



Die über einen Meter lange «Proganochelys» aus Trossingen, 205 Millionen Jahre alt, war bis vor kurzem die bestbekannte frühe Urschildkröte. Sie hatte bereits einen vollständigen Panzer, zahnlose Kiefer mit Hornschneiden und einen teilweise einziehbaren Hals, bewehrt mit Knochendornen.

Rainer Schoch

Opaschildkröte: Ein neuer Fund aus Baden-Württemberg beleuchtet den Ursprung der Schildkröten

Jeder weiß, was eine Schildkröte ist: Ein Kriechtier mit knöchernem Panzer, einziehbarem Hals und zahnlosem Kiefer. So einfach sich Schildkröten beschreiben lassen, so schwierig ist es, ihren stammesgeschichtlichen Ursprung zu erklären. Denn anders als bei vielen Tier- und Pflanzengruppen mangelt es noch immer an plausiblen Vorfahren. Zwar haben Ablagerungen aus der frühen Dinosaurier-Zeit gerade auch aus Baden-Württemberg prächtige Fossilien von Schildkröten geliefert. Doch waren diese Tiere bereits in fast jeder Hinsicht voll ausgebildete Vertreter ihrer Gruppe. Sie tragen deshalb leider wenig zur Klärung der beiden wichtigsten Fragen bei, welche die Schildkrötenforschung bis heute umtreibt: (1) Wie sahen ihre Vorfahren aus und (2) wie kam es zur Bildung des merkwürdigen Panzers, der in seinem Bau einmalig im Tierreich ist?

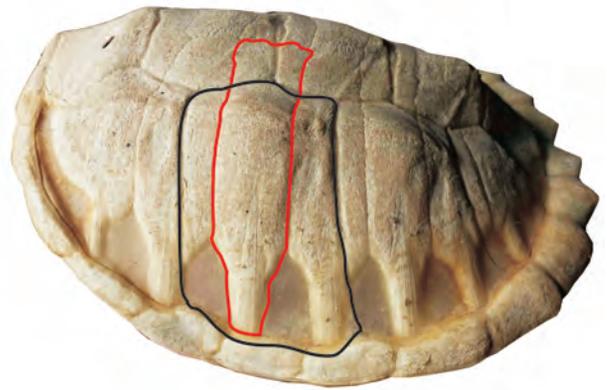
Nun könnte man denken: Schildkröten mögen zwar merkwürdig aussehen, aber ihre Anatomie wird doch letztlich der entsprechen, die man von anderen Reptilien schon kennt. Doch gerade wenn man mit dem Auge des Anatomen hinschaut, entdeckt man eine Fülle von Besonderheiten. So ist der Schildkrötenpanzer recht kompliziert gebaut: Zwei knöcherne Halbschalen (eine oben, eine unten) wer-

den von Hornschildern überlagert, mit denen sie eng verzahnt sind. Die Grenzen der Hornplatten verlaufen dabei versetzt zu den Knochengrenzen. Während das Horn in der äußersten Hautschicht (Epidermis) gebildet wird, vergleichbar unseren Fingernägeln oder den Schuppen der Reptilien, wächst der Knochen in einer tieferen Hautschicht (Dermis). Doch im Unterschied zu allen anderen gepanzerten Tieren – wie zum Beispiel den Krokodilen – wird der Schildkrötenpanzer nicht nur von äußeren, in der Unterhaut entstehenden Skelettelementen gebildet, sondern auch von den Wirbeln und Rippen, die aus der Tiefe des Körperinneren hochwachsen.

Anschaulich konnten Entwicklungsbiologen zeigen, wie beim Embryo die Schildkrötenrippe bis in die äußeren Hautschichten wächst und dort eine breite Platte bildet. Eine nur beim Embryo vorhandene Zellansammlung am späteren Panzerrand fungiert hier als Taktgeber. Er regt die Zellen an der Rippen spitze dazu an, sich in Richtung des Panzerandes zu vermehren anstatt nach unten zu wachsen. Auch aus den Aufsätzen der Rumpfwirbel entwickeln sich flächige Fortsätze, die den Rückenpanzer oben abschließen. Hier wird also, einmalig unter Wirbeltieren, ein wesentlicher Teil des Innenskeletts

zu einem Bauelement des Außenskeletts! Das hat Folgen für den gesamten Rumpf: Atmung und Fortbewegung müssen anders organisiert werden als bei gewöhnlichen Landwirbeltieren.

Zunächst aber hat die veränderte Position der Rippen eine ganz grundlegende Änderung im Skelett zur Folge: Das Schulterblatt, das sich gewöhnlich außerhalb der Rippen befindet, ist bei Schildkröten in den Rippenkorb hinein verlagert worden. Das hat die Evolutionsbiologen lange beschäftigt: Auf welche Weise und vor allem wie schnell vollzog sich dieser Schritt in der Evolution? Für Schildkröten ist das ein ganz wesentlicher Aspekt, denn ihr stabförmiges Schulterblatt verstrebt nicht nur die beiden Panzer-



Der knöcherne Panzer der heutigen Schnappschildkröte (»Chelydra«) besteht aus verbreiterten Rippen (roter Umriss), die von Hornschildern (schwarzer Umriss) überlagert wird. Diese Konstruktion ist einmalig im Tierreich.



