

Stammbäume im ewigen Wandel

Ernst Haeckel, gepanzerte Kröten und die Transparenz der Wissenschaft

Der bedeutende Biologe Ernst Haeckel (1834–1919) beschäftigte sich vor allem mit Einzellern und wirbellosen Tieren. Er versuchte aber auch, das gesamte Tier- und Pflanzenreich [1–2] zu erfassen, um dann erstmals phylogenetische (evolutionäre) Veränderungen im Sinne der Darwinschen Theorie in Verwandtschaftsbäumen darzustellen und zu visualisieren [3]. Dabei stieß er auch auf eines der größten „Mysterien“ der Wirbeltierevolution: den Ursprung der Schildkröten. Die Auffassungen zur phylogenetischen Stellung dieser Tiere sind bis heute im Wandel, was auf einzigartige Weise Haeckels durchaus moderne Wissenschaftlichkeit illustriert [4].



Abb. 1 Schildkröten aus Haeckels „Kunstformen der Natur“. Oben links die Lederschildkröte *Dermochelys coriacea*. [Abb. aus [23]]

Die Stellung der Schildkröten im Stammbaum der Wirbeltiere gehört zu den ältesten und zugleich schwierigsten Fragen der Evolutionsbiologie. Ihr hochspezialisierte Körperbau – Panzer, kompakter Schädel ohne Schläfenfenster, eingeschränkte Beweglichkeit des Rumpfes bei gleichzeitig außergewöhnlich flexiblem Hals und Gliedmaßen (Abb. 1) – erschwerte den Vergleich mit anderen Reptilien [5]. Seit dem 19. Jahrhundert wechselten daher die Hypothesen über ihre nächsten Verwandten: Sie wurden mit Echsen, mit Krokodilen oder sogar mit den Vorläufern der Säugetiere verbunden [6].

Ernst Haeckel griff die Schildkrötenfrage früh auf [4]. In der *Generellen Morphologie* (1866) stellte er sie an die Seite der Vögel [1]. Seine Argumente waren der Zahnverlust und die Ausbildung horniger Schnäbel in beiden Gruppen, die besondere (meroblastische) Furchung ihrer Eier, die er als Hinweis auf gemeinsame Entwicklungsmechanismen verstand, und die ontogenetische Ähnlichkeit beider Gruppen: In frühen Stadien sind Embryonen von Schildkröten und Vögeln kaum voneinander zu unterscheiden (Abb. 2–3).

Für Haeckel war diese Kombination von morphologischen und embryologischen Befunden ausreichend, um beide Gruppen eng zusammenzuführen (Abb. 4).

Bereits wenige Jahre später führten neue Fossilienfunde zu einer Revision. Entdeckungen wie der Theropode *Compsognathus* und der Vogelvorläufer *Archaeopteryx* stützten die von Thomas H. Huxley (1825–1895) vertretene Hypothese, dass Vögel von Dinosauriern abstammen [7]. Haeckel übernahm diese Sichtweise und rückte die Vögel in den Dinosaurierzweig. Damit war die angenommene Nähe zu den Schildkröten nicht länger haltbar.

In der zweiten Auflage der *Natürlichen Schöpfungsgeschichte* (1870) positionierte Haeckel die Schildkröten näher bei den Krokodilen [8]; in späteren Auflagen behielt er diese Anordnung

