. 2 Beschreibende und interpretierende Begriffe

beschreibender Begriff	interpretierender Begriff
Mosaikform	Bindeglied
Zwischenform	Übergangsform
vereinigt Merkmale verschiedener Gruppen	Übergänge in Einzelmerkmalen

Hier ist zunächst notwendig, zwischen *beschreibenden* und *interpretierenden* Begriffen zu unterscheiden (vgl. Tab. 2). Lebewesen, die Merkmale vereinigen, die (in der Regel) typisch sind für verschiedene größere Gruppen, sollen als *Mosaikformen* oder *Zwischenformen* bezeichnet werden. Diese Begriffe sind beschreibend zu verstehen und sagen nichts über reale Abstammungszusammenhänge aus. Werden Mosaikformen als stammesgeschichtliche **Übergänge** zwischen diesen Gruppen interpretiert, so können interpretierenden Begriffe wie *Bindeglied* oder *Übergangsform* verwendet werden.

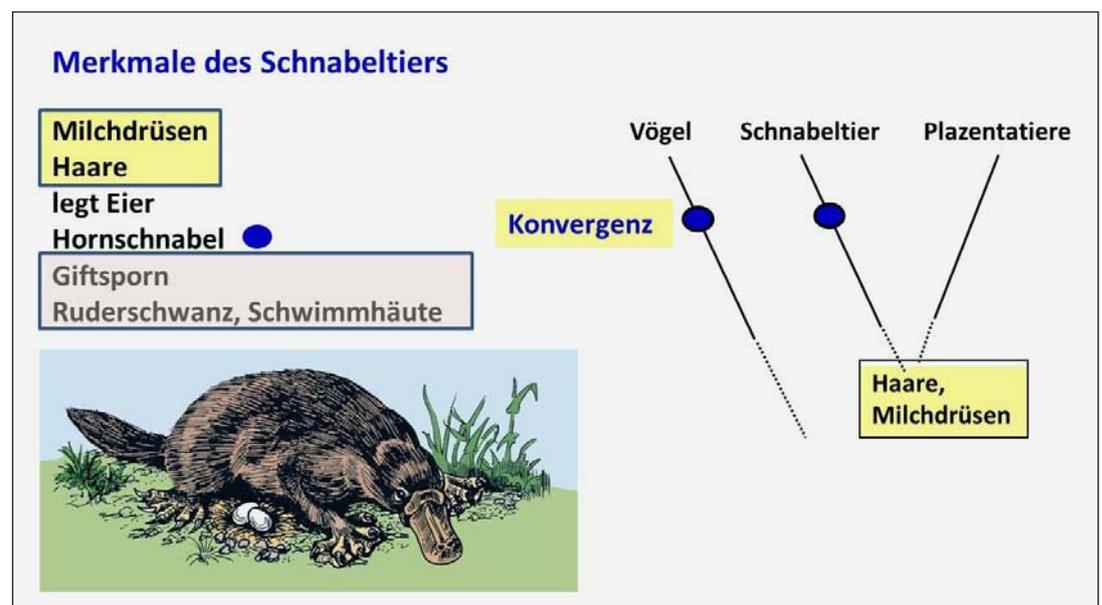
Welche Anforderungen sollte eine Art erfüllen, damit sie als Bindeglied in einer evolutiven Abfolge interpretiert werden kann? Als eine

Minimalbedingung kann genannt werden: Die Merkmalskombination eines Bindeglieds sollte einigermaßen widerspruchsfrei zwischen zwei Arten passen, zwischen denen die betreffende verbindende Art vermittelt.

Mathematisch ausgedrückt: Wenn Bindeglied **B** zwischen einer Art **A** und einer anderen Art **C** vermitteln soll, dann sollte **B** mehr Merkmale von **C** besitzen als **A**, sowie mehr Merkmale von **A** besitzen als **C** und zudem so wenige einzigartige Merkmale *X* wie möglich. Schließlich müssen sich Evolutionsbiologen bei dem Rekonstruktionsversuch der Stammesgeschichte folgender Problematik bewusst sein: Jedes Merkmal *X* eines mutmaßlichen Bindeglieds **B**, das weder bei Art **A** noch bei Art **C** auftritt, reißt eine zusätzliche, bisher nicht überbrückte Lücke in den evolutionären Stammbaum. Natürlich könnte Art **B** theoretisch auch einzigartige Merkmale haben, wenn evolutionäre Entwicklungen einem „Zickzack-Kurs“ folgen, und diese könnten hin zu Art **C** auch wieder verloren gehen. Aber je mehr solcher unpassender Merkmale *X* auftreten, desto weniger wahrscheinlich bzw. stringent nachvollziehbar ist Art **B** als Bindeglied. In jedem Fall muss aber dann für jedes einzigartige Merkmal *X* schließlich ein weiteres, vermittelndes Bindeglied gesucht werden. Dieser Befund kann zu dem paradoxen Fall führen, dass mit der Zunahme an neu gefundenen, teilweise passenden Bindegliedern die evolutionär anzunehmenden Lücken immer größer anstatt kleiner werden, was dann zur Folge hat, dass der „Stammbaum“ des Lebens immer weniger empirisch begründbar ist.

Ob Zwischenformen oder Mosaikformen als evolutionäre Übergangsformen (bzw. Bindeglieder) interpretiert werden können; muss

Abb. 3 Das Schnabeltier, das zur Säugetier-Unterklasse der Kloakentiere gehört, weist einen ungewöhnlichen Merkmalsmix auf: Elektrosensoren, Haarkleid und Milchdrüsen, eierlegende Fortpflanzungsweise, ein eigenartiger Hornschnabel, ein Ruderschwanz, Schwimmhäute, zehn Geschlechtschromosomen und einen Giftsporn an den Hinterbeinen der Männchen. Das sind Merkmale, die sonst mehreren verschiedenen Tiergruppen zugeordnet werden und insgesamt nicht in eine Übergangsstellung zwischen Reptilien und Säugetieren passen. Das Bild zeigt die Problematik in stark vereinfachter Form. Details zur stammesgeschichtlichen Stellung aus evolutionstheoretischer Sicht sollen hier nicht thematisiert werden.

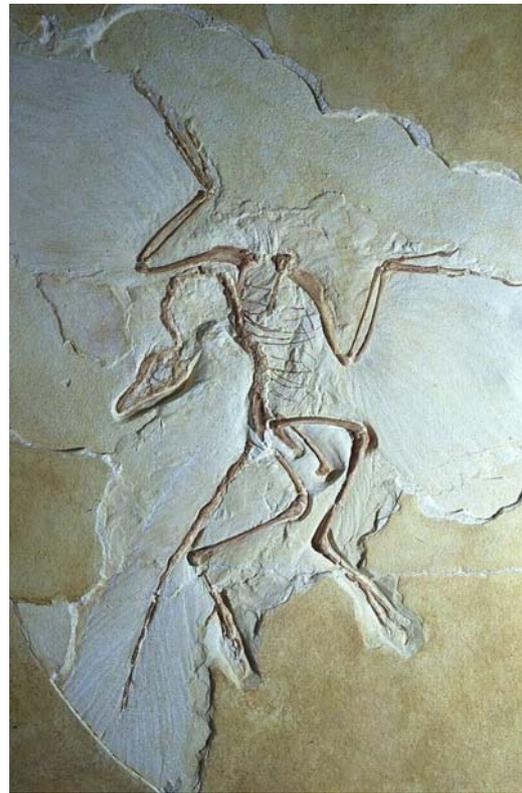


eigens begründet werden. In vielen Fällen wie beim Schnabeltier ist dies beispielsweise nicht möglich (Erläuterungen dazu in der Legende zu **Abb. 3**).<sup>10</sup>

In anderen Fällen ist die Deutung von Zwischenformen als Übergangsformen möglich, aber nicht zwingend. Warum das so ist, ist eines der Themen, die in diesem Beitrag behandelt werden.

Die Frage nach der Existenz von Übergangsformen kann nur in Bezug auf einzelne Arten bzw. Gruppen von Lebewesen, nicht jedoch allgemeingültig beantwortet werden. Dafür sind die Verhältnisse von Fall zu Fall zu verschieden. Markant unterschiedlich sind beispielsweise die Verhältnisse bei aktiven Fliegern. Während Fledermäuse von Beginn ihrer Fossilüberlieferung an unverkennbar ausgeprägte Fledermausmerkmale haben und sich stark von mutmaßlichen Vorfahren unterscheiden (JUNKER 2011, dort Belege aus der Fachliteratur; aktuell: RIETBERGEN et al. 2023), ist die Situation bei den ersten Vögeln sehr viel anders. Überspitzt gesagt: Während der mutmaßliche Übergangsbereich bei den Fledermäusen so gut wie leer ist, ist der Formenraum zwischen Dinosauriern und Vögeln so gut gefüllt, dass sich die Paläontologen – pointiert formuliert – vor Zwischenformen schier nicht retten können (s. u.). Was bedeutet aber ein „Zuviel“ an Zwischenformen für evolutionstheoretische Vorstellungen?

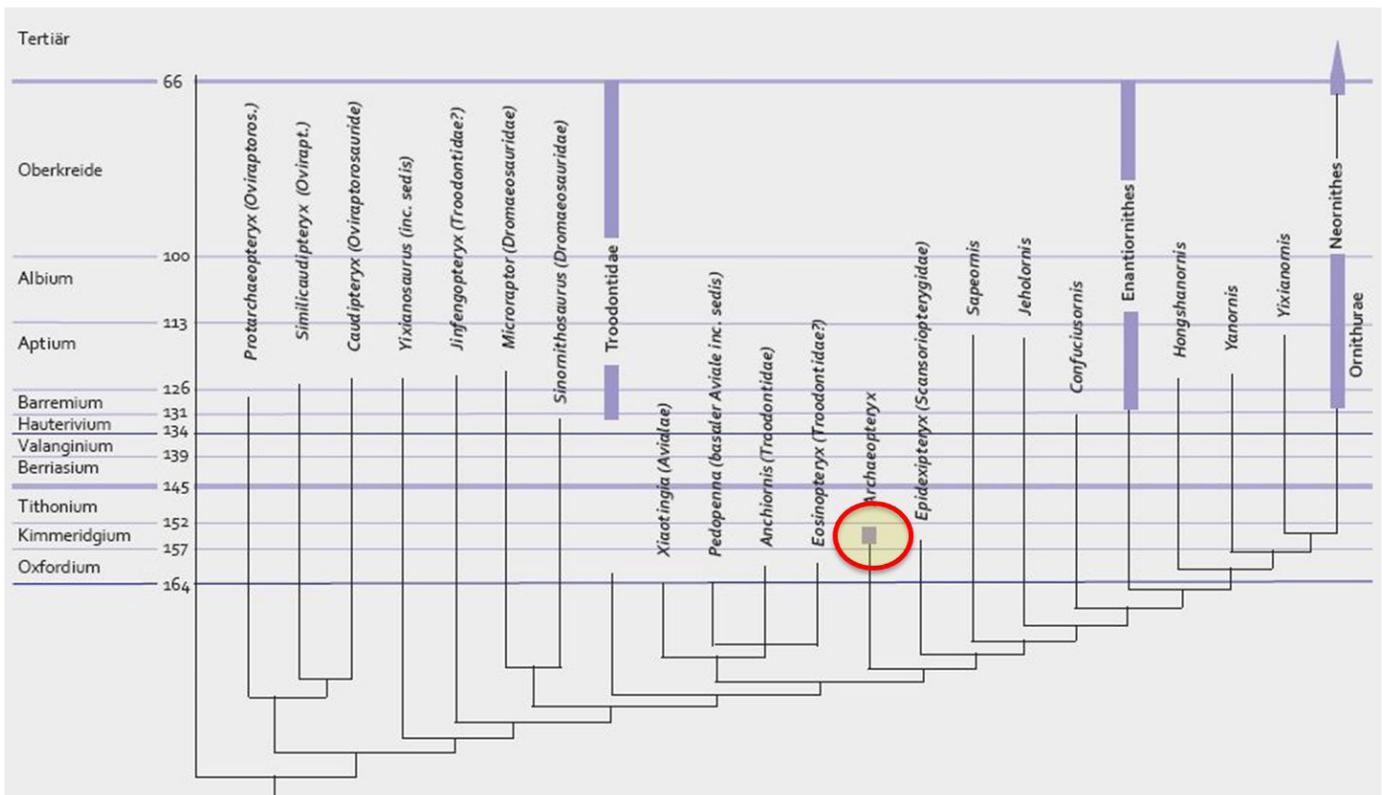
Diese Situation war vor ca. 30 Jahren noch deutlich anders. Damals war der berühmte „Urvogel“ *Archaeopteryx* (**Abb. 4**) bildhaft gesprochen eine ziemlich einsame Insel in einem wei-



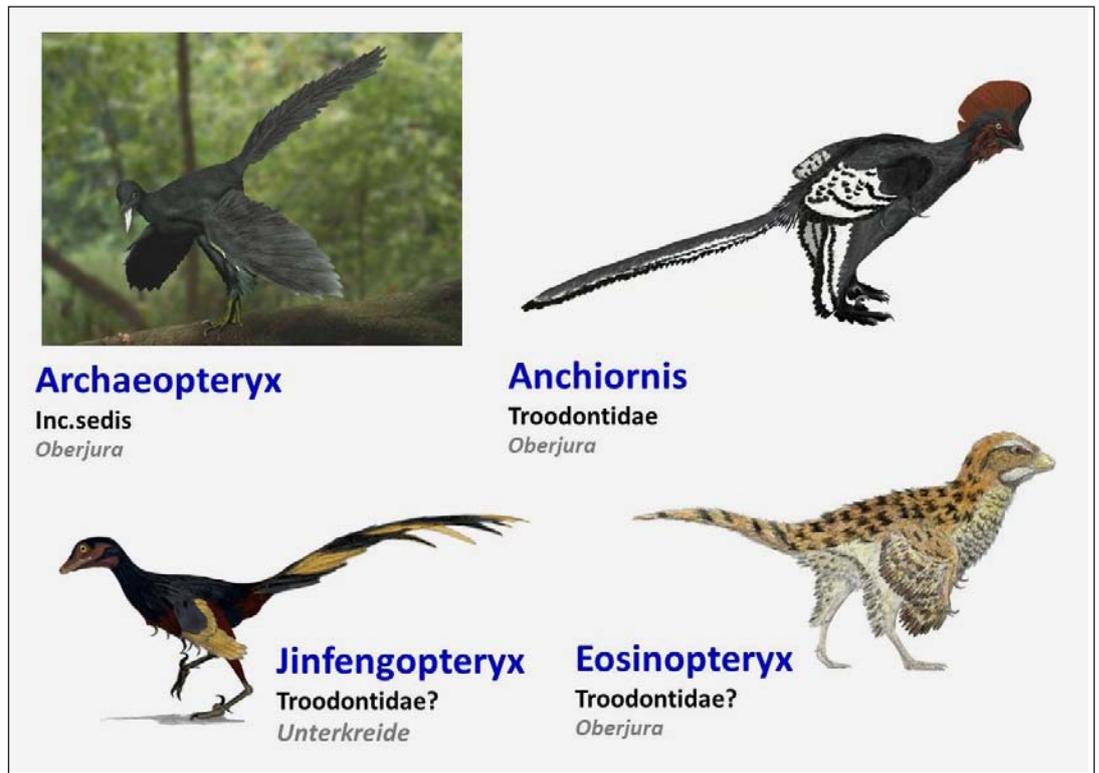
**Abb. 4** Die Ikone unter den Zwischenformen: Der „Urvogel“ *Archaeopteryx*, Abguss des Berliner Exemplars (Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt). (Original: H. Raab, CC BY-SA 3.0)

ten Ozean (vgl. **Abb. 5**). In Bezug auf wichtige Merkmale ist *Archaeopteryx* eine Zwischenform zwischen bestimmten zweibeinig sich fortbewegenden Raubdinosauriern (Theropoden) und Vögeln. Am auffälligsten reptiltypisch sind ein bezahnter Kiefer und eine lange Schwanzwirbelsäule, während die flächigen, asymmetrischen Federn und manche Schädelmerkmale vogeltypisch sind – insofern handelt es sich bei *Archaeopteryx* um eine Zwischenform, die bis Mitte der

**Abb. 5** Cladogramm nach FOTH et al. (2014). Durch dicke Balken wiedergegeben sind hier nur Gruppen, deren Mitglieder flächige Federn besaßen, die bis Mitte der 1990er-Jahre bekannt waren. *Archaeopteryx* ist ziemlich alleine auf weiter Flur.



**Abb. 6** Juravögel. (*Archaeopteryx*: Nobu Tamura, CC BY-SA 3.0; *Anchiornis*: Matt Martyniuk, CC BY 3.0; *Jinfengopteryx*: Matt Martyniuk, CC BY 2.5; *Eosinopteryx*: El fosilmaniaco, CC BY-SA 3.0)



**Archaeopteryx**

Inc.sedis  
Oberjura

**Anchiornis**

Troodontidae  
Oberjura

**Jinfengopteryx**

Troodontidae?  
Unterkreide

**Eosinopteryx**

Troodontidae?  
Oberjura

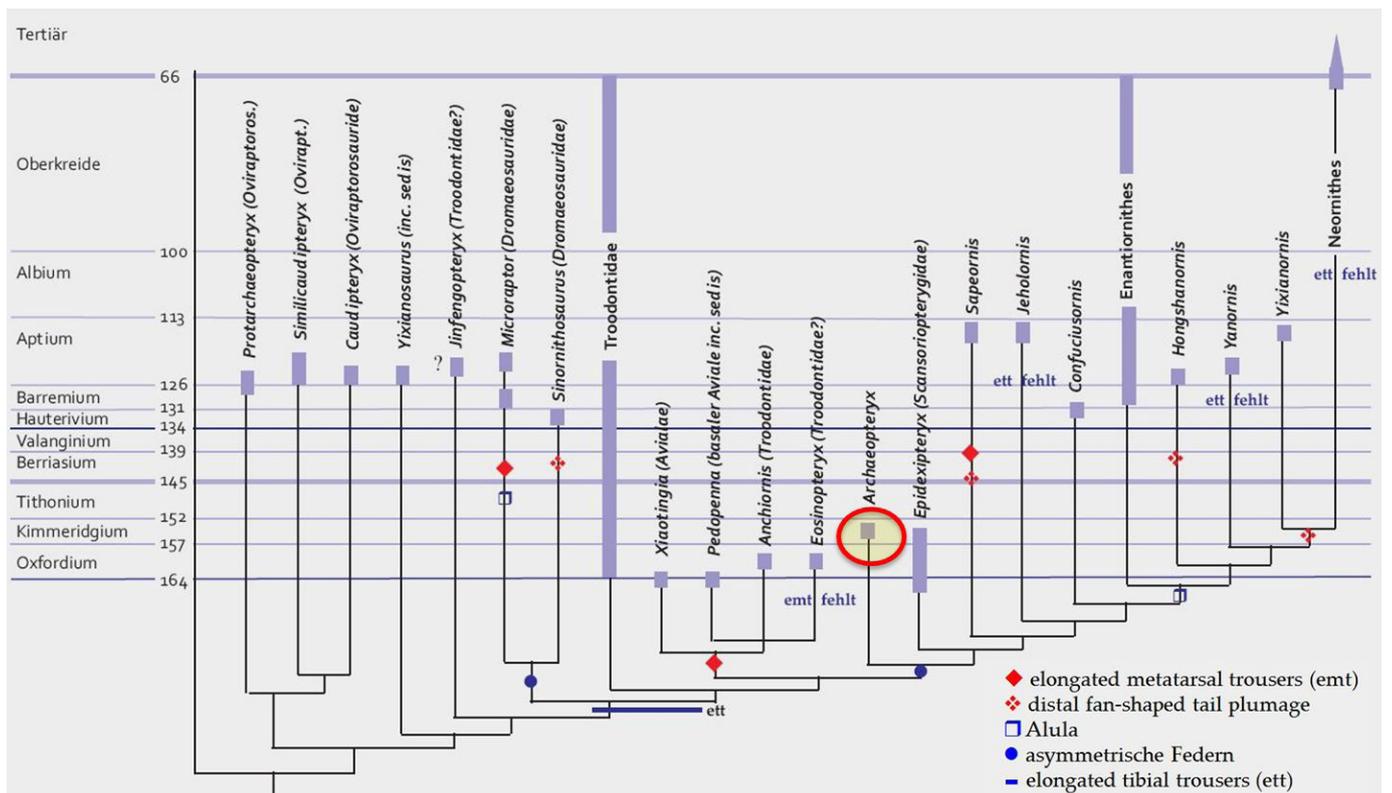
1990er-Jahre auch relativ gut als Übergangsform interpretiert werden konnte.

Doch ab Mitte der 1990er-Jahre wurden nach und nach vor allem in China, aber auch auf anderen Erdteilen Dinosaurier mit einer haarartigen Körperbedeckung entdeckt, bald auch Formen mit flächigen Federn (**Abb. 6**). Dabei spielt es in Bezug auf die Frage nach der Existenz von Übergangsformen eine untergeordnete Rolle, ob man Tiere mit flächigen Federn (mit Schaft und geschlossener Fahne) als „Vögel“ oder als

„befiederte Dinosaurier“ bezeichnet. Darüber gibt es eine kontroverse Diskussion, und einige Paläontologen sind der Auffassung, dass es sich bei einigen Formen mit flächigen Federn um sekundär flugunfähige Vögel handelt (JUNKER 2019a, 47f).

Die Frage nach der Existenz von Übergangsformen hat sich durch diese Fülle neuer Funde grundlegend geändert (**Abb. 7**). Befürworter der Evolutionslehre behaupten, dass die vogeltypischen Merkmale Schritt für Schritt im Laufe

**Abb. 7** Cladogramm nach FOTH et al. (2014) mit allen bis dahin bekannten Gruppen, deren Mitglieder flächige Federn besaßen (dicke Balken). Die Situation hat sich binnen 20 Jahren hier grundlegend geändert.



des Übergangs von Theropoden-Dinosauriern zu Vögeln evolutionär erworben worden seien. Daher sei es schwierig, überhaupt eine Grenze zwischen Dinosauriern und Vögeln zu ziehen. Angesichts der großen Zahl verschiedener Merkmalsmosaiken ist diese Behauptung zunächst nachvollziehbar. Aber es gibt mindestens drei wesentliche Relativierungen.

1. In Bezug auf einzelne Merkmale ist ein glatter Übergang nicht so deutlich, wie es evolutionstheoretisch zu erwarten wäre (Details bei JUNKER 2019a). Dies gilt insbesondere für flugtaugliche echte Federn. Der Sprung von haarartigen, in manchen Fällen zerfaserten Körperbedeckungen zu flächigen Federn ist markant. Aber auch bei anderen Merkmalen finden sich solche Sprünge, wo sie aus funktionalen Gründen auch nicht verwunderlich sind (z. B. Fiederschwanz mit langer Schwanzwirbelsäule oder Fächerschwanz mit kurzem Pygostyl).

2. Die mutmaßlichen Vorläufer- oder Übergangsformen passen in Bezug auf die zeitliche Reihenfolge ihres Auftretens oft nicht in eine Evolutionsreihe (JUNKER 2019a).

3. Die vogeltypischen Merkmale, die – wie behauptet – schrittweise evolutiv hinzugekommen seien, sind nahezu durchweg mehrfach konvergent. Das heißt: Evolutionstheoretisch muss angenommen werden, dass Merkmale wie flächige Federn, das Pygostyl, der Hornschnabel und viele andere mehrfach (bis siebenfach) unabhängig entstanden sind. Das heißt: Diese Merkmale treten auf verschiedenen Ästen der Cladogramme\* auf, aber jedes Merkmal mit einem anderen Muster bezüglich der Gruppen, bei denen sie vorkommen. Würde man die unterschiedlichen gemeinsamen Merkmale im Cladogramm verbinden, entstünde ein dichtes Netzwerk. Man muss sich also für eine bestimmte Version von Abstammungsbeziehungen entscheiden, üblicherweise für diejenige, bei der die wenigsten Konvergenzen angenommen werden müssen (Sparsamkeitsprinzip, wonach Konvergenzen als unwahrscheinlich gelten). Das bedeutet aber im Umkehrschluss, dass andere, grundsätzlich ebenfalls mögliche Abstammungsbeziehungen, die ebenfalls auf (mindestens teilweise anderen) gemeinsamen Merkmalen basieren, falsch wären. *Die entsprechenden Zwischenformen wären damit keine Übergangsformen.* Und aufgrund der ausgeprägten Vernetzungen und der häufigen Konvergenzen könnten sogar die meisten Zwischenformen nicht als Übergangsformen interpretiert werden. Das bedeutet aber nichts anderes, als dass es tatsächlich viel zu viele Zwischenformen gibt. Würde man für jedes „Vogelmerkmal bei Dinosauriern“ ein gesondertes Cladogramm erstellen, würde fast jedes Mal eine andere Anordnung resultieren.

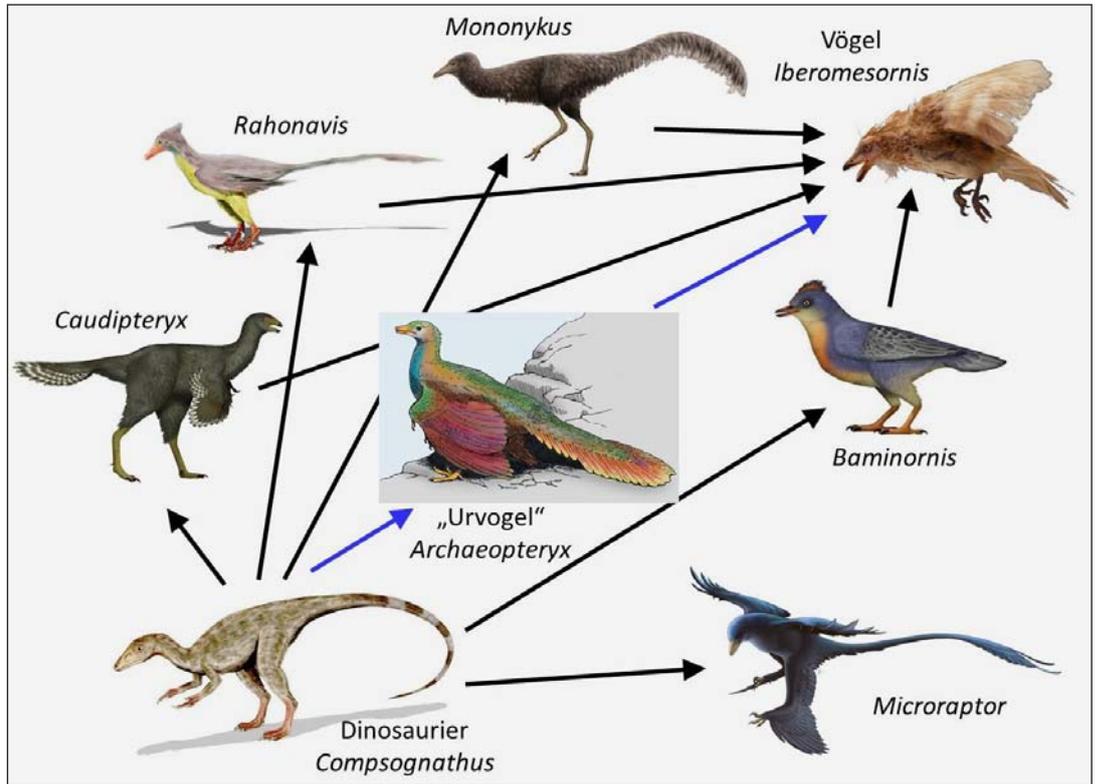
Noch einmal mathematisch ausgedrückt: Zwischenform **B** hat zu viele Merkmale *X*, die nicht direkt zwischen Art **A** und Art **C** vermitteln, sondern erst bei später vorkommenden Arten auftreten, aber eben nicht bei **A** und **C**.

Aus diesem beispielhaften Befund folgt, dass die Zunahme der Formenvielfalt zwar einerseits eine Reihe von Zwischenformen erbracht hat, dadurch zugleich aber die Baumstruktur der Ähnlichkeitsbeziehungen stark „gestört“ wird. Zwar kann man immer Ähnlichkeitsbäume konstruieren, muss dabei aber in Kauf nehmen, dass auch der Baum, der am ehesten dem Sparsamkeitsprinzip genügt, immer noch viele Widersprüche durch zahlreiche Konvergenzen aufweist. Doch treten damit zwei schwerwiegende Probleme auf: 1. Bislang wurde eine hohe Zahl an Konvergenzen evolutionär als unwahrscheinlich angesehen. 2. Je mehr Konvergenzen in Kauf genommen werden müssen, desto mehr steigt dabei auch die Unsicherheit, ob die als „verwandtschaftsanzeigend“ identifizierten Merkmale tatsächlich evolutionär bedingte Ähnlichkeiten (Homologien) sind oder ob sie sich stattdessen als „Homoplasien“ herausstellen könnten.

Dazu ein fiktives Beispiel: Hat man 10 Merkmale bei zwei Arten und nur eines davon muss in einer Stammbaumrekonstruktion als Konvergenz zu einer dritten Art angenommen werden, kann man – innerhalb des evolutionären Paradigmas – die anderen 9 relativ zuversichtlich als abstammungsbedingte Ähnlichkeiten der beiden erstgenannten Arten deuten. Wenn das Verhältnis aber 6 zu 4 Ähnlichkeiten beträgt und man daher mit häufigen Konvergenzen bzw. „Zickzackkursen“ der Evolution rechnen muss, kann sich die Situation durch das Hinzufügen weniger zusätzlicher untersuchter Merkmale drehen: Wenn nun nämlich 3 weitere Merkmale ermittelt werden, die der dritten Art ähneln (also nun 7 von 13), so wechselt das rekonstruierte Verwandtschaftsverhältnis und alle 6 „verwandtschaftsbedingten“ Merkmale werden zu Konvergenzen.

Dieser Fall mag unwahrscheinlich klingen, aber genau das ist in der Rekonstruktion der Stammesgeschichte des Menschen geschehen: Viele morphologische und verhaltensbiologische Ähnlichkeiten der beiden Afrikanischen Menschenaffen – Schimpanse und Gorilla – wurden zuerst als Argumente für ein Schwestergruppenverhältnis der beiden Arten eingeordnet; dazu gehört auch der typische Knöchelgang. Als molekulargenetische Ähnlichkeiten aber höher gewertet wurden, und man – wenn auch lediglich auf Grundlage vorläufiger Daten – dann Schimpanse und Mensch in ein Schwestergruppenverhältnis einordnete, wurden viele dieser Ähnlichkeiten zwischen Schimpanse und Gorilla, die bei Menschen nicht auftreten, mit

**Abb. 8** Eine kleine Auswahl von vernetzten Merkmalsbeziehungen unter Vögeln aus Oberjura (*Archaeopteryx*) und Kreide sowie mit dem Theropoden-Dinosaurier *Compsognathus*. Details dazu bei JUNKER (2019a) und JUNKER (2025). Pfeile zeigen an, dass es nennenswerte gemeinsame Merkmale gibt, die die betreffenden Arten miteinander verbinden. Man beachte, dass *Baminornis* etwa gleich alt ist wie *Archaeopteryx* ist, aber zahlreiche Merkmale „moderner“ Vögel besitzt, was *Archaeopteryx* als Bindeglied zu den heutigen Vögeln ausschließt. (Quellen: *Archaeopteryx*: Nach PORTMANN (1976); *Baminornis*: UnexpectedDinoLesson, CC BY 4.0; *Caudipteryx*: UnexpectedDinoLesson, CC BA-SA 4.0; *Compsognathus*: Nobui Tamura, CC BY 2.5; *Iberomesornis*: José-Manuel Benito Álvarez, CC BY-SA 3.0; *Microaptor*: Fred Wierum, CC BY-SA 4.0; *Mononykus*: PaleoNeolithic, BB BY 4.0; *Rahonavis*: Nobu Tamura, CC BA 3.0)

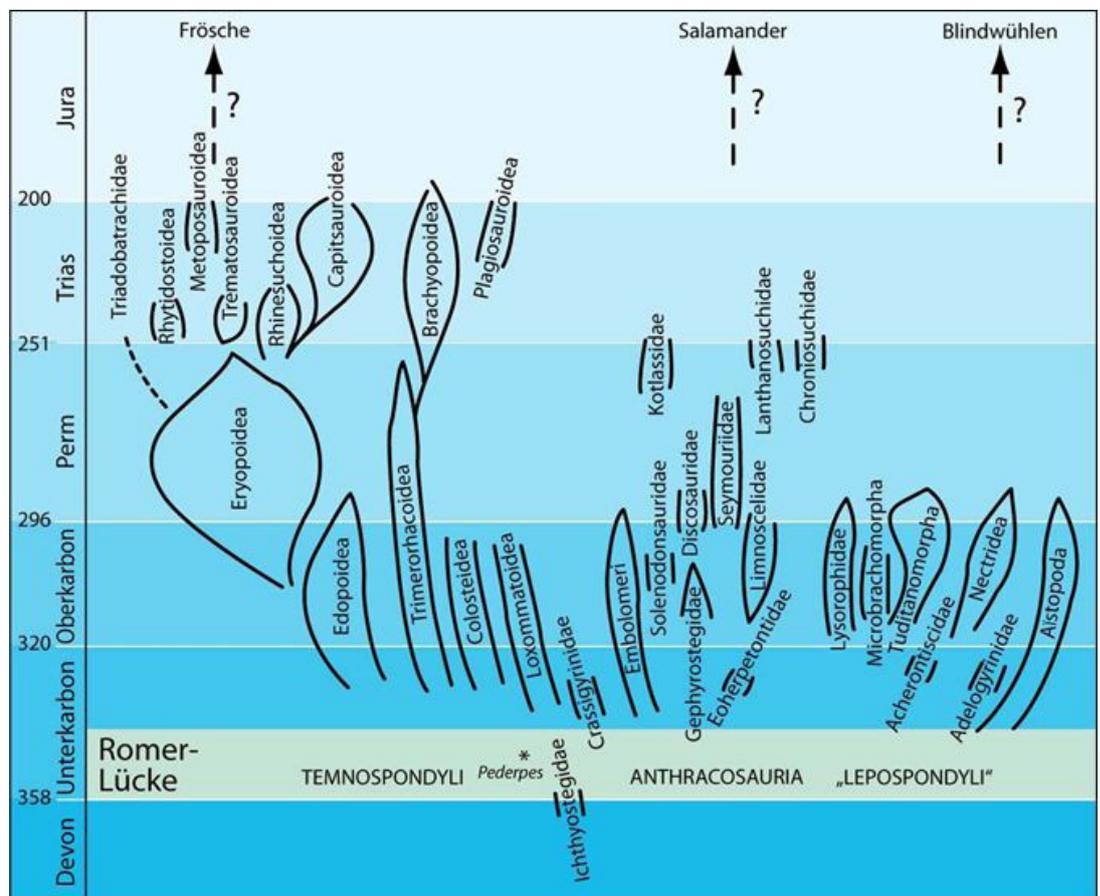


einem Schlag als Homoplasien gewertet – insbesondere da viele Paläoanthropologen nun von bipeden (zweibeinigen) Übergangsformen zwischen menschenaffenartigem Vorfahren und den Menschen bzw. modernen Schimpansen ausgehen (vgl. SCHOLL 2022a).

Generell gilt: Mit Zunahme der anzunehmenden Konvergenzen lässt sich die Merk-

malsvielfalt besser in Form eines Netzwerkes darstellen (Abb. 8). Man kann allgemein sagen: Wenn man die Mitglieder einer Gruppe von Lebewesen, deren Merkmalsverteilungen die Annahme zahlreicher Konvergenzen erfordert, anhand ihrer gemeinsamen Merkmale miteinander verbindet, so entsteht ein Netzwerk von Beziehungen.

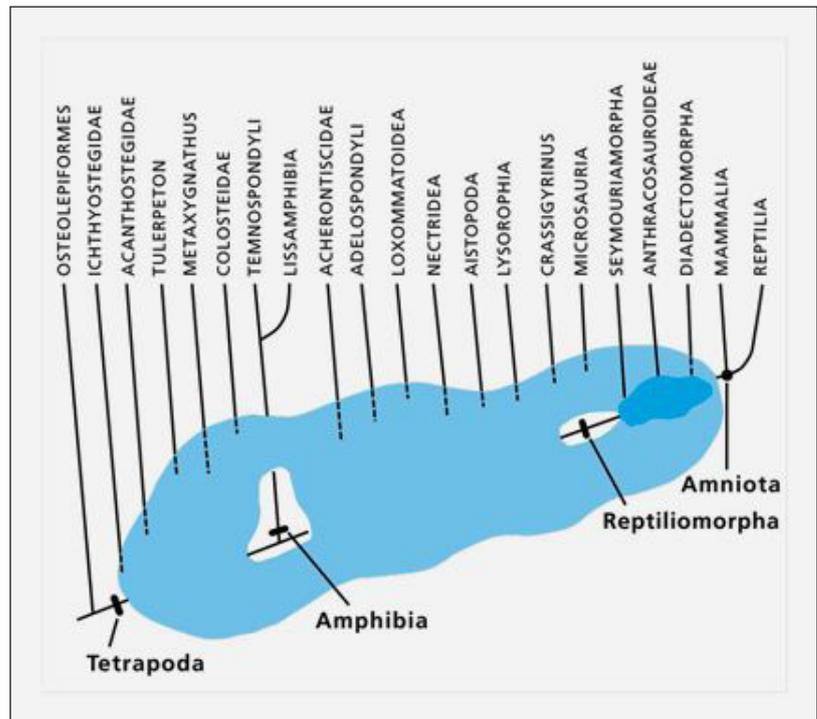
**Abb. 9** Überblick über die stratigraphischen Positionen der paläozoischen Tetrapoden nach CARROLL (1993). Näheres im Text.



Ein zweites Beispiel ist die Formenvielfalt der Amphibien- und Reptiliengruppen des Karbons (**Abb. 9**). Auch hier gibt es nicht zu wenige, sondern zu viele Zwischenformen – zu viele für eine einigermaßen widerspruchsfreie Baumdarstellung. Die Tetrapoden des Karbons treten in großer Vielfalt und mit unterschiedlichsten Merkmalskombinationen „ursprünglicher“ und „abgeleiteter“\* Merkmale auf, so dass Verwandtschaftsverhältnisse laut CARROLL (1992) kaum bestimmt werden können. Es müssen in großem Ausmaß Konvergenzen angenommen werden, also das unabhängige Auftreten baugleicher Merkmale. Für keine Gruppe gibt es einen Konsens über die genauen Verwandtschaftsbeziehungen, so CARROLL. Zudem sind unter den ältesten karbonischen Fossilien auch ausgesprochen abgeleitete Formen. Schließlich sind auch die Verbindungen zu den heutigen Amphibiengruppen unklar. FRACASSO (1994) benutzt das Bild von einer großen „Wolke“, die über den evolutionär anzunehmenden, aber nicht rekonstruierbaren Abstammungsbeziehungen hängt (**Abb. 10**): „Eine Anzahl einzigartiger Linien ist zu erkennen, aber ihre Beziehungen bleiben verdeckt unter einer Wolke von disparaten [verschiedenartigen] und konvergenten Merkmalen ...“ (FRACASSO 1994, 118). Die in **Abb. 10** dargestellte Ordnung soll keine cladistische Verzweigungsabfolge wiedergeben, vielmehr ist der gegenwärtige Status der Gruppen in einem so großen Ausmaß unsicher, dass die Wurzeln der Linien fast überall innerhalb der „Wolke“ positioniert werden könnten.

FRACASSO (1994, 123) zieht folgende Schlussfolgerung, die auch durch CARROLL (2009) bestätigt wird: „Es gibt derzeit wenig Übereinstimmung bezüglich der Systematik der höheren Stufen, abgesehen davon, dass die meisten traditionellen höherrangigen Kategorien wie Labyrinthodontia und Lepospondyli ausrangiert werden sollten, weil sie nicht monophyletisch\* sind [d. h. keine exklusive Abstammungsgemeinschaft bilden]. ... Die systematische Mehrdeutigkeit der größeren Linien resultiert aus dem großen Ausmaß der allgemeinen Verschiedenartigkeit und der verbreiteten Konvergenz ...“ (vgl. den Abschnitt über „Netzwerk von Ähnlichkeitsbeziehungen“).

BENTON (2007, 101) spricht von „völlig anders zusammengesetzten Wirbeltierfaunen des Oberdevons“ gegenüber der ältesten bekannten unterkarbonischen terrestrischen (landlebenden) Wirbeltiergemeinschaft. Sogar Stammgruppen von Amnioten (Tiere mit einer Amnionhöhle, hier sind Reptilien gemeint) „mit einem im Wesentlichen modernen Aspekt“ (SMITHSON et al. 2012, 4532) und hochspezialisierte als sekundär wasserlebende interpretierte Formen sind darunter.



Die wenigen mittlerweile in der sogenannten „Romer-Lücke“ im Unterkarbon gemachten Funde können weitgehend späteren Familien zugeordnet werden (SMITHSON et al. 2012). Die Romer-Lücke ist nach dem Wirbeltierpaläontologen Alfred ROMER benannt und kennzeichnet einen Bereich, in dem fast keine Tetrapodenfossilien gefunden wurden (vgl. **Abb. 9**).

**Devonische Tetrapoden.** Tetrapoden sind bereits aus dem Devon bekannt, unter anderem das berühmte *Ichthyostega*, das achtfingrige *Acanthostega* und weitere Gattungen. Mit *Tiktaalik* wurde im Jahr 2006 ein Fund eines Fossils veröffentlicht, das halb Fisch und halb Vierbeiner zu sein scheint und zur Gruppe der Elpistostegiden gestellt wird. Deutlich ältere Fußspuren (bis zu 14 Mrj älter), die bis heute unbestritten auf landlebende Vierbeiner zurückzuführen sind, widersprechen der Deutung dieser Gattungen als Übergangsformen (NIEDZWIEDZKI et al. 2010). QVARNSTRÖM et al. (2018, 1) bezeichnen die Abfolge von Elpistostegiden zu Tetrapoden als „Artefakt“. Auch AHLBERG (2018, 17) äußert sich kritisch: „Es ist verlockend, die Elpistostegiden einfach als einen Zwischenschritt in einer gerichteten evolutionären Entwicklung zu betrachten, aber natürlich waren sie nichts dergleichen; wie alle Organismen wurden sie adaptiv für ihre eigene Lebensweise optimiert und waren nicht ‚auf dem Weg‘ zu irgendetwas.“<sup>11</sup>

Diese Gattungen können den Befund des plötzlichen Auftretens unterschiedlicher Mosaikformen nach der Romer-Lücke nicht entschärfen. Sie zeigen zwar einerseits in Bezug auf einzelne Merkmale Zwischenformen, bilden andererseits jedoch insgesamt unterschiedliche Merkmalsmosaik, die wie die karbonischen

**Abb. 10** Die „Wolke“ über den karbonischen Tetrapoden (aus FRACASSO 1994). Näheres im Text.

Formen eine Merkmalsvernetzung zeigen. Außerdem sind sie durch die Romer-Lücke zeitlich deutlich von den karbonischen Formen getrennt. So schließen AHLBERG & CLACK (2006, 748) ihren Kommentar zu *Tiktaalik* mit der Feststellung, dass fast nichts über den Schritt zwischen *Tiktaalik* und den frühesten Tetrapoden bekannt sei. Bei diesem Übergang habe die Anatomie die „dramatischsten Änderungen“ erfahren.<sup>12</sup> Dies wird

auch durch eine sogenannte baraminologische<sup>13</sup> Analyse von GARNER & ASHER (2018) bestätigt, die als Ergebnis eine deutliche Diskontinuität, also eine Abgrenzbarkeit, zwischen Elpistostegiden und Devon- und Karbon-Tetrapoden erbrachte. Für weitere Details sei auf JUNKER (2019b) und die dort angegebene Fachliteratur verwiesen.

# Abgrenzbarkeit größerer Gruppen

Die beiden Beispiele der Jura- und Kreidevögel und ihnen nahestehende Dinosaurier sowie die Fossilüberlieferung der Tetrapoden des Karbons zeigen eine Formenvielfalt, die eine Baumdarstellung erschwert, wenn nicht verhindert. Klare Abgrenzungen werden durch zahlreiche Konvergenzen erschwert. Diese Situation ist in vielen weiteren Fällen nicht anders. Ist sie auch bei höheren Taxa anzutreffen – bei Klassen und Stämmen bzw. Abteilungen (bei Pflanzen)?

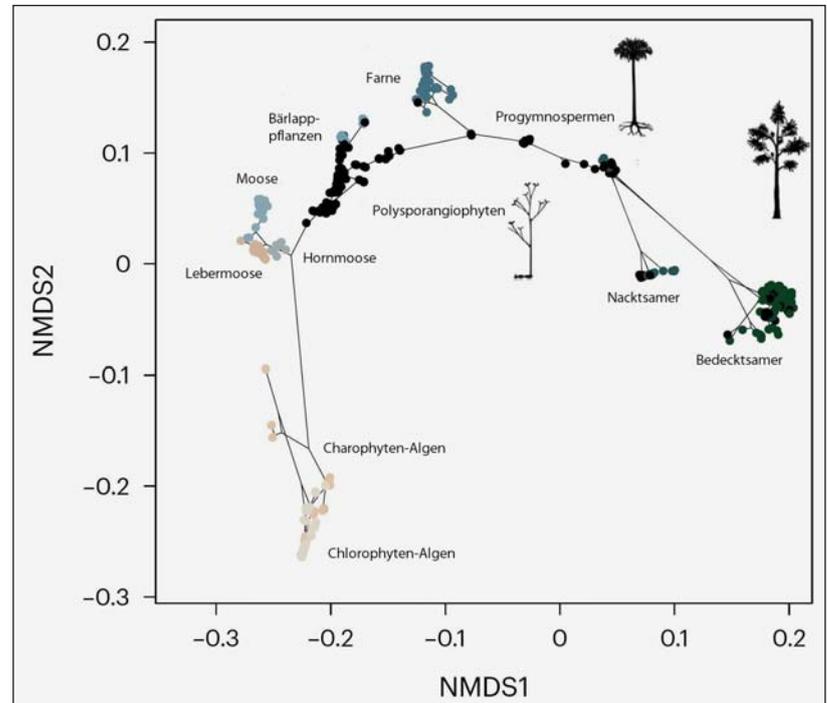
Dies scheint nicht der Fall zu sein. In einem jüngeren Artikel schreibt ERWIN (2021, 2): „Die Verteilung von Morphologien bei Tieren und Pflanzen ist weder gleichmäßig noch zufällig verteilt, sondern auf vielen Ebenen gebündelt („clumped“). Dieses Muster gehört nach wie vor zu den schwierigsten Problemen beim Verständnis der Prozesse, die großräumige, makroevolutionäre Muster erzeugen [...]. Es ist sogar so offensichtlich, dass wir oft vergessen, dass sinnvolle Klassifizierungen von der Existenz solcher Lücken abhängen.“<sup>14</sup>

Jüngst haben CLARK et al. (2023) in einer umfassenden Studie zur Verteilung der verschiedenartigen Baupläne des gesamten Pflanzenreichs gezeigt, dass die heute existierenden Pflanzenabteilungen deutlich voneinander abgegrenzte Gruppen innerhalb des gesamten Formenraums bilden. Diese Abgrenzbarkeit ist auch bei Einbeziehung fossiler Formen gegeben, obwohl dadurch der Formenraum mehr gefüllt wird, als wenn nur die heute lebenden Gruppen zugrunde gelegt werden (Abb. 11 und 12). Speziell zu den Angiospermen und Gymnospermen merken CLARK et al. (2023) an, dass die morphologischen Abstände zwischen diesen beiden Gruppen auch bei der Einbeziehung von Fossilien erhalten bleiben.<sup>15</sup>

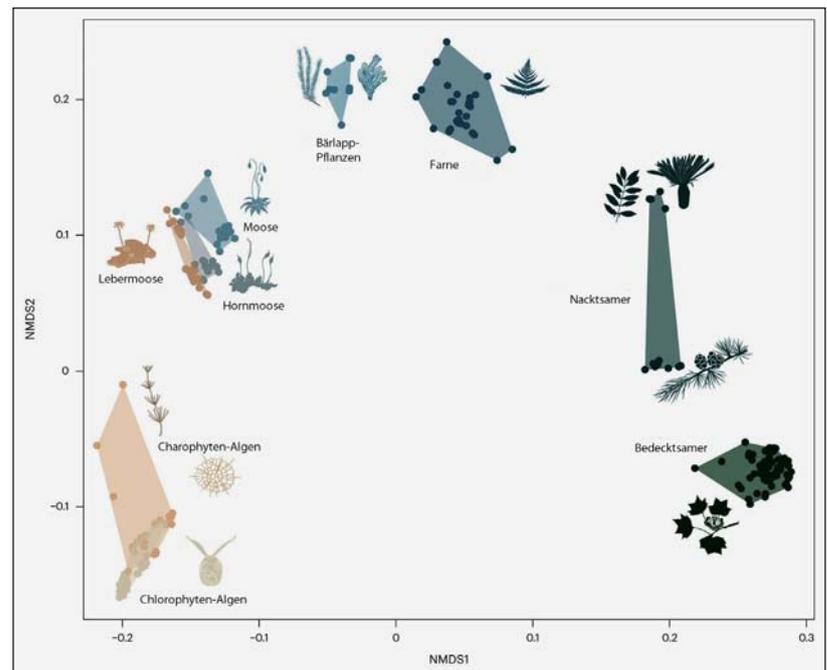
Sind diese Befunde evolutionstheoretisch zu erwarten? Im Gefolge DARWINs wird Evolution als *kleinschrittiger* (gradueller) Prozess verstanden. Somit sollte der Formenraum zwischen den heutigen Abteilungen der Pflanzenwelt unter Berücksichtigung des Fossilienbestandes gut gefüllt sein, denn der „unbesiedelte“ Raum musste in kleinen Schritten überwunden worden sein. Größere Lücken im Formenraum dagegen sind zu erwarten, wenn es schöpfungsgemäße Grenzen zwischen Gruppen gibt. CLARK et al. (2023) führen die Lücken teilweise auf das Aussterben hypothetischer evolutionärer Übergangsformen zurück. Die dennoch verbleibenden „Sprünge“ seien auf Innovationen im Bereich der Fortpflanzung zurückzuführen oder dadurch zumindest erleichtert worden. Auch andere Schlüssel-Neuheiten wie z. B. die Ausbildung von Leitgefäßen

bei Landpflanzen seien mit der Abgrenzbarkeit der größeren Gruppen verknüpft.

Das Aussterben von Arten oder ganzer höherer Taxa könnte die markanten Lücken



**Abb. 11** Räumliche Verteilung 248 heutiger und 160 fossiler Taxa des Pflanzenreichs. Die Achsen fassen die morphologische Verschiedenartigkeit zusammen, die sich aus der beobachteten Unähnlichkeit zwischen den Taxa ergibt (berechnet mit dem Gower-Index; nicht-metrische multidimensionale Skalierung, NMDS). Fossile Taxa sind als schwarze Punkte dargestellt. Die Verbindungen geben aktuelle, evolutionäre Hypothesen der phylogenetischen Beziehungen wieder. Die Merkmalszustände an jedem Knoten sind hypothetisch und wurden indirekt abgeschätzt. Es fallen die gewaltigen leeren Bereiche zwischen gebündelten („clumped“) Bereichen auf – auch wenn Fossilien einbezogen werden (schwarze Punkte), verbleiben große Leerräume. (Aus CLARK et al. 2023; CC BY 4.0 DEED, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)



**Abb. 12** Wenn nur die heute lebenden Formen in einer räumlichen Verteilung im Formenraum berücksichtigt werden, sind die Abgrenzungen noch deutlicher. (Aus CLARK et al. 2023; CC BY 4.0 DEED, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

### **Sprunghaftes Auftreten von Merkmalen würde Lücken im Formenraum erklären, müsste selber aber erklärbar sein.**

zwischen den Pflanzenabteilungen wenigstens teilweise erklären. Schließlich sind die Lücken unter Einbeziehung der ausgestorbenen fossilen Formen kleiner (vgl. Abb. 12 mit Abb. 11). Die verbleibenden Lücken sind aber dennoch systematischer Art und sie müssen im Rahmen des Evolutionsparadigmas mit einer großen Zahl rein hypothetischer Formen gefüllt werden. Dass also die Lücken erst nachträglich entstanden sind, ist spekulativ.

Die zweite Erklärung, die CLARK et al. (2023) ins Spiel bringen – „fortpflanzungsbiologische oder andere Innovationen – ist von ganz anderer

Art. Die Forscher konnten hierzu zwar eine interessante Korrelation zwischen dem Auftreten von Neuheiten und Sprüngen zwischen größeren Gruppen aufzeigen, aber damit wird nicht die Frage beantwortet, warum diese Innovationen zu den Lücken im Formenraum führen. Diese Frage ist mit der Problematik verknüpft, wie Innovationen evolutionär entstehen können. Hier zeigt sich beispielhaft ein Zusammenhang mit den in der Einleitung erwähnten Vorstellungen über den Modus der (hypothetischen) Evolution. Nur wenn Innovationen sprunghaft auftreten würden, könnte man Lücken erwarten. Ein sprunghaftes Auftreten wiederum müsste aber durch bekannte Evolutionsfaktoren erklärbar sein. Die Frage nach den möglichen Ursachen für diesen Befund wird im Abschnitt „Ursachenforschung und „Experimentierung““ diskutiert.

# Frühe Verschiedenartigkeit

Im einleitenden Abschnitt wurde als eine der Erwartungen an den Fossilbericht genannt, dass die Abfolge der Arten und größeren Gruppen von Lebewesen eine zunehmende Verzweigung widerspiegeln sollte, wenn auch unterbrochen von Aussterbeereignissen. Die Verschiedenartigkeit sollte *allmählich* zunehmen, je weiter man sich in den geologischen Schichten nach oben bewegt (vgl. **Abb. 1**) – jedenfalls unter der Annahme, dass der Darwin'sche Mechanismus den Modus der Evolution darstellt. Mittlerweile liegen zahlreiche Studien vor – Einzelstudien und Metastudien –, die ein anderes Bild vermitteln. Nachfolgend wird eine größere Anzahl solcher Untersuchungen vorgestellt. Es zeichnet sich ein systematischer Trend ab: Die maximale Verschiedenartigkeit innerhalb größerer Tier- und Pflanzen wird meist sehr früh erreicht und nimmt anschließend tendenziell ab.

## Kambrische Explosion<sup>16</sup>

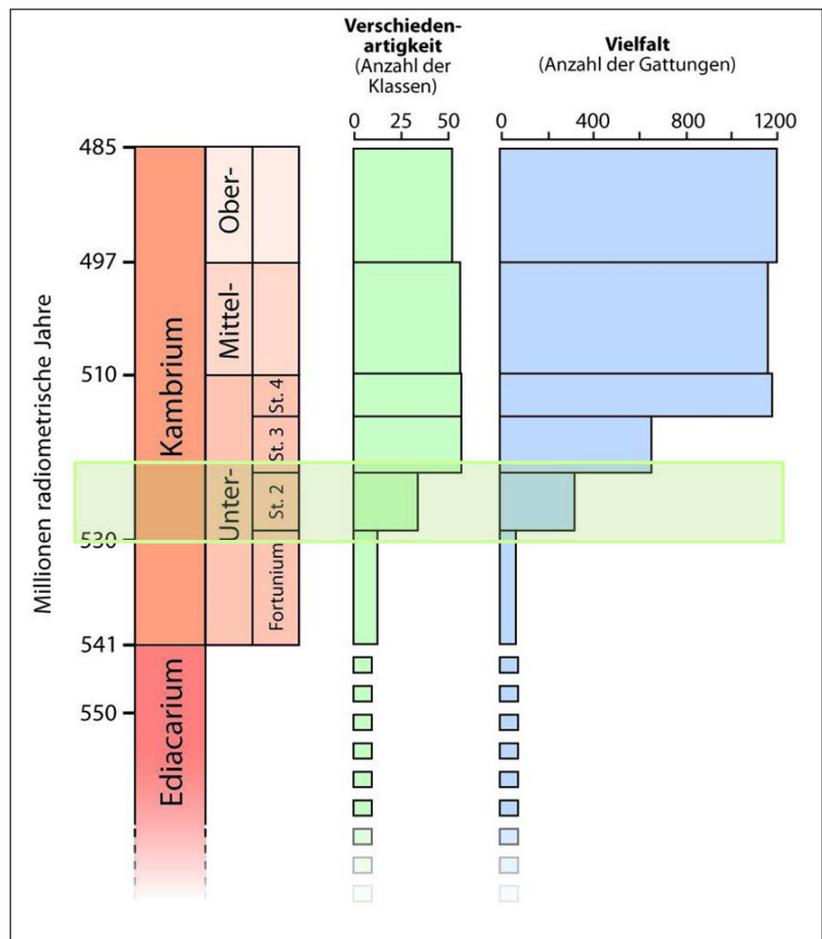
Das markanteste und in seiner Dimension bedeutsamste Beispiel für diesen Trend ist das ziemlich plötzliche fossile Erscheinen von gut zwei Dutzend teils sehr verschiedenen Bauplänen in der unteren Hälfte des Kambriums (**Abb. 13**). Dass hier ein überraschend plötzliches Erscheinen vorliegt, ist schon aus dem Titel eines Überblickswerkes zweier renommierter Paläontologen ersichtlich: „The Cambrian Explosion“ (ERWIN & VALENTINE 2013; vgl. ERWIN 2020, Überblick bei JUNKER 2014).

Lebewesen aus allen bekannten Tierstämmen, die Hartteile besitzen, sind in kambrischen Schichten (meist bereits im Unterkambrium) vertreten. Zu den im Kambrium vertretenen Tierstämmen gehören z. B. Schwämme (Porifera), Hohltiere (Coelenterata), Ringelwürmer (Annelida), Armfüßer (Brachiopoda), Gliederfüßer (Arthropoda), Weichtiere (Mollusca), Stachelhäuter (Echinodermata) und auch Chordatiere (Chordata; darunter als „erste“ Wirbeltiere auch kieferlose Fische). Diese Tierstämme sind zudem von Beginn ihres fossilen Nachweises an in der Regel in verschiedene, deutlich abgrenzbare Untergruppen (Klassen) aufgespalten (COOPER & FORTEY 1998, 152) und geographisch meist weit verbreitet. Die verschiedenartigen Tiergestalten sind zudem durch komplexe ökologische Beziehungen miteinander verbunden; es tauchen also ganze Ökosysteme plötzlich in komplexer Form auf; ihre fossile Überlieferung endet oft ebenso abrupt.

Die Verschiedenartigkeit der Formen innerhalb der einzelnen Stämme ist häufig von Beginn ihrer Fossilüberlieferung an beträchtlich. So kommt das *Ausmaß der gestaltlichen Unterschiede* unter den kambrischen Gliederfüßern der Spanne heutiger Formen nahe. „Bis zum späten Unterkambrium sind sowohl Verschiedenartigkeit als auch Breite der Taxa\* ebenso groß wie diejenige in heutigen Ozeanen oder übertreffen

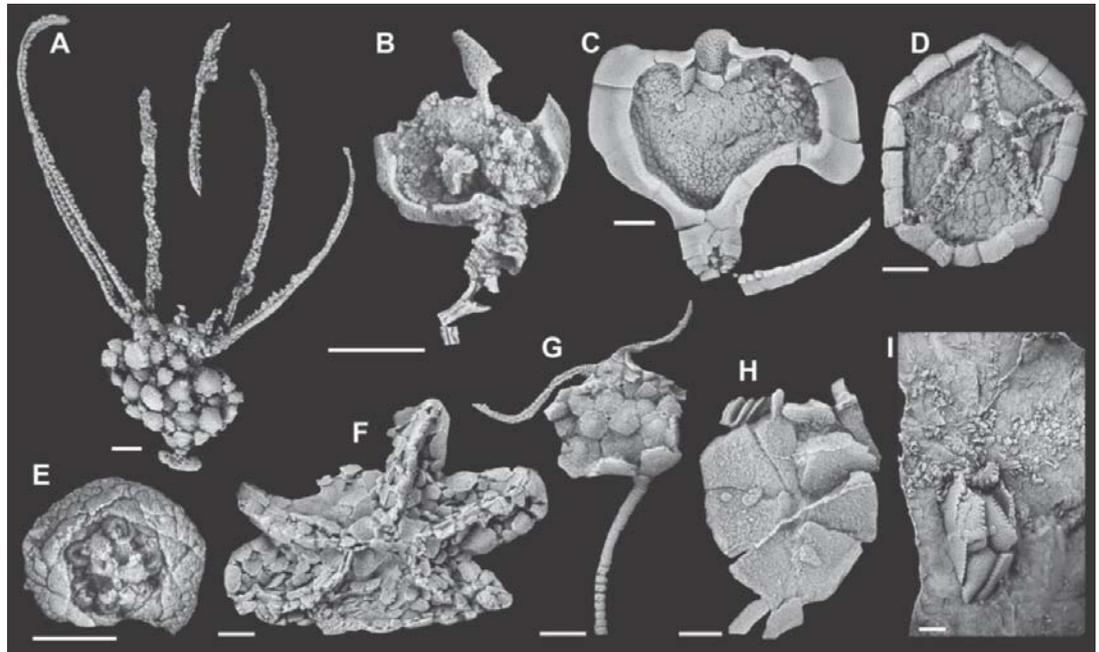
## 1 | Verschiedenartigkeit und Vielfalt

Mit **Verschiedenartigkeit (disparity)** wird die morphologische Unterschiedlichkeit von Bauplänen innerhalb einer größeren Formengruppe bezeichnet, z. B. verschiedene Ordnungen innerhalb einer Klasse von Tieren oder Pflanzen. **Vielfalt (diversity)** meint dagegen (vergleichsweise) kleinere Unterschiede innerhalb eines bestimmten Bauplans, z. B. innerhalb einer Familie. Beispielweise sind Wasservogel, Laufvögel, Segler oder Greifvögel in diesem Sinne *verschiedenartig*. Dagegen sind die verschiedenen Arten der Greifvögel *vielfältig*. Oder man kann die zahlreichen Hunderassen als vielfältig bezeichnen, dagegen sind zehn sehr verschiedene Säugetierarten (etwa von Fledermaus bis Blauwal) verschiedenartig. Fünf Arten unterschiedlicher Ordnungen sind also sehr viel *verschiedenartiger* als 50 *vielfältige* Arten innerhalb einer Familie oder Gattung.