Bereits »Proganochelys« hatte die verbreiterten Rippen, die den Rückenpanzer bilden. Blick von unten in den Panzer.

schalen miteinander, sondern ist sogar gelenkig mit dem Rückenpanzer verbunden. Eine Rotation um die Längsachse des Schulterblatts ermöglicht dem Arm, einen viel weiteren Schritt zu machen, als das unter den eingeschränkten Bedingungen des Panzers möglich wäre. Auch die Atmung erfuhr wesentliche Veränderungen, nachdem die Rippen starr geworden waren. Landwirbeltiere atmen nämlich durch Erweitern des Rippenkorbes, wodurch Luft in die Lungen gesaugt wird. Durch den Einbau der Rippen in den Panzer war diese Bewegung unmöglich geworden. Die zum Einsaugen der Luft benötigten Muskeln setzen daher bei Schildkröten an einem Schlauch an, der die Lungen umgibt und auch mit dem rotierbaren Schultergürtel verbunden ist – daher ist ein Atmen bei Schildkröten ohne Bewegung der Arme nicht möglich.

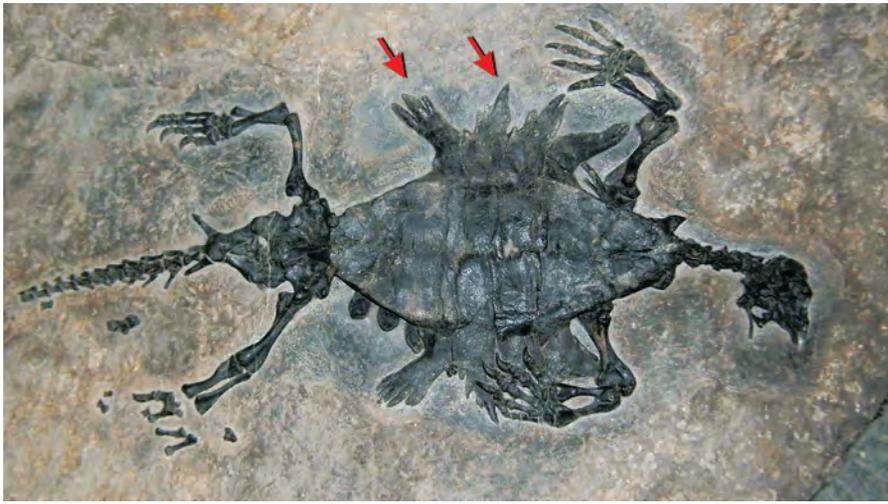
Der Körperbau der Schildkröten ist also stark abgewandelt. Bindeglieder, die zeigen könnten, wel-

che Schritte die Evolution genommen hat, fehlten bisher. Das betrifft auch den Schädel, der bei Schildkröten bis auf die Nasen- und Augenöffnungen geschlossen ist. Darin unterscheiden sich diese Kriechtiere von allen anderen Reptilien, die gewöhnlich zwei große Öffnungen in der Schläfe besitzen, an denen kräftige Kiefermuskeln ansetzen.

Dem Schädelbau wurde lange Zeit von Paläontologen große Bedeutung beigemessen. Zeigten doch Fossilfunde früher Reptilien aus dem Erdaltertum, dass eine geschlossene Schläfe der ursprüngliche Zustand der Reptilien gewesen sein muss – Schildkröten deutete man entsprechend als Überlebende einer urtümlichen Gruppe, der sogenannten Parareptilien, die im Karbon und Perm weit verbreitet waren. Die traditionelle Vorstellung war daher, dass Schildkröten sehr ursprünglich und mit den anderen heutigen Reptilien (Echsen, Brückenechsen, Krokodilen) und den Vögeln nicht näher verwandt sind.



Die Urschildkröte »Proterochersis« war ein Zeitgenosse von »Proganochelys«. Ihr Panzer war höher gebaut und liegt meist als Steinkern vor, in dem auch Abdrücke der Hornschilder erhalten geblieben sind.