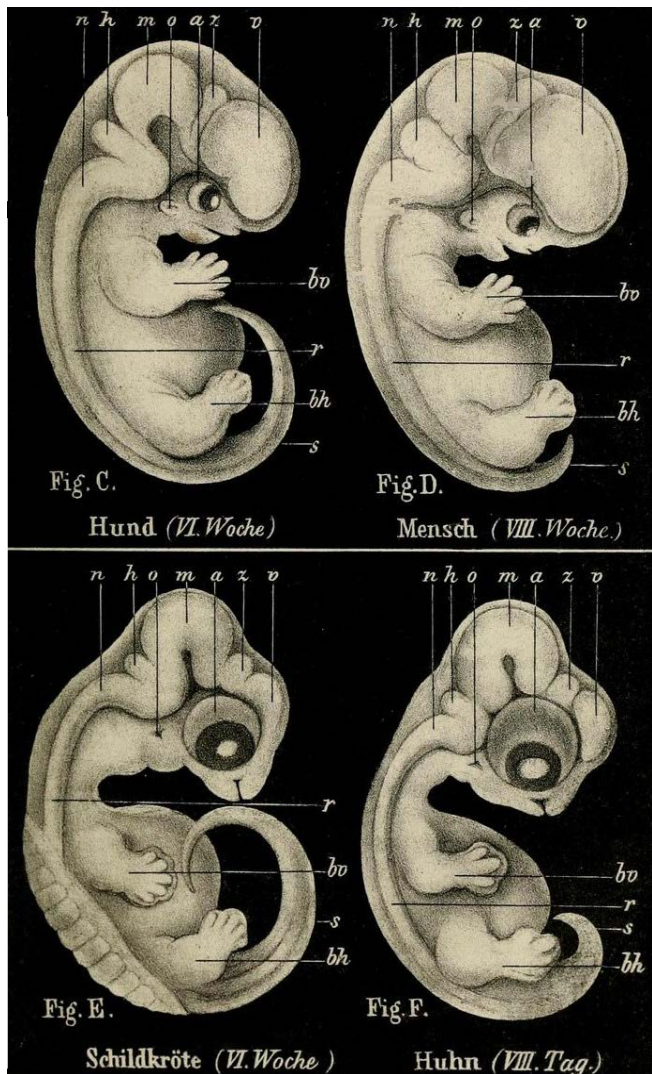


Abb. 2 Vergleich von Embryonen aus Haeckels „*Natürliche Schöpfungsgeschichte*“. Abgesehen vom Panzer sind Schildkröten in dieser Entwicklungsphase kaum von Vögeln zu unterscheiden. [Abb. aus [8]]

bei. Gleichwohl betonte er die Sonderstellung der „gepanzerten Kröten“: Manche Merkmale erinnerten ihn an Amphibien, andere an Krokodile oder Vögel.

Auch in der siebten und achten Auflage der *Natürlichen Schöpfungsgeschichte* (1879, 1889) hielt Haeckel an der Platzierung der Schildkröten bei den Krokodilen fest. Diese Lösung entsprach seiner Einschätzung, dass die Gruppe zwar in einzelnen Merkmalen Übergangscharakter aufweise, im Gesamtbild aber besser in die Linie der Archosaurier passe. Damit kam er einer Sichtweise nahe, die heutigen molekularen Analysen entspricht: Schildkröten, Krokodile und Vögel bilden gemeinsam die Großgruppe Archelosauria (Abb. 5).

In den 1890er Jahren entwickelte Haeckel erneut eine alternative Deutung. In der *Systematischen Phylogenie* (1895) [9] verband er Schildkröten mit den zahnlosen Anomodontiern (Abb. 4-5), einer Gruppe „säugetierähnlicher Reptilien“ [10]. Er fasste beide unter dem Namen „Proterosauria“ zusammen. Wichtige Kriterien waren: Ein nahezu vollständiger Zahnverlust, Gemein-

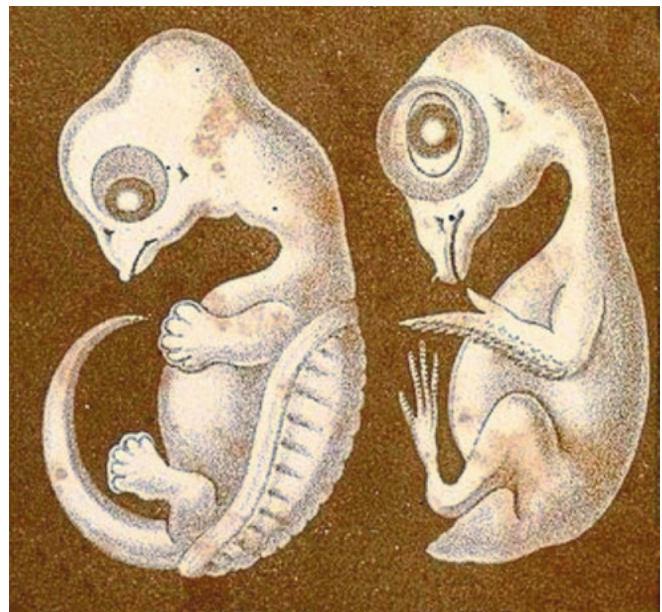


Abb. 3 „Späte Schildkröten- und Vogelembryonen“ aus Haeckels „*Anthropogenie*“. Beide Tiere entwickeln hornartige Schnäbel aus. [Abb. aus [24]]

samkeiten im Schädelbau (etwa die Fusion eines Zwischenkieferknochens) und eine ähnliche Zahl verwachsener Kreuzbeinwirbel.