**Abb. 13** Kambrische Explosion, dargestellt anhand der Anzahl der Klassen (Verschiedenartigkeit, disparity) und der Anzahl der Gattungen (Vielfalt, diversity). Im oberen Teil des Unterkambriums erfolgt eine rasante Zunahme. St. = Stufe. Stufe 2 wurde früher als Tommotium, Stufe 3 als Atdabanium bezeichnet. (Nach MARSHALL 2006, vereinfacht. ERWIN (2020) veröffentlichte eine ähnliche Abbildung mit einem sehr ähnlichen Ergebnis.)

**Abb. 14** Verschiedene Stachelhäuter-Gruppen (Echinodermen) aus dem Mittelkambrium Spaniens. Linie jeweils 2 mm. (Aus ZAMORA 2010, mit freundlicher Genehmigung)



diese sogar“ (FORTEY et al. 1996, 16; die meisten Gattungen sind aber verschieden von den heutigen). Ähnlich stellt auch ERWIN (1999, 622f.) fest: „... alle zeigen die entwicklungsgeschichtliche Breite der Entwicklungslinien zur Zeit der frühkambrischen Phase der Radiation.“ Zu den auch heute vertretenen Tierstämmen kommen zahlreiche Formen hinzu, bei denen unklar oder umstritten ist, ob sie sich überhaupt an bekannte Tierstämmen anschließen lassen und die den kambrischen Reichtum an Tiergestalten noch erheblich vergrößern (GOULD 1991). DAVIDSON & ERWIN (2010, 184) schreiben: „Wenn jede dieser Hauptgruppen im Fossilbericht auftaucht, umfasst sie einen Großteil, wenn nicht die gesamte morphologische Bandbreite (Disparität), die in der späteren Geschichte der Gruppe zu finden ist. Wenn wir in der Linné’schen Hierarchie der Stämme, Klassen, Ordnungen usw. nach unten gehen, stellen wir fest, dass alle marinen Stämme (mit Ausnahme der Bryozoen [Moostierchen]) bereits im frühen Kambrium auftraten und es keine Anzeichen für Zwischenformen zwischen den Stämmen gibt [...]. Die meisten der großen Klassen, die auch im Kambrium vorhanden waren, sind in Bezug auf die gemeinsamen Merkmale, durch die die Klassen definiert werden, seither im Wesentlichen unverändert geblieben.“ Weiterhin stellen diese beiden Autoren fest, dass der Fossilbericht vielfach zwei Muster zeigt: Explosionen morphologischer Innovation und danach Stabilität von Bauplänen über große Zeiträume hinweg (DAVIDSON & ERWIN 2010, 184; ähnlich ERWIN & VALENTINE 2013, 157).<sup>17</sup>

THOMAS et al. (2000) stellen 182 bekannte Strukturelemente skeletttragender Tierstämmen zusammen (sowohl von Innen- als auch Außenskeletten) und weisen nach, dass 146

davon in den Skeletten des mittelkambrischen Burgess-Schiefers vorkommen. „Innerhalb von 15 Millionen Jahren des Erscheinens der Kronengruppen\* der Tierstämme mit Hartteilen als wesentlichem Bestandteil sind mindestens 80 % der Skelett-Designelemente, die unter heutigen und ausgestorbenen marinen Vielzellern bekannt sind, genutzt worden“ (THOMAS et al. 2000, 1239).

### Stachelhäuter

ZAMORA (2010, 509) stellt heraus, dass schon im frühesten Mittelkambrium eine Mannigfaltigkeit von neuen Bauplänen und ökologischen Strategien unter den Stachelhäutern existierte. Außerdem seien die mittelkambrischen Stachelhäuter in Spanien die verschiedenartigste bekannte Vergesellschaftung von Stachelhäutern überhaupt. Die acht verschiedenen Arten zeigten ganz verschiedene Baupläne und besetzten sehr unterschiedliche ökologische Nischen (vgl. **Abb. 14**).

### Von komplex nach einfach: Ringelwürmer

STRUCK et al. (2011) untersuchten 34 Taxa der Ringelwürmer (Annelida) und 47.953 Aminosäure-Positionen von 231 Proteinen, um die internen Beziehungen der Ringelwürmer zu ermitteln. In der Geschichte der Systematik dieser Gruppe gab es manche Umgruppierungen, die STRUCK et al. in einem kurzen Überblick erläutern. Die Wissenschaftler erzielten nun ein „überraschend klares Ergebnis“ (ARENDRT 2011). Demnach ist die Hauptgruppe der Anneliden

deutlich unterteilt in die beiden Gruppen Errantia (frei bewegliche Arten) und Sedentaria (teilweise festsitzende grabende oder in Röhren lebende Arten). Die neue Phylogenie führt zur Annahme, dass der letzte gemeinsame Vorfahre der Anneliden ein mit Sinnesorganen „reichlich ausgestattetes“ Tier gewesen sein muss (ARENDE 2011). Legt man die morphologischen (gestaltlichen) Merkmale zugrunde, gibt es ein „schwerwiegendes Problem“: die offenkundige Leichtigkeit, mit der Merkmale während der Evolution verloren gehen können (was die Frage aufwirft, welchen entscheidenden adaptiven Wert sie bei ihrem erstmaligen Auftreten überhaupt gehabt haben könnten). ARENDE illustriert dies am Beispiel der Palpata, einer Anneliden-Gruppe deren Mitglieder durch den Besitz spezieller Kopf-Anhänge, sogenannten Palpen, gekennzeichnet sind. Aufgrund der neuen Anneliden-Phylogenie muss ein unabhängiger Verlust von Palpen bei den Errantia und den Sedentaria angenommen werden. „Dieses Beispiel bestätigt die allgemeine Idee des häufigen und unabhängigen Verlusts von Merkmalen während der Evolution der Tiere“, kommentiert ARENDE (2011, 44).

Die Ringelwürmer (Annelida) sind zudem ein Beispiel für plötzliches fossiles Erscheinen und für frühe Verschiedenartigkeit. Sie gehören zu den zahlreichen Tierstämmen, die fossil seit der sogenannten „kambrischen Explosion“ bekannt sind (vgl. ERWIN & VALENTINE 2013); sie sind ab dem Unterkambrium nachgewiesen. Die meisten kambrischen Formen werden zu den Vielborstern gerechnet und unterscheiden sich deutlich von heutigen Formen (CHEN et al. 2020, 250). Zu den ältesten fossil erhaltenen Formen der Ringelwürmer gehört *Dannychaeta tucolus* (Abb. 15) aus der Unterklasse der Vielborster, fossil überliefert im Unterkambrium der Canglangpu-Formation (Yunnan-Provinz China) (CHEN et al. 2020). Der Wurm lebte in einer Röhre und ist Arten, die heute noch leben, ziemlich ähnlich. Der Kopf hat ein ausgeprägtes, spatelförmiges vorderes Ende mit verlängerten Fortsätzen. Der vordere Bereich des Körpers ist breit und gedrunken; der Hinterkörper langgestreckt und mit zweigliedrigen Fortsätzen zur Fortbewegung ausgestattet. Diese Merkmalskombination teilt *Dannychaeta* mit den heutigen Vielborster-Familie Magelonidae. Nach Angabe der Forscher ist *Dannychaeta* der **älteste** Vielborster, der eindeutig zu den Kronen\*-Ringelwürmern gehört.

Die frühe Evolution der Ringelwürmer ist laut CHEN et al. (2020) unklar oder umstritten; Zum Teil sei dies darauf zurückzuführen, dass molekulare Stammbäume und die Fossilüberlieferung nicht zusammenpassen. Fossilien von Ringelwürmern aus dem Kambrium weisen



Abb. 15 Rekonstruktion von *Dannychaeta*. (Aus CHEN et al. 2020; mit freundlicher Genehmigung)

Baupläne auf, die auf eine Lebensweise am Seeboden hindeuten, wohingegen molekulare Studien darauf hindeuten, dass festsitzende und in Röhren lebende Gruppen an der Basis der Ringelwürmer stehen. Als Röhrenbewohner unterstützt *Dannychaeta* somit die Deutung der Phylogenomik. *Dannychaeta* vergrößert die Vielfalt der unterkambrischen Ringelwürmer. Der differenzierte Kopf ist einzigartig unter den kambrischen Fossilien. Ringelwürmer der Stammgruppe lebten also im unteren Kambrium gleichzeitig mit Mitgliedern der Kronengruppe. Auch die Spritzwürmer sind bereits im Unterkambrium vertreten. Das heißt: Eine große ökologische Vielfalt tritt ohne Vorläufer in Erscheinung.

### Von komplex nach einfach: Stachelweichtiere

Nicht selten geben Organismengruppen – soweit sie fossil zurückverfolgt werden können – in komplexer Ausprägung ihren Einstand in der Fossilüberlieferung, um anschließend zum Teil erhebliche Rückbildungen zu erleben. Ein Beispiel ist einfach gebaute Mollusken-Art *Wirenia argentea* (Abb. 16) aus der Weichtiergruppe der Aculifera (Stachelweichtiere) (SCHERHOLZ et al. 2013). Die Aculifera bilden eine der beiden großen Untergruppen der Mollusken; ihre wurmförmigen oder walzenartigen Vertreter haben keine typische Molluskenschale, sondern Kalknadeln oder kalkige Platten auf der Außenhaut. Unter ihnen werden schalenlose Tiere (*Aplacophora*, Wurmmollusken) und beschaltete Formen (*Polyplacophora*, Käferschnecken) unterschieden. (Die andere Untergruppe sind die Conchifera, primär einschalige Formen, zu denen Schnecken, Muscheln und Tintenfische gehören.)

Bislang galten die wurmförmigen, meist nur einige Millimeter bis wenige Zentimeter großen Aplacophora als evolutionär ursprünglich, weil ihr innerer Bau deutlich einfacher ist als der der

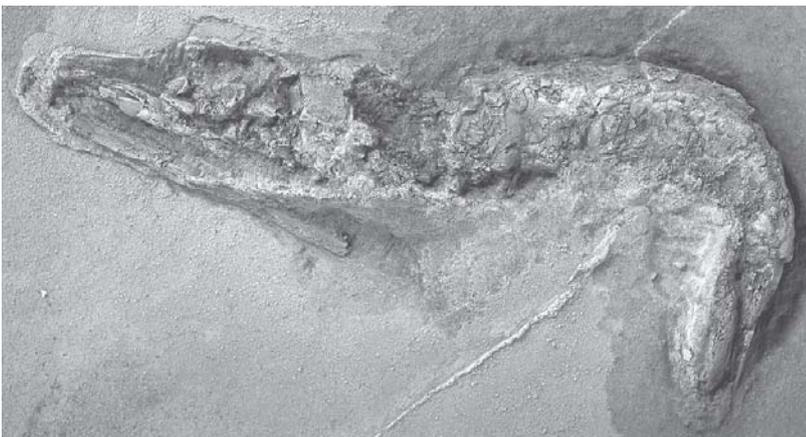
**Abb. 16** Der vier Millimeter lange, schalenlose Furchenfüßer *Wirenia argentea* liefert neue Erkenntnisse zum Entwicklungszyklus von Weichtieren. (© Universität Wien/Thomas Schwaha, mit freundlicher Genehmigung)



Polyplacophora. Die eher schneckenförmigen Polyplacophora haben dagegen eine ausgesprochen spezialisierte Muskulatur, Saugfüße und acht Schalenplatten.

Die Larven von *Wirenia* besitzen jedoch eine sehr viel komplexere Körpermuskulatur als die erwachsenen Tiere. Deren deutlich einfacherer Bau wird erst nach der Metamorphose verwirklicht. Die komplexe Muskulatur der Larven gleicht dabei zudem der Muskulatur ausgewachsener Formen der Polyplacophora. Daraus ziehen die Wissenschaftler den Schluss, dass der einfache Bau der ausgewachsenen Aplacophora nicht die ursprüngliche Ausprägung gewesen sein kann, vielmehr muss dieser durch massive Vereinfachung sehr viel komplexer gebauter Vorfahren entstanden sein. Der evolutionäre Weg wäre damit von komplex nach einfach verlaufen, die Aplacophora wären sekundär vereinfacht. Das heißt auch, dass der mutmaßliche gemeinsame Vorfahr ziemlich komplex gebaut gewesen sein muss: sein Ursprung liegt aber völlig im Dunkeln. Auch *Kulindropilax perissokosmos* aus dem Silur stützt die Rückbildungshypothese (SUTTON et al. 2012). Denn diese Art gleicht in wesentlichen Merkmalen den heute lebenden Aplacophoren, nur im Besitz von Schalenplatten unterscheidet sich diese Art von heutigen Formen.

**Abb. 17** Fossil der Garnelenart *Aciculopoda mapesi*. (AUS FELDMANN & SCHWEITZER 2010, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)



## „Modern“ von Anfang an: die älteste Garnele

Aus dem oberdevonischen Woodford-Schiefer in Oklahoma, der auf etwa 360 Millionen radio-metrische Jahre datiert wird, ist die älteste fossile Garnele bekannt (FELDMANN & SCHWEITZER 2010, **Abb. 17**). Das hervorragend erhaltene acht Zentimeter große Tier namens *Aciculopoda mapesi* zeigt sogar Details der Muskulatur im Hinterleib. Erstaunlicherweise weist das Fossil große Ähnlichkeiten mit heutigen Garnelen auf, auch wenn es in eine neue Familie (Aciculopodidae) der Zehnfüßkrebse (Decapoda) gestellt wurde. Es besitzt die charakteristische Körperform der Überordnung Eucarida, die zu den Höheren Krebsen (Malacostraca) gehört. Garnelen haben sich also seit Beginn ihrer Fossildokumentation im Bauplan kaum verändert; auch der neue Fund zeigt den typischen langgestreckten, etwa zylindrischen und seitlich leicht zusammengedrückten Körper.

## Meta-Analyse von HUGHES et al. (2013)

Das Muster der Verschiedenartigkeit, das sich in der „kambrischen Explosion“ zeigt, ist aber gleichsam nur ein Startschuss. HUGHES et al. (2013) führten eine Meta-Analyse von 98 Vielzellergruppen durch und ermittelten das Ausmaß an Verschiedenartigkeit der Gruppen im Laufe der Zeit.<sup>18</sup> Sie stellten fest, dass eine *früh etablierte große Verschiedenartigkeit das vorherrschende Muster* während des gesamten Phanerozoikums<sup>19</sup> ist, d. h. seit Beginn der fossilen Vielzeller-Überlieferung im Kambrium bis zur Gegenwart (Beispiel: **Abb. 18**). Dabei nimmt die Verschiedenartigkeit nach einem frühen Maximum im Laufe der Zeit wieder ab. Es sei auch kein Trend in den Verschiedenartigkeitsprofilen während dieser gesamten Zeitspanne erkennbar. Ausnahmen von diesem Befund gebe es nur bei Massenaussterbeereignissen sowie bei Formengruppen, die sich erst in jüngerer erdgeschichtlicher Zeit entfaltet haben und gegenwärtig noch existieren.

## Eine früh etablierte große Verschiedenartigkeit ist das vorherrschende Muster während des gesamten Phanerozoikums.

FOOTE (1997, 137f) listet folgende Beispiele für eine ausgeprägte frühe Zunahme der Verschiedenartigkeit auf (Quellenbelege siehe dort): marine Arthropoden aus dem Kambrium, paläozoische Gastropoden, paläozoische rostroconche Mollusken, paläozoische stenolaemate

Bryozoen (Moostierchen), paläozoische Samen, kreidezeitliche Angiospermen, Huftiere aus dem Känozoikum, Ammonoide aus dem Karbon, gegliederte Brachiopoden aus dem Paläozoikum, Trilobiten aus dem Ordovizium (aber nicht alle Trilobiten aus dem Paläozoikum), Gefäßpflanzen (Tracheophyten) des frühen bis mittleren Paläozoikums, paläozoische Seelilien, mesozoische Seelilien, paläozoische Blastozoa-Stachelhäuter und kambrische Vielzeller.<sup>20</sup>

FOOTE weist aber auch auf Gegenbeispiele hin, bei denen die maximale Verschiedenartigkeit nicht zu Beginn ihrer Fossilüberlieferung erreicht wurde: Ammoniten aus dem frühen Jura, Trilobiten aus dem Paläozoikum, Blastoidea [Stachelhäuter-Gruppe] aus dem Paläozoikum, Seelilien aus dem Paläozoikum und vermutlich auch Insekten aus dem mittleren Paläozoikum bis in die jüngste Vergangenheit.<sup>21</sup>

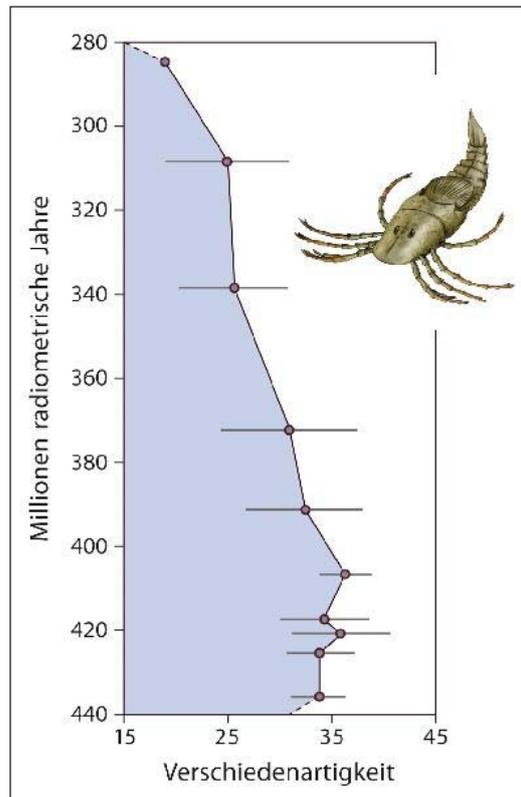
NANGLU et al. (2023) schreiben in einem Überblicksartikel über die Deuterostomier\*: „Die Fossilien der Tierstämme der Deuterostomier weisen von Beginn ihrer Überlieferung an eine erhebliche Verschiedenartigkeit auf.“ Und das gilt nach WAGNER (2018) allgemein: „Frühe Ausbrüche morphologischer Verschiedenartigkeit (d. h. eine Vielfalt anatomischer Typen) sind in der Fossilgeschichte häufig anzutreffen.“<sup>22</sup>

HUNEMAN (2017, 334) sieht es so: „Einige Paläobiologen behaupten, dass Kladen im Allgemeinen anfangs vielfältiger sind und später, wenn sie vom Aussterben bedroht sind, viel weniger Vielfalt aufweisen, aber man könnte diese Idee verfeinern, indem man behauptet, dass sich das Verhältnis Verschiedenartigkeit/Vielfalt im Laufe der Existenz der Klade umkehrt, wobei anfangs viel mehr Verschiedenartigkeit als Vielfalt besteht.“<sup>23</sup>

Im Folgenden sollen einige Gruppen vorgestellt werden, die das Muster früher Verschiedenartigkeit zeigen.

## Fische

SCHOLL (2024) hat einen Überblicksartikel über den fossilen Ursprung der Fische vorgelegt. Die bisher ältesten fossilen wirbeltragenden Fische zeigen bereits mit ihrem frühesten Auftreten eine große Verschiedenartigkeit und widersetzen sich in ihren inkonsistenten Merkmalsmustern oft evolutionären Erwartungen. Die Folge ist, dass viele verschiedene widersprüchliche stammesgeschichtliche Rekonstruktionen (Cladogramme) im Bereich der mutmaßlichen Evolution der ersten Fische bzw. Kiefermäuler (Gnathostomata) vorgelegt wurden. Außerdem entsprechen die evolutionär zugeordneten Positionen der Fischgruppen und ihrer vermeintlichen



**Abb. 18** Ausmaß der Verschiedenartigkeit im Laufe der erdgeschichtlichen Zeit am Beispiel der Stylonurina, einer der zwei Unterordnungen aus der Ordnung der Seeskorpione (Eurypterida). Sie gelten als die basalen (ursprünglichen) Eurypteriden. Große Verschiedenartigkeit ist früh etabliert und nimmt dann tendenziell ab. (Nach HUGHES et al. 2013; kleines Bild: *Megarachne servinei* aus dem Oberkarbon, Nobu Tamura, CC BY 3.0)

Vorläufer in den Cladogrammen systematisch nicht den stratigraphischen\* Positionen in der Fossilüberlieferung. Weiterhin legt SCHOLL dar, dass fossile Fischfamilien bzw. -ordnungen und z. T. sogar -gattungen *typischerweise* über lange geologische Zeiträume (mehrere Dutzende bis Hunderte Millionen radiometrische Jahre) in ihren Körperbauplänen stabil geblieben sind (= *Stasis*). Dies stellt in Anbetracht sich ständig verändernder Umweltbedingungen Anfragen an die Wirkkraft von Evolutionsfaktoren.

## Karbonische Tetrapoden

Der Übergang von Fischen zu Vierbeiner (Tetrapoden) gehört zu den Ikonen von Paläontologie und Evolution. Die ältesten fossil erhaltenen Tetrapoden sind aus dem Devon bekannt, insgesamt jedoch nur in geringer Anzahl. Das ändert sich sprunghaft im Unterkarbon nach der sogenannten Romer-Lücke (s. o.; vgl. **Abb. 9 und 10**). Unter den vielfältigen ältesten *karbonischen* Vierbeinern sind auch ausgesprochen abgeleitete Formen (CARROLL 1992). Es habe sich nach FRACASSO (1994, 108) gezeigt, dass die Linien ziemlich einzigartig und *verschiedenartig* sind und dass die Merkmale verbreitet konvergent (unabhängig entstanden) verteilt sind.

**Zwei-Phasen-Modell.** FRACASSO (1994) greift eine Idee von S.J. GOULD auf, wonach die Evolutionsgeschichte größerer Gruppen durch ein Zwei-Phasen-Modell beschrieben werden könne. Dies zeige sich in charakteristischer Weise

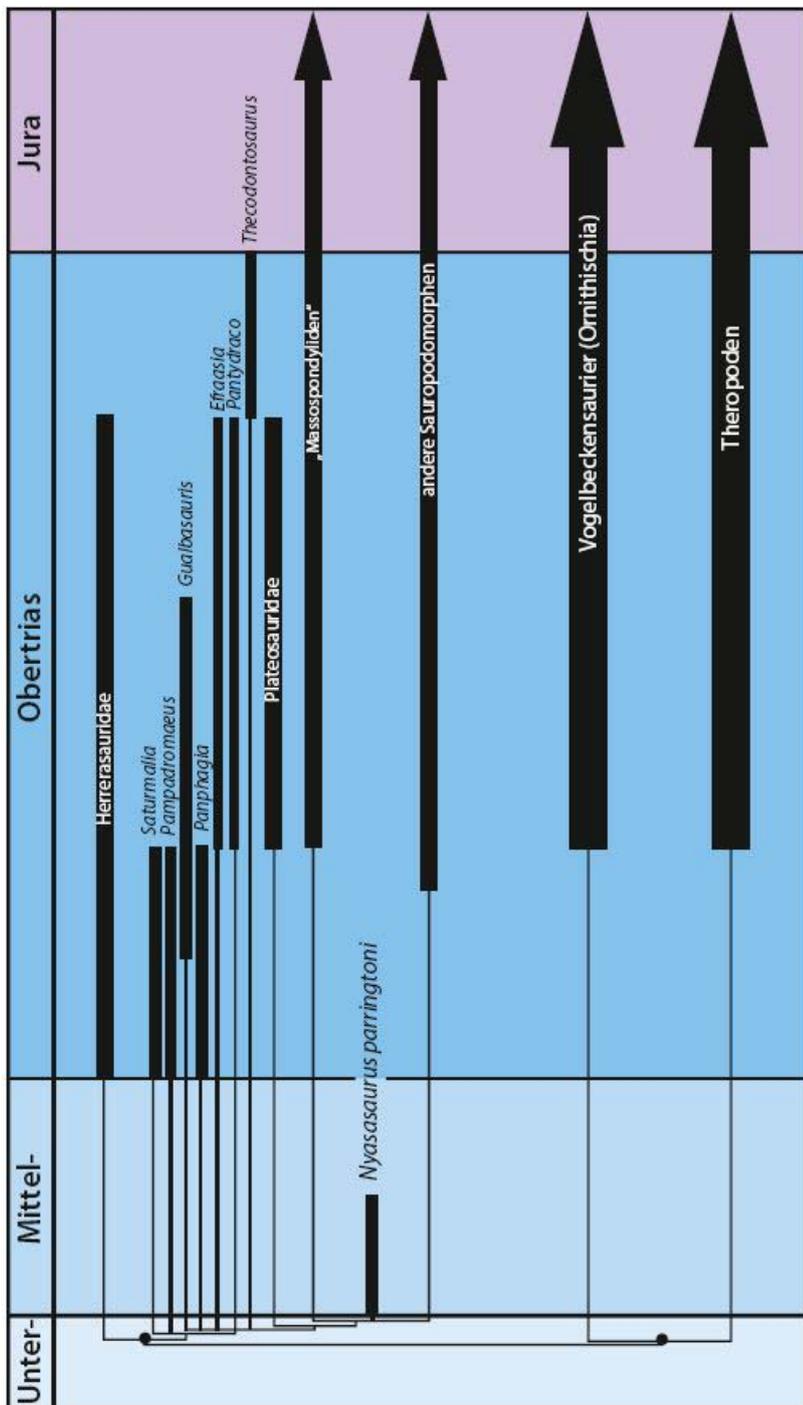


Abb. 19 Cladogramm mit Einbeziehung der nur fragmentarisch erhaltenen und umstrittenen Gattung *Nyasasaurus*. (Nach BARON et al. 2017, Online-Zusatzmaterial)

bei den frühen Vertretern der größeren Wirbellosen-Gruppen, und dieses Konzept könne auch auf andere Linien angewendet werden. Nach diesem Modell ist die Anfangsphase der Evolution einer Gruppe durch häufige *weit divergierende Cladogenese* („Verzweigung“, adaptive Radiation) ihrer frühen Mitglieder gekennzeichnet, was zu großer Verschiedenartigkeit (mit vielen besonderen Merkmalen) und weit verbreiteten Konvergenzen führe. Zurückgeführt wird dies auf „noch labile“ genetische und entwicklungsbiologische Systeme. Das kann aber nur als spekulative Mutmaßung gelten (s. Abschnitt „Ursachenforschung und ‚Experimentierung‘“). Die zweite Phase ist durch *morphogenetische Stabilisierung* gekennzeichnet, in der ein Teil der Linien überlebt und sich

spezialisiert, ein anderer Teil aber ausstirbt (was zu einem Rückgang der Verschiedenartigkeit führt).

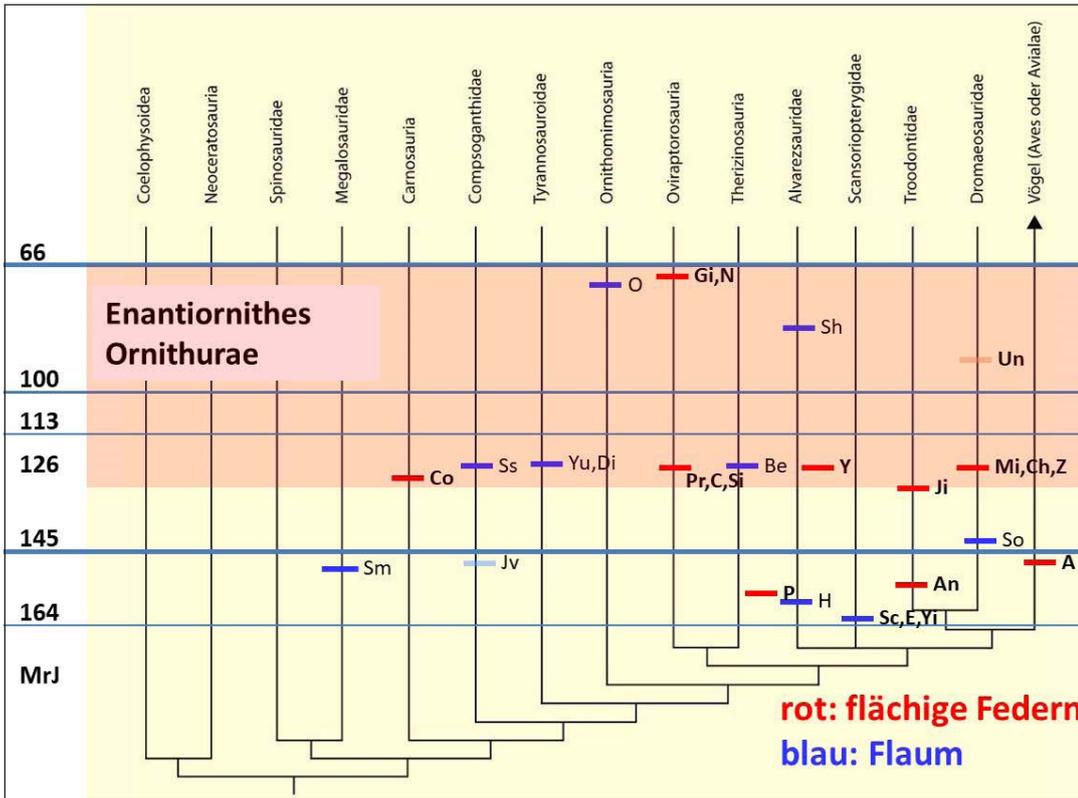
Dieses Muster ist bei den nicht-amniotischen<sup>24</sup> Tetrapoden ausgeprägt erkennbar. Sie zeigen eine frühe maximale Verschiedenartigkeit und nachfolgende Diversifizierung innerhalb der Linien sowie einen schnellen Rückgang der Verschiedenartigkeit. Außerdem existierten gleichzeitig mit den Amphibien-Gruppen ungefähr acht Amnioten-Linien (Reptilien) während des Karbons und Perms; und der Fund des frühesten bekannten Reptils im mittleren Mississippium (Unterkarbon) rückt die Herkunft der Amnioten sehr nahe an den oberdevonischen Ursprung der Tetrapoden, stellt FRACASSO (1994, 110) fest. Die neuen Funde von Tetrapodenspuren – übrigens vor den heute als fossilen Übergangsformen gehandelten Tetrapoden – im unteren Mitteldevon (NIEDZWIEDZKI et al. 2010) lassen diesen Abstand zwar wieder größer werden, aber dennoch gilt, dass viele amniotische und nicht-amniotische Gruppen parallel in der Fossilüberlieferung des Karbons auftauchen. Allerdings ist es nicht leicht, allein anhand von Fossilien zu bestimmen, ob ein Vierbeiner ein Amniot ist oder nicht, da es für das definierende Kriterium, das amniotische Ei, keine eindeutige Entsprechung im Knochenbau gibt. Die Zuordnung ist daher nur anhand indirekter Kriterien möglich.

### Dinosaurier

BARON et al. (2017) publizierten unter dem Zusatzmaterial ein Cladogramm von Dinosauriergruppen mit Einbeziehung der nur fragmentarisch erhaltenen Gattung *Nyasasaurus*, deren systematische Stellung als Dinosaurier umstritten ist (Extended Data Figure 5). Nach diesem Cladogramm (Abb. 19) müssten sich die Dinosauriergruppen in sehr kurzer Zeit aufgespalten haben und es müssten zahlreiche Geisterlinien angenommen werden, d. h. fossile Nachweise folgen für alle Dinosaurierlinien später, z. T. sehr viel später, als nach dem Cladogramm zu erwarten wäre.

### Dinosaurier mit „Dinoflaum“ und Gattungen mit flächigen Federn

Die unterschiedlich gestalteten Vögel des Oberjura und der Unterkreide sowie die ihnen nahestehenden Dinosaurier tauchen in der Fossilüberlieferung insgesamt recht abrupt auf (Abb. 20). ZHOU & ZHANG (2002, 409) sprechen von einer signifikanten Divergenz<sup>25</sup>, RAYNER (2001, 372) zeichnet das „Bild einer schnellen Radiation“<sup>26</sup>, ähnlich äußern sich

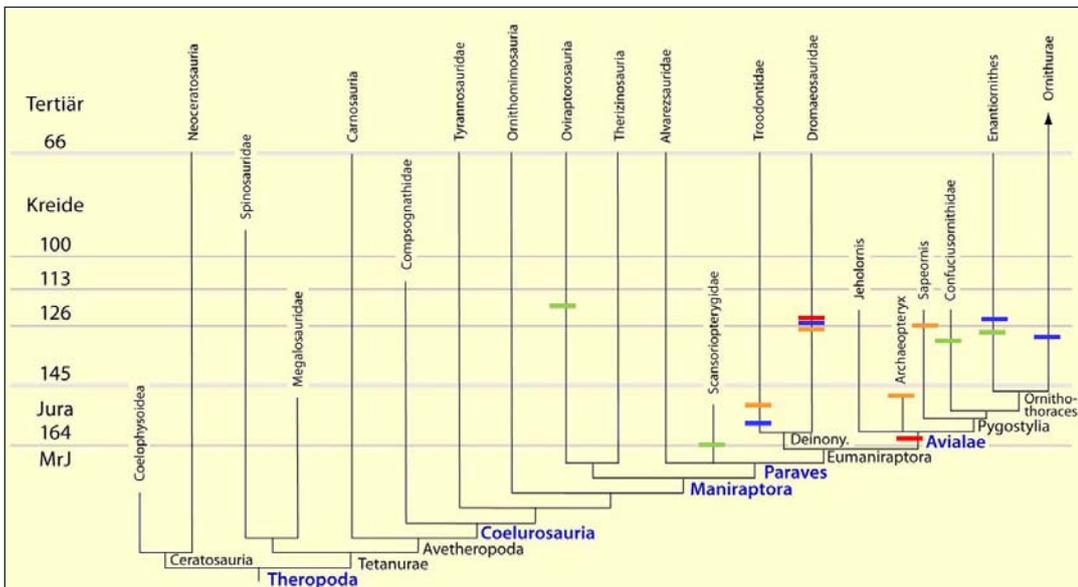


**Abb. 20** Gattungen von Theropoden-Dinosauriern mit haarartiger Körperbedeckung (blaue Balken) und mit flächigen Federn (rote Balken). Die Zuordnung zu Dinosauriern ist bei manchen Gattungen, die auch zu den Vögeln gestellt werden könnten, umstritten. Zahlenangaben: MrJ = Millionen radiometrische Jahre.

**Gattungen mit Flaum:** Au *Aurornis*, Be *Beipiaosaurus*, Di *Dilong*, E *Epidexipteryx*, H *Haplocheirus* (Flaum unsicher), Jv *Juravenator* (unsicher, da nur indirekt erschlossen), O *Ornithomimus*, Sc *Scansoriopteryx*, Sh *Shuvuuia*, Sm *Sciurumimus*, So *Sinornithosaurus*, Ss *Sinosauropteryx*, Y Yi, Yu *Yutyrannus*

Gattungen mit flächigen Federn: A *Archaeopteryx*, An *Anchiornis*, C *Caudipteryx*, Ch *Changyuraptor*, Co *Concavenator*, E *Epidexipteryx*, Gi *Gigantoraptor*, Ji *Jinfengopteryx*, Mi *Microraptor*, N *Nomingia*, P *Pedopenna*, Pr *Protarchaeopteryx*, Si *Similicaudipteryx*, Un *Unenlagia* (unsicher, da nur indirekt erschlossen), Y *Yixianosaurus*, Z *Zhenyuanlong*.

Farblich unterlegt ist der Bereich, in dem Gegenvögel (Enantiornithes) und Ornithuren-Vögel (mit Fächerschwänzen) gefunden wurden. Man beachte, dass die meisten Gattungen mit Dino-Flaum („Protofedern“) jünger sind als Vögel mit flugtauglichen flächigen Federn. (Aus JUNKER 2019a; nach zahlreichen Quellen zusammengestellt.)

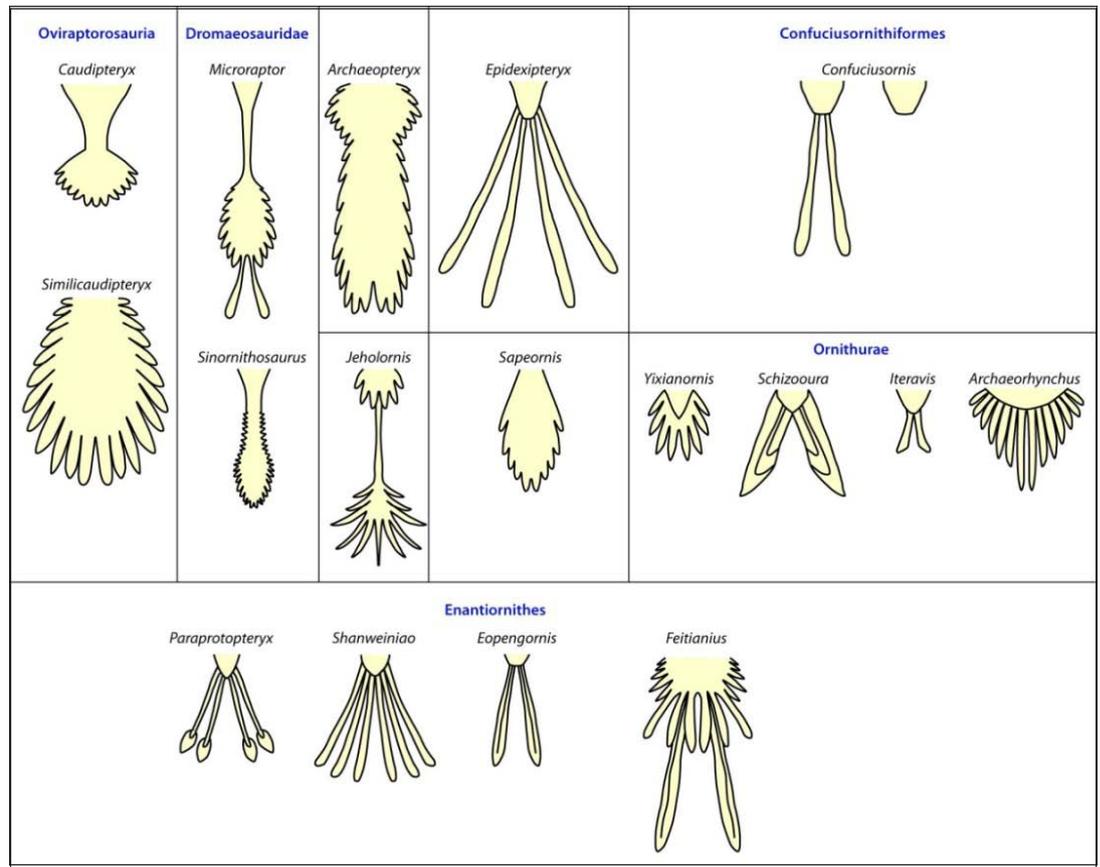


**Abb. 21** Clado-Phylogramm mit Federtypen, die konvergent auftreten (z. T. mehrfach). **rot:** Schwungfedern (asymmetrisch): *Microraptor*; *Anchiornis*; *Avialae*; **blau:** Daumenfittich: *Caihong*, *Microraptor*, *Ornithothoraces\** (in dieser Gruppe zweimal konvergent bei *Eoalulavis* und *Archaeornithura*); **orange:** Federn am Lauf: *Microraptor*, *Sapeornis*, *Anchiornithidae*; **hellgrün:** bandartige Federn: *Oviraptorosauria*, *Scansoriopterygidae*, *Confuciusornithidae*, *Enantiornithes*. (Aus JUNKER 2019a, 12; nach zahlreichen dort angegebenen Quellen zusammengestellt)

weitere Autoren (zusammengestellt bei JUNKER 2019a, 51–53). MARTYNIUK (2012, 28) merkt (aus evolutionstheoretischer Sicht) an, dass Vogelarten mit gefiedertem Schwanz, mit Schwanz aus bandartigen Federn und Fächerschwanz während der raschen Diversifizierung der Avialae in der frühen Kreidezeit nebeneinander existierten.<sup>27</sup>

Die ganze Gruppe der Ornithuren („Fächerschwänze“) erscheint in der Fossilabfolge nicht in Form einer wachsenden Verschiedenartigkeit, sondern ziemlich abrupt in unterschiedlich ausdifferenzierten Formen (vgl. O’CONNOR & ZELENKOV 2013, 1280). Das gilt auch für die zweite zeitgleich in der Unterkreide fossil überlieferte

**Abb. 22** Vielfältige unterschiedlichste Ausprägungen von Schwänzen von Vögeln und befiederten (mutmaßlichen) Dinosauriern aus der Unterkreide und *Archaeopteryx* aus dem Oberjura. (Nach [www.deviantart.com/albertonykus/art/Pennaraptor-Tails-465558142](http://www.deviantart.com/albertonykus/art/Pennaraptor-Tails-465558142))



Großgruppe, die Gegenvögel (Enantiornithes (vgl. FEDUCCIA 2001, 142). Es gibt zwar Gattungen, die nicht klar zu den Enantiornithes oder zu den Ornithuren zugeordnet werden können (O’CONNOR & ZHOU 2013); das liegt aber nicht vorrangig an Primitivmerkmalen, sondern an mosaikartiger Verteilung auch abgeleiteter Merkmale (Details bei JUNKER 2019a, 52f, vgl. Abschnitt „Netzwerk von Ähnlichkeitsbeziehungen“).

Am Anfang der mutmaßlichen Evolution der Vögel ist eine große Vielfalt von Federtypen fossil überliefert, auch solche, die sonst und unter heutigen Vögeln nicht bekannt sind. Dazu muss eine konvergente Entstehung der meisten Federtypen angenommen werden. Ein aktuelles Cladogramm (Abb. 21) verdeutlicht die unsystematische Verteilung verschiedener Federtypen und Federpositionen. Ähnlich ist die Situation bei verschiedenen Schwanztypen bei Theropoden-Gattungen und Vögeln der Unterkreide, die ebenfalls eine enorme Verschiedenartigkeit relativ zeitgleich aufweisen (Abb. 22).

### **Kronenvögel des Paläogens**

Im Paläogen fehlen die Gegenvögel, die in der Kreide zahlreich vertreten sind, vollständig in der Fossilüberlieferung und an ihrer Stelle tauchen explosionsartig zahlreiche Vertreter verschiedenster Vogelfamilien der Euornithes (diese beinhalten auch die modernen Vögel) auf. Dies zeigt

sich am Fossilbefund (FEDUCCIA 2003<sup>28</sup>; ZHOU 2004, 456, 467) und wird auch durch molekulare Studien unterstützt. Dabei zeigen die Merkmale an vollständigen Skeletten paläogener Vögel typischerweise eine mosaikartige Verteilung, so dass eine Einordnung in moderne Vogelordnungen kaum möglich ist (FEDUCCIA 2014). Ähnlich äußert sich MAYR (2014), dass die morphologischen Daten oft einen hohen Grad an Homoplasi aufweisen und dass viele Vögel aus dem Paläogen Merkmalskombinationen aufweisen, die in traditionellen phylogenetischen Konzepten nur schwer zu interpretieren seien. Auch BRUSATTE et al. (2015, 895) stellen ein „großes Ausmaß an Vielfalt und Konvergenz unter den Vögeln nach der nachkreidezeitlichen Revolution“ fest.<sup>29</sup> Und neuerdings bekräftigen WU et al. (2024, 1), dass die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Neoaves trotz des zunehmenden Umfangs der genomischen Datensätze weiterhin umstritten seien und dass die Unlösbarkeit der Beziehungen zwischen den frühen Vögeln auf eine „neoavische Explosion“ nach dem Aussterbeereignis an der Grenze zwischen Kreide und Paläogen zurückgeführt werde.<sup>30</sup>

Molekulare Studien liefern in evolutionstheoretischer Perspektive indirekte Hinweise darauf, ob eine Organismengruppe plötzlich in großer Verschiedenartigkeit oder eher allmählich sich verzweigend auftritt. In einem Kommentar zu zwei aktuellen Arbeiten (PRUM et al. 2015; JARVIS et al. 2014) über genetische Ähnlichkeiten stellt THOMAS (2015, 216) fest,

dass die Untersuchungen eine „schnelle Radiation der wichtigsten Vogellinien kurz nach dem kreidezeitlich-paläogenen Massenaussterben“ nachdrücklich unterstützen. Zudem merkt er an, dass die evolutionären Beziehungen zwischen den modernen Vögeln „bekanntermaßen schwer zu klären“ seien.<sup>31</sup> Darüber hinaus ist bemerkenswert, dass Übereinstimmung zwischen dem Fossilnachweis und den phylogenetischen Bäumen auffallend gering ist und dass sich die Phylogenie nach PRUM et al. (2015) drastisch von der Analyse von JARVIK et al. (2014) unterscheidet (THOMAS 2015, 216).

Ein anfangs „explosives“ Auftreten mit anschließendem bloßem Fine-Tuning ist auch das Ergebnis einer Studie über die Vielfalt von Vogelschnäbeln. COONEY et al. (2017) führten eine vergleichende Studie anhand von 3D-Scans von Schnäbeln von 2028 heutigen Vogelarten aus 194 Familien durch, die einen Großteil des Systems der Vögel abdecken. Durch die Kombination der Ergebnisse der Untersuchungen der Schnäbelformen mit neueren DNA-basierten Cladogrammen ergab sich, dass die Vielfalt der Schnäbel sehr schnell in der mutmaßlichen evolutionären Geschichte aufgetreten ist, also innerhalb kurzer Zeit stark zunahm. Evolutionstheoretisch folgt daraus, dass ein extrem schneller evolutiver Wandel angenommen werden muss – die Autoren sprechen von „früher schneller Quanten-Evolution“ (COONEY et al. 2017, 345), das bedeutet eine anfänglich sehr schnelle Divergenz (Aufspaltung und Verschiedenwerden) in neue Formen und Funktionen. Von wenigen Ausnahmen abgesehen änderten sich die Schnäbelformen nach der Anfangsdivergenz nur noch relativ geringfügig in der Art eines Fine-Tunings sowie durch ökologische Anpassungen (vgl. BHULLAR 2017).

Fossilfunde wurden in die Untersuchung zwar nicht einbezogen, BHULLAR (2017) weist aber darauf hin, dass der Fossilbericht den Befund von COONEY et al. einer rasch präsenten großen Vielfalt von Schnäbeln nach der Kreide-Tertiär-Grenze unterstützt, und dass es anfangs noch weitere Schnäbeln gab, die heute nicht mehr vertreten sind. Die Gründe für dieses Muster mutmaßlicher evolutionärer Sprünge und anschließender Stabilität seien nicht bekannt.

### Angiospermen: Der Stammbaum steht auf dem Kopf<sup>32</sup>

Die Angiospermen (bedecktsamige Blütenpflanzen) sind mit etwa 300.000 beschriebenen Arten die größte Gruppe der heute lebenden Pflanzen. Beispielsweise gehören Rosen, Lilien, Sonnenblumen, Orchideen, Gräser und viele Sträucher

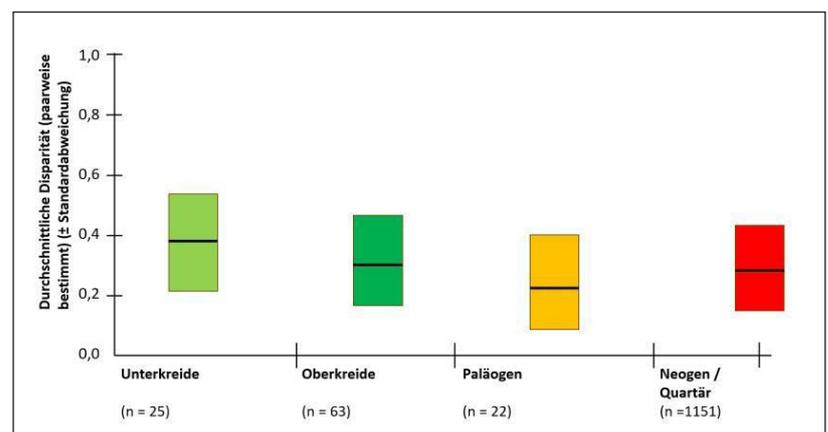


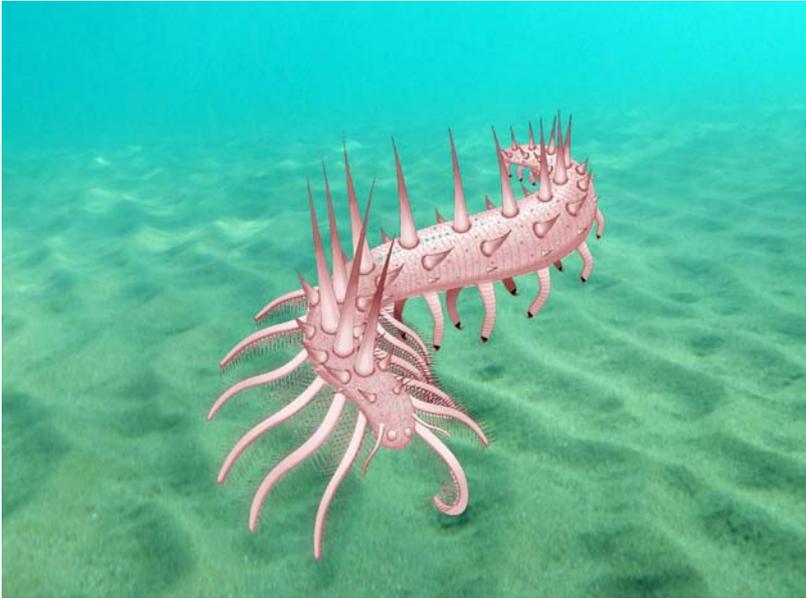
und Laubbäume dazu (vgl. Abb. 23). Auch die Fossilüberlieferung der Angiospermen zeigt ihren höchsten Grad an Verschiedenartigkeit in der Blütenstruktur zu Beginn der Fossilüberlieferung in der Unterkreide. Nach einer aktuellen Studie (LÓPEZ-MARTÍNEZ et al. 2023) nimmt das Ausmaß der Verschiedenartigkeit danach ab und nimmt erst zur Gegenwart hin wieder geringfügig zu (Abb. 24). Diese Zunahme könnte allerdings ein Artefakt sein, da die untersuchte Anzahl heutiger Arten zehnmal so groß ist wie die Gesamtzahl der ausgewerteten fossilen Blüten. Das heißt: Es gibt heute zwar eine größere Vielfalt von Blüten (also viele kleinere Unterschiede), aber eine geringere Verschiedenartigkeit im Vergleich zur Situation in der Unterkreide.

Die Forscher konzentrierten sich auf 30 Merkmale, die die Blütenstruktur von Angiospermen beschreiben, und bezogen etwa 1200 heute lebende und etwa 120 fossile Blüten in ihre

**Abb. 23** Einige Angiospermen-Arten (von links oben): Hundsrose (*Rosa canina*), Sonnenblume (*Helianthus annuus*), Sumpf-Knabenkraut (*Orchis palustris*), Hasel (*Corylus avellana*). (Fotos: R. JUNKER)

**Abb. 24** Eine vereinfachte Darstellung der Verschiedenartigkeit der Blütenstruktur der Angiospermen; die Verschiedenartigkeit wurde jeweils zwischen zwei Taxa (Gruppen) berechnet ( $n = \text{Anzahl der Vergleiche}$ ). Der schwarze Balken gibt die mittlere Disparität („meanD“) an; die farbigen Boxen entsprechen der Standardabweichung. (Nach LÓPEZ-MARTÍNEZ et al. 2023)





**Abb. 25** Rekonstruktion von *Collinsium ciliolum*. (© Javier Ortega-Hernandez; nach YANG et al. 2015, mit freundlicher Genehmigung)

Untersuchung ein, um die Verschiedenartigkeit der Angiospermen im Laufe der Zeit und über die verschiedenen Untergruppen zu bestimmen. Mithilfe hochauflösender Röntgencomputertomografie konnten sie bei fossil erhaltenen Blüten deren Blütenformen, die Anzahl von Kelch- und Kronblättern, die Anordnung von Frucht- und Staubblättern als Fortpflanzungsorgane und andere Merkmale nachweisen. Die abrupt einsetzende Fossilüberlieferung der Angiospermen war Charles DARWIN bereits bekannt und er bezeichnete ihren Ursprung daher als „abscheuliches Geheimnis“ (vgl. KUTZELNIGG 2000).

Unter Fachleuten besteht nach BUGGS (2021, 23) „allgemeines Einvernehmen“, dass trotz aller Forschungsfortschritte „Darwins abscheuliches“ Rätsel bis heute immer noch gültig sei.

### ***Collinsium* – am Anfang war die Komplexität**

Einer der ältesten fossil erhaltenen Lobopoden, *Collinsium ciliolum*, ist ausgesprochen komplex gebaut (YANG et al. 2015; **Abb. 25**). Die Fossilüberlieferung zeigt bei dieser Gruppe keine Abfolge von „einfacher“ zu „komplexer“. Das stellt die evolutionstheoretisch zu erwartende Abfolge auf den Kopf. Eine Abfolge von „einfach“ Richtung „komplex“, wie evolutionär

ursprünglich verlaufen sein müsste, ist damit auf den Kopf gestellt. Warum diese Gruppe trotz üppiger Ausstattung ausgestorben ist, darüber kann nur spekuliert werden.

### **Gegenbeispiele**

Wie verbreitet die Situation der frühen Verschiedenartigkeit ist, muss eine weitere Analyse höherer Taxa zeigen. Die Meta-Analyse von HUGHES et al. (2013) offenbart aber eine klare Tendenz. Wie erwähnt nennt FOOTE (1997) einige Gegenbeispiele. Ein weiteres ist die Fossilüberlieferung der vier wichtigsten Morphotypen von Pilzen (Pilze mit Flagellen, Zygomyceten [Jochpilze], mit sackartigen Strukturen sowie solche mit keulenartigen Gebilden). Nach SMITH & DONOGHUE (2022) nimmt die Verschiedenartigkeit der Pilze im Laufe der Zeit episodisch zu, die von einem starken Anstieg unterbrochen wird, der mit dem Auftauchen von mehrzelligen Körperplänen einhergeht. Sowohl bei Tieren als auch bei Pilzen komme es im Laufe der Zeit zu einem episodischen Anstieg der Disparität, was zu einer durch Aussterben diskontinuierlich gewordenen Verteilung der Formen führe.<sup>33</sup>

Phylogenetische Zwischenstufen überbrücken nach SMITH & DONOGHUE (2022, 1493) die Lücken zwischen den besetzten Bereichen des Pilzmorphoraums. Die „klumpige“ Verteilung der Pilze scheine ein Produkt des Aussterbens nicht erfasster intermediärer Phänotypen zu sein, was angesichts der spärlichen Fossilüberlieferung von Pilzen plausibel sei. Dass es nicht überlieferte hypothetische Zwischenstufen gebe, ist allerdings wieder eine Ad-hoc-Hypothese. Die phänotypische (gestaltliche) Evolution der Pilze entspreche nicht dem Modell der maximalen anfänglichen Verschiedenartigkeit. Stattdessen sei die Evolution der Pilzmorphologie durch kumulative episodische Steigerungen im Laufe der Zeit gekennzeichnet, die gelegentlich durch rasche Zunahme der phänotypischen Verschiedenartigkeit unterbrochen werde, vor allem, im Zusammenhang mit der Entstehung der mehrzelligen Zygomyceten-Taxa aus ihren einzelligen Vorfahren.

# Netzwerk von Ähnlichkeitsbeziehungen

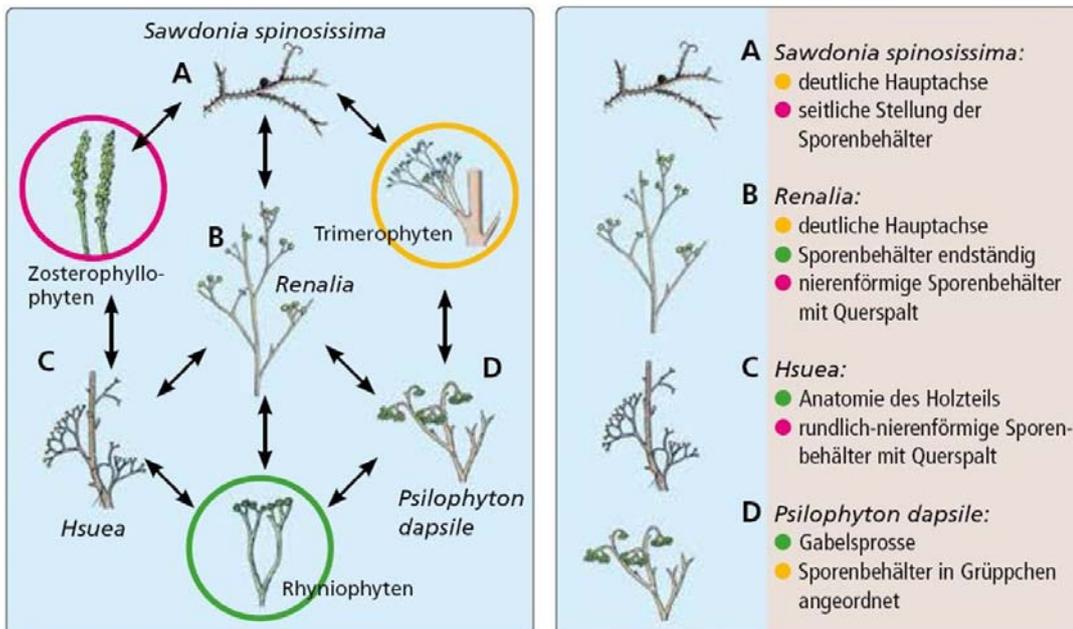
Als Muster von Merkmalsbeziehungen verschiedener Taxa zeigt sich mit zunehmender Kenntnis von fossilen Arten mehr und mehr ein Netzwerk. Das bedeutet: Je nach zugrunde gelegtem Merkmal sind verschiedene Arten oder höhere Taxa einander am nächsten. Natürlich kann man Mitglieder bestimmter Taxa immer auch in einer Baumstruktur darstellen, doch müssen dann bei netzartigen Ähnlichkeitsbeziehungen Konvergenzen angenommen werden – Ähnlichkeiten sind in diesem Fall keine sicheren Indizien für gemeinsame Abstammung.

Im Folgenden wird eine größere Anzahl von Beispielen von netzartigen Merkmalsbeziehungen zusammengetragen, zunächst aus dem Pflanzenreich, anschließend aus dem Tierreich. Die Fülle der Beispiele soll verdeutlichen, dass es sich um einen verbreiteten und *systematischen* Befund handelt. Ob diese Situation sogar als Normalfall gelten kann, muss weiter geprüft werden. Die zukünftig zu erwartende weitere Zunahme der Kenntnis von Arten bzw. höheren Taxa und ihren Merkmalen wird dies zeigen müssen.