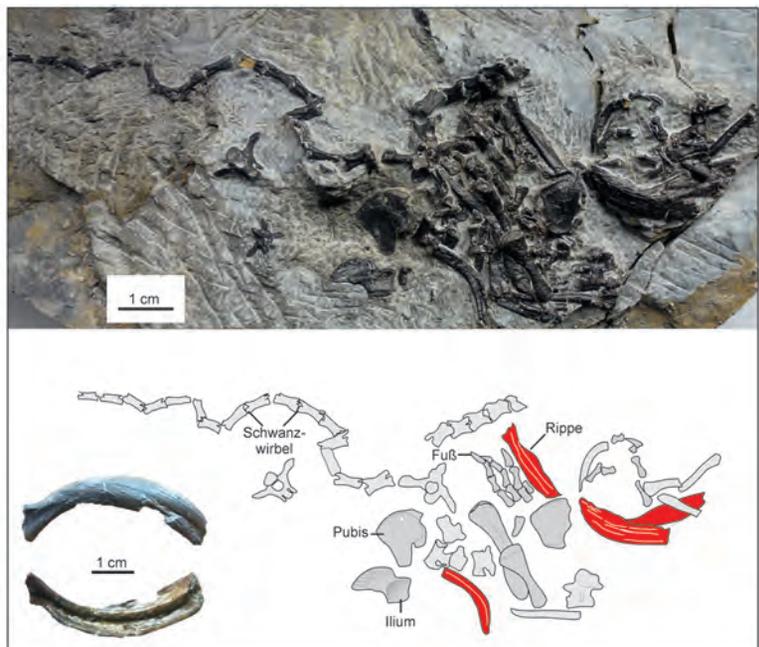
Die Urschildkröte «*Odontochelys*» (Zahnschildkröte) aus China, 220 Mio. Jahre alt, hatte einen vollständigen Bauchpanzer, dessen seitlicher Rand zahlreiche Dornen trug (Pfeile). Der Rückenpanzer war noch nicht geschlossen.

Unsere neuen Funde tragen nun dazu bei, dieses Bild zu korrigieren. Sie geben endlich konkrete Antworten auf die beiden oben gestellten Fragen nach der Herkunft und der Entstehung des Panzers der Schildkröten.

*Schwäbische Funde im Mittelpunkt:
Älteste Schildkröten mit geschlossenem Panzer*

Schildkröten haben im Allgemeinen gute Aussichten, fossil erhalten zu bleiben. Ihr massiver Panzer ist einfach unverwundlich. So wundert es nicht, dass man aus vielen Perioden der Erdgeschichte urtümliche Schildkröten kennt. Deutschland bildet dabei eine wichtige Fundregion: Tatsächlich waren *Proganochelys* und *Proterochersis* – die ältesten Schildkröten mit voll ausgebildetem Panzer – «echte Württemberger». Ihre Panzer fanden sich in den groben Sandsteinen des schwäbischen Mittelkeupers (ca. 215 Mio. Jahre alt), die nach ihrer früheren Verwendung als Fegsand in Zimmern und Hausfluren auch Stubensandstein genannt werden. Diese Fossilien bilden zentnerschwere sogenannte Steinkerne, eine Fossilhaltung, bei welcher die Füllung eines Gehäuses erhalten geblieben ist, das gehäusebildende Skelett aber nur schlecht oder gar nicht. Der erste Schildkrötenfund war ein solcher Steinkern; er wurde bereits 1886 aus Aichtal im Schönbuch gemeldet. Diese frühe Schildkröte, *Proganochelys quenstedti* genannt, erreichte über

einen Meter Länge. In Aixheim und Trossingen fanden sich Anfang des 20. Jahrhunderts dann wunderschön erhaltene Skelette dieser Urschildkröte. Sie hatte zwar einen recht flachen Panzer, aber kräftige Extremitäten, die an Landschildkröten erinnern. Der kurze Hals konnte vermutlich eingezogen werden, war aber durch lange Knochenstacheln geschützt. Auch der Schwanz war stachelbewehrt. Die Panzer dieser frühen Kolosse bestanden bereits aus sämtlichen Elementen, die man auch bei heutigen Schildkröten findet. Der Schädel hatte, ebenfalls wie bei heutigen Verwandten, eine vollständig geschlossene Schläfe. Die Kiefer waren unbezahnt und trugen Hornschneiden, doch im Gaumen befand sich eine Batterie kleiner Zähnchen, die heutigen Schildkröten zwar fehlt, aber von vielen urtümlichen Echten bekannt ist. Der geologisch etwas ältere Vetter *Proterochersis* wurde an zahlreichen Stellen im Schwäbischen Wald gefunden. Schädel und Extremitäten sind zwar noch immer unbekannt, doch ist der Panzer besonders gut überliefert. Bei dieser Art blieben



Die Opaschildkröte «*Pappochelys*» aus Vellberg, 240 Mio. Jahre alt, ist durch mehr als ein Dutzend zerfallener Skelette belegt (oben). Ihre verbreiterten, dachförmigen Rippen (unten links im Fossil, rechts in rot markiert) sind jenen von «*Odontochelys*» zum Verwechseln ähnlich.