Die Lederschildkröte (*Dermochelys coriacea*) mit ihrem reduzierten Panzer (Abb. 1, 6) deutete er als besonders ursprüngliche Form, die eine Verbindung zu diesen fossilen Linien herstelle. Heute wird sie als hochgradig spezialisiert und weit fern vom Ursprung der gepanzerten Reptilien betrachtet [11].

Nur wenige Jahre später, in der neunten Auflage der *Natürlichen Schöpfungsgeschichte* (1898), änderte Haeckel die Stammbäume erneut. Schildkröten wurden wieder anders eingeordnet, Vögel tiefer in den Dinosauriern verankert, und die Reptilienphylogenie insgesamt umgestaltet. Diese häufigen Revisionen dokumentieren nicht nur Haeckels Unsicherheit, sondern auch sein wissenschaftliches Prinzip: phylogenetische Systeme sind vorläufige Modelle, die den aktuellen Stand des Wissens und subjektive Schwerpunktsetzungen widerspiegeln. Charakteristisch für Haeckels Arbeiten ist weniger die Beständigkeit

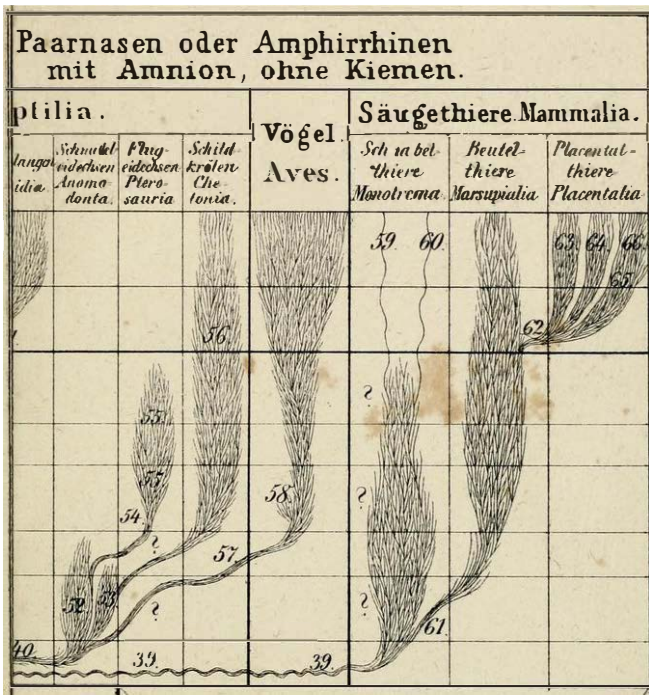


Abb. 4 Stammbaum der Reptilien, Vögel und Säugetiere (Ausschnitte) aus der 1. Auflage von Haeckels „Natürlicher Schöpfungsgeschichte“. [Abb. aus [25]].

seiner Hypothesen als vielmehr ihre Flexibilität. Er markierte Unsicherheiten offen, kennzeichnete Zweige seiner Stammbäume mit Fragezeichen (Abb. 4) und passte seine Ansichten an neue Daten an. Seine Methodik der Stammbaumrekonstruktion beruhte auf der von ihm formulierten „dreifachen Parallelität“ von Anatomie, Embryologie und Paläontologie [12]. Dass er die Möglichkeit konvergenter Entwicklungen prinzipiell ausschloss, führte zu Fehldeutungen von Homologien (Stichwort: Hornschnäbel), mindert aber nicht den Wert seines heuristischen Ansatzes.

Die Entwicklung moderner phylogenetischer und molekularer Methoden [13–14] hat die Diskussion um die Herkunft der Schildkröten neu belebt. Genomvergleiche zeigen heute, dass Schildkröten zusammen mit Krokodilen und Vögeln wahrscheinlich die Gruppe der Archelosauria bilden (Abb. 5) [15]. Diese Erkenntnis bestätigt einige von Haeckels Annahmen, während seine zeitweiligen Einordnungen zu den Vögeln oder zu säugetierähnlichen Reptilien nicht haltbar sind.