## Pflanzenreich

### Pflanzen des Unterdevons

Das Vorliegen netzartiger Merkmalsbeziehungen zeigt beispielhaft **Abb. 26** von Pflanzengattungen



**Abb. 26** Netzformige Ähnlichkeitsbeziehungen unterdevonischer Landpflanzen. Die dargestellten Arten zeigen folgende Merkmalskombinationen (R = typisch für Rhyniophyten, Z = Zosterophyllophyten, T = Trimerophyten): *Sawdonia spinosissima*: deutliche Hauptachse (T), seitliche Sporangienstellung (Z); *Renalia*: deutliche Hauptachse (T), Sporangien endständig (R), nierenförmige Sporangien mit Querspalt (Z); *Hsuea*: Anatomie des Xylems (R), rundlich-nierenförmige Sporangien mit Querspalt (Z); *Psilophyton dapsile*: Gabelspresse (R), Sporangien in Grüppchen angeordnet (T). (Aus JUNKER & SCHERER 2013; nach GENSEL 1976; ANDREWS et al. 1977; LI 1982; SCHWEITZER 1990 und STEWART & ROTHWELL 1993)

von Landpflanzen aus dem Unterdevon (Details bei JUNKER 1996). Deren Merkmale bzw. Merkmalsausprägungen sind sehr oft widersprüchlich verteilt, so dass Stammbäume nur unter der Annahme umfangreicher Konvergenzen konstruierbar sind. Die einzelnen Gattungen können leichter netzartig als im Stammbaum miteinander verbunden werden.

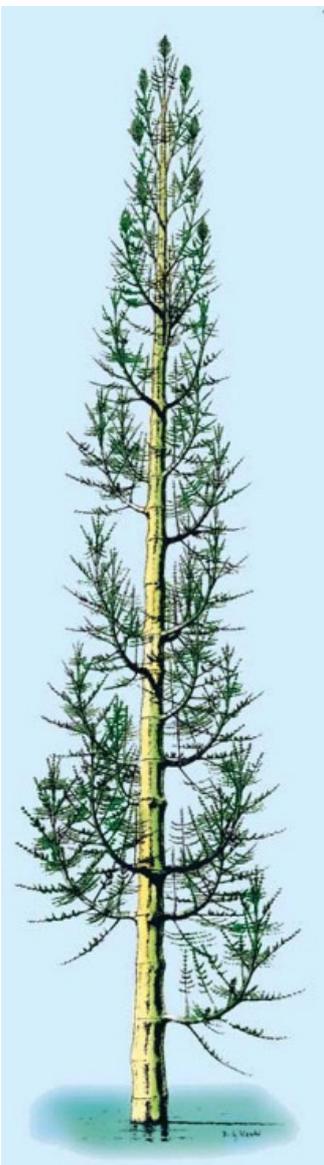
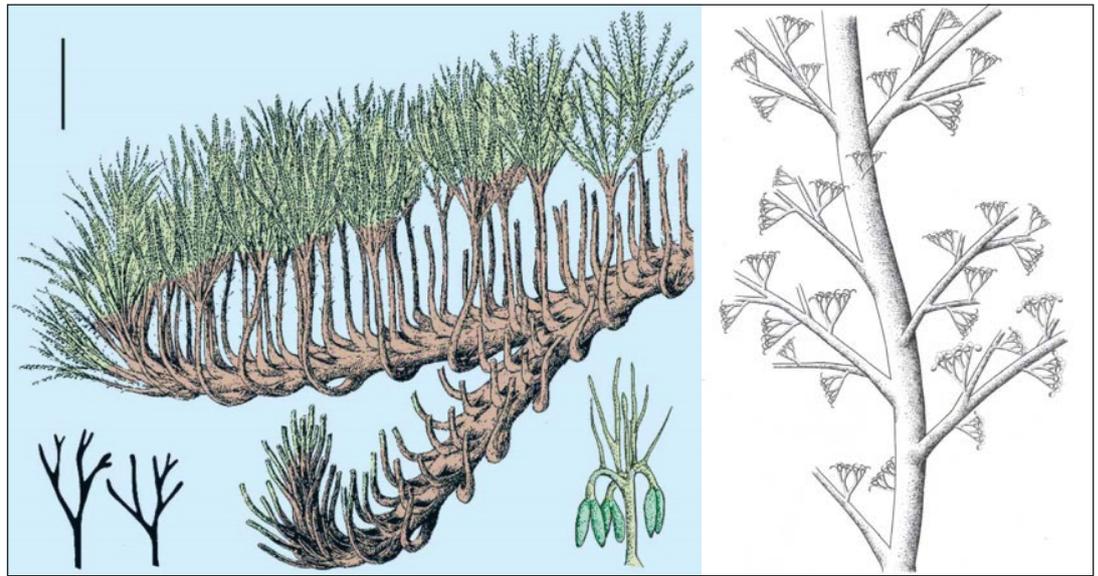
### Cladoxylopsida aus dem Mitteldevon

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Cladoxylopsida (vgl. **Abb. 27**) sind unklar, da Beziehungen zu verschiedenen Gruppen bestehen, die eine widerspruchsfreie Einordnung in einen Stammbaum nicht erlauben. STEWART & ROTHWELL (1993, 217) sehen in ihnen erfolglose „evolutionäre Experimente“.

### Schachtelhalmgewächse (Sphenopsida)

Als schwierig erweist sich die Bestimmung möglicher Vorfahren der Schachtelhalmgewächse (**Abb. 28**). Je nachdem, welche Merkmale zugrunde gelegt werden (Anatomie der Leitbündel, Morphologie der Verzweigung oder Anordnung der Sporangien usw.) ergeben sich unterschiedliche Abfolgen, die *nicht* in Deckung gebracht werden können. Kein Merkmalskomplex unterstützt

**Abb. 27** Rekonstruktionen zweier Gattungen der Cladoxylopsida. *Hyenya elegans* (links) und *Ibyka amphikoma*. (Nach SCHWEITZER 1990 und aus SKOG & BANKS 1973, mit freundlicher Genehmigung)



**Abb. 28** Rekonstruktion von *Pseudobornia ursina*, die zu den Schachelhalmgewächsen des Oberdevon gehört. (Nach SCHWEITZER 1990)

dieselbe phylogenetische Abfolge, die aufgrund eines anderen Merkmals nahegelegt wird (STEIN et al. 1984). So gesehen treten zu viele Mosaikformen auf, so dass die unterschiedlichen Pflanzentypen nach ihren Merkmalskombinationen netzartig und nicht stammbaumartig verknüpft sind. Zudem passen mögliche Übergangsformen stratigraphisch meistens nicht zu mutmaßlichen evolutionären Abfolgen (JUNKER 2000).

### Samenfarne (*Pteridospermae*)

Eine Analyse der Fossilüberlieferung der karbonischen und oberdevonischen Samenfarne (*Pteridospermae*; vgl. **Abb. 29**) ergibt kein klares Bild bezüglich denkbarer phylogenetischer Abfolgen (JUNKER 2000, 44). Als mehrfach wiederkehrende Schwierigkeiten für evolutionäre Deutungen erweisen sich folgende Befunde: Mosaikformen kommen in so großer Zahl vor, dass nur ein kleiner Teil von ihnen als Übergangsformen gedeutet werden kann. Entsprechend häufig müssen Konvergenzen oder Parallelentwicklungen angenommen werden. Dazu kommt, dass merkmalsphylogenetische Reihen regelmäßig mit den stratigraphischen Abfolgen nicht zusammenpassen. Die Folge davon sind unklare sippenphylogenetische Abfolgen, also unklare Abfolgen der Pflanzengruppen.

Dieses Problem hat MOSBRUGGER (1986, 4) wie folgt beschrieben: Ahnenformen „dürfen keine Autapomorphien\* aufweisen und müssen ferner in allen Merkmalen ursprünglicher sein, als das jeweils ursprünglichste der Tochtertaxa (es sei denn, man hat berechtigten Grund zu der Annahme, daß ein ursprünglich erscheinendes Merkmal einer Tochtergruppe sich durch Reduktion aus einem spezialisierten des Ahnentaxon entwickelt hat). Bei einer kritischen Analyse der üblicherweise in der Literatur genannten

Vorläufertaxa ist allerdings festzustellen, daß diese meist nicht den genannten Bedingungen genügen.“ Als Beispiel nennt MOSBRUGGER die Abfolge *Medullosaceae* – *Cycadales*: „So gelten z. B. die *Medullosales* vielfach als Ahnen der *Cycadales* (...). Diese Aussage mag bezüglich der Stammanatomie, der Wedelmorphologie und vielleicht auch der weiblichen Fruktifikationsorgane berechtigt sein. Bei den männlichen Reproduktionsorganen zeigen die *Medullosen* aber so hoch abgeleitete Synangienbildungen, daß sich aus ihnen wohl kaum die einfachen Pollensackgruppen der *Cycadeen* entwickelt haben“ (S. 4).

### Bärlappbäume (*Lepidophyta*)

Die Vielfalt der Formenkonstellationen der gut erhaltenen oberkarbonischen Bärlappbäume (**Abb. 30**) läßt sich im Sinne eines Baukastensystems deuten, dessen Merkmale sich frei kombinieren lassen. MEYEN (1976, 146) kommt auf der Basis einer Merkmalsanalyse zum Schluss, dass die gegenwärtige Systematik der Bärlappbäume die Form eines multidimensionalen Gitters frei kombinierbarer Merkmale annehme. Dabei müsse allerdings die Variabilität der Arten berücksichtigt werden. Wird diese Vielfalt im Rahmen monophyletischer Stammbaumrekonstruktionen interpretiert, muss eine Fülle von Konvergenzen und Reversionen postuliert werden.

### Farnartige

Nach MEYEN (1987, 97f) sind die Merkmalsverteilungen der Farnartigen so chaotisch (d. h. sie treten in so vielen unterschiedlichen Merkmalskombinationen auf), dass eine Systematik äußerst erschwert ist. Über Verwandtschaftsverhältnisse

bei Farnen gibt es entsprechend „dramatisch verschiedene Hypothesen“ (ROTHWELL 1999, 190).

ROTHWELL & STOCKEY (2008, 332) schreiben über die Farne, dass verschiedene Kombinationen typischer Farnmerkmale im Fossilbericht vom Mitteldevon bis in die jüngste Zeit vorkommen. Dazu gehören stark verzweigte Wedel, ein mesarches<sup>34</sup> Xylem und ein primäres Leitgewebe im Rhizom (Erdspross), das durch Blattlücken unterbrochen ist. Es gab eine beträchtliche Fluktuation in ihrer Systematik, wobei mehrere prominente Klade einander im Laufe der geologischen Zeit ablösten. „In der Praxis haben Botaniker traditionell diejenigen Arten als ‚Farne‘ anerkannt, die übrig geblieben sind, nachdem alle anderen Euphyllophyten zu Klade mit klar identifizierbaren Synapomorphien\* zusammengefasst wurden.“<sup>35</sup>

### Sanfordiacaulis<sup>36</sup>

Das in Schichten des unteren Karbons entdeckte knapp 3 m hohe Bäumchen *Sanfordiacaulis* mit bis zu 16 cm Stammdurchmesser ist außerordentlich gut erhalten (Abb. 31). Es weist sehr ungewöhnliche Merkmale auf; es besaß über 250 dicht spiraling übereinander stehende, ca. 1,75 m lange Blätter, die ihrerseits weiter verzweigt waren, so dass das gesamte Blattwerk an eine Flaschenbürste erinnert. Die dichte Anordnung wird als Hinweis darauf gewertet, dass die Pflanzen effektiv schwaches Licht nutzen konnten. Die gute dreidimensionale Erhaltung wird auf eine plötzliche Verschüttung zurückgeführt.

Der Bau von *Sanfordiacaulis* gleicht keinem sonst bekannten Baum, passt also nicht widerspruchsfrei in einen Stammbaum, sondern bildet sozusagen einen Knoten in einem Netzwerk von Merkmalen ganz verschiedener Gruppen. Die Forscher bezeichnen den Bau als „architektonisch einzigartig“ und können die neu entdeckte Gattung keiner bekannten Klasse von Pflanzen zuweisen (GASTALDO et al. 2024).<sup>37</sup> Sie sehen in *Sanfordiacaulis* frühe Belege für eine Nische im Unterholz.

### Wirbellose

MOORE & WILLMER (1997) zeigen in einer Überblicksarbeit auf, dass bei den Wirbellosen Konvergenzen weit verbreitet sind und dass das Ausmaß an Konvergenzen stark unterschätzt worden ist. Beispielsweise muss angenommen werden, dass die Tracheen (von außen in den Körper sich verzweigende Luftröhren zur Atmung) mindestens viermal unabhängig entstanden sind, wobei in



Abb. 29 Formgattungen *Lepidopteris* (Blatt) und *Antevsia* (Microsporophylle), die zu den Samenfarne gestellt werden, in einer Rekonstruktion kombiniert. (Vivi Vajd, Stephen McLoughlin, Sam M. Slater, Ola Gustafsson, Allan G. Rasmussen, CC BY 4.0)

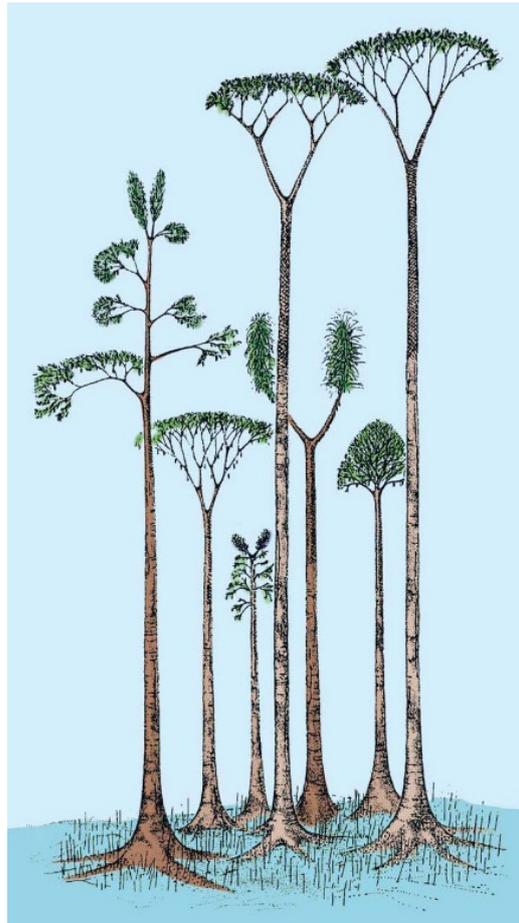
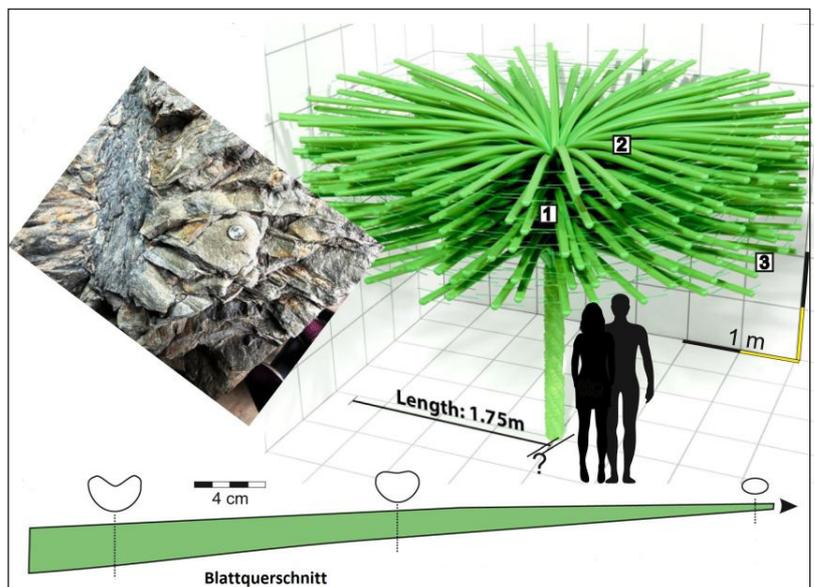
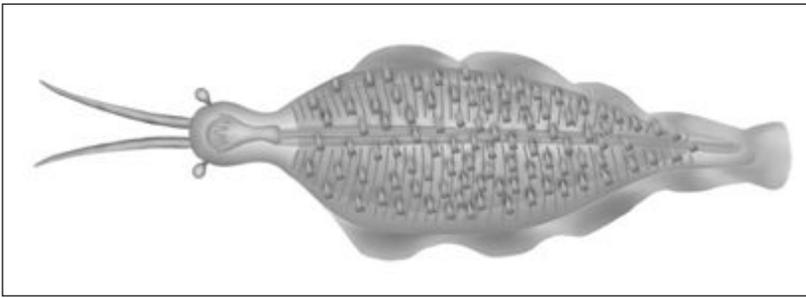


Abb. 30 Gattungen der karbonischen Lepidophyten (Rekonstruktionen nach BATEMAN et al. 1992), von links: *Diaphorodendron scleroticum*, *Lepidophloios hallii*, *Anabathra pulcherrima*, *Synchysidendron dicentrum*, *Sigillaria approximata*, *Diaphorodendron phillipsii*, *Lepidodendron hickii*.

Abb. 31 Vereinfachte künstlerische Darstellung des rund 350 Millionen radiometrische Jahre alten *Sanfordiacaulis*-Bäumchens mit menschlichen Silhouetten als Größenmaßstab. Die Zweige waren ihrerseits verzweigt (nicht dargestellt). (© 2024 GASTALDO et al. 2024, Fig. 6–7, published by Elsevier Inc., CC BY 4.0, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)





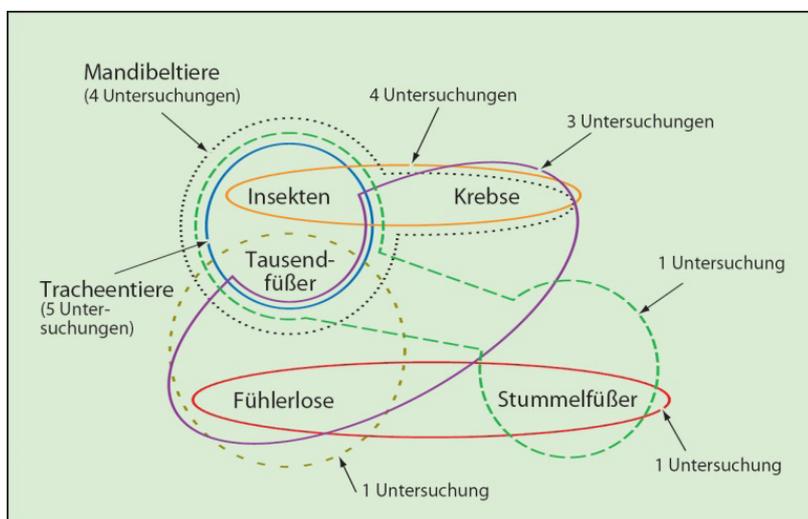
**Abb. 32** *Vetustovermis*. (Aus CHEN et al. 2005; mit freundlicher Genehmigung von J. Y. CHEN)

den betroffenen Tieren das Tracheensystem in fast identischer Weise gebaut ist (MOORE & WILLMER 1997, 14). Bei den Wirbellosen beschränken sich Konvergenzen zudem nicht vornehmlich auf „untergeordnete Merkmale“; sogar komplexe „Design-Merkmale“ seien oft konvergent vorhanden und somit für die Rekonstruktion der Phylogenie irreführend (MOORE & WILLMER 1997, 16). Unter den Stämmen wüsten wir sehr wenig über ursprüngliche Formen und über die tatsächliche Stammesgeschichte. Diese beiden Autorinnen kommen zum Schluss, dass jedes phylogenetische Schema der Metazoen auf der Wahl bestimmter Merkmale beruht, und dass stillschweigend davon ausgegangen wird, dass die anderen Merkmale konvergent sein müssen. Bei den Wirbellosen gebe es eine „ungeheure Verschiedenartigkeit überlappender Merkmalssets“, die in keiner Klassifikation in Übereinstimmung gebracht werden können. Die Schlussfolgerung sei unvermeidlich, dass Konvergenzen „sehr weit verbreitet“ seien (MOORE & WILLMER 1997, 3).

### *Vetustovermis*<sup>38</sup>

Die 5–10 cm große Gattung *Vetustovermis* (Abb. 32) war bereits 1979 von GLAESSNER als Ringelwurm oder Gliederfüßer beschrieben worden. Neuere anatomische Untersuchungen bestätigen diese Zuordnung jedoch nicht (CHEN et al. 2005). Merkmale im Bau ähneln demnach anderen Gruppen wie modernen Plattwürmern, Schnurwürmern und Mollusken (Weichtieren).

**Abb. 33** Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden (Gliederfüßer). Je nach zugrunde gelegten Merkmalen ergeben sich unterschiedliche Gruppierungen. Die entsprechenden Untersuchungen stammen alle aus den 1990er Jahren. (Nach WÄGELE 2001)



Die pelagische nacktschneckenartige Form, der ventrale (bauchseitige) Fuß und der Kopf mit Augen und Tentakeln stellt das Tier in die Nähe von Mollusken, doch kommen einige dieser Merkmale auch bei anderen Tiergruppen vor. Der ausdifferenzierte Kopf ist bei Mollusken sonst erst bei einer „höheren“ evolutionären Stufe (Conchifera, Schalenweichtiere) bekannt. Anstelle von Kammkiemen, die bei Mollusken sonst vorkommen, sind die Kiemen bei *Vetustovermis* stabartig. Das komplette Merkmalsmosaik dieses auf 525 Millionen Jahre datierten Weichkörper-Tiers passt insgesamt zu keiner anderen bekannten heute lebenden oder ausgestorbenen Tiergruppe, stellen CHEN et al. (2005) fest. Nach ihrer Auffassung repräsentiert dieses Tier eine unabhängige Evolutionslinie.

Damit aber müssen viele Merkmale von *Vetustovermis* als konvergent gewertet werden. Das Tier ist wie viele andere ausgeprägt baukastenartig „zusammengesetzt“. Dies äußert sich konkret bei *Vetustovermis* darin, dass trotz Ähnlichkeiten zu anderen Tiergruppen eine eigene unabhängige Evolutionslinie angenommen werden muss, weil das gesamte Merkmalspektrum eine Positionierung in den bisherigen hypothetischen Stammbaum verhindert.

### Arthropoden

Der Körper der Arthropoden (Gliederfüßer) ist gegliedert, mit einer Chitin-Cuticula als Außenskelett überzogen und besitzt mindestens im vorderen Körperdrittel paarige Extremitäten. Diese bestehen aus gelenkig miteinander verbundenen, starren Gliedern. Mindestens eines dieser Gliedmaßenpaare ist als Fühler oder als Mundwerkzeug ausgebildet. Zu den Arthropoden gehören u. a. die Spinnentiere (Arachnida), Krebse (Crustacea), Tausendfüßer (Myriapoda), Insekten (Insecta) und die ausgestorbenen Trilobiten (Trilobita). WÄGELE (2001) hat eine Darstellung veröffentlicht (Abb. 33), in die insgesamt 19 Untersuchungen von Ähnlichkeitsbeziehungen verschiedener größerer Gruppen von Glieder-

## 2 | Arthropoden (Gliederfüßer)

Tierstamm der Gliedertiere, deren Körper mit einer Chitin-Cuticula als Außenskelett überzogen ist und die mindestens im vorderen Körperdrittel paarige Extremitäten besitzen. Diese bestehen aus gelenkig miteinander verbundenen, starren Gliedern. Mindestens eines dieser Gliedmaßenpaare ist als Fühler oder als Mundwerkzeug ausgebildet.

Zu den Arthropoden gehören u. a. die Spinnentiere (Arachnida), Krebse (Crustacea), Tausendfüßer (Myriapoda), Insekten (Insecta) und die ausgestorbenen Trilobiten (Trilobita).

Merkmale	Taxa		
	Spinnentiere	Antennata	Krebstiere
Malpighische Gefäße	+	+	–
Mandibeln	–	+	+

Merkmale	Taxa		
	Weichtiere	Ringelwürmer	Gliederfüßer
Trochophora-Larve	+	+	–
mesodermale Segmentation	–	+	+
Hämocyanin-Atmungspigmente u. a.	+	–	+

**Tab. 3** Oben: Merkmalsverteilung der Malpighischen Gefäße (Verdauungsorgane) und Mandibeln (Kauapparate) für Taxa der Gliederfüßer nach SUDHAUS & REHFELD (1992). Unten: Ein ähnlicher Fall von Merkmalswidersprüchen komplexer Merkmale bei Weichtieren, Ringelwürmern und Gliederfüßern nach EERNISSE et al. (1992).

füßern eingeflossen sind. Diese Beziehungen sind das Gegenteil einer Baumstruktur und zeigen ausgeprägte Vernetzungen. Zahlreiche Konvergenzen legen unterschiedliche, sich widersprechende Verwandtschaftsverhältnisse nahe (vgl. EERNISSE et al. 1992).

ADLER (1997) gibt einen Überblick über die Ergebnisse eines Symposiums über Verwandtschaftsbeziehungen bei Arthropoden (Gliederfüßer), das im April 1996 am Naturhistorischen Museum in London stattfand (BUDD 1996). Die Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Arthropoden stellt demnach eine große Herausforderung dar. Von einigen Zoologen wird sogar bezweifelt, dass die vertrauten Arthropodenklassen (s. **Kasten 2**) überhaupt eine natürliche Einheit bilden; die Gruppen könnten sich ebenso gut unabhängig voneinander aus verschiedenen Vorfahren entwickelt haben. In der Literatur finden sich zahlreiche unterschiedliche Meinungen über die Beziehungen der Arthropodengruppen untereinander.

Auch mithilfe molekularer Daten lässt sich kein klares Bild entwickeln. Vielmehr geriet der bis dahin gültige Konsens zur Arthropodensystematik auch noch ins Wanken. So war früher unstrittig, dass nach morphologischen Gesichtspunkten die Myriapoden (Tausendfüßer) und die Insekten nächstverwandte sind. In einigen Beiträgen des Londoner Symposiums wurden jedoch Daten vorgelegt, die deutlich andere Schlüsse nahelegen. So gibt es Gemeinsamkeiten zwischen Insekten und einigen Crustaceen im Bau des Nervensystems und der Augen, welche die Myriapoden nicht teilen. Molekulare und morphologische Daten führen jeweils zu gut begründeten Stammbäumen; diese sind untereinander jedoch inkompatibel. Die Kombination paläontologischer, morphologischer und molekularer Daten („total evidence“; WHEELER et al. 1993) ermöglicht kein klareres Bild, denn die internen Widersprüche können auf diese Weise nicht aus der Welt geschafft werden.

Die Widersprüchlichkeit der Verteilung hochrangiger Merkmale bzw. Merkmalskomplexe wird auch bei der Verteilung der Malpighischen Gefäße (Verdauungsorgane), der Mandi-

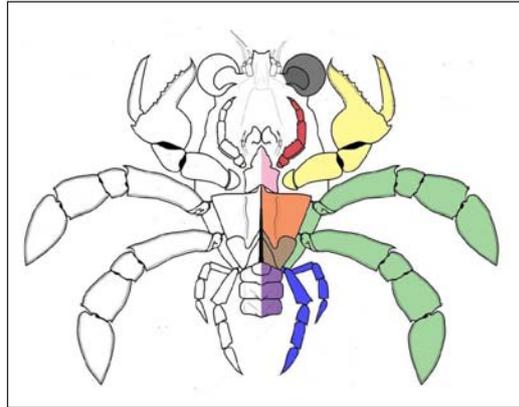
beln (Kauapparate), der Trochophora-Larve, der mesodermalen Segmentation und der Atmungspigmente deutlich, wie in **Tab. 3** dargestellt wird. SUDHAUS & REHFELD (1992, 88) schreiben dazu, dass eine konvergente Entwicklung entweder von Mandibeln oder von Malpighischen Gefäßen angenommen werden müsse, beide Hypothesen könnten als gleichwertig eingestuft werden. Zwar könne eventuell der unterschiedliche ontogenetische Bildungsweg als Hinweis darauf gewertet werden, dass die Malpighischen Gefäße konvergent entstanden sind, doch müsse bedacht werden, dass Entwicklungswege homologer Strukturen unterschiedlich sein können. Die Entscheidung darüber, welche Gemeinsamkeit als Indiz für phylogenetische Verwandtschaft zu werten ist, wird dabei ausschließlich mit dem Sparsamkeitskriterium\* begründet: „Eine klare Entscheidung ist erst möglich, wenn weitere Merkmale in den Vergleich einbezogen werden“ (SUDHAUS & REHFELD 1992, 88).

### **Krabbe *Callichimera***

Ein ungewöhnliches „Mischwesen“ unter den fossilen Krabben (Brachyura) ist *Callichimera perplexa*, was so viel bedeutet wie „schönes rätselhaftes Mischwesen“ (LUQUE et al. 2019). Etwa 70 vorzüglich erhaltene Exemplare der maximal nur münzgroßen fossilen Art wurden in Ablagerungen der Oberkreide in Kolumbien und in den USA entdeckt. Ungewöhnlich ist die Kombination von Merkmalen mehrerer Krebsformen: Die Art besaß Komplexaugen, die für Larven von Krebsen typisch sind, ein garnelenartiges Maul mit dünnen Mundwerkzeugen, Scheren wie bei Froschkrabben und einen hummerartigen spindelförmigen Panzer (vgl. **Abb. 34**). Zudem besaß sie paddelartig verbreiterte Brustbeine als Schwimmbeine. Diese Ausprägung ist sonst nur bei Seeskorpionen aus dem Oberperm bekannt. Wegen der ungewöhnlichen Merkmalskombination wurde das Fossil von den Forschern als „Schnabeltier der Krabbenwelt“ bezeichnet (zum Schnabeltier siehe S. 8).

Einige Merkmale von *Callichimera* könnten nach Ansicht der Forscher durch Heterochronie erklärt werden, das ist die Beibehaltung eines

**Abb. 34** Rekonstruktion von *Callichimaera* bauchseitig. Farben kennzeichnen konvergente Merkmale mit anderen Dekapoden-Gruppen (Decapoda = Ordnung der Krebsartigen): **hellgrau**, Rückenpanzer (ähnlich wie z. B. bei einigen Hummern); **dunkelgrau**, große Augen (wie bei verschiedenen Gruppen); **rot**, fußförmige Mandibeln mit gezähntem Kamm (wie z. B. bei Hummer und einigen anderen Gruppen); **gelb**, schlüsselähnliche Chelipeden (wie bei verschiedenen Gruppen); **grün**, abgeflachte, paddelähnliche Beine P2 und P3 (wie bei den Matutidae); **blau**, reduzierte Beine P4 und P5 (wie bei Einsiedlerkrebse und einigen anderen Gruppen); **orange**, Sternite S5 und S6 (wie bei den ausgestorbenen Retrorsichela und bei *Heikeopsis* (Eubrachiura: Dorippoidea); **violett**, dem symmetrischen Hinterleib (Pleon) fehlen Ringe und Uropoden (wie bei den meisten Brachiuren). (AUS LUQUE et al. 2019; CC BY-NC)



Larvalmerkmals bei der Geschlechtsreife. Doch dies trifft nicht auf alle Merkmale zu.

Wie viele andere Fossilien füllt *Callichimera* nicht eine Lücke im bisher gültigen Stammbaum, sondern es muss aus evolutionärer Sicht ein neuer Ast angenommen werden. Die evolutionäre Geschichte der Krabben und die stammesgeschichtlichen Beziehungen ihrer Untergruppen waren bisher unklar (LUQUE et al. 2019, 1) – und der neue Fund hilft hier nicht weiter. Die Autoren stellen ausdrücklich fest, dass unter den Zehnfüßkrebse eine Reihe von Krabbenmerkmalen vielfach konvergent auftreten. Sie zählen

dazu u. a. den krabbenförmigen Bau (S. 9), aber auch umgekehrt einen vielfachen konvergenten Verlust des typischen Krabben-Körperbauplans (mindestens fünfmal, S. 9f.), außerdem stark modifizierte paddel- und schaufelartige Beine (sollen sich mindestens siebenmal unabhängig voneinander entwickelt haben) (S. 9) und flache Schwimmbeine (S. 9). In **Abb. 34** sind weitere Merkmale farblich hervorgehoben, bei denen eine konvergente Entstehung angenommen wird.

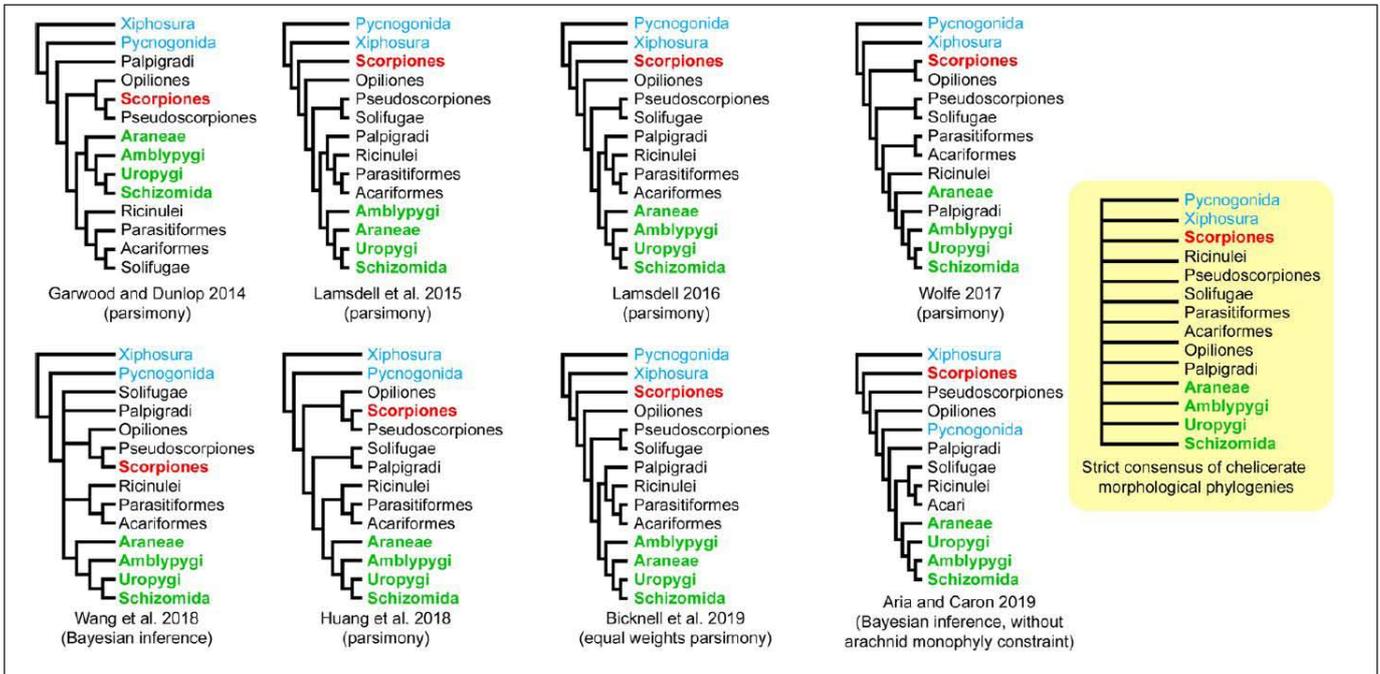
### Arachnida (Spinnentiere)

Zu den Arachnida gehören Milben, Geißelspinnen, Webspinnen, Weberknechte, Palpenläufer, Pseudoskorpione, Kapuzenspinnen, Skorpione, Walzenspinnen und Geißelskorpione (vgl. **Abb. 35**).

BECHLY (2023a) gibt einen aktuellen Überblick über die Systematik der Arachnida. Er kommt zu folgenden Ergebnissen: Die Merkmalskonstellationen unter den Spinnentieren sind „ein Paradebeispiel für das Versagen der Evolutionsbiologie, ein kongruentes Muster von verschachtelten Ähnlichkeiten zu finden.“

**Abb. 35** Eine Collage von Spinnentieren (Arthropoda: Chelicerata: Arachnida). Von links nach rechts, von oben nach unten: *Araneus diadematus* (Araneae), *Phrynus* sp. (Amblypygi), *Mastigoproctus scabrosus* (Thelyphonida), *Hubbardia briggsi* (Schizomida), *Buthus occitanus* (Scorpiones), *Lasiochernes cretonatus* (Pseudoscorpiones), *Metasolpuga picta* (Solifugae), *Ricinoides atewa* (Ricinulei), *Opilio canestrinii* (Opiliones), *Eukoenuia spelaea* (Palpigradi), *Trombidium holosericeum* (Acari: Acariformes), *Ixodes pacificus* (Acari: Parasitiformes). (CC BY-SA 4.0; genaue Quellenangaben im Anhang)





Er zitiert LAMSDSELL et al. (2020), die einräumen, dass „eine beträchtliche Anzahl unabhängiger (konvergenter) Verluste und Zugewinne komplexer Merkmale so oder so erforderlich sind, wenn die Arachnida monophyletisch oder polyphyletisch sind.“ Und „selbst cladistische Studien der traditionellen Anatomie ergaben völlig unterschiedliche Bäume.“ Es ist also „nicht nur so, dass morphologische und molekulare Daten zu widersprüchlichen Bäumen führen, oder dass verschiedene phylogenetische Methoden unterschiedliche Bäume hervorbringen, sondern sogar cladistische Studien der traditionellen Anatomie haben völlig unterschiedliche Bäume hervorgebracht, die bis heute nicht aufgelöst werden konnten.“ Ein strenger Konsensbaum, der gleichsam den kleinsten gemeinsamen Nenner aller veröffentlichten Phylogenien von Spinnentieren abbildet, würde zu einer ungelösten Polytomie, also einem kammartigen „Baum“ oder einem Rasen anstelle eines verzweigten Baumes führen (SHARMA et al. 2014: **Abb. 36**).

Die Situation der inkongruenten Merkmalsverteilungen, die sich einer Anordnung in einem eingeschachtelten System widersetzen, ist so dramatisch, dass BECHLY (2023a) zum Schluss kommt, dass er möglicherweise eines seiner „Lieblingsargumente für die gemeinsame Abstammung“ aufgeben müsse – die Einschachtelung der Merkmalsverteilungen von Arten und höheren Taxa.

### Florfliegen-Larve: „Kreide-Chimäre“

BECHLY (2023b) berichtet von einem fossilen Fund einer Larve einer Florfliege mit einer auffälligen Kombination von Merkmalen (HAUG

et al. 2019) aus dem burmesischen Bernstein (**Abb. 37**). Die Mundwerkzeuge sind als ein Paar riesiger stechend-saugender Stiletten entwickelt wie bei vielen Larven von Neuropteren (z. B. Ameisenlöwen), aber mit drei langen Zähnen versehen wie bei den Larven von Schmetterlingshaften (Ascalaphidae) und Ameisenjungfern (Myrmeleontidae). Der Hals ist in einer Weise verlängert, wie sie sonst nur bei den Larven der Florfliegen der heute lebenden Familie Nemopteridae (Unterfamilie Crocinae) bekannt ist. Der Rumpf ist schlank, was typisch für die Larven der Blattlauslöwen der Florfliegenfamilien Chrysopidae und Hemerobiidae ist.

Aufgrund dieser mosaikartigen Kombination von Merkmalen aus verschiedenen Familien nannten die Autoren die Larve eine „Kreide-Chimäre“. Das Exemplar weist eine einzigartige Kombination von Merkmalen auf, die bei keiner modernen oder fossilen Neuroptera-Larve zu finden ist. „Wir müssen daher zu dem Schluss kommen, dass die fossile Art bestimmte Merkmale in Konvergenz mit anderen Neuroptera-



**Abb. 36** Phylogenetische Beziehungen der Cheliceren-Ordnungen auf der Grundlage neuerer Analysen morphologischer Datensätze. Fossile Taxa wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit entfernt. Blau: marine Ordnungen; grün: Tetrapulmonata; rot: Skorpione. (AUS SHARMA et al. 2014, fig. 1, CC BY 4.0, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

**Abb. 37** Langhalsige Neuropteren-Larve (Florfliege) mit ungewöhnlicher Merkmalskombination unter verschiedenen Belichtungseinstellungen. (AUS HAUG et al. 2019; <https://bioone.org/terms-of-use>)

Stämmen entwickelt haben muss, was zu einer chimärenartigen Morphologie führt“ (HAUG et al. 2019, 1).

BECHLY hat selbst eine neue Insektenordnung *Coxoplectoptera* („Chimärenflügel“) aus der unterkreidezeitlichen Crato-Formation im Nordosten Brasiliens beschrieben. Die ausgewachsenen Tiere sehen aus wie eine Chimäre aus Libellen, Eintagsfliegen und Gottesanbeterinnen, während die Larven eher Gammariden-Krebsen ähneln. Solche ungewöhnlichen Merkmalsmosaiken erfordern evolutionstheoretisch immer ein mehr oder weniger großes Ausmaß an Konvergenzen. BECHLY (2023b) merkt an, dass sich noch viele weitere Beispiele dieser Art aus der aktuellen paläontologischen Forschung anführen ließen, die in der Fachliteratur oft versteckt seien. Zur Zeit seiner frühen Forschungen seien die Forscher noch davon ausgegangen, dass Konvergenzen Ausnahmen seien; mittlerweile habe sich jedoch gezeigt, dass Konvergenz ein allgegenwärtiges Phänomen darstellt und daher eher die Regel als eine seltene Ausnahme ist.

### ***Bathylevius* – halb Schnecke, halb „Qualle“**

In der lichtlosen sog. „Mitternachtszone“ des Meeres (zwischen 1000 und 4000 m Tiefe) lebt *Bathylevius caudactylus* – eine Mosaikform mit quallen- und schneckenartigen Merkmalen (Abb. 38). Dass es sich tatsächlich um eine Schnecke handelt, konnte erst mit Gewebeproben geklärt werden (ROBISON & HADDOCK 2024). Am vorderen Ende des ca. 15 cm langen Tieres befindet sich eine dünne, weit ausladende Haube, am hinteren Ende ein paddelartiger Schwanz mit zahlreichen fingerartigen Auswüchsen, deren Funktion nicht geklärt ist. Mit einer trichterförmigen Mundöffnung der

**Abb. 38** *Bathylevius*, an der Flanke des Davidson Seamount (vor der Küste Kaliforniens) in 1498 Metern Wassertiefe schwimmend. (NOAA/Monterey Bay Aquarium Research Institute, Public Domain)

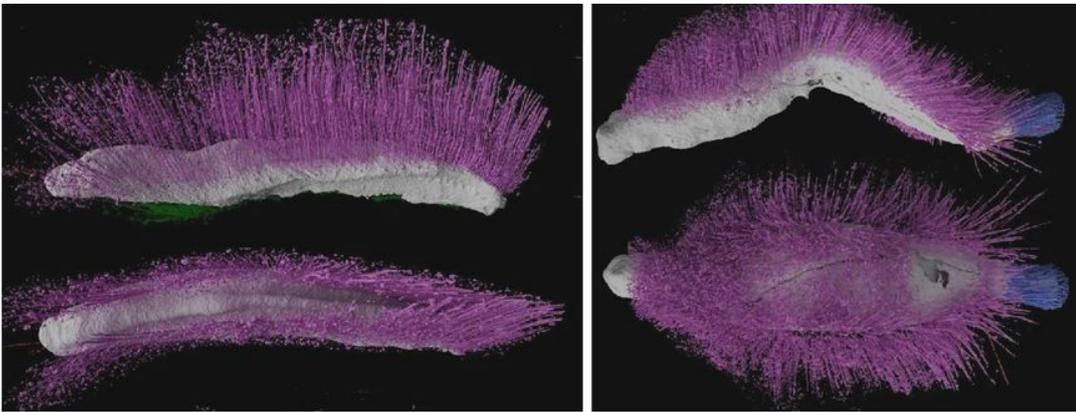


Haube fängt das Tier seine Beute, ähnlich wie Quallen, Seeanemonen und Manteltiere. Als Nahrungsquelle dienen kleine Krebse. Da das zart gebaute Tier überall durchsichtig ist, sind die inneren Organe in verschiedenen Farben sichtbar, davon abgesehen kann sich das Tier fast unsichtbar machen. Außerdem ist es in der Lage, mittels Biolumineszenz hell aufzuleuchten, wahrscheinlich um Raubtiere abzuschrecken oder Beutetiere abzulenken. Nicht nur die Durchsichtigkeit erinnert an Quallen, sondern auch die eleganten Bewegungen und die Fähigkeit, sich mithilfe der Mundhaube durch Rückstoß fortzubewegen. Auf dem Rücken befinden sich Kiemen und Geruchsorgane, sog. *Rhinophoren*, die für Schnecken typisch sind. Ein muskulärer Fuß erinnert ebenfalls an Schnecken. Die Forscher beobachteten, dass der Fuß beim Laichen zum Festhalten auf dem Meeresboden dient, während das Tier sonst im offenen Wasser lebt. Insgesamt handelt es sich also um ein außergewöhnliches Merkmalsmosaik, das die Forscher wegen der Schneckenmerkmale als einen „mysteriösen Mollusken“ bezeichneten (Mollusken = Weichtiere, zu denen die Schnecken gehören).

*Bathylevius* reiht sich in die Formen ein, die komplexe Merkmale kombinieren, die sonst aus verschiedenen Tierstämmen bekannt sind. In eine evolutionäre Übergangsposition passt die Nacktschnecke indes nicht, da es sich um eine Gattung bzw. Familie ganz eigener Art mit den beschriebenen speziellen Merkmalen handelt.

### ***Buddenbrockia* – halb Wurm, halb Qualle**

Auf dem höchsten taxonomischen Niveau wird das Tierreich in zwei große Untergruppen unterteilt, die zweiseitig symmetrische Tiere (Bilateria, z. B. Wirbeltiere) und die radiärsymmetrische Tiere wie Schwämme, Quallen und Rippenquallen. Eine Kombination von Merkmalen, die teils typisch für die eine und teils typisch für die andere Gruppe ist, ist evolutionär nicht zu erwarten, da solche Merkmale sich erst lange nach der mutmaßlichen evolutionären Aufspaltung entwickelt haben sollten. Ein merkwürdiger, in Moostierchen (Bryozoa) lebender Parasit, *Buddenbrockia*, zeigt einen solchen Merkmalsmix. Das kleine Tier ist wurmförmig und führt auch wurmartig-schlagende und schnelle Bewegungen aus. Es besitzt keinen Magen, keine inneren Organe oder Sinnesorgane. Entlang der Körperachse befinden sich unter der Haut vier Muskelstränge, mit denen dieses Tier seine wurmartigen Bewegungen ausführt. Dies spricht für eine Einordnung innerhalb der Bilateria, z. B. in der Nähe der Fadenwürmer (Nematoden). Diese Parasiten bilden jedoch Sporen, die sich



**Abb. 39** Virtuelle Rekonstruktionen aus physikalisch-optischen Datensätzen von *Punk ferox* (links) und *Emo vorticaudum* (rechts). (Aus SUTTON et al. 2025, CC BY 4.0, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

an neue Wirte durch nesselzellähnliche Kapseln anheften, was für manche Forscher eine Einordnung in der Nähe der Nesseltiere (Cnidaria) nahelegt, zu denen die Quallen gehören. Eine genetische Analyse (JIMÉNEZ-GURI et al. 2007) platzierte das Tier in die Nähe der Medusen (Quallen). Damit sei nach Einschätzung dieser Forscher erstmals ein radiärsymmetrisches Tier beschrieben worden, das sich wie ein typisch zweiseitig symmetrisches Tier bewegt und auch so aussieht. Die Forscher vermuten, dass sich der wurmförmige Körper innerhalb der Nesseltiere unabhängig von anderen Würmern in einer parallelen Evolution herausgebildet habe. Sie schreiben: „Parallele Evolution, die zur Entstehung des wurmförmigen Körpers führte, könnte ein konserviertes Entwicklungssystem der Musterbildung [...] zwischen den zweiseitig symmetrischen Tieren und den Nesseltieren ausgenutzt haben.“

### Stachelweichtiere

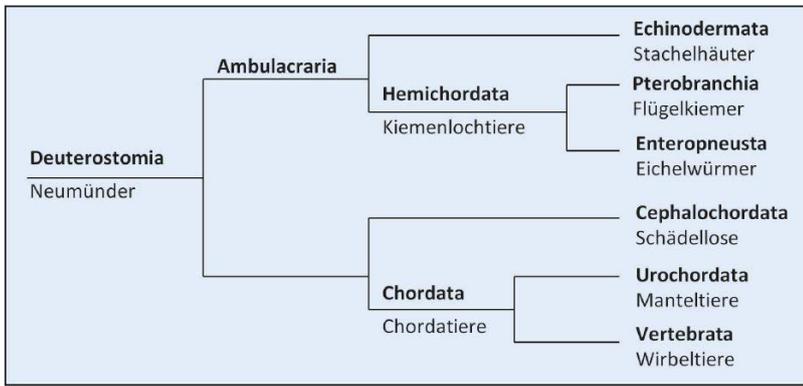
Von Stachelweichtieren, die zum Stamm der Mollusca gehören, war bereits im Abschnitt „Frühe Verschiedenartigkeit“ die Rede. Neuere Funde von Stachelweichtieren weisen bisher unbekannte Merkmalskombinationen auf, die sich einer widerspruchsfreien Anordnung im mutmaßlichen Stammbaum widersetzen. Sie zeigen zudem, dass es anders als bisher bekannt, in dieser Gruppe auch komplex gebaute Formen gab. Entsprechend muss auch hier eine „komplexe“ Evolution mit Konvergenzen und/oder Rückentwicklungen angenommen werden. Die beiden neuen Funde, die in der Fossilagerstätte Herefordshire in England entdeckt wurden, erhielten wegen ihres ungewöhnlichen Aussehens die sonderbaren wissenschaftlichen Namen *Punk ferox* und *Emo vorticaudum* (SUTTON et al. 2025). Dank moderner Untersuchungstechniken durch eine Kombination aus physikalisch-optischer Tomographie und Phasenkontrast-Synchrotron-Röntgen-Mikrotomographie war es möglich,

die Funde in detaillierter 3D-Modellierung darzustellen. Außerdem ist ihre Körperoberfläche perfekt erhalten, was bei Fossilien außergewöhnlich ist.

Der Name *Punk* ist inspiriert durch die borstenartigen Körperanhänge, die an Punk-Frisuren erinnern (**Abb. 39**). *Emo* hat sich wahrscheinlich wie Spannerraupen fortbewegt und dabei seine Stacheln zum Greifen und Vorwärtsschieben genutzt. Der kammartige Fuß der beiden Arten unterschied sich von allen heute existierenden Mollusken.

Die Arten weisen neue und unerwartete Merkmalskombinationen auf, auch von solchen Merkmalen, „die seit langem als äußerst wichtig für die Klassifizierung und Phylogenie von Mollusken [Weichtieren] gelten“ (SUTTON et al. 2025, 633). Das bedeutet, dass die betreffenden Merkmale nicht exklusiv für bestimmte Abstammungslinien sind, die im Rahmen der Evolutionsanschauung angenommen werden müssen. Die Stachelweichtiere, zu denen *Punk* und *Emo* gestellt werden, werden aufgeteilt in Käferschnecken (Polyplacophora) und Wurmmollusken (Aplacophora). *Punk* ähnelt den Wurmmollusken in seinem wurmförmigen Körper, dem Fehlen von Klappen (Valven) und dem Skleritom (äußere Hartteile) mit langen Stacheln. In anderer Hinsicht ähnelt er jedoch den Käferschnecken, da er einen breiten Mittelfuß (oder ein dem Fuß homologes Organ) mit einer nicht zentralen (d. h. peripheren) Atmungshöhle besitzt, in der sich seriell angeordnete Kiemen befinden. Die Beschränkung der bauchwärts gelegenen (ventralen) Atmungshöhle auf die hintere Körperhälfte ist auch als Merkmal einiger Käferschnecken bekannt (SUTTON et al. 2025, 633). Auch die Art *Emo* ähnelt einerseits in einigen Merkmalen einer Untergruppe der Wurmmollusken, andererseits jedoch auch den Käferschnecken, da sie rückseitig gelegene (dorsale) Valven (Klappen) im Kopfbereich trägt und einen abgeflachten Körperbau besitzt (SUTTON et al. 2025, 3f).

Die beiden Fossilien können somit *nicht* als Übergangsformen zwischen den beiden Grup-



**Abb. 40** Die derzeit bevorzugte Systematik der Deuterostomia.

pen Käferschnecken und Wurmollusken oder um deren Vorläufer interpretiert werden, sondern es handelt sich um einen Merkmalsmix, der zu einem Netzwerk von Merkmalsbeziehungen anstelle eines widerspruchsfreien Baums führt. Die Forscher schreiben: „Die Rekonstruktion des Zustandes der Vorfahren zeigt eine Konvergenz bei Merkmalen, die traditionell als diagnostisch für größere Gruppen gelten.“ Der speziell gebaute, kammartige Fuß von *Punk* verkompliziert die Geschichte dieses Merkmals zusätzlich. Die Forscher fassen zusammen: „Phylogenetische Analysen deuten auf eine Position innerhalb eines komplexen Netzes von Taxa hin und lassen auf Umkehrungen bei grundlegenden Merkmalen wie dem Vorhandensein von Klappen und der Art des Fußes schließen“ (SUTTON et al. 2025, 1). Und SUTTON & SIGWART (2025) schreiben in ihrer Zusammenfassung der Ergebnisse: „Merkmale, die üblicherweise als relativ stabil angesehen werden, wie das Vorhandensein von Schalen oder eines Fußes, haben eine komplexe Evolutionsgeschichte und sind sowohl verloren worden als auch hinzugekommen. Die Bandbreite der physischen Merkmale und Ökologien der Aculifera war in der Vergangenheit wesentlich größer als heute. Die lebenden Aculifera scheinen nur einen winzigen Bruchteil einer einst vielfältigen Gruppe mit einer komplexen Evolutionsgeschichte darzustellen.“

Auch im Falle von *Punk* und *Emo* lässt sich die Formenvielfalt zwangloser in einem Netzwerk von Ähnlichkeitsbeziehungen als in einem Stammbaum darstellen. Dies folge – so SUTTON et al. (2025, 636) – dem Muster der extremen Verschiedenartigkeit und von Konvergenzen im gesamten Tierstamm der Mollusken.

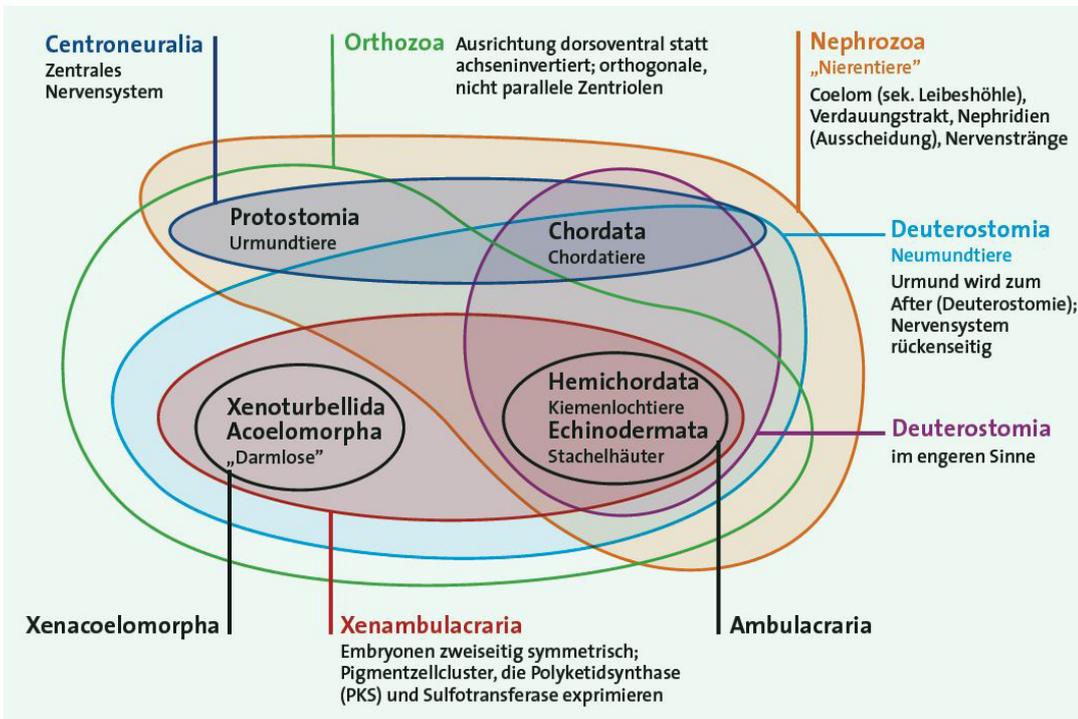
## Deuterostomier („Neumundtiere“)

Die meisten Tiere sind zweiseitig symmetrisch gebaut und haben zwei ungefähr spiegelbildliche Körperseiten. Sie werden daher als *Bilateria* („Zweiseitentiere“) bezeichnet. Die mit Abstand

größten Untergruppen der Bilateria sind die *Protostomia* („Urmundtiere“) und *Deuterostomia* („Neumundtiere“). Diese beiden Bezeichnungen nehmen Bezug auf die Entwicklung des Urmundes in der Embryonalentwicklung. Bei den Protostomieren bleibt der Urmund die vordere Körperöffnung und wird zum definitiven Mund, während sich bei den Deuterostomieren der Urmund zum After entwickelt und der definitive Mund neu entsteht. Die bekanntesten Tiergruppen der Protostomier sind die Gliederfüßer (wie Insekten, Spinnen und Krebse), Weichtiere und Ringelwürmer; auch viele andere Gruppen gehören dazu. Die Deuterostomier haben vor allem die Stachelhäuter wie z. B. Seesterne und Seeigel und die Chordatiere in ihren Reihen, außerdem gehören die Hemichordata dazu (Kiemelochtiere, bestehend aus Eichelwürmern und Flügelkiemern; vgl. **Abb. 40**). Die zahlenmäßig weitaus größte Gruppe der Chordatiere sind die Wirbeltiere (Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere).

Eine Übersichtsarbeit über den gegenwärtigen Stand des Wissens zum Ursprung der Deuterostomier (NANGLU et al. 2023) verdeutlicht die enorme Verschiedenartigkeit der Baupläne, der Mangel an Fossilfunden und viele widersprüchliche Merkmalskombinationen. Als Konsequenz daraus wurden zahlreiche sich widersprechende Hypothesen über Verwandtschaftsverhältnisse aufgestellt, von denen keine als sicher belegt oder als klar widerlegt gelten könne. Unterschiedliche Merkmale begründen verschiedene Verwandtschaftshypothesen (**Abb. 41**). Jede baumförmige bzw. eingeschachtelte Darstellung der Beziehungen der Deuterostomier-Gruppen ist mit mehr oder weniger ausgeprägten Merkmalswidersprüchen behaftet. Es ist schwierig, Merkmale zusammenzustellen, die allen Deuterostomieren gemeinsam sind. Die Autoren bezeichnen diese Situation bezüglich der Herkunft der Deuterostomier als „intellektuellen Wilden Westen“: „In vielerlei Hinsicht befinden wir uns trotz jahrhundertelanger zoologischer Bemühungen ... immer noch in einem intellektuellen Wilden Westen, was die Herkunft der Deuterostomier angeht. Keine Hypothese, wie weit hergeholt sie auch erscheinen mag, kann völlig verworfen werden. Keine Theorie, und sei sie noch so verlockend logisch, kann von sich behaupten, sich gegen ihre Konkurrenten durchgesetzt zu haben“ (NANGLU et al. 2023, 345).

Fossilien liefern keine Daten, die es ermöglichen, die beschriebenen Inkonsistenzen aufzulösen. Denn die ältesten eindeutig zuordenbaren Fossilien der Tierstämme der Deuterostomier stammen erst aus dem Kambrium. Zu diesem



**Abb. 41** Vorschläge verschiedener Gruppierungen unter den Bilateria (Zweiseitentiere). Einige verbindende Merkmale sind angegebene. Dazu kommen bei einigen Gruppen molekulare Gemeinsamkeiten. Die Beziehungen sind ausgeprägt vernetzt. Man kann zwar Gründe benennen, warum manche Gruppierungen nicht (mehr) bevorzugt werden, das ändert aber nichts daran, dass es jeweils gemeinsame verbindende Merkmale gibt. Die Verhältnisse sind noch komplizierter als dargestellt, z.B. kommt Deuterostomie auch bei manchen Protostomieren vor (bei Chaetognatha, einige Lophophorata, Nematomorpha, Arthropoda). Zudem ist die fossile Gruppe der Vetulicolia aufgrund ihres Merkmalsmosaiks nicht klar zuordenbar. (Aus JUNKER 2023; Darstellung auf der Basis von Angaben in CANNON et al. 2016; HEJNOL et al. 2009; PHILIPPE et al. 2019; KAPLI et al. 2021; KAPLI & TELFORD 2020).

Zeitpunkt weist jede Hauptlinie bereits eine erhebliche Verschiedenartigkeit auf und muss vom mutmaßlichen letzten gemeinsamen Vorfahren der Deuterostomier beträchtlich verschieden sein (NANGLU et al. 2023, 318).