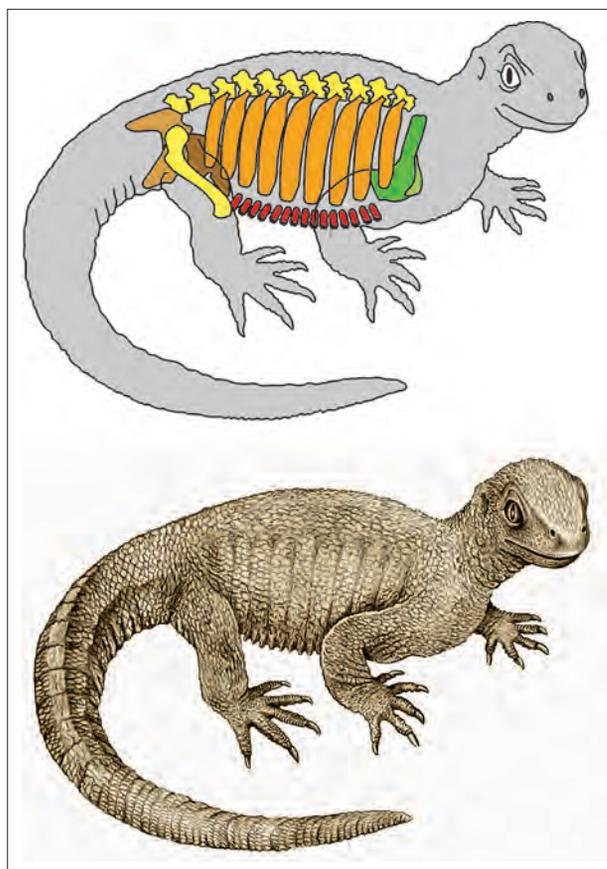
nämlich nicht nur die Knochenschilder erhalten, sondern auch Abdrücke der Hornschilder – ein Glücksfall, denn Horn selbst ist fossil meist nicht erhaltungsfähig.

Die württembergischen Urschildkröten sind nach heutiger Kenntnis nur besonders gut bekannte Beispiele einer viel artenreicheren Gruppe. In Argentinien, Südafrika und Grönland hat man Verwandte der schwäbischen Arten geborgen, die eine weite Verbreitung dieser robusten, vermutlich pflanzenfressenden Tiere bezeugen.

Die chinesische Zahnschildkröte – ein neuer Fund stellt alles auf den Kopf

Die letzten zwei Jahrzehnte haben manche paläontologische Sensation aus dem Reich der Mitte erbracht, darunter die gefiederten Dinosaurier aus Liaoning, der Partnerregion von Baden-Württemberg. Diese 120 Millionen Jahre alten, kreidezeitlichen Funde haben unser Bild von den Dinosauriern für immer verändert: Die urzeitlichen Riesen waren keine schuppigen Kaltblüter, sondern trugen Federn wie heutige Vögel, mit denen sie eng verwandt sind.

Im Jahre 2008 wurden aus viel älteren Schichten in Südchina wiederum neuartige Fossilfunde gemeldet, die nun auch neue Einblicke in die Evolution der Schildkröten gewährten. In dunklen Kalksteinen, in einem tropischen Flachmeer abgelagert, waren Skelette einer Urschildkröte gefunden worden! Schildkröten, so schien es bis dahin, waren an Land entstanden, denn ihre bislang ältesten bekannten Verwandten stammten alle aus festländischen Ablagerungen. Diese um 5–10 Millionen Jahre älteren und deutlich ursprünglicher als die schwäbische Schildkröte *Proterochersis* gebauten Tiere stammten aber aus dem Meer. Die etwa 60 cm langen Urschildkröten glichen heutigen Schildkröten bereits in ihren Körperproportionen und hatten einen geschlossenen Bauchpanzer. Allerdings fehlten wesentliche Teile des Rückenpanzers und die Kiefer trugen noch Zähne. Nach dem griechischen Wort für Zahn (*odous*) nannte man die neue Art *Odontochelys semitestacea* – «Zahnschildkröte mit halbem Panzer». Der Rückenpanzer der Zahnschildkröte bestand nur aus einer Reihe schmaler Knochenplatten über der Wirbelsäule und den Rippen, die bereits nach außen gewachsen und verbreitert waren. Zwischen den Rippen klafften aber noch breite Lücken, und die randlichen Platten, die den Panzer heutiger Schildkröten seitlich abschließen, fehlten. Die Rippen waren nur noch leicht gekrümmte Stäbe, aus denen oben ein Dach ausgewachsen war. Damit ähneln sie den Rippen von Schildkrötenembryonen, aber sie



Rekonstruktion des Skeletts und mutmaßliches Erscheinungsbild von «Pappochelys». Schildkrötenmerkmale sind neben den verbreiterten Rippen (orange) die verlängerten Wirbel (gelb), das stabförmige Schulterblatt (grün), sowie der Bau des Beckens (braun). Anstelle des Bauchpanzers befanden sich massive Bauchrippen, die bereits im Verschmelzen begriffen waren (rot).

erinnern auch an die Rippen erwachsener Meeresschildkröten, bei denen der Knochenpanzer nicht geschlossen ist, was die Tiere leichter und beweglicher macht.

Das führt nun genau zur Streitfrage, die sich an *Odontochelys* entzündete: War diese Urschildkröte tatsächlich so urtümlich, wie es die Rippen suggerierten, oder handelt es sich bei dieser möglicherweise wasserlebenden Art einfach um eine frühe Meeresschildkröte, die den Rückenpanzer schon wieder reduziert hatte? Immerhin belegen ihre bezahnten Kiefer, dass sie im Stammbaum unterhalb von *Proganochelys* abzweigt sein muss. Damit war sie – Panzer hin oder her – unbestreitbar der urtümlichste und zugleich älteste sichere Vertreter der Schildkrötenlinie.