Doch auch innerhalb der Archelosauria (Abb. 5) bleibt die genaue Position der Schildkröten strittig. Einige Studien sehen sie außerhalb der Archosaurier, noch vor der Aufspaltung in Krokodile und Vögel. Andere Daten deuten auf eine tiefere Stellung im Stammbaum der Diapsiden oder auf eine Nähe zu den

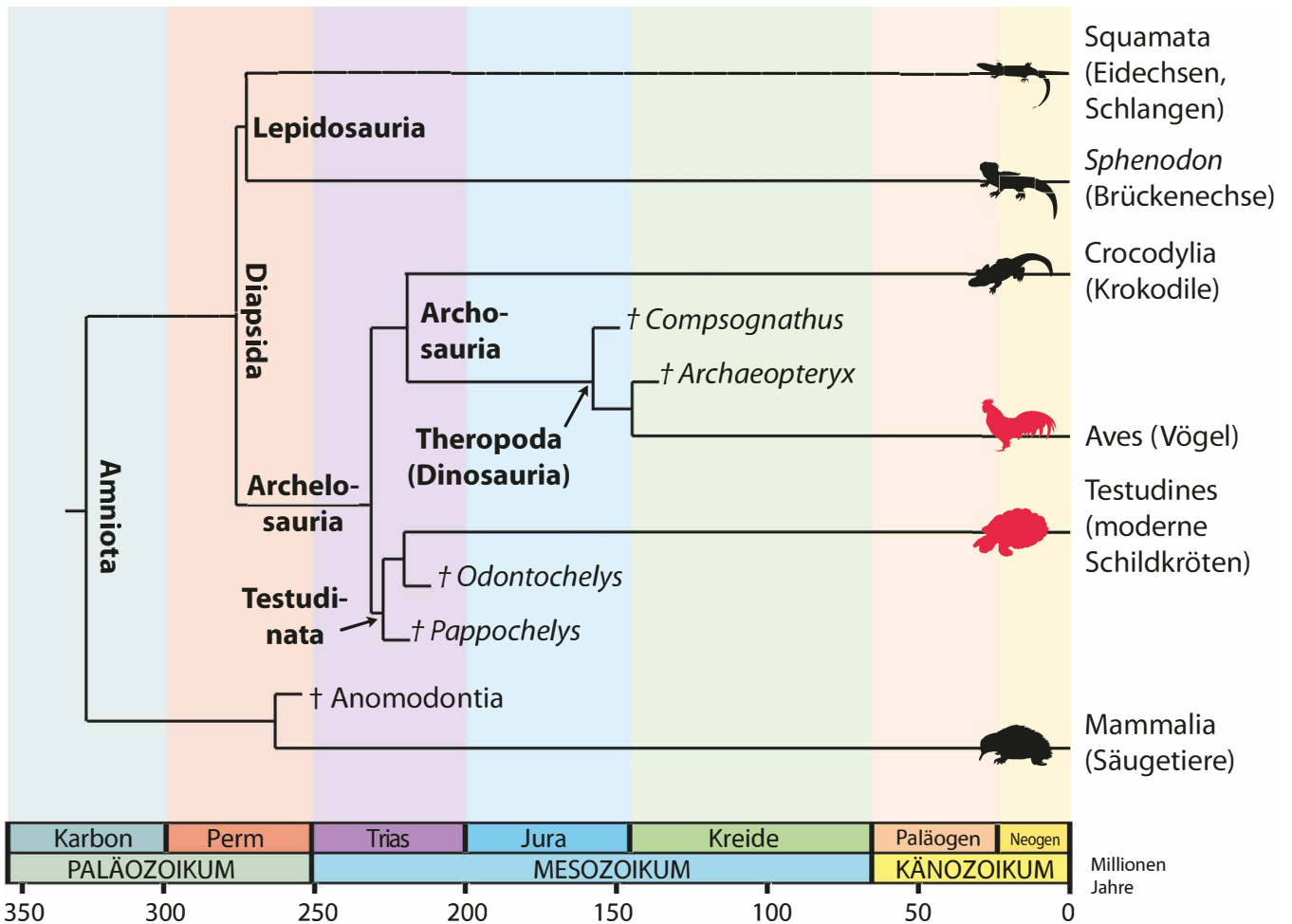
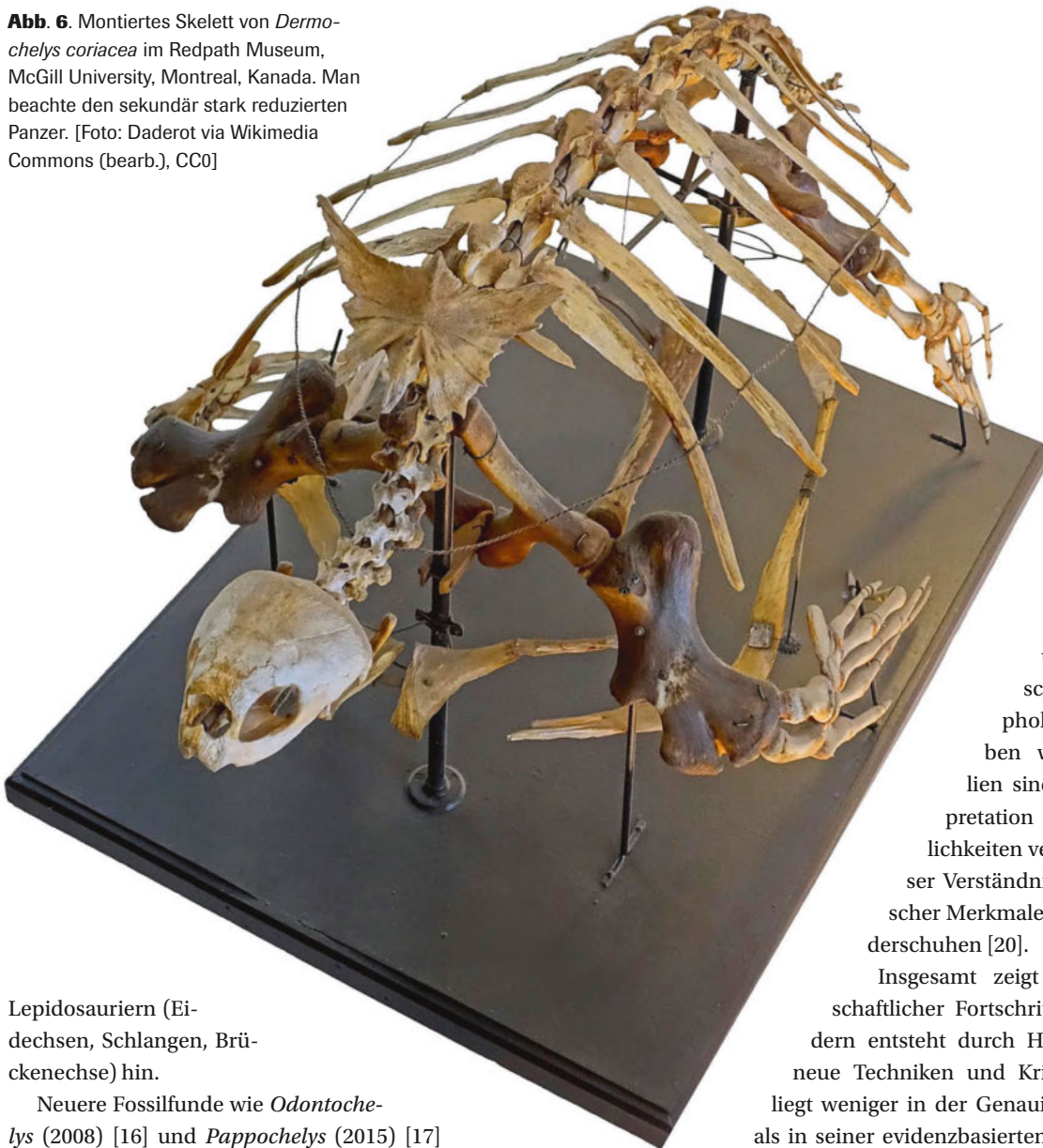


Abb. 5 Verwandtschaft der im Text genannten Tiergruppen nach modernen molekularen und paläontologischen Erkenntnissen [15–17]. [Abb. nach [4], verändert von den Autoren]

Abb. 6. Montiertes Skelett von *Dermochelys coriacea* im Redpath Museum, McGill University, Montreal, Kanada. Man beachte den sekundär stark reduzierten Panzer. [Foto: Daderot via Wikimedia Commons (bearb.), CC0]



Lepidosauriern (Eidechsen, Schlangen, Brückenechse) hin.