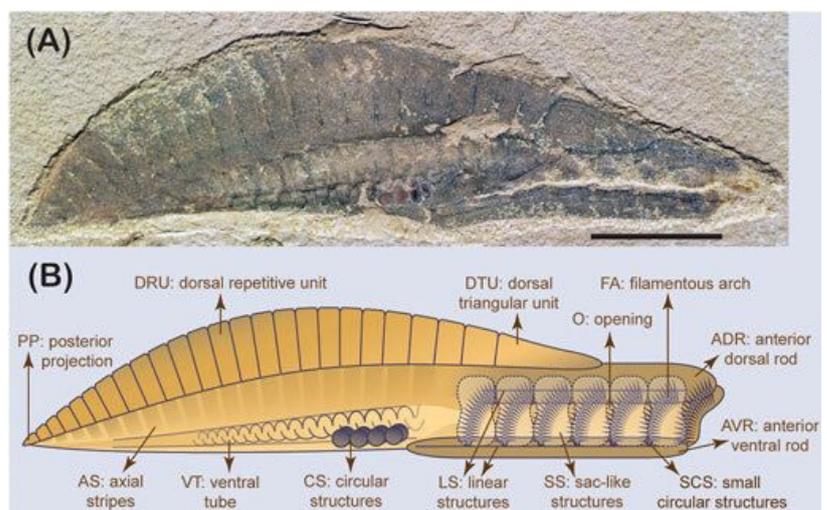
Auch die Beziehung zwischen Deuterostomieren und Protostomieren ist ungeklärt. Die früher als Deuterostomier ausgewiesenen drei Stämme der Lophophorata (Kranzföhler) sowie der Stamm Chaetognatha (Pfeilwürmer) wurden mittlerweile zu den Protostomieren gestellt. Einige Deuterostomier-Merkmale, nämlich das definierende Merkmal der Deuterostomie sowie radiale Teilung und Enterocoelie (Leibeshöhle entsteht aus Urdarmanstülpungen) sind möglicherweise plesiomorph („ursprünglich“) zu den Bilateria, d. h. nicht spezifisch für die Deuterostomier (NANGLU et al. 2023, 343), und kennzeichnen damit eine größere Gruppe als nur die Deuterostomier.

**Bilateria.** Auch wenn man in der Systematik noch höher steigt und einen Blick auf die umfassendere Gruppe der Bilateria wirft, zeigt sich häufig ein ähnliches Bild. In einer Rezension des Buches „Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life“ (Hrsg. J. W. WÄGELE & T. BARTOMOLAEUS, Berlin 2014) konstatiert SYED (2014), dass es zahlreiche Inkongruenzen unter den Gruppen der Bilaterier gibt, so dass „die ‚Klappentext‘-Ankündigung des Buches etwas verspricht, was unter den genannten Umständen nicht eingehalten werden kann“. Extrem widersprüchliche molekularsystematische Resultate seien bei vielen Linien erzielt worden, die eine klare Einordnung erschweren.

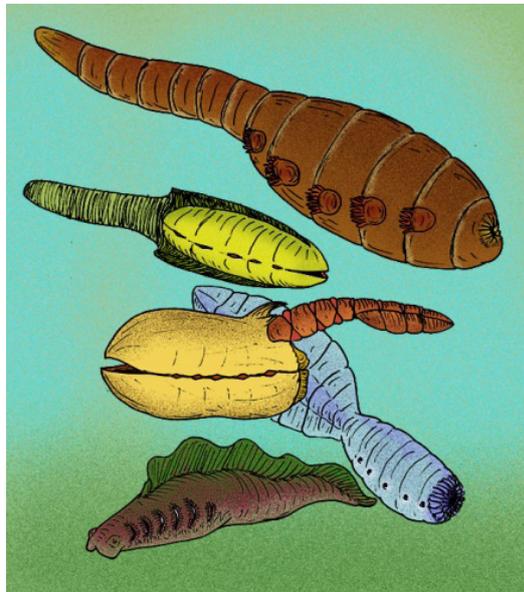
Zwei Beispiele seien aus der Arbeit von NANGLU et al. (2023) über die Deuterostomier herausgegriffen (Details bei JUNKER 2023): Die ausgestorbenen Yunnanozoen (Abb. 42) wurden in fast jede denkbare Position der Deuterostomier eingeordnet außer bei den Stachelhäutern (NANGLU et al. 2023, 337).

Die Vetulicolia (Abb. 43) haben einen der rätselhaftesten Körperbaupläne unter allen fossilen Gruppen (NANGLU et al. 2023, 336). Zusammen mit dem durchweg kutikularisierten Körper (mit Außenskelett) „scheinen die Vetulicolia viel mit den Gliederfüßern gemeinsam zu haben“, die zu den Protostomieren gehören. „Die Reihe der seitlichen Öffnungen im vorderen Bereich wurde jedoch als homolog [d. h. gemeinsames Merkmal einer Abstammungsgemeinschaft] zu den Kiemenporen der Deuterostomier interpretiert, was zu einer verwirrenden, chimärenartigen Tiergruppe führt“ (NANGLU et al. 2023, 336).

**Abb. 42** Yunnanozoon (oben als Fossil, unten im anatomischen Diagramm). (Peijun Cong, CC BY 4.0)



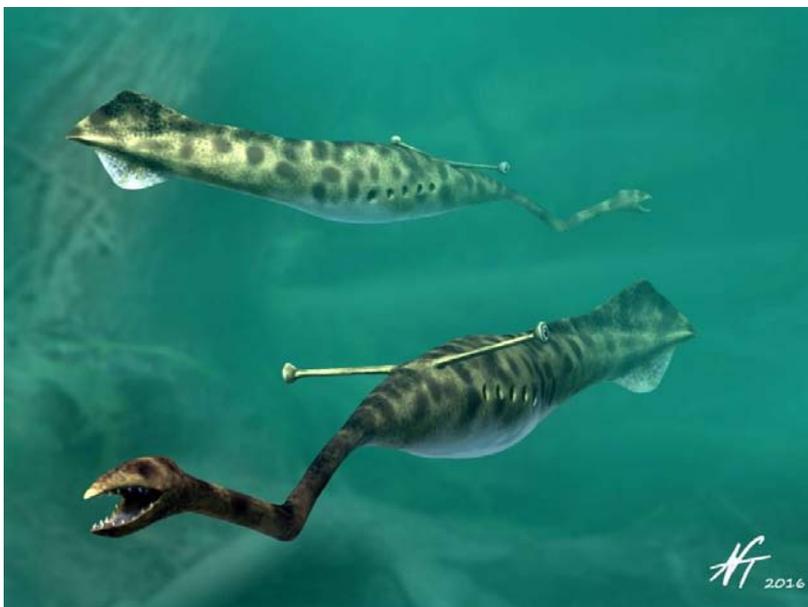
**Abb. 43** Rekonstruktion verschiedener Mitglieder des Stammes Vetulicolia, die in der Fossilagerstätte des Maotianshan-Schiefers aus dem frühen Kambrium (auf ca. 525–520 Millionen Jahre radiometrisch datiert) gefunden wurden. Von oben: *Yuyuanozoon magnificentissimi*, *Heteromorphus longicaudatus*, *Vetulicola cuneata*, *Xidazoon stephanus* und *Yunnanozoon lividum*. (© Stanton F. Fink, CC BY 2.5)



Ein sehr ungewöhnliches Tier, das wie ein Phantasiewesen aussieht, ist das sog. Tully-Monster (*Tullimonstrum gregarium*, **Abb. 44**) aus dem Karbon. Seine Merkmalkombination lässt sich nicht schlüssig in das System der Lebewesen einfügen. Das Tier, von dem tausende Exemplare gefunden wurden, hatte einen spindelförmigen Körper und war ca. 30–35 cm lang, manche Individuen waren aber deutlich kleiner. Es besaß ein Paar vertikaler Bauchflossen am Schwanzende seines Körpers, einen langen Rüssel, der in einer Art Maul endete, das bis zu je acht kleine scharfe Zähne an jedem „Kiefer“ trug, was auf eine räuberische Lebensweise hinweist. Sehr ungewöhnlich sind auch die dünn gestielten Augen. Entlang des Körpers ist eine Segmentierung zu erkennen – auch in der Kopfregion vor den Augen, was ebenfalls ungewöhnlich ist. Hartteile wurden nicht nachgewiesen.

**Abb. 44** Rekonstruktion des Tully-Monsters. (Nobu Tamura, CC BY-SA 4.0)

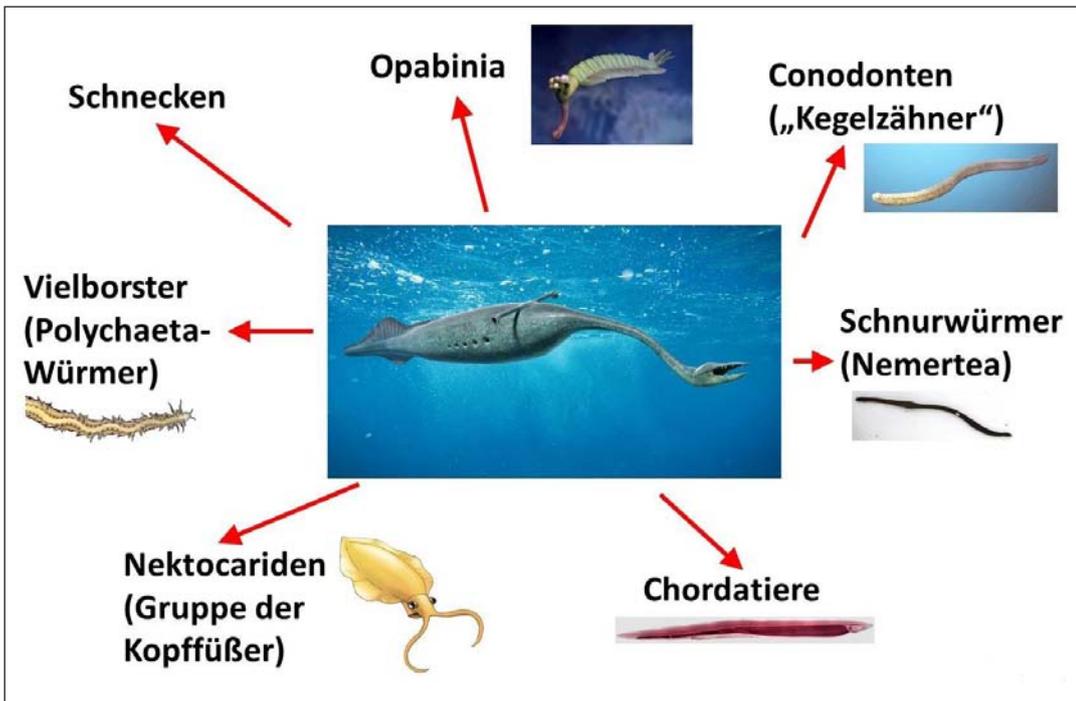
Mikami et al. (2023) analysierten 153 fossile



Exemplare des Tully-Monsters mithilfe eines hochauflösenden 3D-Laserscanners und mittels Mikro-Röntgentomografie. Dabei stellte sich heraus, dass sich die vermeintlich wirbeltierähnlichen Merkmale (dreigeteiltes Gehirn, segmentierte Muskeln und Strahlenflossen) deutlich von Wirbeltieren unterscheiden. „Unsere Analysen [...] deuten auf das Vorhandensein von Segmenten in der präoptischen Region und das Fehlen von Tektalknorpeln [Knorpel im Bereich des Gehirns], wirbeltierähnlichen Gehirnen, Kiemendeckeln und Flossenstrahlen hin, was Zweifel an der Wirbeltierzugehörigkeit von *Tullimonstrum* aufkommen lässt“ (Mikami et al. 2023, 7). Die vordere Körperregion zeigte auch im Kopf und im langen Mundfortsatz (Rüssel) eine Segmentierung, was untypisch für Wirbeltiere, dagegen typisch für Wirbellose ist. Zudem unterscheiden sich die schmalen, scharfen Zähne des Rüssels von den Hornzähnen von Neunaugen und Schleimaalen, zu deren Verwandtschaft *Tullimonstrum* von McCoy et al. (2016) gestellt worden war.

Doch auch eine Verwandtschaft mit Ringelwürmern (Anneliden), Weichtieren (Mollusken) und Schnurwürmern (Nemertea) sei unwahrscheinlich, da ihnen eine vergleichbare Körpersegmentierung wie *Tullimonstrum* fehlt. Zwar besitzen Anneliden und Nemerteen sich wiederholende Strukturen im Rumpf, sie erstrecken sich aber nicht wie bei *Tullimonstrum* auf die Kopfregion. Außerdem unterscheiden sich die Rüssel von Anneliden und Nemerteen von denen von *Tullimonstrum* dadurch, dass sie einklappbar oder einziehbar sind. Darüber hinaus haben Mollusken im Allgemeinen keine segmentale Wiederholung in ihren Körpern – und soweit das doch der Fall ist (bei den Polyplacophora und Monoplacophora), sind sie nicht mit denen von *Tullimonstrum* vergleichbar, da ihnen klare Grenzen fehlen (Mikami et al. 2023, 11). In **Abb. 45** sind die widersprüchlichen Ähnlichkeiten einzelner Merkmale zu verschiedenen Tiergruppen dargestellt.

Nach den Untersuchungen von Mikami et al. (2023, 12) ist der einzigartige Körperbau von *Tullimonstrum* im Gesamten kaum mit dem eines anderen bekannten Tieres vergleichbar. Die Merkmalkombination dieses merkwürdigen Tieres ist ein Paradebeispiel für eine freie Kombinierbarkeit von tierklassen- und sogar tierstammübergreifenden Merkmalen.



**Abb. 45** Widersprüchliche Ähnlichkeitsbeziehungen von *Tullimonstrum*. (*Tullimonstrum*, *Opabinia*: Nobu Tamura, CC BY-SA 4.0; *Nectocaris*: Citron, CC BY-SA 3.0; Grüner Schnurwurm (*Lineus viridis*): Genet, CC BY-SA 3.0, Conodont *Promissum pulchrum*: Nobu Tamura, CC BA-SA 4.0, Lanzettfischchen (*Amphioxus lanceolatus*, Chordatier): Thomas Gyse-linck, CC0, Vielborster *Eulalia bilineata* aus der Familie der Phylloclodidae: Arne Nygren/Sjøfartsmuseet Akvariet Göteborg, CC BY-SA 4.0)

## Fische

### *Guiyu* und *Psarolepis*

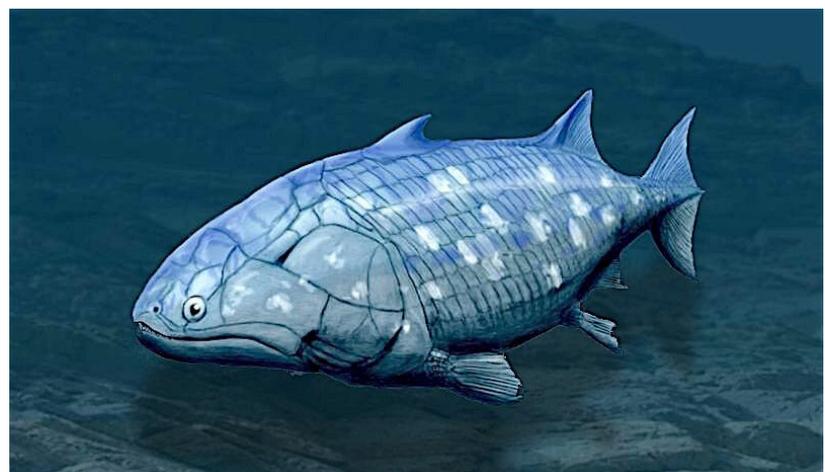
Die Fische werden in die Knorpelfische (Haie u. a.), ausgestorbene Stachelhaie (Acanthodii) und Knochenfische unterteilt, letztere wiederum in die große Gruppe der Strahlenflosser (Actinopterygii) und die Fleischflosser (Sarcopterygii). Von den Fleischflossern werden die Landwirbeltiere (Tetrapoda, Vierbeiner) abgeleitet. Von den ältesten Vertretern fossiler Organismengruppen sollte man erwarten, dass sie möglichst viele „primitive“ Merkmale“ und keine abgeleiteten besitzen. Das ist jedoch oft nicht der Fall.

**Guiyu.** ZHU et al. (2009) beschrieben den bis dato ältesten Knochenfisch *Guiyu oneiros* (Osteichthyes; **Abb. 46**) aus dem oberen Silur von Yunnan (Südchina) (vgl. auch ZHU et al. 2012). *Guiyu* gilt als primitiv und ist der älteste fast vollständig erhaltene Angehörige der Kiefermäuler (Gnathostomata). Vom postkranialen Skelett (unterhalb des Schädels) sind einerseits ein „primitiver“ Schultergürtel und ein mittiger Flossenstachel erhalten; beides ist ausgebildet wie bei Kiefermäulern, die nicht zu den Knochenfischen gehören. Andererseits sind die großen Schuppen abgeleitet wie bei den Kronen-Osteichthyern. Das ist ein „unerwarteter Mix“, wie er auch bei der Gattung *Psarolepis* entdeckt wurde, dem ältesten Fleischflosser. NICHOLLS (2009, 165) bezeichnet die neu entdeckte Gattung als „wirklich komplexen Fisch“. Damit müssten sich die meisten wichtigen evolutiven Schritte bei der Aufspaltung der beiden großen Fischgruppen (Strahl- und Fleischflosser) viel früher ereignet

haben, als bisher vermutet wurde; aus dieser Zeit sind aber keine fossilen Überreste von Fischen bekannt. Damit weist auch *Guiyu* eine unerwartete Merkmalskombination auf, die eine Deutung als Übergangsform ausschließt. CONWAY MORRIS (2009, 1321) spricht sogar von einem „Leitmotiv“ bei solchen Übergängen, nämlich die „unerwartete Mischung“ aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen. Evolutionstheoretisch müssen in solchen Fällen Parallelismen oder Konvergenzen angenommen werden, hier zwischen den Strahl- und Fleischflossern.

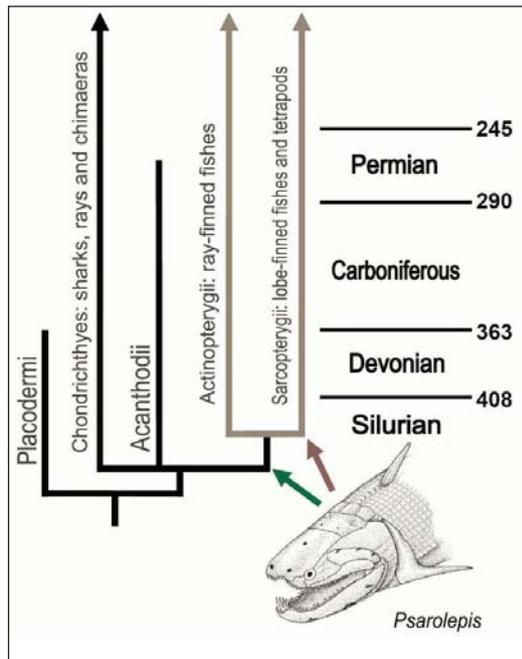
**Psarolepis.** Diese Gattung, ebenfalls aus dem Obersilur Yunnans (Südchina), wurde von ZHU et al. (1999) beschrieben und ist einer der stratigrafisch ältesten Fleischflosser. Auch *Psarolepis* weist ein Merkmalsmosaik auf, das diese Gattung als evolutionäre Übergangsform ausschließt. AHLBERG (1999) spricht von einem unerwarteten Mix von Eigenschaften, der eine Neubewertung phylogenetischer Vorstellungen

**Abb. 46** Künstlerische Darstellung von *Guiyu oneiros*. (ArthurWeasley, CC BY 3.0)



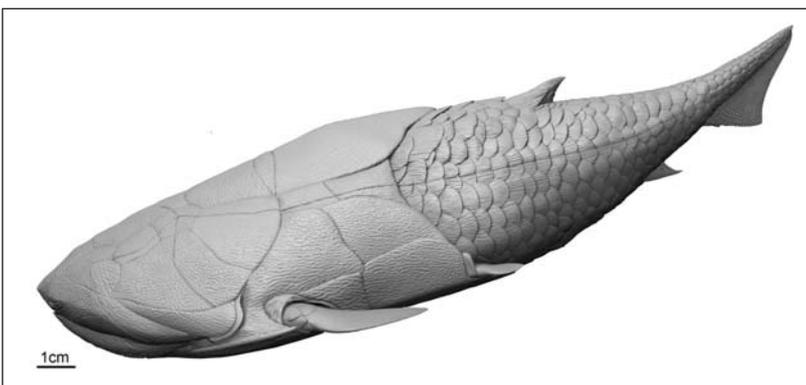


**Abb. 47** Rekonstruktion von *Psarolepis* und verwandtschaftliche Beziehungen der Fischgruppen nach evolutionstheoretischen Vorstellungen mit der unklaren Stellung von *Psarolepis*. Der rote Pfeil zeigt *Psarolepis* als basalen Fleischflosser; der grüne Pfeil verortet den Fisch als basalsten Knochenfisch. *Psarolepis* weist ein Merkmalsmosaik aus Merkmalen verschiedener Gruppen auf: ZHU et al. (1999) beschreiben 7 Fleischflosser-Merkmale, 7 Strahlflosser-Merkmale und 3 Merkmale, die bei den Knochenfischen nicht vorkommen. (Nobu Tamura, CC BY-SA 3.0; Liopleurodon93, CC BY-SA 3.0)



von großen Teilen des Wirbeltierstammbaums erforderlich mache. Schädelkapsel, Zähne und weitere Merkmale gleichen Fleischflossern. Die zähnetragenden Knochen der Schnauze und die Wangenknochen entsprechen denen der Strahlflosser. Der Schultergürtel dagegen ähnelt allen Knochenfischen nicht. Ein großer Stachel ragt direkt vor der Brustflosse heraus – eine Situation, die den ausgestorbenen Placodermen entspricht. Andererseits scheint *Psarolepis* auch Stacheln der Spitze der medianen Flossen zu besitzen, was wiederum an die Stachelhaie erinnert (vgl. **Abb. 47**).

**Abb. 48** Rekonstruktion von *Entelognathus primordialis*. (Cui et al. 2023, CC BY 4.0)



Aufgrund dieses Merkmalsmosaiks ist die phylogenetische Position von *Psarolepis* nicht sicher bestimmbar (vgl. **Abb. 47**). ZHU et al. (2012, 2f.) bemerken dazu: „Die inkongruente Verteilung der Merkmale von *Guiyu* und *Psarolepis* über verschiedene Gruppen hinweg stellt eine besondere Herausforderung für den Versuch dar, die plesiomorphen Merkmale von Knochenfischen und Gnathostomen [Kiefermäulern] zu bestimmen.“<sup>39</sup> Eine evolutionäre Übergangsform sollte zudem nicht ein Merkmalsmosaik von teils abgeleiteten Merkmalen verschiedener Gruppen aufweisen, sondern in möglichst vielen Merkmalen unspezialisiert sein. Dies ist *Psarolepis* gerade nicht, so dass durch diesen Fund hypothetische evolutionäre Zusammenhänge der Fischgruppen verwirrender und nicht klarer werden.

### *Entelognathus* stellt Abstammung auf den Kopf

Bis vor kurzem war man davon ausgegangen, dass Knorpelfische ähnlich den heutigen Haien die Vorfahren der Knochenfische gewesen seien. Die Knorpel- und die Knochenfische bilden zusammen mit den ausgestorbenen Panzerfischen (Placodermi) und den Acanthodii die Kiefermäuler (Gnathostomata). Zu den Knorpelfischen gehören Haie, Rochen und Seekatzen. Sie besitzen außer in seltenen Ausnahmen keine Knochen; ihr Skelett ist aus Knorpel aufgebaut, der jedoch durch Kalkeinlagerung eine hohe Festigkeit erreicht. Das knöcherne Skelett wird als evolutionär weiterentwickelt interpretiert. Im Kopfbereich besitzen die Knochenfische hingegen feste Platten und hochentwickelte Kieferknochen, was den Fischen gleichsam ein „Gesicht“ verleiht. Dagegen besitzen die Knorpelfische im Schädelbereich nur winzige Schuppen.

Das Fossil eines etwa 20 cm langen Fisches aus dem oberen Silur der Yunnan-Provinz Chinas, das den Gattungsnamen *Entelognathus* erhielt (**Abb. 48**), widerspricht jedoch dieser Sichtweise (ZHU et al. 2013). Dieses Fossil ähnelt mit seiner knöchernen Schulter- und Schädelpartie den Panzerfischen, die als frühe Abspaltung der Linie gelten, aus denen sich Knorpel- und Knochenfische entwickelt haben sollen. *Entelognathus* besaß aber auch differenzierte Kieferknochen, wie sie zuvor nur von Knochenfischen bekannt waren: ein komplexes Arrangement kleinerer Knochen, die als Prämaxilla und Maxilla im Oberkiefer, als Dentale im Unterkiefer und als Wangenknochen bekannt sind (ZHU et al. 2013). Es handelt sich also um den bislang ältesten bekannten Fisch mit „Gesicht“.

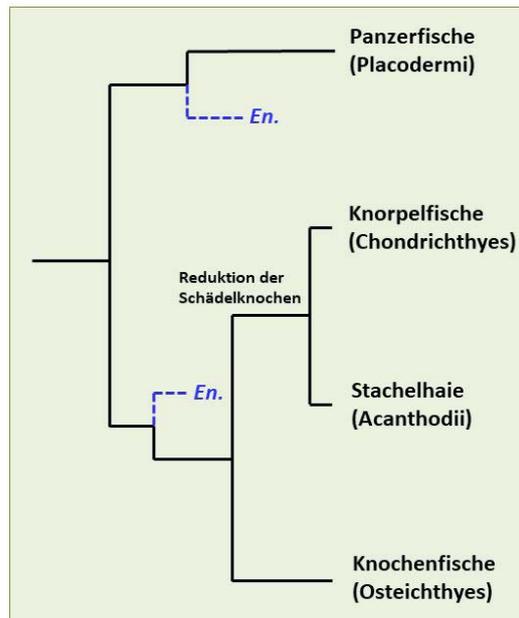
Das hat weitreichende Folgen für die stammesgeschichtliche Einordnung: *Entelognathus* könnte zu einer Schwestergruppe der Panzerfische gehören oder eng mit dem letzten gemeinsamen Vorfahren von Knorpel- und Knochenfischen verwandt sein (Abb. 49). In jedem Fall kann der hochentwickelte Kiefer nicht mehr als Alleinstellungsmerkmal der Knochenfische angesehen werden. Der knöcherne Kiefer als Struktur könnte somit zweifach unabhängig (konvergent) entstanden sein. Oder aber, und dazu scheinen die Wissenschaftler zu neigen, die Schädelknochen sind in der Knorpelfisch-Linie wieder verlorengegangen, wenn die Knochenfische vor den Knorpelfischen entstanden sein sollen (FRIEDMAN & BRAZEAU 2013). In jedem Fall verkompliziert der Fund evolutionstheoretische Hypothesen: Entweder muss eine zweimal unabhängige Entstehung von knöchernem Kiefer und Knochenplatten oder deren Verlust bei den Knorpelfischen angenommen werden.

Ein später beschriebener besser erhaltener Fossilfund von *Entelognathus* bestätigte das „ungewöhnliche Mosaik von Merkmalen, die typischerweise mit kieferlosen Stamm- oder Kronen-Gnathostomiern assoziiert werden“ (CUI et al. 2023).<sup>40</sup> „Das Exoskelett von *Entelognathus* zeigt postthorakal [unterhalb der Brustbereichs] ein überraschendes Mosaik von Schuppen- und Flossenstachelmerkmalen, von denen man bisher annahm, dass sie nur bei Knochenfischen bzw. Knorpelfischen vorkommen“ (CUI et al. 2023, 2).

## Amphibien und Reptilien

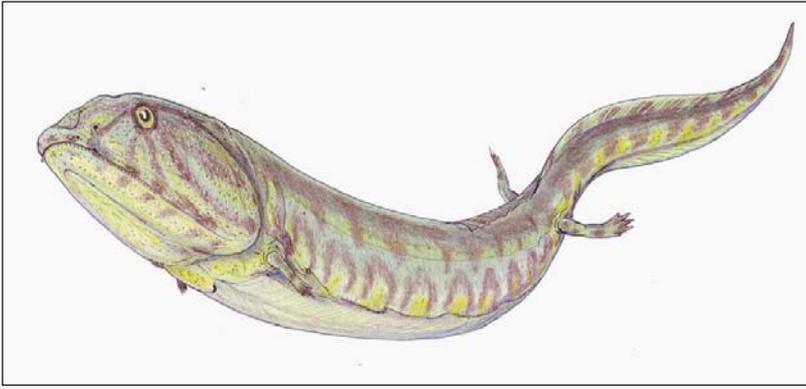
### Karbonische Tetrapoden

Auf die unklaren Verwandtschaftsverhältnisse der karbonischen Tetrapoden wurden bereits zweimal in anderen Zusammenhängen eingegangen (Abb. 9, 10). Wie erwähnt gibt es für keine Gruppe einen Konsens über die genauen Verwandtschaftsbeziehungen (CARROLL 1992), was sich in ausgeprägt netzartigen Merkmalsbeziehungen äußert. FRACASSO (1994, 108) stellt fest: „Fossilien, die konventionell als Amphibien klassifiziert werden, umfassen eine diverse, paraphyletische\* Ansammlung von ungefähr 15 Linien von nicht-amniotischen\* Tetrapoden, deren phylogenetische Verwandtschaft sich anhaltend einer Aufklärung widersetzt. ... Die meisten Untersuchungen haben kaum zu mehr geführt als die Unterschiedlichkeit der größeren nicht-amniotischen Tetrapoden zu untermauern und die Verwandtschaft innerhalb der Linien zu klären.“



**Abb. 49** Widersprüchliche Merkmalskombinationen von *Entelognathus* legen unterschiedliche Positionen im mutmaßlichen Stammbaum der Fische nahe. Die Knochenfische (Osteichthyes) haben große, differenzierte Schädelknochen, während die Schädel der fossilen Acanthodier und der Knorpelfische (Chondrichthyes) zahlreiche kleine Knochen oder winzige Schuppen aufweisen. Placodermen haben ebenfalls große Schädelknochen, aber diese ausgestorbenen Tiere verzweigen sich außerhalb der evolutionären Trennung zwischen Knorpel- und Knochenfischen, so dass die traditionelle Ansicht über die Entwicklung des modernen Schädels und des Gesichts von Knochenwirbeltieren lautet, dass sie sich von kleinen Knochen zu größeren, konsolidierten Platten entwickelt haben. Das Fossil *Entelognathus primordialis* stellt dies in Frage, da es anatomische Merkmale sowohl von Knorpelfischen als auch von Placodermen aufweist. Die möglichen evolutionären Positionen von *Entelognathus* sind mit En. angegeben. (Nach FRIEDMAN & BRAZEAU 2013)

CARROLL (1992, 49) weist darauf hin, dass dieses Muster verbreitet ist: „Es war seit langem klar, dass keine der frühen Tetrapoden-Gruppen ideale Vorfahren für irgendeine Gruppe der übrigen ist. Alle zeigen ein Mosaik aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen, die bedeutende Perioden unabhängiger Evolution seit der anfänglichen Divergenz jeder Gruppe zeigen.“ Daran hat sich auch knapp 20 Jahre später nichts geändert: „Der genaue Ursprung und die Verwandtschaftsbeziehungen unter den vielen Amphibien des späteren Paläozoikums bleibt höchst umstritten“ (CARROLL 2009, 61). FRACASSO (1994, 112) stellt darüber hinaus fest: Die am besten erhaltenen devonischen Tetrapodengattungen *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton* weisen nicht genügend abgeleitete Merkmale auf, um sie klar mit späteren Tetrapodenlinien zu verknüpfen; sie sind morphologisch möglicherweise ähnlich abgrenzbar wie die besser bekannten Linien nach dem Devon. Besonders erwähnenswert ist die Gattung *Crassigyrinus* (Abb. 50), die trotz ihres relativ späten Auftretens im oberen Mississippium (oberes Unterkarbon) ein Mosaik aus primitiven Merkmalen besitzt, die in mancher Hinsicht noch fischartiger sind als die betreffenden Merkmale bei den devonischen Taxa (FRACASSO 1994, 115). Damals war *Tiktaalik* zwar noch nicht bekannt, aber an dem deutlichen Bruch zwischen Oberdevon-Tetrapoden und Tetrapoden des

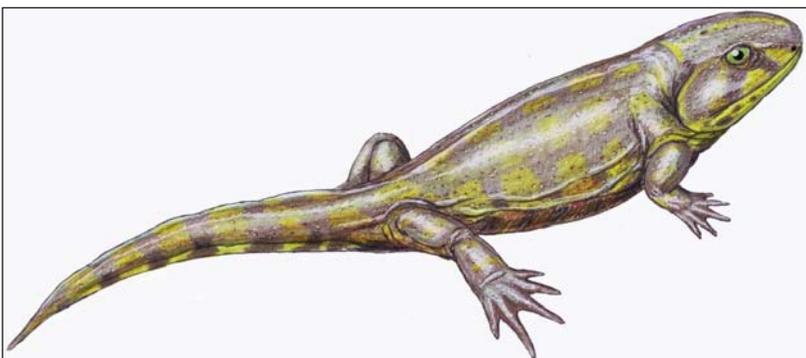


**Abb. 50** Rekonstruktion von *Crassigyrinus scoticus*. (DiBgd, CC BA-SA 3.0)

Karbons ändert dieser Fund nichts, da *Tiktaalik* am ehesten zwischen verschiedenen devonischen Formen vermittelt.

Beispielhaft ist diesbezüglich die Gattung *Eucriitta*, die von CLACK (1998) beschrieben wurde (**Abb. 51**). Sie wird der Tetrapoden-Familie Baphetidae zugeordnet und vereinigt in sich Merkmale, die gewöhnlich drei verschiedenen Typen früher Tetrapoden zugeordnet werden: Die Ausprägung des Schädeldachs passt zu den Temnospondylen (Schnittwirbler), der Gaumen gleicht dem von Anthracosauriern (Steinkohlensaurier) und die Augenhöhle ist intermediär zwischen jener der rätselhaften Baphetiden (früher Loxommatiden) 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 ist unvermeidlich. SHUBIN (1998) kommentiert, 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

**Abb. 51** Rekonstruktion von *Eucriitta melanolimnetes*. (Dmitri Bogdanow, CC BY-SA 3.0)



Kiemen und des Besitzes von Fingern.

Die geografische Verbreitung der Tetrapoden im Oberdevon ist geographisch so weit gestreut, dass eine mehrfach unabhängige Entstehung von Tetrapodengruppen nicht ausgeschlossen wird: „Das neue Material wirft die Möglichkeit auf, dass sich verschiedene Tetrapodengruppen parallel in verschiedenen Regionen des Äquatorialgürtels diversifizierte und anschließend ihr geografisches Verbreitungsgebiet erweiterte“ (MILNER 1996, 742).<sup>41</sup> CONWAY MORRIS (2009, 1321f.) hat mehrere Beispiele von Konvergenzen von tetrapodenartigen Merkmalen zusammengestellt und schreibt dazu: „Und diese Prinzipien der wiederholten Parallelisierung und unerwarteten Merkmalskombinationen treffen auf jeder Ebene der Divergenz innerhalb der Tetrapodomorphen zu. So sehen wir weitere Konvergenzen zwischen den Tristichopteren (zu denen das bekannte *Eusthenopteron* gehört) und den Tetrapoden [...]; selbst in der am weitesten kronenwärts stehenden Gruppe finden wir weiterhin unerwartete Kombinationen von Merkmalen.“<sup>42</sup> Und VOROBYEVA (2003, 456) stellt fest: „Viele Merkmale der Struktur der Tetrapoden erschienen mosaikartig und parallel in verschiedenen Gruppen paläozoischer Crossopterygier.“

### Hongyu

ZHU et al. (2017) berichten vom Fossilfund eines großen Fleischflossers aus dem oberen Devon in China. Erhalten sind der hintere Teil des Schädels, das Kiemenskelett, der Brustgürtel und die vordere Wirbelsäule. Die als *Hongyu chowi* benannte Art kombiniert Merkmale von Fischen der ausgestorbenen Rhizodontidae, die im System weit entfernt von Tetrapoden stehen, mit abgeleiteten elpistostegiden\*- und tetrapodenähnlichen Merkmalen. Dazu gehören der Schultergürtel und die Stützregion für die Kiemendeckel. Dieser unerwartete Merkmalsmix erfordert entweder die Annahme detaillierter Konvergenzen zwischen Rhizodonten auf der einen Seite und Elpistostegiden sowie Tetrapoden auf der anderen Seite (wie aus der Bayes'schen Inferenzanalyse abgeleitet wurde). Oder es muss eine bisher nicht erkannte enge Beziehung zwischen diesen Gruppen angenommen werden (wie durch eine Maximum-Parsimony-Analyse nahegelegt wird). Dann aber müssen ebenfalls (andere) Konvergenzen angenommen werden. „In beiden Fällen zeigt das Gesamtergebnis eine erhebliche Zunahme der Homoplasi in der Stammgruppe der Tetrapoden“ (ZHU et al. 2017, 1470). Die Verteilung der Merkmale ist also inkongruent und impliziert unabhängige parallele Ursprünge der gleichen tetrapoden-

oder rhizodontenähnlichen Merkmale (Konvergenz). Dieses Beispiel zeigt wie viele andere, dass unabhängiger (Homoplasie) oder gemeinsamer Ursprung (Homologie) eines Merkmals „nicht allein auf der Grundlage anatomischer (Un-)Ähnlichkeiten entschieden wird, sondern vor allem auf der Grundlage der (Nicht-)Kongruenz mit anderen Daten. Dieselben Daten, die als Beweis für Konvergenz gelten, können zu Indizien für eine gemeinsame Abstammung werden, wenn man die Position im Stammbaum wechselt, und andersherum“ (BECHLY 2017).

### *Qikiqtania*

STEWART et al. (2022) berichten über die Entdeckung eines neuen Elpistostegaliers aus dem Oberdevon der kanadischen Arktis, der eine „überraschende Verschiedenartigkeit innerhalb der Gruppe“ zeigt. Der Fund besteht aus einem Teil des Ober- und Unterkiefers, Rachenelementen, einer Brustflosse und aus Schuppen. Die neue ca. 75 cm lange Art, *Qikiqtania wakei* (Abb. 52), steht phylogenetisch in der Nähe von *Tiktaalik* und *Elpistostege*, weist aber „bemerkenswerte Unterschiede zu beiden Taxa und auch zu anderen beschriebenen Tetrapodomorphen“ auf. Die Brustflosse besitzt keine Fortsätze, Gelenkrichtungen und Muskelansatzstellen, die auf die Fähigkeit zur Abstützung auf dem Untergrund hinweisen, sie zeigt stattdessen Spezialisierungen für das Schwimmen, die von anderen Fleischflossern nicht bekannt sind. „Diese unerwartete morphologische und funktionelle Vielfalt stellt eine zuvor verborgene ökologische Ausbreitung dar, eine sekundäre Rückkehr ins offene Wasser ...“ (STEWART et al. 2022, 563). „*Q. wakei* weist eine Kombination von Merkmalen auf, die unter den Stamm-Tetrapoden einzigartig ist“ (STEWART et al. 2022, 567).

### *Parmastega*<sup>43</sup>

Ein neuerer Fund eines geologisch alten Vierbeiners (Tetrapoden), der etwa 1 Meter lange *Parmastega aelidae* aus dem Oberdevon (372 MrJ) weist ein Merkmalsmosaik auf, das nicht in bisherige phylogenetische Rekonstruktionen passt (BEZNOSOV et al. 2019). Der Fund gilt als das älteste gut erhaltene Fossil eines frühen Tetrapoden; es wurden allerdings deutlich ältere Vierbeiner-Fußspuren (s. u.) und einige geringfügig ältere kleinere Knochenfragmente mutmaßlicher Tetrapoden gefunden, die jedoch keine Rekonstruktionen des Körperbaus ermöglichen.

Von *Parmastega* wurden mehr als 100 gut erhaltene Knochen vor allem des Schädels und



Abb. 52 Künstlerische Rekonstruktion von *Qikiqtania wakei*. (Alex Boersma, CC BY-ND)

des Schultergürtels gefunden, die von vielen Individuen stammen. Ein Merkmal des Schädels fällt ziemlich aus dem Rahmen: Auf der Oberseite des Kopfes saßen größere Augen in einer Position, wie man sie bei Krokodilen kennt (Abb. 53). Daher vermuten die Forscher, dass *Parmastega* an der Wasseroberfläche schwamm, ähnlich wie heute die Krokodile, und dort vermutlich auf Beute lauerte. Für seine räuberische Lebensweise spricht sein großes Maul mit spitzen, langen Zähnen.

Beine anstelle paariger Flossen wurden allerdings nicht gefunden; ihre Existenz wurde vielmehr aus dem Bau der erhaltenen Teile des Schultergürtels erschlossen (BEZNOSOV et al. 2019). Da die Schultern nur teilweise und Wirbel gar nicht verknöchert waren, glauben die Wissenschaftler, dass *Parmastega* trotz Besitz von Beinen nicht an Land gehen konnte. Auffällig sei außer der Abwesenheit von Beinknochen auch das Fehlen von Rippen, Wirbeln oder Hüftknochen trotz augenscheinlich guter Erhaltungsbedingungen. Die fossile Abwesenheit dieser Skeletteile deutet darauf hin, dass auch diese Skeletteile nicht verknöchert, sondern knorpelig waren. Für ein Leben im Wasser spricht, dass im Bereich des Schädels das Seitenlinienorgan gut ausgebildet war; dieses Organ enthält Sensoren, mit denen Wasserströmungen wahrgenommen werden können.

Insgesamt ist die Lebensweise von *Parmastega* etwas rätselhaft: Die hochstehenden Augen ergeben laut BEZNOSOV et al. (2019, 530) nur Sinn, wenn der Blick über die Wasseroberfläche ging und es eine Interaktion mit der Umgebung auf dem Land gab. Die Ausstattung mit großen

Abb. 53 Künstlerische Rekonstruktion von *Parmastega aelidae*. (Entelognathus, CC BY-SA 4.0)





Abb. 54 *Tetrapodophis amplexus*. (Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0)

Reißzähne spricht jedenfalls klar dafür, dass größere Tiere erbeutet wurden; vielleicht auch am Ufer liegende Kadaver.

In der von BEZNOSOV et al. (2019) durchgeführten cladistischen Analyse wird *Parmastega* zwar an der Basis aller anderen Tetrapoden platziert, allerdings ist diese Position nicht sonderlich stabil und die Auflösung des Cladogramms schwach. Nimmt man einzelne Merkmale in Augenschein, ergibt sich ein deutlich anderes Bild: Einen teilweise krokodilartigen Kopf hätte man bei einem frühen Tetrapoden evolutionstheoretisch sicher nicht erwartet (vgl. FRÖBISCH & WITZMANN 2019, 454<sup>44</sup>). Noch rätselhafter finden BEZNOSOV et al. (2019, 530), dass ein größerer Teil des Skeletts knorpelig ausgebildet ist, denn alle näher verwandten Formen – mutmaßliche Vor- und Nachfahren – haben ein gut verknöchertes Skelett, so dass *Parmastega* in dieser Hinsicht völlig aus dem phylogenetischen Rahmen fällt.

Der Hirnschädel von *Parmastega* ist morphologisch zwischen dem von *Ichthyostega*, von *Acanthostega* und *Ventastega* angesiedelt und könnte als hypothetische Ausprägung eines Vorfahren dieser recht verschiedenen Gattungen interpretiert werden, doch eine darauf aufgebaute Phylogenie führt zu einer „nicht-trivialen Homoplasie“ entweder beim Hirnschädel oder bei anderen Teilen des Skeletts (BEZNOSOV et al. 2019, 530), d. h. zu Merkmalswidersprüchen. BEZNOSOV et al. (2019, 530) sprechen von „erheblichen morphologischen Homoplasien unter devonischen Tetrapoden“.

Damit erweist sich *Parmastega* als ausgeprägte Mosaikform, die nicht eine bisher bestehende Lücke im Stammbaum füllt, sondern eher neue Lücken aufreißt und evolutionstheoretisch als Seitenlinie angesehen werden muss.

## Schlangen

Auch die stammesgeschichtliche Einordnung der Schlangen widersetzt sich einer widerspruchsfreien Rekonstruktion. Entsprechend wird der Ursprung der Schlangen kontrovers diskutiert. Einige Wissenschaftler leiten Schlangen und Mosasauroiden von einem gemeinsamen Vorfahren mit Gliedmaßen ab, der wahrscheinlich wasserlebend war, andere wiederum sind der Auffassung, dass der evolutionäre Weg **über grabende Formen** zu Schlangen verlaufen ist (Zusammenfassung der Positionen und ihrer Begründungen bei BECHLY 2023c). So oder so hätte es Übergangsformen geben müssen, die zumindest einige typische Merkmale der basalen Schlangenanatomie in Kombination mit vier voll entwickelten Vorder- und Hintergliedmaßen aufweisen, um den Übergang der gliedmaßenlosen Schlangen von noch vierfüßigen Vorfahren zu dokumentieren.

Während einige Forscher im Gefolge des berühmten Paläontologen Edward Drinker COPE im 19. Jahrhundert Mosasaurier und Schlangen als nahe Verwandte in das Taxon Pythonomorpha einschlossen, wurde diese Klassifikation von den meisten Experten des 20. Jahrhunderts abgelehnt, die stattdessen als die engsten Verwandten der Mosasaurier die Warane betrachteten. Doch die Pythonomorpha wurden in den späten 1990er-Jahren wiederbelebt, was wiederum durch anatomische Befunde und neuere phylogenetische Studien in Frage gestellt wurde, die Mosasaurier erneut mit Waranen und Schlangen mit Skinken oder mit Anguiniden (Schleichen) und Leguanen in Verbindung brachten; andere wiederum platzierten die Mosasaurier in einer basaleren Position als Warane und Schlangen. Neuere Analysen identifizierten Schlangen und Mosasaurier dann wieder als Schwestergruppen, die als Pythonomorpha zusammengefasst werden. „Würden wir einen kleinsten gemeinsamen Nenner aller veröffentlichten Bäume der letzten Jahrzehnte bilden, wäre das Ergebnis eine nicht aufgelöste Polytomie“, kommentiert BECHLY (2023c).

Die Entdeckung einer vermeintlichen vierbeinigen Schlange, *Tetrapodophis*, in der Crato-Formation aus der Unterkreide in Brasilien schien ein bislang fehlendes Glied der Schlangenevolution zu liefern (Abb. 54): ein sehr längliches schlangenartiges Tier mit kleinen Vorder- und Hintergliedmaßen, mit je fünf gut entwickelten Zehen. Eine phylogenetische Analyse platzierte *Tetrapodophis* an der Basis der Schlangen-Linie und es wurden Indizien für grabende Anpassungen entdeckt. Die Anpassung von *Tetrapodophis* an eine grabende Lebensweise wurde jedoch zugunsten einer Anpassung an das Leben im Wasser stark in Frage gestellt, ebenso

die Nähe von *Tetrapodophis* zu Schlangen. Die Wendungen im Hin und Her der Positionierung und des Ursprungs der Schlangen waren damit nicht beendet. Eine neuere Studie von ZÄHER et al. (2023) bestätigte nun doch wieder den Status von *Tetrapodophis* als basalste Schlange.

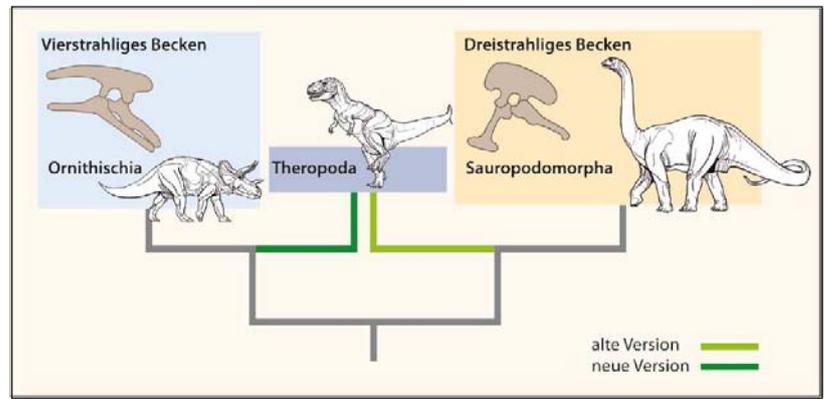
Den Grund für diese Ungewissheiten sieht BECHLY (2023c) in der Tatsache, dass das Muster der Ähnlichkeiten zwischen den verschiedenen Tiergruppen nicht in eine geordnete Reihe von verschachtelten Hierarchien fällt, sondern darin, dass inkongruente Muster verbreitet sind.

### Neuordnung der Dinosaurier?

Die Dinosaurier werden traditionell in zwei Hauptgruppen unterteilt: die Saurischia („Echsenbeckensaurier“) und Ornithischia („Vogelbeckensaurier“). Zu den Ornithischia gehören bekannte Gattungen wie *Triceratops* oder *Stegosaurus*. Bekannte Vertreter der Saurischia sind langhalsige Sauropoden wie *Brontosaurus* und räuberische Theropoden wie der berühmte *Tyrannosaurus*, aber auch viele kleinere Formen, aus denen die Vögel hervorgegangen sein sollen. Wie aus den beiden Bezeichnungen hervorgeht, wird dem Bau des Beckens eine besondere Bedeutung beigemessen. Die Ornithischier besaßen ein vierstrahliges Becken und waren damit dem Becken von Vögeln oberflächlich ähnlich, die Saurischier besaßen ein dreistrahliges Becken (Abb. 55).

Eine umfangreiche anatomische Analyse von 74 Dinosaurierarten, bei der 457 Merkmale verglichen wurden, stellt diese Zweiteilung der Dinosaurier in Frage (BARON et al. 2017; PADIAN 2017). Die Forscher untersuchten vornehmlich geologisch ältere Dinosaurier-Gattungen aus der Trias und dem Unterjura und fanden dabei 21 anatomische Merkmale, die die Theropoden nicht mit den Saurischia, sondern mit den Ornithischia verbinden, es handelt sich z. B. um Merkmale am Kiefer, an der Wirbelsäule, an den Beinen und an den Fußknochen (BARON et al. 2017, 502f.). Daher schlagen sie nun vor, die Theropoden mit den Ornithischia zur Gruppe der Ornithoscelida zusammenzufassen. Damit sind die Theropoden nicht mehr die Schwestergruppe der Sauropoden, sondern werden aus den Saurischia herausgenommen und als Schwestergruppe der Ornithischia angesehen (Abb. 41A). Das bedeutet einen erheblichen Umbau des Dinosaurier-Stammbaums. Auch hier stellen sich die Ähnlichkeitsbeziehungen zunehmend als Netzwerk dar, während bei einer Baumdarstellung mit vielen Merkmalswidersprüchen gerechnet werden muss.

Die tiefgreifende Umgruppierung der Theropoden zeigt einmal mehr: Merkmale und



Merkmalverteilungen sind keine objektiven Anzeiger von Verwandtschaftsverhältnissen. Als Homologien und somit als abstammungsbedingt gedeutete Ähnlichkeiten können sich bei veränderter Datenlage als Konvergenzen entpuppen, also als unabhängig entstandene Ähnlichkeiten ohne gemeinsame Vorfahren – und umgekehrt. Die Deutungen können auch hin und wieder zurück springen, je nach aktueller Datenlage. Jedenfalls sind die Gemeinsamkeiten zwischen Theropoden und Sauropoden, aufgrund derer diese beiden Gruppen bisher zu den Saurischiern gestellt worden waren, nicht verschwunden, sondern müssen nun als Konvergenzen interpretiert werden. Die neue Umgruppierung hat außerdem zur Folge, dass sogenannte hypercarnivore Merkmale, die auf vornehmliche Spezialisierung auf Fleischnahrung hinweisen, bei den Herrerasauriern und den Theropoden konvergent entstanden sein müssen. Die Herrerasaurier sind im neuen System Schwestergruppe der Sauropodomorpha (BARON et al. 2017, 504).

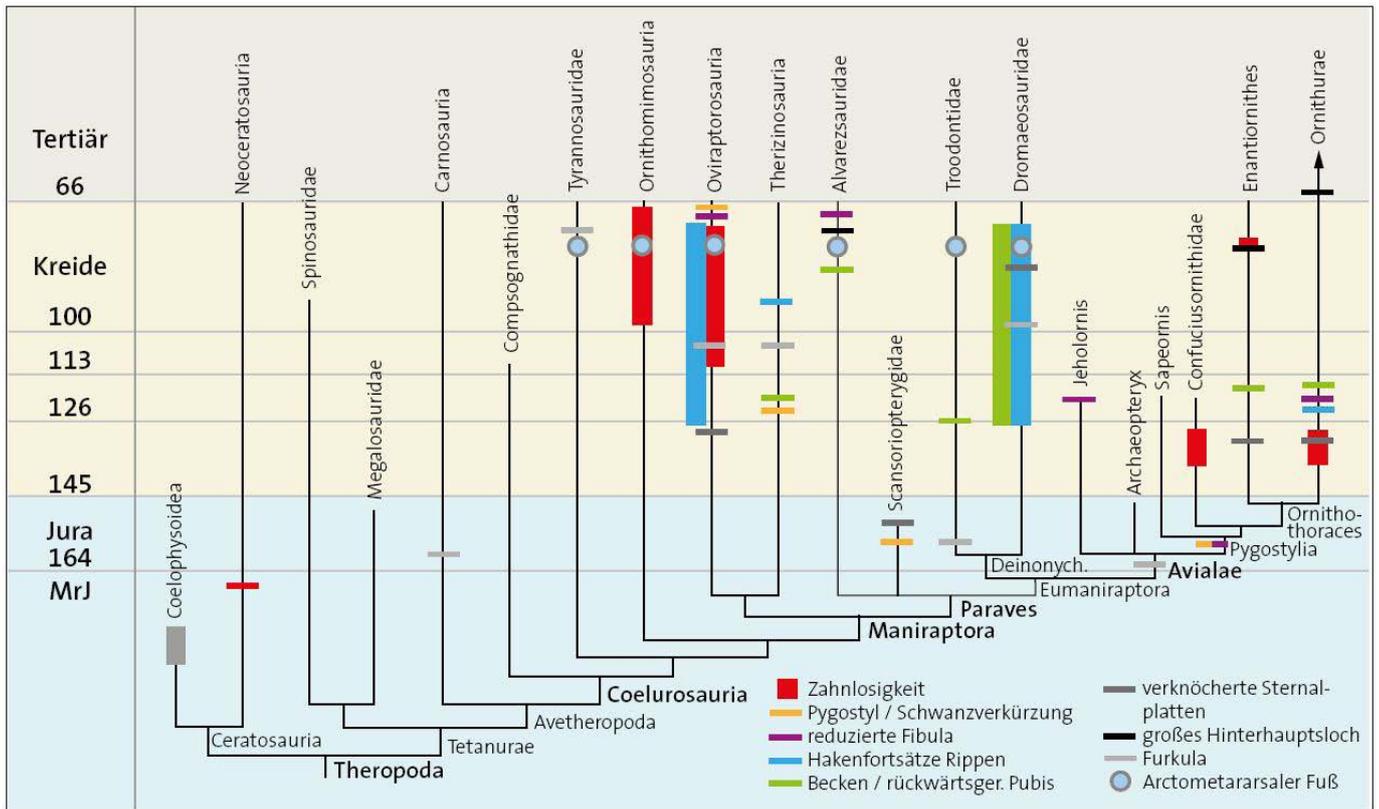
**Abb. 55** Vereinfachte Modelle der Beckenanatomie der Saurischia (Echsenbeckensaurier) bzw. Sauropodomorpha und Ornithischia (Vogelbeckensaurier) und mögliche Neugruppierung der Theropoden. (Beckenmodelle: Fred the Oyster, CC-BY-SA 4.0)

## Theropoden und Vögel

Auf der Basis der Merkmalskonstellationen bei Vögeln des Oberjura und der Unterkreide und den ihnen nahestehenden Dinosauriern und ihrer stratigraphischen Positionen zeigt sich ebenfalls ein Bild aus unterschiedlichen Mosaiken und folglich eines Netzwerkes von Ähnlichkeitsbeziehungen (Abb. 56). Eine Reihe von netzartigen und (in Bezug auf Baumdarstellungen) widersprüchlichen Merkmalsbeziehungen findet sich bei JUNKER (2019a, 51+53f).

### Chilesaurus

Eine ausgeprägte nirgendwo passende Mosaikform ist der Theropode *Chilesaurus diegosuarezi* (Abb. 57). Diese Gattung wurde in Chile in Schichten des oberen Jura entdeckt (NOVAS et al. 2015). Ungewöhnlich für einen Theropoden („Raubfüßer“) ist allerdings sein Pflanzenfresser-



**Abb. 56** Zeitskaliertes Cladogramm von Theropoden-Dinosaurier-Gruppen und jurassischen und kretazischen Vögeln und Zusammenschau der konvergenten Verteilung einiger vogeltypischer Merkmale (Details dazu bei JUNKER 2019a). Die stammesgeschichtlichen Rekonstruktionen verschiedener Bearbeiter ergeben häufig unterschiedliche Anordnungen einzelner Gruppen. An der vielfachen Konvergenz ändern die verschiedenen Cladogramm-Varianten jedoch nichts Wesentliches. Die Merkmalsverteilungen sind vielfach so unsystematisch, dass die Annahme zahlreicher Konvergenzen unvermeidbar ist. MrJ: Millionen radiometrische Jahre. (Aus JUNKER 2019a, nach zahlreichen Quellen zusammengestellt)

gebiss; die Zähne waren klein und spatelförmig. Eine erste phylogenetische Analyse (basierend auf Merkmalsvergleichen) ergab, dass *Chilesaurus* an die Basis der Gruppe der Tetanurae<sup>45</sup> zu stellen ist; die einzelnen Merkmale erscheinen gleichsam aus ganz verschiedenen Gruppen zusammengesetzt. Die kräftigen Beine samt Fuß und Fußgelenk waren wie bei Sauropoden ausgebildet (Sauropoden sind große vierbeinige Dinosaurier mit langem Hals und langem Schwanz, z. B. *Brontosaurus*), dazu passt auch der relativ kleine Kopf. Das Achsenskelett gleicht dem von Ceratosauriern (zweibeinig laufende Fleischfresser, die häufig Kopfornamente besaßen); die Vorderbeine, der Schultergürtel und Hinterbeine passen zu den Tetanuren; das Becken wiederum ist typisch für Coelurosaurier („Hochschwanzsechen“); der Bau der Wirbel ist

theropodenartig. Die Vorderextremitäten wurden als Arme benutzt; allerdings hatte *Chilesaurus* statt der für Theropoden üblichen Klauen nur zwei stumpfe Finger.

Im Verlaufe der weiteren Diskussion um diese Gattung (nachgezeichnet von SCHOLL & JUNKER 2024) wurde *Chilesaurus* mehrfach umgruppiert; doch es bleiben in jedem Fall widersprüchliche Merkmale. BARON (2024) hat sich die verschiedenen morphologischen Datensätze der Dinosaurier inklusive *Chilesaurus* erneut vorgenommen und daraus weitere phylogenetische Analysen erstellt. Dabei stellte sich heraus, dass immer noch ungeklärt ist, ob *Chilesaurus* ein Theropode, ein basaler oder ein abgeleiteter Ornithischier ist. Außerdem sei nicht nur die phylogenetische Position von *Chilesaurus* „höchst instabil“, sondern auch die komplette Stammesgeschichte

**Abb. 57** *Chilesaurus* als rekonstruiertes Skelett. (ケラトプスユウ, CC BY-SA 4.0)



der Dinosaurier-Großgruppen. Insgesamt widerstreben die Merkmalsmosaik verschiedener „Puzzle-Dinosaurier“ wie *Chilesaurus* der Einpassung in einen widerspruchsfreien evolutionären Stammbaum.

Angesichts der völlig unerwarteten Merkmalskombination wundert es nicht, dass NOVAS et al. (2015) *Chilesaurus* als „bizarr“ bezeichnen; er repräsentiere einen extremen Fall einer „Mosaik-Evolution“ unter den Dinosauriern. Koautor Martin EZCURRA von der Universität Birmingham hält ihn für einen „der interessantesten Fälle von konvergenter Evolution in der gesamten Geschichte des Lebens“. <sup>46</sup> Ein weiterer Mitautor, Alexander VARGAS, lässt verlauten: „Ich denke, er hat es verdient, als das „Schnabeltier der Dinosaurier“ bezeichnet zu werden.“ <sup>47</sup> (Zum Schnabeltier siehe Abschnitt „Zu wenige oder zu viele Zwischenformen?“) BARON (2024, 1) nennt ihn gar einen „Frankenstein-Dinosaurier“.

### *Asfaltovenator vialidadi*<sup>48</sup>

Einen unerwarteten Merkmalsmix weist auch der Theropode *Asfaltovenator vialidadi* aus dem Mitteljura auf (Abb. 58). Diese Gattung wird an die Basis der Dinosaurier-Gruppe der Tetanurae gestellt, sie besitzt aber auch eine Reihe bunt gemischter abgeleiteter Merkmale, die sonst typisch für verschiedene Gruppen sind. *Asfaltovenator* war etwa 8 m lang; erhalten sind außer dem 80 cm langen Schädel die gesamte Wirbelsäule, vollständige Arme und Teile der Beine.