Merkwürdige Skelette aus einem Hohenloher Schotterwerk

Der Steinbruch Schumann bei Vellberg, einem sehenswerten Städtchen im Hohenlohekreis, hat seit

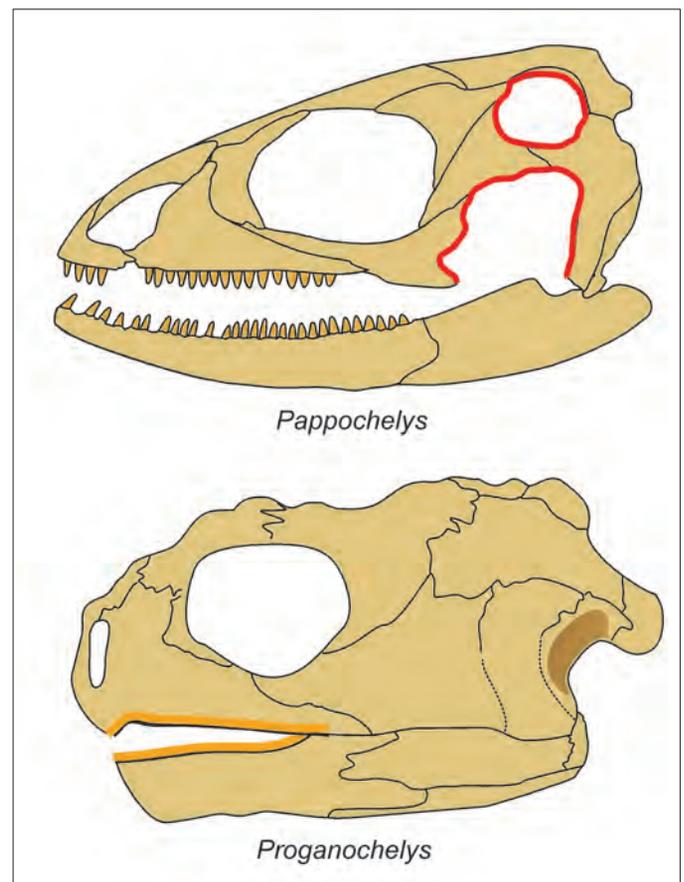
30 Jahren regelmäßig Fossilfunde geliefert. Das Schotterwerk erschließt die oberen 60 m des Muschelkalks, einer Meeresablagerung der Mitteltrias, die den chinesischen Ablagerungen sehr ähnlich ist. Die reichsten Funde stammen aber aus dem darüber lagernden Lettenkeuper, einem Gesteinspaket, das in einem großflächigen Flussdelta abgelagert wurde. In den grauen bis schwarzen Tonsteinen, die zwischen den Flussrinnen enthalten sind, finden sich häufig Zähne und Skelettreste von Sauriern, die in den Sümpfen und Süßwasserseen des Deltas lebten.

Zunächst waren es Privatsammler, die hier immer neue Funde entdeckten. Angespornt durch die spektakulären Saurierfunde beim Autobahnbau nahe Kupferzell gruben sie Jahr für Jahr auf immer größeren Flächen, die der Steinbruchbesitzer für sie stehen ließ. Um das Jahr 2000 begannen wir vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart mit einer langfristig angelegten wissenschaftlichen Grabung. Dabei wurden erstmals Reste kleiner Reptilien entdeckt, die meistens zerfallen, oft unvollständig und in der Regel schwer zu deuten sind. Da fast alle diese Arten bisher unbekannt waren, dauerte es mehrere Jahre, bis wir gelernt hatten, die verschiedenen neuen Formen auseinanderzuhalten. Es zeigte sich, dass wir neben Vorläufern heutiger Echsen und Brückenechsen vor allem entfernte Verwandte der Krokodile und Dinosaurier gefunden hatten (siehe Schwäbische Heimat, Heft 2014, Heft 2, S. 143–150). Die meisten dieser Reptilien erinnern an heutige Warane, waren also Insekten- oder Fleischfresser, doch standen auch Fische und Pflanzen auf dem Speisezettel mancher Arten, wie eine Analyse der Zähne ergeben hat.

Ein besonders häufiges Reptil in Vellberg fällt sofort durch seine kräftigen Rippen auf, die im Querschnitt einen T-förmigen Umriss haben. Sie gleichen den Rippen der chinesischen Urschildkröte so sehr, dass ich nach Bekanntwerden der chinesischen Funde im Jahre 2008 sehr nachdenklich wurde. Eine Sichtung unseres Materials ergab, dass insgesamt Reste von 18 Skeletten vorliegen, die alle solche verbreiterten Rippen trugen. Die Deutung blieb zunächst schwierig, denn viele dieser Funde waren nicht nur stark zerfallen eingebettet worden, sondern ihre Knochen sind zusätzlich auch zerbrochen, und zwar in einer Art, die an Bissspuren größerer Raubtiere erinnert. Es waren vermutlich Reste gefressener Tiere, die vom Räuber wieder ausgespien worden waren – sogenannte Speiballen. Erst allmählich zeigte sich, dass neben den verbreiterten Rippen eine ganze Palette weiterer Merkmale hinzukam, die unser neues Reptil mit der chinesischen Urschildkröte gemeinsam hat.