Neuere Fossilfunde wie *Odontochelys* (2008) [16] und *Pappochelys* (2015) [17] liefern Hinweise auf mögliche „Zwischenformen“ mit nur teilweise entwickeltem Panzer. Einige Daten zeigen, dass Schildkröten ursprünglich wohl offene Schläfenfenster besaßen [18] – ein Merkmal, das sie mit modernen, aber nicht mit den altertümlichen Reptilien verbinden könnte [19].

Die Frage zum Ursprung der Schildkröten bleibt auch heute ein offenes Forschungsfeld, in dem morphologische und molekulare Daten nicht vollständig deckungsgleich sind.

Die historische Arbeit Haeckels zeigt wichtige Impulse: seine frühzeitige Verbindung von Embryologie, Paläontologie sowie Morphologie (oder der Systematik – dann als dreifache Parallele bezeichnet), seine Offenheit, Hypothesen zu revidieren, und sein Versuch, große Stammbäume zu konstruieren [3–4]. Aber viele seiner konkreten phylogenetischen Schlussfolgerungen haben sich nicht bestätigt, insbesondere jene über die unmittelbare Nähe der Schildkröten zu den Vögeln oder eine Zugehörigkeit zu frühen säugetierähnlichen Reptilien.

Die moderne Forschung kann vieles, was Haeckel (Abb. 7) nur angedeutet oder spekulativ vorgeschlagen hatte, mit genetischen Daten, modernen Fossilien und neuer Methodik testen

und präziser fassen. Gleichwohl bleibt die Schildkrötenfrage nicht abgeschlossen: Einige morphologische Merkmale bleiben widersprüchlich, Fossilien sind lückenhaft, die Interpretation embryologischer Ähnlichkeiten verlangt Vorsicht und unser Verständnis zur Evolution genetischer Merkmale steckt noch in den Kinderschuhen [20].

Insgesamt zeigt der Verlauf: Wissenschaftlicher Fortschritt ist nicht linear, sondern entsteht durch Hypothesen, Revisionen, neue Techniken und Kritik. Haeckels Leistung liegt weniger in der Genauigkeit seiner Prognosen als in seiner evidenzbasierten und offenen methodischen Haltung – eine Haltung, die moderne Wissenschaft im Bereich der phylogenetischen Rekonstruktion weiterhin als Leitlinie nutzen kann.

Das vorliegende Beispiel verdeutlicht dabei noch einmal die interdisziplinäre Zusammenarbeit von Fach- und Biologiegeschichte, die in den letzten drei Jahrzehnten deutschlandweit und universitär kaum Früchte getragen hat. Vielmehr steht zu befürchten, dass das Fach Biologiegeschichte weiter ein Schattendasein fristen wird [21]. Das erinnert auch an eine frühe Warnung von Ernst Mayr (1904–2005) aus dem Jahr 1993: „Eine gründlich historisch-philosophische Analyse macht viel Arbeit, vor allem das sorgfältige Studium der Originalquellen. Ich habe in den USA gesehen, daß sich einige jüngere Leute einen bequemen Ausweg gesucht haben und stattdessen über die sozialen und politischen Aspekte der Wissenschaft geschrieben haben. Das gehört aber in den Bereich der Sozialwissenschaften und ist kein Beitrag zur Geschichte der Biologie. Geschichte der Biologie ist letzten Endes immer vor allem Ideengeschichte. Und da gibt es so viel zu tun, daß man nicht in die Sozialwissenschaften ausweichen sollte“ [22: S. 99].