Ungewöhnlich und für die Wissenschaftler überraschend ist die Kombination von Merkmalen, die bisher als apomorph (evolutionär abgeleitet, spezialisiert) für verschiedene Gruppen gehalten wurden. So vereint *Asfaltovenator* Merkmale der Megalosauroida, der Allosauroida und verschiedener einzelner Gattungen (RAUHUT & POL 2019, 6). Eine Gattung, die an die Basis einer Gruppe gestellt wird, sollte aus evolutionstheoretischer Sicht jedoch idealerweise nur primitive (ursprüngliche) Merkmale besitzen. Und von diesen beginnend sollten sich in verschiedenen Linien allmählich unterschiedliche abgeleitete Merkmale entwickeln, aus denen die Abstammungsverhältnisse erschlossen werden. Stattdessen findet sich bei *Asfaltovenator* eine zusammengewürfelte Mischung von abgeleiteten Merkmalen. Entsprechend erfordert der Merkmalsmix die Annahme extrem häufiger Konvergenzen und Parallelentwicklungen bei den verschiedenen Dinosauriergruppen (RAUHUT & POL 2019, 7). <sup>49</sup>

Die Autoren stellen fest, dass diese Situation es schwierig mache, Abstammungszusammenhänge an der Basis größerer Linien zu ermitteln. Verläss-

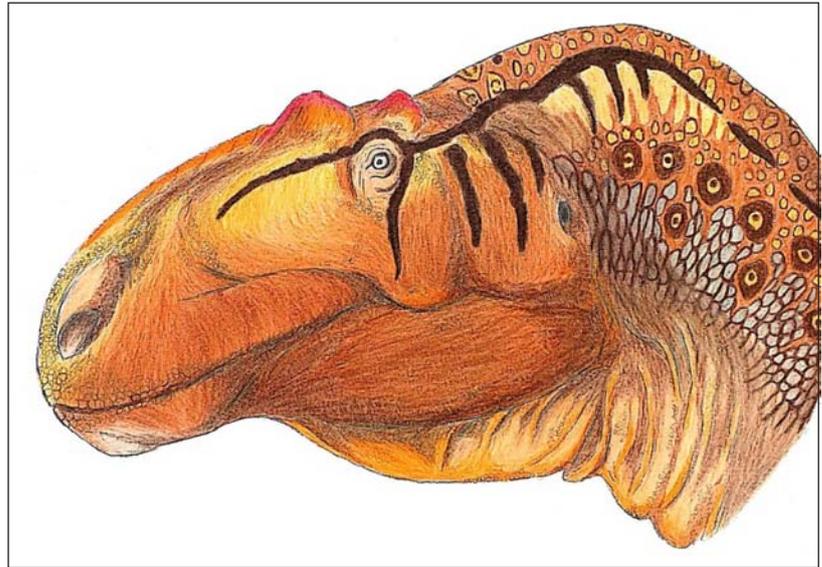


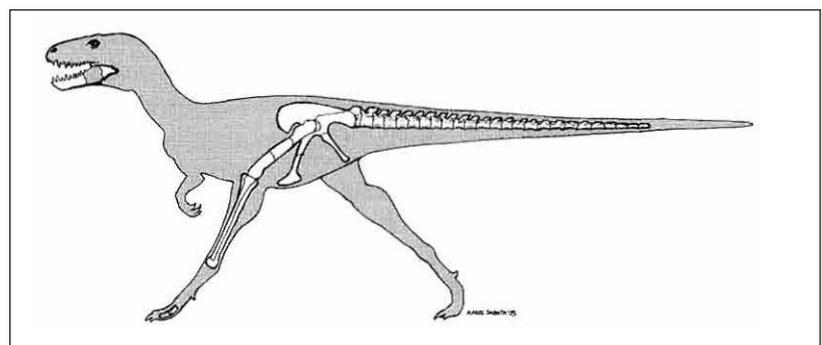
Abb. 58 Künstlerische Rekonstruktion des Kopfes von *Asfaltovenator vialidadi*. (Antonio R. Mihaila, CC BY-SA 4.0)

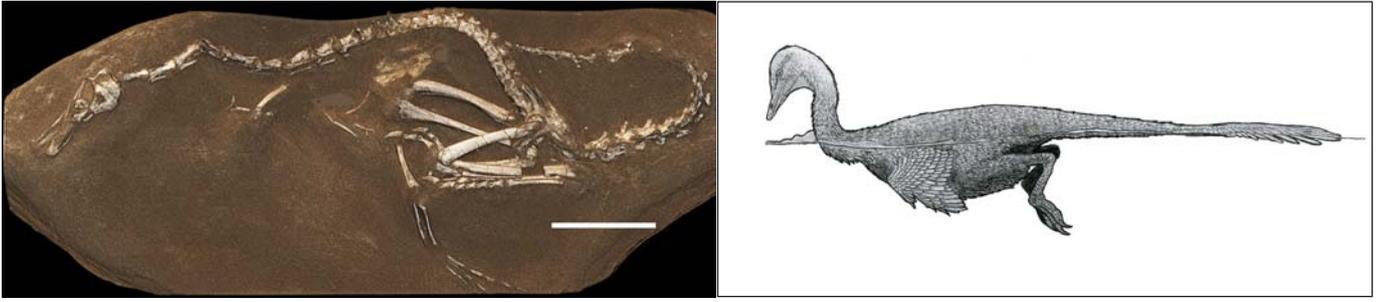
liche Rückschlüsse auf die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Hauptgruppen und ihrer Untergruppen seien derzeit nicht möglich. Und dies sei auch bei anderen Hauptgruppen der Wirbeltiere verbreitet der Fall.

### *Bagaraatan*

Der etwa 3 m lange Coelurosaurier *Bagaraatan ostromi* (Caenagnathidae, Oviraptorosauria) aus der Mongolei (Nemegt-Formation, 75 MrJ, Abb. 59) ist ein weiteres ausgeprägtes Mosaik (SLOWIAK et al. 2024). Der unvollständige Fund besteht unter anderem aus Unterschenkelknochen, Schwanzwirbeln, einem fragmentarischen Unterkiefer, Teilen des Beckens und Oberschenkelknochen. Der Oberschenkelknochen, der Tibiotarsus<sup>50</sup>, ein Fußglied und viele weitere Knochen werden als Caenagnathidae indet. identifiziert. Der Unterkiefer, die Halswirbel, das Becken, der Schwanz und ein Fußglied, das als Holotyp von *B. ostromi* angesehen wird, zeigen dagegen tyrannosauride Affinitäten. SLOWIAK et al. (2024) sehen im Holotypus von *B. ostromi* einen unbestimmten Tyrannosauride. Die geringe Größe des Holotyps und das Vorhandensein vieler Merkmale, die für juvenile *Tyrannosaurus rex* bekannt sind, deuten darauf hin, dass das Skelett zu einem juvenilen Tier gehört, das einer der kleinsten derzeit bekannten juvenilen Tyrannosauriden ist.

Abb. 59 Fossile Reste und rekonstruierter Umriss von *Bagaraatan ostromi*. (<https://app.pan.pl/archive/published/app41/app41-001.pdf>, CC BY 2.0)





**Abb. 60** Skelett und Rekonstruktion von *Halszkaraptor*. (CAU et al. 2021, CC BY 4.0; Tomopteryx, CC BY-SA 4.0)

### Halszkaraptor

Als „rätselhaft und bizarr, mit einem völlig unerwarteten Mix aus außergewöhnlichen Merkmalen; die aufregendste Herausforderung für einen Paläontologen“ bezeichnet Andrea CAU die zur Dinosaurier-Familie Dromaeosauridae gestellte Art *Halszkaraptor escuillie* (CAU et al. 2017; **Abb. 60**),<sup>51</sup> Wegen der ungewöhnlichen Merkmalskombination wurde diese Gattung auch als „dino-duck“ bezeichnet. Das etwa entengroße Tier aus der oberen Oberkreide besaß einen langen Hals (50% der Länge von Schnauze bis Kreuzbein) und ans Schwimmen angepasste kurze Vorderextremitäten mit flachen, dünnwandigen Knochen und verlängerten Fingern. Andererseits hatte es lange Beine und war zweibeinig als Läufer unterwegs. Der Kopf war entenartig, aber der Kiefer war mit für einen Dinosaurier ungewöhnlich vielen spitzen Zähnen besetzt, die zum Greifen von Beute geeignet waren. Die Forscher beschreiben die zweibeinige Körperhaltung als analog der Situation heutiger Vögel und schließen auf eine amphibische Lebensweise, wobei der lange Hals zum Gründeln verwendet worden sein dürfte. Dafür spricht auch das Vorhandensein eines gut ausgebildeten Netzwerks von Kanälen (vermutlich mit Nerven und Blutgefäßen) im Zwischenkieferknochen, das dem Tier ein gutes Tastvermögen verliehen

haben dürfte. Der Bau der Wirbelkörper lässt auf eine biegsame Wirbelsäule schließen und ist typisch für undulierende (wellenförmig sich fortbewegende) Schwimmer (CAU et al. 2017). CAU et al. schreiben, dass die meisten Merkmale von *Halszkaraptor* bei den Maniraptoren nicht vorkommen, obwohl diese gemäß der Evolutionstheorie den Vögeln nahestehen. Sie teilen jedoch einige Merkmale mit Reptilien und Vögeln mit aquatischer oder semiaquatischer Ökologie, sind also typisch für am oder im Wasser lebende Tiere. Ein solches Merkmalsmosaik steht quer zu etablierten evolutionären Abstammungszusammenhängen.

BROWNSTEIN (2019) argumentierte dagegen, es könnte sich bei *Halszkaraptor* um einen basalen Dromaeosaurier mit Übergangsmerkmalen handeln könnte, doch wies CAU (2020) dies nach einer Prüfung der Argumente von BROWNSTEIN zurück und stellte fest, dass mindestens sieben Neuerungen der *Halszkaraptor*-Linie konvergent mit den Spinosauriden erworben und in semiaquatische Anpassungen integriert seien. Der Bauplan von *Halszkaraptor* wurde von CAU (2020) als eine abgeleitete amphibische Spezialisierung bestätigt; sie stelle kein „Übergangsstadium“ in der Evolution der Dromaeosauriden dar.

**Abb. 61** Rekonstruktion von *Yuanyanglong bainian*. (UnexpectedDinoLesson, CC BY-SA 4.0)

### Yuanyanglong



Der Theropode *Yuanyanglong bainian* ist ein Oviraptorosaurier aus der Unterkreide Chinas. Teile des Schädelskeletts und einige weitere Skelettelemente sind erhalten (HAO et al. 2024, **Abb. 61**). Typisch für die Oviraptorosauria sind ein kurzer und hoher, pagageienartiger Schädel sowie ein vogelähnliches Erscheinungsbild. Es handelt sich um eine formenreiche Gruppe, in der es von huhn großen bis acht Meter großen Arten eine erhebliche Bandbreite von Formen gab. Die Zuordnung von *Yuanyanglong* zu den Oviraptorosauriern erfolgte aufgrund der Schädelform sowie mehrerer Beckenmerkmale. Nach HAO et al. (2024) liegt die neue Art im Körperbau zwar zwischen den frühesten und den spätesten Oviraptorosauriern, aber sie weist eine „mosaikartige“ Merkmalskombination mit

einer „rätselhaften Kombination von Merkmalen des Beckens und der Hintergliedmaßen auf, die den heutigen [mit ihnen nicht näher verwandten] Watvögeln ähneln“. Das Darmbein besitzt einen extrem kurzen Fortsatz an der Knochenpfanne im seitlichen Beckenbereich. Die Hintergliedmaßen haben proportional verlängerte und verschmolzene untere Segmente. Das sind Merkmale, die bei Oviraptorosauriern sonst unbekannt sind und die nach HAO et al (2024) auf eine mögliche Ökologie des Watens im Wasser hindeuten. Zudem wurden Gastrolithen (Magensteine zum Verkleinern der Nahrung) nachgewiesen, die für Oviraptorosaurier sonst untypisch sind und auf verschiedene Ernährungsweisen früher Formen im Vergleich zu späteren Formen hinweisen.

Solche speziellen Merkmale würde man aus evolutionstheoretischer Perspektive bei frühen Formen in der Unterkreide nicht erwarten. Auch im Falle von *Yuanyanglong* legen solche ungewöhnlichen Merkmalskombinationen netzförmige Ähnlichkeitsbeziehungen nahe.

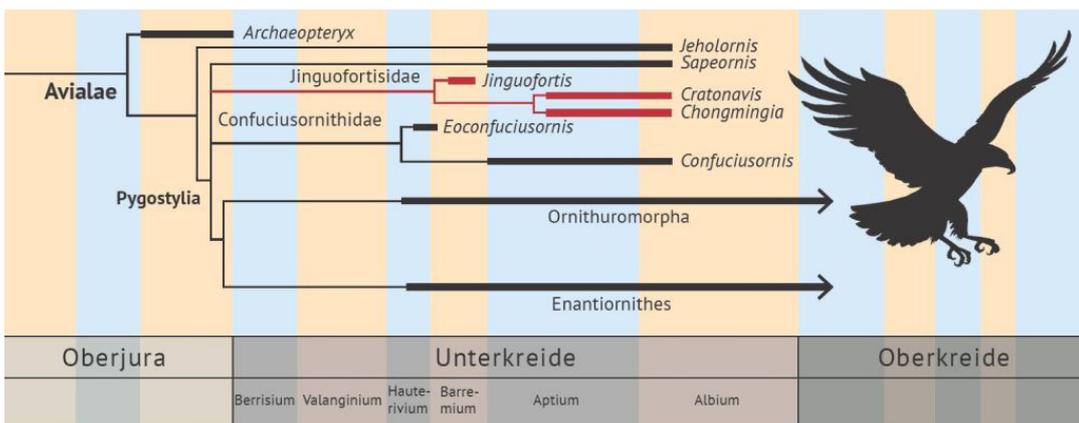
### *Cratonavis*: Mosaik aus *T. rex* und Vogel?<sup>52</sup>

Eine ungewöhnliche Merkmalskombination zeigt auch die im Jahr 2023 beschriebene Vogelgattung *Cratonavis* aus den Jiufotang-Schichten Nordchinas, die auf 120 Millionen Jahre radiometrisch datiert werden (LI et al. 2023; **Abb. 62**). Der Kopf dieses Fossils ähnelt hinsichtlich seiner reptilientypischen beiden Schläfenfenster (diapside Ausprägung), der Gaumenregion sowie des unbeweglichen Oberkiefers *Tyrannosaurus rex*, während der Rumpf vogelartig ist. Dazu kommt, dass *Cratonavis* einzigartige Merkmale (sog. Autapomorphien) besaß, die nicht in eine Evolutionsreihe hin zu den heutigen Vögeln passen: Die Schulterblätter und die Mittelfußknochen waren ungewöhnlich stark verlängert, so dass auch der vogeltypisch abstehende Hallux (große Zehe) ziemlich lang war. Diese Ausprägungen werden von den Forschern als konvergente Bildungen angesehen.



**Abb. 62** Künstlerische Darstellung von *Cratonavis zhui*. (Bild: Chuang Zhao, CC BY-SA 3.0)

Der Fund wird zwar als weiteres Puzzlestück der Vogel-Evolution bezeichnet, steht wegen ausgeprägter Konvergenzen tatsächlich aber quer zu etablierten stammesgeschichtlichen Hypothesen. Es handelt sich also bei *Cratonavis* zwar um eine ausgeprägte Mosaikform, aber sie passt nicht in eine lineare Reihe, die von Dinosauriern zu Vögeln führt. Denn der „Dino-Kopf“ passt nicht dazu, weil der etwa 30 MrJ ältere „Urvogel“ *Archaeopteryx* einen deutlich vogeltypischeren Schädel hatte (MARTIN 1985; ELZANOWSKI & WELLNHOFER 1995; 1996; WELLNHOFER 2009), während sein Rumpf umgekehrt weniger vogeltypisch war als der von *Cratonavis*. Letzterer besaß ein Pygostyl, das *Archaeopteryx* fehlte, der stattdessen eine lange Schwanzwirbelsäule hatte (**Abb. 4**). Das komplette Merkmalsmosaik verkleinert insgesamt nicht eine vorhandene Lücke, sondern erfordert evolutionstheoretisch einen zusätzlichen Ast im hypothetischen Stammbaum (Familie Jinguoortidae; vgl. **Abb. 63**).



**Abb. 63** Einfaches Cladogramm der Vögel mit der erst vor kurzem aufgestellten Familie Jinguoortidae, zu der *Cratonavis* gestellt wird. (Ausschnitt eines umfangreichen Cladogramms nach Li et al. 2023)

## *Jinguoformis*

Auch die ebenfalls zur Familie Jinguoformisidae gestellte Vogelgattung *Jinguoformis* aus der Unterkreide überraschte die Forscher mit einer ungewöhnlichen Merkmalskonstellation von theropoden- und vogeltypischen Merkmalen (WANG et al. 2016; 2018). Einerseits besaß diese Gattung ein Pygostyl und stark reduzierte Finger (beides vogeltypisch), andererseits (typisch für Theropoden) Krallen an den Fingern der Flügel, einen Kiefer mit winzigen Zähnen statt eines Schnabels und ein bumerangförmiges, vermutlich starres Gabelbein sowie einen verschmolzenen Schultergürtel (Schulterblatt und Rabenbein). Letzteres Merkmal erscheint zwar ungünstig für das Fliegen, weil es die Flexibilität für den Schlagflug einschränkt, dennoch waren die breiten, kurzen Flügel von *Jinguoformis* typisch für Vögel, die gut zwischen Bäumen manövrieren können. Vielleicht war eine bisher unbekannte Art des Fliegens verwirklicht. Bei heutigen Vögeln ist eine vergleichbare Fusion der beiden Schultergelenkknocken nur bei flugunfähigen Formen bekannt. Dass auch *Jinguoformis* sekundär flugunfähig war, scheint jedoch eher unwahrscheinlich, zumal die Schwungfedern ausgeprägt asymmetrisch waren (WANG et al. 2018, 10710).

Der verschmolzene Schultergürtel ähnelt zwar der Situation bei einigen Theropoden-Dinosauriern, trotzdem eignet sich dieses Merkmal nicht als Beleg für eine stammesgeschichtliche Verbindung von Dinosauriern und Vögeln, weil beim über 20 Mrj älteren *Archaeopteryx* diese beiden Knochen nicht verschmolzen waren. Daher wird eine unabhängige (konvergente) Entstehung angenommen, und zudem ebenfalls konvergent bei *Confuciusornis* (WANG et al. 2016; 2018).

Der Besitz von Zähnen ist bei mesozoischen Vögeln verbreitet und auch bezüglich dieses Merkmals ist die Ausprägung bei *Jinguoformis* evolutionstheoretisch nicht gut passend. Denn

bei *Jinguoformis* waren Prämaxilla und Maxilla bezahnt, während bei *Archaeopteryx* und den Ornithothoraces (Enantiornithes [Gegenvögel] und Ornithurae [„Vogelschwänze“]) die Spitze der Prämaxilla und bei *Jeholornis* die ganze Prämaxilla zahnlos ist. Daher müsste bezüglich dieses Merkmals evolutionstheoretisch eine Rückentwicklung bzw. wie beim Schultergürtel eine Art evolutionärer Zickzackkurs angenommen werden, was allgemein als unplausibel gilt.

Eine ganze Reihe weiterer ähnlicher Beispiele mosaikartiger, widersprüchlicher Merkmalskombinationen bei Theropoden-Gattungen und jurassischen und kretazischen Vogelgattungen beschreibt und diskutiert JUNKER (2019a, 55–63): *Rahonavis*, *Mononykus*, *Avimimus*, *Incisivosaurus*, *Unenlagia*, *Eoalulavis*, *Ambiortus*, *Protopteryx*, *Archaeorhynchus* und *Orieanthus*.

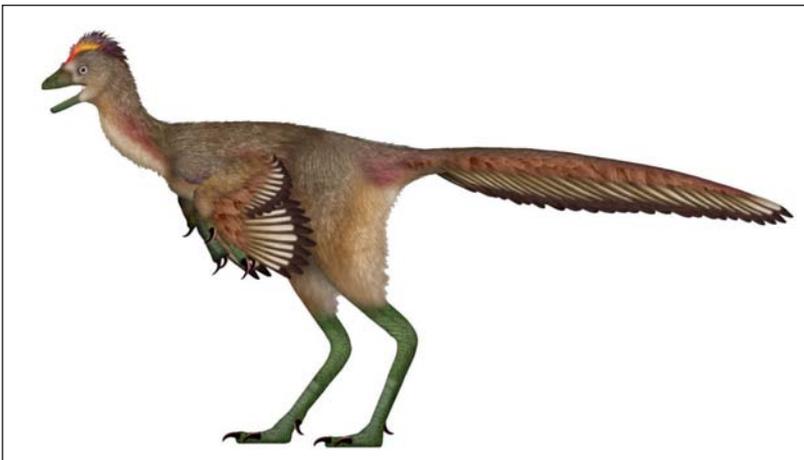
## *Fujianvenator*<sup>53</sup>

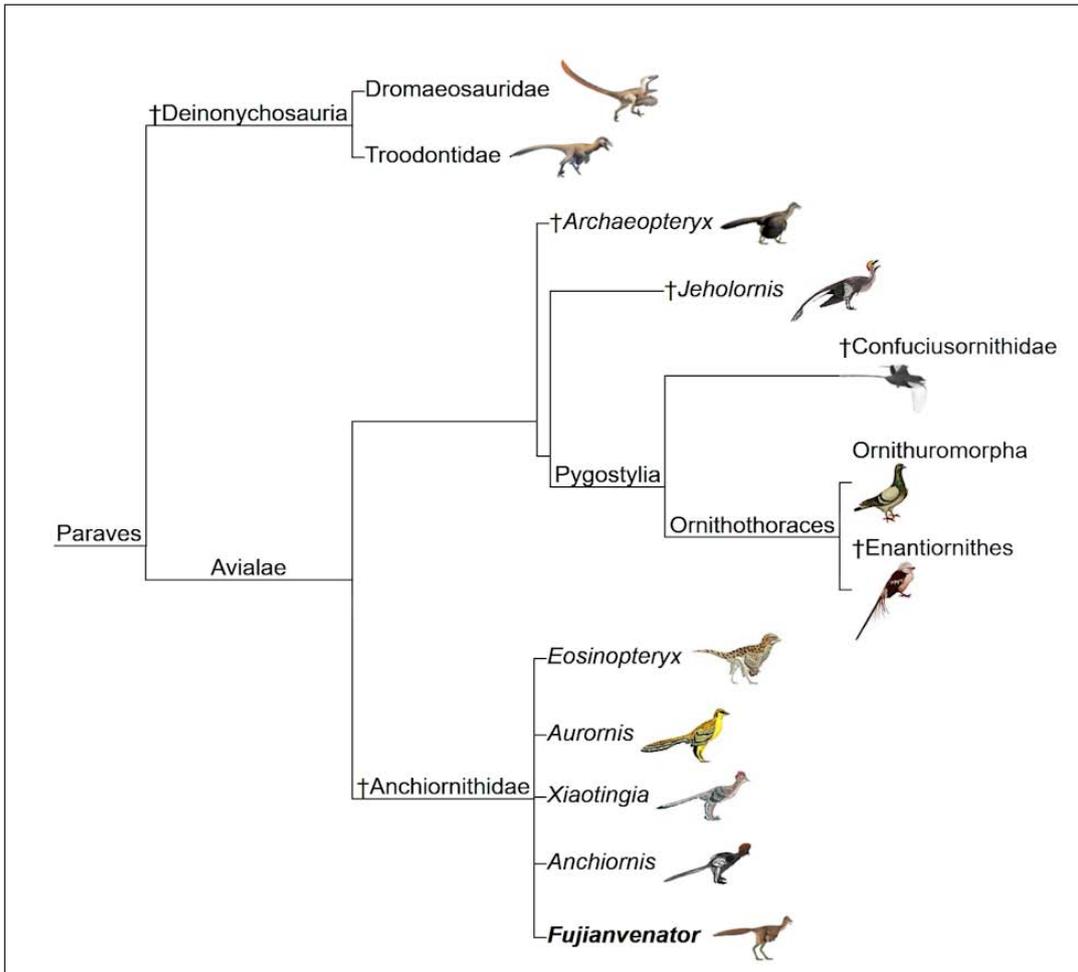
Ein weiteres Fossil mit Merkmalskombination zwischen Dinosauriern und Vögeln ist *Fujianvenator prodigiosus* (XU et al. 2023, **Abb. 64**). Diese Art hat relativ vogelähnliche Vorderextremitäten, jedoch ungewöhnlich lange Beine. Dieses auffällige Merkmal war bei „Urvögeln“ bisher weder bekannt noch erwartet worden; und es passt auch nicht in bisherige evolutionäre Vorstellungen. Als vogelartig wird das Fossil eingestuft, da sein Körperbau eine Mischung aus Merkmalen der Avialae (Vögel und nächste Verwandte) sowie zu den Dinosaurierfamilien der Troodontidae und Dromaeosauridae aufweist (XU et al. 2023). In evolutionärer Interpretation befindet sich *Fujianvenator* auf einem Seitenast (**Abb. 65**). *Fujianvenator* erweitert somit unsere Formenkenntnis über Dinosaurier und Vögel, doch er füllt keine bisher vorhandene evolutionäre Lücke – im Gegenteil: seine Entdeckung reißt eine weitere, große Lücke in den rekonstruierten Stammbaum des Lebens.

## *Janavis*

Ein weiteres drastisches Beispiel eines Merkmalswiderspruchs weist der aus der Oberkreide bekannte Zahnvogel *Janavis* auf (BENITO et al. 2022). Bei einer Neuuntersuchung durch den Einsatz von Computertomographie stellte sich heraus, dass das Pterygoid (Flügelbein) von *Janavis* nicht mit dem Palatinum (Gaumenbein) verschmolzen war und somit einen beweglichen Schnabel ermöglichte, wie er typischerweise bei fast allen heutigen Vögeln ausgebildet ist. Diese werden als Neognathae („Neukiefer“) klassifiziert. Ihnen gegenüber stehen die Palaeognathae

**Abb. 64** Rekonstruktion von *Fujianvenator prodigiosus*. (UnexpectedDinoLesson, CC BY-SA 4.0)





**Abb. 65** Stellung von *Fujianvenator* im Cladogramm nach Xu et al. (2023). Man beachte die unaufgelöste Polytomie bei den Anchiornithidae – ein sicheres Indiz für zahlreiche Merkmalswidersprüche – und dass die Anchiornithidae sich auf einem Seitenast gegenüber den Pygostylia befinden, aus denen nach evolutionstheoretischer Deutung die kretazischen und modernen Vogelgruppen hervorgegangen sein sollen. (Wikimedia: CC BY-SA 4.0: Audrey.m.horn; Fred Wierum; UnexpectedDinoLesson; Luxquine; CC BY 4.0: PaleoNeolithic; CC BY-SA 3.0: Matt Martyniuk; El fosilmaniaco; Cladogramm nach: <https://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Fujianvenator&oldid=1176509176>, CC BY-SA 4.0)

(„Altkiefer“; z. B. Strauße), bei denen Flügelbein und Gaumenbein verschmolzen sind, was zu einem starren Kiefer führt. Da *Janavis* als Vogel mit einem bezahnten Kiefer und mit großen Ähnlichkeiten zu *Ichthyornis* (ebenfalls ein Zahnvogel) zu den Vorfahren der Palaeognathae gestellt wird, hätte man einen unbeweglichen Kiefer wie bei den Palaeognathae erwartet.

Die Unterteilung der Vögel auf der Grundlage der Gaumenstruktur gehört „zu den frühesten und nachhaltigsten Erkenntnissen über die stammesgeschichtlichen Beziehungen“, stellen BENITO et al. (2022, 100) fest. Bislang lag die Annahme nahe, dass der starre Kiefer ursprünglich war – ein Erbe der Dinosaurier – und dass sich ein beweglicher Kiefer erst innerhalb der Neognathae entwickelt hat. Mit dem Nachweis eines beweglichen Kiefers bei einem kreidezeitlichen Vogel wurde eine der ältesten Hypothesen zum Ursprung moderner Vögel widerlegt. *Janavis* ist evolutionstheoretisch ein „Querschläger“.

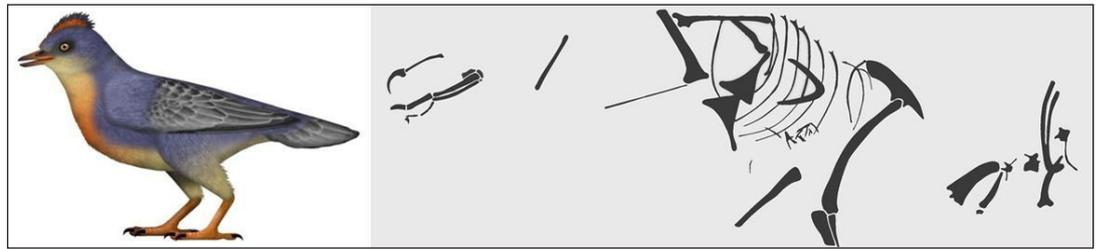
Die für die Neognathae typischen „modernen“ Kiefer sind damit deutlich älter als die Gruppe der Palaeognathae, deren potenziell ältester fossiler Vertreter (*Galligeranoides boriensis*) nach WIDRIG & FIELD (2022) ein Alter von 56–51 MrJ aufweist. Der aktuelle Fossilbefund bedeutet evolutionstheoretisch, dass verschmolzene Gaumenknochen bei den Palaeognathae

nicht ursprünglich sind, sondern erst nachträglich verschmolzen, als die „modernen“ Vögel schon etabliert waren. Das ist jedoch recht unverständlich, da die Beweglichkeit des Kiefers als bedeutender evolutionärer Fortschritt gewertet wird. Die mit den Vögeln nächstverwandten Dinosaurier besaßen wie erwähnt ebenfalls einen verschmolzenen Gaumen. Alternativ wäre auch denkbar, dass sich der bewegliche Kiefer zweimal unabhängig entwickelt hat – womit ein Schlüsselmerkmal der heutigen Vögel seinen Status verlieren würde. So oder so: Ein gravierender Merkmalswiderspruch ist unvermeidlich.

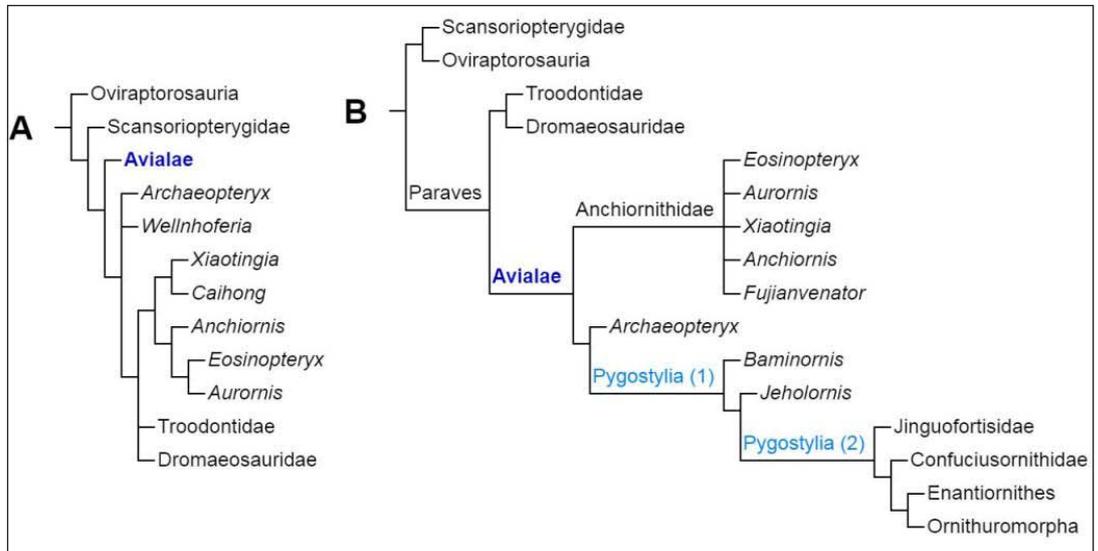
### **Baminornis**

Im Jahr 2025 wurde über einen aufsehenerregenden Vogelfund berichtet: *Baminornis zhenghensis* aus dem Oberjura Chinas weist überraschend modern anmutende Vogelmerkmale auf: Ein pygostylartiges kurzes Ende der Wirbelsäule – geeignet als Ansatzstelle für einen Fächerschwanz –, einen den heutigen Vögeln vergleichbaren Schultergürtel und ein vogelartiges Gabelbein (Furkula) (CHEN et al. 2025, **Abb. 66**). *Baminornis* unterscheidet sich in diesen Merkmalen deutlich vom etwa gleichalten „Urvogel“ *Archaeopteryx*, der durch diesen neuen Fund seine Position

**Abb. 66** Rekonstruktion von *Baminornis*. (UnexpectedDinoLesson, CC BY 4.0, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>) links und der fossile Befund rechts (Skizziert nach CHEN et al. 2025).



**Abb. 67** Zwei Cladogramme der Paraves und Avialae mit unterschiedlichen Positionen mehrerer Gruppen, z. T. farblich hervorgehoben. Man beachte die unterschiedlichen Positionen der Avialae und deren unterschiedliche Mitglieder. **A** nach Hu et al. (2018); **B** nach CHEN et al. (2025), mit zwei Varianten für die Position der Pygostylia. Dabei entspricht in B „Pygostylia (2)“ der traditionellen Definition, und „Pygostylia (1)“ einer alternativen Definition. Nach (2) ist das Pygostyl bei *Baminornis* konvergent entstanden; gemäß (1) muss eine Rückentwicklung zu einer langen Schwanzwirbelsäule bei *Jeholornis* angenommen werden.



als evolutionäres Bindeglied wohl endgültig verliert. Die Forscher sehen die Notwendigkeit, Vogelvorfahren in tieferen Schichten als bisher zu suchen.

Die Hand von *Baminornis* ist andererseits der Hand von Maniraptoren („Handräuber“, Gruppe von Theropoden-Dinosauriern) vergleichbar – insgesamt bilden die Merkmale also ein absolut merkwürdiges Mosaik. Daraus resultiert ein markanter Merkmalswiderspruch: Nach den Schultermerkmalen ist *Baminornis* „fortschrittlicheren“ Vögeln zuzuordnen, während dieselbe Skelettpartie beim gleichaltrigen *Archaeopteryx* und den jüngeren (!) Confuciusornithiden (Unterkreide) „ursprünglicher“ ausgeprägt ist. Dagegen sind aufgrund der Handmerkmale alle jurassischen vogelartigen Gattungen einschließlich *Baminornis* mit den Theropoden gruppiert, die weit entfernt von den vogelartigen Formen eingeordnet werden (CHEN et al. 2025, 447).

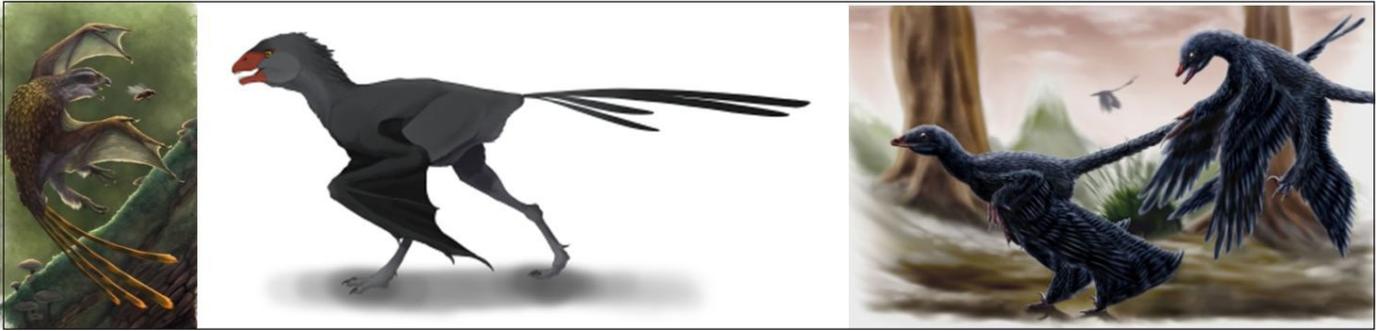
Auch das Vorhandensein eines Pygostyls führt zu weiteren Merkmalswidersprüchen. Das Pygostyl von *Baminornis* ist nach CHEN et al. (2025) „abgeleiteter“ (und damit vogelähnlicher) als das Pygostyl mancher Pygostylie aus der jüngeren Unterkreide (vgl. **Abb. 67**), da bei ersterem weniger Wirbel einbezogen sind. Aus evolutionstheoretischer Sicht wäre eine unabhängige (konvergente) Entstehung des Pygostyls bei *Baminornis* theoretisch denkbar – dabei muss dann eine konvergente Entstehung auch bei einigen Oviraptorosauriern, Therizinosauriern und Scansoriopterygiden angenommen werden, da dieses Merkmal auch dort unsystematisch

verteilt vorkommt (CHEN et al. 2025, 446). Die von CHEN et al. ins Spiel gebrachte Alternative, nämlich eine Rückentwicklung des Pygostyls zu einer langen Schwanzwirbelsäule wie bei *Jeholornis*, dürfte wegen des enormen Rückbaus und völlig unklarer Selektionsdrücke noch weniger glaubhaft sein.

Mit *Baminornis* werden somit keine vorhandenen Lücken zwischen bereits bekannten Gattungen geschlossen, sondern es tun sich große (!) neue Lücken für ein Evolutionsverständnis auf. Die Anzahl von Mosaikformen, die nicht widerspruchsfrei in eine Baumdarstellung gebracht werden können, nimmt mit *Baminornis* weiter zu.

### **Mehrfache Entstehung des aktiven Flugs im Dino-Vogel-Übergangsfeld und die Scansoriopterygidae<sup>54</sup>**

Vor nicht allzu langer Zeit galten flugtaugliche flächige Vogelfedern als Schlüsselmerkmal\* der Vögel; d. h. man ging von einer einmaligen Entstehung aus. Als Schlüsselmerkmale bezeichnet man komplexe Merkmale, die eine eindeutige Zuordnung zu einer bestimmten Gruppe ermöglichen. Doch mittlerweile erzwingt die Vielfalt der Mosaikformen die Annahme, dass die Flugfähigkeit mithilfe von Federn mindestens zweimal unabhängig entstanden ist – außer bei den Vögeln auch beim vierflügeligen *Microaptor* (**Abb. 68**, rechts), der zu den Dromaeosauriden gestellt wird. Legt man nämlich die vielen morphologischen Unterschiede unter den



geflügelten Paraves und den in Oberjura und Unterkreide überlieferten Vögeln zugrunde, folgt daraus evolutionstheoretisch, dass der aktive Flug nicht nur einmal, sondern in vielen verschiedenen Gruppen unabhängig entstanden ist (BRUSATTE 2017, 793<sup>55</sup>; WANG et al. 2019). Dies verdeutlicht auch ein neueres Cladogramm von PEI et al. (2020) (Abb. 69), wonach der aktive Flug mithilfe von Federn sogar viermal unabhängig entstanden sein könnte.

FOTH et al. stellen fest (2015, 28): „Neue Stammbaumanalysen der Raubdinosaurier (Theropoden) zeigen: Flügel mit asymmetrischen Schwungfedern entstanden im Verlauf der Evolution mehrmals.“ Und weiter (S. 33): „Wir vermuten allerdings, dass derartige Handschwingen mehrmals getrennt entstanden sind, denn andere Dromaeosaurier (*Sinornithosaurus*) und frühe Vertreter der Vogellinie (*Anchiornis*) besaßen immer noch die ursprünglichen symmetrischen Konturfedern an den Armen. Auf Grund der besseren aerodynamischen Eigenschaften des asymmetrischen Federtyps lässt sich weiterhin annehmen, dass sich folglich auch die Flugfähigkeit innerhalb der Pennaraptora mehrfach, wenigstens zweimal, unabhängig entwickelte – eine wichtige neue Erkenntnis“. Mit der Entdeckung von *Ambopteryx* (WANG et al. 2019; Abb. 50, Mitte) ist evolutionstheoretisch gesehen eine weitere unabhängige Linie flugfähiger Formen hinzugekommen (bzw. deren Existenz hat sich bestätigt). *Ambopteryx* wird zusammen mit *Yi qi* zur Theropodenfamilie der Scansoriopterygidae („Kletterflügler“) gestellt. Diese beiden Gattungen sind sehr ungewöhnlich, da sie neben einer haarartigen Körperbedeckung häutige, fledermausartig aussehende Flügel besaßen, mit denen sie aber vermutlich nur einen Gleitflug ausüben konnten.

### Paraves

Die Vögel und die mit ihnen evolutionstheoretisch nächstverwandten Gruppen – die Deinonychosaurier (Troodontidae und Dromaeosauridae) – werden als Paraves zusammengefasst. In einer aktuellen Überblicksarbeit über diese

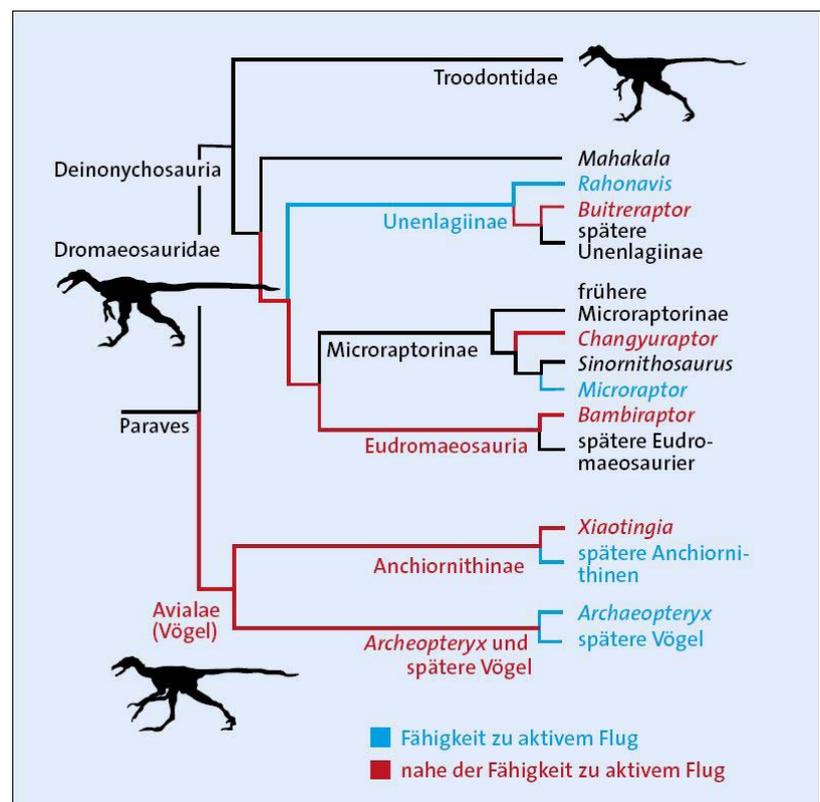
Gruppe stellen AGNOLIN et al. (2019) fest, dass ein Konsens über die phylogenetischen Beziehungen der Paraves längst nicht erreicht ist. Der evolutionäre Übergang zu den Vögeln sei wesentlich komplexer gewesen als bisher angenommen und weitgehend verdeckt durch die mosaikartige Verteilung anatomischer Merkmale im Theropoden-Stammbaum (AGNOLIN et al. 2019, 2). Daher sei das Wissen über die Schritte zum Erwerb anatomischer und verhaltensbiologischer Merkmale, die zum Ursprung des Vogelfluges beitragen, noch immer ungewiss und im Wandel begriffen, was im Gegensatz zu vielfachen anderslautenden Behauptungen steht. Die Autoren stellen weiter fest, dass sie keine klare Abfolge von evolutionären Neuerungen finden konnten.

### Gegenvögel, *Brevirostruavis*, *Cruralispennia*

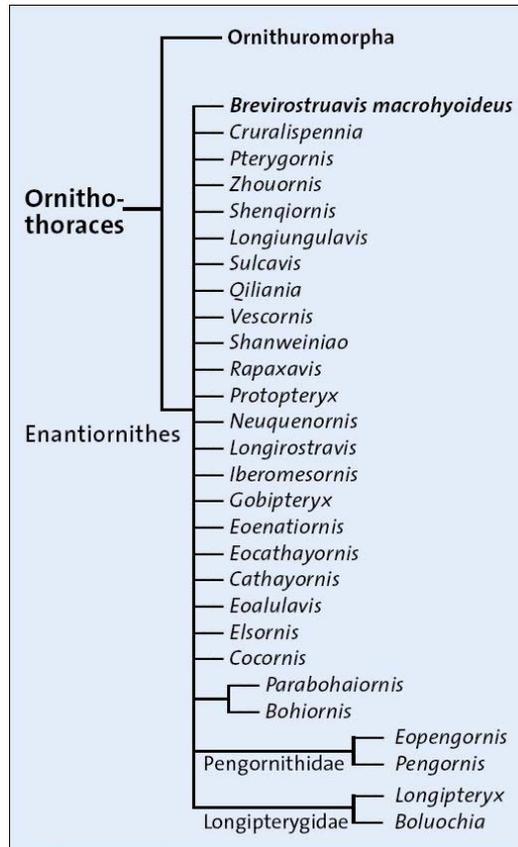
Die in der Kreide überlieferten Gegenvögel (Enantiornithes) bestanden aus über 50 Gattungen und waren weltweit verbreitet. Sie waren oft nur

**Abb. 68** *Yi qi* (links) und *Ambopteryx longibrachium* (Mitte), beide zu den Scansoriopterygidae gestellt, mit häutigen Flügeln, haarartiger Körperbedeckung und bandartigen Federn. Rechts der vierflügelige *Microraptor*, der zu den Dromaeosauriden gestellt wird. Die Flugfähigkeit der Scansoriopterygidae (vermutlich nur als Gleitflug) und von *Microraptor* muss nach phylogenetischen Rekonstruktionen unabhängig von der zu den kreidezeitlichen Vögeln führenden Linie entstanden sein. (*Yi*: Emily Willoughby, CC BY-SA 4.0; *Ambopteryx*: Audrey.m.horn, CC BY-SA 4.0; *Microraptor*: Durbed - <http://durbed.deviantart.com/art/Four-winged-thieves-341517949>, CC BY-SA 3.0)

**Abb. 69** Teil des Cladogramms von PEI et al. (2020). Die als aktive Flieger rekonstruierten Gattungen stehen auf verschiedenen Ästen des Cladogramms.



**Abb. 70** Phylogenetische Position von *Brevirostruavis macrohyoideus* im Konsensbaum der Enantiornithes nach der Analyse von Li et al. (2022). Der Konsensbaum fasst alle phylogenetischen Bäume zusammen. Weisen diese viele Merkmalswidersprüche auf, kommt es zu Polytomien (Vielfachverzweigungen).



spatzengroß und erreichten Größen bis 30 cm. JUNKER (2022) fasst einige Kennzeichen der Gegenvögel zusammen (Literaturbelege dort): Die Knochen haben im Vergleich mit anderen Vögeln ein einzigartiges Muster in ihrer Gewebestruktur; sie zeigen zyklische Pausen beim Knochenwachstum – ein Muster, das weder bei heutigen Vögeln noch bei den mutmaßlichen Vorläufern der Gegenvögel vorkommt. Im Schädelbereich waren einige „primitive“ Merkmale ausgebildet, z. B. weniger Knochenverwachsungen oder ein ungegabelter Unterkieferknochen. Auch im Fußbereich sind die Knochenverwachsungen meist geringer. Die meisten Gegenvögel waren bezahnt, z.T. war die Anzahl der Zähne reduziert; wenige waren ganz unbezahnt. Ihre Zähne sind nicht gezackt und haben eine eingeschnürte Basis. Die Gegenvögel besaßen einen langen, fleischigen Schwanz mit einem verlängerten Pygostyl. Eine Besonderheit ist auch, dass der sogenannte Dreiknochenkanal<sup>56</sup> anders geformt ist als bei modernen Vögeln. Die Flugfähigkeiten der Gegenvögel gelten als vergleichbar denen heutiger Vögel und es sind sehr verschiedene Flugstile sowie Flügel- und Beinformen in einer den heutigen Vögeln vergleichbaren Vielfalt ausgebildet, ebenso sind verschiedene ökologische und morphologische Typen bekannt. Die Größe der Arm- und Handschwingen war heutigen Taxa vergleichbar, auch ein Daumenfittich war ausgebildet.

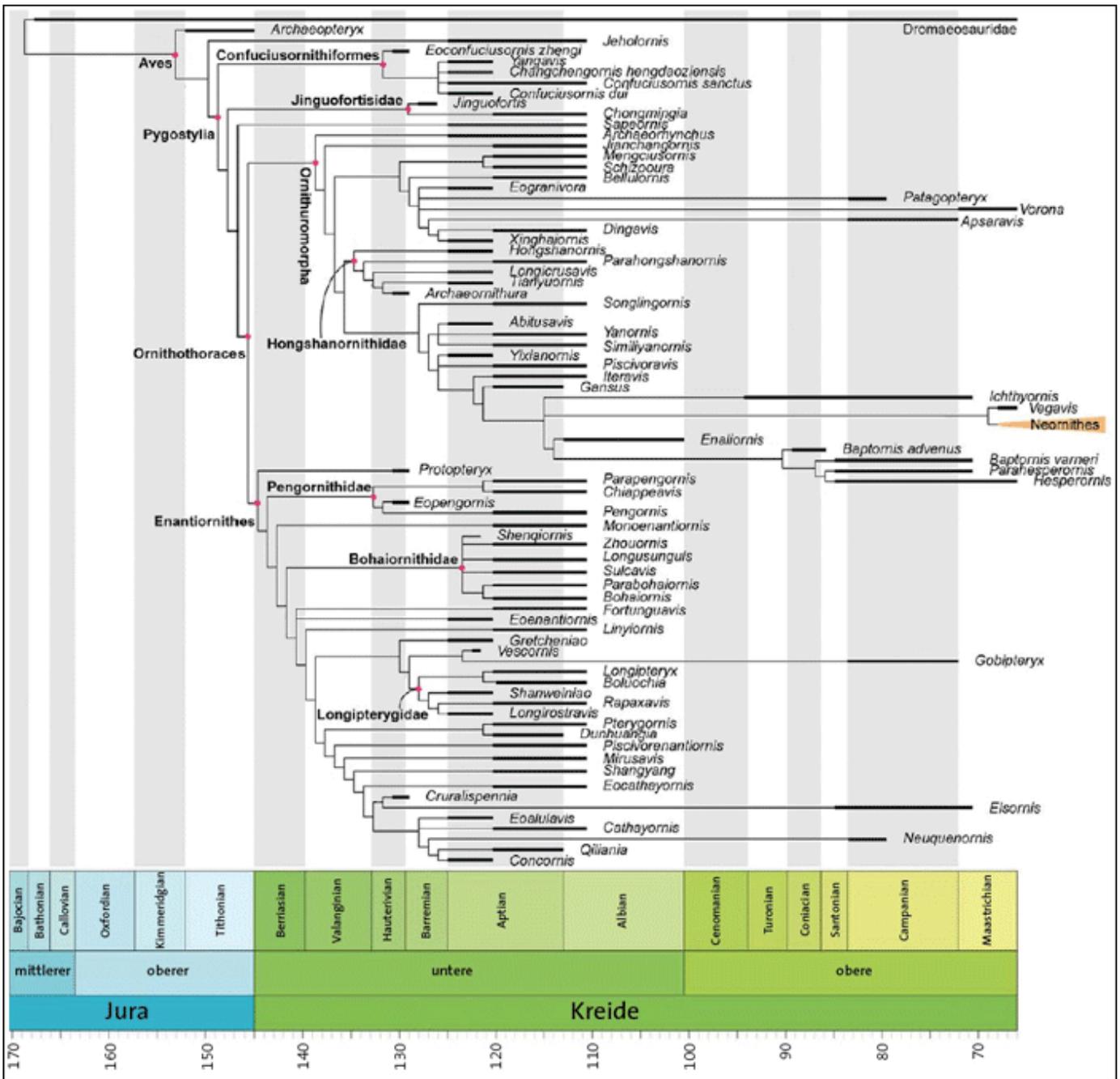
Die evolutionären Beziehungen zwischen

den Taxa der Gegenvögel sind wenig geklärt und kaum verstanden (WALKER & DYKE 2009, 17). In einem neueren Cladogramm (Abb. 70) sind fast alle Knotenpunkte in einer Polytomie zusammengefallen – eine Auswirkung des verbreiteten Vorkommens von Merkmalswidersprüchen bzw. verschiedenen Mosaikformen, die in der Baumdarstellung als Konvergenzen erscheinen (O’CONNOR et al. 2017, 52; LI et al. 2022). Zudem sind gerade einige der geologisch ältesten Gattungen „abgeleitet“ („höherentwickelt“) und stehen in einem relativ aktuellen Cladogramm von WANG et al. (2021) ziemlich tief eingeschachtelt (also weit oben) (Abb. 71).

**Brevirostruavis.** Neue Funde vergrößern in der Regel die Vernetztheit der Merkmalskombinationen statt zu mehr Klarheit über Abstammungsverhältnisse zu führen. Ein typisches Beispiel dafür ist der im Jahr 2022 beschriebene *Brevirostruavis macrohyoideus* (Abb. 72). Diese neu entdeckte Art weist Merkmale des Kieifers auf, die den Besitz einer langen Zunge nahelegen, und lebte angesichts langer Krallen wahrscheinlich in Bäumen (LI et al. 2022). Die Namensgebung ist durch eine ungewöhnliche Kombination von Merkmalen im gut erhaltenen Schädelbereich motiviert, die bisher bei keiner anderen lebenden oder ausgestorbenen Vogelart bekannt war: einerseits eine auffallend kurze schnabelartige Schnauze mit kleinen Zähnchen, andererseits ein extrem langer Zungenbeinapparat, der kaum kürzer als der Schädel ist. Ein solch langer Zungenbeinapparat kommt konvergent bei heutigen Vögeln vor, die eine lange Zunge besitzen, nämlich bei Spechten und Kolibris. Die Wissenschaftler schließen daraus, dass auch *Brevirostruavis* eine lange, herausstreckbare Zunge besaß, auch wenn sein kurzer Schnabel dazu nicht passend erscheint, und er sich dementsprechend wahrscheinlich auf spezialisierte Weise ernährte.

Die Forscher analysierten auch die evolutionäre Position von *Brevirostruavis* und fanden heraus, dass *Brevirostruavis* zu keiner der Hauptgruppen der Gegenvögel passt. Erneut zeigt sich, dass das Cladogramm der Gegenvögel wegen vieler Konvergenzen kaum in interne Verwandtschaftsgruppen unterteilt werden kann und eine ausgeprägte Vielfachverzweigung (Polytomie) bildet (LI et al. 2022, 6, Abb. 70). Zu den Konvergenzen gehört auch die Verlängerung des Zungenbeinapparats, die unter den Gegenvogel-Arten ebenfalls bei *Sulcavis* vorkommt (LI et al. 2021, 2).

**Cruralispennia.** Ein weiteres Beispiel für die Zunahme der Vernetztheit durch neue Funde ist der Gegenvogel *Cruralispennia multidontia* aus der Huajiyang-Formation Nordwestchinas



(Unterkreide, 131 Mrj; WANG et al. 2017). Den Gattungsnamen erhielt *Cruralispennia* aufgrund ihrer ungewöhnlich befiederten Beine (crus = Schenkel, pennae = Federn). Obwohl die Gattungen zu den stratigrafisch ältesten bekannten Gegenvögeln gehört, steht sie nach phylogenetischen Analysen nicht im Bereich der Basis der Gruppe, sondern tief eingeschachtelt weit oben im Cladogramm, was nach Auffassung der Bearbeiter „unerwartet“ ist und eine „stratigraphisch-phylogenetische Diskrepanz“ bedeutet (WANG et al. 2017, 1, 7).

Besonders überraschend ist der Besitz eines pflugförmigen Pygostyls, dessen Form nicht für die Gegenvögel, sondern für die andere Großgruppe der kretazischen Vögel, die Ornithurae, typisch ist (Gegenvögel haben sonst ein längliches Pygostyl). WANG et al. nehmen an, dass

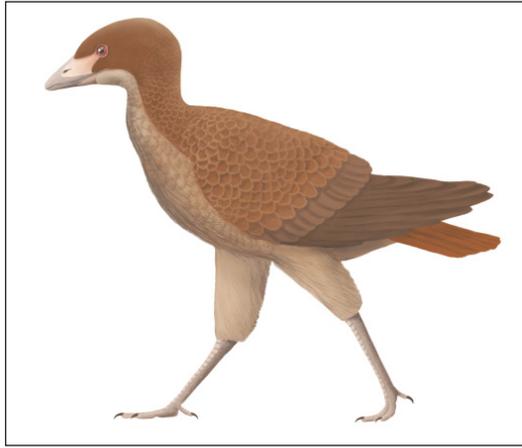
es konvergent zu den Ornithurae entstanden ist, was die homoplastische Natur der frühen Vogelevolution aufzeige. Ebenfalls bisher nicht bekannt unter den Gegenvögeln der Unterkreide war die Ausbildung eines extrem schlanken Coracoids (Rabenbein); bisher war diese Form des



**Abb. 71** Cladogramm der in der geologischen Formation der Kreide überlieferten fossilen Vogelgattungen mit Darstellung (Balken), in welchen Stufen sie gefunden wurden. Die Zahlen am unteren Ende geben Millionen radiometrische Jahre an. (Nach WANG et al. 2021; mit freundlicher Genehmigung)

**Abb. 72** Rekonstruktion von *Brevirostravis macrohoyoideus*. (TinyLongwing CC BY-SA 4.0)

**Abb. 73** Rekonstruktion von *Asteriornis*. (BipedalSarcopterygian201.3, CC BY-SA 4.0)



Coracoids nur bei Formen aus der Oberkreide bekannt. Übergangsformen zwischen Formen mit Fiederschwanz und den Pygostylia sind nicht bekannt (WANG et al. 2017, 8).

Auffällig ist schließlich der Besitz von 14 Zähnen auf dem Dentale, was den Artnamen *C. multidentata* („vielzähmig“) motiviert hat. Fast alle Gegenvögel besitzen weniger Zähne. Histologische Befunde an den Knochen deuten darauf hin, dass *Cruralispennia* schnell wuchs und vermutlich binnen eines Jahres ausgewachsen war; für die Gegenvögel ein weiteres ungewöhnliches, als abgeleitet interpretiertes Merkmal. Insgesamt handelt es sich auch bei *Cruralispennia* um eine ausgeprägte Mosaikform.

### **Asteriornis**

Von *Asteriornis* (obere Kreide) wurden ein nahezu vollständiger, dreidimensional erhaltener Schädel und einige postkraniale Elemente gefunden (FIELD et al. 2020). *Asteriornis* weist eine bisher nicht dokumentierte Kombination von galliformen („landvögelartigen“) und anseriformen („wasservögelartigen“) Merkmalen auf. „Der Scan enthüllte einen vollständigen Schädel, der wie ein moderner Vogel aussah. Die Knochen im oberen und hinteren Teil des Kopfes ähneln denen moderner Enten, während das Gesicht und der Schnabel nicht verschmolzene Knochen aufweisen, wie sie bei den heutigen Hühnern und Truthähnen zu finden sind“ (VOGEL 2020, der den Fund als „turducken“ bezeichnet). Ein außerdem erhaltener Beinknochen deutet darauf hin, dass er für seine Kopfgröße lange Beine hatte, weshalb die Forscher darauf schließen, dass es sich um einen kleinen Küstenvogel handelte.

Eine solche Merkmalskombination entspricht nicht einer primitiven Vorform, die als Bindeglied interpretiert werden könnte, sondern stellt ein Mosaik<sup>57</sup> aus verschiedenen Gruppen dar, weshalb die stammesgeschichtliche Einordnung kontrovers ist (TORRES et al. 2025, 146; vgl. **Abb. 73**).<sup>58</sup>

Sein gleichzeitiges Vorkommen mit einem zuvor gemeldeten *Ichthyornis*-ähnlichen Taxon vom selben Fundort liefert den direkten Beweis für das gemeinsame Vorkommen von sogenannten („modernen“) Kronenvögeln\* und („primitiven“) Stammvögeln (FIELD et al. 2020, 397).