Die Opaschildkröte Pappochelys klärt viele Fragen nach der Herkunft der Schildkröten

Als es an die wissenschaftliche Bearbeitung der Funde ging, entschied ich mich, einen erfahrenen Kollegen mit einzubinden. Da sich die Zusammenarbeit mit meinem Freund Hans-Dieter Sues von der Smithsonian Institution in Washington bereits bewährt hatte, war er der ideale Partner. Hans war, genau wie alle Kollegen, welche die Funde gesehen hatten, sofort überzeugt, dass wir eine Urschildkröte gefunden hatten. Neben den Rippen sind es vor allem das stabförmige Schulterblatt, die Wirbel und das Becken, die eindeutige Schildkrötenmerkmale tragen. Da der Bauchpanzer noch nicht zu einer Platte verschmolzen war, ähnelte das Tier äußerlich allerdings viel mehr einer kräftigen Echse als einer Schildkröte – das war genau das, was man seit langer Zeit zu finden gehofft hatte, einen Vertreter der Schildkrötenlinie, dessen Panzer noch in den Anfängen steckte! Auch wenn unsere Euphorie über diese Entdeckung enorm war – der Weg zu einem voll-

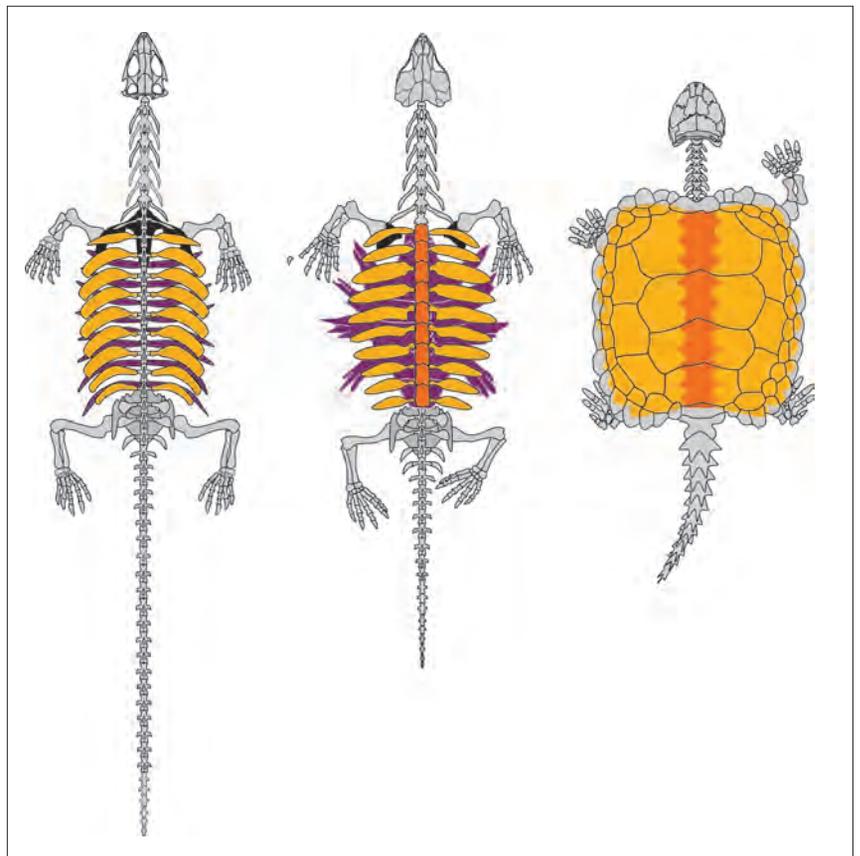


Die Opaschildkröte «Pappochelys» (oben) hatte einen leicht gebauten Schädel mit zwei großen Fenstern in der Schläfe (rot umrandet). Ihre Kiefer trugen stiftförmige Zähne. «Proganochelys» (unten) hatte einen typischen Schildkrötenschädel mit geschlossener Schläfe und zahnlosem Kiefer.

ständigen Verständnis dieser Funde war langwierig, denn er erforderte den Einsatz neuer Methoden und Geräte. Mikrofotografische Aufnahmen und hochauflösende Computertomografie (CT) erbrachten wertvolle Einblicke auch in tiefere Schichten der schwer zu deutenden Knochenhäufchen. Erst mithilfe solcher aufwendigen Untersuchungen konnten manche Knochen überhaupt identifiziert werden, darunter die Schnauzenspitze und besonders grazile Elemente der Schläfenregion. Das war von entscheidender Bedeutung, weil der Schädelbau für die Einordnung der Schildkröten ja besonders wichtig ist. Es zeigte sich, dass unsere Urschildkröte kleine stiftförmige Zähne im Kiefer trug und dass die Schläfe zwei große Fenster enthielt – eine völlig anderer Anatomie als bei anderen Urschildkröten! Die Rekonstruktion des Kopfes ergab tatsächlich einen grazil gebauten Schädel, der viele Gemeinsamkeiten mit Brückenechsen und Leguanen aufweist.