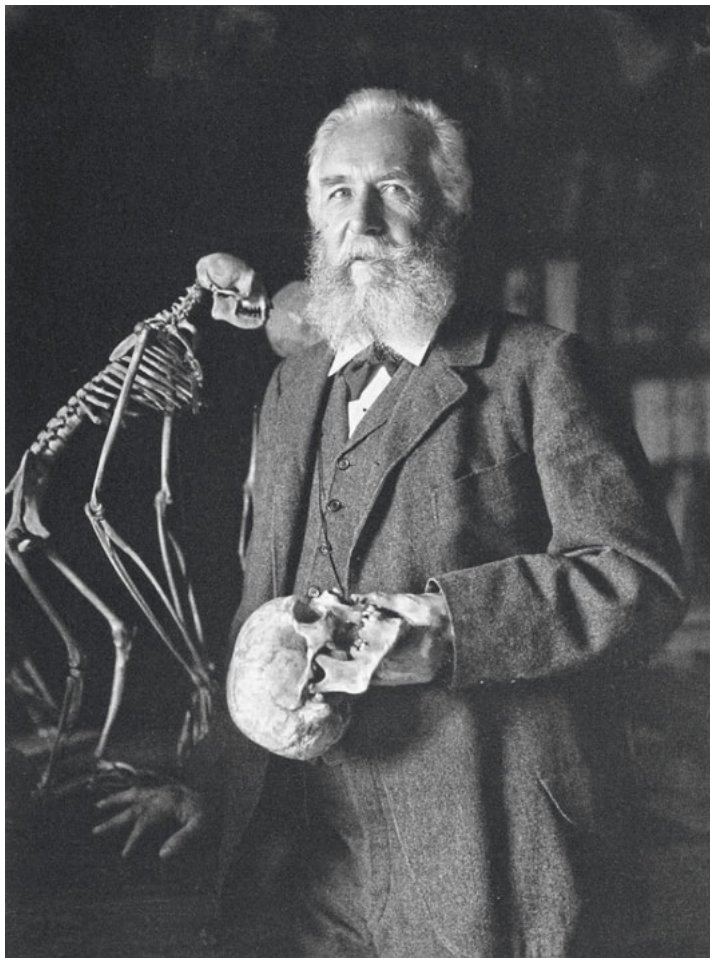


Abb. 7 Ernst Haeckel (1834–1919), aufgenommen im Jahr 1904. [Foto: N. Perscheid/Wellcome Collection via Wikimedia Commons, CC BY 4.0]