## **Säugetiere**

### **Gehörknöchelchen der Säugetiere<sup>59</sup>**

Anhand des charakteristischen Kiefergelenkes, der Mittelohrknochen und anderer Schlüsselmerkmale der Säugetiere sollte es – so die über viele Jahrzehnte herrschende Überzeugung – immer möglich sein, auch Fossilien ausgestorbener Wirbeltiere systematisch entweder den Reptilien oder den Säugetieren zuzuordnen und deren Evolution zuverlässig nachzuvollziehen. Doch auch hier stören neue Fossilfunde das zuvor klare Bild. Dadurch können sowohl die drei charakteristischen Gehörknöchelchen als auch das sekundäre Kiefergelenk nicht mehr als exklusives Merkmal von Säugetieren gerechnet werden.

Die drei Gehörknöchelchen Hammer (Malleus), Amboss (Incus) und Steigbügel (Stapes) leiten im Mittelohr der Säugetiere die Schwingungen des Trommelfells zum ovalen Fenster des Innenohrs (**Abb. 74**). Dabei werden niedrige Drücke und hohe Auslenkungen am Trommelfell in hohe Drücke und niedrige Auslenkungen am ovalen Fenster umgesetzt. Diese drei Gehörknöchelchen galten lange als ein charakteristisches Merkmal (Schlüsselmerkmal) aller Säugetiere, d. h. Fossilien ausgestorbener Wirbeltiere sollten anhand dieses Merkmals eindeutig Säugetieren zuzuordnen sein. Nach evolutionstheoretischen Vorstellungen leiten sich zwei von ihnen von Knochen her, die bei Reptilien das Kiefergelenk bilden (Quadratum und Artikulare). Alle drei heutigen Untergruppen der Säugetiere – die Kloakentiere (Monotremata), Beuteltiere (Marsupialia) und Plazentatiere (Placentalia) – besitzen diese charakteristischen Knöchelchen.

Die hypothetische Umbildung erfordert als Hauptschritte die Entstehung eines „sekundären“ Squamoso-Dental-Gelenks (**Abb. 76**), die Ablösung des Artikulare vom Unterkiefer und des Quadratum vom Schädel und ihre Verlagerung ins Mittelohr mit Etablierung als Hammer und Amboss. Außerdem muss sich das Angulare aus dem Unterkiefer lösen, um als tympanischer Knochen, der das Trommelfell hält, mit dem Schädel zu verwachsen. Zusätzlich müssen zahlreiche weitere knöcherne, knorpelige, bindegewebige, muskuläre und nervale Veränderungen parallel mit diesem Umwandlungsprozess ein-

hergehen. Kein Wunder also, dass eine mehrfache unabhängige Bildung des säugertypischen Mittelohrs als extrem unwahrscheinlich galt und dass es daher als deutlich abgegrenztes Schlüsselmerkmal der Säugetiere betrachtet wurde. Der Bau des Säuger-Mittelohrs ist so komplex und einzigartig, dass einige Forscher die Ablösung der Mittelohrknochen vom Kiefer sogar als wichtigstes abgeleitetes Merkmal (Synapomorphie) der heutigen Säugetiere betrachten (MARTIN & LUO 2005, 861).

Ein von RICH et al. (2005) beschriebenes Fossil, ein Unterkiefer des kürzlich entdeckten, bisher ältesten bekannten Kloakentiers *Teinolophos trusleri* (obere Unterkreide; 115 MrJ) ist jedoch ähnlich gebaut wie reptilische Formen. Es zeigt deutliche Hinweise darauf, dass *Teinolophos* noch weitere Unterkieferknochen besaß – erkennbar an entsprechenden Ansatzflächen (Facetten) an der Innenseite des Dentale. Daraus kann auf das Vorhandensein der reptilischen Unterkieferknochen Angulare, Artikulare und Praeartikulare geschlossen werden. Praeartikulare und Artikulare sind bei den Säugern zum Hammer verschmolzen. Gleichzeitig lebende Säugetiere besaßen den (oben beschriebenen) typischen Säugertierbau von Kiefergelenk und Mittelohr.

Da die heutigen Kloakentiere (mit drei Gehörknöchelchen) aus ähnlichen Formen wie *Teinolophos* hervorgegangen sein sollen, muss also aufgrund dieses Fundes geschlossen werden, dass die Mittelohrknochen zweimal unabhängig voneinander bei den Säugetieren entstanden sind – in der Gruppe der Theria (Beuteltiere und Plazentatiere) vor ca. 215–225 MrJ (Obertrias) und etwa 100 MrJ später in der Gruppe der Kloakentiere (Abb. 75). Zuvor war man der Auffassung, dass die Auswanderung der Gehörknöchelchen aus dem reptilischen Kiefergelenk vor der Aufspaltung in Kloaken-, Beutel- und Säugetiere erfolgte. Die Mittelohrknochen Hammer, Amboss und Steigbügel verlieren damit nach RICH et al. (2005) ihre Bedeutung als charakteristisches Kennzeichen der Säugetiere. Konvergenz eines Schlüsselmerk-

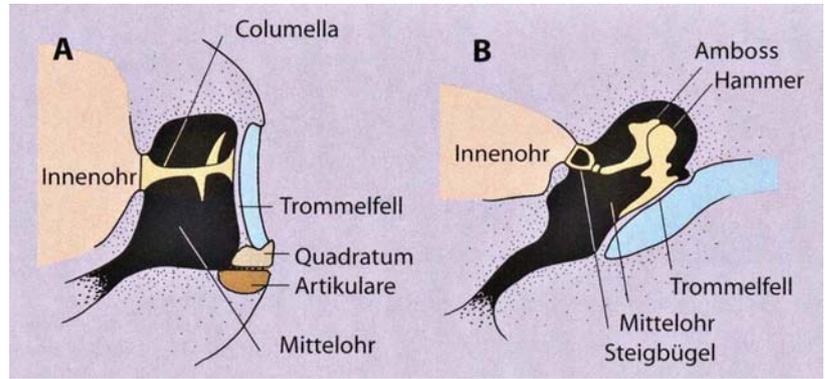


Abb. 74 Schematische Schnitte durch die Ohrregion eines Reptils (A) und eines Säugers (B). (Nach PORTMANN 1976)

mals: das ist ein Vorgang, den Biologen bisher höchstwahrscheinlich ausgeschlossen hätten. Die an sich schon unwahrscheinliche Umbildung von Kiefergelenkknochen muss also mindestens zweimal, nach MARTIN & LUO (2005, 862) sogar mindestens dreimal, unabhängig erfolgt sein. MARTIN & LUO weisen darauf hin, dass auch viele andere komplexe Merkmale des Schädels der Säugetiere konvergent aufgetreten sind und somit in vernetzter Verteilung anzutreffen sind.

### Sekundäres Kiefergelenk der Säugetiere

Säugetiere haben das oben bereits erwähnte sekundäre Kiefergelenk (Squamoso-Dental-Gelenk), das von der Spitze des Dentale und einem Teil des Schläfenbeins (Squamosum) gebildet wird (Abb. 76). Die Bezeichnung „sekundär“ rührt daher, dass Säugetiere evolutionär aus reptilienähnlichen Vorfahren abgeleitet werden, deren „primäres“ Kiefergelenk aus Quadratum (einem Schädelknochen) und dem Artikulare (einem Unterkieferknochen) gebildet wird (vgl. Abb. 74). Das Squamoso-Dental-Gelenk galt bis vor kurzem als weiteres Schlüsselmerkmal der Säugetiere. Zwei jüngst neuentdeckte Schädel zweier früher Säugetiere (Mammaliaformes) mit einem Alter von 225 MrJ namens *Brasilodon* und *Riograndia* zwingen jedoch auch bei diesem markanten Merkmal zum Umdenken; es muss aufgrund der Verteilung im aktuellen Cladogramm (Abb. 77) nun ebenfalls als konvergent

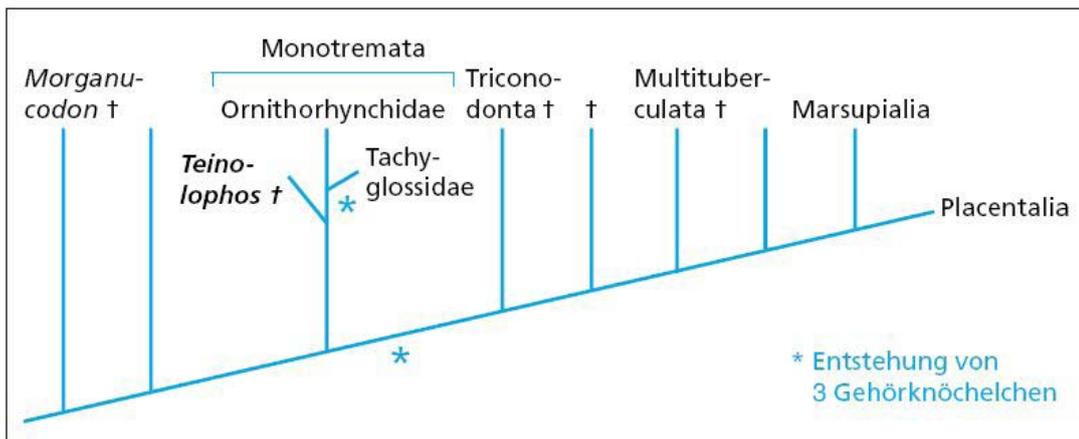
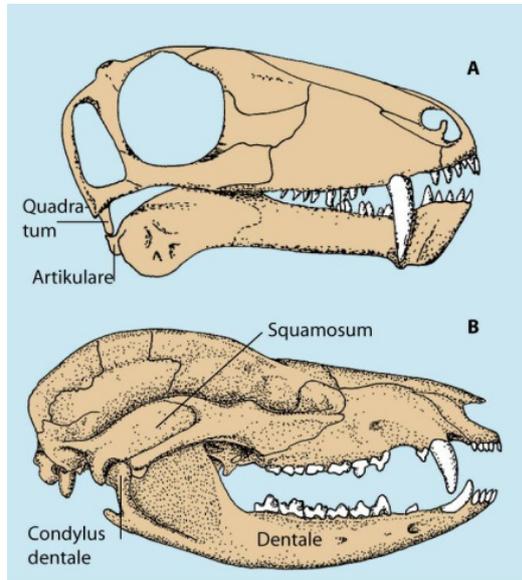


Abb. 75 Phylogenetische Position von *Teinolophos*. Diese Position erfordert die mindestens zweimalige Entstehung der Säuger-Gehörknöchelchen (Sterne). (Nach RICH et al. 2005)

**Abb. 76** Reptilientypisches Kiefergelenk zwischen Quadratum (Schädelknochen) und Artikulare (Unterkieferknochen) bei einem Therapsiden. **B** Säugerkiefergelenk zwischen Squamosum (Schädelknochen) und Dentale (Unterkieferknochen) bei einem Beuteltier. (Aus JUNKER & SCHERER 2013 nach CARROLL 1988)



entstanden interpretiert werden (RAWSON et al. 2024; LUO 2024; zusammenfassend: ULLRICH 2025).

*Brasilodon* aus der Obertrias wird als der nächste Cynodonten-Verwandte der frühen Säugetiere interpretiert und ihm fehlt ein Squamoso-Dental-Gelenk. Stattdessen bildet sich ein primäres Kiefergelenk wie bei Reptilien. Dagegen besitzt *Riograndia*, welcher ebenfalls aus der Obertrias stammt, ein Squamoso-Dental-Gelenk mit einer Form, die zwischen frühen Säugetieren und nicht-säugerähnlichen Cynodonten liegt. *Riograndia* hat außerdem auch ein Quadrato-Artikular-Gelenk. *Riograndia* ist nach phylogenetischen Analysen weiter von den frühen Säugetieren entfernt als *Brasilodon*; somit

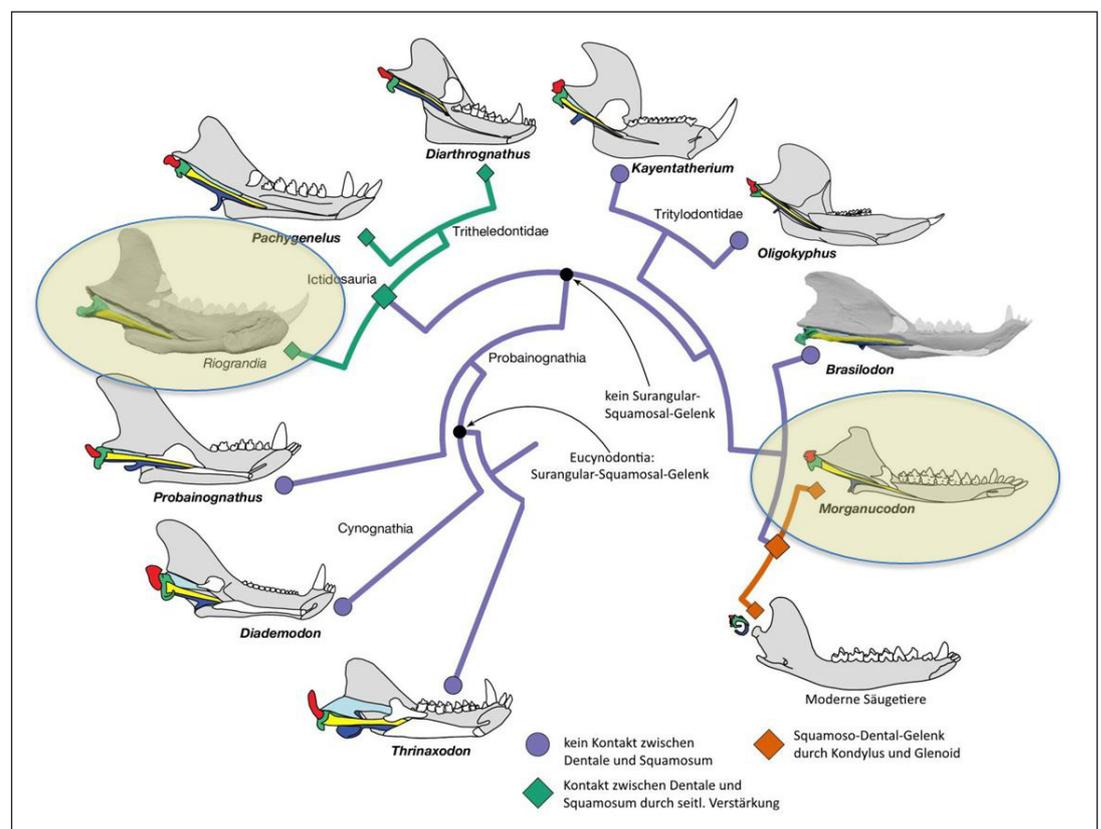
könnte sich das säugetierähnliche Squamoso-Dental-Gelenk bei *Riograndia* unabhängig entwickelt haben vom Squamoso-Dental-Gelenk der Säugetiere. Heute lebende Säugetiere haben *nur* das Squamoso-Dental-Gelenk.

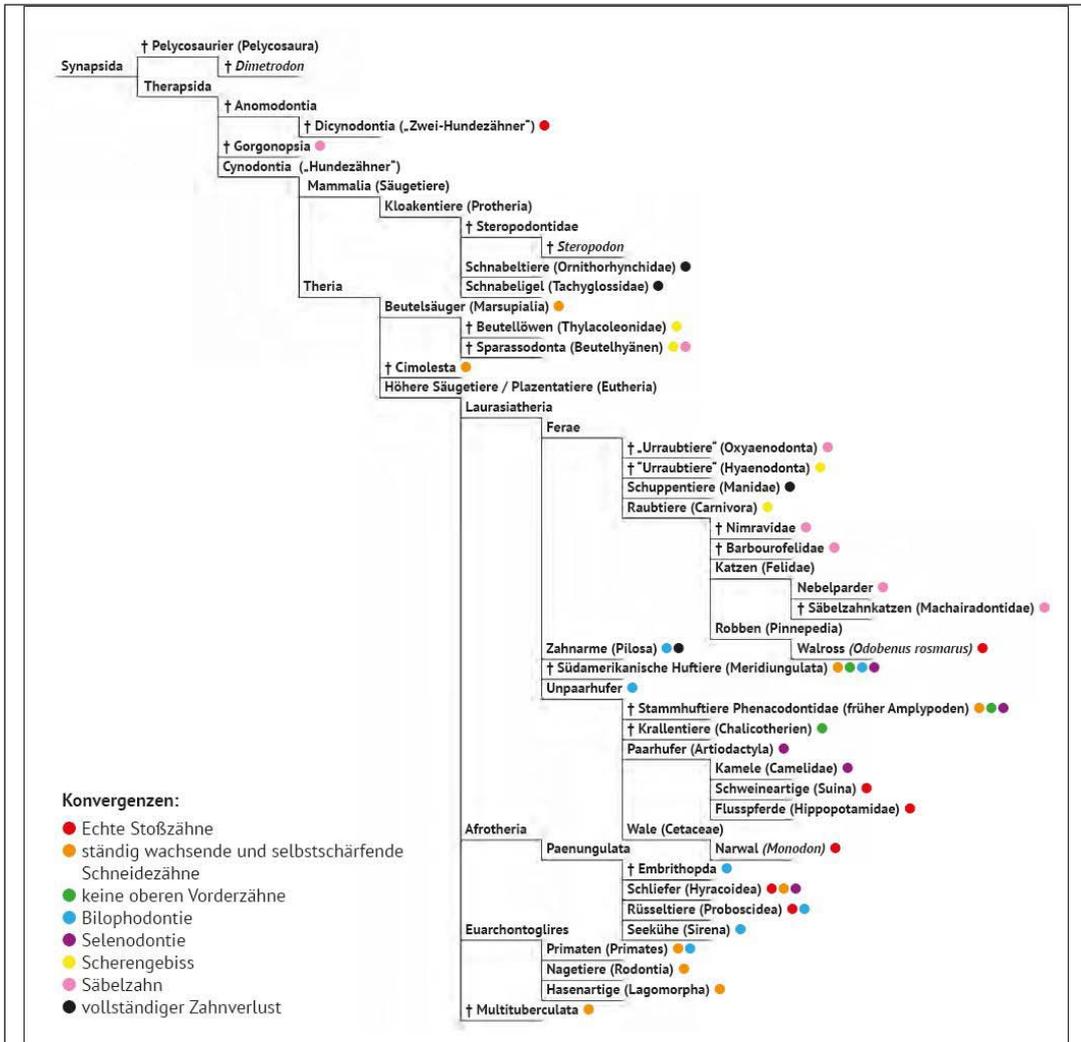
Für LUO (2024) ergibt sich aus der neuen Situation aus evolutionärer Perspektive, dass die früheste Entwicklung des Kiefergelenks bei Säugetieren kein Beispiel mehr für die Evolution eines Merkmals von großer evolutionärer Bedeutung (Schlüsselmerkmal) ist, das in einer linearen Reihe von additiven Schritten einmalig entstanden wäre.

### Zahntypen bei Säugetieren

Inkongruente Merkmalsverteilungen finden sich auch bei verschiedenen Merkmalen von Zähnen bei Säugetieren (SCHOLL 2022b; **Abb. 78**). SCHOLL berichtet über eine Studie von WHITNEY et al. (2021), wonach echte Stoßzähne überraschenderweise nicht nur innerhalb der modernen Säugetiere (wie z. B. bei Elefanten), sondern auch innerhalb der ausgestorbenen Dicynodontia („Zwei-Hundezähler“) mehrfach unabhängig vorkommen. Die namensgebenden und typischen „Stoßzähne“ der Dicynodontia sind demnach keine einheitlichen echten Stoßzähne, sondern ganz verschiedene Zahnformen, die eine vielfache parallele Entstehung erfordern. Auch viele andere Zahnmerkmale innerhalb der Säugetiere machen in einem evolutionären Kontext eine Annahme vielfacher Konvergenzen

**Abb. 77** Konvergente Evolution des Kiefergelenks zwischen Zahn- und Schuppenbein bei Cynodontiern. Die Farbe der Äste gibt die vermutete Beziehung zwischen Dentale und Squamosum (Zahn-/Schuppenbein) im gesamten Stammbaum an. (Nach RAWSON et al. 2024, CC BY 4.0, <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)





**Abb. 78** Überblickartige Darstellung einiger Taxa von Synapsiden mit ausgewählten konvergenten Zahnmerkmalen (orientiert an einer möglichen systematischen Einordnung nach FOLEY et al. 2016). Die Zahnmerkmale widersetzen sich deutlich einer klaren evolutionären Einordnung. (Aus SCHOLL 2022b)

notwendig. Dies ist besonders problematisch, da Zahnmerkmale in der evolutionären Stammbaumrekonstruktion oft als Kriterien für die taxonomische Einordnung von Säugerfossilien verwendet werden.

### Miozäne Menschenaffen

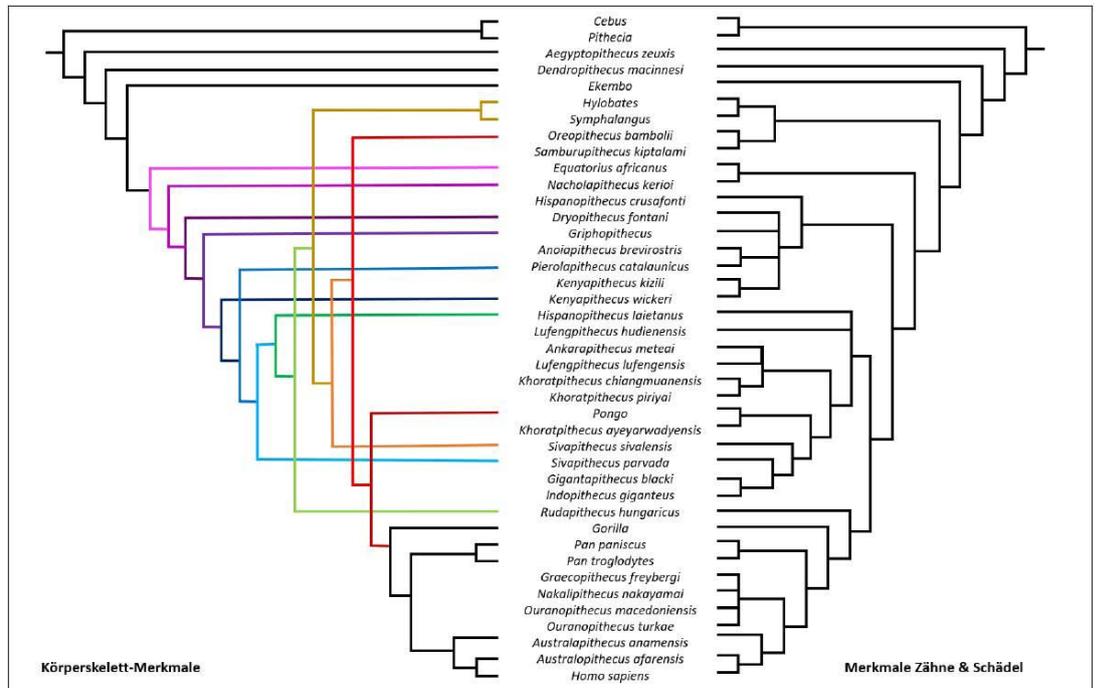
Ein ausgeprägtes Netzwerk von Ähnlichkeitsbeziehungen offenbart auch der Fossilbericht der Menschenaffen aus dem Miozän (zwei Gattungen in **Abb. 79**). Eine Überblicksstudie von ALMÉCJA et al. (2021) fasst den Forschungsstand der evolutionären Einordnung der fossilen Menschenaffen zusammen (vgl. dazu die Darstellung von SCHOLL 2022a). Dabei zeigt sich, dass die Herkunft der Menschenaffen nicht nur ungeklärt bleibt, sondern durch neue Fossilfunde auch noch unübersichtlicher geworden ist. Über die Einordnung der miozänen Menschenaffen gibt es bisher keinen Konsens, unter anderem, weil die Datengrundlage die Deutungen massiv erschwert: Es gibt oft nur sehr fragmentarische Fossilfunde mit evolutionär nicht widerspruchsfrei aufzulösenden Merkmalsmosaik, die zur Annahme häufiger paralleler Evolutions-

ereignisse (Konvergenzen) zwingen. Es besteht unter den Wissenschaftlern kein Konsens über die Reihenfolge der Merkmalsänderungen, die in einer postulierten Evolutionsgeschichte von fossilen Menschenaffen zu heutigen Menschenaffen und Menschen stattgefunden haben müssten (vgl. **Abb. 80**). Die Arbeit von ALMÉCJA et al. (2021) und andere neuere Studien zeigen deutlich: Bis heute besteht ein „totales Chaos“ bei der vermuteten evolutionären Entstehungsgeschichte von Menschenaffen und Menschen, wie Studienautor Sergio ALMÉCJA selbst in einer Pressemitteilung des *American Museum of Natural History* konstatierte. Es gebe keinerlei Konsens (*ScienceDaily*, <https://www.sciencedaily.com/releases/2021/05/210506142133.htm>).<sup>60</sup>

**Abb. 79** Die evolutionäre Einordnung der Affen des unteren und mittleren Miozäns in Afrika ist umstritten: Skelett von *Ekembo nyanzae* und Kiefer von *Morotopithecus bishopi* aus dem unteren Miozän (Wikimedia: Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0)



**Abb. 80** PUGH (2022, Fig. 5) hat hunderte Merkmale untersucht, um damit die Verwandtschaftsverhältnisse der miozänen Affen zu erhellen. Allerdings unterscheiden sich die Cladogramme deutlich, wenn man einerseits die Merkmale des Körperskeletts (links) und andererseits die Merkmale der Zähne und des Schädels zugrunde legt (rechts). Die farbigen Linien auf der linken Seite zeigen Abweichungen des Körperskeletts von den Zahn- und Schädelmerkmalen. (Aus SCHOLL 2022, Darstellung basierend auf PUGH 2022, Fig. 5).



## Allgemeine Schlussfolgerungen und Kommentare

Fossilien, die aus geologischen Epochen stammen, in denen größere evolutionäre Übergänge erfolgt sein sollen, weisen oft keine intermediäre Merkmalsausprägung auf, sondern sind ein „Mischmasch definierender Merkmale vieler verschiedener Gruppen“ (SHUBIN 1998). SHUBIN spricht von einem „cut and paste“ und meint, dass die Situation, wonach die Entdeckung eines Fossils die phylogenetische Rekonstruktion eher erschwert als erleichtert habe, in jüngerer Zeit mehrmals in der Wirbeltierevolution aufgetreten sei. Wie weiter oben erwähnt spricht CONWAY MORRIS (2009, 1321) sogar von einem „Leitmotiv“ bei Übergängen, nämlich die „unerwartete Mischung“ aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen. Eine an der Basis eines evolutionären Übergangs stehende Form sollte aber nicht ein Merkmalsmosaik von teils abgeleiteten Merkmalen verschiedener Gruppen aufweisen, sondern in möglichst vielen Merkmalen unspezialisiert sein.

Eine Konsequenz aus dieser Situation ist, dass die betreffenden Mosaikformen keine widerspruchsfreie Einordnung in Stammbaumschemata erlauben. Regelmäßig muss angenommen werden, dass Kladen-definierende Merkmale, sogar Schlüsselmerkmale, mehrfach unabhängig entstanden sind. Es sei an flugtaugliche Federn, an die Eroberungen des Landes bei Wirbeltieren, an die Gehörknöchelchen und das sekundäre Kiefergelenk bei Säugetieren erinnert, um nur einige prominente Beispiele zu erwähnen. Die vorstehende Liste von Beispielen hat gezeigt, dass bei zahlreichen hochrangigen Merkmalen

aufgrund ihrer Verteilung im System der Lebewesen eine mehrfache unabhängige Entstehung angenommen werden muss – eine Konsequenz, die evolutionstheoretisch unerwartet ist.

In allen diesen Fällen könnte man fragen: Über welche Linie soll die weitere Evolution jeweils verlaufen sein? Entschieden wird die Frage normalerweise nach cladistischen Regeln, insbesondere nach dem Sparsamkeitsprinzip. Schließlich würde die Cladistik ohne die Annahme, dass Konvergenzen unwahrscheinlicher sind als Homologien, ihre Basis verlieren. Gemeinsame Merkmale wären dann kein Indiz für gemeinsame Vorfahren. Auf dieses Problem spielt SHUBIN (1998) an, wenn er fragt: „Wenn unabhängige Evolution von Schlüsselmerkmalen verbreitet ist, wie soll Phylogenese dann rekonstruiert werden?“ Die Orientierung an gemeinsamen abgeleiteten Merkmalen (Synapomorphien) könnte in die Irre führen.

**Wenn Bauplanähnlichkeiten kein sicherer Indikator für Evolution sind, geht einer der Pfeiler für die Begründungen einer „Stammesgeschichte als Tatsache“ und der Methodik des Cladismus verloren.**

ARENDET (2011) weist in einem Kommentar darauf hin, dass die methodische Stärke der Cladistik gleichzeitig große Probleme erzeugt: eine Inkonsistenz von Ergebnissen von verschiedenen methodischen Ansätzen der Phylogeneseforschung. Die molekularen Verwandtschaften führen schon fast regelmäßig zu Umgruppierungen bisher anerkannter Verwandtschaftsverhältnisse, die auf der morphologischen Ebene (wie auch

auf der molekularen Ebene) die Annahme erzwingen, dass Vorfahren (relativ) komplex waren und Merkmale häufig verloren gingen. Wenn verschiedene Methoden immer wieder zu widersprüchlichen Ergebnissen führen, könnte dies ein Indiz auf ein grundsätzliches nicht erkanntes Problem sein. So bestätigt das Beispiel der Evolution der Ringelwürmer (s. S. 18f.) „die allgemeine Idee des häufigen und unabhängigen Verlusts von Merkmalen während der Evolution der Tiere“ (ARENDE 2011, 44).

Die Annahme einer *Verlustevolution* wirft zum einen aber die Frage auf, wie sich die komplexeren Vorfahren entwickeln konnten. Die Merkmale, die verloren gegangen sein sollen, müssen schließlich zuvor erst einmal entstanden sein – und daher selektive Vorteile geboten haben. Außerdem muss es Ursachen geben, die zum Verlust geführt haben. Zum anderen stellen sich die unerwarteten Merkmalsverteilungen in einer nicht-evolutionären Perspektive in einem anderen Licht dar: Wenn Merkmale im Prinzip frei kombinierbar sind, sind „unpassende“ Merkmalskonstellationen verständlich und die Frage nach den Gründen eines Verlustes stellt sich in diesem Kontext nicht.

DONOGHUE & PURNELL (2009, 204) schreiben zum Ursprung der Wirbeltiere unter Berufung auf das Buch „Before the backbone: views on the origin of the vertebrates“ von Henry GEE, dass in den letzten anderthalb Jahrhunderten fast jede große heute lebende Tiergruppe als Vorfahre der Wirbeltiere vorgeschlagen wurde.<sup>61</sup> Das lässt sich nur durch eine ausgeprägt inkongruente Merkmalsverteilung und Merkmalsvernetzung erklären. Eine Klärung wird in neuerer Zeit durch molekulare Sequenzdaten versucht, nachdem die vorherigen Versuche, die Beziehungen zwischen den Tiergruppen zu entschlüsseln, keinen Konsens erzielten.<sup>62</sup>

Laut ERWIN et al. (1997, 126) sahen noch gegen Ende der 1980er-Jahre viele Wirbellosen-Spezialisten die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen als unlösbares Dilemma an. Sie schreiben weiter (S. 128), dass eine umfassende Zusammenfassung aus dem Jahr 1990 zu dem Schluss kam, dass die Beziehungen zwischen den meisten höheren Tiergruppen völlig unaufgeklärt waren.<sup>63</sup> Angesichts der Tatsache, dass eine allgemeine Evolution aller Arten in der Fachwelt längst unbestritten war, ist diese Feststellung erstaunlich. GILBERT (2003, 752) verweist jedoch darauf, dass bessere Methoden, DNA-Unterschiede auszuwerten, neue Daten von Gensequenzen konservierter regulatorischer Gene wie Hox-Gene sowie morphologische Hinweise gezeigt hätten, dass manche Strukturen doch näher verwandt seien als bisher gedacht, und schließlich hätten neue Compu-

tertechniken, um mit großen Datenmengen umzugehen, zu einem breiteren Konsens über die allgemeine Form eines Stammbaums des Lebens geführt. Man könnte also meinen, dass molekulare Studien den Stammbaum „retten“, doch das trifft allgemein keineswegs zu. Denn vielfach widersprechen molekulare Daten sicher geglaubten Abstammungsbeziehungen, anstatt unsichere aufzuklären. So schreiben RICHTER & SUDHAUS (2004, 6) in einer Übersichtsarbeit über Verwandtschaftsverhältnisse verschiedener Tiergruppen:<sup>64</sup> „Die Verwirrung hält bis heute an. Molekular-systematische und morphologische Analysen kommen zu unterschiedlichen Ergebnissen oder aber die molekularen Analysen widersprechen einander genauso, wie das auch bei unterschiedlichen morphologischen Analysen der Fall ist. Auch die Kombination morphologischer und molekularer Daten in einem einheitlichen Datensatz hat in den meisten Fällen noch nicht zu wirklich überzeugenden Verwandtschaftshypothesen geführt.“ Die Autoren stellen weiter fest, dass zwar in vielen Fällen verschiedene molekular-systematische Untersuchungen auch morphologisch begründete Cladogramme bestätigt hätten, die Großsystematik insgesamt aber dennoch in einer Phase großer Kontroversen stecke. Das werde leider in den meisten Lehrbüchern nicht deutlich, „wo nur ausnahmsweise Alternativen diskutiert werden, für die es ebenso gute Argumente gibt“.

MOORE & WILLMER (1997, 3) glaubten bereits vor mittlerweile fast 30 Jahren, eine Tendenz unter den Biologen zu erkennen, die Konvergenzproblematik herunterzuspielen oder zu übergehen. Nach Meinung von ARMBRUSTER (1996, 227) neigen die Systematiker außerdem dazu, Merkmale selektiv zu verwenden: „Gute“ Merkmale würden bevorzugt, d. h. solche, die wenig Konvergenzen aufweisen. Dies führe zu einer Unterschätzung des Ausmaßes an Konvergenzen. Häufig wird die Problematik der Konvergenzen mit der Deutung heruntergespielt, man habe es mit vielfach gescheiterten Experimenten der Evolution zu tun (vgl. Abschnitt „Ursachenforschung und ‚Experimentierung‘“) und übergeht damit rhetorisch ein fundamentales Problem für evolutionäre Modellbildungen.

### **Helpen neue Fossilfunde?**

In Wissenschaftsmeldungen wird oft behauptet, Fossilfunde bestätigten laufend die Vorstellung von einer Evolution der Lebewesen und neue Funde füllten Lücken im Stammbaum. Dass ein Fossil irgendeine Lücke füllt, ist trivial, wenn man voraussetzt, dass es einen Stammbaum gibt. Die entscheidende Frage ist jedoch: Füllen neu-

entdeckte Fossilien *bisher vorhandene Lücken*? Das ist in sehr vielen Fällen – vielleicht sogar in der Mehrzahl – durchaus nicht der Fall, wie die umfangreiche Beispielsammlung dieses Abschnitts zeigt. Nicht umsonst erhalten neue Fossilfunde regelmäßig das Etikett „überraschend“, oder die Merkmale oder Merkmalsmosaik neuer Funde werden als „sonderbar“ oder „bizarrr“ beschrieben. Das heißt, die betreffenden Merkmalskonstellationen waren evolutionstheoretisch nicht vorhergesagt worden und sind unerwartet, und das bedeutet auch, dass sie nicht in bestehende Lücken passen, denn sonst wären sie ja gerade nicht überraschend. Natürlich widerlegen solche Funde Evolutionstheorien als solche nicht, aber sie bestätigen sie auch nicht und vergrößern ihre Erklärungsprobleme. Der vermutete historische Ablauf wird komplexer und die Erklärungsleistung evolutionärer Hypothesen geringer. Natürlich kann man immer den bisher bevorzugten Stammbaum ändern und an neue Funde anpassen – allerdings mit dem „Preis“, dass immer mehr Konvergenzen angenommen werden müssen, also das unabhängige Auftreten ähnlicher Merkmale. Nicht selten kommt es vor, dass Merkmale, deren Ähnlichkeit zunächst als abstammungsbedingt interpretiert wurde (Homologien), später als Konvergenzen neu interpretiert werden müssen. Eine logische Schlussfolgerung dieser Situation ist, dass Bauplanähnlichkeiten kein sicherer Indikator für Evolution sein können. Damit aber geht einer der Pfeiler für die Begründungen einer „Stam-

mesgeschichte als Tatsache“ und der Methodik des Cladismus verloren.

### Der „Dawkins-Test“

Richard DAWKINS ist als Popularisator evolutionären Gedankenguts und als bissiger Kritiker von Schöpfungsanschauungen bekannt. Eines seiner Argumente lautet: „Das wichtige Ergebnis ist, dass jedes Gen ungefähr den gleichen Lebensbaum liefert. ... Das ist genau das, was man erwarten würde, wenn man es mit einem echten Stammbaum zu tun hätte. Es ist nicht das, was man erwarten würde, wenn ein Designer das gesamte Tierreich überwacht und die besten Proteine für die Aufgabe ausgewählt – oder ‚geliehen‘ – hätte, wo auch immer im Tierreich sie zu finden wären“ (DAWKINS 2009, 321f).<sup>65</sup> Tatsächlich findet man überaus häufig das genaue Gegenteil, wie aus den zahlreichen hier dargestellten Beispielen hervorgeht. Dies wird untermauert durch zahlreiche Einschätzungen von Wissenschaftlern, wie in **Kasten 3** gezeigt wird.

### Vorhersage bei „Schöpfung“?

In einem Beitrag in *Studium Integrale Journal* hatte ich die Hypothese formuliert, dass Merkmale grundsätzlich frei kombiniert werden könnten – was ein Schöpfer tun kann – und als Prüfmöglichkeit formuliert: „Vor diesem Hintergrund kann man nun die Vorhersage treffen, dass weitere Funde heutiger oder fossiler Arten bzw. neue Erkenntnisse über die Ähnlichkeit der Lebewesen eher zu neuen Vernetzungen führen als bisherige Stammbaumrekonstruktionen stützen werden“ (JUNKER 2003). Diese Vorhersage wurde in den letzten 20 Jahren eindeutig überaus häufig bestätigt, wie die Ausführungen dieses Abschnitts belegen.

## 3 | Einige Zitate zur Diskrepanz verschiedener Datensätze<sup>66</sup>

„In der Tat sind **widersprüchliche phylogenetische Signale** zwischen Genen verbreitet.“ (SCHREMPF & SZÖLLÖSI 2020).

„Eine unmittelbare Herausforderung besteht darin, den **allgegenwärtigen phylogenetischen Konflikt** zu lösen, der in den Daten ganzer Genome zu beobachten ist“ (ADAMS et al. 2021).

„**Phylogenomische Konflikte**, bei denen die Genbäume nicht mit der Aufspaltung des Artenbaums übereinstimmen, sind **in allen Genomen und im gesamten Stammbaum des Lebens verbreitet**“ (PARINS-FUKUCHIA et al. 2021).

„Das Neue, die Phylogenomik, fügt eine andere Art von Kontroverse hinzu, die es in der molekularen Phylogenetik noch nie gab: **stark unterstützte widersprüchliche Ergebnisse**“ (GIRIBET 2016).

„... Muster **extremer Unstimmigkeiten** an der Basis des Stammbaums der Metazoen, ... Verschiedene Gen-Matrizen erzählen **unterschiedliche Geschichten** ... diese Studie ergab **drei inkongruente, aber stark unterstützte Baumtopologien**“ (NOSENKO et al. 2013)

„Wir wussten schon immer, dass diese ganze **Abstraktion der Evolution als Baum ein wenig unzureichend** ist ... Aber jetzt wissen wir, dass sie **wirklich unzureichend** ist“ (RASMUS NIELSEN in BERWALD 2022).

„Die Phylogenomik ... wurde als die ultimative Lösung für das Problem der Lösung schwieriger Knotenpunkte im Stammbaum des Lebens angesehen. Es ist jedoch klar geworden, dass die Analyse dieser großen genomischen Datensätze auch zu **widersprüchlichen Einschätzungen der Stammesgeschichte** führen kann“ (REDDY et al. 2017).

## Exkurs: Rezente Beispiele

### Wirbellose

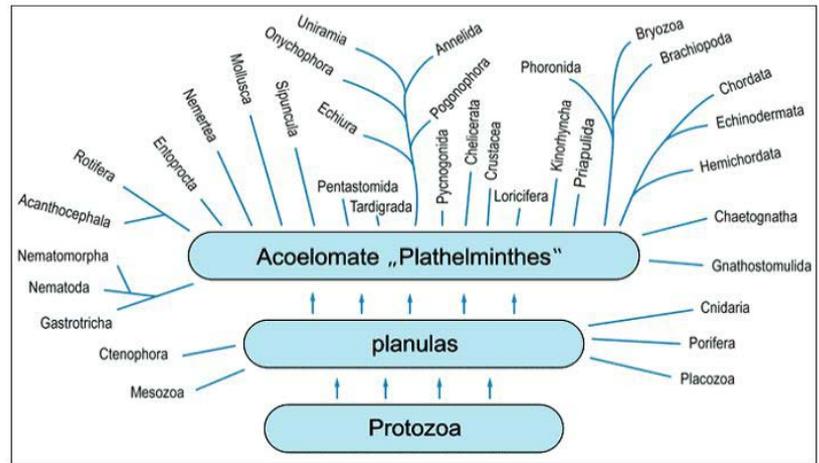
Ein weiteres extremes Beispiel findet sich bei WILLMER (1990): Sie präsentiert einen Wirbellosen-Stammbaum, der fast keine „Baumstrukturen“ mehr besitzt (**Abb. 81**). Diese Darstellung ergibt sich nach Berücksichtigung praktisch aller Strukturen, die je als Argumente in der hundertjährigen Diskussion ins Feld geführt wurden. Der Stammbaum stellt sich als Wiese dar, die aus den Plathelminthen (Plattwürmern) „herauswächst“ (WILLMER 1990, 361). GRASSHOFF (1994, 203)

bemerkt dazu: „Es ist in diesem Zusammenhang daran zu erinnern, daß zum Beispiel unter den Coelenteraten [= Hohltiere] schon alle Haupt-Gruppen als Ausgangs- und Endformen der Entwicklung requiriert wurden, daß für die vielfältigen Konstruktionen der Schwämme überhaupt keine Entwicklungslinien auszumachen sind, daß für die Arthropoden [Gliederfüßer] monophyletische, diphyletische oder polyphyletische Entwicklungen behauptet werden ..., daß schließlich Konstruktionstypen vor allem wurmförmiger Tiere, wie z. B. Pogonophoren [Bartwürmer], Nemertini [Schnurwürmer], oder auch Bryozoen [Moostierchen] und Brachiopoden [Armfüßer] als eine Art erratischer Blöcke je nach Strömungsrichtung der Ansichten auf verschiedene Plätze verschoben werden.“

Zudem bemerkt GRASSHOFF (1994, 203): „Hier spiegelt sich die Unmöglichkeit, in der Fachliteratur irgendetwas einigermaßen Verbindliches über stammesgeschichtliche Zusammenhänge zu erfahren. Dies kontrastiert ganz stark mit der weit verbreiteten These, es werde alles Biologische nur im evolutionären Kontext verständlich.“ Der Grund für diese Situation sind die im evolutionstheoretischen Rahmen häufig anzunehmenden Konvergenzen, wobei die Bestimmung, was als konvergent oder als homolog gelten soll, von verschiedenen Taxonomen häufig unterschiedlich vorgenommen wird, was zu den genannten Meinungsunterschieden führt. Es ist keine Frage, dass eine solche Situation evolutionstheoretisch unerwartet ist.

### Schleimaale, Neunaugen, Wirbeltiere

Die stammesgeschichtliche Beziehung zwischen Schleimaalen (Myxini; **Abb. 82**, links), Neunaugen (Petromyzontida; **Abb. 82**, rechts) und Gnathostomata (Wirbeltiere mit Kiefer) ist nicht geklärt (**Abb. 83**). Der Konflikt zwischen den Antworten der Forscher wurde als „eines der verzwicktesten Probleme in der Phylogenetik der Wirbeltiere“ bezeichnet (NICHOLLS 2009, 164). Einige Merkmale sprechen dafür, die Schleimaale als Schwestergruppe der Craniata (Schädeltiere = Gnathostomata + Neunaugen) anzusehen. Es fehlen ihnen mehrere wichtige Merkmale, die

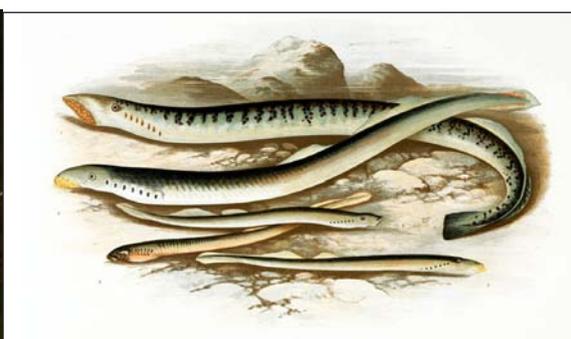


**Abb. 81** Verwandtschaftsbeziehungen unter Wirbellosen nach WILLMER (1990).

Neunaugen und Gnathostomata gemeinsam haben, wie z. B. Elemente der Wirbelsäule, Linsenaugen mit Augensteuerung, elektrische Organe, Osmoregulation und echte Lymphozyten. Die relative Einfachheit des Körperbaus der Schleimaale legt also die Hypothese nahe, wonach sich diese Gruppe vor den Schädeltieren entwickelt hat. Andererseits haben die Schleimaale mit den Neunaugen gemeinsam, dass ihnen Kiefer, Knochen und Dentin fehlen, außerdem sind die Mundpartien auffallend ähnlich; daher werden sie als kieferlose Rundmäuler (Cyclostomata) zusammengefasst (OTA et al. 2007; JANVIER 2007; NICHOLLS 2009, 164; MARLÉTAZ et al. 2024). Schleimaale wären in diesem Fall „degenerierte“ Rundmäuler – sie hätten in diesem Fall mehrere Wirbeltiermerkmale verloren, die Neunaugen und Gnathostomata beibehalten haben (NICHOLLS 2009, 164). LAMB et al. (2007, 962) stellen das Für und Wider der beiden Hypothesen sowie die jeweiligen ungelösten Probleme zusammen.<sup>67</sup> Molekulare Phylogenien hatten früher durchweg diese Hypothese der Monophylie der Cyclostomen unterstützt (MARLÉTAZ et al. 2024, 811). Einen Konsens zwischen Morphologie und Molekularbiologie gibt es nicht – auch Fossilien helfen nicht, das Problem zu lösen (vgl. BECHLY 2024; SCHOLL 2024, 55–57).

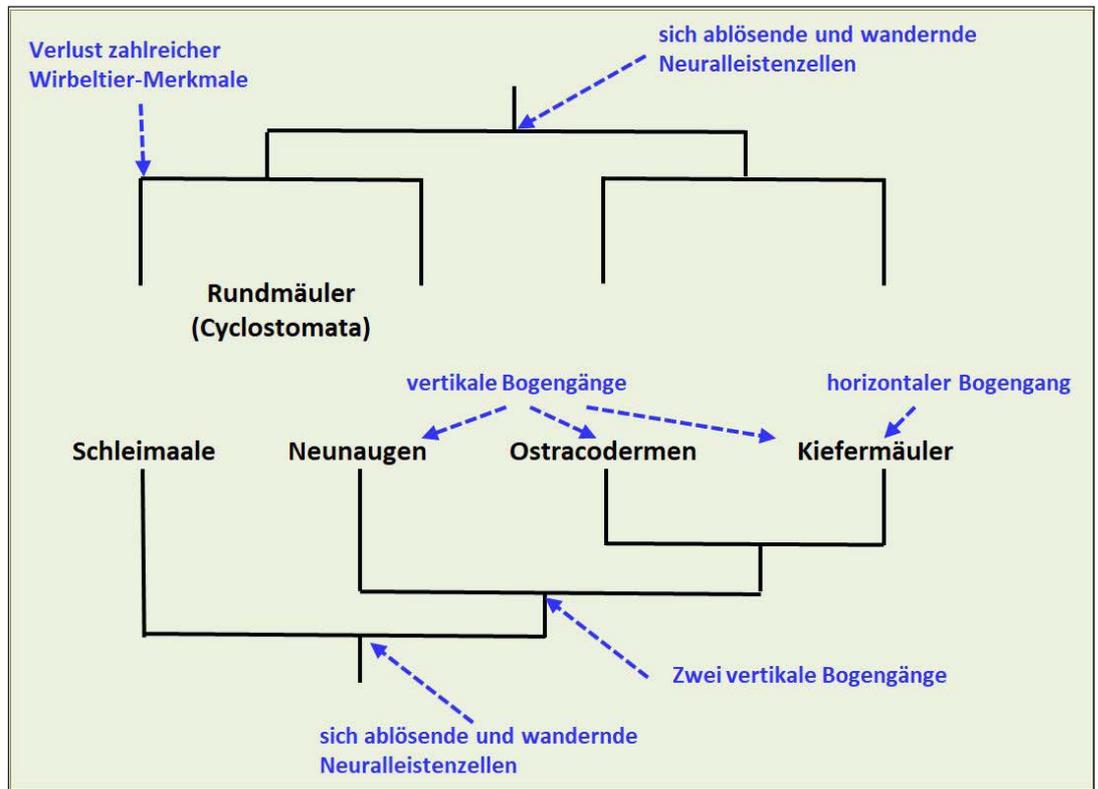
### Rippenqualen (Ctenophora)<sup>68</sup>

Neue Untersuchungen an Rippenqualen brachten überraschende Befunde zutage (BURKHARDT



**Abb. 82** Links: Schleimaal *Eptatretus hexatrema*. (Peter Southwood - <https://www.inaturalist.org/photos/15727711>, CC BY-SA 4.0); rechts: Meerneunauge (oben), Flussneunauge (Mitte) und Bachneunaugen (unten) (Illustration von Alexander Francis Lydon, 1879) (Gemeinfrei).

**Abb. 83** Das Schleimaal-Puzzle. OTA et al. (2007) zeigen, dass Schleimaale sich ablösende und wandernde Zellen der Neuralleiste haben, ein Merkmal der Kopfentwicklung bei Wirbeltieren. Es ist jedoch immer noch nicht klar, ob Schleimaale „degenerierte“ Rundmäuler sind (oberer Baum) – oder „primitiv“ und somit die Schwestergruppe aller anderen Wirbeltiere sind (unterer Baum). Diese zweite Hypothese wird durch zahlreiche Merkmale gestützt, die nur Neunaugen, Kieferwirbeltiere und Vorläufer der Kieferwirbeltiere, die 480–365 MrJ alten kieferlosen Ostracodermen, gemeinsam haben. Insbesondere gibt es Unterschiede in den Kanälen (rot) des Innenohrs (Labyrinth): Das Labyrinth des Schleimaals besitzt einen einzigen halbrunden Kanal für das Gleichgewicht, während alle anderen Wirbeltiere mindestens zwei vertikale Kanäle haben. (Nach JANVIER 2007)

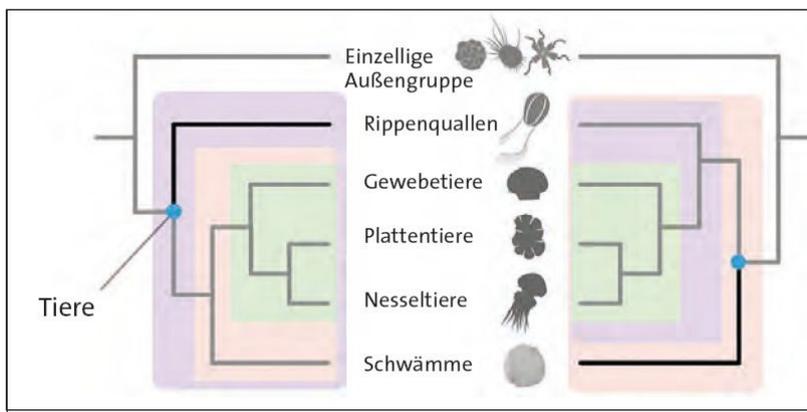


et al. 2023). Zum einen besitzen sie ein spezialisiertes Nervennetz, in dem die Zellen zu einem *Syncytium*, einer Art „Riesenzelle“ verwachsen sind statt – wie bei Tieren üblich – über Synapsen verbunden zu sein. Zum anderen zeigen sie in der Anordnung von Genen deutlichere Verbindungen zu Einzellern als zu Schwämmen, Nesseltieren und anderen Tieren. Eine Konsequenz daraus ist, dass evolutionstheoretisch eine zweimalige unabhängige Entstehung des Nervensystems angenommen werden muss – oder dessen Verlust bei den Schwämmen. Beide Szenarien sind jedoch unwahrscheinlich und sprechen gegen eine evolutionstheoretische Deutung der Befunde. Die stammesgeschichtliche Position der Rippenquallen ist aufgrund dieser netzartigen Verteilung wichtiger Merkmale bis heute umstritten (**Abb. 84**).

Analysen molekularer Merkmale sind ebenfalls widersprüchlich: Danach wurden die Rippenquallen als Schwestergruppe aller anderen Metazoen (Vielzeller), einer Gruppe von Nes-

seltieren, Placozoen und Bilateria (Parahoxozoa) oder nur der Nesseltiere (Cnidaria) angesehen (dann als Hohltiere [Coelenterata] zusammengefasst). Die meisten dieser konkurrierenden Phylogenien erfordern ein komplexes Muster konvergenter Evolution von tierischen Geweben und Organsystemen, konstatieren PARRY et al. (2012, 1). Auch diese Forscher stellen fest, dass die Einordnung der Rippenquallen als Schwestergruppe aller anderen Metazoen die Möglichkeit aufwirft, dass sich die Muskel- und Nervensysteme der Rippenquallen und anderer komplexer Tiere unabhängig voneinander entwickelt haben. Auch morphologische phylogenetische Analysen platzieren die Rippenquallen in verschiedenen Positionen, darunter als Schwestergruppe der Nesseltiere und innerhalb der Bilateria, aber niemals als Schwestergruppe aller anderen Metazoen (PARRY et al. 2021, 1).

**Abb. 84** Zwei alternative Stammbaumhypothesen für die vielzelligen Tiere (Metazoa), wobei entweder Rippenquallen (links) oder Schwämme (rechts) als Schwestergruppe zu allen anderen Tieren gelten. (Nach SCHULTZ et al. 2023, CC BY 4.0, <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>, in deutscher Übersetzung)



### Angiospermen

Ausgeprägt netzartige Beziehungen gibt es auch bei heute lebenden und fossil erhaltenen Angiospermen. Dies äußert sich darin, dass spezielle Merkmale wie z. B. Typen von Samen und Früchten in der Regel so bunt im System der Angiospermen verteilt sind, dass ein mehrfach konvergentes Auftreten angenommen wird (**Tab. 4**). Zudem treten Konvergenzen häufig bei Merkmalen auf, bei denen es schwierig ist, einen Zusammenhang mit Anpassung und Selektionsvorteilen nachzuweisen. So schreibt

- Kapselöffnungsmechanismus der Früchte durch biegbare Zähnnchen bei Primeln und Nelkengewächsen (ähnlich auch beim Peristom der Mooskapseln)
- Schiffchenblumen (Schmetterlingsblütler, Lerchensporn, Kreuzblümchen)
- Stieltellerblumen (Nelken, Vergissmeinnicht, Flieder u. a.)
- Griffel als Pollenfänger besenartig ausgebildet (Wicken, Lerchensporn)
- Verschieden lange Staubblätter (Primeln, Lungenkraut)
- Federschweifflieger (Anemone, Nelkenwurz)
- Behaarte Samen (Weide, Weidenröschen, Hibiskus)
- Beeren und beerenähnliche Gebilde (als Frucht: Johannisbeere, Dattel, Tomate, Banane; als Sammelnussfrucht: Erdbeere; als Sammelsteinfrucht: Himbeere; als Apfelfrucht: Vogelbeere; als Samenzapfen: Wacholder; als Samen: Eibe; als Fruchtstand: Ananas)
- geflügelte Früchte (Birke, Ulme, Ampfer)

- Klettfrüchte (Labkraut, Möhre, Nelkenwurz u. v. a.)
- Springfrüchte (Wiesenschaumkraut, Springkräuter, Sauerklee)
- Ameisenverbreitung, Ausbildung von am Samen hängenden Ölkörperchen (über 100-mal unabhängig entstanden; z. B. Lerchensporn, Märzen-veilchen, Schöllkraut)
- Fleischfressende Pflanzen in 8 Familien und 15 Gattungen (Prinzip der Kannenpflanze: 3-mal unabhängig bei Zwergkruggewächsen, Schlauchblattgewächsen und Kannenpflanzen *Nepenthes*; vgl. BRANDT 2025)
- Spiralisierung von Grannen oder Fruchtblättern zum Selbststeinbohren der Früchte (Hafer, Reiherschnabel)
- zweiseitig symmetrische Blüten (mindestens 25-mal unabhängig entstanden)
- sekundäre Pollenübertragung (mindestens 25-mal unabhängig entstanden)
- C4-Photosynthese (mindestens 45-mal unabhängig entstanden)

der Altmeister der Botanik, Wilhelm TROLL: „[D]ie Konvergenzen erschöpfen sich nicht in solchen Anpassungsmerkmalen. Die pflanzlichen Gestaltungsverhältnisse weisen vielmehr auch in diesen höchst merkwürdigen Erscheinungen *unverkennbare Züge nicht adaptiver Natur* auf und es sind gerade diese, welche sich an Formen verschiedener Organisation wiederholen. Wir stehen also vor der Tatsache, daß die als Konvergenzen bezeichneten Ähnlichkeiten nicht von außen bedingt und deshalb auch nicht aus konvergenter Anpassung zu erklären sind. Wir haben es vielmehr mit einem der erstaunlichsten Phänomene des organischen Lebens zu tun, dessen vorurteilslose Auffassung uns zu der Überzeugung führt, daß die Natur ihren Gestaltungen besondere *Ideen* zugrundelegt, die sie an organisationstypisch gänzlich verschiedenem Substrat in die Wirklichkeit umsetzt“ (TROLL 1937, 24; Hervorhebungen im Original).

CRONQUIST (1969, 188) konstatiert: „Die Merkmale, anhand derer Familien und Ordnungen der bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen) unterschieden werden, sind zum großen Teil solche, die schwerlich mit Anpassung und Überlebensvorteil in Verbindung zu bringen sind: Die Position des Fruchtknotens; die Form der Kronblätter; die Ausprägung von Früchten; die Stellung der Samenanlage im Fruchtknoten; Anzahl der Blütenteile von jeder Art; Anwesenheit oder Abwesenheit von Endosperm oder Perisperm im Samen; die Abfolge der Entwicklung der Staubblätter und so weiter.“

Über die Angiospermen schreiben KNOLL et al. (1984, 41): „Kein Taxon enthält ausschließlich undifferenzierte oder hochdifferenzierte Merkmale. ... Vielmehr sind die meisten Angiospermen-Familien eine Mischung aus mehr oder weniger differenzierten Merkmalen in unterschiedlichen Kombinationen ... Dieses Muster

ist nicht auf die heute lebenden Angiospermen beschränkt, sondern kann auch im Fossilbericht beobachtet werden. ... Mosaikrevolution ist daher eher als Regel denn als Ausnahme in der Geschichte der Gefäßpflanzen anzusehen.“

Aufgrund dieser mosaikartigen Verteilung spricht man von „*polythetischen Gruppen*“. Das sind Taxa höherer Ordnung, die schwer definierbar sind und sich dadurch auszeichnen, dass kein Merkmal, welches in dieser Gruppe vorkommt, bei allen Mitgliedern anzutreffen ist. Alle diese Merkmale sind jedoch in der Gruppe als ganze verbreitet und sie kommen bei den meisten Mitgliedern vor (STEVENS 1984, 171). Beispielsweise kommen bei den Doldenblütlern alle Merkmale, welche diese Familie charakterisieren, entweder nicht bei allen Arten dieser Familie vor oder sie kommen auch bei anderen Familien vor (STEVENS 1984, 171).

ZUNTINI et al. (2024) stellen einen phylogenomischen Baum auf der Basis der DNA des Zellkerns vor, der alle 64 Ordnungen und 416 Familien der Angiospermen sowie 60 % der Gattungen (ca. 8.000 Gattungen) umfasst (repräsentiert durch 9.506 Arten). Bei der zeitlichen Skalierung dieses Baums unter Verwendung von 200 Fossilien zeigte sich, dass die frühe Entwicklung der Angiospermen aus evolutionärer Sicht durch starke Konflikte im Genbaum und eine explosive Diversifizierung gekennzeichnet war, die zu mehr als 80 % der heutigen Ordnungen der Angiospermen führte. **Der Konflikt im Genbaum** ist eng mit der Diversifizierung im Baum verbunden. Die Forscher fanden Belege für ein hohes Maß an Merkmalskonflikten, die mit einer frühen Steigerung der Diversifizierung einhergehen, auf die eine längere Periode konstanter Diversifizierungsraten folgt.