Die jahrezehntelang dominierende Vorstellung, dass Schildkröten von urtümlichen Parareptilien mit geschlossener Schläfe abstammen, war damit sehr unwahrscheinlich geworden. Wir benannten die Vellberger Urschildkröte *Pappochelys rosinae*. Der Gattungsname, wörtlich übersetzt «Opaschildkröte», bedarf keiner weiteren Erklärung. Den Artnamen *rosinae* erhielt das Fossil zu Ehren unserer Präparatorin Isabell Rosin. Sie hatte Dutzende Skelettreste kleiner Reptilien freigelegt und dafür neue Techniken entwickelt – entscheidende Schritte, die unsere wissenschaftliche Arbeit erst möglich gemacht haben.

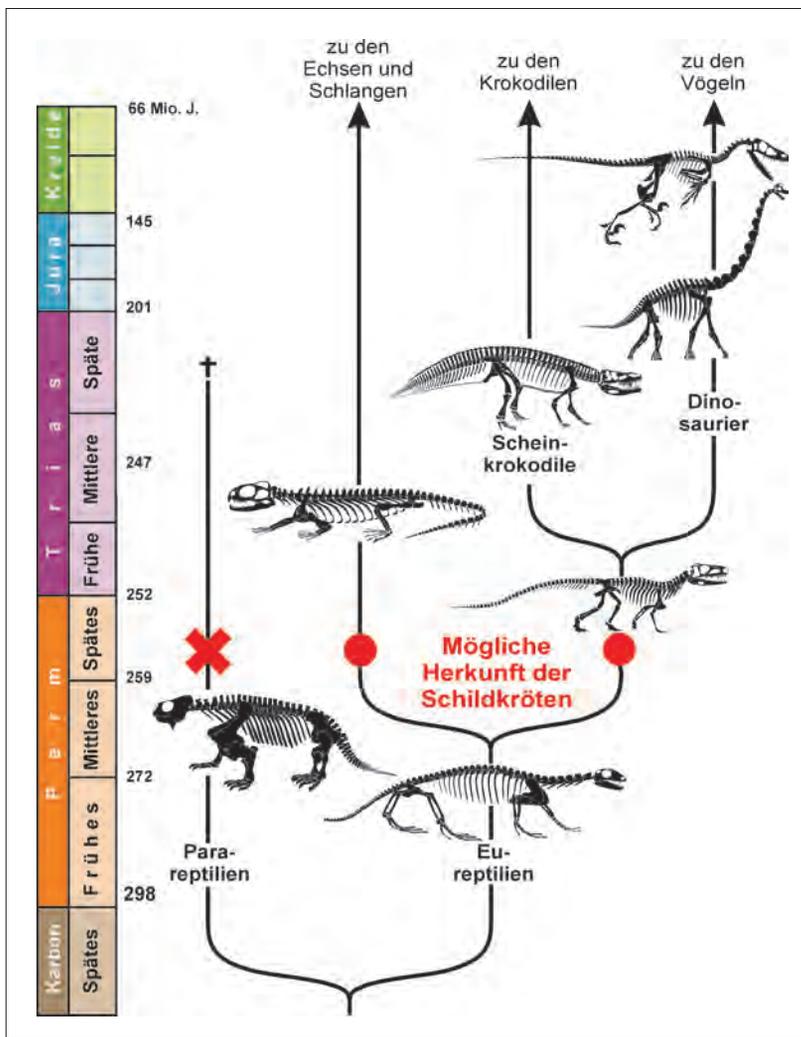
Pappochelys sah nun gar nicht wie eine Schildkröte aus. Aber was den Laien verwirren mag, ist für den Evolutionsforscher gerade das Spannende. Denn es galt ja nicht, eine weitere Schildkröte zu finden, mit Panzer und Hornkiefer, die einfach nur noch älter wäre als alle anderen. Das Entscheidende war vielmehr, den Weg von den echsenartigen Vorfahren zu den Schildkröten zu verstehen, und in dieser Hinsicht passt die Opaschildkröte als fehlendes Bindeglied in die Kette der Funde. Tatsächlich ähnelte die Opaschildkröte einer kräftigen Echse, etwa einem Leguan, mit bezahnten Kiefern, kurzem



Die Evolution der Schildkröten aus heutiger Sicht: «Pappochelys» (links) war noch sehr echsenartig, mit langem Schwanz, aber bereits verkürztem Rumpf und verbreiterten Rippen (gelb). «Odontochelys» (Mitte) war deutlich gedrungener mit noch unvollständigem Rückenpanzer (gelb), aber vollständigem Bauchpanzer (violett). «Proganochelys» (rechts) schließlich hatte bereits einen geschlossenen Panzer.