Literatur

[1] E. Haeckel: *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reimer. Berlin (1866) – [2] U. Hoßfeld, E. Watts, G. S. Levit: *The First Darwinian Phylogenetic Tree of Plants*. *Trends in Plant Science* **22**: 99–102. (2017) – [3] U. Hoßfeld, G. S. Levit: ‚Tree of life‘ took root 150 years ago. *Nature* **540**: 38. (2016) – [4] I. Werneburg, U. Hoßfeld: *Flying turtles in the earliest trees of life: scientific transparency in the phylogenetic works of Ernst Haeckel*. *Swiss Journal of Palaeontology* **144**, **17**(5): 1–13. (2025) – [5] I. Werneburg: *Konsequenzen der Panzer-Produktion auf die Radkettenmechanik und deren Wirkung auf terminale Greifarm-Effizienz bei Schildkröten*. In: Werneburg, I., Betz, O. (Hrsg.). *Phylogenie, Funktionsmorphologie und Bionik*. Schriften zum 60. Phylogenetischen Symposium in Tübingen. Scidinge Hall Verlag. Tübingen, S. 277–316 (2020) – [6] O. Rieppel: *Kontroversen innerhalb der Tetrapoda – die Stellung der Schildkröten (Testudines)*. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin* **43**: 201–221. (2004) – [7] T. H. Huxley: *On the animals which are most nearly intermediate between the birds and reptiles*. *The Annals and Magazine of Natural History, Zoology, Botany and Geology* **2**: 66–75. (1868) – [8] E. Haeckel: *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Zweite, verbesserte und vermehrte Auflage. Georg Reimer. Berlin. (1870) – [9] E. Haeckel: *Systematische Phylogenie. Entwürfe eines Natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. Dritter Theil. Systematische Phylogenie der Wirbeltiere (Vertebrata)*. Georg Reimer. Berlin. (1895) – [10] F. Westphal: *Die Säugetier-ähnlichen Reptilien im Geologischen Institut der Eberhard-Karls-Universität Tübingen*. Attempto Verlag. Tübingen. (1988) – [11] G.S. Bever, W.G. Joyce, *Dermochelyidae – Lederschildkröten*. Vol. IIIB. Aula Verlag. Wiebelsheim. S. 235–248. (2005). – [12] I. Werneburg, U. Hoßfeld, C. U. Rehm, G. S. Levit: *Vorlesungen und Konzeptionen zur Paläontologie bei Ernst Haeckel*. In: (Werneburg, I., Hoßfeld, U. Rehm, C. U., Levit, G. S.). *Vorlesung über Paleontologie von Ernst Haeckel*. Die Vorlesungsmitschrift von Nikolai Nikolajewitsch Miklucho-Maclay aus dem Sommersemester 1866. Scidinge Hall Verlag. Tübingen. S. 6–36. (2022) – [13] W. Hennig: *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag. Berlin. (1950) – [14] J.-W. Wägele: *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik*. Verlag Dr. F. Pfeil. München. (2000) – [15] Z. Wang, et al.: *The draft genomes of soft-shell turtle and green sea turtle yield insights into the development and evolution of the turtle-specific body plan*. *Nature Genetics* **45**: 701–706. (2013) – [16] C. Li, X.C. Wu, O. Rieppel, L.T. Wang, L.J. Zhao: *An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China*. *Nature* **456**: 497–501. (2008) – [17] R.R. Schoch, H.D. Sues: *A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan*. *Nature* **523**: 584–587, (2015) – [18] I. Werneburg: *Biomechanische Grundlagen der Schläfenevolution bei Landwirbeltieren*. Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg **181**: 1–27. (2025) – [19] I. Werneburg, A. Krahl, Z. Zhang. *Chelonia: Morphology of a Stiffened Body*. In: (Joger, U., Hrsg.). *Reptilia Volume 1: General Biology, Archosauria*. S. 201–233. Walter de Gruyter GmbH. Berlin. 2024 – [20] I. Werneburg, U. Hoßfeld: *Die Bestimmung der Morphologie – Haeckel, Darwin und ein Homologie-Problem*. *Naturwissenschaftliche Rundschau* **77**: 4–9. (2024) – [21] U. Hoßfeld, K. Porges (2025): *Plädoyer für Biologiegeschichte*. *Biologie in unserer Zeit* **55**(1): 16–18 – [22] E. Mayr (1993): *Begrüßungsansprache an die Teilnehmer der ersten Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Geschichte und Theorie der Biologie (Marburg, am 26. Juni 1992)*. *Biologisches Zentralblatt* **112**(2): 98–99 – [23] E. Haeckel: *Kunstformen der Natur*. Verlag des Bibliographisches Instituts. Leipzig und Wien. (1899) – [24] E. Haeckel: *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*. 3. Auflage. W. Engelmann. Leipzig. (1877) – [25] E. Haeckel: *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Georg Reimer. Berlin. (1868).



PD Dr. **Ingmar Werneburg** (geb. 1981 in Erfurt) studierte Biologie und Ur- & Frühgeschichte an der Friedrich-Schiller-Universität in Jena. Promotion (2010) am Institut und Museum der Universität Zürich/Schweiz. Postdocs am RIKEN Center for Developmental Biology in Kobe/Japan (2011), an der Eberhard Karls Universität Tübingen (2012/13) und am Museum für Naturkunde in Berlin (2014/15). Seit 2016 Kustos der Senckenberg-verwalteten Paläontologischen Sammlung in Tübingen; an der dortigen Universität Habilitation im Fach Paläobiologie (2017/18). Spezialisiert in der Wirbeltiermorphologie, vor allem in der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Schädels und den Mustern embryonaler Entwicklungssequenzen; Arbeiten zur Geschichte der Vergleichenden Anatomie und Paläontologie; zudem Schriftsteller und Verleger.



Prof. Dr. **Uwe Hoßfeld** (geb. 1966 in Bad Liebenstein) studierte Biologie, Wissenschaftsgeschichte, Sportwissenschaft, Erziehungswissenschaften und Indonesistik an der Friedrich-Schiller-Universität in Jena. 1993–95 Referendariat in Apolda; 1994 Magister für Geschichte der Naturwissenschaften und Biologie; 1996 Promotion. 2003 Habilitation für das Fach Geschichte der Naturwissenschaften. Seit WS 2006/07 Leiter der AG Biologiedidaktik an der FSU Jena; seit 2009 dort apl. Professor für Didaktik der Biologie. Seit 2018 Doktor filosofskich nauk (Dr. sc. phil.) für Geschichte der Wissenschaft und Technik an der Staatlichen Universität in St. Petersburg; seit 2018 korrespondierendes Mitglied der Akademie der Wissenschaften zu Göttingen.