**Tab. 4** Einige Konvergenzen bei Blütenpflanzen (Nach JUNKER & SCHERER 2013)

# Ursachenforschung und „Experimentierung“

Das systematische Auftreten von Konvergenzen in vielen Tier- und Pflanzengruppen, das plötzliche fossile Erscheinen und die frühe Etablierung der maximalen Verschiedenartigkeit innerhalb höherer Taxa erfordern eine Erklärung. Man muss hier zunächst in Erinnerungen rufen, dass evolutionstheoretische Modellierungen auf jegliche Zielorientierung verzichten müssen. Mit „Evolutionstheorien“ sind erklärende Theorien gemeint wie z. B. der Darwinismus\*, die darauf fußende „Moderne Synthese“ (Synthetische Theorie der Evolution oder Neodarwinismus\*) oder neuere Ansätze wie z. B. die „Erweiterte evolutionäre Synthese“\* (EES).

Im Folgenden soll eine Reihe von Erklärungsversuchen für das häufige Auftreten von Konvergenzen zusammengestellt und kritisch kommentiert werden.

## 1. Gleichartige Selektionsdrücke

Eine klassisch (neo-)darwinistische Erklärung lautet, dass Konvergenzen das Ergebnis gleicher Selektionsdrücke seien, die zu ähnlichen „Anpassungen“ geführt hätten. Selektionsdrücke sind aber grundsätzlich nicht kausal wirksam, sondern nur Randbedingungen. Entscheidend wären hier Mutationen, die das „Rohmaterial“ liefern und deren phänotypische Auswirkungen selektiv „bewertet“ werden können. Dabei müssten neue phänotypische Merkmale entstehen, die für die Überbrückung von Bauplanunterschieden häufig äußerst komplex sein müssen.

Es kommt aber ein weiteres Problem hinzu: der Befund, dass oft gar nicht plausibel gemacht werden kann, dass Konvergenzen Ergebnis einer Anpassung sind. Es sei an das Zitat von TROLL erinnert (s. o.), dass konvergente Gestaltungen bei den Angiospermen „unverkennbare Züge nicht adaptiver Natur“ aufweisen und gerade diese sich an Formen verschiedener Organisation wiederholen, oder an die Feststellung von CRONQUIST (1969), dass die Merkmale, anhand derer Familien und Ordnungen von Angiospermen unterschieden werden, zum großen Teil solche sind, die schwerlich mit Anpassung und Überlebensvorteil in Verbindung zu bringen sind. Überall gibt es Konvergenzen, ohne dass ein Zusammenhang mit Umweltanpassungen erkennbar ist (MINELLI 1993, 18).

## 2. Konstruktive Zwänge

Hin und wieder wird auch mit hypothetischen „Konstruktionszwängen“ argumentiert. Das

Argument lautet: Bereits vorhandene Konstruktionen können nicht in beliebige Richtungen verändert werden, sondern kanalisieren weitere evolutive Veränderungen, was zu Konvergenzen führen könne.

Doch ist auch hier unklar, inwiefern Kanalisierungen zum Verständnis der Entstehung evolutiver Neuheiten weiterhelfen sollen. Es müsste gezeigt werden, inwiefern bei neuartigen Organen überhaupt eine Kanalisierung vorliegt. Betrachten wir als Beispiel flächige flugtaugliche Federn. Federn beinhalten mehrere Innovationen (vgl. JUNKER 2016) und in Bezug auf diese bauen sie also gar nicht auf Vorkonstruktionen auf, die als „Zwangsführungen“ für weitere evolutive Entwicklungen und evolutionäre Neuheiten in Anschlag gebracht werden könnten. Von einer evolutionären Kanalisierung durch Konstruktionszwänge kann bei Federn keine Rede sein. Das gilt für die meisten Innovationen. In der Regel ist nicht erkennbar, inwiefern eine Vorkonstruktion die Entstehung einer evolutiven Neuheit in eine bestimmte Richtung führen könnte (oder gar müsste) – noch abgesehen von der Frage nach experimentell nachweisbaren Mechanismen, die innovativ wirken könnten (vgl. JUNKER & SCHERER 2013).

Somit können auch Konstruktionszwänge nicht für die Entstehung von evolutionär Neuem verantwortlich gemacht werden, es kann sich dabei nicht um Ursachen handeln, sondern ebenfalls nur zu Randbedingungen.

**Geringere Entwicklungszwänge.** Das Argument mit Konstruktionszwängen wird aber auch umgekehrt verwendet, um das rasche Auftreten von Verschiedenartigkeit zu erklären. So argumentiert WAGNER (2018, 1): „Ein allgemeines Modell, das frühe Schübe von Verschiedenartigkeit erklärt, besteht darin, dass die intrinsischen (z. B. entwicklungsbedingten oder genetischen) Zwänge für anatomische Veränderungen bei den frühen Arten einer Klade geringer sind als bei den späteren, so dass die Wahrscheinlichkeit neuer Anatomien zu Beginn der Kladengeschichte höher ist als zu einem späteren Zeitpunkt.“<sup>69</sup> Ähnlich argumentieren HUGHES et al. (2013): Dass die Verschiedenartigkeit im Laufe der Zeit tendenziell eher abnimmt, könnte mit wachsenden Entwicklungszwängen („developmental constraints“) zusammenhängen. Das heißt, je mehr die verschiedenen Organe der Lebewesen im Laufe der Zeit miteinander in Wechselwirkung treten, desto weniger konnte das Gesamtgefüge geändert werden. Auch FRACASSO (1994) oben bereits erwähntes Zwei-Phasen-Modell baut auf diesem Argument auf:

Die Anfangsphase mit schnell auftretender großer Verschiedenartigkeit (häufige weit divergierende Cladogenesen ihrer frühen Mitglieder, was zu großer Verschiedenartigkeit mit vielen besonderen Merkmalen führe) und weit verbreiteten Konvergenzen werden auch in seinem Modell auf noch labile genetische und entwicklungsbiologische Systeme zurückgeführt.

Doch auch diese Vorstellungen sind rein spekulative Mutmaßungen. Darüber hinaus sind sie wenig plausibel, denn auch in evolutionären Stammbaumrekonstruktionen müssten vielfach Konstruktionszwänge wieder aufgebrochen worden sein. WAGNER (2018, 2) stellt es sich so vor, dass die Aufspaltung von Modulen („Parzellierung“) und die anschließende Entwicklung neuer Module und Integrationsmuster ein Mittel für Innovationen zur Überwindung von Konstruktionszwängen sei. Wie dies funktioniert und wie anschließend auf diese Weise immer wieder vergleichsweise schnell eine große Verschiedenartigkeit relativ frühzeitig in der (Fossil-) Geschichte von Organismengruppen etabliert wurde, ist jedoch unbekannt bzw. völlig spekulativ. Zudem ist unbekannt, wie komplexere Lebewesen mit deutlich geringeren Konstruktionszwängen existieren könnten.

Auch die Vorstellung von „labilen“ genetischen und entwicklungsbiologischen Systemen in der Frühphase der hypothetischen Evolution von Großgruppen von Lebewesen, die noch nicht so starken Entwicklungszwängen unterworfen gewesen seien, ist *ad hoc* und durch keinerlei experimentelle Daten begründet. Wie sollen solche „labile Systeme“ konkret ausgebildet gewesen sein? Wodurch unterscheiden sie sich von den heutigen Systemen? Und wie könnten sie stabile Phänotypen ermöglichen, ohne die ein Überlegen nicht möglich wäre? Mit wissenschaftlichen Befunden können solche Spekulationen nicht gestützt werden.

### 3. Tiefe Homologien und „Arsenal an Gestaltungsmöglichkeiten“

Mit „tiefen Homologien“ ist gemeint, dass in entfernten Vorfahren von Arten mit konvergenten Strukturen gemeinsame genetische Grundlagen, insbesondere bestimmte Regulationsgene existieren, z. B. für das Linsenauge. Diese werden nur in einigen Ästen des Lebensbaums genutzt, können ansonsten aber „still“ weitergegeben werden. Somit könnten morphologische Konvergenzen letztlich doch auf genetischen Homologien beruhen, also abstammungsverwandt und vererbt sein.

In seinem Beitrag über Evolution der Gliederfüßer (Arthropoden) berichtet ADLER (1997),

dass aufgrund 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“, gibt ADLER (1997, 43) Überlegungen wieder, die von Evolutionstheoretikern geäußert wurden. Durch Verluste einzelner Merkmale in verschiedenen evolutionären Linien könnten inkongruente Verteilungen der Merkmale zustande gekommen sein. Man spekuliert: Hinter der verwirrenden morphologischen Vielfalt könnte eine begrenzte Zahl genetischer Mechanismen stehen. BUDD (1996) spricht von einer genetischen „Toolbox“, deren Einfluss in verschiedenen Entwicklungslinien zur Ausprägung gleicher Phänotypen geführt haben könne. Solche Mechanismen könnten helfen, die zahlreichen Konvergenzerscheinungen bei Arthropoden besser zu verstehen.

Ähnlich argumentieren CLARK et al. (2023) im Blick auf die deutliche Abgrenzbarkeit der größeren Pflanzengruppen (s. S. 15), dass die episodische Zunahme der Verschiedenartigkeit Pflanzen auf die Realisierung des genomischen und entwicklungsbiologischen Potenzials zurückzuführen sein könnte, die durch ökologische Gegebenheiten ausgelöst worden sein könnte (s. u.). Dass der Mosaikcharakter der Fossilien eine Widerspiegelung ähnlicher regulatorischer Gene sein könnte, meint auch SHUBIN (1998).

**Kritik.** Die spekulative Annahme, dass schon im letzten gemeinsamen Vorfahren von Arten, die heute nur noch entfernt verwandt sind, fragliche, als konvergent gedeutete Merkmale genetisch angelegt waren, läuft darauf hinaus, dass es eine Art „Superorganismus“ an der Basis der Entwicklung gegeben haben müsste. Ein solcher „Super-Organismus“ am Anfang der Evolution einer größeren Gruppe stellt bisherige Vorstellungen über evolutionäre Abfolgen im Grunde auf den Kopf. Das Baumschema zur Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen könnte nur in dem Sinne aufrechterhalten werden, dass an seiner Basis eine vielseitige Ausgangsform stand, deren Ausprägungsmöglichkeiten in den Ästen und in verschiedenen Weisen mehr oder weniger verlorengegangen ist.

Wie dieser Superorganismus entstanden sein soll, ist jedoch völlig unklar, ebenso warum dieser Vorfahr genetische Grundlagen für Merkmale erworben haben sollte, die er selbst gar nicht brauchte oder ausprägte.<sup>70</sup> Es gibt hier keine Antwort auf die alles entscheidende Frage, wie dieses mutmaßliche Potenzial im gemeinsamen Vorfahren überhaupt aufgebaut wurde, solange

es in der bisherigen Umgebung noch gar nicht benötigt wurde. Potenzial, das schon vorhanden ist, aber noch nicht benötigt wird und auch in der Vergangenheit nicht benötigt wurde, kann durch zukunftsblinde evolutionäre Mechanismen nicht aufgebaut werden; es wird darüber hinaus durch neutrale Mutationen langfristig degenerieren. Mit der Annahme eines Superorganismus mit großem genetischem Potenzial verlagert man das Problem des Ursprungs komplexer und prä-adaptiver genetischer Information nur weiter in die Vergangenheit, statt es zu lösen. Natürliche, zufällige Evolutionsfaktoren wie Mutation und Selektion können aus den genannten Gründen die frühe Entstehung eines hypothetischen Superorganismus noch weniger erklären als die bekannten späteren Formen. Wenn es ein solches Potenzial tatsächlich in größerem Umfang geben sollte, verweist seine Existenz eher auf einen vorausschauend handelnden Schöpfer, schließlich ist vielfältiges, vorprogrammiertes Anpassungspotenzial Kennzeichen eines äußerst intelligenten Designs.

#### **4. Evolution von Schlüsselmerkmalen als Trigger**

Als Erklärung für das Auftreten schnell etablierter großer Verschiedenartigkeit schlagen HUGHES et al. (2013) vor, diese sei Folge der Evolution von Schlüsselneuheiten. Hier bleiben jedoch alle entscheidenden Fragen offen. Auf welche Weise sollen Schlüsselneuheiten als Trigger fungieren? Welche experimentell nachvollziehbaren Prozesse laufen dabei ab? Und wie sind die Schlüsselneuheiten selbst entstanden? Dieser Ansatz verbleibt damit im hypothetischen Nebel.

#### **5. Neue ökologische Möglichkeiten**

LÓPEZ-MARTÍNEZ et al. (2023, 1, 6) folgern aus den Befunden über die früh etablierte maximale Verschiedenartigkeit der Angiospermen, dass wichtige strukturelle Variationen (wie z. B. Verschmelzung, Anzahl und Anordnung der Organe) schon früh in der Geschichte der Gruppe abrupt und weitreichend „erkundet“ worden seien. Die Formulierung „erkundet“ („explored“) ist bemerkenswert, weil sie einen Akteur impliziert, der für eine evolutionstheoretische Erklärung jedoch gar nicht zur Verfügung steht. Die Autoren finden es interessant, dass diese Ausbreitung zu einem Zeitpunkt erfolgte, als – gemessen an der Fossilüberlieferung – der Artenreichtum der Angiospermen im Vergleich zu anderen Landpflanzen noch gering und die Gruppe noch hauptsächlich auf die *Paläotropis*

beschränkt war. Die *Paläotropis* ist ein geografisches Gebiet, das die altweltlichen Tropen und einen Teil der altweltlichen Subtropen umfasst. Es bleibe ungewiss, ob die anfängliche Diversifizierung der Blütenstrukturen auf die Ausnutzung ökologischer Möglichkeiten zurückzuführen ist, wobei neue Umgebungen genutzt bzw. neue ökologische Nischen eingenommen wurden, die nach einem Aussterbeereignis frei geworden sind (LÓPEZ-MARTÍNEZ et al. 2023, 1, 6).

Auch CLARK et al. (2023) diskutieren, dass die episodische Zunahme der Verschiedenartigkeit der Pflanzen durch ökologische Gegebenheiten ausgelöst sein könnte, wobei das genomische und entwicklungsbiologische Potenzial realisiert worden sei (s. o., 3.), ausgelöst durch ökologische Trigger. Anders als Tiere seien Pflanzen immer wieder in neuartige stressige Umwelten eingedrungen und sie seien einfacher als diese gebaut; darauf seien die mehrfachen sprunghaften Zunahmen der Verschiedenartigkeit zurückzuführen (CLARK et al. 2023, 1621; vgl. VALENTINE et al. 1991, 81, 86f.).

In ähnlicher Weise vermuten RAUHUT & POL (2019) beim ungewöhnlichen Merkmalsmix von *Asfaltovenator* (s. o.) schnelle, fast explosive Evolutionsprozesse infolge eines vorangegangenen Aussterbeereignisses (des sog. „Toarcian Anoxic Event“) als Ursache dieser eigenartigen Merkmalsverteilung. Dadurch seien Lebensräume frei geworden und damit die Selektionsdrücke daher geringer gewesen.

Auch hier gilt: Neue ökologische Möglichkeiten sind allenfalls eine notwendige Voraussetzung für innovative Evolution, haben jedoch keinerlei Erklärungskraft in Bezug auf die Entstehung von evolutionären Neuheiten.

#### **6. Horizontaler Gentransfer**

Auch horizontaler (lateraler) Gentransfer wird als Ursache für Konvergenzen diskutiert. Dieser ist bekannt vor allem bei Bakterien, wobei genetische Information mithilfe von Vektoren (z. B. Plasmiden, kleinen ringförmigen DNS-Abschnitten) über Artgrenzen oder potenziell auch höhere Grenzen hinweg übertragen werden könnten. CONWAY MORRIS (2009) hält die Übertragung von bereits geringfügig komplexen Konvergenzen mittels Gentransfer jedoch nicht für plausibel. Denn es müssten viele Gene transferiert werden und die fraglichen Gene müssen auch immer in ein passendes Umfeld eingebettet sein, um ihre Information zur Ausprägung bringen zu können. Es muss hier bedacht werden, dass Gene in Netzwerken funktionieren (BORGER

2023). Für eine Übertragung in neue Netzwerke gibt es weder experimentelle Belege noch ist es theoretisch plausibel.

## 7. „Experimentierung“

Eine Erklärung, die angesichts des verbreiteten Vorkommens von Konvergenzen und damit zusammenhängender mosaikartiger Merkmalsverteilung seit einiger Zeit mit großer Regelmäßigkeit vorgebracht wird, lautet, dass die Lebewesen „experimentiert“ hätten. In **Kasten 4** ist eine größere Anzahl entsprechender Zitate zusammengestellt. Beispielsweise schlagen RAWSON et al. (2024) vor, dass die von den Säugetieren unabhängige Entstehung des Squamoso-Dental-Gelenks in *Riograndia*, als ein „unabhängiges Experiment“ betrachtet werden sollte und betrachtet diesen (hypothetischen) Vorgang als „iterative“ bzw. sich wiederholenden Evolution.

Der gängige Hinweis auf „experimentelle Phasen“ der Evolution oder auch auf „iterative Evolution“ kann jedoch ebenfalls nicht als Erklärung gelten, weil erneut keine Mechanismen des mehrfach unabhängigen Erwerbs ähnlicher oder sogar baugleicher Strukturen angegeben werden. Wenn beispielsweise GASTALDO et al. (2024) schreiben, *Sanfordiacaulis* zeige, dass die Vegetation im frühen Karbon komplexer war als bisher angenommen und dies darauf hindeute, dass es sich um eine Zeit experimenteller, möglicherweise vorübergehender und vielfältiger Wachstumsarchitekturen handelte, wird einem Problem – plötzliches fossiles Auftauchen und anschließendes Verschwinden – mit einer völlig vagen Vorstellung einer „experimentellen Evolution“ begegnet.

„Experiment“ ist eigentlich ein evolutions-theoretisches „Unwort“, da dieser Begriff eine Zielsetzung impliziert, ein Ausprobieren, um gute Lösungen zu finden. Der Begriff suggeriert ein Pseudosubjekt. Doch nach dem evolutionären Ansatz gibt es weder einen Experimentator noch irgendeine Zielorientierung. Daher verschleiert der zunehmend verwendete Begriff „Experimentierung“ ein evolutionstheoretisches Problem, anstatt es einer Erklärung zuzuführen. Nötig wäre auch hier wie immer ein experimentell nachvollziehbarer Mechanismus. WANG et al. (2019, 256; s. **Kasten 4**) sprechen bei den Scansoriopterygidae zudem von einer „Kurzlebigkeit“ der Experimente. Wenn diese Formen nicht lebens- und konkurrenzfähig gewesen, hätten sie erst gar nicht entstehen können. Warum sie „kurzlebig“ waren, und wieso die betreffenden Formen ausgestorben sind, ist unbekannt.

Martin EZCURRA wird in einer Wissenschaftsmeldung<sup>71</sup> mit den Sätzen zitiert, „*Chilesaurus*

liefert uns ein gutes Beispiel dafür, wie Evolution funktioniert“ und „Er ist einer der interessantesten Fälle von konvergenter Evolution in der gesamten Geschichte des Lebens“. Hier wird der Bock zum Gärtner gemacht. Denn derartige Mosaik wie *Chilesaurus* (s. o.) wurden weder vorhergesagt noch sind sie einfach zu erklären. Vielmehr erschweren sie die phylogenetische Rekonstruktion, wie die kontroverse Diskussion zu dieser Gattung gezeigt hat. Schließlich wurde klassischerweise evolutionstheoretisch vorhergesagt, dass die Formenvielfalt sich einigermaßen widerspruchsfrei baumförmig darstellen lässt – und dies wurde als Beleg für Evolution gewertet. Stark vernetzte oder gar chaotische Merkmalsbeziehungen sind im Grunde das Gegenteil dessen, was evolutionstheoretisch vorhergesagt wurde. Weitere Funde können dieses Netz auch nicht mehr auflösen, sie könnten es aber noch verstärken.<sup>72</sup>

### Stark vernetzte oder gar chaotische Merkmalsbeziehungen sind das Gegenteil dessen, was evolutionstheoretisch vorhergesagt wurde.

In der Diskussion zur mosaikartigen Gattung *Fujianvenator* deuten die Beschreiber XU et al. (2023, 340) dessen Merkmalskombination als „evolutionären Mosaizismus“, gemeint ist wohl eine evolutionär bedingte mosaikartige Verteilung von Merkmalen. Auch mit diesem Schlagwort wird nichts erklärt und hier das dahinterstehende Problem für evolutionäre Erklärungen verschleiert.

### Warum alle Erklärungsversuche scheitern

Alle genannten Erklärungsversuche sind ungeeignet, da sie nur als Begleiterscheinungen bzw. Randbedingungen und nicht als Ursachen gelten können. Umweltbedingungen, ökologische Besonderheiten, Selektionsdrücke, Konstruktionszwänge, labile genetische und entwicklungsbiologische Systeme oder Organismen mit genetisch reichhaltiger Ausstattung haben keine kausale Wirkung in Bezug auf die Entstehung evolutionärer Neuheiten. Mit dem Nachweis von Randbedingungen ist aber niemals eine kausale Begründung gegeben. Die vorgebrachten

### Alle genannten Erklärungsversuche sind ungeeignet, da sie nur als Begleiterscheinungen bzw. Randbedingungen und nicht als Ursachen gelten können.

## 4 | Zitate zu „Experimentierung“<sup>73</sup>

**Baum *Sanfordiacaulis*:** „Darüber hinaus zeigt dieses Exemplar, auch wenn seine systematische Stellung ungeklärt ist, dass die Vegetation im frühen Karbon komplexer war als bisher angenommen, was darauf hindeutet, dass es sich um eine Zeit **experimenteller**, möglicherweise übergangsweiser und unterschiedlicher Wachstumsarchitekturen handelte“ (GASTALDO et al. 2024).

**Cladoxylopsida (basale Farne):** STEWART & ROTHWELL (1993, 217) sehen in den mitteldevonischen Cladoxylopsida erfolglose evolutionäre **Experimente**.

**Eurypteriden (Seeskorpione):** „... Eurypteriden **experimentierten** mit terrestrischen Atmungsformen und waren dabei, sich ans Landleben anzupassen, anstatt in aquatische Umgebungen zurückzukehren“ (LAMSDALE et al. 2020, 4320; vgl. **Abb. 15**).

**Krabbe *Callichimera*:** „Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass *Callichimera* eine neue Linie von Brachyuren darstellt, die sich zu einer Zeit entwickelte, als Krabben eine große adaptive Radiation durchliefen, die außergewöhnliche morphologische **Experimente** beinhaltete, bevor sie sich zu den vertrauten Körperformen von heute entwickelten“ (LUQUE et al. 2019, 10).

**Echinodermen (Stachelhäuter):** „Die frühesten bekannten Fossilien von Stachelhäutern zeigen, dass die Evolution mit anderen Symmetrien **experimentiert** hat, aber es gibt keinen Konsens über das Schicksal der wesentlichen bilateralen Körperachse: ist sie verschwunden, wurde sie dupliziert oder anderweitig umgestaltet?“ (LACALLI 2023, 485).

**Theropode *Asfaltovenator validadi*:** Aufgrund geringer Selektionsdrücke nach einem Aussterbeereignis habe es als Resultat nach RAUHUT & POL (2019) eine **experimentelle Phase** der Evolution gegeben (Pressemeldung LMU 2019).

**Pygostylier-Vogel *Cratonavis*:** „Die primitiven Schädelmorphologien stehen in krassem Gegensatz zu den abgeleiteten postkranialen Morphologien, was den Einfluss der Mosaikvolution und des biologischen **Experimentierens** tief in der Phylogenese der Avialae widerspiegelt“ (LI et al. 2023, 23, 26).

**Flugfähigkeit bei Maniraptoren bzw. Paraves:** „Die Fossilüberlieferung zeigt also, dass die zunehmende anatomische Variation und ihre Ausprägung als morphologische Verschiedenartigkeit mit mehreren Ursprüngen unterschiedlicher Flugfähigkeiten bei Maniraptora verbunden ist. Besonders auffällig ist dies bei den Paraves, was darauf hindeutet, dass das **Experimentieren** und die Komplexität der Flugleistung bei mehreren Gruppen mittelgroßer bis kleiner Maniraptor-Dinosaurier während des oberen Jura und der frühen Kreide parallel stattfand“ (NEBREDA et al. 2020, 6). — „Dieser Geschichte zufolge verlief die Entwicklung des Flugs chaotisch, wobei verschiedene Dinosaurier mit unterschiedlichen Verhaltensweisen in der Luft **experimentierten** und dabei unterschiedliche Tragflächen- und Federanordnungen verwendeten, bis schließlich nur die modernen Vögel überlebten“ (BRUSATTE 2017, 792). — „Wenn abgeleitete vogelähnliche Dinosaurier mit verschiedenen Körperstrukturen **experimentierten**, um parallel dazu den Flug zu entwickeln, folgt daraus, dass verschiedene Dinosaurier parallel dazu auch verschiedene flugfähige gefiederte Flügel entwickelt haben könnten“ (BRUSATTE et al. 2015, 892).

**Yi und *Ambopteryx* (Scansoriopterygidae):** „Die Scansoriopterygiden *Epidendrosaurus* und *Epidexipteryx* sind ebenfalls die ältesten bekannten Avialae, und diese anscheinend endemische Klade könnte ein kurzlebiges, lokal begrenztes evolutionäres **Experiment** nahe der Basis des Avialae-Baums darstellen“ (SULLIVAN et al. 2014, 269). — „Scansoriopterygier, ein **gescheitertes Experiment** zum Flug von Theropoden aus der Zeit vor den Vögeln“ (DECECCHI et al. 2020). — „Die häu-

tigen Flügel, die bei den Scansoriopterygiden durch verlängerte Vordergliedmaßen gestützt werden, stellen wahrscheinlich ein kurzlebiges **Experimentieren** mit Flugverhalten dar, und gefiederte Flügel wurden schließlich während der späteren Evolution der Paraves bevorzugt“ (WANG et al. 2019, 256).

**Kreidevögel:** Einige Kreidevögel zeigen eine „unvorhergesehene Menge an evolutionären **Experimenten** und Homoplasien ...“ (O’CONNOR et al. 2011, 49).

**Paraves:** „Merkmale, die mit Vögeln assoziiert werden, entwickelten sich vor ihrem Ursprung mit hoher Geschwindigkeit und unterstützen die Vorstellung, dass zahlreiche Linien von Paraves während des späten Juras und der frühen Kreidezeit mit verschiedenen Flugarten **experimentierten**“ (PUTTICK et al. 2014, 1397). — „Die Fossilien zeigen, dass alle diese Dinosaurier – die Paraves – vor etwa 170 bis 120 Millionen Jahren mit verschiedenen Flugarten **experimentierten**, darunter Sturzflug, Gleiten und Springen von Baum zu Baum“ (BENTON 2014, 508).

SULLIVAN et al. (2016, 3) sprechen von „schneller Diversifizierung aerodynamischer Strukturen“ bei den Paraves, von großer Bauplanvielfalt bezüglich Skelett und Integumentstrukturen in Yanliao (Oberjura) und Jehol (Unterkreide), es gebe einen „hohen Level von „**Experimentierung**“, sowie Homoplasien und Exaptationen bezüglich des aerodynamischen Apparats.

**Gegenvögel:** „Die Mischung aus plesiomorphen Schläfen- und Gaumenstrukturen zusammen mit einem abgeleiteten vogelartigen Rostrum und postkranialen Skelett in *Yuanchuavis* [**Abb. 85**] zeigt die Schlüsselrolle von evolutionärem Mosaizismus und **Experimentierung** bei der frühen Diversifizierung der Vögel“ (WANG et al. 2022, 1).



**Abb. 85** Rekonstruktion von *Yuanchuavis komposoura*. (Luxquine, CC BY-SA 4.0)

**Euornithes-Vögel.** „Das Vorkommen von *Vegavis* in der Kreidezeit mit einer unter den bekannten Galloanserae (Wasser- und Landvögeln) einzigartigen Ernährungsweise ist ein weiteres Indiz dafür, dass die frühesten anseriformen Divergenzen durch evolutionäre **Experimente** gekennzeichnet waren, die in der heutigen Vielfalt nicht mehr vorkommen“ (TORRES et al. 2025, 1).

**Allgemein:** „Fossilien belegen auch, dass die Entstehung jeder größeren Gruppe von einer Vielzahl von evolutionären **Experimenten** begleitet wird“ (CHIAPPE 2009, 248). — „Es ist seit langem bekannt, dass viel **experimentiert** wird und Konvergenz stattfindet, wenn eine neue „adaptive Zone“ erschlossen wird (Gould, 1989). Es ist möglich, dass der adaptive Durchbruch bei der Entwicklung von einem nicht-avischen Dinosaurier zu einem Vogel von zahlreichen Konvergenzen in eng verwandten Linien bei vogelähnlichen Merkmalen begleitet wurde (Feduccia, 2013). Das Ausmaß an evolutionären **Experimenten** und Konvergenz in Bezug auf die „Vogelhaftigkeit“, dass die jüngsten Entdeckungen, insbesondere die aus China, zeigen, könnte dafür sorgen, dass ein Konsens über phylogenetische Beziehungen schwer zu erreichen ist“ (AGNOLINI et al. 2019, 22).

Erklärungen sind spekulativer Natur und nicht durch irgendwelche empirische Befunde gestützt

So kann man nur von „Experimentierung“ sprechen, wenn es auch einen Experimentator gibt. Da es diesen in der Evolution aber nicht gibt, ist dieser häufig verwendete Begriff irreführend. Schließlich suggeriert er unterschwellig eine Lenkung, die ausdrücklich bestritten wird. Denn ein Experimentator, der Verschiedenes ausprobiert, verfolgt ein Ziel. Das aber können evolutionäre Prozesse als reine Naturvorgänge nicht.

Letztlich wird mit der „Experiment“-Metapher ein evolutionstheoretisches Problem kaschiert. Denn auch wenn dieser Begriff natürlich *metaphorisch* gemeint ist, sollte er eine Realität *abbilden*. Das aber ist gerade nicht der Fall. Wenn dann auch noch von „gescheiterten Experimenten“ die Rede ist (z. B. bei vierflügeligen Formen unter den Vögeln), wird ebenfalls unausgesprochen eine Zielorientierung zugrunde gelegt, denn von Scheitern und Misslingen kann nur in Bezug auf ein Ziel gesprochen werden.

## Fazit

Angenommen, es würden *vor* der Aufstellung einer Rekonstruktion der Organismengeschichte, also gleichsam in der Zeit vor DARWIN und vor der Etablierung des Evolutionsgedankens folgende häufige oder gar systematische Befunde erhoben:

1. Die Fossilabfolgen sind weltweit ähnlich, dabei lösen sich vielfach verschiedene Gruppen von Lebewesen im Laufe der geologischen Schichtenfolge ab.

2. Größere Gruppen von Lebewesen (Ordnungen und höhere Taxa<sup>74</sup>) sind deutlich voneinander abgrenzbar.

3. In der Fossilüberlieferung größerer Gruppen von Lebewesen wird meist in einem frühen Stadium, sehr rasch nach dem Auftreten erster Formen dieser Gruppe, das maximale Ausmaß an Verschiedenartigkeit erreicht, das anschließend tendenziell abnimmt.

4. Die Merkmalsverteilungen sind derart mosaikartig, dass aufgrund verbreiteter Konvergenzen eine Darstellung in Form eines Netzwerkes viel leichter möglich ist als eine Baumdarstellung. Die Darstellung in einem eingeschachtelten System von Ähnlichkeiten ist zwar immer möglich, wird aber sehr häufig und regelmäßig durch Konvergenzen durchbrochen.

Würde man unter diesen Umständen behaupten, die Daten würden eine allgemeine Evolution der Lebewesen nahe legen? Das würde sicher nur auf den ersten Punkt zutreffen, aber auch dabei nicht zwingend, da das „Übereinander“ (*Beobachtung*) nicht gleichbedeutend mit einem „Hervorgehen auseinander“ (*Interpretation*) ist, und da die Beobachtungen 2.–4. dagegen sprechen.

Es ist natürlich eine schwierige gedankliche Übung, sich in eine Zeit vor DARWIN zu versetzen und gleichzeitig das heutige Wissen über die Fossilüberlieferung zugrunde zu legen. Unter Forschern und allgemein in den Naturwissenschaften ist das Denken und theoretische Modellieren längst zutiefst vom Evolutionsgedanken geprägt. Doch immerhin kann man feststellen, dass diese häufigen oder sogar systematischen Befunde unter 2.–4. im Rahmen eines evolutionären Paradigmas nicht *vorhergesagt* worden wären. In Wirklichkeit wurden gegenteilige Beobachtungen erwartet, wie im einleitenden Abschnitt dargelegt wurde. Das war schon bei Charles DARWIN so, dem es Sorge bereitete, dass Gruppen von Lebewesen zu Beginn ihrer Fossilüberlieferung mit großer Verschiedenartigkeit auftauchen, insbesondere im Kambrium oder auch bei den Angiospermen.

Bekanntlich führt das Nicht-Eintreffen der evolutionstheoretischen Erwartungen nicht dazu, dass man über einen Wechsel des Paradigmas in Ursprungsfragen nachdenkt. Drei Rahmenvorgaben sind in der *scientific community* offenbar gesetzt:

1. Es gab eine allgemeine Evolution aller Lebewesen.

2. Die Evolution verlief nicht zielgerichtet, d. h. alleine auf der Basis zukunftsblinder, natürlicher (meist gesetzmäßig beschreibbarer) Prozesse.

3. Es stehen große Zeiträume von mehreren hundert Millionen Jahren für die Evolution der vielzelligen Lebewesen zur Verfügung.

Innerhalb dieses Rahmens gibt es jedoch große Freiheit, neue Evolutionstheorien zu modellieren.

Genau dies geschieht angesichts der für Evolutionsbiologen überraschenden Befunde. Es werden nicht-Darwin'sche Evolutionstheorien formuliert. So wird im Rahmen der sogenannten Erweiterten Evolutionären Synthese (EES) die Hoffnung auf Epigenetik, Nischenbildung, Plastizität oder auf *sprunghafte* Veränderungen durch Neuerschaltungen von Genen in genetisch komplexen Vorfahren gesetzt (EvoDevo). Insbesondere letztere sollen eine Erklärung des häufigen Auftretens von Konvergenzen, der frühen Verschiedenartigkeit und der Abgrenzbarkeit höherer Taxa ermöglichen. Bisher sind diese neueren Ansätze jedoch nicht nur spekulativ, sondern in Bezug auf innovative Evolution unplausibel – aus zwei Gründen:

1. Es ist bisher nicht experimentell gezeigt worden, dass Neuerschaltungen von Regulationsgenen überhaupt zu neuen Strukturen führen können, die nicht bereits fertig angelegt waren.<sup>75</sup> Dies ist auch theoretisch nicht zu erwarten, weil in Gen-Regulations-Netzwerken zufällige Neuerschaltungen kaum zu konstruktiven Änderungen führen können – es sei denn, es liegt eine programmierte Situation vor (und eben kein Zufall). Dann aber würde sich die evolutionstheoretisch noch schwierigere Frage stellen, wie es zu dieser Programmierung gekommen ist. Dazu kommt noch folgender Aspekt: Es treten zahlreiche komplexe Konvergenzen auf ganz anderen Ebenen auf, als solchen, die sich allein durch Mutationen und Verschaltungen von Regulationsgenen erklären lassen. Die Frage ist, woher die funktionalen Module an sich kommen und wie sie ins große Ganze des Genoms, Epigenoms und Ontogeneseprogramms eingebettet sind.

2. Die Evolution von Plastizität und Epigenetik erfordert eigene, noch anspruchsvollere Erklärungen, die aber nicht in Sicht sind (JUNKER & WIDENMEYER 2021). Nischenbildung, Plasti-

zität und Epigenetik ermöglichen Anpassungen und Artbildung auf der Basis schon vorhandener Mechanismen; sie ermöglichen das Ausschöpfen vorhandenen Variations- und Artbildungspotenzials, erklären aber nicht, wie evolutionäre Innovationen ursprünglich entstehen.

Es ist grundsätzlich legitim, kausale Evolutionstheorien zur Rettung des Evolutionsparadigmas an neue Befundlagen anzupassen, aber es muss zweierlei beachtet werden:

1. Solche neuen Evolutionstheorien müssen hinsichtlich der Erklärungskraft ihrer Evolutionsmechanismen experimentell bestätigt werden, sonst sind sie *ad hoc*, spekulativ, ohne Erklärungswert und dienen nur dem Zweck, das evolutionäre Rahmenparadigma zu retten.

2. Bestimmte kausale evolutionstheoretische Hypothesen werden häufig nicht aus den empirischen Befunden abgeleitet, sondern es werden die Evolutionstheorien im Nachhinein an neue, unerwartete Befunde angepasst. Es handelt sich um Deutungen im Nachhinein.<sup>76</sup>

Damit soll nicht behauptet werden, dass kausale und historische Evolutionstheorien gar keine Vorhersagen ermöglichen. In dieser Abhandlung ging es gerade um Vorhersagen der historischen Evolutionsforschung in Bezug auf die Fossilüberlieferung, wo es um bestimmte zu erwartende Fossilformen und Ähnlichkeitsmuster geht. Wenn Evolution von A nach B verlaufen sein soll, kann man Zwischenformen erwarten, die irgendwo dazwischen stehen (und nicht aufgrund unpassender Merkmalsmosaiken „daneben“). Und man kann die anderen eingangs genannten und hier wieder aufgegriffenen Befunde vorhersagen und überprüfen.

### Deutungen aus der Sicht des Schöpfungsparadigmas

Wie können die in diesem Beitrag beschriebenen systematischen Befunde aus der Sicht des Schöpfungsparadigmas gedeutet werden? Sind in diesem Rahmen Vorhersagen möglich, die anhand der paläontologischen Daten überprüft werden können? Das sind herausfordernde Fragen. Schließlich können wir Menschen nicht wissen, ob Gott als Schöpfer Gefallen an einem eingeschachtelten System der Lebewesen hat oder ob es ihm eher gefällt, wenn die Merkmalverteilungen stark vernetzt sind. Auch hier sind oft nur Deutungen im Nachhinein möglich – und zwar oft nur auf der Basis bestimmter konkreter Vorstellungen darüber, wie die Lebewesen ausgestattet waren, die Gott geschaffen hat (vgl. **Kasten 5**).

Betrachten wir dazu die vier oben genannten systematischen Befunde und beginnen mit dem 4. Punkt, der Vernetzung von Merkmalsverteilungen,

## 5 | Grundtypen

Als „Grundtypen“ werden alle Biospezies zusammengefasst, die direkt oder indirekt durch Kreuzungen verbunden sind. Nach bisherigen Studien ist das Grundtypniveau in der Regel auf Familien- oder Unterfamilienniveau; Grundtypen können (bisher selten) auch Ordnungen umfassen (s. KUTZELNIGG & SCHOLL 2025). Innerhalb von Grundtypen kann es eine erhebliche Vielfalt geben (vgl. Kasten 1). Die Diversifizierung von Grundtypen kann durch Variationsprogramme (z. B. springende Gene) sowie durch Mendel'sche Rekombination (Mischerbigkeit) und Epistasie erklärt werden. Diese Variationsprogramme werden im Rahmen des Schöpfungsparadigmas als geschaffen interpretiert.

lungen, von der gerade schon die Rede war. Wenn auch eine bestimmte Merkmalsverteilung nicht vorhergesagt werden kann, so ist doch davon auszugehen, dass Gott als personales, willensbegabtes Wesen frei ist, Merkmale bei einzelnen Arten bzw. Grundtypen zu kombinieren, wie es ihm gefällt. Daher ist der Befund der starken Vernetzung nicht überraschend. Tatsächlich finden wir beides: Einschachtelung und Vernetzung. Die Deutung im Nachhinein lautet: *Die Einschachtelung spiegelt Ordnung wider, die Vernetzung Freiheit.*

Was den dritten Punkt angeht, also die frühe Verschiedenartigkeit von fossil überlieferten Großgruppen von Tieren und Pflanzen (Ordnungen und höhere Taxa), so lässt sich dieser Befund relativ zwanglos im Rahmen von Schöpfungsmodellen deuten. Frühe Verschiedenartigkeit kann sogar erwartet werden und ist jedenfalls ein bestätigender Befund, wenn von einer fertigen Erschaffung von Grundtypen ausgegangen wird (siehe **Kasten 5**) – jedenfalls solange die Fossilüberlieferung ausreichend vollständig ist (vgl. SCHOLL 2024). Innerhalb der mit einem beträchtlichen Variationspotenzial ausgestatteten Grundtypen kann anschließend die Vielfalt (vgl. **Kasten 1**) stark zunehmen. Maximale Verschiedenartigkeit<sup>77</sup> mit relativ wenig Vielfalt innerhalb der Grundtypen zu Beginn und anschließende Zunahme der Vielfalt und tendenzielle Abnahme der Verschiedenartigkeit durch Aussterben ist ein passender Befund. Ein solcher Befund zeigt sich in vielen Fällen, aber nicht durchgehend. Die Situation ist somit insgesamt nicht ganz einheitlich.

Die Abgrenzbarkeit von Großgruppen (2. Punkt) ist ebenfalls nicht überraschend, wenn man von einer Erschaffung ausgeht. Allerdings entsprechen die Lücken zwischen den Großgruppen auf höherer systematischer Ebene nicht direkt den Lücken zwischen Grundtypen, da häufig mehrere Grundtypen je höherer systematischer Ebene existieren. Hierzu sind Detailbetrachtungen in Einzelfällen erforderlich, was den Rahmen dieser Arbeit sprengen würde.

Mit dem ersten Befund, der Regelmäßigkeit der Fossilabfolgen, hat ein Schöpfungsparadigma große Mühe, wenn man von einer gleichzeitigen

Erschaffung von Grundtypen (in der Schöpfungswoche) ausgeht, wie das im Rahmen der biblischen Schöpfungslehre der Fall ist. Hier würde man die beobachtete Regelhaftigkeit der Fossilabfolgen nicht ohne zusätzliche Annahmen erwarten. Insbesondere muss in diesem Rahmen die weltweite Sintflut berücksichtigt werden. Ein befriedigendes erdgeschichtliches Modell liegt hierzu derzeit nicht vor – es muss aber betont werden, dass dies bis dato für kein Weltbild gilt, egal, ob es sich um den klassischen Neodarwinismus, Theistische Evolution, Langzeit- oder Kurzzeitvorstellungen handelt (vgl. SCHOLL 2024). Es ist anzunehmen, dass ökologische Aspekte wie vorherrschende Lebensräume und Fortpflanzungs- und Ausbreitungsgeschwindigkeit eine wichtige Rolle für die Fossilabfolge spielen. Verschiedene Ansätze werden in STEPHAN (2015) diskutiert; dies hier darzulegen würde ebenfalls den Rahmen dieser Arbeit bei Weitem sprengen. Es gilt jedenfalls: Vorhersagen für die zu erwartenden fossilen Befunde hängen im Rahmen von Schöpfungsansätzen davon ab, welches erdgeschichtliche Modell und welche Vorstellungen zur biblischen Sintflut zugrunde gelegt werden. So unterscheiden sich amerikanische Modelle (Sintflut ca. von Prä-/Kambrium bis Kreide-Paläogen bzw. Neogen-Quartär-Grenze) und europäische bzw. Megasukzessions-Modelle (Sintflutbeginn wie in amerikanischen Modellen; Sintflutende im oberen Erdaltertum) in ökologischer Hinsicht deutlich: Im ersten Fall ist ein Großteil der makroskopischen, fossilen Lebewesen im Wesentlichen zeitgleich (innerhalb des Sintflutjahres) einzuordnen, während es sich im zweiten Fall größtenteils um aufeinanderfolgende Großlebensräume bzw. Besiedlungsstadien von Lebensgemeinschaften handelt, die nacheinander abgelagert worden sind.

Die Regelhaftigkeit der Fossilablagerungen könnte zu einer schrittweisen Erschaffung, also zu einem vielfachen punktuellen direkten Eingreifen eines Schöpfers passen. Solche Vorstellungen werfen allerdings die Frage auf, wie sie mit den einschlägigen biblischen Texten harmonisiert werden können. Die damit verbundenen exegetischen und systematisch-theologischen Fragen können hier nicht behandelt werden (vgl. JUNKER 2022). Darüber hinaus gibt es methodische Probleme des Nachweises bzw. der Überprüfung solcher Vorstellungen: 1. Wie könnte man empirisch im Nachhinein entscheiden, ob sich Unterschiede verschiedener Gruppen auf ursprüngliche getrennte Erschaffung oder auf Eingriffe des Schöpfers in auseinanderentwickelten Gruppen zurückzuführen sind? 2. Wenn sich alle Wissenschaftler, egal mit welchem paradigmatischen Hintergrund, einig sind, dass die Fossil-

überlieferung in vielerlei Hinsicht unvollständig ist (z. B. was Lazarus-Taxa angeht, die zu einem bestimmten Zeitpunkt fossil auftauchen, dann aus der Fossilüberlieferung verschwinden und schließlich wieder auftauchen; vgl. SCHOLL 2024), woher will man dann genau wissen, wann, wie und wo ein Schöpfer schrittweise in die Schöpfung eingegriffen hat? Letztlich lassen sich dann zum Auftauchen von Taxa keine Vorhersagen ableiten, da keine Unterscheidung möglich ist, welche deutlichen Lücken in der Fossilüberlieferung ein Eingreifen Gottes repräsentieren und welche lediglich durch fossil nicht überlieferte Lebensräume hervorgerufen sind.

Bezüglich der Prüfmöglichkeiten sind evolutionäre Modelle und biblische Schöpfungskonzepte dem Modell einer schrittweisen Schöpfung überlegen: Evolutionsmodelle müssen davon ausgehen, dass einfachere Gruppen vor den ihnen folgenden („abgeleiteten“) komplexeren Gruppen existiert haben und sagen deren Auffinden voraus (was sich allerdings im Wesentlichen in vielen Fällen nicht erfüllt hat, vgl. SCHOLL 2024). Biblische Schöpfungsmodelle hingegen sagen ein Auftreten aller Grundtypen am Ende der Schöpfungswoche voraus, die aus theologischen Gründen zum Auftreten des Todes in der biblischen Heilsgeschichte mit dem Auftreten der Ediacara-Fauna spätestens zu Ende sein dürfte (vgl. JUNKER 2022). In Abhängigkeit vom jeweiligen Sintflutmodell ergeben sich dann die konkreten Erwartungen, in welcher Reihenfolge die Taxa in der Fossilüberlieferung zu erwarten sind: Die sogenannten amerikanischen Modelle sehen in dem Großteil des Phanerozoikums (Kambrium bis heute) Ablagerungen der Sintflut an sich (bis einschließlich Kreide oder gar Tertiär) – dann sind vor allem höhen- und topografieabhängige Ökosysteme für das Auftreten der Fossilien verantwortlich. Europäische Modelle hingegen gehen von Sintflut im Erdaltertum (bzw. Teilen davon) aus und von anschließenden Megasukzessionsstadien (Wiederbesiedlung der Erde). Dann sind entsprechende Anpassungen an nach der Sintflut herrschende extreme Umweltbedingungen (überschwemmte Gebiete und Flachmeere, salzhaltige Böden, Sonneneinstrahlung, Temperaturschwankungen, örtliche Überflutungen, Plattentektonik, Konkurrenzstärke, Bodenbildung, aufeinander aufbauende Nahrungsnetze etc.) von sukzessive aufeinander aufbauenden Ökosystemen entscheidend für die Verbreitung und das Fossilisieren von Arten. Eine zentrale Aufgabe der Schöpfungswissenschaftler ist dementsprechend das weitere Ausformulieren, Ableiten und Testen daraus folgender spezifischer Vorhersagen zur Fossilüberlieferung, das in vielen Bereichen noch nicht sehr weit fortgeschritten ist.

**Amnioten:** Landwirbeltiere, die sich, anders als Amphibien, völlig unabhängig vom Wasser fortzupflanzen (Reptilien, Vögel, Säugetiere).

**abgeleitet:** → apomorph

**apomorph:** Bezeichnung für ein Merkmal oder einen Merkmalszustand, das bzw. der evolutionstheoretisch als höherentwickelt bzw. abgeleitet gewertet wird.

**Autapomorphie:** Ein → apomorphes Merkmal, das nur in einer bestimmten Gruppe vorkommt (→ Synapomorphie).

**Cladismus:** Methode zur Ermittlung von Verwandtschaftsbeziehungen. Zugrunde gelegt werden gemeinsame → apomorphe Merkmale (→ Synapomorphien), auf deren Basis die Verwandtschaftsverhältnisse (Abstammungsbeziehungen) der untersuchten Taxa in ein Baumdiagramm (→ Cladogramm) gebracht werden.

**Cladogramm:** Baumdiagramm mit in der Regel gabeligen Verzweigungen; es gibt aber auch Cladogramme mit ausgeprägten Mehrfachverzweigungen.

**Darwinismus:** Die Sichtweise, wonach zufällige Mutationen und Selektion die Haupttriebfedern des evolutionären Wandels sind. (→ Darwin'scher Mechanismus)

**Darwin'scher Mechanismus:** Das Kernstück des Darwin'schen Mechanismus das Wechselspiel von Zufallsmutation und natürlicher Selektion, wobei Darwin Mutationen als Quelle von Variation nicht kannte.

**Deuterostomier:** „Neumundtiere“, Gruppen, bei denen in der Embryonalentwicklung der Urmund zum After wird und für den Mund eine sekundäre Öffnung entstehung. Die bekanntesten Vertreter der Deuterostomier gehören die Stachelhäuter und die Chordatiere mit der Hauptgruppe der Wirbeltiere; somit ist auch der Mensch ein Deuterostomier.

**Elpistostegiden:** Gruppe von Fleischflossern des späten Devon, die teilweise Ähnlichkeiten mit Tetrapoden (Landwirbeltieren) aufweisen.

**Enantiornithes:** „Gegenvögel“ – nur in Sedimenten der Kreide fossil überlieferte Vogelgruppe, deren besonderes Kennzeichen die Gelenkverbindung zwischen Schulterblatt und Rabenbein ist. Am Schulterblatt befindet sich eine Gelenkpfanne und am Rabenbein ein Gelenkzapfen vor, anders herum als bei anderen Vogelgruppen. Die meisten Arten waren bezahnt.

**Erweiterte evolutionäre Synthese (EES):** Evolutionshypothesen, die neben den im → Neodarwinismus anerkannten Evolutionsfaktoren noch weitere, nicht-darwinistische Faktoren einbeziehen, dazu gehören Nischenbildung, Plastizität, Epigenetik und Prozesse in der Embryonalentwicklung (Evo-Devo).

**Gegenvögel:** → Enantiornithes

**Homologie:** Gleichwertigkeit ähnlicher Strukturen, Organe, Gene und Prozesse; in der Evolutionsbiologie Beleg für gemeinsame Abstammung.

**Homoplasie:** Bauplanähnliche Struktur, die trotz ihrer Ähnlichkeit als mehrfach unabhängig entstanden interpretiert wird. Dazu gehören Konvergenzen, Parallelentwicklungen und Rückentwicklungen.

**Konvergenz:** gleichartige Entwicklung ähnlicher Strukturen und Funktionen einzelner Organe nicht abstammungsmäßig verwandter Organismen.

**Kronengruppe:** Klade (Zweig eines Stammbaums), an deren Basis der letzte gemeinsame Vorfahr aller heute vorkommenden → Taxa dieser Klade steht.

**monophyletisch:** Von einer einzigen Stammart abstammend.

**Neodarwinismus:** → Darwinismus, angereichert mit neueren Erkenntnissen über Evolutionsfaktoren wie Gendrift, Hybridisierung u. a. Das Kernstück des

des Darwin'schen Mechanismus bleibt dabei erhalten.

**Ornithothoraces:** Vogelgruppe, die sowohl die → Enantiornithes als auch die → Ornithuren umfasst.

**Ornithurae:** „Vogelschwänze“; Vogel mit Fächerschwanz, zu denen auch die heutigen Vögel gehören; ab der Unterkreide fossil überliefert.

**paraphyletisch:** Gruppe von Lebewesen, die einen gemeinsamen Vorfahren teilen, aber nicht alle Nachkommen dieses Vorfahren einschließt.

**Phanerozoikum:** Erdzeitalter, indem gemäß des Begriffs „das Leben erscheint“; gemeint sind die geologischen Schichten ab dem Kambrium, seit dem fossil Tiere bekannt sind, deren Baupläne heutigen Bauplänen grundsätzlich ähnlich sind (auf Klassen- und Stamm-Niveau), unterteilt in Paläozoikum (Eraltertum); Mesozoikum (Erdmittelalter) und Känozoikum (Erdneuzeit).

**Schlüsselmerkmal:** Ein hochrangiges Merkmal (wie z. B. die drei Gehörknöchelchen der Säugetiere), das einer Gruppe ermöglicht, neue Ressourcen zu erschließen.

**Sparsamkeitsprinzip:** Grundsatz bei der Erstellung von → Cladogrammen, wonach möglichst wenige → Konvergenzen auftreten.

**Stratigraphie:** Schichtbeschreibung, Abfolge von geologischen Sedimentschichten

**Synapomorphie:** → Apomorphes Merkmal, das zwei oder mehreren Gruppen gemeinsam ist.

**Taxon** (pl. Taxa): Allgemein eine Einheit der Klassifikation, seien es Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen oder andere Gruppen von Lebewesen, die gewöhnlich als abstammungsbedingte Einheiten angesehen werden.

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

## Dank

Ich danke herzlich Dr. Michael Brandt, Prof. Dr. Siegfried Scherer, Dr. Boris Schmidtgall und besonders Benjamin Scholl für kritische Kommentare und hilfreiche Hinweise zur Verbesserung des Textes. Für verbliebene Fehler bin ich alleine verantwortlich.

# Anhänge

## Originalzitate Kasten 3

„In fact, **conflicting phylogenetic signal between genes is commonplace**“ (SCHREMPF & SZÖLLÖSI 2020).

„An immediate challenge is to address the **pervasive phylogenetic conflict** observed in whole genome data“ (ADAMS et al. 2021).

„**Phylogenomic conflict**, where gene trees disagree about species tree resolution, **is common across genomes and throughout the Tree of Life**“ (PARINS-FUKUCHIA et al. 2021).

„A ‘new kid on the block’, phylogenomics, is adding another type of controversy never seen before in molecular phylogenetics: **highly supported contradictory results**“ (GIRIBET 2016).

„... **patterns of extreme inconsistencies at the base of the metazoan tree of life, ... Different gene matrices tell different stories ... this study generated three incongruent, yet strongly supported tree topologies**“ (NOSENKO et al. 2013).

„**That whole abstraction of evolution as being a tree, we always knew was a little inadequate ... But now we know it’s really inadequate**“ (RASMUS NIELSEN in BERWALD 2022).

„Phylogenomics ... has been viewed as the ultimate solution to the problem of resolving difficult nodes in the tree of life. However, it has become clear that analyses of these large genomic datasets can also result in **conflicting estimates of phylogeny**“ (REDDY et al. 2017).

## Originalzitate Kasten 4

**Baum Sanfordiacualis:** „Moreover, although systematically unresolved, this specimen shows that Early Carboniferous vegetation was more complex than realized, signaling that it was a **time of experimental**, possibly transitional and varied, growth architectures“ (GASTALDO et al. 2024).

**Eurypteriden (Seescorpione):** „...eurypterids were **experimenting** with modes of terrestrial respiration and were in the process of terrestrializing rather than returning to aquatic environments“ (LAMSDALL et al. 2020, 4320; vgl. **Abb. 15**).

**Krabbe Callichimera:** „[O]ur results suggest that *Callichimaera* represents a novel lineage of brachyurans that evolved when crabs were undergoing a major adaptive radiation that included extraordinary morphological experimentation, before settling into the more familiar body forms seen today“ (LUQUE et al. 2019, 10).

**Echinodermen (Stachelhäuter):** „The earliest-known echinoderm fossils show evolutionary **experimentation** with other symmetries, but there is no consensus regarding the fate of the principal bilaterian body axis: is it gone, was it duplicated or was it otherwise reconfigured?“ (LACALLI 2023, 485)

**Der Pygostylia-Vogel Cratonavis:** „The primitive cranial morphologies stand in stark contrast with its derived set of post-cranial morphologies, reflecting the influence of **mosaic evolution** and biological **experimentation** deep within avialan phylogeny“ (LI et al. 2023, 23, 26).

**Flugfähigkeit bei Maniraptoren bzw. Paraves:** „Thus, the fossil record reveals that increased anatomical

variation and its expression as morphological disparity is linked to multiple origins of different flying capacities in Maniraptora. This is especially noticeable in Paraves, suggesting that **experimentation** and complexity of aerial performance was taking place in parallel across several clades of mid to small-sized maniraptoran dinosaurs during the upper Jurassic and the early Cretaceous“ (NEBREDA et al. 2020, 6). — „According to this story, the development of flight was chaotic, with different dinosaurs **experimenting** with different airborne behaviors using different airfoil and feather arrangements [...], until ultimately only modern birds survived“ (BRUSATTE 2017, 792). — „If derived bird-like dinosaurs were **experimenting** with using different body structures to evolve flight in parallel, it follows that different dinosaurs may have evolved different flightworthy feathered wings in parallel as well“ (BRUSATTE et al. 2015, 892).

**Yi und Ambopteryx** (Scansoriopterygidae): „The scansoriopterygids *Epidendrosaurus* and *Epidexipteryx* are also the oldest known avialans, and this apparently endemic clade may represent a short-lived, localized evolutionary **experiment** near the base of the avialan tree“ (SULLIVAN et al. 2014, 269). „Scansoriopterygians, a **failed experiment** in pre-bird theropod flight“ (DECICCHI et al. 2020).

**Paraves:** „Traits associated with Aves evolved before their origin, at high rates, and support the notion that numerous lineages of paravians were **experimenting** with different modes of flight through the Late Jurassic and Early Cretaceous“ (PUTTICK et al. 2014, 1397). — „The fossils showed that from about 170 to 120 million years ago, all these dinosaurs—the Paraves—were **experimenting** with flight in various modes, including parachuting, gliding, and leaping from tree to tree“ (BENTON 2014, 508).

**Gegenvögel:** „The mixture of plesiomorphic temporal and palatal structures together with a derived avialan rostrum and postcranial skeleton encapsulated in *Yuanchuavis* [**Abb. 64**] manifests the key role of evolutionary **mosaicism** and **experimentation** in early bird diversification“ (WANG et al. 2022, 1).

**Euornithes-Vögel.** „The Cretaceous occurrence of *Vegavis*, with a feeding ecology unique among known Galloanserae (waterfowl and landfowl), is further indication that the earliest anseriform divergences were marked by evolutionary experiments unrepresented in the extant diversity“ (TORRES et al. 2025, 1).

**Allgemein:** „Fossils also document that the origin of any major group is accompanied by a wide range of evolutionary **experimentation**“ (CHIAPPE 2009, 248). — „It has long been known that much **experimentation** and convergence occurs when a new ‘adaptive zone’ is being crossed into (Gould, 1989). It is possible that the adaptive breakthrough of evolving from a non-avian dinosaur into a bird was accompanied by much convergence in closely related lineages on bird-like features (Feduccia, 2013). The degree of evolutionary experimentation and convergence on ‘bird-ness’ demonstrated by recent discoveries, especially those from China, may ensure that a consensus on phylogenetic relationships remains elusive“ (AGNOLIN et al. 2019, 22).

## Quellenangaben zu Abb. 30

Von: Lucarelli, Maximilian Paradiz, Jorge Armín Escalante Pasos, Marshal Hedin, Bernard DUPONT, Cave explorer, Chantelle Bosch, Rosa Fernández, Gonzalo Giribet, P. Naskrecki, Jaroslav Smrž, ubomír Ková , Charles J. Sharp, Jaromír Mikeš, Alena Lukešová, Kurt Kulac, Kaldari - Diese Datei wurde von diesen Werken abgeleitet: Araneus diadematus, Livorno 1.JPG; Phrynus (3911834226).jpg; Mastigoproctus scabrosus 12698917.

jpg:Arachnida, Schizomida, Hubbardia briggsi, adult female (8627013240).jpg; Common Yellow Scorpion (Buthus occitanus) (36043322670).jpg; Lasiochernes cretonatus Henderickx 1998.jpg; Metasolpuga picta00.jpg; Ricinulei from Fernandez & Giribet, nymph of Ricinoides atewa (2015) (cropped).jpg; Harvestman opilio canestrinii male.jpg; Live Eukoenenia spelaea in its cave habitat.png; Trombidium holosericeum Wobblitz01.jpg; Ixodes pacificus 01.jpg; CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=119732794>

# Anmerkungen

In blau sind Originalzitate gesetzt, die im Text in Übersetzung zitiert werden.