Hals und sehr langem Schwanz. Allerdings war der Rumpf stark verkürzt und die Anzahl der Wirbel bereits auf die Hälfte der üblichen Zahl verringert. Der Rippenkorb bestand aus dachförmigen, verbreiterten Elementen, welche die Oberseite des Rumpfes versteiften. Der breite Thorax wurde zudem von langen, massiven Bauchrippen (Gastralia) aufgespannt. Die nach außen gewachsenen Rippen sind jenen der chinesischen Zahnschildkröte zum Verwechseln ähnlich. Die Gastralia hingegen haben es in sich: Sie befinden sich bei *Pappochelys* im Bereich des plattigen Bauchpanzers, der bei *Odontochelys* bereits voll ausgebildet war. Die verdickten, teilweise verschmolzenen Gastralia der Opaschildkröte sind nicht nur einmalig in ihrer Form, sondern beweisen erstmals, dass der Bauchpanzer der Schildkröten tatsächlich von diesen Elementen abstammt. Dies war zwar schon seit über einem Jahrhundert von Zoologen vermutet worden, allein es fehlten fossile Belege. Damit war neben der Frage nach dem Ursprung des Schildkrötenschädels nun auch die Lösung des Problems der Panzerentstehung in greifbare Nähe gerückt.

Pappochelys hatte demnach flache, dachförmige Rippen, die kaum noch beweglich waren und damit



Die Herkunft der Schildkröten wird seit über hundert Jahren kontrovers diskutiert. Paläontologen bevorzugten viele Jahrzehnte eine Theorie, in der Schildkröten von urtümlichen Parareptilien abstammten. Mit der Entdeckung von «Pappochelys» kann diese Alternative heute ausgeschlossen werden. Schädelbau und viele andere Merkmale sprechen für eine nähere Verwandtschaft der Schildkröten zu den anderen heutigen Reptilgruppen.

nur wenig zur Atmung beitragen konnten. Sie waren von einer derben Haut überzogen, die deutliche Spuren auf der Oberseite der Rippen hinterlassen hat – dies könnte ein frühes Vorläuferstadium des Hornpanzers gewesen sein. Ein Fortsatz am Schulterblatt deutet darauf hin, dass ein Muskel vorhanden war, der bei heutigen Schildkröten die Aufhängung des bereits erwähnten Atemmuskelschlauchs bildet. Der Wechsel von der Rippenatmung zum Panzer war also bereits weit fortgeschritten, und die kräftigen Rippen dürften ebenso wie die Gastralia den Rumpf verstärkt haben. Doch wozu sollte sich eine Echse ein solches knöchernes Korsett zulegen und die Atmung auf derart komplizierte Weise neu organisieren? Zunächst dachte man an eine Lebensweise im Wasser. *Odontochelys* war schließlich in Meeresablagerungen gefunden worden. Der Urpanzer der Schildkröten als Schutz vor Feinden im Meer? Allerdings haben die chinesischen Geologen

herausgefunden, dass dieses Meeresbecken flach und an drei Seiten von Festland umgeben war – die Zahnschildkröte lebte also vielleicht gar nicht im Wasser; sie könnte auch vom Ufer eingespült worden sein. *Pappochelys* nun stammt aus Ablagerungen eines 5–10 km langen Sees, in denen man neben den amphibischen Wasserbewohnern auch häufig Skelette landlebender Reptilien findet. Die Opaschildkröte könnte – so wie ihr chinesischer Vetter – ebenso gut ein Landtier gewesen sein, das sich häufig in Ufernähe aufgehalten hat. Die langen Klauen und kräftigen Armknochen deuten nämlich auf eine ganz andere Möglichkeit hin: Diese Urschildkröten könnten eine grabende Lebensweise gehabt haben. Ein Beispiel aus der heutigen Tierwelt mag genügen. Manche Gürteltiere, eine gepanzerte Gruppe von Säugetieren, graben Gänge im Erdreich und haben auch dachförmig verbreiterte Rippen, die den Rumpf versteifen.

Klar ist nun, dass Schildkröten nicht von urtümlichen Parareptilien abstammen, sondern echsenartige Vorfahren gehabt haben müssen. Die Schläfenfenster der Opaschildkröte gleichen jenen der Brückenechse in vielen Details. Doch mit wem sind Schildkröten nun am nächsten verwandt? Tatsächlich finden sich einige Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft mit den Lepidosauriern, zu denen die Echsens und Brückenechsen gehören.

Darauf deutet nicht nur die Anatomie der Schläfenfenster, sondern auch der Bau des Beckens und der Extremitäten. In der Befestigung der Zähne ist unsere Urschildkröte urtümlicher als die Lepidosaurier, denn ihre Zähne saßen fest verankert in Gruben auf dem Kiefer, anstelle der eher lockeren Anheftung durch Bindegewebe an dessen Innenseite. Es finden sich aber auch Ähnlichkeiten zu Krokodilen und ihren Vorfahren, etwa im Bau des Kiefergelenks.

Die Opaschildkröte hat, wie es wenige Fossilfunde vermögen, die Zoologen, Embryologen und Genetiker dazu gebracht, sich mit paläontologischen Funden zu befassen. Zugleich hat sie gezeigt, dass letztlich ein einziges Fossil ausreicht, um evolutionäre Hypothesen zu widerlegen. In diesem Falle war es die von vielen Paläontologen bevorzugte Theorie der Parareptilien, die nun wohl zugunsten der durch zoologische und molekulare Merkmale gestützten alternativen Theorie verworfen werden muss.