- 1 „... the hallmark of a good theory are very specific predictions that are unique to this theory and successfully confirmed by later discovery of empirical evidence. The hypothesis of common descent arguably allows for the prediction of very precise anatomical details of hypothetical transitional forms, that would not be predicted by the hypothesis of common design without the constraint of shared ancestry“ (G. BECHLY (2023a), <https://evolution-news.org/2023/12/fossil-friday-the-mess-of-arachnid>)
- 2 Vollständigeres Originalzitat: „It is a truly wonderful fact ... that all animals and all plants throughout all time and space should be related to each other in groups subordinate to groups, in the manner which we everywhere behold— namely, varieties of the same species most closely related, ... species of the same genus less closely and unequally related, ... forming sections and sub-genera, species of distinct genera much less closely related, and genera related in different degrees, forming sub-families, families, orders, sub-classes, and classes. ... If species had been independently created, ... no explanation would have been possible of this kind of classification; but it is explained through inheritance and the complex action of natural selection, entailing extinction and divergence of character, as we have seen illustrated in the diagram“ (DARWIN 1872).
- 3 „Darwin later claimed, correctly, that his own theory predicts hierarchy“ (SOBER 2008, 124).
- 4 Mit „Darwin'schem Mechanismus“ sind auch die Nachfolgetheorien eingeschlossen, die als Neodarwinismus, Synthetische Evolutionstheorie, Moderne Synthese oder Standard-Evolutionstheorie bezeichnet werden. DARWIN kannte Mutationen als eine Quelle von Variation noch nicht; diese und andere Faktoren wie z. B. Gendrift sind in den Nachfolgetheorien berücksichtigt.
- 5 Nicht von *Merkmalsausprägungen!* Merkmale sind Elemente des Phänotyps, die in alternativen Formen auftreten können, die als *Merkmalsausprägungen* bezeichnet werden.
- 6 DARWIN in *Origin of species* (6. Aufl., Kap. 6): „Wenn gezeigt werden könnte, dass irgendein komplexes Organ existiert, das nicht durch zahlreiche, aufeinanderfolgende, geringfügige Veränderungen gebildet worden sein kann, würde meine Theorie absolut zusammenbrechen.“ Er fuhr direkt mit der Feststellung fort: „Aber ich kann keinen solchen Fall finden.“
- 7 So schreibt DAVIDSON (2011, 40): „Es gibt immer eine beobachtbare Auswirkung, wenn ein Teil eines Entwicklungs-GRN [= Gen-Regulations-Netzwerk] unterbrochen wird. Da die Folgen immer katastrophal schlecht sind, ist ihre Flexibilität minimal, und da alle Teile miteinander verbunden sind, hat das ganze Netzwerk daran Anteil, dass es nur einen Weg gibt, wie die Sache funktioniert“ (Hervorhebung hinzugefügt).
- 8 Strenggenommen gab es schon früher Ideen über größere Sprünge in der Evolution („hopeful monsters“ nach Richard GOLDSCHMIDT, vom Paläontologen Otto Heinrich SCHINDEWOLF aufgegriffen). Sie wurden aber lange Zeit als spekulativ und unplausibel verworfen. In neuerer Zeit leben diese Ideen aber wieder mit neuen Begründungen auf (vgl. JUNKER 2009).
- 9 Eine Sammlung einschlägiger Zitate dazu findet sich unter <https://www.wort-und-wissen.org/disk/makroevolution-unerklaert/>
- 10 „Aus welchem gemeinsamen Vorfahren sich diese kuriose Gruppe der Ursäuger [hier Kloakentiere inkl. Schnabeltier und Ameisenigel] entwickelt hat, ist unter Experten umstritten. Fossilien, die die Evolutionsgeschichte eindeutig belegen könnten, wurden bisher keine gefunden. Zahnvergleiche mit heutigen Säugetieren sind ebenfalls nicht möglich, da die Kloakentiere keine Zähne haben. So bleiben nur Theorien.“ (<https://www.wissenschaft.de/erde-umwelt/knochenanalyse-enthueellt-vorfahren-der-eierlegenden-saeugetiere>)
- 11 „It is tempting to view elpistostegids simply as an intermediate step in a directional evolutionary progression, but of course they were nothing of the sort; like all organisms, they were adaptively optimised for their own lifestyle and not ‘on their way’ to anywhere“ (AHLBERG 2018, 17). AHLBERG schreibt außerdem (a.a.O.): „The idea of *Tiktaalik* as an immediate predecessor of tetrapods, which has been promulgated both in the scientific literature (Daeschler et al. 2006; Shubin et al. 2006) and in innumerable popular presentations, must thus be discarded if the footprint evidence is accepted; instead, *Tiktaalik* and *Elpistostege* are cast in the role of late survivors of the elpistostegid radiation.“ Daraus geht hervor, dass er nicht nur das „Gerichtetsein“ in Frage stellt.
- 12 „In particular we have almost no information about the step between *Tiktaalik* and the earliest tetrapods, when the anatomy underwent the most drastic changes, ...“ (AHLBERG & CLACK 2006, 748).
- 13 Der Begriff ist aus den hebräischen Wörtern „bara“ und „min“ zusammengesetzt und steht für „geschaffene Art“. Bei einer baraminologischen Analyse erfolgt ein umfangreicher Merkmalsvergleich verschiedener Arten oder höherer Taxa mit dem Ziel, herauszufinden, ob sich deutlich voneinander abgegrenzte Gruppierungen ergeben. Die Art der Analyse an sich ist unabhängig von der Annahme geschaffener Arten.
- 14 „The distribution of morphologies among animals and plants is neither evenly nor randomly distributed, but clumped (under-dispersed) at many scales. This pattern remains among the most challenging problems in understanding the processes that generate large-scale, macroevolutionary patterns (Lewontin, 2003). In fact, it is so obvious that we often forget that meaningful classifications depend upon the existence of such gaps“ (ERWIN 2021, 2).
- 15 „The morphological distances ... between angiosperms and gymnosperms... are maintained even with the inclusion of fossils“ (CLARK et al. 2023).
- 16 Detaillierter: <https://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg21/heft2/sij212-1.html>.
- 17 „The fossil record contains abundant evidence for two seemingly contradictory patterns: bursts of morphologic innovation, often associated with

- what have been interpreted as adaptive radiations within clades, and long-term stability of morphology“ (DAVIDSON & ERWIN 2010, 184).
- 18 Zusammenfassend beschrieben: [https://www.genesisnet.info/schoepfung\\_evolution/n204.php](https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n204.php).
  - 19 Das Phanerozoikum umfasst alle geologischen Systeme, die in nennenswertem Umfang Vielzeller-Fossilien bergen, das sind alle Systeme vom Kambrium bis heute. „Phanerozoikum“ bedeutet „das Leben erscheint“ (in fossil erhaltener Form). Mittlerweile sind auch im jüngsten Präkambrium eine Reihe von Vielzellergruppen entdeckt worden; diese zeigen im Großen und Ganzen jedoch wenige Ähnlichkeiten mit den Fossilien seit dem Kambrium.
  - 20 „Examples of pronounced early increase in disparity include Cambrian marine arthropods (9, 49, 77, 172), Paleozoic gastropods (163, 176), Paleozoic rostroconch molluscs (165), Paleozoic stenolaemate bryozoans (1), Paleozoic seeds (123), Cretaceous angiosperms (based on pollen; R Lupia, personal communication), Cenozoic ungulates (72), Carboniferous ammonoids (113, 114, 137), Paleozoic articulate brachiopods (13, 84), Ordovician trilobites (but not Paleozoic trilobites as a whole) (91), early-mid Paleozoic tracheophytes (75), Paleozoic crinoids (41, 42, 43, 44), Mesozoic crinoids (46), Paleozoic blastozoans (37, 47, 162), and Cambrian Metazoa (141)“ (FOOTE 1997, 137f).
  - 21 „Early Jurassic ammonites (23), Paleozoic trilobites (40), Paleozoic blastoids (35, 40), Paleozoic cladid and flexible crinoids (43), and, apparently, insects from the mid-Paleozoic to the Recent (based on number of mouthpart morphotypes; 76)“ (FOOTE 1997, 137f).
  - 22 „‘Early bursts’ of morphological disparity (i.e. diversity of anatomical types) are common in the fossil record“ (WAGNER 2018)
  - 23 „Some paleobiologists claim that in general clades are initially more diverse, and later on, when they are prone to extinction, they show much less diversity, but one could refine this idea by stating that the ratio disparity/diversity gets inverted during the existence of the clade, starting with much more disparity than diversity“ (HUNEMAN 2017, 334).
  - 24 Amnioten oder Nabeltiere sind diejenigen Landwirbeltiere, deren Embryonen sich in einer mit Fruchtwasser (Amnionflüssigkeit) gefüllten Amnionhöhle entwickeln (nach Wikipedia).
  - 25 „... by the Early Cretaceous, early birds had ... diverged significantly in morphology, size and ecology ...“ (ZHOU & ZHANG (2002, 409).
  - 26 „There is now a picture of rapid radiation of birds after the initial establishment of flight with at least three significant lineages – Confuciusornithidae, Enantiornithes and Ornithurae. ... Each shows a considerable degree of specialization, with apparently competent flight performance broadly comparable to that of extant species, albeit with less overall morphological diversity“ (RAYNER 2001, 372).
  - 27 „Fronn-tailed birds, ribbon-tailed birds and fan-tailed birds all co-existed during the rapid diversification of avialans in the early Cretaceous“ (MARTYNIUK 2012, 28).
  - 28 „The fossil record, however, provides evidence that modern birds represent an explosive Tertiary radiation“ (FEDUCCIA 2003, 174).
  - 29 „Overall, these findings reveal the great amount of diversity and convergence that occurred among birds (including some features convergent with mammals) during the post-Cretaceous revolution“ (BRUSATTE et al. 2015, 895).
  - 30 „Despite the increasing size of genomic datasets, however, phylogenetic relationships among Neornaves have remained in conflict across this new crop of genome-scale studies (2, 3). The intractability of early avian relationships has been attributed to a „Neoavian explosion“ after the KPg boundary extinction event, ...“ (WU et al. 2024, 1)..
  - 31 „The authors’ tree resolves the branching order at the origins of modern birds and strongly supports a rapid radiation of major bird lineages soon after the Cretaceous–Palaeogene mass extinction. ... „The evolutionary relationships between modern birds have been notoriously difficult to resolve“ (THOMAS 215, 516).
  - 32 [https://www.genesisnet.info/schoepfung\\_evolution/n328.php?a=0](https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n328.php?a=0).
  - 33 „The distribution of living fungal form is defined by four distinct morphotypes: flagellated, zygomycetous, sac-bearing, and club-bearing. The discontinuity between morphotypes is a consequence of extinction, indicating that a complete record of fungal disparity would present a more homogeneous distribution of form. Fungal disparity expands episodically through time, punctuated by a sharp increase associated with the emergence of multicellular body plans. Simulations show these temporal trends to be non-random and at least partially shaped by hierarchical contingency. These trends are decoupled from changes in gene number, genome size, and taxonomic diversity. Only differences in organismal complexity, characterised as the number of traits that constitute an organism, exhibit a meaningful relationship with fungal disparity. Both animals and fungi exhibit episodic increases in disparity through time, resulting in distributions of form made discontinuous by extinction. These congruences suggest a common mode of multicellular body plan evolution“ (aus Abstract).
  - „The disparity of fungi within morphospace increases through time, rapidly and episodically at first but then at a lower rate average after the Tonian, up until the Permian. Thereafter, it increases approximately gradually until the present (Fig. 6A-B)“ (SMITH & DONOGHUE 2022, 1492).
  - 34 „Mesarch“ bedeutet, dass mehr als ein Strang des primären Xylems in einem Stamm oder einer Wurzel vorhanden ist.
  - 35 „Many [ferns] have highly branched fronds, mesarch xylem maturation, and a rhizome stele that is dissected by leaf gaps. Plants that display various combinations of these features occur in the fossil record from the Middle Devonian (...) to the Recent, but there has been considerable systematic turnover with several prominent clades replacing one another through geological time (Rothwell, 1999). In practice, botanists have traditionally recognized as “ferns” those species that are left over after all other euphyllphytes have been removed to clades with clearly identifiable synapomorphies (Rothwell, 1999)“ (ROTHWELL & STOCKEY 2008, 332).
  - 36 Weitere Informationen unter [https://www.genesisnet.info/schoepfung\\_evolution/n336.php](https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n336.php)
  - 37 „Moreover, although systematically unresolved, this specimen shows that Early Carboniferous vegetation was more complex than realized, signaling that

- it was a time of experimental, possibly transitional and varied, growth architectures” (GASTALDO et al. 2024, 781).
- 38 <https://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg13/heft1/sij131-s.html>
- 39 „The incongruent distribution of Guiyu and Psarolepis features across different groups poses special challenges to attempts at polarizing the plesiomorphic osteichthyan and gnathostome characters ...“ (ZHU et al. 2012, 2f.).
- 40 ie Autoren schreiben in der Zusammenfassung (in Übersetzung): „Auffallend ist, dass die Schuppen groß und teilweise rhomboid sind und ein ausgeprägtes Zapfen-Sockel-Gelenk aufweisen; diese Kombination war bisher nur bei Knochenfischen bekannt und wurde als Synapomorphie dieser Gruppe angesehen. Das Vorhandensein eines Analflossenstachels bei *Entelognathus*, der bisher nur bei einigen Stamm-Knorpelfischen gefunden wurde, zeigt außerdem, dass viele Merkmale, von denen man bisher annahm, sie seien auf bestimmte Linien innerhalb der Gnathostomen-Kronengruppen beschränkt, wahrscheinlich vor dem gemeinsamen Vorfahren der lebenden Kieferwirbeltiere entstanden sind“ (CUI et al. 2023, 1).
- 41 „The new material raises the possibility that different tetrapod groups diversified in parallel in different regions of the equatorial belt and subsequently extended their geographical range“ (MILNER 1996, 742).
- 42 „And these principles, of repeated parallelisms and unexpected character combinations, apply at each level of divergence within the tetrapodomorphs. Thus we see further convergences between the tristichopterans (which includes the canonical *Eusthenopteron*) and the tetrapods (Snitting 2008); even in the most crownward group, we continue to encounter unexpected mixtures of characters“ (CONWAY MORRIS 2009, 1322).
- 43 Ausführlichere Beschreibung unter <https://www.genesisnet.info/index.php?News=273>
- 44 „This eye shape and position is surprising because it indicates that this water dweller was looking above the surface of the water“ (FRÖBISCH & WITZMANN 2019, 494).
- 45 Ein Taxon, das eine Reihe von Untergruppen der Theropoden umfasst; der Name bedeutet „starre Schwänze“.
- 46 <https://www.wissenschaft.de/erde-umwelt/skurreil-ein-vegetarischer-raubsaurier/>
- 47 <https://www.wired.de/collection/latest/das-schnabeltier-unter-den-dinosauriern>
- 48 Ausführlichere Beschreibung unter [https://www.genesisnet.info/schoepfung\\_evolution/n274.php](https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n274.php)
- 49 „The analysis shows concentrated homoplasy in proximal nodes at the base of Tetanurae ... These results highlight the complex morphological evolution in the early radiation of tetanuran theropods, in which convergences and parallelisms were extremely common. This pattern seems to be a common feature in rapid radiation events of major clades of vertebrates and might explain the common difficulties to unravel phylogenetic relationships of important lineages at the base of major clades“ (RAUHUT & POL 2019, 1).
- 50 Unterschenkelknochen der Vögel und einiger Dinosauriergruppen, der aus der Verschmelzung des Schienbeins (Tibia) mit der oberen Reihe der Fußwurzelknochen hervorgegangen ist.
- 51 „... so enigmatic and bizarre, with a completely unexpected mix of strange features. It was the most exciting challenge for a paleontologist!“ (<https://news.nationalgeographic.com/2017/12/duck-dinosaur-amphibious-halskaraptor-fossil-mongolia-science>)
- 52 Ausführlichere Beschreibung unter [https://www.genesisnet.info/schoepfung\\_evolution/n312.php](https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n312.php)
- 53 Ausführlichere Beschreibung unter [https://www.genesisnet.info/schoepfung\\_evolution/n324.php](https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n324.php)
- 54 Weitere Informationen dazu unter [https://www.genesisnet.info/schoepfung\\_evolution/n292.php](https://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n292.php) und <https://evolutionnews.org/2023/12/fossil-friday-scansoriopterygidae-bizarre-bird-like-dinosaurs-illustrate-darwinist-trickery/>
- 55 „Coupled with the many morphological differences among winged paravians and early birds, this suggests that powered flight may not have been a singular innovation of the lineage that led to modern birds, but a behavior that many different groups of small, feathered, winged paravians achieved independently“ (BRUSATTE 2017, 793).
- 56 Zwischen Furkula, Rabenbein (Coracoid) und Schulterblatt befindet sich bei Vögeln eine Lücke, das Foramen triosseum (Dreiknochenkanal, triosseal canal), durch die eine starke Sehne verläuft, die den kleinen Brustmuskel (M. supracoracoideus) mit dem Oberarmknochen verbindet. Dieses System ist für die Hebung des Flügels verantwortlich.
- 57 „Notably, *Asteriornis* reveals a previously undocumented combination of ‘galliform’ features, such as weakly fused rostral elements and rostrally forked nasals, and ‘anseriform’ features, such as a rostrally projecting postorbital process and a tall and strongly hooked retroarticular process (Fig. 1...) – revealing the plesiomorphic condition of the galloanseran skull. The fact that such distinctive features of extant galloanseran anatomy are observable in this approximately 66.7-million-year-old fossil corroborates the hypothesis of beak shape canalization arising early in, or predating, crown bird evolutionary history, emphasizing the modular nature of the skull and bill of crown birds“ (FIELD et al. 2020, 400).
- 58 „Crown bird skull material from the Mesozoic is thus far best known for the putative stem galloanserine *Asteriornis maastrichtensis* from the latest Cretaceous of Belgium, but the phylogenetic affinities of this taxon among crown-group birds remain controversial“ (TORRES et al. 2025, 146).
- 59 Ausführlichere Beschreibung unter <https://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg12/heft2/sij122-6.html>
- 60 „When you look at the narrative for hominin origins, it’s just a big mess - there’s no consensus whatsoever“..
- 61 „In his book *Before the backbone*, Henry Gee recounts a great number of theories that, over the last century and a half, have invoked almost every other major living animal group as the ancestors of vertebrates (Gee 1996)“ (DONOGHUE & PURNELL 2009, 204).
- 62 „Because of these problems and because the universe of available data had largely been exhausted, attempts to decipher the relationships between animal phyla could not reach a consensus and it is hard to see how this situation would have changed were it not for the availability of genetic sequence data“ (DONOGHUE & PURNELL 2009, 205).
- 63 Gemeint ist wohl WILLMER (1990); diese Arbeit wird

- zitiert, aber im Text nicht ausdrücklich genannt.
- 64 Rezension und Erläuterungen zur Situation einzelner Tiergruppen bei JUNKER (2007).
- 65 „And the important result is that every gene delivers approximately the same tree of life. Once again, this is exactly what you would expect if you were dealing with a true family tree. It is not what you would expect if a designer had surveyed the whole animal kingdom and picked and chosen — or ‘borrowed’ — the best proteins for the job, wherever in the animal kingdom they might be found” (DAWKINS 2009, 321f).
- 66 Aus <https://evolutionnews.org/2023/05/intelligent-design-passes-the-dawkins-test/>; Originalzitate im Anhang
- 67 **„Support for cyclostome monophyly (i.e. hagfish and lampreys as a clade)**
- Molecular–genetic analysis of mitochondrial and nuclear genes has provided strong support for the notion that hagfish and lampreys are sister taxa.
- Support for a hagfish basal position**
- Morphological data on the body plans of extant cyclostomes and their fossil relatives suggest that the unique features of hagfish are plesiomorphic (ancestral), and that these animals approach the condition of the common ancestor of all craniates.
  - The hagfish ‘eye’ and retina are very simple, and resemble the pineal organ of vertebrates (see main text). Furthermore, during lamprey metamorphosis, the eye develops from a simple hagfish-like form to a vertebrate-like adult form.
  - Other examples of simplicity are: that the semi-circular canals of the labyrinth number just one in hagfish, but two in lampreys and three in jawed vertebrates, and that the hagfish heart is not innervated.“ (LAMB et al. 2007, 962).
- 68 Weitere Informationen: JUNKER R. (2023) Mosaik an der Basis der Tiere: Ist das Nervensystem zweimal entstanden? *Stud. Integr. J.* 30, 114–116.
- 69 „One general model explaining early bursts of disparity is that intrinsic (e.g. developmental or genetic) constraints on anatomical change are lower among early species in a clade than in later ones, which makes the probability of novel anatomies higher early in clade history than it is later“ (WAGNER 2018, 1).
- 70 Hier wird spekuliert, dass diese genetische Ausstattung ursprünglich anderen Zwecken diene und später mehrfach unabhängig für neue Zwecke kooptiert bzw. rekrutiert wurde. Dies soll hier jedoch nicht thematisiert werden; siehe dazu JUNKER 2009).
- 71 <https://www.wissenschaft.de/erde-umwelt/skuril-ein-vegetarischer-raubsaurier/>
- 72 AGNOLIN et al. (2019, 2) schreiben: „The origin and early evolution of paravian theropods is one of the most hotly debated topics in vertebrate paleontology. ... evolutionary transition to birds was considerably more complex than previously thought ... largely obscured by the mosaic distribution of anatomical traits across the theropod phylogenetic tree (...). ... Unfortunately, the paleontological community is far from reaching such a phylogenetic consensus, as evidenced by the diverse hypotheses on paravian phylogeny that have been published to date.“ (Vgl. dazu die Gegenüberstellung verschiedener Cladogramme in ihrer Fig. 2)
- 73 Originalzitate sind im Anhang
- 74 Das gilt in der Regel auch für Familien, aber in dieser Abhandlung sind die höheren Taxa im Fokus.
- 75 Mutationen, die die frühe Embryogenese (und damit die Regulationsgene und -netzwerke) betreffen, könnten zwar größere Auswirkungen haben, weil sie frühe Weichenstellungen betreffen, erwiesen sich im Experiment aber durchweg als destruktiv. Auf der anderen Seite sind geringe Änderungen zwar selektierbar, ermöglichen aber nicht die Entstehung neuer Baupläne – ein Umstand, den der Genetiker John F. McDONALD (1983, 92f.) als „Großes Darwin’sches Paradoxon“ bezeichnet hat.
- 76 Diese Situation bietet ein interessantes Beispiel für eine wissenschaftstheoretische Betrachtung. Sie wird durch das Lakatos’sche Modell der Forschungsprogramme gut beschrieben: Es gibt einen Kern von Theorien, der nicht angetastet wird, und einen Mantel von veränderbaren Hilfhypothesen, die den Kern schützen sollen. Das Lakatos’sche Modell wird gut beschrieben in CHALMERS (2007).
- 77 Zum Begriff siehe Kasten 1 im Abschnitt „Frühe Verschiedenartigkeit“.

# Literatur

- ADAMS RH, CASTOE TA & DEGIORGIO M (2021) PhyloWGA: chromosome-aware phylogenetic interrogation of whole genome alignments. *Bioinformatics* 37, 1923–1925.
- ADLER M (1997) Neues zur Systematik der Arthropoden. *Stud. Int. J.* 4, 41–43.
- AGNOLIN FL, MOTTA MJ et al. (2019) Paravian phylogeny and the dinosaur–bird transition: An overview. *Front. Earth Sci.* 6:252, doi: 10.3389/feart.2018.00252.
- AHLBERG PE (1999) Something fishy in the family tree. *Nature* 397, 564–565.
- AHLBERG PE (2018) Early Vertebrate Evolution. Follow the footprints and mind the gaps: a new look at the origin of tetrapods. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb.*, 1–23, doi:10.1017/S1755691018000695.
- AHLBERG PE & CLACK JA (2006) A firm step from water to land. *Nature* 440, 747–749.
- ALMÉCIGA S et al. (2021) Fossil apes and human evolution. *Science* 372, eabb4363, doi: 10.1126/science.abb4363.
- ANDREWS HN, KASPER AE Jr, FORBES WH, GENSEL PG & CHALONER WG (1977) Early Devonian flora of the Trout Valley Formation of northern Maine. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 23, 255–285.
- ARENDT D (2011) Annelid who's who. *Nature* 471, 44–45.
- ARMBRUSTER WS (1996) Exaptation, adaptation, and homoplasy: Evolution of ecological traits in *Dalechampsia* vines. In: SANDERSON MJ & HUFFORD L (eds) *Homoplasy: The recurrence of similarity in evolution*. San Diego, pp 227–243.
- BARON MG (2024) The effect of character and outgroup choice on the phylogenetic position of the Jurassic dinosaur *Chilesaurus diegosauzei*. *Palaeoworld* 33, 142–151.
- BARON MG, NORMAN DB & BARRETT PM (2017) A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* 543, 501–506.
- BATEMAN RM, DiMICHELE WA & WILLARD DA (1992) Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: an essay on paleobotanical phylogenetics. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 79, 500–559.
- BECHLY G (2017) With two new fossils, evolutionists rewrite narratives to accommodate conflicting evidence, <https://evolutionnews.org/2017/09/with-two-new-fossils-evolutionists-rewrite-narratives-to-accommodate-conflicting-evidence/>
- BECHLY G (2023a) Fossil Friday: The mess of Arachnid phylogeny, and why I've become more skeptical of common descent, <https://evolutionnews.org/2023/12/fossil-friday-the-mess-of-arachnid-phylogeny-and-why-ive-become-more-skeptical-of-common-descent/>
- BECHLY G (2023b) Fossil Friday: Cretaceous insect chimera illustrates a design principle, <https://evolutionnews.org/2023/12/fossil-friday-a-cretaceous-insect-chimera-illustrates-a-design-principle/>
- BECHLY G (2023c) Fossil Friday: Is the four-legged snake *Tetrapodophis* a missing link or not? <https://evolutionnews.org/2023/12/fossil-friday-is-the-four-legged-snake-tetrapodophis-a-missing-link-or-not/>
- BECHLY G (2024) Fossil Friday: Hagfish and Lampreys Overturn Scenarios of Vertebrate Phylogeny and Evolution, <https://evolutionnews.org/2024/03/fossil-friday-hagfish-and-lampreys-overturn-established-scenarios-of-vertebrate-phylogeny-and-evolution/>
- BENITO J, KUO PC et al. (2022) Cretaceous ornithurine supports a neognathous crown bird ancestor. *Nature* 612, 100–105, doi: 10.1038/s41586-022-05445-y.
- BENTON MJ (2007) *Paläontologie der Wirbeltiere*. München.
- BENTON MJ (2014) How birds became birds. *Science* 345, 508–509.
- BERWALD J (2022) Why evolution is not a tree of life but a fuzzy network. *Aeon*, <https://aeon.co/essays/why-evolution-is-not-a-tree-of-life-but-a-fuzzy-network>
- BEZNOV PA, CLACK JA, LUKŠEVIĆ E, RUTA M & AHLBERG PD (2019) Morphology of the earliest reconstructable tetrapod *Parmastega aelidae*. *Nature* 574, 527–531.
- BHULLAR BAS (2017) Catastrophe triggers diversification. *Nature* 542, 304–305.
- BRANDT R (2025) Dreifach unabhängiger Ursprung von Krugfallen. *Stud. Integr. J.* 32, 43–45.
- BORGER P (2023) Über den Entwurf des Lebens: Mobile genetische Elemente. *Genetische Quellen der Anpassungsfähigkeit*. *Stud. Integr. J.* 30, 22–30.
- BROWNSTEIN CD (2019) *Halszkaraptor escuilliei* and the evolution of the paravian bauplan. *Sci. Rep.* 9:16455, doi: 10.1038/s41598-019-52867-2.
- BRUSATTE SL (2017) A Mesozoic aviary. *Science* 355, 792–794.
- BRUSATTE SL, O'CONNOR JK & JARVIS ED (2015) The Origin and Diversification of Birds. *Curr. Biol.* 25, R888–R898.
- BRUSATTE SL, O'CONNOR JK & JARVIS ED (2015) The Origin and Diversification of Birds. *Curr. Biol.* 25, R888–R898.
- BUDD GE (1996) Progress and problems in arthropod phylogeny. *Trends Ecol. Evol.* 11, 356–358.
- BUGGS RJA (2021) The origin of Darwin's "abominable mystery". *Amer. J. Bot.* 108, 22–36, doi: 10.1002/ajb2.1592.
- BURKHARDT P et al. (2023) Syncytial nerve net in a ctenophore adds insights on the evolution of nervous systems. *Science* 380, 293–297.
- CANNON JT, COSSERMELLI B, SMITH J III, RONQUIST F, JONDELIOUS U & HEJNOL A (2016) Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa. *Nature* 530, 89–93.
- CARROLL R (1992) The primary radiation of terrestrial vertebrates. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 20, 45–84.
- CARROLL RL (1993) *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere*. Stuttgart.
- CARROLL RL (2009) The rise of amphibians. 365 million years of evolution. *Baltimore*.
- CAU A (2020) The body plan of *Halszkaraptor escuilliei* (Dinosauria, Theropoda) is not a transitional form along the evolution of dromaeosaurid hypercarnivory. *PeerJ* 8:e8672, doi: 10.7717/peerj.8672.
- CAU A, BEYRAND V et al. (2017) Synchrotron scanning reveals amphibious ecomorphology in a new clade of bird-like dinosaurs. *Nature* 552, 395–399.
- CHALMERS AF (2007). *Wege der Wissenschaft. Einführung in die Wissenschaftstheorie*. Herausgegeben und übersezt von BERGEMANN N und ALSTÖTTER-GLEICH C. 6. verbess. Aufl. Heidelberg, Berlin: Springer.
- CHEN JY, HUANG DY & BOTTJER DJ (2005) An Early Cambrian problematic fossil: *Vetustovermis* and its possible affinities. *Proc. R. Soc. B* 272, 2003–2007.
- CHEN H, PARRY LA et al. (2020) A Cambrian crown annelid reconciles phylogenomics and the fossil record. *Nature* 583, 249–252.
- CHEN R, WANG M et al. (2025) Earliest short-tailed bird from the Late Jurassic of China. *Nature* 638, 441–448, doi: 10.1038/s41586-024-08410-z.
- CHIAPPE LM (2009) Downsized dinosaurs: The evolutionary transition to modern birds. *Evo. Edu. Outreach* 2, 248–256.
- CLARK JW, HETHERINGTON AJ et al. (2023) Evolution of phenotypic disparity in the plant kingdom. *Nature Plants* 9, 1618–1626.
- CLACK JA (1998) A new early Carboniferous tetrapod with a mélange of crown-group characters. *Nature* 394, 66–69.
- CONWAY MORRIS S (2009) The predictability of evolution: glimpses into a post-Darwinian world. *Naturwissenschaften* 96, 1313–1337.
- COONEY CR, BRIGHT JA et al. (2017) Mega-evolutionary dynamics of the adaptive radiation of birds. *Nature* 542, 344–347.
- COOPER A & FORTEY R (1998) Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse. *Trends Ecol. Evol.* 13, 151–156.
- CUI X, FRIEDMAN M et al. (2023) Bony-fish-like scales in a Silurian maxillate placoderm. *Nat. Comm.* 14, 762, doi: 10.1038/s41467-023-43557-9.
- DARWIN C (1872) *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray. 6 ed.

- DAVIDSON EH (2011) Evolutionary bioscience as regulatory systems biology. *Dev. Biol.* 357, 35–40.
- DAVIDSON EH & ERWIN DH (2010) Evolutionary innovation and stability in animal gene networks. *J. Exp. Zool.* 314B, 182–186.
- DAWKINS R (2009) *The Greatest Show on Earth: The Evidence for Evolution*. London: Bantam Press.
- DECECCHI TA, ROY A, PITTMAN M, KAYE TG, XU X, HABIB MB, LARSSON HCE, WANG X & ZHENG X (2020) Aerodynamics show membrane-winged theropods were a poor gliding dead-end. *iScience* 23(12), 101574, 1–17, doi: 10.1016/j.isci.2020.101574.
- DONOGHUE PCJ & PURNELL MA (2009) The evolutionary emergence of vertebrates from among their spineless relatives. *Evo. Edu. Outreach* 2, 204–212.
- EERNISSE DJ, ALBERT J & ANDERSON FE (1992) Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Syst. Biol.* 41, 305–330.
- ELZANOWSKI A & WELLNHOFER P (1995) The skull of *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Archaeopteryx* 13, 41–46.
- ERWIN D, VALENTINE J & JABLONSKI D (1997) The origin of animal body plans. *Amer. Sci.* 85, 126–137.
- ERWIN DH (1999) The origin of bodyplans. *Am. Zool.* 39, 617–629.
- ERWIN DH (2020) The origin of animal body plans: a view from fossil evidence and the regulatory genome. *Development* 147, dev182899.
- ERWIN DH (2021) A conceptual framework of evolutionary novelty and innovation. *Biol. Rev.* 96, 1–15.
- ERWIN D & VALENTINE JW (2013) *The Cambrian explosion. The construction of animal biodiversity*. Greenwood Village, Colorado.
- FEDUCCIA A (2001) The problem of bird origins and early avian evolution. *J. Ornithol.* 142 Sonderheft 1, 139–147.
- FEDUCCIA A (2003) ‘Big bang’ for tertiary birds? *Trends Ecol. Evol.* 18, 172–176.
- FEDUCCIA A (2014) Avian extinction at the end of the Cretaceous: Assessing the magnitude and subsequent explosive radiation. *Cretaceous Res.* 50, 1–15.
- FELDMANN RM & SCHWEITZER CE (2010) The oldest shrimp (Devonian: Famennian) and remarkable preservation of soft tissue. *J. Crust. Biol.* 30, 629–635.
- FIELD DJ, BERITO J et al. (2020) Late Cretaceous neornithine from Europe illuminates the origins of crown birds. *Nature* 579, 397–401.
- FOOTE M (1997) The evolution of morphological disparity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 129–152.
- FRACASSO M (1994) Amphibia: Disparity and Diversification of Early Tetrapods. In: PROTHERO DR & SCHOCH RM (eds) *Major Features of Vertebrate Evolution*. Knoxville, TN, S. 108–128.
- FRIEDMAN M & BRAZEAU MD (2013) A jaw-dropping fossil fish. *Nature*, doi:10.1038/nature12690.
- FOTH C, RAUHUT O & TISCHLINGER H (2015) Als die Federn fliegen lernten. *Spektr. Wiss.* 4/2015, 28–33.
- FORTEY RA, BRIGGS DEG & WILLS MA (1996) The Cambrian evolutionary ‘explosion’: decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biol. J. Linn. Soc.* 57, 13–33.
- FRÖBISCH NB & WITZMANN F (2019) Early tetrapods had an eye on the land. *Nature* 574, 494–495.
- GARNER PA & ASHER J (2018) Baraminological analysis of Devonian and Carboniferous tetrapodomorphs. *Proc. Int. Conf. Creat., ed. J.H. Whitmore, S. 458–471*. Pittsburgh, Pennsylvania: Creation Science Fellowship (volume 8, article 44), doi:10.15385/jpicc.2018.8.1.36.
- GASTALDO RA et al. (2024) Enigmatic fossil plants with three-dimensional, arborescent-growth architecture from the earliest Carboniferous of New Brunswick, Canada. *Curr. Biol.* 34, 781–792, doi: 10.1016/j.cub.2024.01.011.
- GENSEL PG (1976) *Renalia hueberi*, a new plant from the Lower Devonian of Gaspé. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 22, 19–37.
- GIRIBET G (2016) Genomics and the animal tree of life: conflicts and future prospects. *Zool. Scripta* 45, 14–21.
- GOULD SJ (1991) *Zufall Mensch. München – Wien; Original 1989: Wonderful Life*. New York: W. Norton & Co.
- GRASSHOFF M (1994) Konzepte der Morphologie und die Rekonstruktion der Stammesgeschichte. In: GUTMANN WF, MOLLENHAUER D & PETERS DS (Hg) *Morphologie und Evolution*. Frankfurt/M, S. 201–220.
- HAO M et al. (2024) A new oviraptorosaur from the Lower Cretaceous Miaogou Formation of western Inner Mongolia, China. *Cret. Res.* 167, <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.106023>
- HAUG C, HERRERA-FLÓREZ AF, MÜLLER P & HAUG JT (2019) Cretaceous chimera – an unusual 100-million-year old neuropteran larva from the “experimental phase” of insect evolution. *Palaeodiversity* 12, 1–11.
- HEJNOL A, OBST M et al. (2009) Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proc. R. Soc. B* 276, 4261–4270.
- HU D, HOU L, ZHANG L & XU X (2009) A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature* 461, 460–463.
- HUGHES M, GERBER S & WILLS MA (2013) Clades reach highest morphological disparity early in their evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 13875–13879.
- HUNEMAN P (2017) Macroevolution and Microevolution: Issues of Time Scale in Evolutionary Biology. In: BOUTON C & HUNEMAN P (eds) *Time of Nature and the Nature of Time*. Springer Verlag, pp 315–358.
- JANVIER P (2007) Born-again hagfishes. *Nature* 446, 622–623.
- JARVIS ED, MIRARAB S et al. (2014) Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346, 1320–1331.
- JIMÉNEZ-GURI E, PHILIPPE H, OKAMURA B & HOLLAND PWH (2007) *Buddenbrockia* is a cnidarian worm. *Science* 317, 116–118.
- JUNKER R (1996) Evolution früher Landpflanzen. Eine kritische Diskussion fossiler Funde. *Studium Integrale. Holzgerlingen: SCM Hänssler*.
- JUNKER R (2000) Samenfarne, Bärlappbäume, Schachtelhalme. Pflanzenfossilien des Karbons in evolutionstheoretischer Perspektive. *Studium Integrale. Holzgerlingen: SCM Hänssler*.
- JUNKER R (2003) Baum, Baukasten, Netzwerk. Ist die evolutionäre Systematik zirkelschlüssig? *Stud. Integr. J.* 10, 3–11.
- JUNKER R (2007) Rezension von „Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa“ von S. Richter & W. Sudhaus. *Stud. Integr. J.* 14, 105–108.
- JUNKER R (2009) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 2: Wiederverwendung, Umfunktionierung und Neuprogrammierung. *Stud. Integr. J.* 16, 17–21.
- JUNKER R (2011) Der Ursprung der Fledermäuse. Teil 1: Fossilien und der Flugapparat. *Stud. Integr. J.* 18, 17–25.
- JUNKER R (2014) Die kambrische Explosion der Lebewesen. Teil 1: Zur Abfolge der Fossilüberlieferung. *Stud. Integr. J.* 21, 64–72.
- JUNKER R (2016) Vogelfedern und Vogelflug. 1. Was Evolutionshypothesen erklären müssten. *Stud. Integr. J.* 23, 75–82, <https://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg23/heft2/sj232-2.html>
- JUNKER R (2019a) Sind Vögel Dinosaurier? Eine kritische Analyse fossiler Befunde, [https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-19-4\\_dinos-voegel.pdf](https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-19-4_dinos-voegel.pdf)
- JUNKER R (2019b) Entstehung der Vierbeiner – doch kein glatter Übergang. *Stud. Integr. J.* 26, 106–108.
- JUNKER R (2021) Evolution „erklärt“ Sachverhalte und ihr Gegenteil. In: JUNKER R & WIDENMEYER M (Hrsg.) *Schöpfung ohne Schöpfer? Eine Verteidigung des Design-Arguments in der Biologie*. Studium Integrale. Holzgerlingen: SCM Hänssler, S. 125–138.
- JUNKER R (Hrsg., 2022) *Genesis, Schöpfung und Evolution. Beiträge zur Auslegung und Bedeutung des ersten Buches der Bibel*. Studium Integrale. Holzgerlingen: SCM Hänssler.
- JUNKER R (2023) Neumundtiere „sprechen“ gegen Evolution. Über den Ursprung der Deuterostomier. *Stud. Integr. J.* 30, 72–79.
- JUNKER R (2025) Steht der „Urvogel“ *Archaeopteryx* auf dem Abstellgleis? *Stud. Integr. J.* 32, 4–11.

- JUNKER R & SCHERER S (Hrsg., 2013) Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. Gießen: Weyel, 7. Auflage.
- JUNKER R & WIDENMEYER M (2021) Gibt es eine naturwissenschaftliche Evolutionstheorie? In: JUNKER R & WIDENMEYER M (Hrsg.) Schöpfung ohne Schöpfer? Eine Verteidigung des Design-Arguments in der Biologie. Studium Integrale. Holzgerlingen: SCM Hänssler, S. 35–64.
- KAPLI P, NATSIDIS P et al. (2021) Lack of support for Deuterostomia prompts reinterpretation of the first Bilateria. *Sci. Adv.* 7, eabc2741.
- KAPLI P & TELFORD MJ (2020) Topology-dependent asymmetry in systematic errors affects phylogenetic placement of Ctenophora and Xenacoelomorpha. *Sci. Adv.* 6, eabc5162.
- KUTZELNIGG H (2000) Das „abscheuliche Geheimnis“. Woher kommen die Angiospermen? 1. Teil. *Stud. Integr. J.* 7, 51–58.
- KUTZELNIGG H & SCHOLL B (2025) Zusammenstellung vorläufiger Grundtypen (Auswahl). W+W-Onlineartikel vom 25.02.2025, <https://www.wort-und-wissen.org/artikel/grundtypentabelle/>.
- LACALLI T (2023) A radical body-plan makeover explained. *Nature* 623, 485–486.
- LAMB TD, COLLIN SP & PUGH ED (2007) Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nat. Rev. Neurosci.* 8, 960–974.
- LAMSDILL JC, MCCOY VE, PERRON-FELLER OA & HOPKINS MJ (2020) Air breathing in an exceptionally preserved 340-million-year-old Sea scorpion. *Curr. Biol.* 30, 4316–4321, doi: 10.1016/j.cub.2020.08.034.
- LI C-S (1982) *Hsuea robusta*, a new land plant from the Lower Devonian of Yunnan, China. *Acta Phytotax. Sin.* 20, 331–350.
- LI Z, WANG M, STIDHAM TA, ZHOU Z & CLARKE J (2022) Novel evolution of a hyper-elongated tongue in a Cretaceous enantiornithine from China and the evolution of the hyolingual apparatus and feeding in birds. *J. Anat.* 240, 627–638, doi: 10.1111/joa.13588.
- LI Z, WANG M, STIDHAM TA & ZHOU Z (2023) Decoupling the skull and skeleton in a Cretaceous bird with unique appendicular morphologies. *Nat. Ecol. Evol.* 7, 20–31, doi: 10.1038/s41559-022-01921-w.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ AM, MAGALLÓN S et al. (2023) Angiosperm flowers reached their highest morphological diversity early in their evolutionary history. *New Phytol.* 241, 1348–1360, doi: 10.1111/nph.19389.
- LUO ZX (2024) A jaw-dropping discovery about early mammals. *Nature* 634, 305–306.
- LUQUE J, FELDMANN RM, VERNYGORA O et al. (2019) Exceptional preservation of mid-Cretaceous marine arthropods and the evolution of novel forms via heterochrony. *Sci. Adv.* 5:eaav3875, doi:10.1126/sciadv.aav3875
- MARLÉTAZ F, TIMOSHEVSKAYA N, TIMOSHEVSKIY VA et al. (2024) The hagfish genome and the evolution of vertebrates. *Nature* 627, 811–820.
- MARSHALL CR (2006) Explaining the Cambrian ‘explosion’ of animals. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 34, 355–384.
- MARTIN LD (1985) The relationship of Archaeopteryx to other birds. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (Hg) The beginnings of birds. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp. 177–183.
- MARTIN T & LUO ZX (2005) Homoplasy in the Mammalian Ear. *Science* 307, 861–862.
- MARTYNIUK MP (2012) A field guide to Mesozoic birds and other winged dinosaurs. Vernon, NJ: Pan Aves.
- MAYR G (2014) The origins of crown group birds: Molecules and fossils. *Palaeontology* 57, 231–242.
- MCCOY VE, SAUPE EE et al. (2016) The ‘Tully monster’ is a vertebrate. *Nature* 532, 496–499.
- MCDONALD JF (1983) The molecular basis of adaptation: A critical review of relevant ideas and observations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 77–102.
- MEYEN SV (1976) Carboniferous and Permian Lepidophytes of Angaraland. *Palaeontographica B* 157, 112–157.
- MEYEN SV (1987) Fundamentals of Paleobotany. New York: Chapman and Hall.
- MIKAMI T, IKEDA T et al. (2023) Three-dimensional anatomy of the Tully monster casts doubt on its presumed vertebrate affinities. *Palaeontology* 62, e12646, doi: 10.1111/pala.12646.
- MILNER A (1996) Early amphibian globetrotters? *Nature* 381, 741–742.
- MINELLI A (1993) Biological Systematics. The State of the Art. London.
- MOORE J & WILLMER P (1997) Convergent evolution in invertebrates. *Biol. Rev.* 72, 1–60.
- MOSBRUGGER V (1986) Zur Problematik von Stammbaumdarstellungen. *Bonn. paläont. Mitt.* 11, 1–18.
- NANGLU K, COLE SR, WRIGHT DF & SOUTO C (2023) Worms and gills, plates and spines: the evolutionary origins and incredible disparity of deuterostomes revealed by fossils, genes, and development. *Biol. Rev.* 98, 316–351.
- NEBREA SM, FERNÁNDEZ MH & MARUGÁN-LOBÓN J (2020) Dinosaur-bird macroevolution, locomotor modules and the origins of flight. *J. Iberian Geol.*, doi: 10.1007/s41513-021-00170-3.
- NICHOLLS H (2009) Mouth to mouth. *Nature* 461, 164–166.
- NIEDZWIEDZKI G, SZREK P, NARKIEWICZ K, NARKIEWICZ M & AHLBERG PE (2010) Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature* 463, 43–48.
- NOSENKO T, SCHREIBER F et al. (2013) Deep metazoan phylogeny: When different genes tell different stories. *Mol. Phylog. Evol.* 67, 223–233.
- O’CONNOR J, CHIAPPE LM & BELL A (2011) Pre-modern birds: Avian divergences in the Mesozoic. In: DYKE G & KAISER G (eds) Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds. John Wiley & Sons, pp 39–114.
- O’CONNOR JK & ZELENKOV NV (2013) The phylogenetic position of *Ambiortus*: Comparison with other Mesozoic birds from Asia. *Paleont. J.* 47, 1270–1281.
- O’CONNOR JK, ZHENG XT, HU H, WANG XL & ZHOU ZH (2017) The morphology of *Chiappeavis magnapremaxillo* (Pengornithidae: Enantiornithes) and a comparison of aerodynamic function in Early Cretaceous avian tail fans. *Vertebr. Palasiatica* 55, 41–58.
- O’CONNOR JK & ZHOU Z (2013) A redescription of *Chaoyangia beishanensis* (Aves) and a comprehensive phylogeny of Mesozoic birds. *J. Syst. Palaeont.* 11, 889–906.
- OTA KG, KURAKU S & KURATANI S (2007) Hagfish embryology with reference to the evolution of the neural crest. *Nature* 446, 672–675.
- PADIAN K (2017) Dividing the dinosaurs. *Nature* 543, 494–495.
- PARINS-FUKUCHIA C, STULL GW & SMITH SA (2021) Phylogenomic conflict coincides with rapid morphological innovation. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 118, e2023058118.
- PARRY LA, LEROSEY-AUBRIL R, WEAVER JC & ORTEGA-HERNÁNDEZ J (2021) Cambrian comb jellies from Utah illuminate the early evolution of nervous and sensory systems in ctenophores. *iScience* 24, 102943, doi: 10.1016/j.isci.2021.102943.
- PATTERSON C (1988) The impact of evolutionary theories on systematics. In: HAWKSWORTH DL (ed) Prospects in systematics. Oxford, pp 59–91.
- PEI R, PITTMAN M et al. (2020) Potential for powered flight neared by most close avialan relatives, but few crossed its thresholds. *Curr. Biol.* 30, 1–14.
- PHILIPPE H, POUSTKA AJ et al. (2019) Mitigating anticipated effects of systematic errors supports sister-group relationship between Xenacoelomorpha and Ambulacraria. *Curr. Biol.* 29, 1818–1826.
- PORTMANN A (1976) Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. Basel. 5. Auflage.
- Pressemeldung LMU (2019) Experiments in evolution. <https://phys.org/news/2019-12-evolution.html>.
- PRUM RO, BERV JS et al. (2015) A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature* 526, 569–573.
- PUGH KD (2022) Phylogenetic analysis of Middle-Late Miocene apes. *J. Hum. Evol.* 165, 103140, doi: 10.1016/j.jhevol.2021.103140.
- PUTTICK MN, THOMAS GH & BENTON MJ (2014) High rates of evolution preceded the origin of birds. *Evolution* 68, 1497–1510.

- QVARNSTRÖM M, SZREK P, AHLBERG PE & NIED WIEDZKI G (2018) Non-marine palaeoenvironment associated to the earliest tetrapod tracks. *Sci. Rep.* 8:1074.
- RAUHUT OWM & POL D (2019) Probable basal allosauroid from the early Middle Jurassic Cañadón Asfalto Formation of Argentina highlights phylogenetic uncertainty in tetanuran theropod dinosaurs. *Sci. Rep.* 9:18826, doi: 10.1038/s41598-019-53672-7.
- RAWSON JR G et al. (2024) Brazilian fossils reveal homoplasy in the oldest mammalian jaw joint. *Nature* 634, 381–388.
- RAYNER JMV (2001) On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds. In: GAUTHIER J & GALL LF (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, 363–383.
- REDDY S, KIMBALL R et al. (2017) Why do phylogenomic data sets yield conflicting trees? Data type influences the avian tree of life more than taxon sampling. *Syst. Biol.* 66, 857–879.
- RICH TH, HOPSON JA, MUSSER AM, FLANNERY TF & VICKERS-RICH P (2005) Independent Origins of Middle Ear Bones in Monotremes and Therians. *Science* 307, 910–914.
- RICHTER S & SUDHAUS W (Hg, 2004) *Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa*. Sitzungsbericht der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. N.F. 43, 1–221.
- RIETBERGEN TB et al. (2023) The oldest known bat skeletons and their implications for Eocene chiropteran diversification. *PLoS ONE* 18(4):e0283505.
- ROBISON BH & HADDOCK SHD (2024) Discovery and description of a remarkable bathypelagic nudibranch, *Bathydevius caudactylus*, gen. et. sp. nov. *Deep-Sea Res.* 214, 104414.
- ROTHWELL GW (1999) Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. *Bot. Rev.* 65, 188–218.
- ROTHWELL GW & STOCKEY RA (2008) Phylogeny and Evolution of Ferns: A Paleontological Perspective. In: RANKER TA & HAUFLER CH (eds) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press. pp 332–366.
- SCHERHOLZ M, REDL E, WOLLESEN T, TODT C & WANNINGER A (2013) Aplacophoran mollusks evolved from ancestors with Polyplacophoran-like features. *Curr. Biol.* 23, 2130–2134, doi: 10.1016/j.cub.2013.08.056.
- SCHOLL B (2022a) „Totales Chaos“: Unklare Abstammungsverhältnisse bei Menschenaffen und Menschen. W+W Special Paper, [https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-22-2\\_menschenaffen.pdf](https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-22-2_menschenaffen.pdf)
- SCHOLL B (2022b) Widersprüchliche Zahn evolution. Ausgestorbene Reptilien und Säugetiere widersetzen sich Stammbaumrekonstruktionen. *Stud. Integr. J.* 29, 72–79.
- SCHOLL B (2024) Die ältesten fossilen Fische: Große Vielfalt seit Beginn der fossilen Überlieferung. <https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/fossile-Fische-Vielfalt.pdf>
- SCHOLL B & JUNKER R (2024) Der „bizarre Frankenstein-Dinosaurier“ *Chilesaurus*. Wie ein Fossil den Dinosaurier-Stammbaum durcheinanderwirbelt. *Stud. Integr. J.* 31, 13–21.
- SCHREMPF D & SZÖLL SI G (2021) The sources of phylogenetic conflicts. In: SCORNAVACCA C, DELSUC F & GALTIER N (eds) *Phylogenetics in the genomic era*, chapter No. 3.1. <https://hal.science/hal-02535482/document>
- SCHULTZ DT, HADDOCK SHD et al. (2023) Ancient gene linkages support ctenophores as sister to other animals. *Nature* 618, 110–117, doi: 10.1038/s41586-023-05936-6.
- SCHWEITZER HJ (1990) *Pflanzen erobern das Land*. Kleine Senckenberg-Reihe Nr. 18. Frankfurt.
- SHARMA PP, BALLESTEROS JA & SANTIBÁÑEZ-LÓPEZ CE (2021) What is an “arachnid”? Consensus, consilience, and confirmation bias in the phylogenetics of Chelicerata. *Diversity* 13(11):568, 1–33, doi: 10.3390/d13110568
- SHUBIN N (1998) Evolutionary cut and paste. *Nature* 394, 12–13.
- SKOG JE & BANKS HP (1973) *Ibyka amphikoma* gen. et sp. nov., a new proarticulate precursor from the late Middle Devonian of New York State. *Am. J. Bot.* 60, 366–380.
- SLOWIAK J et al. (2024) Reassessment of the enigmatic Late Cretaceous theropod dinosaur, *Bagaraatan ostromi*. *Zool. J. Linn. Soc.*, zlad169, doi: 10.1093/zoolinnean/zlad169.
- SMITH T & DONOGHUE PCJ (2022) Evolution of fungal phenotypic disparity. *Nat. Ecol. Evol.* 6, 1489–1500.
- SMITHSON TR, WOOD SP, MARSHALL JEA & CLACK JA (2012) Earliest Carboniferous tetrapod and arthropod faunas from Scotland populate Romer’s Gap. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 4532–4537.
- SOBER E (2008) *Evidence and evolution. The logic behind the science*. Cambridge.
- STEIN WE, WIGHT DC & BECK CB (1984) Possible alternatives for the origin of Sphenopsida. *Syst. Bot.* 9, 102–118.
- STEPHAN M (Hrsg., 2015) *Sintflut und Geologie. Schritte zu einer biblisch-urgeschichtlichen Geologie*. Holzgerlingen: SCM.
- STEWART TA, LEMBERG JB, DALY A, DAESCHLER EB & SHUBIN NH (2022) A new elpistogaliam from the Late Devonian of the Canadian Arctic. *Nature* 608, 563–568.
- STEWART WN & ROTHWELL GW (1993) *Palaeobotany and the evolution of plants*. 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- STRUCK TH, PAUL C et al. (2011) Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471, 95–99.
- SUDHAUS W & REHFELD K (1992) *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. Stuttgart, Jena, New York.
- SULLIVAN C, WANG Y, HONE DWE, WANG Y, XU X & ZHANG F (2014) The vertebrates of the Jurassic Daohuguo biota of Northeastern China. *J. Vertebr. Paleont.* 34, 243–280.
- SULLIVAN C, XU X & O’CONNOR JK (2016) Complexities and novelties in the early evolution of avian flight, as seen in the Mesozoic Yanliao and Jehol Biotas of Northeast China. *Palaeoworld*, doi: 10.1016/j.palwor.2016.12.001.
- SUTTON MD, BRIGGS DEG et al. (2012) A Silurian armoured aplacophoran and implications for molluscan phylogeny. *Nature*. 490, 94–97.
- SUTTON MD & SIGWART JD (2025) Spiky fossils Punk and Emo change our understanding of molluscan evolution. <https://www.nature.com/articles/d41586-024-04147-x>
- SUTTON MD, SIGWART JD et al. (2025) New Silurian aculiferan fossils reveal complex early history of Mollusca. *Nature* 637, 631–636, doi: 10.1038/s41586-024-08312-0.
- SYED T (2014) Rezension von „Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life“. *Nat. Rdsch.* 67, 429–431.
- THOMAS RDK, SHEARMAN RM & STEWART GW (2000) Evolutionary exploitation of design options by the first animals with hard skeletons. *Science* 288, 1239–1242.
- THOMAS GH (2015) An avian explosion. *Nature* 526, 516–517.
- ULLRICH H (2025) Das Kiefern gelenk der Säugetiere. Eine Säule der Evolution verliert ihr Fundament. *Stud. Integr. J.* 32, 46–49.
- VALENTINE JW (2004) *On the origin of phyla*. Chicago and London.
- VALENTINE JW, TIFFNEY BH & SEPKOSKI JJ Jr (1991) Evolutionary dynamics of plants and animals: a comparative approach. *Palaios* 6, 81–88.
- VOGEL G (2020) Oldest fossil of modern birds is a ‘turducken’. *Science* 367, 1290.
- VOROBYEVA EI (2003) A new approach to the problem of tetrapod origin. *Paleont. J.* 37, 449–460.
- WÄGELE JW (2001) *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik*. München. 2. Aufl.
- WAGNER PJ (2018) Early bursts of disparity and the reorganization of character integration. *Proc. R. Soc. B* 285:20181604.
- WALKER CA & DYKE GJ (2009) Euenantiornithine birds from the Late Cretaceous of El Brete (Argentina). *Irish J. Earth Sci.* 27, 15–62.
- WANG M, WANG X, WANG Y & ZHOU Z (2016) A new basal bird from China with implications for morphological diversity in early birds. *Sci Rep.* 6:19700, doi: 10.1038/srep19700.
- WANG M, O’CONNOR JK, PAN Y & ZHOU Z (2017) A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with

- unique crural feathers and an ornithuromorph plough-shaped pygostyle. *Nat. Comm.* 8:14141, doi: 10.1038/ncomms14141
- WANG M, STIDHAM TA & ZHOU Z (2018) A new clade of basal Early Cretaceous pygostylian birds and developmental plasticity of the avian shoulder girdle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 10708–10713.
- WANG M, O'CONNOR JK, XU X & ZHOU Z (2019) A new Jurassic scansoriopterygid and the loss of membranous wings in theropod dinosaurs. *Nature* 569, 256–259.
- WANG M, LLOYD GT, ZHANG C & ZHOU Z (2021) The patterns and modes of the evolution of disparity in Mesozoic birds. *Proc. R. Soc. B* 288: 20203105, doi:10.1098/rspb.2020.3105.
- WANG M, STIDHAM TA, O'CONNOR JK & ZHOU Z (2022) Insight into the evolutionary assemblage of cranial kinesis from a Cretaceous bird. *eLife* 2022;11:e81337, doi: 10.7554/eLife.81337.
- WELNHOFER P (2009) *Archaeopteryx*. The icon of evolution. München: Pfeil.
- WHEELER WC, CARTWRIGHT P & HAYASHI GY (1993) Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics* 9, 1–39.
- WHITNEY MR, ANGIELCZYK KD, PEECOOK BR & SIDOR CA (2021) The evolution of the synapsid tusk: insights from dicynodont therapsid tusk histology. *Proc. R. Soc. B*, doi: 10.1098/rspb.2021.1670.
- WIDRIG K & FIELD DJ (2022) The Evolution and Fossil Record of Palaeognathous Birds (Neornithes: Palaeognathae). *Diversity*, doi: 10.3390/d14020105.
- WILLMER P (1990) Invertebrate relationships. Pattern in animal evolution. Cambridge.
- WU S, RHEINDT FE et al. (2024) Genomes, fossils, and the concurrent rise of modern birds and flowering plants in the Late Cretaceous. *PNAS* 121, e2319696121.
- XU L, WANG M et al. (2023) A new avialan theropod from an emerging Jurassic terrestrial fauna. *Nature* 621, 336–343, doi: 10.1038/s41586-023-06513-7.
- YANG J, ORTEGA-HERNÁNDEZ J, GERBER S, BUTTERFIELD NJ, HOU JB, LAN T & ZHANG XG (2015) A superarmored lobopodian from the Cambrian of China and early disparity in the evolution of Onychophora. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 8678–8683.
- ZAHER H, MOHABEY DM, GRAZZIOTIN FG & MANTILLA JAW (2023) The skull of *Sanajeh indicus*, a Cretaceous snake with an upper temporal bar, and the origin of ophidian wide-gaped feeding. *Zool. J. Linn. Soc.* 197, 656–697, doi: 10.1093/zoolinnean/zlac001.
- ZAMORA S (2010) Middle Cambrian echinoderms from north Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. *Geology* 38, 507–510.
- ZHOU Z (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455–471.
- ZHOU Z & ZHANG F (2002) A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature* 418, 405–409.
- ZHU M, YU X & JANVIER P (1999) A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. *Nature* 397, 607–610.
- ZHU M, ZHAO W et al. (2009) The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature* 458, 469–474.
- ZHU M, YU X et al. (2012) Fossil fishes from China provide first evidence of dermal pelvic girdles in osteichthyans. *PLoS ONE* 7(4): e35103, doi:10.1371/journal.pone.0035103.g004.
- ZHU M, YU X et al. (2013) A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones. *Nature* 502, 188–193, doi: 10.1038/nature12617.
- ZHU M, AHLBERG PE, ZHAO W-J & JIA L-T (2017) A Devonian tetrapod-like fish reveals substantial parallelism in stem tetrapod evolution. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1470–1476.
- ZUNTINI AR et al. (2024) Phylogenomics and the rise of the angiosperms. *Nature* 629, 843–850.